



Universidad
del Atlántico

CÓDIGO: FOR-DO-109

VERSIÓN: 0

FECHA: 03/06/2020

**AUTORIZACIÓN DE LOS AUTORES PARA LA CONSULTA, LA
REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL
TEXTO COMPLETO**

Puerto Colombia, 29 de Julio de 2021

Señores

DEPARTAMENTO DE BIBLIOTECAS

Universidad del Atlántico

Asunto: Autorización Trabajo de Grado

Cordial saludo,

Yo, **LUCÍA FERNANDA FERRER JIMÉNEZ**, identificado(a) con **C.C. No. 1.143.247.923** de **BARRANQUILLA**, autor(a) del trabajo de grado titulado **VARIACIÓN DE LOS RASGOS FUNCIONALES Y LA TASA DE CRECIMIENTO DE LA RAÍZ A TRAVÉS UN GRADIENTE DE SUCESIÓN EN UN BOSQUE SECO TROPICAL DEL CARIBE COLOMBIANO** presentado y aprobado en el año **2021** como requisito para optar al título Profesional de **BIÓLOGO(A)**; autorizo al Departamento de Bibliotecas de la Universidad del Atlántico para que, con fines académicos, la producción académica, literaria, intelectual de la Universidad del Atlántico sea divulgada a nivel nacional e internacional a través de la visibilidad de su contenido de la siguiente manera:

- Los usuarios del Departamento de Bibliotecas de la Universidad del Atlántico pueden consultar el contenido de este trabajo de grado en la página Web institucional, en el Repositorio Digital y en las redes de información del país y del exterior, con las cuales tenga convenio la Universidad del Atlántico.
- Permitir consulta, reproducción y citación a los usuarios interesados en el contenido de este trabajo, para todos los usos que tengan finalidad académica, ya sea en formato CD-ROM o digital desde Internet, Intranet, etc., y en general para cualquier formato conocido o por conocer.

Esto de conformidad con lo establecido en el artículo 30 de la Ley 23 de 1982 y el artículo 11 de la Decisión Andina 351 de 1993, "Los derechos morales sobre el trabajo son propiedad de los autores", los cuales son irrenunciables, imprescriptibles, inembargables e inalienables.

Atentamente,

Firma

LUCÍA FERNANDA FERRER JIMÉNEZ

C.C. No. 1.143.247.923 de BARRANQUILLA

DECLARACIÓN DE AUSENCIA DE PLAGIO EN TRABAJO ACADÉMICO PARA GRADO

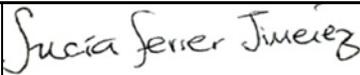
Este documento debe ser diligenciado de manera clara y completa, sin tachaduras o enmendaduras y las firmas consignadas deben corresponder al (los) autor (es) identificado en el mismo.

Puerto Colombia, **29 de Julio de 2021**

Una vez obtenido el visto bueno del director del trabajo y los evaluadores, presento al **Departamento de Bibliotecas** el resultado académico de mi formación profesional o posgradual. Asimismo, declaro y entiendo lo siguiente:

- El trabajo académico es original y se realizó sin violar o usurpar derechos de autor de terceros, en consecuencia, la obra es de mi exclusiva autoría y detento la titularidad sobre la misma.
- Asumo total responsabilidad por el contenido del trabajo académico.
- Eximo a la Universidad del Atlántico, quien actúa como un tercero de buena fe, contra cualquier daño o perjuicio originado en la reclamación de los derechos de este documento, por parte de terceros.
- Las fuentes citadas han sido debidamente referenciadas en el mismo.
- El (los) autor (es) declara (n) que conoce (n) lo consignado en el trabajo académico debido a que contribuyeron en su elaboración y aprobaron esta versión adjunta.

Título del trabajo académico:	VARIACIÓN DE LOS RASGOS FUNCIONALES Y LA TASA DE CRECIMIENTO DE LA RAÍZ A TRAVÉS UN GRADIENTE DE SUCESIÓN EN UN BOSQUE SECO TROPICAL DEL CARIBE COLOMBIANO
Programa académico:	BIOLOGÍA

Firma de Autor 1:							
Nombres y Apellidos:	LUCÍA FERNANDA FERRER JIMÉNEZ						
Documento de Identificación:	CC	X	CE	PA	Número:	1.143.247.923	
Nacionalidad:					Lugar de residencia:		
Dirección de residencia:							
Teléfono:					Celular:		



FORMULARIO DESCRIPTIVO DEL TRABAJO DE GRADO

TÍTULO COMPLETO DEL TRABAJO DE GRADO	VARIACIÓN DE LOS RASGOS FUNCIONALES Y LA TASA DE CRECIMIENTO DE LA RAÍZ A TRAVÉS UN GRADIENTE DE SUCESIÓN EN UN BOSQUE SECO TROPICAL DEL CARIBE COLOMBIANO
AUTOR(A) (ES)	LUCIA FERNANDA FERRER JIMÉNEZ
DIRECTOR (A)	YAMILETH DOMINGUEZ HAYDAR
CO-DIRECTOR (A)	-
JURADOS	JORGE LEYVA ROJAS RENE LÓPEZ CAMACHO
TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE	BIÓLOGO
PROGRAMA	BIOLOGÍA
PREGRADO / POSTGRADO	PREGRADO
FACULTAD	CIENCIAS BÁSICAS
SEDE INSTITUCIONAL	SEDE NORTE
AÑO DE PRESENTACIÓN DEL TRABAJO DE GRADO	2021
NÚMERO DE PÁGINAS	54
TIPO DE ILUSTRACIONES	MAPA, TABLAS, GRÁFICOS, DIAGRAMAS Y FOTOGRAFÍAS
MATERIAL ANEXO (VÍDEO, AUDIO, MULTIMEDIA O PRODUCCIÓN ELECTRÓNICA)	NO APLICA
PREMIO O RECONOMIENTO	NO APLICA

**VARIACIÓN DE LOS RASGOS FUNCIONALES Y LA TASA DE CRECIMIENTO
DE LA RAÍZ A TRAVÉS DE UN GRADIENTE DE SUCESIÓN EN UN BOSQUE
SECO TROPICAL DEL CARIBE COLOMBIANO**

LUCÍA FERNANDA FERRER JIMÉNEZ

TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE BIÓLOGO



**UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO FACULTAD DE
CIENCIAS BÁSICAS PROGRAMA DE BIOLOGÍA
PUERTO COLOMBIA, ATLÁNTICO**

2021

**VARIACIÓN DE LOS RASGOS FUNCIONALES Y LA TASA DE
CRECIMIENTO DE LA RAÍZ A TRAVÉS DE UN GRADIENTE DE
SUCESIÓN EN UN BOSQUE SECO TROPICAL DEL CARIBE
COLOMBIANO**

LUCÍA FERNANDA FERRER JIMÉNEZ

TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO

DIRECTOR:

**YAMILETH DOMÍNGUEZ HAYDAR
PHD CONSERVACIÓN Y RESTAURACIÓN DE ECOSISTEMAS
UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO**

**UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
PUERTO COLOMBIA, ATLÁNTICO**

2021

NOTA DE ACEPTACIÓN

DIRECTOR(A)

JURADO(A)S

DEDICATORIA

Le dedico este logro en especial a mi pareja por diez años Randy Salcedo Gutiérrez, por darme las fuerzas para salir adelante, por sus enseñanzas, por su paciencia y constante apoyo desde el primer día hasta el último, por ser la persona que me ayudo a trazar mi camino y que cambio mi vida...

¡Lo logramos!

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto hace parte del proyecto "Incorporating relationships between ecosystem integrity and people's livelihoods for conservation action planning in Tropical Dry Forest." financiado por la Academia Nacional de Ciencias de Estados Unidos (National Academy of Sciences -NAS) y la agencia de para el desarrollo internacional de los Estados Unidos de America (United States Agency for International Development -USAID-) bajo el acuerdo USAID Prime Award Number AID-OAA-A-11-00012. Todas las opiniones, conclusiones y recomendaciones de este trabajo son de la autora únicamente y no reflejan la posición de USAID o NAS.

A las docentes Beatriz Salgado Negret y Yamileth Domínguez por permitirme la gran oportunidad de ser parte de este proyecto, por su guía, sus enseñanzas y por forjarme el camino para la culminación de este proyecto.

A mi pareja Randy Salcedo Gutiérrez por su enorme ayuda, apoyo incondicional y enseñanzas que me permitieron seguir en mi carrera como Bióloga.

A mis padres, Wilmer Ferrer y Luz Jiménez, mis hermanos, Franco Ferrer y Dayana Jiménez y mis sobrinos, Valeria Villalobos y Santiago Villalobos por el apoyo, la compañía y la confianza que han depositado en mí para la culminación de mis estudios.

