



---

**Universidad de Valladolid**



UNIVERSIDAD  
**NACIONAL**  
DE COLOMBIA

# **Evaluación de las respuestas funcionales de árboles tropicales a condiciones lumínicas contrastantes: efectos sobre el desempeño de las especies**

**Juan Sebastián Quiñones Garavis**

Universidad Nacional de Colombia (Unal) y Universidad de Valladolid (Uva)  
Facultad de Ciencias Agrarias, departamento de ciencias forestales (Unal) y E.T.S.  
ingenierías agrarias (UVa)  
Doble titulación en Maestría en Bosques y Conservación Ambiental (Unal) y Máster en  
Gestión forestal basada en ciencia de datos (Uva)  
2024



# **Evaluación de las respuestas funcionales de árboles tropicales a condiciones lumínicas contrastantes: efectos sobre el desempeño de las especies**

**Juan Sebastián Quiñones Garavis**

Director:

Ph.D., Juan Diego León Peláez

Codirector:

Ph.D., Lucas Cifuentes Gómez

Codirector:

Ph.D., Felipe Bravo Oviedo

Universidad Nacional de Colombia (Unal) y Universidad de Valladolid (Uva)  
Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales (Unal) y E.T.S.  
ingenierías agrarias (Uva)  
Doble titulación en Maestría en Bosques y Conservación Ambiental (Unal) y Máster en  
Gestión forestal basada en ciencia de datos (Uva)  
2024

## ***Dedicatoria***

*A mis padres Omar y Cecilia, a quienes les debo toda mi formación académica y personal. A mis hermanos por también apoyarme constantemente.*

## **Agradecimientos**

Mis más sinceros agradecimientos a los profesores Juan Diego León Peláez, Lucas Cifuentes Gómez y Felipe Bravo Oviedo por su constante apoyo, confianza y motivación para llevar a cabo esta investigación.



## Resumen

### **Evaluación de las respuestas funcionales de árboles tropicales a condiciones lumínicas contrastantes: efectos sobre el desempeño de las especies**

La luz representa uno de los determinantes más importantes para la supervivencia, establecimiento y crecimiento en ambientes tropicales. En distintas condiciones de radiación solar las plantas presentan una respuesta plástica y desarrollan hojas cuyas características son producto de las condiciones preponderantes a las que están expuestas, sin embargo, algunas relaciones rasgo-rasgo aun no son claras, además, la relación entre los rasgos y el crecimiento puede variar según la condición lumínica. Por eso nos preguntamos: 1) ¿Cómo influyen los ambientes contrastantes de luz en la respuesta funcional de un conjunto de especies de árboles tropicales?; 2) ¿Cuál es el nivel de coordinación entre los rasgos foliares de las especies en ambientes lumínicos contrastantes? y 3) ¿Cuáles son los rasgos que mejor predicen el crecimiento y la supervivencia de las especies? Los principales hallazgos muestran que: 1) En alta luz, los rasgos estaban enfocados en maximizar la ganancia de carbono y enfrentar el exceso de radiación, mientras que, en baja luz los rasgos estaban enfocados en mejorar la eficiencia en la captura de luz para invertir de manera óptima el carbono asimilado; 2) Las plantas mostraron una mayor integración fenotípica con los rasgos en función de la masa en alta luz, pero una mayor integración fenotípica con los rasgos en función del área para baja luz; 3) los modelos basados en los grados ponderados de los rasgos no fueron buenos predictores de la TCR pero si de la supervivencia de las plantas y 4) las redes de rasgos son una herramienta promisoría para el análisis integrado del fenotipo.

**Palabras clave:** Rasgos funcionales foliares, integración fenotípica, tasa de crecimiento relativa, supervivencia, masa y área.

## Abstract

### **Assessment of the functional responses of tropical trees to contrasting light conditions : effects on species performance**

Light represents one of the most crucial determinants for survival, establishment, and growth in tropical environments. Under different solar radiation conditions, plants exhibit plastic responses and develop leaves with characteristics shaped by prevailing environmental conditions. However, some trait-trait relationships remain unclear, and the association between traits and growth may vary depending on light conditions. Therefore, we inquire: 1) How do contrasting light environments influence the functional response of a set of tropical tree species?; 2) What is the level of coordination among leaf traits of species in contrasting light environments?; and 3) Which traits best predict species' growth and survival? The main findings indicate that: 1) Under high light, traits were focused on maximizing carbon gain and coping with excess radiation, while under low light, traits were oriented towards improving light capture efficiency to optimally invest assimilated carbon; 2) Plants exhibited greater phenotypic integration with mass-related traits in high light but greater phenotypic integration with area-related traits in low light; 3) the models based on the weighted degrees of traits were not good predictors of RGR but were of plant survival.; and 4) trait networks are a promising tool for integrated phenotype analysis.

**Keywords** : Leaf functional traits, phenotypic integration, relative growth rate, survival, mass, and area.





# Contenido

	Pág.
Resumen .....	VII
Lista de figuras.....	XII
Lista de tablas.....	XIII
Introducción .....	15
1. Materiales y métodos .....	19
1.1 Sitio de estudio y especies seleccionadas .....	19
1.2 Tasa de crecimiento relativa .....	20
1.3 Medición de rasgos funcionales .....	21
1.3.1 Rasgos fisiológicos.....	22
1.3.2 Rasgos morfológicos.....	22
1.3.3 Rasgos bioquímicos .....	23
1.4 Redes de rasgos foliares .....	23
1.5 Análisis de datos.....	24
2. Resultados.....	26
2.1 Variación en los rasgos foliares entre condiciones de luz .....	26
2.2 Redes de rasgos foliares en ambientes lumínicos contrastantes .....	27
2.3 Relaciones entre los rasgos funcionales de las hojas .....	31
2.4 Estrategias de las especies en alta luz y baja luz.....	32
2.5 Rasgos funcionales y su relación con el desempeño de las especies.....	33
3. Discusión .....	33
3.1 Variación de rasgos foliares en ambientes lumínicos contrastantes.....	36
3.2 Coordinación de los rasgos funcionales en función del área y de la masa.....	38
3.2.1 Rasgos centrales e intermediarios.....	41
3.3 Rasgos que predijeron la TCR y la sobrevivencia .....	43
4. Conclusiones y recomendaciones.....	45
4.1 Conclusiones .....	45
<b>A. Anexo:</b> Cambio de la composición de los módulos de las redes de rasgos en función del área y en función de la masa entre alta luz y baja luz .....	46
<b>B. Anexo:</b> Parámetros de los rasgos para las redes construidas con base en el área y en la masa .....	47
<b>C. Anexo:</b> Comparación del grado ponderado y la intermediación de los rasgos funcionales entre AL y BL para las redes construidas con base en el área y con base en la masa. ....	48
<b>D. Anexo:</b> Correlaciones entre los parámetros de las redes y la cantidad de conexiones.....	49

E. <b>Anexo:</b> Red de correlaciones entre los parámetros generales de la red y la cantidad de conexiones construida con los dos resultados del muestreo aleatorio..	50
F. <b>Anexo:</b> Calidad de representación de las variables ( <b>Cos2</b> ) sobre los dos primeros componentes principales del ACP.	51
G. <b>Anexo:</b> Diferencias entre las medias de los parámetros de la red entre diferentes ambientes lumínicos para las redes construidas con base en el área o en la masa .	52
H. <b>Anexo:</b> Diferencias <i>de correlaciones</i> entre diferentes ambientes lumínicos para las redes construidas con base en el área o en la masa).	53
<b>Bibliografía</b>	<b>55</b>

## Lista de figuras

<b>Figura 2-1:</b> Redes de rasgos foliares en alta luz y baja luz con los rasgos (en función del área y en función de la masa. ....	29
<b>Figura 2-2:</b> Diferencias entre los parámetros de las redes construidas con base en el área y con base en la masa entre alta y baja luz.....	30
<b>Figura 2-3:</b> Rasgos con mayor grado ponderado (o “rasgos clave”) e intermediación en cada una de las cuatro redes construidas.....	30
<b>Figura 2-4:</b> Análisis de componentes principales con los rasgos en unidades de masa y de área para alta luz y baja luz .....	33
<b>Figura 2-5:</b> Coeficientes de regresión de los modelos logísticos simples con datos agrupados para la sobrevivencia (SOB) de los cinco rasgos con mayor grado ponderado en cada red.....	34

## Lista de tablas

<b>Tabla 1-1:</b> Listado de especies seleccionadas presentes en ambas condiciones lumínicas (AL y BL). .....	20
<b>Tabla 1-2:</b> Rasgos funcionales foliares seleccionados y sus unidades. ....	21
<b>Tabla 1-3:</b> Parámetros de las redes de rasgos foliares. ....	24
<b>Tabla 2-1:</b> ANOVA de dos vías con el efecto de la especie (n=10) y el nivel de luz (n=2; AL=Alta luz (>30%), BL=Baja luz (<30%)) en las características de las hojas (total n=80). (ns, p> 0,05; *, p< 0,05; **, p< 0,01; ***, p< 0,001). ....	27



# Introducción

Los rasgos funcionales son características fisiológicas, fenológicas o morfológicas medidas a nivel individual, que impactan el éxito biológico a través de su relación con el crecimiento, el reclutamiento y la mortalidad (Violle et al., 2007). Estos se han propuesto como una herramienta para explicar la respuesta de las especies a factores bióticos y abióticos (Lohbeck et al., 2013; Salgado-Negret et al., 2013), y cómo estos afectan el desempeño demográfico, especialmente el crecimiento (Chave et al., 2009; Paine et al., 2015; Wright et al., 2004). No obstante, las investigaciones que han encontrado relaciones fuertes o moderadas entre el crecimiento y los rasgos son pocas (Dos santos & Ferreira 2020; Swenson et al., 2020), ya que la mayoría generalmente reportan que la capacidad de los rasgos para predecir resultados demográficos es inferior a la esperada, debido a que la relación entre las variables que miden el desempeño y los rasgos suelen ser débiles (Baraloto et al., 2012; Paine et al., 2015; Yang et al., 2018). Muchas investigaciones asumen que por definición los rasgos están relacionados directa o indirectamente con las tasas demográficas, sin embargo, esto podría no ser así, por lo cual es importante examinar qué tan bien los rasgos predicen los resultados demográficos (Swenson et al., 2020). Esto sugiere que, a pesar de los grandes avances investigativos para comprender el vínculo entre la función, la demografía y la dinámica de las plantas, aún queda mucho por explorar (Worthy & Swenson, 2019).

Dado que la luz solar es la fuente fundamental de energía para las plantas, ésta representa uno de los determinantes más importantes para la supervivencia, establecimiento y crecimiento en ambientes tropicales. Por tal motivo, las especies e individuos desarrollan diferentes estrategias para aclimatarse a la irradiación contrastante e incrementar la fotosíntesis (Poorter 1999; Poorter et al., 2009; Sterck et al. 2013; Carlos & Rossatto 2017). La aclimatación comprende aquellos ajustes fisiológicos y morfológicos realizados por las plantas individuales, en respuesta al medio ambiente y sus cambios (Rozendaal et al., 2006), por lo tanto, se espera que gracias a este mecanismo las plantas ajusten las características de sus hojas y/o todo el individuo a las

condiciones lumínicas disímiles que puedan experimentar a lo largo de su vida (Rijkers et al., 2000, Goldstein et al., 2016).

Varios estudios han concluido que las plantas bajo distintas condiciones de radiación solar, ya sea en diferente lugar o en el mismo sitio, presentan una respuesta plástica y desarrollan hojas cuyas características son producto de las condiciones preponderantes a las que están expuestas (Rozendaal et al., 2006; Calzavara et al., 2017; Passos et al. 2018). Bajo condiciones de sombra, las hojas generalmente tienen mayor área foliar específica (AFE) para aumentar la intercepción de luz, junto con una menor cantidad de estomas (Wu & Kao 2021). También suelen presentar mayor concentración de nutrientes, bajas tasas de asimilación máxima (Rossatto et al., 2013), hojas menos gruesas, al igual que el parénquima en empalizada (Granata et al., 2020). Debido a la baja irradiación, las plantas fijan cantidades relativamente pequeñas de carbono provocando un crecimiento más lento, sin embargo, requieren menos nutrientes y usan menos agua producto de la disminución de la conductancia estomática (Poorter et al, 2012). Por el contrario, las hojas bajo condiciones de sol se caracterizan por tener una estructura densa y compacta, ser más pequeñas, con una menor AFE que se asocia con una mayor inversión en componentes estructurales, son más gruesas, con mayor peso seco y cantidad de estomas por unidad de área foliar (Bieras & Sajo 2009; Rossatto et al., 2015; Xiao et al., 2015; Mazzanatti et al., 2016). Estas características les proporcionan una mayor capacidad de disipar el exceso de luz y tolerar la alta irradiación, además de evitar una posible reducción en el rendimiento fotosintético como resultado de la fotoinhibición; en cambio, las hojas sombreadas son propensas a sufrir daños a causa del exceso de luz (Demmig-Adams & Adams 1992; Gyimah & Nakao 2007; Rijkers et al., 2001). Por lo tanto, estas características conducen a una paradoja en la cual, para hacer frente a las condiciones de sombra, las hojas necesitan captar y utilizar eficientemente la escasa luz disponible, mientras que en una alta exposición a la luz es necesario evitar los daños potenciales causados por el exceso de irradiación, a través de distintas estrategias estomáticas y no estomáticas (Bailey et al. 2001; 2004).

A menudo se considera que los espectros económicos de las plantas varían a lo largo de un solo eje, desde rasgos relacionados con el crecimiento rápido y la vida corta de los tejidos, hasta rasgos relacionados con el crecimiento lento, la tolerancia al estrés y la longevidad larga de los tejidos (Wright et al., 2004). Sin embargo, estudios recientes han



resaltado cómo una dimensionalidad tan simplificada puede ensombrecer los patrones generales de adaptación, ya que los diferentes rasgos suelen contribuir de manera conjunta a múltiples sistemas funcionales (Sack & Buckley, 2020; Yin et al., 2018; Riva, 2016). La teoría de redes ofrece un enfoque efectivo y alternativo a los métodos tradicionales para resolver las relaciones entre múltiples rasgos de plantas y su significado (He et al., 2020). Estudios han destacado que la variación en la topología de la red de rasgos a nivel de toda la planta han demostrado ser una herramienta valiosa para el análisis de la adaptación y la respuesta de la plantas a los entornos (Rao et al., 2023; Wang et al., 2023; Liu et al., 2022; Yan et al., 2022; Kleyer et al., 2019). Un alto grado de un rasgo (es decir, un rasgo clave) es la selección de un rasgo debido al entorno que cambia el fenotipo de la planta en gran medida (Flores-Moreno et al., 2019). La red con una alta densidad de bordes indica una estrecha relación entre los rasgos y la sinergia de múltiples rasgos, lo que significa que las plantas pueden realizar sus funciones de manera más eficiente (He et al., 2020; Li et al., 2021). La red con alta modularidad se refiere a la diferenciación de rasgos vegetales en diferentes módulos funcionales, y cada módulo realiza diferentes funciones (Flores-Moreno et al., 2019, Alon, 2003).

La relación entre los rasgos y el crecimiento puede variar según la condición lumínica (Poorter, 1999). En ambientes poco iluminados, los rasgos morfológicos relacionados con la captación de luz están altamente relacionados con el crecimiento (Liu et al., 2016), mientras que en ambientes muy iluminados el crecimiento está relacionado con los rasgos fisiológicos involucrados en la eficiencia del uso de nutrientes fotosintéticos (Guimarães et al., 2018). La respuesta de los rasgos fotosintéticos foliares no solo depende de la luz sino también de la especie (Chazdon et al., 1996, Kitajima, 1994, Rozendaal et al., 2006). Asimismo, se ha comprobado que la plasticidad de los rasgos fotosintéticos en respuesta a la luz covaría con la mortalidad a la sombra y con el crecimiento a plena exposición (Dos santos & Ferreira 2020). No obstante, aún se necesitan más investigaciones que exploren los efectos de las condiciones ambientales en las relaciones entre rasgos, y entre los rasgos y el crecimiento, especialmente en los bosques tropicales (Worthy & Swenson, 2019).

Considerando que la luz representa uno de los factores más limitantes para el desempeño de las plantas en los bosques tropicales (Goldstein et al., 2016; Nicotra et al.,

1999; Wagner et al., 2017), esta investigación tiene como objetivo evaluar las respuestas morfofisiológicas de distintas especies de árboles plantadas en condiciones contrastantes de luz, y sus relaciones con el crecimiento y la supervivencia. Para alcanzar dicho objetivo, formulamos las siguientes preguntas de investigación:

1. ¿Cómo influyen los ambientes contrastantes de luz en la respuesta funcional de un conjunto de especies de árboles tropicales?
2. ¿Cuál es el nivel de coordinación entre los rasgos foliares de las especies en ambientes lumínicos contrastantes?, ¿Se presentan trade-off funcionales?, ¿Estas relaciones se mantienen entre ambientes lumínicos?
3. ¿Cuáles son los rasgos que mejor predicen el crecimiento y la supervivencia de las especies?

# 1. Materiales y métodos

## 1.1 Sitio de estudio y especies seleccionadas

El estudio se llevó a cabo en la ciudad de Medellín, en el Parque Natural Regional Metropolitano Cerro El Volador (6°16'05.3"N 75°34'54.1"W), declarado en el año 2009 por el Área Metropolitana del Valle de Aburrá (AMVA) como área protegida urbana (APU). Tiene un área de 103,26 hectáreas y está ubicado en la cuenca media del río Aburrá, sobre la vertiente occidental de la Cordillera Central Colombiana, en la zona de vida bosque húmedo premontano (bh-PM), con una cota máxima de 1628 msnm (AMVA 2018). Según IDEAM (2017) las temperaturas a lo largo del año oscilan entre un mínimo de 17°C y un máximo de 28.5°C, y la precipitación media anual es de 1626 mm, distribuida en dos períodos de menor precipitación (julio-agosto, diciembre-enero) y dos períodos de mayor precipitación (marzo-abril, septiembre-octubre).