A Rodian Fonseca Campuzano, Oscar Rojas Zamora, Horacio Paz, Ana Belén Hurtado y Fernando Casanova Lugo, los cuales me asesoraron desde diferentes temas y me guiaron a la culminación de mi proyecto de grado.

A la Universidad del Atlántico por permitirme formarme como profesional, a la Universidad del Norte, Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt y al Banco Interamericano de Desarrollo por el apoyo y financiación de este proyecto.

A mis compañeros de laboratorio de Ecología de la Universidad del Norte, en especial a Karla Ramírez, Rosa Arrieta, Geider Jiménez por su ayuda y colaboración.

A mis amigos y compañeros Karla Ramírez, Lindys Miranda, Laura Buitrago, Johan Ávila, José Sarmiento, Carlos Altamar, Wilson Guillín entre otros, por su apoyo, por las risas y por todos los momentos especiales que vivimos juntos.

TABLA DE CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS	1
LISTA DE TABLAS	2
LISTA DE ANEXOS	3
1. RESUMEN	4
2. ABSTRACT	5
3. INTRODUCCIÓN	6
4. OBJETIVOS	10
5. MARCO TEÓRICO	11
5.1 Raíces finas	11
5.2 Rasgos funcionales y tasa de crecimiento radicular	12
5.3 El bosque seco tropical	15
5.4 La sucesión en el bosque seco tropical	15
6. ESTADO DEL ARTE	18
7. METODOLOGÍA	20
7.1 Área de estudio	20
7.2 Selección de sitios y establecimiento de parcelas	22
7.3 Medición de rasgos funcionales y tasa de crecimiento de la raíz	23
7.4 Análisis de datos	28
8. RESULTADOS	29
8.1 Variación de la tasa de crecimiento y los rasgos de la raíz entre estados sucesionales y épocas climáticas	29
8.2 Relación de la tasa de crecimiento y los rasgos de raíz entre estados sucesionales y épocas climáticas	30
9. DISCUSIÓN	32
9.1 Relación de la tasa de crecimiento con los rasgos de la raíz en la sucesión	34
10. CONCLUSIONES	38
11. RECOMENDACIONES	39
11. BIBLIOGRAFÍA	40
12. ANEXOS	51

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa del área de estudio, municipios de San Jacinto y San Juan Nepomuceno departamento de Bolívar. Fuente: Elaboración propia.....21
- Figura 2.** Valores de precipitación mensual para el área de estudio (Año 2018). Fuente: Datos climáticos estación Casa de piedra y San Cristóbal municipio de San Jacinto IDEAM. ...22
- Figura 3.** Diseño de las parcelas permanentes a través de gradiente de sucesión (Tropy-Dry). Fuente: protocolos metodológicos del Proyecto “Evaluación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos del bosque seco tropical” (2018).23
- Figura 4.** Grilla de muestreo efectivo, los círculos representan los puntos donde se enterraron los nucleos de raíces. Fuente: protocolos metodológicos del Proyecto “Evaluación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos del bosque seco tropical” (2018).24
- Figura 5.** Procesamiento de raíces, de izquierda a derecha núcleo de crecimiento intacto, y separación de las raíces del suelo con tres tamices.....25
- Figura 6.** Digitalización de raíces, en la primera imagen se muestra la rehidratación, posteriormente el método de escaneo y la imagen resultante.....25
- Figura 7.** Variación de los rasgos funcionales y la tasa de crecimiento entre estados sucesionales. Primera fila: densidad del área superficial radicular (DASR), segunda fila: densidad de la longitud radicular (DLR), tercera fila: diámetro promedio (DP) y cuarta fila: tasa de crecimiento radicular (TC). En el eje y: valores en log de los rasgos en cada estado sucesional. Letras diferentes representan diferencias significativas ($p < 0.005$).30
- Figura 8.** Regresiones lineales entre la tasa de crecimiento y los rasgos de la raíz para cada estado sucesional. Los valores negativos representan los valores log. Letras diferentes representan diferencias significativas ($p < 0.05$).31

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de los rasgos de la raíz, importancia ecológica y respuesta al gradiente de sucesión.....	27
Tabla 2. Valores mínimos y máximos, media y desviación estándar para los rasgos de raíz y la tasa de crecimiento.....	29

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Análisis de varianza de dos vías para las variables explicativas con cada rasgo radicular y tasa de crecimiento. En negrita se encuentran los valores significativamente diferentes ($p < 0.05$).....	51
Anexo 2. Modelos lineales múltiples con referencia en cada etapa sucesional, mostrando la relación de la variable TC con los rasgos de la raíz (DP, DASR y DLR).	52

1. RESUMEN

Las raíces finas son los órganos de las plantas encargados principalmente de la absorción de agua y nutrientes, presentan una tasa de crecimiento, características morfológicas y fisiológicas susceptibles a mediciones representadas en rasgos funcionales que reflejan las estrategias que han desarrollado las plantas frente a la disponibilidad de recursos en los ecosistemas, lo que las convierte en ejes de procesos ecosistémicos bajo el suelo. En este sentido el presente estudio de investigación evaluó la variación de la tasa de crecimiento y los rasgos de la raíz entre estados de sucesión y épocas climáticas en un bosque seco tropical del Caribe colombiano. El estudio se realizó en tres sitios de muestreo, las veredas Brasilar y Pintura ubicadas en el municipio de San Jacinto y las veredas La Espantosa en el municipio de San Juan de Nepomuceno, ubicadas en el departamento de Bolívar. Se estableció un sistema de parcelas bajo la metodología *TropyDry* abarcando cuatro estados de sucesión (Degradada, Temprana, Intermedia y Tardía), en total 4 parcelas de 0,18 ha, en cada una de ellas se ubicó 4 núcleos de raíces, las cuales fueron recolectadas cada tres meses, resultando en cuatro periodos de colecta. Las raíces fueron separadas del suelo en el laboratorio y posteriormente se tomó su peso en balanza analítica, todas las raíces finas (<2 mm) fueron digitalizadas a través de un escáner y analizadas con el complemento IJRhizo en el software ImageJ®, se obtuvo la longitud, área superficial y diámetro promedio de las raíces, estos valores en bruto fueron relacionados con el volumen del suelo dando la densidad de la longitud y área superficial (DASR, DLR), se determinó la tasa de crecimiento por medio de la biomasa seca sobre el tiempo de colecta de tres meses (TC). Una vez se obtuvieron los rasgos se realizaron análisis ANOVA, con su respectivo prueba post hoc Tukey y un modelo lineal múltiple para responder los dos objetivos planteados utilizando como variables la sucesión y épocas climáticas para cada uno de los rasgos. De acuerdo a la hipótesis planteada, se encontró que de los cuatro rasgos evaluados solo la longitud y tasa de crecimiento variaron en la sucesión, para Intermedia hubo aumento de las longitudes de la raíz y para Tardía se reportó disminución en la longitud y la tasa de crecimiento. La tasa de crecimiento fue relacionada positivamente con la longitud y área superficial, mientras que el diámetro fue relacionado negativamente, se encontró disminución de estas relaciones en la sucesión Tardía, los resultados sugieren una relación de compensación o *Trade off* de recursos que han sido propuestos para las comunidades de plantas bajo gradientes de sucesión, donde las especies

invierten en tejidos radicales para aumentar la longitud y área superficial, disminuyendo su diámetro con tejidos menos costosos y con mayor tasa de crecimiento.

Palabras clave: Rasgos radicales, Sucesión, Bosque seco tropical, época climática y compensación.

2. ABSTRACT

The fine roots are the organs of the plants mainly in charge of the absorption of water and nutrients, they present a growth rate, morphological and physiological characteristics susceptible to measurements represented in functional traits that reflect the strategies that the plants have developed against the availability of resources in ecosystems, which makes them the central axis of ecosystem processes under the ground. In this sense, the present research study evaluated the variation of the growth rate and root traits between succession states and climatic seasons in a tropical dry forest of the Colombian Caribbean. The study was carried out in three sampling sites, the Brasilar and Pintura villages located in the San Jacinto municipality and the La Espantosa villages in the San Juan de Nepomuceno municipality, located in the Bolívar department. A system of plots was established under the TropyDry methodology covering four succession states (Degraded, Early, Intermediate and Late), in total 4 plots of 0.18 ha, in each one four root nuclei were located and were collected every three months, resulting in four collection periods. The roots were separated from the soil in the laboratory and their weight was subsequently taken on an analytical balance, all the fine roots (<2 mm) were digitized through a scanner and analyzed with the IJRhizo complement in ImageJ® software. Fine length, surface area and average diameter were obtained, these raw values were related to the volume of the soil giving the density of the length and surface area (DASR, DLR), and on the other hand, the growth rate was determined by means of the dry biomass over the collection time of three months (TC). Once the traits were obtained, ANOVA analyzes were carried out, with their respective Tukey post hoc test and a multiple linear model to answer the two proposed objectives, using succession and climatic seasons as variables for each of the traits. According to the hypothesis, it was found that of the four traits evaluated only the length and growth rate varied in succession, for Intermediate there was an increase in the lengths of the root. In addition, in Tardía a decrease in length and growth rate was reported. The growth rate was positively related to the length and surface area, while the diameter was negatively related, a

decrease of these relations was found in the late succession, the results suggested a relation of compensation of resources that have been proposed for the communities of plants under successional gradients, where the species invest in tissues to increase the length and surface area of the roots, decreasing their diameter with less expensive tissues and with a higher growth rate.