Para el año 2011 las coberturas terrestres relevantes por su contribución a los bienes y servicios ecosistémicos estaban representadas en términos de área principalmente por vegetación secundaria o en transición, con un total de 57,1 hectáreas (55% de la APU), seguida de plantaciones mixtas con 19,2 hectáreas (18.6%) (AMVA, 2018). En el año 2013 se realizaron actividades de reforestación, plantándose más de 5000 árboles jóvenes de 50 especies, en 30 parcelas de 15 m x 18 m. En cada parcela se sembraron 165 árboles de diferentes especies con una distancia promedio de 1,5 m entre individuos; las parcelas tenían una pendiente similar (35-40%). De las 50 especies se seleccionaron 15 (**Tabla 1-1**) que estaban presentes en condiciones de luz contrastantes determinadas por la cobertura vegetal: bajo cobertura forestal (30% de luz solar plena) y pastos abandonados (plena exposición a la luz), a los cuales nos referiremos de ahora en adelante como condición de baja luz (BL) y alta luz (AL) respectivamente. Las 35 especies restantes no se tuvieron en cuenta ya que tenían muy pocos individuos en una o ambas condiciones para realizar comparaciones válidas. Las semillas utilizadas para la producción de los árboles jóvenes fueron recolectadas en bosques cercanos al área de estudio y provenían de las mismas reservas genéticas. Al momento de la siembra plantación, las plantas tenían 6 meses de edad y entre 40 y 60 cm de altura, no se realizó ninguna práctica cultural más que la deshierba.

**Tabla 1-1:** Listado de especies seleccionadas presentes en ambas condiciones lumínicas (AL y BL).

<b>Especies</b>	<b>Código</b>
<b><i>Albizia guachapele</i></b> (Kunth.) Dugand	AG
<b><i>Caryodendron orinocense</i></b> (H. Karst)	CO
<b><i>Dypteris oleifera</i></b> (Benth)	DO
<b><i>Eugenia myrtifolia</i></b> (Sims)	EM
<b><i>Genipa americana</i></b> (L.)	GA
<b><i>Lafoensia speciosa</i></b> (Kunth.) DC.	LS
<b><i>Myrcia paivae</i></b> (O. Berg)	MP
<b><i>Samanea saman</i></b> (Jacq.) Merr	Ssa
<b><i>Sapindus saponaria</i></b> (L.)	SS
<b><i>Trichanthera gigantea</i></b> (Bonpl.) Nees	TG

Las condiciones lumínicas de cada sitio se determinaron mediante el análisis de fotografías hemisféricas tomadas con un lente Nikon FC-E9 fijado a una cámara digital Nikon Coolpix 8400, ambos ensamblados en un soporte Delta-T SLM6 (Delta-T Devices Ltd. Cambridge, UK) para orientar y nivelar el lente horizontalmente. Se tomaron cuatro fotografías por sitio a 2 metros de altura sobre el nivel del suelo, y se analizaron con el software Hemiview (Delta-T Devices Ltd.).

## 1.2 Tasa de crecimiento relativa

Un mes después de la siembra y 38 meses después, se midieron en cada árbol el diámetro a 10 cm de altura, y la altura total desde la superficie del suelo hasta el ápice. La tasa de crecimiento relativo (TCR) de los individuos durante el periodo de estudio se calculó usando la fórmula clásica para análisis de crecimiento (Poorter & Garnier, 2007):

$$TCR = \frac{(\ln V_2 - \ln V_1)}{(t_2 - t_1)} \quad [1]$$

donde  $\ln V_2 - \ln V_1$  es el aumento logarítmico de la biomasa entre las dos mediciones y  $t_2 - t_1$  es el intervalo de tiempo entre mediciones. El volumen medio del tallo de cada árbol se calculó usando  $V = \pi r^2 h \cdot 0.5$ , donde  $r$  es el radio del tallo,  $h$  es la altura y 0.5 es el factor de forma. Utilizamos un factor de forma de 0,5 para todas las especies, que se ha sugerido como apropiado para calcular el volumen del tallo de los árboles tropicales, independientemente de sus tasas de crecimiento relativas (Mpanda et al., 2011, Masota 2014, Tezin et al., 2017). En un estudio anterior, Cifuentes y Moreno (2022) mostraron que este factor es adecuado para árboles jóvenes tropicales. La supervivencia se determinó con el porcentaje de árboles vivos al final del experimento.

### 1.3 Medición de rasgos funcionales

Durante julio de 2016 (38 meses después de la siembra) se midieron los rasgos funcionales foliares en cuatro individuos por especie y por condición de luz. Según su tipo, agrupamos estos rasgos en tres categorías: seis fisiológicos, seis morfoestructurales, cuatro bioquímicos, el tiempo de vida medio de las hojas y la reabsorción de nutrientes foliares (**Tabla 1-2**). Para la medición de todos los rasgos se seleccionaron hojas de los brotes superiores que estuvieran completamente expandidas y sin signos de herbivoría u otra afectación. Por definición, aquellos rasgos calculados en función del área ( $A_m$ ,  $g_s$ ,  $N$ ,  $P$  y  $K$ ) también pueden expresarse en función de la masa al dividirse por la MFA, por ejemplo,  $N \text{ área} = MFA \times N \text{ masa}$  (Wright et al., 2004).

**Tabla 1-2:** Rasgos funcionales foliares seleccionados y sus unidades.

Tipo de rasgo	Rasgo	Definición	Unidades
Fisiológicos	$A_{m\text{área}}$	Tasa fotosintética máxima	$\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
	$A_{m\text{asa}}$	Tasa fotosintética máxima	$\mu\text{molCO}_2 \text{ Kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$
	$E_{UAI}$	Eficiencia intrínseca del uso del agua	$\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1} H_2O$
	$E_{FUN}$	Eficiencia fotosintética en el uso de nitrógeno	$\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1} N \text{ s}^{-1}$
	$g_{s\text{área}}$	Conductancia estomática	$\mu\text{molH}_2O \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
	$g_{s\text{masa}}$	Conductancia estomática	$\mu\text{molH}_2O \text{ Kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$
Morfoestructurales	$A_{FE}$	Área foliar específica	$\text{cm}^2 / g$
	$LF$	Longevidad foliar	
	$MFA$	Masa foliar por área	$mg / m^2$
	$Dh$	Densidad de la hoja	$g / cm^3$
	$CMSF$	Contenido de materia seca foliar	$mg / g$
	$Gh$	Grosor de la hoja	$mm$
Bioquímicos	$C:N$	Relación Carbono Nitrógeno	$n. a$
	$K_{\text{área}}$	Contenido de Potasio foliar función del área	$g / m^2$
	$K_{\text{masa}}$	Contenido de Potasio foliar en función de la masa	$mg / g$
	$P_{\text{área}}$	Contenido de Fósforo foliar función del área	$g / m^2$
	$P_{\text{masa}}$	Contenido de Fósforo foliar en función de la masa	$mg / g$
	$N_{\text{área}}$	Contenido de Nitrógeno foliar en función del área	$g / m^2$
	$N_{\text{masa}}$	Contenido de Nitrógeno foliar en función de la masa	$mg / g$
	$K. r_{\text{área}}$	Reabsorción de Potasio por unidad de área	$g / m^2$
	$K. r_{\text{masa}}$	Reabsorción de Potasio por unidad de masa	$mg / g$
	$N. r_{\text{área}}$	Reabsorción de Nitrógeno por unidad de área	$g / m^2$
	$N. r_{\text{masa}}$	Reabsorción de Nitrógeno por unidad de masa	$mg / g$
	$P. r_{\text{área}}$	Reabsorción de Fósforo por unidad de área	$g / m^2$
	$P. r_{\text{masa}}$	Reabsorción de Fósforo por unidad de masa	$mg / g$

### 1.3.1 Rasgos fisiológicos

Los parámetros fotosintéticos se obtuvieron simultáneamente en dos hojas sanas y completamente expandidas de la parte superior de cuatro individuos por especie y por condición de luz entre las 8 am y 12 m. Para esto, se utilizó un medidor portátil de fotosíntesis LI- 6400XT (LI-COR Inc., Lincoln, NE, EE. UU.) equipado con una cámara foliar LI-COR 6400-40. Las curvas de saturación de luz se obtuvieron para densidades de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD por sus siglas en inglés) de 1500, 800, 500, 200, 50, 20 y 0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . La fotosíntesis neta registrada a cada intensidad de luz se corrigió para tener en cuenta la difusión a través de la junta (Bruhn et al., 2002, Licor Inc. 2012) y luego se obtuvieron las curvas de respuesta fotosintética a la luz, utilizando el modelo de hipérbola no rectangular de Thornley (1976). Durante las mediciones, la concentración de  $\text{CO}_2$  en la cámara de la hoja se mantuvo en 400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ , la temperatura y la humedad del aire se mantuvieron en aproximadamente 25 ° C y 60%, respectivamente.

De las curvas de respuesta a la luz derivamos la tasa fotosintética máxima ( $A_m$ ,  $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). La conductancia estomática máxima ( $g_s$ ) se obtuvo directamente de las mediciones de intercambio de gases a 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . La eficiencia intrínseca del uso del agua (EUA<sub>i</sub>) se calculó como la relación  $A_m$  y  $g_s$  (Cavender-Bares & Bazzaz 2000). La eficiencia fotosintética de uso de nitrógeno (EFUN) se calculó como la relación entre  $A_m$  y el contenido de nitrógeno foliar (Field & Mooney 1986).

### 1.3.2 Rasgos morfológicos

En cinco hojas por cada individuo seleccionado de cada entorno de luz, se determinó el contenido de materia seca (CMSF), la masa foliar por área (MFA) y el grosor de la hoja (Gh) siguiendo las metodologías propuestas por Pérez-Harguindeguy et al. (2016). El valor de cada rasgo para cada individuo se determinó como el promedio de las cinco hojas recolectadas. El Gh se midió con un micrómetro digital en zonas libres de venas. El AF ( $\text{cm}^2$ ) se midió utilizando un medidor portátil de área LI-3000C (LI-COR Inc., Lincoln, NE, EE. UU.). La densidad de la hoja (Dh) se determinó como la división entre el AFE y el Gh. Posteriormente las hojas se saturaron en agua destilada durante la noche para obtener la masa fresca saturada y luego se secaron al horno durante 48 horas a 75 °C para obtener la masa seca. La MFA se calculó como el cociente entre la masa seca de la hoja y el área de la hoja. El CMSF se obtuvo como el cociente entre la masa fresca de la

hoja saturada y la masa seca, y el AFE se calculó como el área de la hoja por unidad de masa seca de hoja.

### 1.3.3 Rasgos bioquímicos

La concentración de nitrógeno, fósforo y potasio con base en la masa se midió en las mismas cinco hojas utilizadas para la mediciones morfológicas y anatómicas. Para determinar el potasio foliar (K, %) las muestras compuestas se llevaron a cenizas a 550°C en una mufla, luego se disolvieron en ácido nítrico, se diluyeron y analizaron por espectrofotometría de absorción atómica. Los contenidos de Nitrógeno (N, %) y Carbono (C, %) se determinaron usando un analizador elemental Flash 2000 Elemental Analyzer (Thermo Fischer Scientific Inc. Waltham, MA; USA) para posteriormente calcular la relación C:N. El fósforo foliar (P) fue determinado por colorimetría.

## 1.4 Redes de rasgos foliares

Para construir las redes, empleamos la metodología descrita por He et al. (2020), donde los nodos representan cada rasgo y los bordes que conectan los nodos representan la correlación entre los rasgos (relaciones rasgo-rasgo). Debido a que los bordes se basan en correlaciones, no en efectos, los ponderamos según la fuerza de la correlación. Las redes de rasgos se basan en la teoría de redes complejas y permite el cálculo de diversas métricas para analizar la topología de la red y de las conexiones entre los rasgos, así como evaluar la importancia relativa de cada rasgo dentro de la red. Las redes de rasgos foliares tienen propiedades que pueden resaltar detalles importantes de la ecología funcional y proporcionar conocimientos novedosos (He et al., 2020).

Para describir la topología general de la red y la importancia de los rasgos dentro de esta, calculamos los ocho parámetros (Tabla 3). A nivel de toda la red, calculamos: La conectancia, el coeficiente de agrupación promedio, la densidad del borde, el diámetro, la longitud promedio del camino y la Modularidad. Como parámetros de los rasgos calculamos: El grado ponderado y la intermediación.

**Tabla 1-3: Parámetros de las redes de rasgos foliares.**

Nivel	Parámetro	Definición	Importancia ecológica
<b>Parámetros de la red</b>	Conectividad	"Proporción de aristas reales entre rasgos de todas las aristas posibles en la red de rasgos, ponderada por los coeficientes de correlación absoluta de las aristas. $C = \sum  r  / (n \times (n - 1) / 2)$ , donde $ r $ son los coeficientes de correlación absoluta y $n$ es el número de rasgos de la red"	Una mayor conectividad indica una mayor integración fenotípica que puede ser beneficiosa para que la planta adquiera y comparta los recursos externos en toda la planta de manera eficiente (Rao et al., 2023).
	Coefficiente de agrupación promedio	Coefficientes de agrupamiento de todos los rasgos de nodo promediados en toda la red, y el coeficiente de agrupamiento de rasgos es la fuerza de un rasgo de nodo conectado a sus rasgos vecinos.	Un coeficiente de agrupamiento promedio más alto implica una mayor integración general de rasgos que puede ser ventajoso para que la planta exprese una mayor plasticidad fenotípica para hacer frente a entornos cambiantes (Rao et al., 2023).
	Densidad de borde	Es la relación entre la suma de los bordes ponderados reales y los bordes ponderados máximos posibles.	Una red con mayor densidad de borde puede permitir una adquisición y movilización de recursos más eficiente (ya que todos los rasgos están conectados con todos los demás rasgos) (Li et al., 2021).
	Diámetro	Se refiere a la longitud máxima de la ruta más corta entre dos características conectadas en la red.	Un valor más alto representa una mayor independencia entre cualquier rasgo de la planta. (Li et al., 2021).
	Longitud promedio de ruta	Es el camino medio más corto entre todos los rasgos de la red.	Un valor más alto representa una interdependencia más fuerte entre los rasgos de las plantas. (Li et al., 2021).
<b>Parámetros de los rasgos</b>	Modularidad	Fortaleza de la separación de la red de rasgos en módulos de rasgos	Una mayor modularidad puede brindar más oportunidades para que la red de rasgos se adapte y evolucione, ya que no todos los rasgos están conectados de manera óptima (Rao et al., 2023).
	Grado ponderado	Se define como la suma de los bordes que conectan los rasgos del nodo focal con otros nodos, y el número de conexiones y la fuerza de las relaciones influyen en el grado del rasgo.	Los rasgos con mayor grado ponderado favorecen el uso eficiente y la adquisición de recursos dentro y entre los tejidos vegetales (Rao et al., 2023).
	Intermediación	Se define como el número de caminos más cortos que pasan por un rasgo de nodo focal.	Los rasgos con valores más altos podrían servir como intermediarios en la red (Li et al., 2021).

## 1.5 Análisis de datos

En los análisis se utilizó el promedio aritmético de las hojas muestreadas por individuo y por especie para obtener los valores de los rasgos en cada condición de luz. Se realizó un ANOVA de dos vías con la especie y los ambientes lumínicos (AL y BL) como factores fijos para determinar la existencia de diferencias significativas en los valores de los



rasgos entre especies, entre los ambientes lumínicos, y la interacción entre estos dos factores (los valores de los rasgos fueron transformados en  $\log_{10}$  para cumplir los supuestos de normalidad y homocedasticidad).

Varios estudios han demostrado que la relación entre los rasgos depende de las unidades en las que se expresen (área o masa) (Wright et al., 2004, Li et al., 2021), por tanto, exploramos el comportamiento de estas relaciones en los análisis de componentes principales (ACP) y las LTN. Para visualizar la coordinación de los rasgos se realizaron ACP, dos ACP para la condición de AL, uno que incluía los rasgos en función del área y otro que incluía los rasgos en función de la masa, y lo mismo se realizó para la condición de BL. Las LTN también se calcularon con los rasgos en función del área y con los rasgos en función de la masa para cada condición de luz usando los datos de todas las especies. De cada red se seleccionaron los cinco rasgos con mayor grado ponderado e intermediación. La fuerza de las relaciones rasgo-rasgo se calculó utilizando correlaciones absolutas de Pearson ( $|r|$ ). Para evitar considerar correlaciones poco significativas entre características, definimos un umbral ( $|r| > 0,2$  y  $p < 0,05$ ) (Kleyer et al., 2019). Las LTN se construyeron haciendo uso del paquete “igraph” en el software Rstudio.

Para evaluar la tasa de crecimiento relativo (TCR) y la sobrevivencia primero se construyeron redes de rasgo por especie, condición de luz y unidades de rasgos de las cuales se obtuvo los valores de grado ponderado de los cinco rasgos más importantes identificados en las redes construidas con los datos de todas las especies. Posteriormente se construyeron modelos lineales simples con el grado ponderado de los rasgos como variable independiente y la TCR como variable dependiente. Para la sobrevivencia se usó la regresión logística simple (familia binomial y función de enlace logit) con datos agrupados con el grado ponderado de los rasgos como variable independiente y la sobrevivencia como variable dependiente. Todos los cálculos anteriormente mencionados se realizarán utilizando el software Rstudio versión 2022.02.3+492 (R core Team, 2024)

## 2.Resultados

### 2.1 Variación en los rasgos foliares entre condiciones de luz

Las especies difirieron significativamente en todos los rasgos foliares (Tabla 2-1). También hubo un efecto significativo de la luz para casi todos los rasgos (excepto para  $Am_{masa}$ ,  $K.r_{masa}$  y  $N.r_{area}$ ) y para la interacción en 24 de los 26 rasgos (con excepción de  $gs_{area}$  y  $K.r_{masa}$ ). Para el factor especie, los rasgos que explicaron la mayor cantidad de variación fueron la tasa fotosintética máxima en función de la masa ( $Am_{masa}$ ,  $R^2 = 0,82$ ) y la relación entre el contenido de Carbono y el contenido de Nitrógeno de la hoja (C:N,  $R^2 = 0,76$ ). En el factor luz, los rasgos que explicaron la mayor cantidad de variación fueron el grosor de la hoja (Gh,  $R^2 = 0,59$ ) y el contenido de fósforo en función del área ( $P_{area}$ ,  $R^2 = 0,53$ ), mientras que para la interacción fueron la reabsorción de fósforo en función de la masa ( $P.r_{masa}$ ,  $R^2 = 0,41$ ) y la reabsorción de nitrógeno en función del área ( $N.r_{area}$ ,  $R^2 = 0,38$ ). En general, la variación de los rasgos foliares explicada por la especie ( $R^2_{prom} = 0,45$ ) fue mayor que la explicada por la luz ( $R^2_{prom} = 0,26$ ) y la interacción entre los dos factores ( $R^2_{prom} = 0,16$ ) (los  $R^2_{prom}$  se calcularon teniendo en cuenta solo los rasgos con valor “p” significativo). El rasgo que explicó la mayor cantidad de variación total fue el grosor de la hoja (Gh,  $R^2_{total} = 0,96$ ).