Key words: Radical features, Succession, Tropical dry forest, climatic season and compensation.

3. INTRODUCCIÓN

Las raíces finas, definidas como aquellas raíces con un diámetro menor a 2 mm (Böhm, 1979; Vogt *et al.* 1996; Fitter, 2002; Pregitzer *et al.* 2002; McCormack *et al.* 2015), juegan un papel fundamental en la adquisición, transporte y acumulación de agua y nutrientes minerales en el suelo, afectando con su dinámica el ciclo de nutrientes en los ecosistemas forestales (Hendricks *et al.* 1993; Davis *et al.* 2004; Wright *et al.* 2011). Las raíces también afectan el ciclo del carbono a través de su crecimiento y descomposición (Berg, 1984; Joslin y Henderson, 1987; Hendrick y Pregitzer, 1993; Helmisaari *et al.* 2002; Finér *et al.* 2011), por lo que son una reserva importante de materia orgánica. La producción de raíces aporta hasta el 75% de la producción primaria neta total en ecosistemas forestales (Vogt *et al.* 1996; Gill and Jackson, 2000) y en los bosques secos representan un porcentaje mayor de la biomasa total (33%) que en los bosques húmedos de tierras bajas (12%) (Jaramillo *et al.* 2003). Adicionalmente, las raíces finas son fundamentales para la estructuración de los suelos, al incrementar su aireación a través de la formación de canales durante su crecimiento, evitar la erosión y compactación del suelo al mantener su estructura (Gyssel *et al.* 2005), e incluso se les atribuye un papel fundamental en la edafogénesis a lo largo del tiempo geológico (Bardgett *et al.* 2014).

Las raíces finas responden a las variaciones ambientales, como la estacionalidad climática y gradientes de sucesión; las temporadas de lluvia y sequía generan disponibilidad o escasez de recursos, en cuanto al agua y los nutrientes en el suelo. Así mismo, durante la sucesión en los bosques secos tropicales las condiciones ambientales cambian, lo que ocasiona que las especies de etapas tempranas sufran condiciones desfavorables que generen estrés en las

plantas, como la alta irradiación solar, y por tanto el aumento de la temperatura que conlleva a la disminución de la humedad en las capas superficiales del suelo. Por ende, estas especies han desarrollado estrategias para enfrentarse a la sequía y al uso eficiente del agua, cuando se compara con especies de sucesiones tardía, donde al contrario, el mayor desarrollo del dosel reduce la radiación directa al suelo, y en consecuencia incrementa la disponibilidad de agua (Lohbeck *et al.* 2013).

Estos cambios ambientales generan una presión de selección que modifica su morfología, fisiología y fenología a través de adaptaciones que le permiten su establecimiento y desarrollo en un ecosistema, denominado rasgos funcionales (Violle *et al.* 2007). Esto genera que las raíces exhiban diferentes rasgos con respecto al tipo de bosque y a los gradientes ambientales generados en ellos. Estas respuestas de los rasgos han sido evaluadas mayormente para la dimensión aérea (Metcalfe *et al.* 2008), sin embargo, hay menos evidencia de cómo los gradientes sucesionales en los trópicos podrían afectar la producción y rasgos funcionales de las raíces finas (Powers y Pérez-Áviles, 2012). Se ha reportado que en estados tempranos de sucesión dominan las raíces profundas con alta inversión en carbono que les permitan forrajear las capas profundas del suelo, mientras que en las especies de sucesión tardía, expuestas a menor déficit hídrico, se han encontrado raíces menos profundas y con alto nivel de almacenamiento de agua, lo que ha sido relacionado con diámetros mayores (Paz *et al.* 2015). Adicionalmente, esta relación longitud y diámetro juega un papel importante en el área superficial de las raíces, la cual representa una estrategia vegetal alternativa, donde puede ser estimulada la captación de recursos. Otra variable importante a determinar en las raíces finas es la tasa de crecimiento, no obstante, hay menos estudios que exploren la tasa de crecimiento en respuesta a la variación ambiental, en cambio se ha cuantificado la biomasa correspondiente a raíces finas en gradientes de sucesión. Castellanos (1991) y Jaramillo (2003) han reportado cambios en la biomasa, esta se incrementa en las capas más superficiales del suelo en pastizales o estados muy tempranos, encontrando que los primeros 40 cm representan del 60 al 76% de la biomasa total de raíces en el bosque primario, del 77 al 93% en los bosques secundarios y del 89 al 96% en los pastos. En relación a esto se ha encontrado que un factor fundamental que explica el crecimiento de las raíces finas es la estacionalidad climática. En épocas secas se ha reportado una disminución de la longitud de las raíces en todas las capas del suelo y una reducción del 52% en la biomasa en las capas profundas (E Andrade *et al.* 2020). Otros estudios han sugerido el mismo comportamiento que

atribuyen la sincronización de las raíces finas con las lluvias, respondiendo a anomalías de precipitación interanual (Kummerow *et al.* 1990, Gei and Powers, 2015).

El bosque seco tropical es considerado un buen objeto de estudio para entender como las raíces responden a diferentes factores ambientales. Debido a dos razones principales, el bosque seco tropical presenta una estacionalidad marcada dominada por periodos largos de sequía (Gentry, 1995; Pennington *et al.* 2009; Dirzo *et al.* 2011), que a su vez influencia la producción de raíces (Jaramillo *et al.* 2003), y segundo el bosque seco presenta un alto grado de transformación debido a las actividades humanas, dada la conversión de bosques a pastizales (Powers and Pérez-Áviles, 2013), por ejemplo, en Colombia en la actualidad resta solo el 8% de su cobertura original y en el Caribe colombiano se encuentra altamente fragmentado en diferentes estadios de sucesión predominando los estadios correspondientes a sucesiones tempranas e intermedias, con menos del 10% en estadios de sucesión tardía o bosques maduros (González-M *et al.* 2018), estos estadios se caracterizan por presentar condiciones ambientales y composición florísticas propias, por lo que pueden influenciar los rasgos de las raíces.

En este sentido estudiar la variación de las tasas de crecimiento y rasgos de las raíces a través de gradientes de sucesión, es un aporte importante para entender los procesos detrás del ciclaje de nutrientes y reconocer su papel central en diferentes procesos a escala ecosistémica. Adicionalmente, es un insumo clave para generar estrategias de restauración y recuperación de ecosistemas degradados en donde conocer cuáles rasgos de raíz se establecen bajo ciertas condiciones ambientales, es fundamental para priorizar las especies en cada escenario ambiental. En consecuencia, se genera el presente proyecto de grado, que pretende responder ¿Cómo varían los rasgos funcionales y la tasa de crecimiento de las raíces a través de un gradiente de sucesión en un bosque seco tropical del Caribe colombiano? Como las condiciones microclimáticas varían a lo largo de la sucesión y los estados tempranos están expuestos a un mayor déficit hídrico, se espera variación en las tasas de crecimiento y los rasgos funcionales de las raíces a través del gradiente de sucesión. Específicamente, se espera que en estados tempranos las raíces sean más largas, con mayor área superficial y tasas de crecimiento; mientras que en los estados tardíos las raíces tengan mayor inversión en el almacenamiento de agua y por lo tanto raíces con diámetros gruesos y menores tasas de crecimiento. Así mismo, se espera que los rasgos estén relacionados con la tasa de

crecimiento, en tempranos un aumento de la longitud, área superficial y diámetros pequeños estén relacionados con el aumento de la tasa de crecimiento; mientras que en tardíos se espera menor longitud, con menor área y mayores diámetros asociados a bajas tasas de crecimiento. Adicionalmente, se espera la influencia de las épocas climáticas en los rasgos y tasa de crecimiento, con una relación positiva con el aumento de las precipitaciones.

Esta investigación hace parte del proyecto titulado “Evaluación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos del bosque seco tropical”, liderado por la Universidad del Norte y Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt.

4. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la variación de la tasa de crecimiento, los rasgos de la raíz y su relación entre estados de sucesión y épocas climáticas en un bosque seco tropical del Caribe colombiano.