Casi todos los rasgos (23 de 26) difirieron entre AL y BL (Tabla 2-1). Una alta proporción (más del 50%) de la variación de Gh,  $gs_{area}$ ,  $P_{area}$  y  $K_{area}$  (59%, 54%, 53% y 51% respectivamente) fue explicada por la luz. En cuanto a los rasgos fisiológicos, las hojas en AL se caracterizaron por tener valores más altos en rasgos relacionados con la capacidad para aprovechar la mayor exposición a la luz, como  $Am_{area}$ , EFUN,  $gs_{area}$  y  $gs_{masa}$ , mientras que las hojas en BL tuvieron mayores valores en la EUAi. Las hojas en AL y BL no tuvieron diferencias significativas en la  $Am_{masa}$ . En los rasgos bioquímicos, las hojas en AL tuvieron una mayor relación C:N,  $K_{area}$ ,  $K_{masa}$ ,  $N_{area}$ ,  $P_{area}$ ,  $P_{masa}$ ,  $K.r_{area}$ ,  $P.r_{area}$  y  $P.r_{masa}$ . Los únicos rasgos bioquímicos que fueron mayores en BL fueron  $N_{masa}$  y  $N.r_{masa}$ . Finalmente, en los rasgos morfoestructurales, las hojas en AL se caracterizaron por tener un mayor CMSF, Gh y MFA, mientras que las hojas en BL tuvieron valores más altos de AFE, Dh y LF.

**Tabla 2-1:** ANOVA de dos vías con el efecto de la especie (n=10) y el nivel de luz (n=2; AL=Alta luz (>30%), BL=Baja luz (<30%)) en las características de las hojas (total n=80). (ns,  $p > 0,05$ ; \*,  $p < 0,05$ ; \*\*,  $p < 0,01$ ; \*\*\*,  $p < 0,001$ ).

Tipo	Rasgo	Especie			Luz			Interacción			Media		$R^2_{total}$
		F	p	R <sup>2</sup>	F	p	R <sup>2</sup>	F	p	R <sup>2</sup>	AL	BL	
Fisiológicos	Am <sub>area</sub>	52	***	0,53	285	***	0,32	9	***	0,09	9,5	5,7	0,94
	Am <sub>masa</sub>	69	***	0,82	0	ns	0	9	***	0,1	124,7	122,8	0,92
	EFUN	32	***	0,63	58	***	0,13	5	***	0,11	78,4	57,2	0,87
	EUAi	5	***	0,26	34	***	0,21	3	**	0,16	76,4	100,5	0,63
	gS <sub>area</sub>	8	***	0,22	172	***	0,54	2	ns	0,05	0,14	0,06	0,81
	gS <sub>masa</sub>	18	***	0,56	29	***	0,1	4	***	0,13	1,76	1,25	0,79
Bioquímicos	C:N	77	***	0,76	116	***	0,13	4	***	0,04	22,9	17,1	0,93
	K <sub>area</sub>	31	***	0,38	379	***	0,51	3	*	0,03	0,35	0,16	0,92
	K <sub>masa</sub>	13	***	0,34	122	***	0,34	6	***	0,16	4,05	2,91	0,84
	N <sub>area</sub>	15	***	0,48	31	***	0,11	7	***	0,21	1,80	1,47	0,80
	N <sub>masa</sub>	49	***	0,69	89	***	0,14	5	***	0,07	22	30	0,90
	P <sub>area</sub>	11	***	0,25	209	***	0,53	3	**	0,07	0,14	0,083	0,85
	P <sub>masa</sub>	15	***	0,52	16	***	0,06	6	***	0,2	1,69	1,55	0,78
	K.r <sub>area</sub>	2	*	0,15	23	***	0,17	3	**	0,23	0,13	0,08	0,55
	K.r <sub>masa</sub>	3	**	0,28	1	ns	0,01	2	ns	0,14	1,69	1,50	0,28
	N.r <sub>area</sub>	13	***	0,41	2	ns	0,01	12	***	0,38	0,84	0,73	0,79
	N.r <sub>masa</sub>	26	***	0,53	58	***	0,13	10	***	0,21	11	14	0,87
	P.r <sub>area</sub>	13	***	0,23	173	***	0,34	17	***	0,3	0,06	0,027	0,87
	P.r <sub>masa</sub>	14	***	0,33	34	***	0,09	17	***	0,41	0,65	0,485	0,83
Morfoestructurales	AFE	29	***	0,42	229	***	0,37	8	***	0,12	12,6	20,5	0,91
	LF	24	***	0,45	130	***	0,28	7	***	0,14	184	272	0,87
	CMSF	55	***	0,73	37	***	0,06	9	***	0,12	358	314	0,91
	Dh	28	***	0,61	45	***	0,11	7	***	0,15	0,33	0,38	0,87
	Gh	52	***	0,32	852	***	0,59	8	***	0,05	0,27	0,15	0,96
	MFA	29	***	0,42	232	***	0,37	8	***	0,11	0,087	0,056	0,90

## 2.2 Redes de rasgos foliares en ambientes lumínicos contrastantes

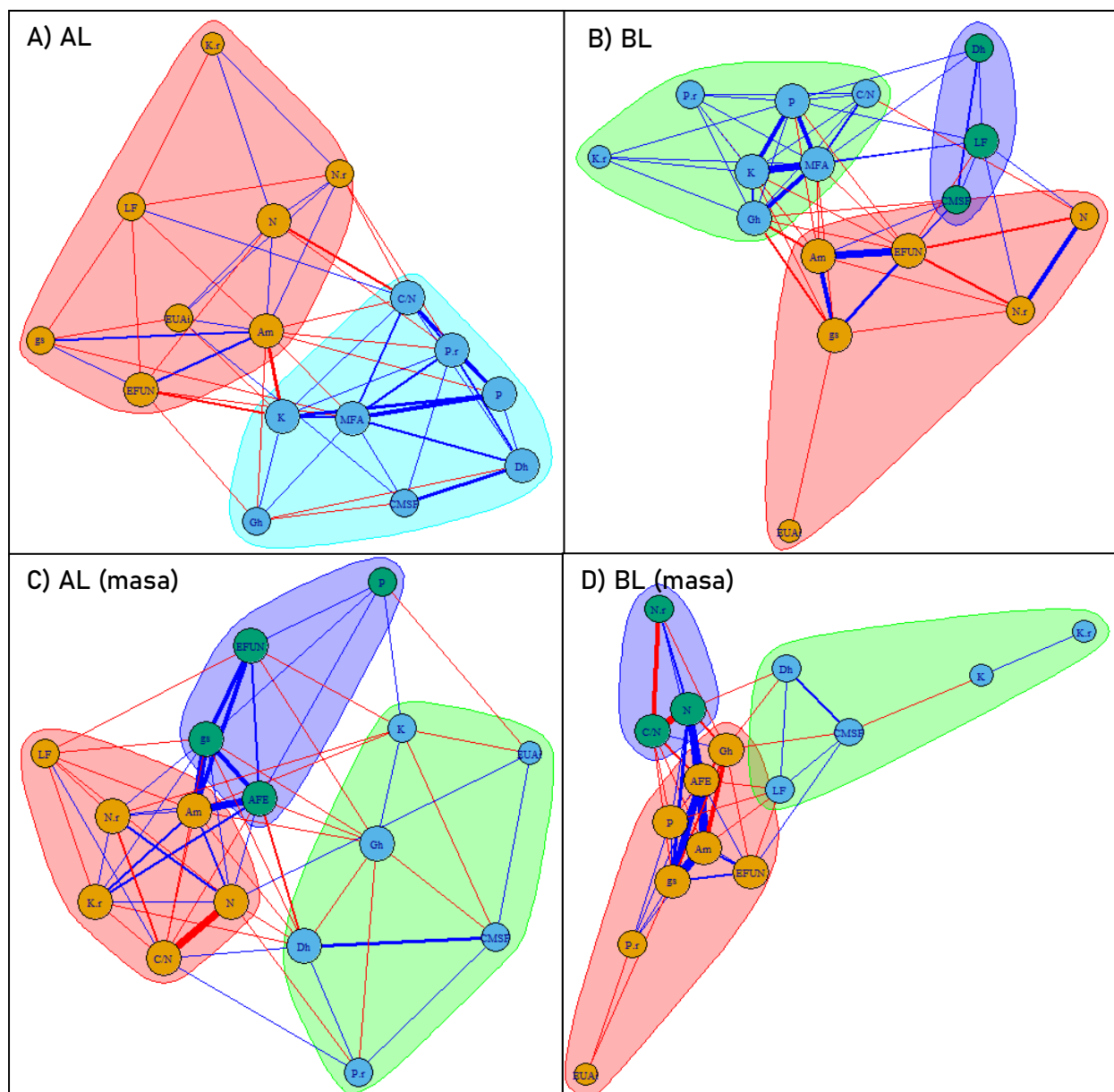
Todas las redes presentaron diferente cantidad de correlaciones rasgo-rasgo ( $|r| > 0,3$  y  $p < 0,05$ ) y por tanto una topología diferente (Figura 2-1). Todas las diferencias de los

parámetros de las redes entre alta y baja luz fueron significativas ( $p < 0,05$ ) (Figura 2-2, **Anexo G**). Independientemente del tipo de red, el diámetro (área = 1,40 y masa = 1,63) y la longitud media del camino (área = 0,74 y masa = 0,81) fueron mayores en baja luz, mientras que la modularidad fue mayor en alta luz (área = 0,20 y masa = 0,18). Esto indica que en baja luz hay una mayor independencia general entre los rasgos de la red, en cambio, en alta luz tienden a formarse grupos de rasgos (módulos o subredes) con fuertes conexiones entre ellos, pero relativamente independientes de los demás. La densidad de borde, la conectividad y el coeficiente de agrupación promedio, no tuvieron un comportamiento homogéneo respecto a la luz como los parámetros anteriores. Estos parámetros fueron mayores en alta luz para las redes construidas con base en la masa (D.Borde = 0,52, Conectividad = 0,28 y Coef.agrup = 0,62), pero más altos en baja luz para las redes construidas con base en el área (D.Borde = 0,49, Conectividad = 0,27 y Coef.agrup = 0,61), lo que sugiere que una mayor conexión o integración fenotípica de los rasgos, depende de las unidades en la que estos se expresen.

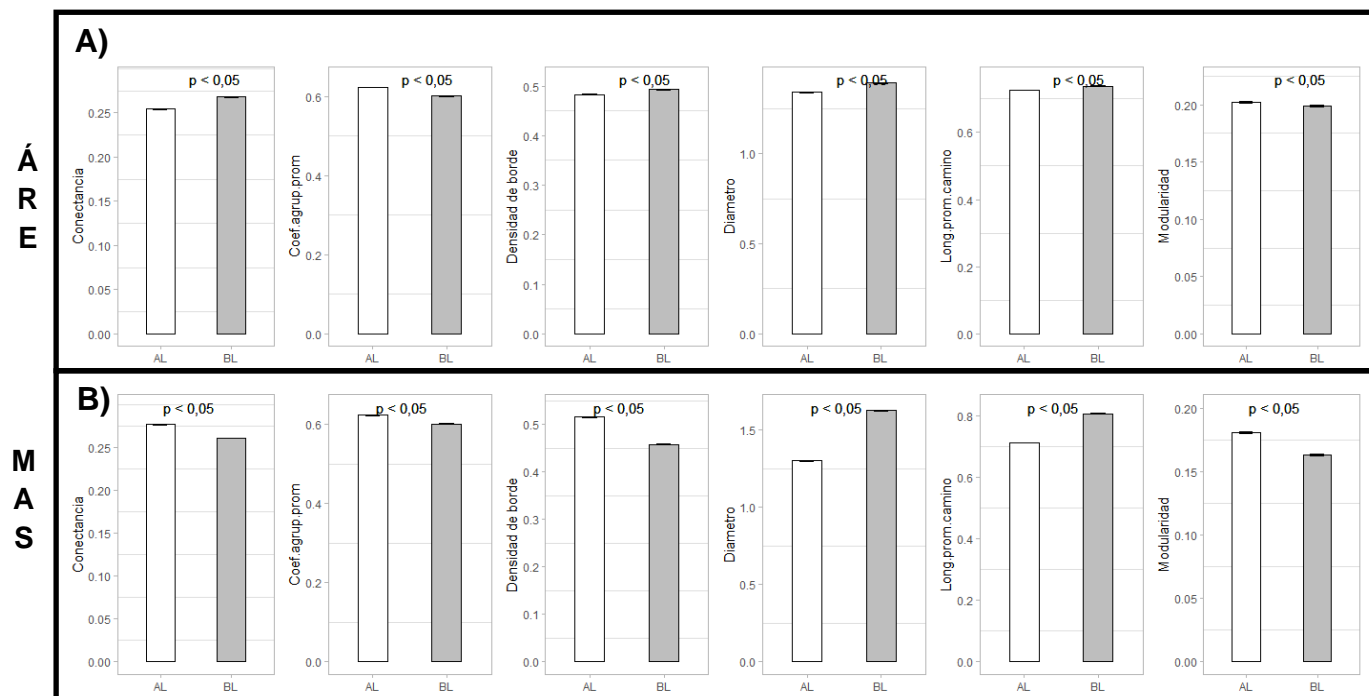
La composición de los módulos difirió entre las condiciones de luz para ambos tipos de redes (Figura 2-1: Redes de rasgos foliares en alta luz (AL) y baja luz (BL) con los rasgos (Am, gs, N, N.r, P, P.r, K y K.r) en función del área (A y B) y en función de la masa (C y D). Las líneas azules representan las conexiones (correlaciones) positivas entre nodos (Rasgos) y las líneas rojas representan las conexiones negativas ( $p < 0,05$ ). A mayor ancho de la línea, mayor correlación absoluta entre los rasgos. Los nodos del mismo color pertenecen al mismo módulo. El tamaño de los nodos representa el grado ponderado de cada rasgo, a mayor tamaño, mayor grado ponderado. , Anexo A). En las redes en función del área, los módulos mantuvieron una composición de rasgos muy similar tanto en alta como en baja luz (Figura 2-1 A-B, Anexo A 1), mientras que en función de la masa se dio una redistribución casi total de los rasgos (Figura 2-1 C-D, Anexo A 2). El CMSF, la Dh y la LF se agruparon fuertemente en respuesta a la menor disponibilidad de luz tanto en área como en masa (Figura 2-1 B-D, Anexo A). En las redes construidas con base en área, MFA fue el rasgo con mayor grado ponderado tanto en AL como en BL (seguido de Am<sub>área</sub> y Gh, respectivamente) (Figura 2-3 A, Anexo A 1-2). Los rasgos con mayor intermediación fueron Am<sub>área</sub> en AL y la LF en BL (seguidos de C/N y gs, respectivamente) (Figura 2-3 B, Anexo B 1-2). En las redes construidas con base en la masa, Am<sub>masa</sub> tuvo el mayor grado ponderado en AL (seguido del AFE), por su parte, AFE tuvo el mayor grado ponderado en BL (seguido de la Am) (Figura 2-3:

Rasgos con mayor grado ponderado (o “rasgos clave”) (A) e intermediación (B) en cada una de las cuatro redes construidas. Las barras de error representan el error estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ). A, Anexo B 3-4). Los rasgos con mayor intermediación fueron Gh en AL y CMSF en BL (seguidos de  $g_{S_{masa}}$  y Dh, respectivamente) (Figura 2-3 B, Anexo B 3-4). Todos los rasgos presentaron diferencias significativas en el grado ponderado y la intermediación entra alta y baja luz (con excepción del valor de intermediación del CMSF y K.r en BL área) (Anexo C).

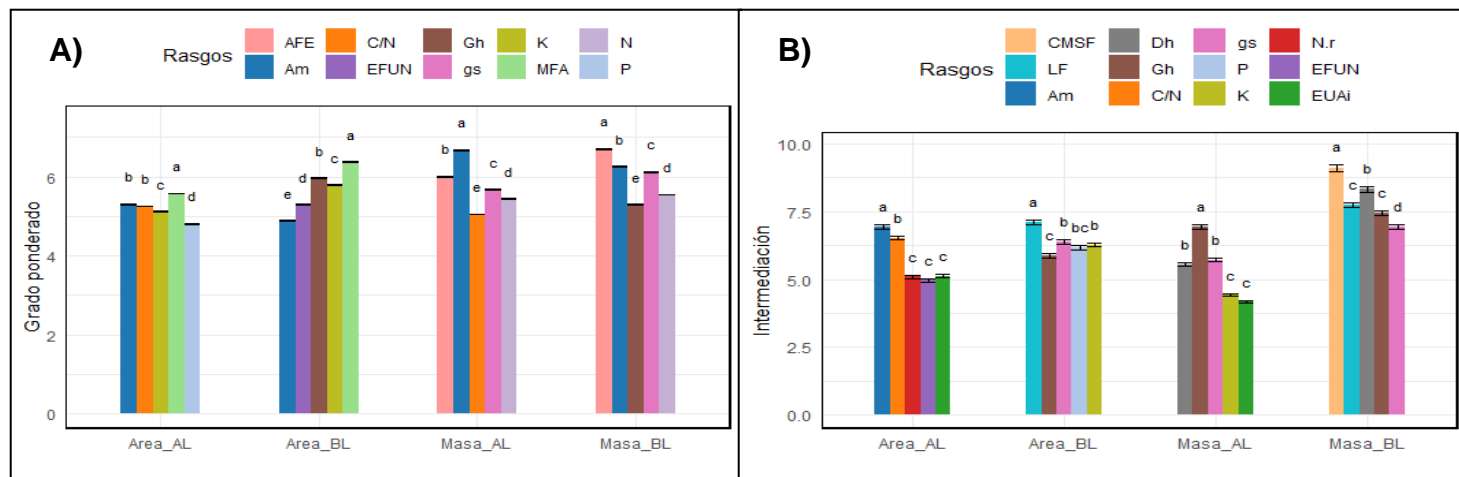
**Figura 2-1:** Redes de rasgos foliares en alta luz (AL) y baja luz (BL) con los rasgos (Am, gs, N, N.r, P, P.r, K y K.r) en función del área (A y B) y en función de la masa (C y D). Las líneas azules representan las conexiones (correlaciones) positivas entre nodos (Rasgos) y las líneas rojas representan las conexiones negativas ( $p < 0,05$ ). A mayor ancho de la línea, mayor correlación absoluta entre los rasgos. Los nodos del mismo color pertenecen al mismo módulo. El tamaño de los nodos representa el grado ponderado de cada rasgo, a mayor tamaño, mayor grado ponderado.



**Figura 2-2:** Diferencias entre los parámetros de las redes construidas con base en el área (A) y con base en la masa (B) entre alta (AL) y baja luz (BL). Las barras de error representan el error estándar.



**Figura 2-3:** Rasgos con mayor grado ponderado (o “rasgos clave”) (A) e intermediación (B) en cada una de las cuatro redes construidas. Las barras de error representan el error estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).



## 2.3 Relaciones entre los rasgos funcionales de las hojas

Los muestreos aleatorios también revelaron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en las conexiones rasgo-rasgo (o correlaciones) entre las redes en alta y baja luz (**Anexo H**). Independientemente del tipo de red, en alta luz hubo una mayor cantidad de trade-offs (correlaciones negativas, área = 26 y masa = 32), mientras que en baja luz las correlaciones fueron en promedio más fuertes que en alta luz (área = 0,54 y masa = 0,57). Las coordinaciones (correlaciones positivas) y la cantidad de conexiones rasgo-rasgo (correlaciones con  $p < 0,05$ ) siguieron el mismo patrón que la densidad de borde, la conectividad y el coeficiente de agrupación promedio, es decir, fueron mayores en alta luz para las redes construidas con base en la masa (Coordinaciones = 30 y conexiones = 62), pero más altos en baja luz para las redes construidas con base en el área (Coordinaciones = 37 y conexiones = 59). Gracias a un análisis complementario (**Anexo D**, **Anexo E**) encontramos que la cantidad de conexiones estaba fuertemente correlacionada con la densidad de borde y la conectividad ( $r = 0,95$  y  $r = 0,84$ , respectivamente), las cuales a su vez también se correlacionan de manera positiva con el coeficiente de agrupación promedio, lo cual devela el origen del patrón descrito anteriormente. En resumen, la estructura y las conexiones de las redes de rasgos funcionales no solo se ven afectadas por la luz, sino también, por las unidades en las que se expresan los rasgos, lo cual sugiere que, a mayor disponibilidad de luz, existe una mayor integración fenotípica y conexiones rasgo-rasgo en función de la masa, mientras que, los rasgos se integran más en función del área en condiciones de menor disponibilidad lumínica.

En el caso concreto las redes graficadas (**Figura 2-1**), la cantidad de “trade-off” para las redes en alta luz fueron 24 y 31, mientras que para las redes en baja luz fueron 20 y 23 (para área y masa respectivamente). De los 20 “trade-off” en la red de baja luz área, 14 también estaban presentes en la de alta luz área (70%), por su parte, de los 23 “trade-off” en la red de baja luz masa, 15 también estaban presentes en la de alta luz masa (65%), lo que sugiere que la mayor parte de este tipo de correlaciones entre rasgos foliares suelen mantenerse independientemente de las condiciones lumínicas contrastantes. Hubo cinco “trade-off” que estuvieron presentes en todas las redes (**Figura 2-1**). Hojas más gruesas (Gh) se correlacionaron negativamente con la tasa fotosintética máxima (Am), con la eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno (EFUN) y el contenido de materia seca foliar (CMSF), a su vez, las hojas con mayor EFUN tuvieron una menor

longevidad foliar (LF), y las hojas con mayores concentraciones de nitrógeno (área y masa) tuvieron una menor relación carbono-nitrógeno (C/N).

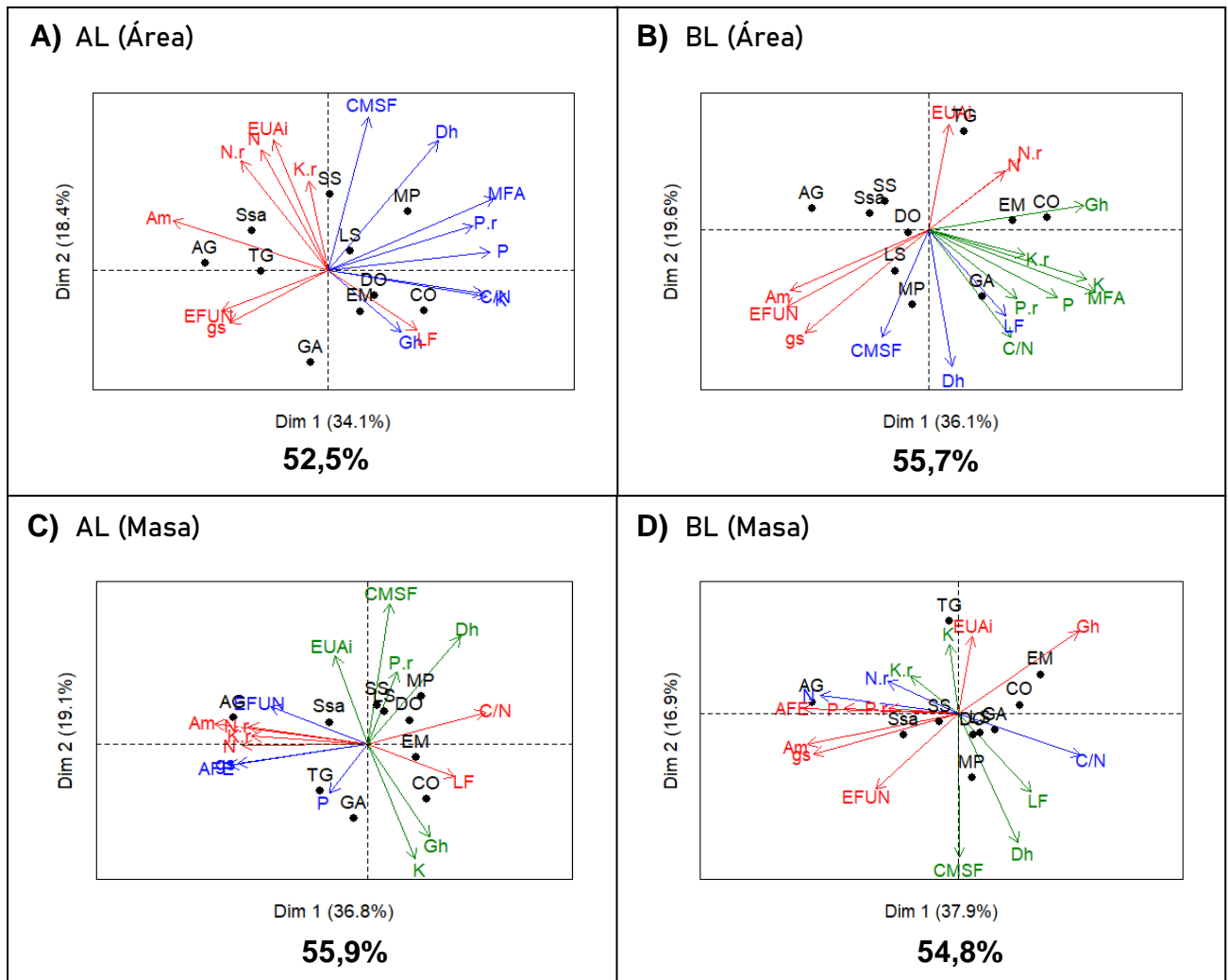
## 2.4 Estrategias de las especies en alta luz y baja luz

Todos los análisis de componentes principales explicaron más del 52% de la variación de los rasgos funcionales foliares en las dos primeras dimensiones (**Figura 2-4**). En términos generales, el primer componente de todos los ACP representó un eje dominado por rasgos fisiológicos y bioquímicos, donde las especies se distribuyeron desde aquellas con altas tasas fotosintéticas ( $A_m$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ) y eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno (EFUN) (especies “adquisitivas”), hasta especies con una mayor relación carbono-nitrógeno (C:N), mayor masa foliar por área (MFA) (o menor Área Foliar Específica, AFE, en el caso de las redes basadas en la masa) y una mayor longevidad Foliar (LF) (especies “conservativas”), lo que refleja la variación a lo largo del espectro económico foliar. El segundo componente representó un eje de variación asociado a los rasgos morfoestructurales y la eficiencia en el uso del agua (EUAi) (**Figura 2-4**). En condiciones de alta luminosidad (**Figura 2-4 A-C**), este componente permitió distinguir entre especies con un mayor contenido de materia seca foliar (CMSF), una mayor densidad de tejido foliar ( $D_h$ ), una mayor EUAi y hojas menos gruesas ( $G_h$ ). En cambio, en condiciones de baja luminosidad (**Figura 2-4 B-D**), el segundo componente diferenció entre especies con mayor CMSF y  $D_h$ , pero con hojas más delgadas ( $G_h$ ) y una menor EUAi. En otras palabras, la relación entre el CMSF, la  $D_h$  y el  $G_h$  entre condiciones lumínicas en el segundo componente se mantuvieron, pero la EUAi cambió de dirección.

Al comparar la ordenación/agrupación de los rasgos entre los módulos de las redes (**Figura 2-1**) y los ACP (**Figura 2-4**), los módulos no constituyeron ejes independientes de rasgos. No obstante, los rasgos agrupados en los módulos de las redes con base en el área (**Figura 2-1 A-B**) formaron grupos de rasgos relativamente bien diferenciados en los ACP (**Figura 2-4 A-B**) en comparación con los módulos de las redes con base en la masa (**Figura 2-1 C-D**, **Figura 2-4 C-D**). Además, encontramos que aquellos rasgos que tuvieron una mayor variación entre los valores de las especies y mayor calidad de representación ( $\cos^2$ ) en la primera componente de todos los ACP (**Anexo F**), coincidieron con los rasgos que tuvieron mayor grado ponderado en cada una de las redes (**Figura 2-3 A**).



**Figura 2-4:** Análisis de componentes principales con los rasgos en unidades de masa y de área para alta luz y baja luz. Los colores de las flechas representan los rasgos contenidos en cada módulo de las redes de la **Figura 2-1**.



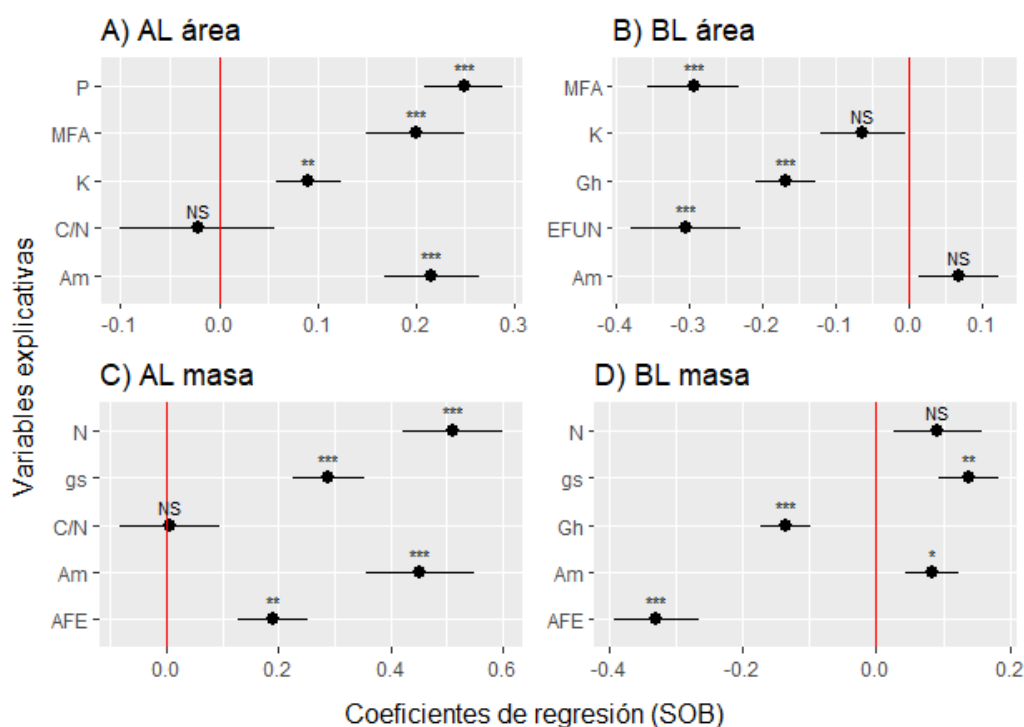
## 2.5 Rasgos funcionales y su relación con el desempeño de las especies

El grado ponderado del rasgo no resultó ser un buen predictor de la tasa de crecimiento relativa de las especies (**Anexo I**); sin embargo, para la sobrevivencia (SOB), la mayoría de los modelos resultaron significativos. En estos modelos cuyo coeficiente de regresión fue significativo, se observó que los "rasgos clave", es decir, aquellos con el grado ponderado más alto, tuvieron un efecto positivo en la sobrevivencia en AL, tanto en área

como en masa (**Figura 2-5 A-C**). Por el contrario, en BL, casi todos los rasgos con el grado ponderado más alto tuvieron un efecto negativo en la sobrevivencia (**Figura 2-5 B-D**).

Los rasgos que fueron identificados como rasgos clave en AL en función del área y de la masa, tuvieron mayores valores medios para esa condición lumínica, mientras que en BL, los rasgos clave tuvieron un menor valor medio para esa condición (**Tabla 2-1**). Es de destacar que el grado ponderado de la tasa fotosintética máxima (Am) fue el único que tuvo un efecto positivo en la sobrevivencia tanto en AL como en BL (pese a que no fue significativo en BL área). Además, la Am y la MFA (o su inversa, el AFE) se mantuvieron dentro de los cinco rasgos con mayor grado ponderado en todas las redes y en general al menos uno de los tres tipos de rasgos (fisiológicos, bioquímicos y morfoestructurales) resultaron ser clave dentro de las redes.

**Figura 2-5:** Coeficientes de regresión de los modelos logísticos simples con datos agrupados para la sobrevivencia (SOB) de los cinco rasgos con mayor grado ponderado en cada red como variables explicativas. Se presenta el estimador puntual del coeficiente (punto negro) y su desviación estándar (líneas negras horizontales). La línea roja vertical indica el valor cero. (NS,  $p > 0,05$ ; \*,  $p < 0,05$ ; \*\*,  $p < 0,01$ ; \*\*\*,  $p < 0,001$ ).



Observando los coeficientes de regresión (**Figura 2-5**), el grado ponderado de los rasgos con un efecto positivo sobre la sobrevivencia en AL área, de mayor a menor efecto, fueron: P, Am, MFA y K. La relación carbono nitrógeno (C/N) tuvo un efecto negativo, pero no fue estadísticamente significativo. En AL masa, los coeficientes de regresión también revelaron el efecto positivo del grado ponderado de los rasgos y de mayor a menor efecto fueron: N, Am, gs y AFE. La relación carbono nitrógeno (C/N) también tuvo un efecto positivo, pero tampoco fue estadísticamente significativo. Por su parte, en BL área los coeficientes mostraron un efecto negativo del grado ponderado de los rasgos sobre la sobrevivencia. De mayor a menor fueron: EFUN, MFA, y Gh. El K y gs no fueron significativos. Finalmente, en BL masa, AFE y Gh también tuvieron un efecto negativo sobre la sobrevivencia, pero gs y Am tuvieron un efecto positivo. El grado ponderado de N también tuvo un efecto positivo, pero no fue significativo. En general, un mayor grado ponderado no significó un mayor efecto en la sobrevivencia.