Objetivos específicos

- Determinar la variación de la tasa de crecimiento y los rasgos de la raíz entre estados de sucesión y épocas climáticas
- Identificar la relación entre las tasas de crecimiento y rasgos de la raíz entre estados de sucesión y épocas climáticas

5. MARCO TEÓRICO

5.1 Raíces finas

Las raíces finas (<2 mm) son uno de los componentes principales de las comunidades de plantas, son responsables de la exploración y adquisición de recursos del suelo (Hertel *et al.* 2003, Holdaway *et al.* 2011), representan una porción importante de la productividad primaria (Vogt *et al.* 1996; Norby y Jackson, 2000; Jaramillo *et al.* 2003). La producción de raíces finas contribuye considerablemente al ciclaje de carbono en los ecosistemas forestales (Finér *et al.* 2011). En modelos de ciclos de carbono, las raíces finas son un pool importante de materia (Potter, 1999) con una alta productividad primaria neta (Jackson *et al.* 1997) y retorno (Gill y Jackson, 2000; Finér *et al.* 2011). La productividad de raíces finas puede variar considerablemente y puede representar un gran flujo de carbono en los ecosistemas terrestres. Aunque, la biomasa de raíces finas representa solo un pequeño porcentaje de la biomasa arbórea total (Vogt *et al.* 1996), la producción primaria neta de raíces finas (PPN) en los ecosistemas forestales representa del 8% al 76% de la producción primaria neta total (TNPP) (Keyes y Grier, 1981; Vogt *et al.* 1981; Nadelhoffer y Raich, 1992; Gower *et al.* 1996; Helmisaari *et al.* 2002).

Varios factores están involucrados en la producción de las raíces finas, entre estos incluyen el tipo de vegetación, dado que las raíces pertenecientes a especies de herbáceas o de crecimiento rápido pueden generar más biomasa de raíces finas en comparación a especies de crecimiento lento como los árboles de bosques primarios. La fertilidad del suelo, implica la generación de raíces que puedan adquirir nutrientes de manera eficaz al aumentar el área superficial expuesta de raíces en el suelo (Powers and Pérez-Áviles, 2013). Por otro lado, la precipitación influye en la producción de raíces finas sincronizando su aumento con la llegada de la temporada de lluvias (Vogt *et al.* 1996; Finér *et al.* 2011; Yuan y Chen, 2013). Así mismo, un factor de gran relevancia es la generación de gradientes ambientales que pueden afectar su crecimiento, como el estado sucesional que implica la filtración de características que le permitan afrontar los cambios ambientales, como los rasgos funcionales encaminados a la tolerancia a la sequía (Zangaro *et al.* 2014; Zehetgruber *et al.* 2017).

Las raíces finas presentan características que representan una respuesta a un ambiente dado, estas características morfológicas, fisiológicas y fenológicas están basadas en la función que cumplen. Se sabe que las raíces finas tienen la función de captación y transporte de recursos y que dicha función se ha asociado con respeto a los órdenes del sistema radical; las raíces no ramificadas más distales son de primer orden y de segundo orden (0.5 mm), estas comienzan en la unión de dos raíces de menor orden y así sucesivamente (Pregitzer *et al.* 2002). En particular, la capacidad de absorción disminuye con el aumento del orden de la raíz, mientras que la capacidad de transporte aumenta (McComarck *et al.* 2015). Estas raíces involucradas en la captación de recursos pueden incrementar su biomasa como una forma de extender la superficie de raíces en el suelo, y puede ser logrado mediante la producción de raíces con relación longitud/masa seca alta (Eissenstat, 1992). El incremento de esta relación implica la disminución de su diámetro, por lo que el aumento de raíces finas es un rasgo para aumentar la adquisición de agua y la productividad de las plantas en condiciones de escases de agua (Wasson *et al.* 2012). Así mismo, el aumento del diámetro está asociado el incremento de tejidos de almacenamiento para conservar los recursos en situaciones de estrés, en ambos casos estos representan una inversión de Carbono al sistema radicular, por lo que se ha investigado como estas estrategias son funcionales dependiendo de las condiciones ambientales, como la que deja la sucesión en los bosques secos (Paz *et al.* 2015).

5.2 Rasgos funcionales y tasa de crecimiento radicular

Los rasgos funcionales son las características morfológicas, fisiológicas o fenológicas medidas a nivel individual que impactan el éxito biológico a través de sus relaciones con el crecimiento, reclutamiento y mortalidad (Violle *et al.* 2007). Los rasgos de la raíz, como diámetro, presencia de pelos o asociaciones con micorrizas son sensibles y capaces de mostrar por medio de su variación, como inciden los diferentes factores ambientales en el suelo o en la planta misma, por lo tanto, reflejan la disponibilidad de recursos (Lambers *et al.* 2008). La variación en la biomasa de las raíces finas también es una respuesta a las condiciones ambientales, la cual puede variar espacial y temporalmente. Por ejemplo, en experimentos de riego en condiciones de campo en bosques tropicales, la biomasa de raíces finas fluctúa estacionalmente en respuesta a los cambios en la disponibilidad de agua durante la transición de la estación seca a la húmeda (Yavitt y Wright, 2001). Además, se ha demostrado como los rasgos responden

al cambio climático global, afectando incluso los procesos ecosistémicos, en sus relaciones con el ciclaje de carbono, nutrientes y estructura del suelo (Bardgett *et al.* 2014).

Los rasgos funcionales reflejan las estrategias que han desarrollado las plantas frente a la disponibilidad de recursos en los ecosistemas. En la literatura se ha identificado el continuo de estrategias, dividiéndolas en adquisitivas y conservativas (Grime *et al.* 1997). Así, las estrategias adquisitivas están relacionadas con plantas que tienden a extraer los recursos del suelo más rápidamente, por lo que resultan más competitivas y dominantes en suelos húmedos y fértiles; se caracterizan por presentar tejidos poco densos, con alta concentración de N (Nitrogeno) y bajos niveles de C¹³ (Carbono) (uso no conservativo del agua), y raíces muy finas con alta área de prospección. Mientras que las plantas con estrategia conservativa evitan la pérdida de nutrientes lo que las hace más competitivas en ambientes secos y menos fértiles, se caracterizan por tener baja concentración de N (reflejando la baja disponibilidad de N en el suelo), altos niveles de C¹³ (uso eficiente del agua), raíces gruesas con alta densidad y poco profundas (Grime *et al.* 1997; Pérez-Ramos *et al.* 2012).

Estas estrategias restringen y seleccionan no solo la composición de especies de plantas sino la estructura funcional de la comunidad (composición de rasgos a nivel de la comunidad), debido a su respuesta ante los filtros abióticos (clima, disponibilidad de recursos, y perturbaciones) y bióticos (competencia y depredación) (Woodward y Diament, 1991; Keddy, 1992; Díaz, Cabido y Casanoves, 1999; Laliberté *et al.* 2012). De esta manera, la sensibilidad a la sequía tiene un papel directo en la determinación de la distribución de especies con respecto a la disponibilidad de agua local y regional, los cambios futuros en los procesos hidrológicos y los patrones de precipitaciones tendrán consecuencias directas para los rangos de especies, la composición de las comunidades de los bosques tropicales y la función del ecosistema (Engelbrecht *et al.* 2007).

Los gradientes ambientales y los rasgos de las raíces están estrechamente relacionados, un ejemplo de ello, es que los rasgos involucrados en la adquisición de agua y nutrientes afectan la tasa de crecimiento de las raíces (Eissenstat, 1991; Robinson *et al.* 1999). De acuerdo a esto, en gradientes ambientales como el de la sucesión estudios han demostrado que una limitación de nutrientes en estados de sucesión tempranos afecta los rasgos, por ejemplo, la limitación de Nitrógeno (N) podría promover valores más altos de relación longitud/masa

(longitud específica radicular) y tasa de crecimiento de raíces (Roy y Singh, 1994; Pärtel y Wilson, 2001), lo que sugiere que la tasa de crecimiento varía dependiendo de la disponibilidad de N en el suelo. No obstante, la sucesión también plantea otros escenarios, como la competencia interespecífica en las comunidades las cuales ha sido reportadas que influyen a un mayor crecimiento de raíces (Robinson, 1999).

En cuanto a la disponibilidad de agua, la hipótesis del crecimiento funcional o equilibrado (Bloom *et al.* 1985) sugiere que las plantas responden a la sequía estimulando o manteniendo su tasa de crecimiento, es decir, ajustan activamente el crecimiento de diferentes órganos para maximizar la captación del recurso más limitante, por consiguiente, incrementa su productividad bajo sequía (Comas *et al.* 2012). Cuando el agua es limitante, las plantas deben cambiar la asignación de C hacia las raíces donde se puede usar el fotosintato para aumentar la captación de agua. Este cambio en la asignación debería aumentar el crecimiento de la masa radicular a medida que disminuye la humedad del suelo. Esto ha sido reportado por varios estudios, destacando lo encontrado por Paz (2015), el cual demostró en un estudio sucesional con raíces de plántulas, que en sucesiones tempranas las raíces mostraron un crecimiento de 10 a 24 cm más profundo y 80 a 30 cm más largas que en estados de sucesión tardíos. Lo que demuestra así la asignación de tejidos radicales para la supervivencia bajo condiciones de estrés hídrico.