## 3. Discusión

### 3.1 Variación de rasgos foliares en ambientes lumínicos contrastantes

Los resultados mostraron que la mayor o menor disponibilidad lumínica generan diferentes estrategias en las plantas y reflejaron la capacidad de estas para ajustar su fisiología y morfología en respuesta a condiciones lumínicas particulares del entorno. En condiciones de alta luz las plantas exhibieron algunos de los rasgos típicos reportados en otras investigaciones (Mazzanatti et al., 2016; Rozendaal et al., 2006; Xiao et al., 2015), como una mayor  $Am_{\text{área}}$ , EFUN y conductancia estomática ( $g_s$ , tanto en área como en masa), junto con un mayor CMSF, hojas más gruesas ( $G_h$ ) y con mayor inversión en materia seca por unidad de área (MFA) en comparación con las plantas en baja luz. Estas características les permiten maximizar la ganancia de carbono y enfrentar el exceso de radiación para evitar los efectos de la fotoinhibición (Lichtenthaler, 1996; Rijkers et al., 2000, Wu et al., 2018). La capacidad fotosintética por unidad de masa seca ( $Am_{\text{masa}}$ ) entre las hojas expuestas a alta y baja luz fue similar (Evans & Poorter., 2001). Esto se atribuye a que la capacidad fotosintética aumenta o disminuye linealmente con la inversión en biomasa y por tanto depende de la anatomía de la hoja (Poorter, 2009; Oguchi et al., 2018). En respuesta a la alta luz, las especies también presentaron mayor concentración de nutrientes (Oguchi et al., 2018; Rozendaal et al., 2006), lo cual es indispensable para una mayor capacidad fotosintética. El P se encuentra en las moléculas bioenergéticas como el ATP, las membranas lipídicas y los ácidos nucleicos (Wright et al. 2004). El N es un componente esencial de los cloroplastos (Terashima & Hikosaka., 1995) y de proteínas como la Rubisco (Wright et al., 2004). En condiciones de alta exposición lumínica, mantener concentraciones de  $K > 0.7-0.8\%$  del peso seco ha demostrado que permite mantener una conductancia estomática y del mesófilo adecuada (Jin et al., 2011), además se ha reportado que la deficiencia de K puede disminuir la síntesis de proteínas, así como afectar los mecanismos fotoprotectores (Tränkner et al., 2018).

Al encontrarse en un entorno lumínicamente limitado, las plantas que crecen en el sotobosque dependen de breves pero intensos periodos de luz para capturar hasta el 80% del carbono (Chazdon, 1988). Como mostraron nuestros resultados, para mejorar la


eficiencia en la captura de luz las hojas aumentaron el AFE y eran más delgadas (Rozendaal et al., 2006), ya que deben invertir de manera óptima el poco carbono que secuestran (Poorter et al., 1995; Poorter et al., 2000). Aunque una menor AFE generalmente se ha asociado a una mayor densidad de la hoja (Poorter, 2009; Witkowski & Lamont., 1997), en nuestro estudio la sombra también produjo un aumento en la densidad de las hojas, lo que podría ser un mecanismo de defensa para mejorar la aptitud, ya que investigaciones han demostrado una estrecha relación entre la densidad foliar y la supervivencia en plantas leñosas jóvenes (Alvarez-Clares & Kitajima, 2007). Además, análisis a diferentes escalas sugieren una relación fuerte entre la densidad de las hojas y la longevidad foliar como estrategia adaptativa en entornos caracterizados por bajos niveles de luz o suelos poco productivos (Wright & Cannon 2001; Wright et al. 2004).

La reabsorción de nutrientes foliares es una estrategia de conservación que usan las plantas para reducir su dependencia del suministro o disponibilidad de los elementos en el ambiente (Brant & Chen, 2015; Chen et al., 2021). Aunque hace algunas décadas se pensaba que la reabsorción de nutrientes estaba relacionada con la fertilidad del suelo, la humedad en el suelo o la longevidad foliar, ahora sabemos que ninguno de estos es el principal determinante (Aerts & Chapin, 1999; Huang et al., 2007). Además, teniendo en cuenta la regla propuesta por Tao et al., (2016), donde  $N < 20 \text{ mg g}^{-1}$  denota limitación de N y  $P < 1 \text{ mg g}^{-1}$  indica una limitación de P, ninguno de los individuos de nuestro estudio mostró una limitación de estos elementos (datos no mostrados). Nuestros resultados revelaron en general una mayor reabsorción de nutrientes en AL (no hubo diferencias en  $K.r_{masa}$  y  $N.r_{area}$ ). No encontramos estudios que evaluaran directamente la relación entre la disponibilidad de luz con la reabsorción de nutrientes foliares para comparar nuestros resultados, no obstante, Chapin & Moilanen (1991) reportaron que al sombrear hojas con papel aluminio para minimizar la fotosíntesis, la reabsorción de N y P fue menor en comparación con otros tratamientos, concluyendo que la eficiencia de la reabsorción de nutrientes está fuertemente influenciada por la capacidad de transporte del floema. Se ha reportado en estudios recientes que la reabsorción de N en especies de *Dipterocarpus* está relacionada con la densidad de las venas foliares y que está estrechamente asociada con rasgos como la MFA y el Gh, además de estar correlacionada positivamente con la tasa de crecimiento diamétrico y en altura (Zhang et al., 2015). Por lo tanto, una mayor reabsorción de nutrientes en AL podría deberse a una

mayor densidad de venas foliares, las cuales están asociadas con mayores tasas de fotosíntesis, áreas transversales de células de xilema y floema por vena y transpiración bajo intensidades de luz altas versus bajas (Stewart et al., 2017).

### **3.2 Coordinación de los rasgos funcionales en función del área y de la masa**

El análisis de rasgos en términos de área o de masa ha sido objeto de controversia y discusión durante décadas (Lloyd et al., 2013; Peterson, 1999; Westoby et al., 2013; Wright et al., 2004). Nuestros resultados respaldan y compartimos la opinión de Wright et al. (2004), demostrando la importancia de no limitar los análisis de rasgos a únicamente aquellos basados en el área (Lloyd et al., 2013), ya que ambas aproximaciones pueden aportar información valiosa sobre la adaptación o aclimatación de las especies desde diferentes perspectivas.

Los análisis de rasgos en términos de área y masa a escala mundial (Li et al., 2021; Wright et al., 2004) sugieren que los rasgos están más fuertemente coordinados en términos de masa que de área, sin embargo, nuestro estudio resaltó que una mayor coordinación podría estar supeditada al enfoque de análisis diferencial que resulta de analizar los rasgos en función del área  de la masa. Mientras que la mayor integración a nivel de masa estaría orientada a mantener la economía foliar por unidad de biomasa invertida, a nivel de área se interpreta como la relación de los flujos con la superficie, como la captura de luz (Onoda & Wright., 2018). Además, dado que una mayor coordinación de los rasgos o integración fenotípica está relacionada con una mayor capacidad de la planta para adquirir y transportar de manera eficiente los recursos externos (Rao et al., 2023), parece lógico encontrar una mayor coordinación en alta luz en términos de masa, pero una mayor coordinación en baja luz en términos del área. En ambientes sombreados, generalmente la estrategia de las plantas está orientada a una mayor eficiencia del uso de los recursos para aumentar la captura de luz a través de una menor inversión de carbono por unidad de área, construyendo hojas más grandes, delgadas y con una alta AFE (Givnish, 1988; Goldstein et al., 2016; Rozendaal et al., 2006), junto con una partición adecuada del N entre los químicos utilizados para la cosecha de luz o para la carboxilación (Meier et al., 2002). A pesar de que las hojas sombreadas suelen tener una menor tasa neta de asimilación de CO<sub>2</sub>, al ser más delgadas logran una mayor tasa de asimilación diaria por costo de construcción en

comparación con las hojas gruesas de sol (Tateno & Taneda., 2007). Además, algunas investigaciones sugieren que puede haber una mayor divergencia adaptativa en la morfología y fisiología en las hojas de sombra que en las hojas de sol, en la cual la limitación intraespecífica de alcanzar mayores valores de AFE es un aspecto clave (Legner et al., 2014).

Por su parte, en ambientes donde la disponibilidad lumínica no constituye una limitante ambiental, las plantas invierten más carbono en el crecimiento y metabolitos secundarios, lo que se ve reflejado en un aumento de la TCR (Cavatte et al., 2012). Rasgos como el área foliar y el AFE han demostrado estar correlacionados negativamente con la tasa neta de asimilación de carbono con base en la masa y la TCR en árboles juveniles (Cavatte et al., 2012; Iida et al., 2014). Estudios con grandes y pequeños grupos de especies de plantas en zonas tropicales concluyeron que no solo la altura de las plantas fue mayor en condiciones de sol independientemente de los requerimientos lumínicos de cada especie, sino que, además, las plantas tolerantes a la sombra tienen el potencial de lograr una fotoaclimatación eficiente y, por lo tanto, altas tasas de crecimiento a plena exposición (Augspurger, 1984; Krause et al., 2012).

Nuestros resultados fueron parcialmente consistentes con los resultados reportados en otro estudio donde se evaluaron los efectos de la disponibilidad lumínica y la estacionalidad (Rao et al., 2023), es decir, aunque también encontramos un mayor diámetro y longitud promedio del camino en BL, la modularidad en nuestro caso fue mayor en AL. Los módulos son conjuntos de rasgos que tienden a agruparse dentro de una red debido a una mayor covariación entre estos, pero de manera relativamente independiente de otros grupos (He et al., 2020). Un mayor diámetro y longitud promedio del camino indican una mayor independencia entre los rasgos (He et al., 2020), mientras que, una mayor modularidad significa una mayor separación entre los módulos, lo que resulta ventajoso para adaptarse a condiciones cambiantes, ya que confiere robustez a la red (Alon, 2003). Tanto las condiciones de exceso de luz como una baja disponibilidad lumínica pueden generar estrés en las plantas (Lichtenthaler, 1996). Aunque el estrés en condiciones de sombra moderada puede reducir la tasa fotosintética de las hojas, así como los niveles de productos fotosintéticos y la acumulación de biomasa (Tateno & Taneda., 2007), se ha reportado que tanto para herbáceas como para plantas leñosas, sombreados moderados pueden ser beneficiosos para el crecimiento de algunas especies (Poorter, 1999; Semchenko et al., 2012), mientras que el exceso de luz puede

generar estrés extremo en las plantas, ya que la cantidad de radiación recibida supera la que puede ser utilizada, lo que causa una limitación en la capacidad de asimilación de  $\text{CO}_2$ , disminución en la actividad enzimática y daños en el aparato fotosintético que se traduce en fotoinhibición (Allahverdiyeva & Aro, 2012; Goldstein et al., 2016). Por lo tanto, una mayor modularidad en AL podría ser ventajosa ya que puede dar mayor libertad de adaptación a las plantas (Flores-Moreno et al., 2019) y puede evitar que fallas en el sistema se propaguen a otros módulos (Stouffer & Bascombe, 2011). Esto se soporta además a partir de la fotoinhibición registrada para algunas especies en AL además de los puntos de saturación lumínica registrados para las especies, los cuales estaban muy por debajo de la condición lumínica a la cual estaban creciendo, por lo cual deben lidiar el exceso de radiación. Esto además se puede verificar con los altos valores de atenuación no fotoquímica encontrados para las especies en esta condición lumínica en comparación con la condición de BL.

Aunque se ha sugerido que los módulos son similares a las dimensiones o ejes de rasgos (Kleyer et al., 2019), los ACP (**Figura 2-4**) identificaron en general dos dimensiones, una fisiológica-bioquímica, y otra estructural y de la eficiencia en el uso de agua que no se correspondían con los módulos de las redes (**Figura 2-1**). Además, los ACP solo lograron explicar entre el 52 y 56% de la variación, lo que resulta en una pérdida sustancial de información que puede ser evitada al usar redes de rasgos como herramienta de análisis principal o complementaria para identificar módulos (o espectros, dimensiones o estrategias) (Liu et al., 2022; Wang et al., 2023). Nuestros resultados mostraron que la composición y cantidad de módulos no solo varía según el ambiente, las formas de vida y la estacionalidad (Liu et al., 2022; Rao et al., 2023; Wang et al., 2023), sino también con las unidades en las que se expresan los rasgos (Anexo A).

En alta luz (AL) obtuvimos diferente cantidad de módulos para cada tipo de red, en  $AL_{\text{área}}$  fueron dos y en  $AL_{\text{masa}}$  fueron tres. Una mayor cantidad de módulos indica que las plantas generan más “dimensiones de rasgos” para adaptarse al entorno (Rao et al., 2023), por lo tanto, en  $AL_{\text{área}}$  (**Figura 2-1 A**) parece que las dimensiones se restringen a una dimensión de rasgos adquisitivos (módulo rojo) y otra de rasgos conservativos (módulo azul), mientras que en  $AL_{\text{masa}}$  (**Figura 2-1 C**) la mayor cantidad de módulos sugiere que existen una mayor cantidad de estrategias de las plantas en términos de mantener la economía foliar, aunque es importante resaltar que estas estrategias no son independientes la una de la otra. En baja luz (BL), tanto en términos de área como de



masa, se establecieron tres módulos, pero con diferente composición de rasgos (**Figura 2-1 B-C**). Estudios han concluido que diferentes combinaciones de rasgos, incluso en hábitats idénticos, pueden producir valores de aptitud similares (Damián et al., 2020; Marks & Lechowicz, 2006; Pistón et al., 2019). Según Bruelheide et al., (2018), estas combinaciones parecen estar predominantemente filtradas por factores a escala local como las condiciones del suelo, las interacciones bióticas, la perturbación y la partición de nichos. Por lo tanto, las especies pueden adaptarse al entorno a través de diferentes estrategias que resultan diferentes combinaciones de rasgos (Rao et al., 2023; Wang et al., 2023; Flores-Moreno et al., 2019).

### 3.2.1 Rasgos centrales e intermediarios

Los rasgos con mayor grado ponderado se consideran “rasgos clave” de la red. No solo son los que tienen más conexiones directas con otros rasgos, sino que también covarían fuertemente con ellos, por lo tanto, son de gran importancia para todo el fenotipo de la planta y pueden estar involucrados en la regulación de funciones clave (Li et al., 2021; Rao et al., 2023). En nuestro estudio el rasgo con mayor grado ponderado en las redes con base en el área (tanto en AL como en BL) fue la MFA (**Figura 2-3 A**). La MFA es un rasgo importante en el crecimiento de las plantas (Lambers & Poorter, 1992) y es uno de los rasgos principales del espectro económico foliar, el cual mide la inversión en masa seca por unidad de área foliar que intercepta la luz y se usa como indicador de las estrategias de las plantas (Wright et al., 2004). Liu et al., (2022) también lo reportaron como un rasgo clave de árboles y lianas en los bosques secos y húmedos de Panamá debido a su relación con la asimilación de carbono. La variación de este rasgo se debe principalmente a cambios en la anatomía foliar, como el grado de refuerzo estructural, el grosor del mesófilo, la cutícula y otras capas celulares (Niinemets, 1999), características estrechamente relacionadas con la captura de luz (Terashima et al., 2011). Por lo tanto, la variación de la MFA constituye una respuesta ecológicamente adaptativa en la cual una mayor biomasa fotosintética por unidad de área foliar mejora la capacidad fotosintética en condiciones de mucha luz, mientras que, al aumentar el área de una determinada unidad de biomasa foliar, la interceptación de la luz aumenta en condiciones de poca luz (Poorter et al., 2009).

Los rasgos con mayor intermediación son rasgos que actúan como “puentes” que conectan diferentes módulos o subredes (He et al., 2020). Encontramos que, en las

redes en términos de área,  $A_m$  tuvo la mayor intermediación en AL, mientras que la LF tuvo la mayor intermediación en BL (**Figura 2-3 B**). Al igual que la MFA, estos son rasgos importantes en el espectro económico foliar descrito por Wright et al., (2004). La  $A_m$  es un rasgo fisiológico importante para aprovechar y/o enfrentar la alta radiación (Goldstein et al., 2016), que puede estar mediando entre los rasgos morfoestructurales y los bioquímicos, ya que tanto la estructura de la hoja como la concentración de elementos (principalmente el nitrógeno) afectan a la capacidad fotosintética (Wright et al., 2004). Mientras que la LF en BL refleja los costos de construcción de las hojas, que en entornos sombreados donde la ganancia de carbono es limitada, solo pueden recuperarse con hojas de vida útil más larga (Rijkers, 2000). La LF podría estar mediando principalmente con los rasgos estructurales ya que para lograr una vida útil prolongada se requiere que estas sean resistentes al estrés físico y a los herbívoros, propiedades que se han relacionado con la MFA y otros aspectos estructurales de las hojas (Coley & Barone, 1996).

A diferencia de las redes con base en el área, en las redes con base en la masa, cuatro de los cinco rasgos clave principales fueron los mismos para AL y BL, solo que en diferente orden de importancia (**Figura 2-3 A**). El AFE,  $A_m$ ,  $g_s$  y  $N_{masa}$  son rasgos que están estrechamente relacionados con el balance de carbono en la planta y la capacidad fotosintética, por tanto, la capacidad de ajustar estas características es crucial para maximizar el crecimiento en diferentes condiciones de luz y evitar los efectos de la fotoinhibición (Mazzanatti et al., 2016; Rozendaal et al., 2006). En contraste con los rasgos clave, los rasgos con mayor intermediación fueron diferentes (**Figura 2-3 B**). El Gh (grosor de la hoja) fue el rasgo de mayor intermediación en AL, el cual se sabe que es una de las características anatómicas importantes en altas irradiancias, ya que generalmente se traduce en mayor cantidad de capas de células de empalizada, mayor capacidad fotosintética y tasas de respiración que permiten aprovechar y enfrentar la luz excesiva (Pearcy 1987; Vogelmann et al. 1996), para lo cual también es necesario un mayor contenido de nitrógeno y proteínas fotosintéticas (Goldstein et al., 2016). Por su parte, en BL el rasgo con mayor intermediación fue el CMSF, el cual está relacionado negativamente con potencial de crecimiento y positivamente con longevidad foliar, además, un mayor CMSF generalmente otorga dureza y en consecuencia resistencia a daños físicos por herbivoría, viento, fuertes precipitaciones, etc (Pérez-Harguindeguy et al., 2016). Por lo tanto, el CMSF parece estar mediando entre todos los demás rasgos

para mantener una economía del carbono positiva debido a la limitada capacidad de captura que resulta del ambiente sombreado.

### **3.3 Rasgos clave como predictores de la sobrevivencia**

Diversos estudios han demostrado la eficacia de los rasgos funcionales foliares como predictores del crecimiento y la sobrevivencia de las plantas (Dos Santos & Ferreira, 2020; Guimarães et al., 2018; Poorter & Bongers, 2006). No obstante, el empleo del grado de centralidad del rasgo como variable explicativa, desde una perspectiva integral, como la ofrecida por los análisis de redes para comprender el desempeño de las especies, ha sido poco explorado. Los rasgos con un grado ponderado más alto no solo tienen un mayor número de conexiones con otros rasgos, sino que estas conexiones son también más fuertes, lo que sugiere una mayor integración fenotípica del propio rasgo (Rao et al., 2023). Aunque en esta investigación, los rasgos clave no fueron buenos predictores de la TCR, un estudio reciente concluyó que los rasgos con mayor grado ponderado tenían correlaciones estrechas con la TCR en diferentes condiciones lumínicas, así como una mayor plasticidad fenotípica (Rao et al., 2023). Matesanz et al., (2021) también reportaron una correlación positiva entre plasticidad e integración, donde los rasgos más integrados, tanto en ambientes estresantes como favorables, mostraron una mayor plasticidad.