En los bosques secos, el principal filtro ambiental es la sequía, que se ve intensificada en los estados iniciales de la sucesión debido a la baja cobertura del dosel. Las raíces tienen diferentes estrategias para lidiar con este filtro; se han reportado dos estrategias principales: invertir en raíces con mayor longitud que les permitan forrajear en las capas profundas del suelo en busca de agua y nutrientes (Wasson *et al.* 2012; Lynch, 2013), o invertir en tejidos para almacenar agua, con el fin de mantener el transporte de agua en el xilema durante el déficit hídrico, reducir la cavitación y mantener las tasas de fotosíntesis (Pineda- García, 2013). Adicionalmente, se ha reportado que las raíces de diámetro pequeño con mayor longitud específica, permiten a las plantas aumentar la conductividad hidráulica de modo que al aumentar el área de superficie en contacto con el agua del suelo, aumenta el volumen de suelo que se puede explorar en busca de agua y también aumentar la conductividad hidráulica de la raíz al disminuir la barrera apoplástica del agua que ingresa al sistema (Eissenstat y Achor, 1999; Rieger y Litvin, 1999; Huang y Eissenstat, 2000; Solari *et al.* 2006; Hernández *et al.*

2010; Comas *et al.* 2012; Comas *et al.* 2013). Por otro lado, se han reportado especies que presentan las mismas estrategias en estados de sucesión maduros, con raíces poco profundas y alto almacenamiento de agua, esto probablemente debido a una mayor competencia en estos bosques que cuentan con coberturas densas de árboles, lo que genera la reducción el agua disponible en capas más profundas del suelo (Paz *et al.* 2015).

5.3 El bosque seco tropical

Los bosques secos tropicales son biomas donde la temperatura media anual es mayor a 17 °C, la precipitación anual oscila entre 250 - 2000 mm y la evapotranspiración potencial es mayor que la precipitación (Holdridge, 1967; Murphy y Lugo, 1986; Kalacska *et al.* 2004; Dirzo *et al.* 2011). Adicionalmente presentan características particulares como la estacionalidad climática (época seca que incluye varios meses de sequía (Gentry, 1995; Pennington *et al.* 2009; Dirzo *et al.* 2011). Dicha estacionalidad limita la productividad primaria y la biodiversidad de plantas (Pennington *et al.* 2000). La fuerte estacionalidad, alta irradiación solar y demanda de evaporación de estos bosques (Borchert 1994; Luettge, 2008; Poorter y Markesteijn, 2008) actúan como un filtro ambiental que genera adaptaciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales en los organismos que les permite sobrevivir y reproducirse en esas condiciones, las cuales influyen los procesos ecosistémicos de estos bosques (productividad primaria y ciclaje de agua, nutrientes y carbono Pennington *et al.* 2009, Dirzo *et al.* 2011).

5.4 La sucesión en el bosque seco tropical

En la actualidad se estima que la mayoría de los bosques secos maduros eventualmente desaparecerán, dejando un paisaje complejo que consiste en una matriz de campos agrícolas y parches de bosques en diferentes estados de sucesión (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005, Miles *et al.* 2006). La definición de sucesión ha evolucionado con el tiempo: inicialmente fue definida como “proceso de cambio en la vegetación” (Cooper, 1926), y posteriormente Dodson *et al.* (1998) la definió como “hipotética secuencia ordenada de cambios en las comunidades de las plantas, que conduce a un clímax estable en la comunidad”, estas definiciones estuvieron ligadas principalmente a actividades humanas y su estilo de vida (Cramer y Hobbs, 2008). La secuencia ordenada a la que se refiere Dodson, hace alusión a que después de una

perturbación, las plantas de corta duración (pioneras) invaden rápidamente y cubren el suelo por completo (estados tempranos), posteriormente son reemplazadas por arbustos de vida más larga (estados intermedios), y el proceso de reemplazo continúa hasta el establecimiento de plantas perennes con mayor complejidad en la composición de especies (estados tardíos) (Ewel, 1980).

En la actualidad la definición de sucesión ha incorporado modelos de dinámicas ecológicas definiéndola como “el cambio temporal en la estructura de una comunidad o cambios en la dominancia de sus especies” (Smith y Smith, 2007). A esta definición se adicionaron importantes componentes como el reemplazo de especies, que podría resultar en un estado semiestable (anteriormente denominado clímax). Sin embargo, hoy se reconoce que la sucesión es gradual, dinámica y no alcanza un clímax, por ende, la diversidad máxima de especies no estará situada siempre en etapas posteriores, si no que puede darse en algún punto del proceso, cuando coexisten especies tanto tempranas como tardías (Fragoso y Rojas, 2012). Se ha demostrado también otro factor importante que determina la sucesión en los bosques secos tropicales, en los cuales surgen patrones de distribución de rasgos debidos a filtros ambientales y relaciones intra e interespecificas, que influyen en el ensamblaje comunitario. Así, habrá un marcado filtrado ambiental en las primeras etapas de la sucesión, mientras que habrá un patrón de diferenciación de nicho significativo en las comunidades de sucesión tardía debido a que es fuertemente influenciada por la competencia por los recursos limitados en las últimas etapas de la sucesión (Subedi *et al.* 2019).

La sucesión debida a actividades humanas (sucesión secundaria) inicia con la perturbación de un ambiente natural y/o su posterior abandono, de esta manera se genera un cambio en la disponibilidad de recursos (nutrientes y luz) que impactan las especies preexistentes y sus historias de vida (dispersión, establecimiento, crecimiento y longevidad), además las interacciones (vías de facilitación, competencia y herbívora) y sus impactos en el ecosistema también modifica el cambio en la sucesión (Walker *et al.* 2007).

Los fragmentos con diferentes estados de sucesión están sujetos a diferentes condiciones ambientales, por lo cual se generan gradientes marcados en variables como la temperatura, radiación y composición del suelo (Cramer, 2007), por lo tanto, en estados de sucesión tardía generalmente hay mayor cobertura vegetal, implicando menor disponibilidad de luz,

temperatura del suelo y mayor humedad ambiental (Lieberman y Li, 1992; Hammond, 1995; Saynes *et al.* 2005). En estados tempranos de sucesión las propiedades del suelo se degradan (Ellingson *et al.* 2000), existe un aumento de la temperatura y una menor capacidad de retención de agua (Cotler y Ortega-Larrocea, 2006), lo que genera un gradiente de sequía en los bosques secos (Lebrija Trejos *et al.* 2011). Además, en cuanto a procesos ecosistémicos, los bosques en diferentes etapas de sucesión difieren en la biomasa total, la producción primaria neta y la composición de especies, lo que afecta su contribución relativa a los ciclos de carbono regionales y globales (Fearnside y Guimaraes, 1996), sin embargo, en estudios recientes en bosques secos de Costa Rica y México se demostró que la dinámica de la vegetación es impredecible durante la sucesión, el cambio en la composición de las comunidades y sus tasas de cambio durante la sucesión son aún más inciertas y particularmente en las fases posteriores (Chazdon *et al.* 2007).

6. ESTADO DEL ARTE

Los estudios de raíces iniciaron a partir del siglo XVIII debido al creciente interés en mejorar los cultivos, al inicio se realizaban técnicas de excavación que tomaban gran parte del perfil del suelo, se enfocaron en el peso, morfología y longitud de las raíces. Posteriormente para el siglo XIX iniciaron el desarrollo de las técnicas actuales con ayuda de paneles de vidrio, lo que dio paso a los rizotrones que se usan en la actualidad (Böhm, 1979). El estudio de las raíces en campo siempre ha sido considerado difícil, a menudo impreciso, con alta variabilidad y susceptibilidad a sesgos, por tal razón, hay una gran variedad de enfoques disponibles y un constante desarrollo de nuevas técnicas (Caldwell y Virginia, 1989).

Los primeros rasgos morfológicos estudiados en raíces fueron la longitud y el área superficial, debido a su relación con la capacidad de absorción de la raíz (Nye y Tinker, 1977). Los primeros métodos diseñados para estimar la longitud consistieron en el enfoque de línea e intercepción propuesto por Newman (1966), el cual proporcionó una relación para predecir la longitud de la raíz en función del número de intercepciones de líneas colocadas al azar (transectos) con raíces extendidas sobre una superficie; este método fue modificado y mecanizado posteriormente con técnicas como contadores fotoeléctricos (Rowse y Phillips, 1974) e imágenes analizadas por computadores, por medio del escaneo fotográfico y las micrografías electrónicas de barrido siendo un medio útil para determinar el área y el volumen de la superficie radicular, así como las dimensiones de los pelos radicales (Lamont, 1983). Recientes preguntas de investigación relacionadas con la respuesta de las especies al cambio y el papel de los bosques como sumideros de carbono, han fomentado el refinamiento de las estimaciones de la biomasa de la raíz y la producción, por ende, se exploraron diversos métodos como los indirectos con resultados poco concluyentes, sin embargo, el mejor método y más utilizado fue el directo, de mayor ventaja como cuantificador de biomasa de raíces en los bosques (Vogt *et al.* 1998).

Los estudios de raíces finas han cobrado gran importancia debido a su relación con procesos de los ecosistemas. En este sentido Jackson (1996) analizó patrones de enraizamiento y su distribución en diferentes biomas del mundo, encontrado que la mayor biomasa de raíces se encontró en bosques siempre verdes tropicales, estimó la distribución de raíces promediada global para todos los ecosistemas por medio de β como el índice de distribución de raíces, lo

que demostró que aproximadamente el 30%, 50% y 75% de raíces está en los 10, 20 y 40 cm superiores, respectivamente y Vogt (1995), evaluó la producción primaria neta subterránea y encontró que las variables climáticas y los nutrientes son factores de control importantes para determinar la cantidad de biomasa de raíz fina que se mantiene en un sitio, donde los bosques siempre verdes tuvieron la mayor biomasa de raíces a diferencia de los templados, el retorno de nutrientes de la raíces contribuyó con 29-255 kg/ha/año⁻¹ de N al suelo en todas las zonas climáticas forestales, por ende concluyó que los flujos de nutrientes son importantes para predecir la cantidad de raíces producidas anualmente (PPN). Se ha encontrado además como la producción de raíces es importante para el almacenamiento de carbono, el ciclaje y mantenimiento de diversos procesos en los ecosistemas, autores como Bardgett (2015) aporta un recopilado de estos estudios donde da a conocer cómo las raíces finas afectan o movilizan diferentes procesos en los ecosistemas, así como su participación en el desarrollo del suelo, el mantenimiento de su estructura, su relación con las micorrizas y la participación en el flujo de nutrientes.

Los estudios de la raíz en los ecosistemas secos son escasos y muy poco se conoce sobre la respuesta de las raíces a los gradientes en la sucesión, Kummerow (1990), encontró que la estacionalidad influencia la producción de raíces y su tasa de mortalidad, y reportó que la producción anual de raíces finas fue de 4.23 Mg.ha⁻¹. Otros estudios se han enfocado a entender los rasgos que les permiten a las especies lidiar con la sequía y el déficit de nutrientes en los bosques secos y destacan: la alta asignación de biomasa para almacenamiento de agua (estrategias conservativas) y el aumento de la profundidad de las raíces (estrategias adquisitivas) (Markesteyjn y Poorter, 2009; Pineda-García, 2011; Paz *et al.* 2015). Adicionalmente, otros estudios a través de gradientes de sucesión en México, demostraron que dentro del bosque seco hay estrategias contrastantes y que, por ejemplo, las especies tolerantes a la sombra asignan más biomasa a raíces y desarrollaron raíces más gruesas que las especies demandantes de luz, pero estas últimas presentaron mayor plasticidad en la asignación de biomasa a raíces (Paz, 2003).

A pesar de la existencia de investigaciones relacionadas con la respuesta de los rasgos de la raíz a la variación ambiental, (Comas y Eissenstat, 2004; 2009; Withington *et al.* 2006; McCormack *et al.* 2012; Chen *et al.* 2013; Kong *et al.* 2015; Liu *et al.* 2015; Valverde-Barrantes *et al.* 2015), aun no es claro si existe un espectro económico radicular análogo a los espectros

reportados para otros órganos como las hojas y tallos, lo que es claro, es que los rasgos de la parte aérea y subterránea de las plantas son diferentes y no funcionan de la misma manera, además que la variación de estos en las raíces esta debida a diferentes factores bióticos y abióticos, un ejemplo de ello es la asociación con micorrizas. Sin embargo, se ha reportado por Kong *et al.* (2015) un espectro económico para raíces finas absorbentes sugiriendo así la divergencia de estrategias en relación con el diámetro de la raíz, que corre en contra de un solo espectro económico para las raíces absorbentes. Estudios relacionando a estos aspectos han sido desarrollados en el bosque húmedo, como el estudio llevado a cabo por Paz (2003) en bosques húmedos de Perú, Costa rica, Brasil y Panamá evaluando patrones de variación en la asignación de masa y morfología de raíces entre plántulas en respuesta a los factores ambientales, como la disponibilidad de luz que sugiere que la asignación de biomasa y morfología son componentes del síndrome de especialización a estos ambientes, como la relación de raíz/brote, lo que lo diferencia fuertemente del gradiente presentado en los bosques secos y Zangaro *et al.* (2014) evaluando la producción y rasgos de raíces atreves de la sucesión en bosques de Brasil, evaluando como la intensidad de infección por micorrizas están influenciados por los requerimientos de nutrientes intrínsecos de las especies en los grupos sucesionales. No obstante, cabe resaltar que no se ha encontrado estudios en bosques secos de Colombia que aporten conocimiento en cuanto a los rasgos de la raíz y tasas de crecimiento en gradientes de sucesión.

7. METODOLOGÍA

7.1 Área de estudio

El estudio se realizó en los municipios de San Juan de Nepomuceno (9°57'08.0"N 75°04'52.0"W) y San Jacinto (9°49'52.0"N 75°07'19.0"W) en el departamento de Bolívar. Se escogieron tres sitios de muestreo, las veredas Brasilar y Pintura ubicadas en el municipio de San Jacinto y la vereda La Espantosa en el municipio de San Juan de Nepomuceno (Figura 1). El área de estudio se encuentra en un bioma de bosque seco tropical con una temperatura promedio de 27 °C, un clima tropical influenciado por los vientos alisios del norte-este, producto de la proximidad al mar Caribe, y el relieve montañoso y de colinas de la serranía de San Jacinto (Vitola *et al.* 2016). El régimen de precipitación media anual es de 1688 mm /año, con periodos de bajas lluvias entre enero y febrero, y lluviosos entre agosto- noviembre (Fig. 2). Los suelos de los municipios de San Jacinto y San Juan Nepomuceno pertenecen a la

subregión de la Planicie del Caribe, los cuales se caracterizan por tener un relieve ondulado; geomorfológicamente están constituidos por sedimentos de la edad terciaria (AMSJ 2008; AMSJ 2016).

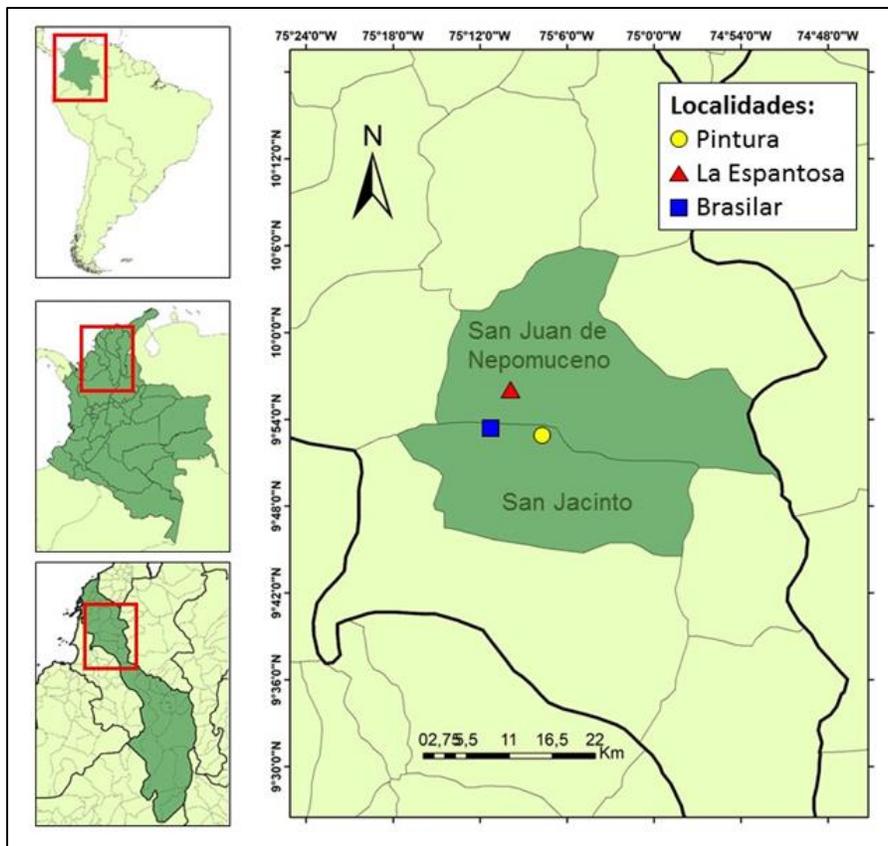


Figura 1. Mapa del área de estudio, municipios de San Jacinto y San Juan Nepomuceno departamento de Bolívar. Fuente: Elaboración propia