En comparación con aquellos rasgos que presentan escasa o nula plasticidad, generalmente se asume que los rasgos foliares que exhiben una considerable plasticidad en respuesta a la irradiancia son de mayor relevancia para el desempeño de la planta en distintos entornos lumínicos (Bongers & Popma, 1988). Sin embargo, la mayor conectividad de los rasgos y, por lo tanto, un intercambio eficiente de recursos tiene un costo energético que puede no ser ventajoso en todas las condiciones ambientales (Flores-Moreno et al., 2019). Lo anterior podría ser una de las razones por las que los coeficientes de los rasgos con alto grado ponderado tuvieron un efecto positivo en la sobrevivencia en AL, pero un efecto negativo en BL, ya que una mayor conexión de los rasgo en condiciones limitantes de luz podría sugerir un costo que podría evitar obtener un balance de carbono positivo, además, la influencia del estrés ambiental en los rasgos clave podría propagarse de manera inevitable a otros rasgos, lo que podría afectar la integración fenotípica, la plasticidad y, en última instancia, el desempeño de las especies (Rao et al., 2023).

La tasa fotosintética máxima ( $A_m$ ) y la masa foliar por área (MFA, o su inversa, el AFE) fueron los únicos rasgos clave que se mantuvieron en todas las redes. Rao et al., (2023) también encontraron que determinados rasgos mantuvieron su importancia dentro de las redes a través de diferentes gradientes de luz y estaciones, lo que puede reflejar el efecto continuo de la selección en los rasgos centrales en términos de sus estrechas asociaciones con el desempeño de las plantas. La MFA y la  $A_m$  se han reportado como co-determinantes de la variación interespecífica del crecimiento en altura en ambientes con mayor disponibilidad lumínica y como variables explicativas en conjunto de aproximadamente el 50% del equilibrio entre el crecimiento y la supervivencia de toda la planta en un ambiente con mucha luz versus poca luz (Sterck et al., 2006).

## 4. Conclusiones y recomendaciones

### 4.1 Conclusiones

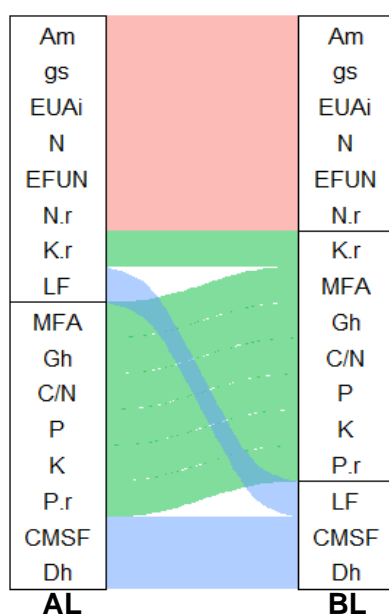
La mayor o menor disponibilidad lumínica generaron diferentes estrategias en las plantas y reflejaron la capacidad de estas para ajustar su fisiología y morfología en respuesta a condiciones lumínicas particulares del entorno. En alta luz, las especies presentaron mayores valores en los rasgos que les permiten maximizar la ganancia de carbono y enfrentar el exceso de radiación para evitar los efectos de la fotoinhibición, por su parte, en baja luz las especies tuvieron mayores valores en relacionados con una estrategia conservativa del uso de los recursos, mejorando la eficiencia en la captura de luz para invertir de manera óptima el poco carbono que secuestran.

Las plantas mostraron una mayor integración fenotípica con los rasgos en función de la masa en alta luz, pero una mayor integración fenotípica con los rasgos en función del área para baja luz, lo cual sugiere que en alta luz las plantas tendieron a aprovechar la disponibilidad del recurso para acumular biomasa y crecer, mientras que en baja luz el fenotipo estaba enfocado a usar eficientemente los recursos por cada unidad de área fotosintética. Esto demuestra la importancia de no limitar los análisis de rasgos a únicamente aquellos basados en el área o masa, ya que ambas aproximaciones pueden aportar información valiosa sobre la adaptación o aclimatación de las especies desde diferentes perspectivas. Las redes de rasgos también fueron una herramienta útil para identificar el rol de rasgos particulares dentro del fenotipo integrado. Los rasgos relacionados con la captura de luz como la  $A_m$ , la MFA y su inversa (el AFE) fueron rasgos clave tanto en AL y BL, así como en las redes construidas con base en la masa. Los rasgos intermediarios realmente tenían un rol de mediadores entre diferentes tipos de rasgos de la red.

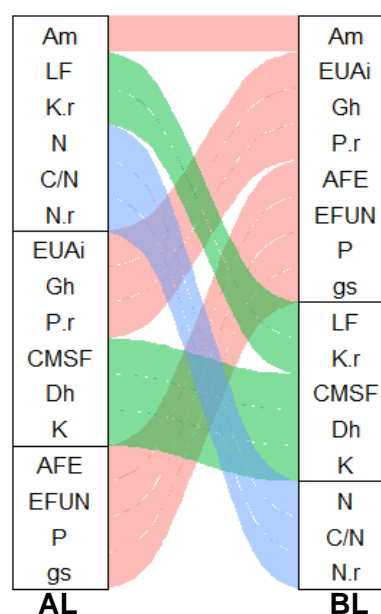
Finalmente, los modelos basados en el grado ponderado de los cinco principales rasgos de cada no fueron buenos predictores de la TCR en volumen de las plantas. No obstante, fueron buenos predictores de la sobrevivencia en ambas condiciones lumínicas. En AL luz el mayor grado ponderado tuvo un efecto positivo en la sobrevivencia, mientras que en baja luz el efecto fue negativo, probablemente debido al costo que sugiere el tener un fenotipo más integrado en condiciones ambientes limitados como lo es BL.

**A. Anexo:** Cambio de la composición de los módulos de las redes de rasgos en función del área y en función de la masa entre alta luz (AL) y baja luz (BL). Los colores muestran los cambios en la composición de los módulos.

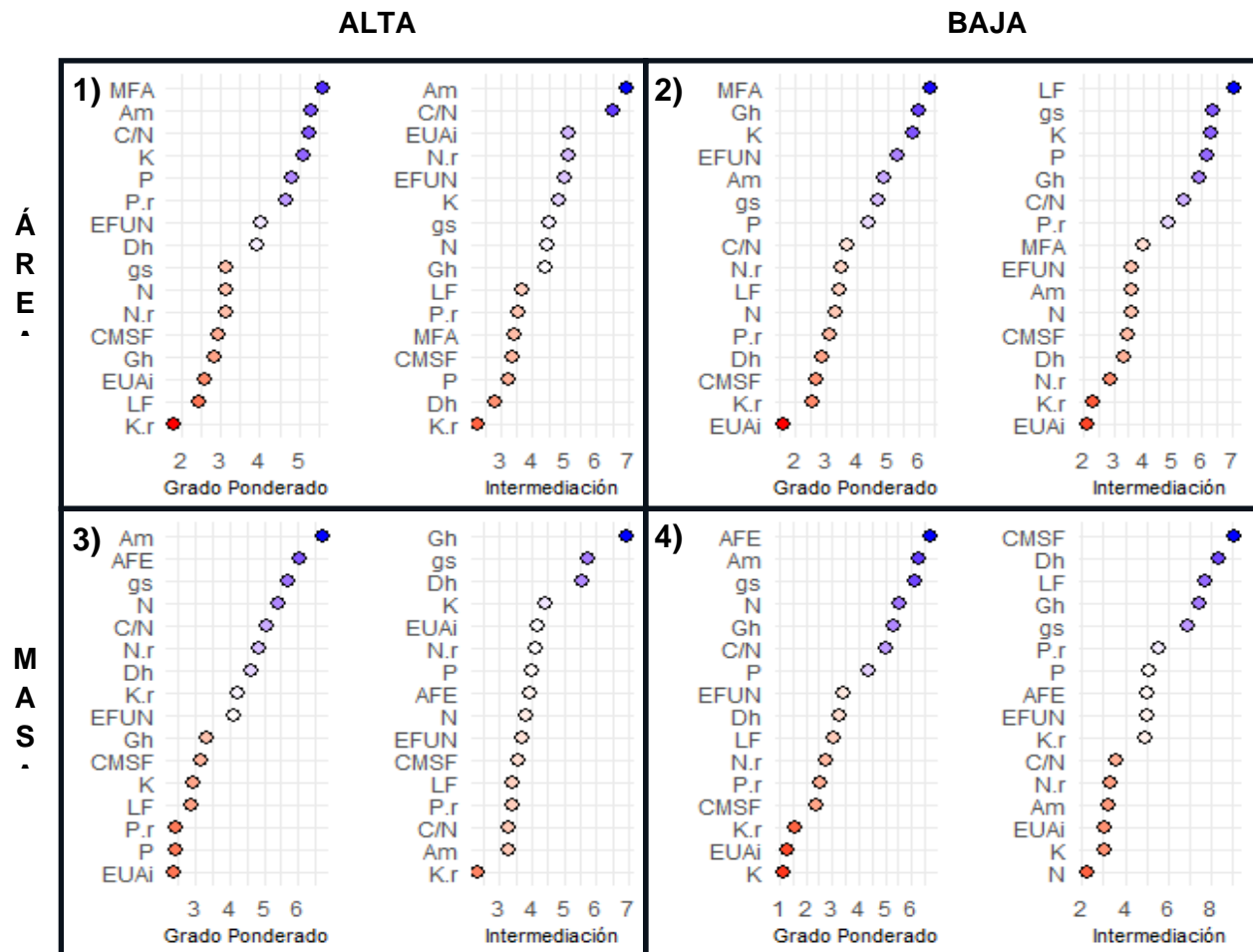
1) Redes Área



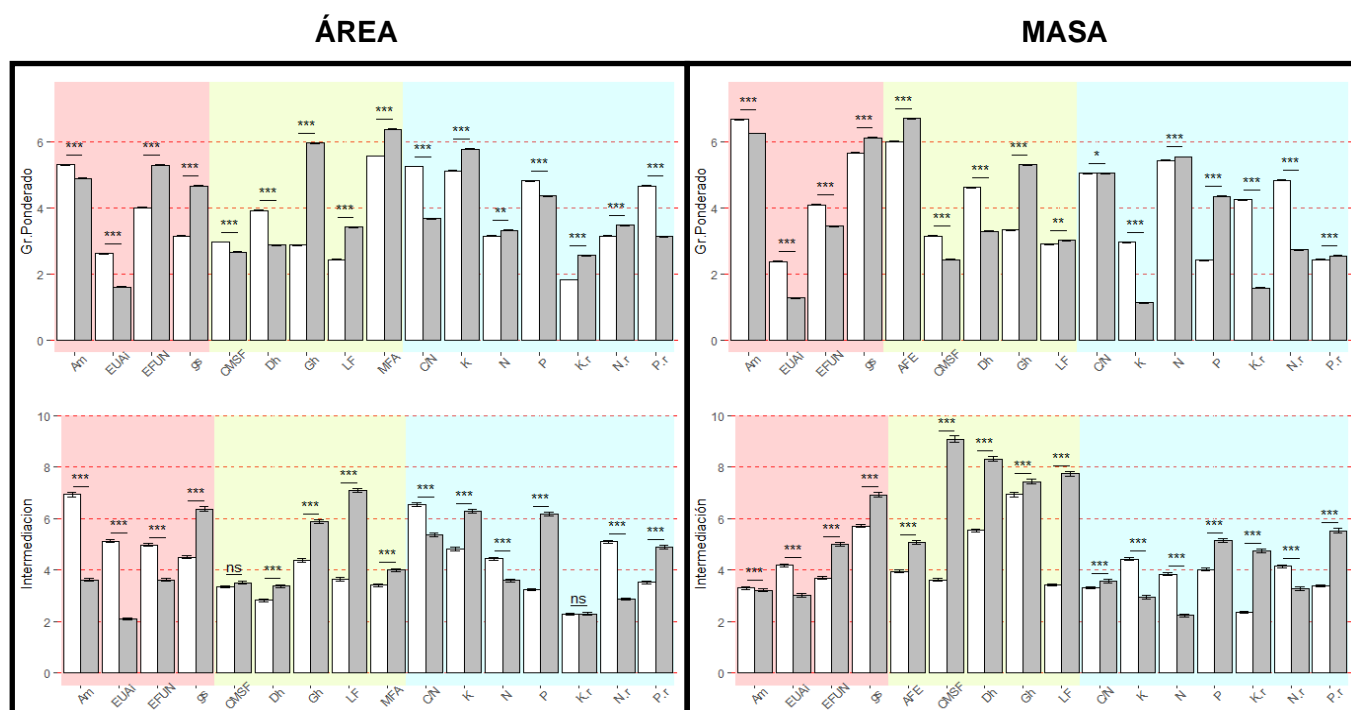
2) Redes Masa



## B. Anexo: Parámetros de los rasgos para las redes construidas con base en el área (A y B) y en la masa (C y D).

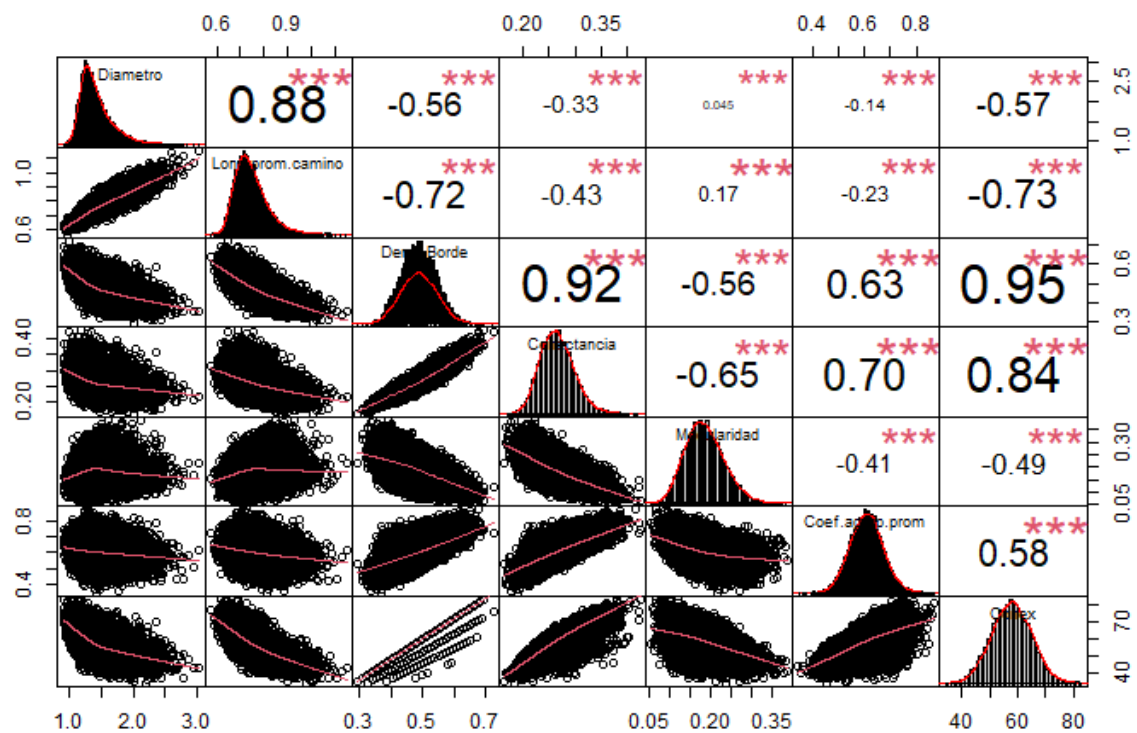


## C. Anexo: Comparación del grado ponderado y la intermediación de los rasgos funcionales entre AL (barras blancas) y BL (barras grises) para las redes construidas con base en el área y con base en la masa.

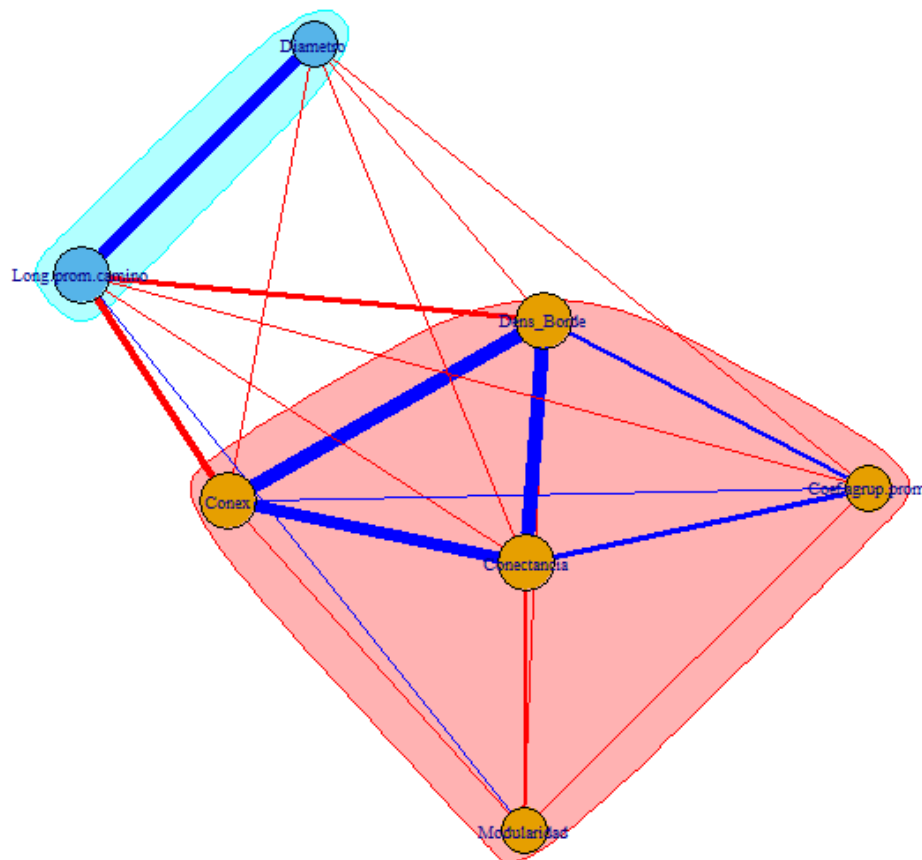




**D. Anexo:** Correlaciones entre los parámetros de las redes y la cantidad de conexiones.



**E. Anexo:** Red de correlaciones entre los parámetros generales de la red y la cantidad de conexiones (correlaciones totales) construida con los dos resultados del muestreo aleatorio. Las líneas azules representan correlaciones positivas y las rojas correlaciones negativas. El ancho de la línea representa la magnitud de la correlación, a mayor anchura, mayor correlación.