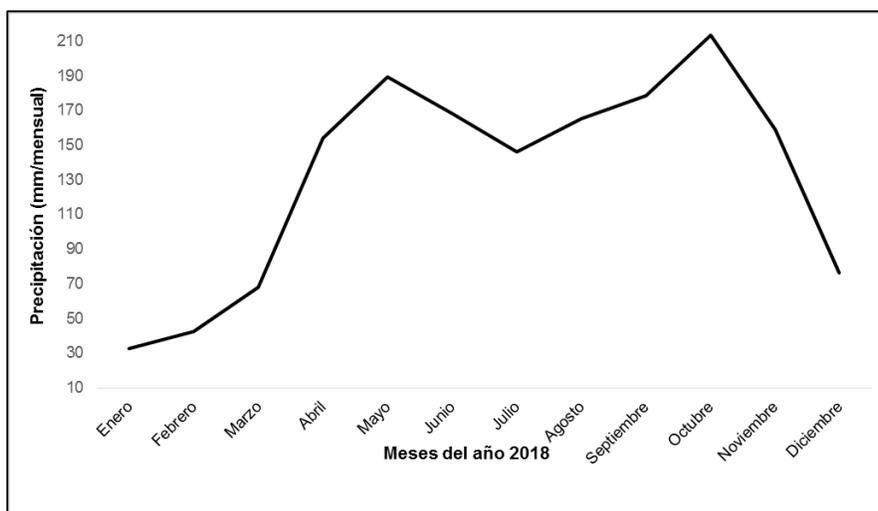


Figura 2. Valores de precipitación mensual para el área de estudio (Año 2018). Fuente: Datos climáticos estación Casa de piedra y San Cristóbal municipio de San Jacinto IDEAM.

7.2 Selección de sitios y establecimiento de parcelas

En cada uno de los sitios se seleccionaron fragmentos de bosque pertenecientes a cuatro estados sucesionales con diferente edad de recuperación: Tardío (> 30 años), Intermedio (25-30 años), Temprano (15-20 años) y Degradado (< 5 años). Para la identificación de estos fragmentos, el proyecto “Evaluación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos del bosque seco tropical”, utilizó las capas de Bosque/No Bosque generadas por el IDEAM (resolución de 30m x 30m). La información cartográfica fue verificada con visitas a campo donde se evaluó el estado de los fragmentos de bosque en términos de estructura y composición por expertos botánicos y ecólogos. Adicionalmente, se realizaron encuestas a los pobladores locales para verificar la edad de los bosques.

En cada estadio sucesional se establecieron tres parcelas permanentes de 0.18 hectáreas (60 m x 30 m), para un total de 12 parcelas (cuatro parcelas en cada sitios) siguiendo la metodología Tropy-dry. El área efectiva de muestreo fue de 0.1 hectáreas (50 m x 20 m) dejando una zona de amortiguamiento (Figura 3).

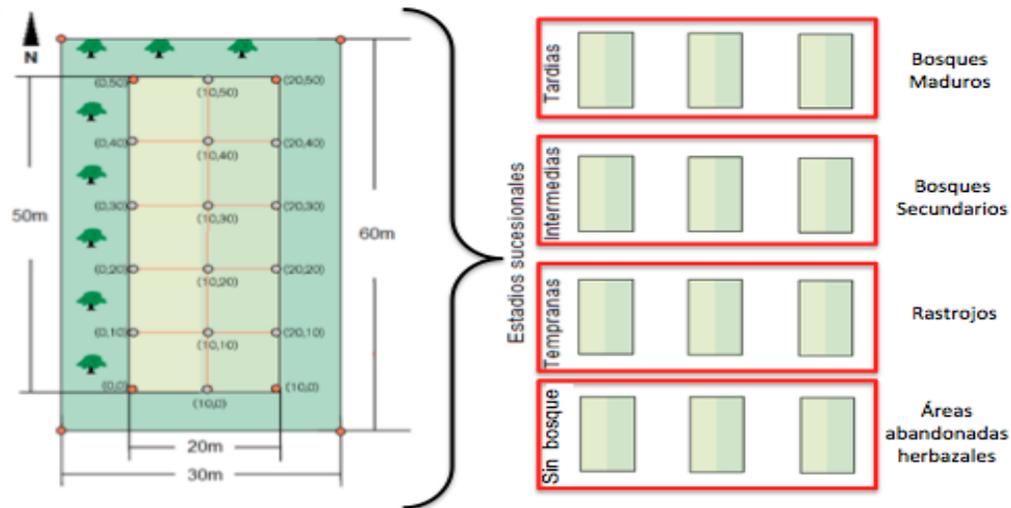


Figura 3. Diseño de las parcelas permanentes a través de gradiente de sucesión (Tropy-Dry). Fuente: protocolos metodológicos del Proyecto “Evaluación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos del bosque seco tropical” (2018).

7.3 Medición de rasgos funcionales y tasa de crecimiento de la raíz

Para medir los rasgos funcionales y la tasa de crecimiento de las raíces se utilizaron núcleos de crecimiento siguiendo el método propuesto por Flower-Ellis y Persson (1980). Este método es especialmente útil para el estudio a nivel de comunidades en el ecosistema en bosques donde el crecimiento radical es rápido y permite la estimación de las tasas de crecimiento relativo en diferentes entornos y a través de gradientes ambientales estimando el efecto de los nutrientes (Vogt *et al.* 1998). En cada parcela de vegetación se establecieron cuatro puntos de muestreo en los cuales se enterró un núcleo de crecimiento de raíces (Figura 4). Los núcleos son bolsas de tela cilíndricas de 18 cm de alto, 7 cm de diámetro y un volumen de 621,8 cm³; construidas en tela con agujeros de un diámetro máximo de 2 mm para permitir el crecimiento de raíces dentro de ella.

En cada punto de muestreo se limpió la hojarasca del suelo y se extrajo una sección de suelo con un cavador a una profundidad de 15 cm. El suelo se limpió cuidadosamente retirando todas las raíces presentes, y con este suelo sin presencia de raíces se llenaron los núcleos de crecimiento. El punto donde se enterró cada núcleo fue marcado y etiquetado. Se enterraron

cuatro núcleos por parcela cuatro veces cada tres meses, lo que resulta en una colecta de 192 núcleos durante un año. Al extraer las bolsas se cortó con cuidado las raíces que quedaron por fuera del núcleo de crecimiento, dejando solo las raíces que crecieron dentro de este. Para el siguiente muestreo se colocaron nuevos núcleos de crecimiento.

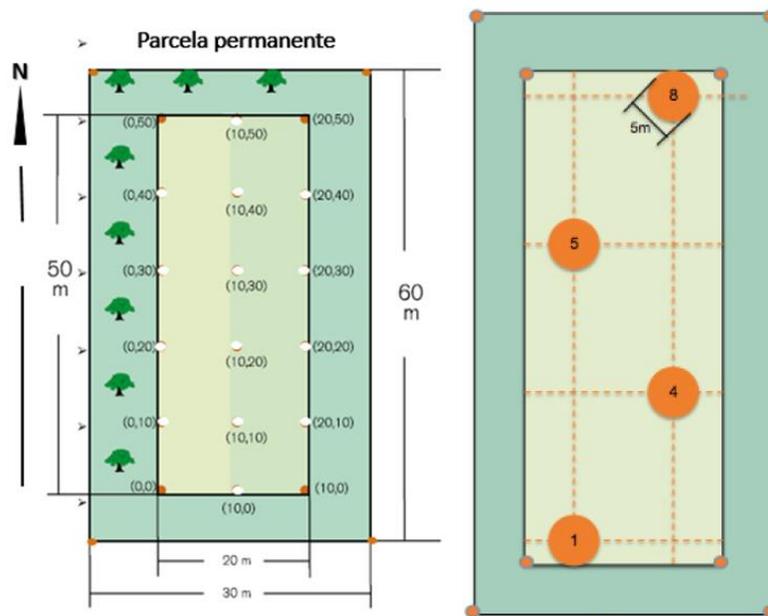


Figura 4. Grilla de muestreo efectivo, los círculos representan los puntos donde se enterraron los núcleos de raíces. Fuente: protocolos metodológicos del Proyecto “Evaluación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos del bosque seco tropical” (2018).