**F. Anexo:** Calidad de representación de las variables ( $\text{Cos}^2$ ) sobre los dos primeros componentes principales del ACP. Los círculos verdes corresponden a una mayor representación, los naranjas y ocre a una representación intermedia y los rojos una baja representación de la variable en cada componente.

AL área		BL área		AL masa		BL masa	
	Dim.1 Dim.2		Dim.1 Dim.2		Dim.1 Dim.2		Dim.1 Dim.2
Am	0.62 0.06	Am	0.57 0.01	AFE	0.75 0.02	AFE	0.93 0
C/N	0.62 0.01	C/N	0.2 0.34	Am	0.9 0.02	Am	0.88 0.03
CMSF	0.04 0.6	CMSF	0.07 0.34	C/N	0.54 0.04	C/N	0.57 0.07
Dh	0.31 0.43	Dh	0.02 0.56	CMSF	0.02 0.82	CMSF	0 0.76
EFUN	0.29 0.04	EFUN	0.6 0.07	Dh	0.34 0.48	Dh	0.03 0.61
EUAi	0.08 0.44	EUAi	0.01 0.33	EFUN	0.37 0.06	EFUN	0.26 0.21
Gh	0.14 0.01	Gh	0.71 0.02	EUAi	0.04 0.33	EUAi	0.01 0.22
gs	0.25 0.07	gs	0.45 0.32	Gh	0.05 0.35	Gh	0.56 0.25
K	0.66 0.02	K	0.74 0.07	gs	0.65 0.02	gs	0.81 0.06
K.r	0.01 0.2	K.r	0.28 0.02	K	0.09 0.55	K	0 0.17
LF	0.21 0.09	LF	0.18 0.22	K.r	0.52 0	K.r	0.09 0.05
MFA	0.71 0.03	MFA	0.82 0.02	LF	0.29 0.04	LF	0.2 0.22
N	0.01 0.37	N	0.17 0.01	N	0.61 0	N	0.74 0.01
N.r	0.19 0.31	N.r	0.24 0.05	N.r	0.55 0.01	N.r	0.19 0.04
P	0.68 0.01	P	0.49 0.04	P	0.05 0.01	P	0.5 0
P.r	0.54 0.05	P.r	0.23 0.04	P.r	0.04 0.22	P.r	0.19 0

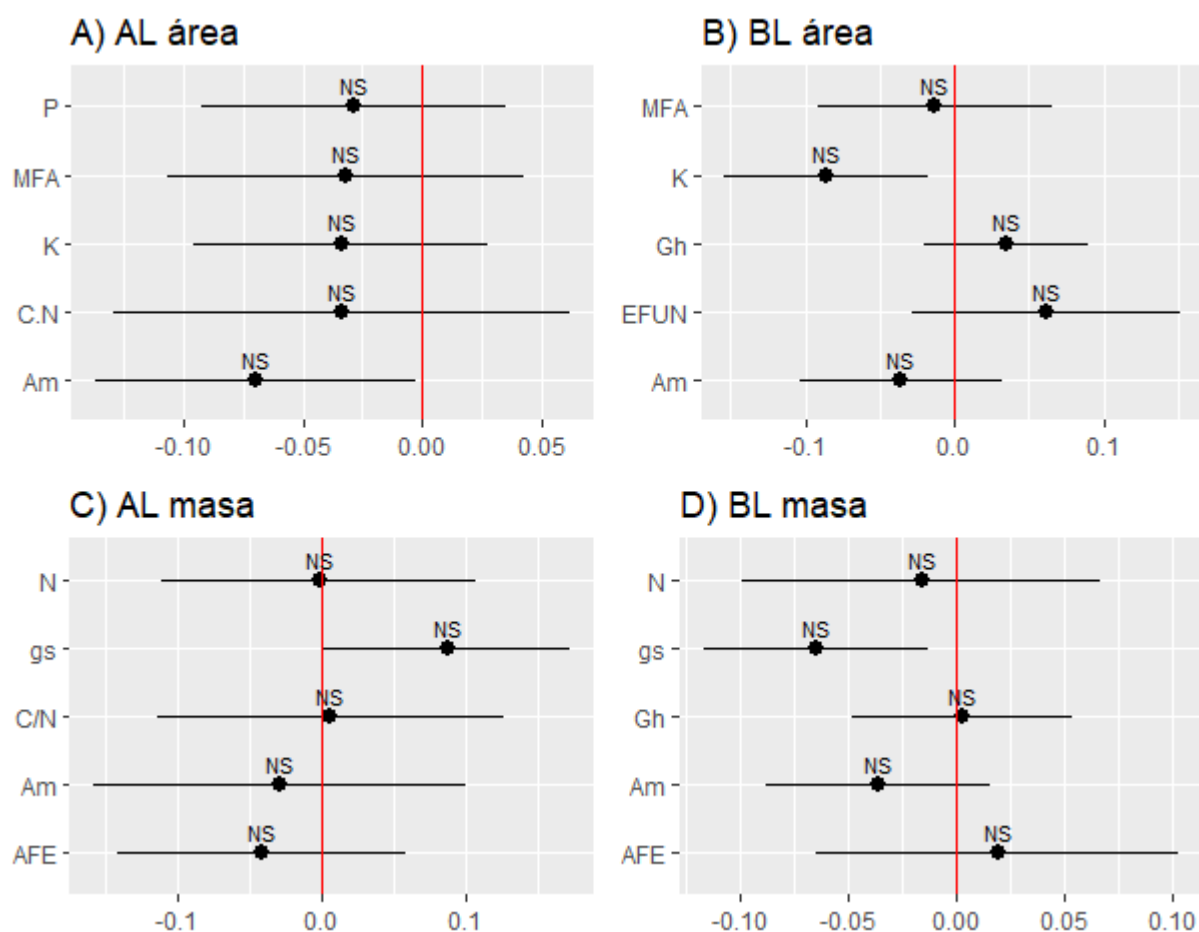
**G. Anexo:** Diferencias entre las medias de los parámetros de la red entre diferentes ambientes lumínicos para las redes construidas con base en el área o en la masa (ns,  $p > 0,05$ ; \*,  $p < 0,05$ ; \*\*,  $p < 0,01$ ; \*\*\*,  $p < 0,001$ ).

Parámetro	Red	Luz		w-test
		AL	BL	
Conectividad	Área	0,254	<b>0,268</b>	***
	Masa	<b>0,277</b>	0,261	***
Coeficiente de agrupación promedio	Área	0,588	<b>0,611</b>	***
	Masa	<b>0,623</b>	0,601	***
Densidad de borde	Área	0,483	<b>0,493</b>	***
	Masa	<b>0,516</b>	0,458	***
Diámetro	Área	1,340	<b>1,391</b>	***
	Masa	1,299	<b>1,625</b>	***
Longitud promedio del camino	Área	0,726	<b>0,738</b>	***
	Masa	0,711	<b>0,806</b>	***
Modularidad	Área	<b>0,202</b>	0,199	*
	Masa	<b>0,181</b>	0,163	***

**H. Anexo:** Diferencias *de correlaciones* entre diferentes ambientes lumínicos para las redes construidas con base en el área o en la masa (ns,  $p > 0,05$ ; \*,  $p < 0,05$ ; \*\*,  $p < 0,01$ ; \*\*\*,  $p < 0,001$ ).

Parámetro	Red	Luz		w-test
		AL	BL	
Trade-off	Área	<b>26</b>	22	***
	Masa	<b>32</b>	26	***
Coordinaciones	Área	32	<b>37</b>	***
	Masa	<b>30</b>	28	***
Conexiones	Área	58	<b>59</b>	***
	Masa	<b>62</b>	53	***
Correlación promedio	Área	0,53	<b>0,54</b>	***
	Masa	0,54	<b>0,57</b>	***

**I. Anexo:** Coeficientes de regresión correspondientes a las variables explicativas de los modelos lineales simples para la tasa de crecimiento relativa (TCR). Se presenta el estimador puntual del coeficiente (punto negro) y su desviación estándar (líneas negras horizontales). La línea roja vertical indica el valor cero. (ns,  $p > 0,05$ ; \*,  $p < 0,05$ ; \*\*,  $p < 0,01$ ; \*\*\*,  $p < 0,001$ ).



## Bibliografía

- Aerts, R., & Chapin, F. S., III. (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. En *Advances in Ecological Research* (pp. 1–67). Elsevier.
- Allahverdiyeva, Y., & Aro, E.-M. (2012). Photosynthetic responses of plants to excess light: Mechanisms and conditions for photoinhibition, excess energy dissipation and repair. En *Photosynthesis* (pp. 275–297). Springer Netherlands.
- Alon, U. (2003). Biological networks: The tinkerer as an engineer. *Science* (New York, N.Y.), 301(5641), 1866–1867. <https://doi.org/10.1126/science.1089072>
- Alvarez-clare, S., & Kitajima, K. (2007). Physical defence traits enhance seedling survival of neotropical tree species. *Functional Ecology*, 21(6), 1044–1054. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01320.x>
- AMVA. (2018). Plan de manejo del parque natural regional metropolitano Cerro El Volador. <https://www.metropol.gov.co/planeacion/areas-protegidas/Documents/Planes/PNRM-Cerro-El-Volador-2018.pdf>
- Augspurger, C. K. (1984). Light requirements of neotropical tree seedlings: A comparative study of growth and survival. *The Journal of ecology*, 72(3), 777. <https://doi.org/10.2307/2259531>
- Bailey, S., Horton, P., & Walters, R. G. (2004). Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the relationship between photosynthetic function and chloroplast composition. *Planta*, 218(5), 793–802. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1158-5>
- Bailey, S., Walters, R. G., Jansson, S., & Horton, P. (2001). Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the existence of separate low light and high light responses. *Planta*, 213(5), 794–801. <https://doi.org/10.1007/s004250100556>
- Baraloto, C., Hardy, O. J., Paine, C. E. T., Dexter, K. G., Cruaud, C., Dunning, L. T., Gonzalez, M.-A., Molino, J.-F., Sabatier, D., Savolainen, V., & Chave, J. (2012). Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical

- tree communities: Assembly of tropical tree communities. *The Journal of Ecology*, 100(3), 690–701. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01966>
- Bieras, A. C., & Sajo, M. das G. (2009). Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. *Trees* (Berlin, Germany: West), 23(3), 451–471. <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0295-7>
- Bongers, F., & Popma, J. (1988). ¿Es adaptativa la variación relacionada con la exposición en las características de las hojas de las especies de la selva tropical? *Forma de la planta y estructura de la vegetación* (H. y J. Verhoeven, Ed.). San Petersburgo. Publicaciones académicas.
- Brant, A. N., & Chen, H. Y. H. (2015). Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 34(5), 471–486. <https://doi.org/10.1080/07352689.2015.1078611>
- Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S. M., Botta-Dukát, Z., Chytrý, M., Field, R., Jansen, F., Kattge, J., Pillar, V. D., Schrod, F., Mahecha, M. D., Peet, R. K., Sandel, B., van Bodegom, P., Altman, J., Alvarez-Dávila, E., ... Jandt, U. (2018). Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 2(12), 1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>
- Bruhn, D., Mikkelsen, T. N., & Atkin, O. K. (2002). Does the direct effect of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on leaf respiration vary with temperature? Responses in two species of *Plantago* that differ in relative growth rate. *Physiologia Plantarum*, 114(1), 57–64. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1140109.x>
- Calzavara, A. K., Rocha, J. S., Lourenço, G., Sanada, K., Medri, C., Bianchini, E., & Oliveira. (2017). Acclimation responses to high light by *Guazuma ulmifolia* Lam.(Malvaceae) leaves at different stages of development. *Plant Biology*, 19(5), 720–727.
- Carlos, N. A., & Rossatto, D. R. (2017). Leaf traits combinations may explain the occurrence of savanna herbaceous species along a gradient of tree encroachment. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 29(3), 155–163. <https://doi.org/10.1007/s40626-017-0091-0>



- Cavatte, P. C., Rodríguez-López, N. F., Martins, S. C. V., Mattos, M. S., Sanglard, L. M. V. P., & DaMatta, F. M. (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*, 63(8), 3071–3082. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers027>
- Chapin, F. S., III, & Moilanen, L. (1991). Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. *Ecology*, 72(2), 709–715. <https://doi.org/10.2307/2937210>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chazdon, R. L., Pearcy, R. W., Lee, D. W., & Fetcher, N. (1996). Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. En *Tropical Forest Plant Ecophysiology* (pp. 5–55). Springer US.
- Chazdon, R. L., Williams, K., & Field, C. B. (1988). Interactions between crown structure and light environment in five Rain Forest Piper species. *American Journal of Botany*, 75(10), 1459–1471. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1988.tb11220.x>
- Chen, H., Reed, S. C., Lü, X., Xiao, K., Wang, K., & Li, D. (2021). Coexistence of multiple leaf nutrient resorption strategies in a single ecosystem. *The Science of the Total Environment*, 772(144951), 144951. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.144951>
- Cifuentes, L., & Moreno, F. (2022). Trait coordination at leaf level explains the resistance to excess light stress in shade-tolerant tropical tree species. *Tree Physiology*. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpac014>
- Coley, P. D., & Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 305–335. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305>
- Damián, X., Ochoa-López, S., Gaxiola, A., Fornoni, J., Domínguez, C. A., & Boege, K. (2020). Natural selection acting on integrated phenotypes: covariance among

- functional leaf traits increases plant fitness. *The New Phytologist*, 225(1), 546–557. <https://doi.org/10.1111/nph.16116>
- Demmig-Adams, B., & Adams, W. W., III. (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 43(1), 599–626. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.003123>
- Dos Santos, V. A. H. F., & Ferreira, M. J. (2020). Are photosynthetic leaf traits related to the first-year growth of tropical tree seedlings? A light-induced plasticity test in a secondary forest enrichment planting. *Forest Ecology and Management*, 460(117900), 117900. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117900>
- Evans, J. R., & Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 24(8), 755–767. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x>
- Field, C. B., & Mooney, H. A. (1986). The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En Givnish TJ (pp. 25–55). Cambridge University Press.
- Flores-Moreno, H., Fazayeli, F., Banerjee, A., Datta, A., Kattge, J., Butler, E. E., Atkin, O. K., Wythers, K., Chen, M., Anand, M., Bahn, M., Byun, C., Cornelissen, J. H. C., Craine, J., Gonzalez-Melo, A., Hattingh, W. N., Jansen, S., Kraft, N. J. B., Kramer, K., ... Reich, P. B. (2019). Robustness of trait connections across environmental gradients and growth forms. *Global Ecology and Biogeography: A Journal of Macroecology*, 28(12), 1806–1826. <https://doi.org/10.1111/geb.12996>
- Givnish, T. J. (1988). Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Functional Plant Biology: FPB*, 15(2), 63. <https://doi.org/10.1071/pp9880063>
- Goldstein, G., Santiago, L. S., Campanello, P. I., Avalos, G., Zhang, Y.-J., & Villagra, M. (2016). Facing shortage or excessive light: How tropical and subtropical trees adjust their photosynthetic behavior and life history traits to a dynamic forest environment. En *Tree Physiology* (pp. 319–336). Springer International Publishing.
- Granata, M. U., Bracco, F., Nola, P., & Catoni, R. (2020). Photosynthetic characteristic and leaf traits variations along a natural light gradient in *Acer campestre* and

- Crataegus monogyna. Flora, 268(151626), 151626.  
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151626>
- Guimarães, Z. T. M., dos Santos, V. A. H. F., Nogueira, W. L. P., Martins, N. O. de A., & Ferreira, M. J. (2018). Leaf traits explaining the growth of tree species planted in a Central Amazonian disturbed area. *Forest Ecology and Management*, 430, 618–628. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.048>
- Gyimah, R., & Nakao, T. (2007). Growth responses to fertilization in seedlings of two tropical tree species grown under varied irradiance. *Tropics*, 16(3), 233–244. <https://doi.org/10.3759/tropics.16.233>
- He, N., Li, Y., Liu, C., Xu, L., Li, M., Zhang, J., He, J., Tang, Z., Han, X., Ye, Q., Xiao, C., Yu, Q., Liu, S., Sun, W., Niu, S., Li, S., Sack, L., & Yu, G. (2020). Plant trait networks: Improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(10), 908–918. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.06.003>
- Huang, J., Wang, X., & Yan, E. (2007). Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China. *Forest Ecology and Management*, 239(1–3), 150–158. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.11.019>
- Iida, Y., Kohyama, T. S., Swenson, N. G., Su, S.-H., Chen, C.-T., Chiang, J.-M., & Sun, I.-F. (2014). Linking functional traits and demographic rates in a subtropical tree community: the importance of size dependency. *The Journal of Ecology*, 102(3), 641–650. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12221>
- Jin, S. H., Huang, J. Q., Li, X. Q., Zheng, B. S., Wu, J. S., Wang, Z. J., Liu, G. H., & Chen, M. (2011). Effects of potassium supply on limitations of photosynthesis by mesophyll diffusion conductance in *Carya cathayensis*. *Tree Physiology*, 31(10), 1142–1151. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr095>
- Kitajima, K. (1994). Relative Importance of Photosynthetic Traits and Allocation Patterns as Correlates of Seedling Shade Tolerance of 13 Tropical Trees. *Oecologia*, 98, 419–428. - references - scientific research publishing. (s/f). Scirp.org. Recuperado el 29 de enero de 2024, de <https://www.scirp.org/reference/referencespapers?referenceid=1396090>

- Kleyer, M., Trinogga, J., Cebrián-Piqueras, M. A., Trenkamp, A., Fløjgaard, C., Ejrnaes, R., Bouma, T. J., Minden, V., Maier, M., Mantilla-Contreras, J., Albach, D. C., & Blasius, B. (2019). Trait correlation network analysis identifies biomass allocation traits and stem specific length as hub traits in herbaceous perennial plants. *The Journal of Ecology*, 107(2), 829–842. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13066>
- Krause, G. H., Winter, K., Matsubara, S., Krause, B., Jahns, P., Virgo, A., Aranda, J., & García, M. (2012). Photosynthesis, photoprotection, and growth of shade-tolerant tropical tree seedlings under full sunlight. *Photosynthesis Research*, 113(1–3), 273–285. <https://doi.org/10.1007/s11120-012-9731-z>
- Lambers, H., & Poorter, H. (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. En *Advances in Ecological Research* (pp. 187–261). Elsevier.
- Legner, N., Fleck, S., & Leuschner, C. (2014). Within-canopy variation in photosynthetic capacity, SLA and foliar N in temperate broad-leaved trees with contrasting shade tolerance. *Trees* (Berlin, Germany: West), 28(1), 263–280. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0947-0>
- Li, Y., Liu, C., Xu, L., Li, M., Zhang, J., & He, N. (2021). Leaf trait networks based on global data: Representing variation and adaptation in plants. *Frontiers in Plant Science*, 12, 710530. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.710530>
- Lichtenthaler, H. K. (1996). Vegetation stress: An introduction to the stress concept in plants. *Journal of Plant Physiology*, 148(1–2), 4–14. [https://doi.org/10.1016/s0176-1617\(96\)80287-2](https://doi.org/10.1016/s0176-1617(96)80287-2)
- Li-Cor Inc. (2012) Using the LI-6400XT portable photosynthesis system, book 1. Li-Cor, Lincoln, NE
- Liu, C., Li, Y., & He, N. (2022). Differential adaptation of lianas and trees in wet and dry forests revealed by trait correlation networks. *Ecological Indicators*, 135(108564), 108564. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108564>
- Liu, X., Swenson, N. G., Lin, D., Mi, X., Umaña, M. N., Schmid, B., & Ma, K. (2016). Linking individual-level functional traits to tree growth in a subtropical forest. *Ecology*, 97(9), 2396–2405. <https://doi.org/10.1002/ecy.1445>

- Lloyd, J., Bloomfield, K., Domingues, T. F., & Farquhar, G. D. (2013). Photosynthetically relevant foliar traits correlating better on a mass vs an area basis: of ecophysiological relevance or just a case of mathematical imperatives and statistical quicksand? *The New Phytologist*, 199(2), 311–321. <https://doi.org/10.1111/nph.12281>
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H., Pérez-García, E. A., Romero-Pérez, I. E., Tauro, A., & Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94(6), 1211–1216. <https://doi.org/10.1890/12-1850.1>
- Marks, C. O., & Lechowicz, M. J. (2006). Alternative designs and the evolution of functional diversity. *The American Naturalist*, 167(1), 55–66. <https://doi.org/10.1086/498276>
- Masota, A. M. (2014). Volume models for single trees in tropical rainforests in Tanzania. *J Energy Nat Resour*, 3.
- Matesanz, S., Blanco-Sánchez, M., Ramos-Muñoz, M., de la Cruz, M., Benavides, R., & Escudero, A. (2021). Phenotypic integration does not constrain phenotypic plasticity: differential plasticity of traits is associated to their integration across environments. *The New Phytologist*, 231(6), 2359–2370. <https://doi.org/10.1111/nph.17536>
- Mazzanatti, T., Calzavara, A. K., Pimenta, J. A., Oliveira, H. C., Stolf-Moreira, R., & Bianchini, E. (2016). Light acclimation in nursery: morphoanatomy and ecophysiology of seedlings of three light-demanding neotropical tree species. *Revista Brasileira de Botânica. Brazilian Journal of Botany*, 39(1), 19–28. <https://doi.org/10.1007/s40415-015-0203-5>
- Mpanda, M. M., Luoga, E. J., Kajembe, G. C., & Eid, T. (2011). Impact of forestland tenure changes on forest cover, stocking and tree species diversity in Amani nature reserve, Tanzania. *Forests, Trees and Livelihoods*, 20(4), 215–229. <https://doi.org/10.1080/14728028.2011.9756710>
- Mpanda, M. M., Luoga, E. J., Kajembe, G. C., & Eid, T. (2011). Impact of forestland tenure changes on forest cover, stocking and tree species diversity in Amani

- nature reserve, Tanzania. *Forests, Trees and Livelihoods*, 20(4), 215–229.  
<https://doi.org/10.1080/14728028.2011.9756710>
- Nicotra, A. B., Chazdon, R. L., & Iriarte, S. V. B. (1999). Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, 80(6), 1908.  
<https://doi.org/10.2307/176668>
- Niinemets, Ü. (1999). Research review. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *The New Phytologist*, 144(1), 35–47. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00466.x>
- Oguchi, R., Onoda, Y., Terashima, I., & Tholen, D. (2018). Leaf anatomy and function. En *The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis* (pp. 97–139). Springer International Publishing.
- Onoda, Y., & Wright, I. J. (2018). The leaf economics spectrum and its underlying physiological and anatomical principles. En *The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis* (pp. 451–471). Springer International Publishing.
- Paine, C. E. T., Amissah, L., Auge, H., Baraloto, C., Baruffol, M., Bourland, N., Bruelheide, H., Daïnou, K., de Gouvenain, R. C., Doucet, J.-L., Doust, S., Fine, P. V. A., Fortunel, C., Haase, J., Holl, K. D., Jactel, H., Li, X., Kitajima, K., Koricheva, J., ... Hector, A. (2015). Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. *The Journal of Ecology*, 103(4), 978–989.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12401>
- Paine, C. E. T., Amissah, L., Auge, H., Baraloto, C., Baruffol, M., Bourland, N., Bruelheide, H., Daïnou, K., de Gouvenain, R. C., Doucet, J.-L., Doust, S., Fine, P. V. A., Fortunel, C., Haase, J., Holl, K. D., Jactel, H., Li, X., Kitajima, K., Koricheva, J., ... Hector, A. (2015). Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. *The Journal of Ecology*, 103(4), 978–989.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12401>
- Passos, F. B., Marimon, B. S., Phillips, O. L., Morandi, P. S., das Neves, E. C., Elias, F., Reis, S. M., de Oliveira, B., Feldpausch, T. R., & Marimon Júnior, B. H. (2018). Savanna turning into forest: concerted vegetation change at the ecotone between

- the Amazon and “Cerrado” biomes. *Revista Brasileira de Botanica. Brazilian Journal of Botany*, 41(3), 611–619. <https://doi.org/10.1007/s40415-018-0470-z>
- Pearcy, R. W. (1987). Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. *Functional ecology*, 1(3), 169. <https://doi.org/10.2307/2389419>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., ... Cornelissen, J. H. C. (2016). Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 64(8), 715. [https://doi.org/10.1071/bt12225\\_co](https://doi.org/10.1071/bt12225_co)
- Peterson, A. G. (1999). Reconciling the apparent difference between mass- and area-based expressions of the photosynthesis-nitrogen relationship. *Oecologia*, 118(2), 144–150. <https://doi.org/10.1007/s004420050712>
- Pistón, N., de Bello, F., Dias, A. T. C., Götzenberger, L., Rosado, B. H. P., de Mattos, E. A., Salguero-Gómez, R., & Carmona, C. P. (2019). Multidimensional ecological analyses demonstrate how interactions between functional traits shape fitness and life history strategies. *The Journal of Ecology*, 107(5), 2317–2328. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13190>
- Poorter, Lourens, & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7), 1733–1743. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1733:ltagpo\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1733:ltagpo]2.0.co;2)
- Poorter, H., & Garnier, E. (2007). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. En *Functional Plant Ecology* (pp. 67–100). CRC Press.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *The New Phytologist*, 182(3), 565–588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific

- variation and environmental control: Tansley review. *The New Phytologist*, 193(1), 30–50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
- Poorter, L. (1999). Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 13(3), 396–410. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00332.x>
- Poorter, Lourens, Kwant, R., Hernández, R., Medina, E., & Werger, M. J. A. (2000). Leaf optical properties in Venezuelan cloud forest trees. *Tree Physiology*, 20(8), 519–526. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.8.519>
- Poorter, Lourens, Oberbauer, S. F., & Clark, D. B. (1995). Leaf optical properties along a vertical gradient in a tropical Rain Forest canopy in Costa Rica. *American Journal of Botany*, 82(10), 1257–1263. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb12659.x>
- Rao, Q., Chen, J., Chou, Q., Ren, W., Cao, T., Zhang, M., Xiao, H., Liu, Z., Chen, J., Su, H., & Xie, P. (2023). Linking trait network parameters with plant growth across light gradients and seasons. *Functional Ecology*, 37(6), 1732–1746. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14327>
- Rijkers, T., Pons, T. L., & Bongers, F. (2000). The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance: The effect of tree height and light availability on leaf characteristics of four tropical species. *Functional Ecology*, 14(1), 77–86. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00395.x>
- Rijkers, T., Pons, T. L., & Bongers, F. (2000). The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance: The effect of tree height and light availability on leaf characteristics of four tropical species. *Functional Ecology*, 14(1), 77–86. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00395.x>
- Riva, L. (2016). Leaf mass per area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 Mediterranean woody species along a water availability gradient. *PLoS ONE*, 11-e148788.



- Rossatto, Davi R., Kolb, R. M., & Franco, A. C. (2015). Leaf anatomy is associated with the type of growth form in Neotropical savanna plants. *Botany*, 93(8), 507–518. <https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0001>
- Rossatto, Davi Rodrigo, Hoffmann, W. A., de Carvalho Ramos Silva, L., Haridasan, M., Sternberg, L. S. L., & Franco, A. C. (2013). Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: implications for forest expansion into savanna. *Trees* (Berlin, Germany: West), 27(4), 1139–1150. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0864-2>
- Rozendaal, D. M. A., Hurtado, V. H., & Poorter, L. (2006). Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 20(2), 207–216. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01105.x>
- RStudio Team. (2024). RStudio version 2022.02.3+492. Boston, MA: RStudio, PBC
- Sack, L., & Buckley, T. N. (2020). Trait multi-functionality in plant stress response. *Integrative and Comparative Biology*, 60(1), 98–112. <https://doi.org/10.1093/icb/icz152>
- Salgado-Negret, B. (2015). 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 (Vol. 236)
- Semchenko, M., Lepik, M., Götzenberger, L., & Zobel, K. (2012). Positive effect of shade on plant growth: amelioration of stress or active regulation of growth rate? *The Journal of Ecology*, 100(2), 459–466. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01936.x>
- Sterck, F., Markesteijn, L., Toledo, M., Schieving, F., & Poorter, L. (2014). Sapling performance along resource gradients drives tree species distributions within and across tropical forests. *Ecology*, 95(9), 2514–2525. <https://doi.org/10.1890/13-2377.1>
- Sterck, F., Poorter, L., & Schieving, F. (2006). Leaf traits determine the growth-survival trade-off across Rain Forest tree species. *The American Naturalist*, 167(5), 758–765. <https://doi.org/10.1086/503056>

- Stewart, J. J., Polutchko, S. K., Adams, W. W., III, Cohu, C. M., Wenzl, C. A., & Demmig-Adams, B. (2017). Light, temperature and tocopherol status influence foliar vascular anatomy and leaf function in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*, 160(1), 98–110. <https://doi.org/10.1111/ppl.12543>
- Stouffer, D. B., & Bascompte, J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(9), 3648–3652. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014353108>
- Swenson, N. G., Worthy, S. J., Eubanks, D., Iida, Y., Monks, L., Petprakob, K., Rubio, V. E., Staiger, K., & Zambrano, J. (2020). A reframing of trait–demographic rate analyses for ecology and evolutionary biology. *International Journal of Plant Sciences*, 181(1), 33–43. <https://doi.org/10.1086/706189>
- Tao, Y., Wu, G., Zhang, Y., & Zhou, X. (2016). Leaf N and P stoichiometry of 57 plant species in the Karamori Mountain Ungulate Nature Reserve, Xinjiang, China. *Journal of arid land*, 8(6), 935–947. <https://doi.org/10.1007/s40333-016-0019-6>
- Tateno, M., & Taneda, H. (2007). Photosynthetically versatile thin shade leaves: A paradox of irradiance-response curves. *Photosynthetica*, 45(2), 299–302. <https://doi.org/10.1007/s11099-007-0049-6>
- Tenzin, J., Wangchuk, T., & Hasenauer, H. (2017). Form factor functions for nine commercial tree species in Bhutan. *Forestry*, 90, 359–366.
- Terashima, I., Hanba, Y. T., Tholen, D., & Niinemets, Ü. (2011). Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiology*, 155(1), 108–116. <https://doi.org/10.1104/pp.110.165472>
- Terashima, I., Hanba, Y. T., Tholen, D., & Niinemets, Ü. (2011). Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiology*, 155(1), 108–116. <https://doi.org/10.1104/pp.110.165472>
- Thornley JHM (ed) (1976) *Mathematical models in plant physiology*. Academic Press, New York, NY.

- Tränkner, M., Tavakol, E., & Jákli, B. (2018). Functioning of potassium and magnesium in photosynthesis, photosynthate translocation and photoprotection. *Physiologia Plantarum*. <https://doi.org/10.1111/ppl.12747>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* (Copenhagen, Denmark), 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vogelmann, T. C., Nishio, J. N., & Smith, W. K. (1996). Leaves and light capture: Light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends Plant Sci*, 1, 65–70.
- Wagner, F. H., Hérault, B., Rossi, V., Hilker, T., Maeda, E. E., Sanchez, A., Lyapustin, A. I., Galvão, L. S., Wang, Y., & Aragão, L. E. O. C. (2017). Climate drivers of the Amazon forest greening. *PloS One*, 12(7), e0180932. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180932>
- Wang, X., Ji, M., Zhang, Y., Zhang, L., Akram, M. A., Dong, L., Hu, W., Xiong, J., Sun, Y., Li, H., Degen, A. A., Ran, J., & Deng, J. (2023). Plant trait networks reveal adaptation strategies in the drylands of China. *BMC Plant Biology*, 23(1), 266. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04273-0>
- Westoby, M., Reich, P. B., & Wright, I. J. (2013). Understanding ecological variation across species: area-based vs mass-based expression of leaf traits. *The New Phytologist*, 199(2), 322–323. <https://doi.org/10.1111/nph.12345>
- Witkowski, E. F., & Lamont, B. (1997). Does the rare *Banksia goodii* have inferior vegetative, reproductive or ecological attributes compared with its widespread co-occurring relative *B. gardneri*?. *Journal of Biogeography*, 24(4), 469-482.
- Worthy, S. J., & Swenson, N. G. (2019). Functional perspectives on tropical tree demography and forest dynamics. *Ecological Processes*, 8(1). <https://doi.org/10.1186/s13717-018-0154-4>
- Wright, I. J., & Cannon, K. (2001). Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora: *Leaf lifespan and defence*. *Functional Ecology*, 15(3), 351–359. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2001.00522.x>

- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wu, K.-S., & Kao, W.-Y. (2021). Phenotypic plasticity and genetic variation in leaf traits of *Yushania niitakayamensis* (Bambusoideae; Poaceae) in contrasting light environments. *Journal of Plant Research*, 134(5), 1021–1035. <https://doi.org/10.1007/s10265-021-01327-y>
- Wu, Y., Gong, W., Wang, Y., Yong, T., Yang, F., Liu, W., Wu, X., Du, J., Shu, K., Liu, J., Liu, C., & Yang, W. (2018). Leaf area and photosynthesis of newly emerged trifoliolate leaves are regulated by mature leaves in soybean. *Journal of Plant Research*, 131(4), 671–680. <https://doi.org/10.1007/s10265-018-1027-8>
- Xiao, H., Wang, C., Liu, J., Wang, L., & Du, D. (2015). Insights into the differences in leaf functional traits of heterophyllous *Syringa oblata* under different light intensities. *Journal of Forestry Research*, 26(3), 613–621. <https://doi.org/10.1007/s11676-015-0100-6>
- Yang, J., Cao, M., & Swenson, N. G. (2018). Why functional traits do not predict tree demographic rates. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(5), 326–336. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.03.003>
- Yan, J.-M., Li, Y.-G., Maisupova, B., Zhou, X.-B., Zhang, J., Liu, H.-L., Yin, B.-F., Zang, Y.-X., Tao, Y., & Zhang, Y.-M. (2022). Effects of growth decline on twig functional traits of wild apple trees in two long-term monitoring plots in Yili Valley: Implication for their conservation. *Global Ecology and Conservation*, 33(e01998), e01998. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01998>
- Yin, Q., Wang, L., Lei, M., Dang, H., Quan, J., Tian, T., Chai, Y., & Yue, M. (2018). The relationships between leaf economics and hydraulic traits of woody plants depend on water availability. *The Science of the Total Environment*, 621, 245–252. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.171>

- 
- Zhang, J.-L., Zhang, S.-B., Chen, Y.-J., Zhang, Y.-P., & Poorter, L. (2015). Nutrient resorption is associated with leaf vein density and growth performance of dipterocarp tree species. *The Journal of Ecology*, 103(3), 541–549.