En el laboratorio, las muestras fueron tamizadas y las raíces fueron colectadas con la ayuda de una pinza de punta delgada, limpiándolas cuidadosamente para eliminar el suelo y evitar fracturas (Figura 5). Los análisis se realizaron únicamente para las raíces finas, definidas como aquellas que tienen menos de 2 mm de diámetro (Pregitzer *et al.* 2002; Guo *et al.* 2008; Long *et al.* 2013; McCormack *et al.* 2015; Paz *et al.* 2015). Posteriormente, todas las raíces fueron rehidratadas con agua destilada por 12 horas, y fueron escaneadas (Epson Perfection V700 Photo®) usando una bandeja de vidrio con agua (Bouma *et al.* 2000) (Figura 6), a una resolución de 1200 ppp.



Figura 5. Procesamiento de raíces, de izquierda a derecha núcleo de crecimiento intacto, y separación de las raíces del suelo con tres tamices.



Figura 6. Digitalización de raíces, en la primera imagen se muestra la rehidratación, posteriormente el método de escaneo y la imagen resultante.

La medición de los rasgos de la raíz se realizó en el programa ImageJ® (<http://imagej.nih.gov/ij/>) usando el complemento IJRhizo (Software de análisis de imágenes escaneadas de muestras de raíces). Los rasgos medidos fueron la longitud radicular (DLR), el área superficial radicular (DASR) y el diámetro promedio (DP). La descripción e importancia ecológica de los rasgos medidos se describen en la tabla 1.

En la ejecución de IJ_Rhizo, las imágenes escaneadas de las raíces fueron transformadas a tipo binario (raíces negras con fondo blanco). Las imágenes binarias, a través de la técnica de esqueletización, se redujeron a un conjunto de líneas y curvas conectadas de un pixel de grosor (Russ, 1994). Una primera estimación de la longitud de la raíz (Raw Skel) se calculó multiplicando el número de píxeles que componen el esqueleto por la resolución de la imagen (1200 ppp). Posteriormente, IJ_Rhizo genera la distribución del radio de la raíz, que indica cuánta longitud hay en cada clase de radio de raíz. Para ello, la imagen binaria se utilizó para derivar el llamado Mapa de Distancia Euclidiana (EDM; Russ, 1994) en el que los píxeles correspondientes a los objetos se etiquetan según su distancia al borde del objeto en el que están incluidos (Kimura y Yamasaki, 2003). Por lo tanto, al combinar el EDM y las imágenes del esqueleto, es posible producir un esqueleto etiquetado con valores discretos del radio de la raíz. De acuerdo a esta información, se calcularon tres rasgos de raíz siguiendo los parámetros descritos por Pierret (2013): longitud de la raíz (RLc: longitud de la raíz corregida), área superficial (*Surf_Area*) y diámetro de la raíz (*Mean_Dia*). Los cálculos de los rasgos de la raíz se realizaron con la fórmula según Pierret (2013):

$$RLc = Raw_RL + (XtraPix * (25.4 / ImRes))$$

Donde Raw_RL (longitud de la raíz sin corregir en mm) es:

$$Raw_RL = Raw_Skel * (25.4/ImRes)$$

Raw_Skel es el tamaño del esqueleto sin corregir, 25.4 es el tamaño de un pixel, *ImRes* es la resolución espacial de la imagen en puntos por pulgada (ppp)², es decir 1200 ppp y *XtraPix* es el número de píxeles adicionales encontrados a través del cálculo de corrección de longitud basado en EDM.

El cálculo del superficial (*Surf_Area*) en mm², corresponde al área de la superficie proyectada de las raíces multiplicada por el área de superficie real de un píxel en mm²:

$$Surf_Area = Area\ de\ raices * 25.4 / ImRes$$

El diámetro medio de la raíz (*Mean_Dia*) en mm se calcula como:

$$Mean_Dia = Surf_Area/RLc$$

La longitud y el área de las raíces se estimaron en función del volumen del núcleo de crecimiento, obteniendo así la densidad de la longitud radicular (DLR) y la densidad del área superficial (DASR) (Montejo-Martínez *et al.* 2019). Para estimar la tasa de crecimiento se pesó, con una balanza analítica (Sartorius AX224, d= 0.1 mg), la totalidad de raíces secas por cada núcleo y se dividió entre el periodo de crecimiento (tres meses).

Tabla 1. Descripción de los rasgos de la raíz, importancia ecológica y respuesta al gradiente de sucesión

Rasgo	Atributo del rasgo	Definición e importancia ecológica	Respuesta al gradiente y/o variación ambiental	Bibliografía
DLR	Longitud de la raíz (cm.cm ⁻³)	Indica la capacidad de adquisición de recursos como agua y nutrientes (inversión en forrajeo). Raíces con valores altos de longitud generalmente se consideran que tienen mayores tasas de absorción de agua y nutrientes.	Se ha propuesto que en estados tempranos de sucesión, debido a la sequía y déficit nutricional del suelo, las plantas invierten en tejidos que incrementan el forrajeo de nutrientes y agua en profundidad.	Fitter (1991); D. Atkinson 2000 Fitter (2002); Poorter & Markesteijn, (2007); Zangaro (2007); Markesteijn & Poorter, (2009); Comas <i>et al.</i> (2012); (2013); Pérez-
DASR	Área superficial de la raíz (cm ² .cm ⁻³)	Determina la inversión de la planta en tejidos para forrajeo o búsqueda de nutrientes y agua	En gradientes de sucesión indicaría como la raíz responde a los diferentes estados. En tempranos habrá mayor	Harguindeguy <i>et al.</i> (2013); Paz <i>et al.</i> (2015); McCormack (2017).

en unidad de área, área superficial para Metcalfe (2007);
altos valores maximizar la captura de Benjamin y Nielsen
significan mayor agua. (2004)
captura de nutrientes
y agua dados por la
gran superficie de
captura

DP	Diámetro promedio de la raíz (cm)	Inversión de la planta en tejidos para construcción de raíces finas y gruesas.	En el gradiente de sucesión, el aumento en el diámetro de la raíz ha sido propuesto como un rasgo que representa la inversión en tejidos para almacenar y conservar agua en las raíces, aumentando la productividad bajo sequía, por ende, se ha propuesto como otra estrategia de especies de sucesiones tempranas donde habría mayores diámetros.
-----------	-----------------------------------	--	---

7.4 Análisis de datos

Para entender cómo varían los rasgos funcionales y la tasa de crecimiento radicular entre estados sucesionales y épocas climáticas, se realizaron análisis de varianza de dos vías (ANOVA). Las variables explicativas fueron la sucesión (Degradada, Temprana, Intermedia y Tardía) y la época climática (lluvia y seca), para cada uno de los tres rasgos de la raíz y la tasa

de crecimiento. Posteriormente se realizó la prueba *posthoc* de Tukey para identificar cuales estados sucesionales variaron entre sí. Todas las variables fueron transformadas a logaritmo para cumplir con los supuestos de normalidad, a excepción de la variable DP (diámetro promedio). Para identificar la relación de la tasa de crecimiento con los rasgos de raíz, se realizaron modelos lineales múltiples para cada estado sucesional, tomando como variable dependiente la tasa de crecimiento y las variables independientes fueron cada uno de los rasgos funcionales. Todos los análisis se realizaron utilizando el lenguaje informático R, con los paquetes Aov (Chambers *et al.* 1992) y lm (Wilkinson & Rogers 1973) (R Core Team. 2019 versión 1.3.1093).

8. RESULTADOS

8.1 Variación de la tasa de crecimiento y los rasgos de la raíz entre estados sucesionales y épocas climáticas

Los valores de los rasgos funcionales y la tasa de crecimiento de las raíces se presentan en la Tabla 2. El diámetro de las raíces oscilo entre 0,00805 – 0,07908 con una media de 0,0372 cm. El área superficial entre 0,0077 – 0,4960 con una media de 0,1564 cm². La longitud entre 0,1792 – 42,174 con una media de 7,585 cm y por último la tasa de crecimiento entre 0,0126 – 0,5926 con una media de 0,1258 gr.

Tabla 2. Valores mínimos y máximos, media y desviación estándar para los rasgos de raíz y la tasa de crecimiento.

Rasgo	Min	Max	Media	D. estándar
DP	0,00805	0,07908	0,0372938	0,0158229
DASR	0,00778	0,4960025	0,1564741	0,1126861
DLR	0,17929	42,174489	7,5851948	10,022556
TC	0,01268	0,5926167	0,1258633	0,1118614

No se reportaron diferencias significativas en ninguno de los rasgos de la raíz entre épocas climáticas, pero hubo diferencias significativas en la densidad de la longitud radicular ($p=0.03$) y la tasa de crecimiento ($p=0.02$) entre los estados sucesionales (Figura 7, Anexo 2). El estado

tardía presentó menor longitud de raíces y varió significativamente del estado intermedia, pero ambos estados no variaron significativamente de los estados Degradada y Temprana (Figura 7). La sucesión tardía presentó las menores tasas de crecimiento y varió significativamente de los demás estados sucesionales (Figura 5).

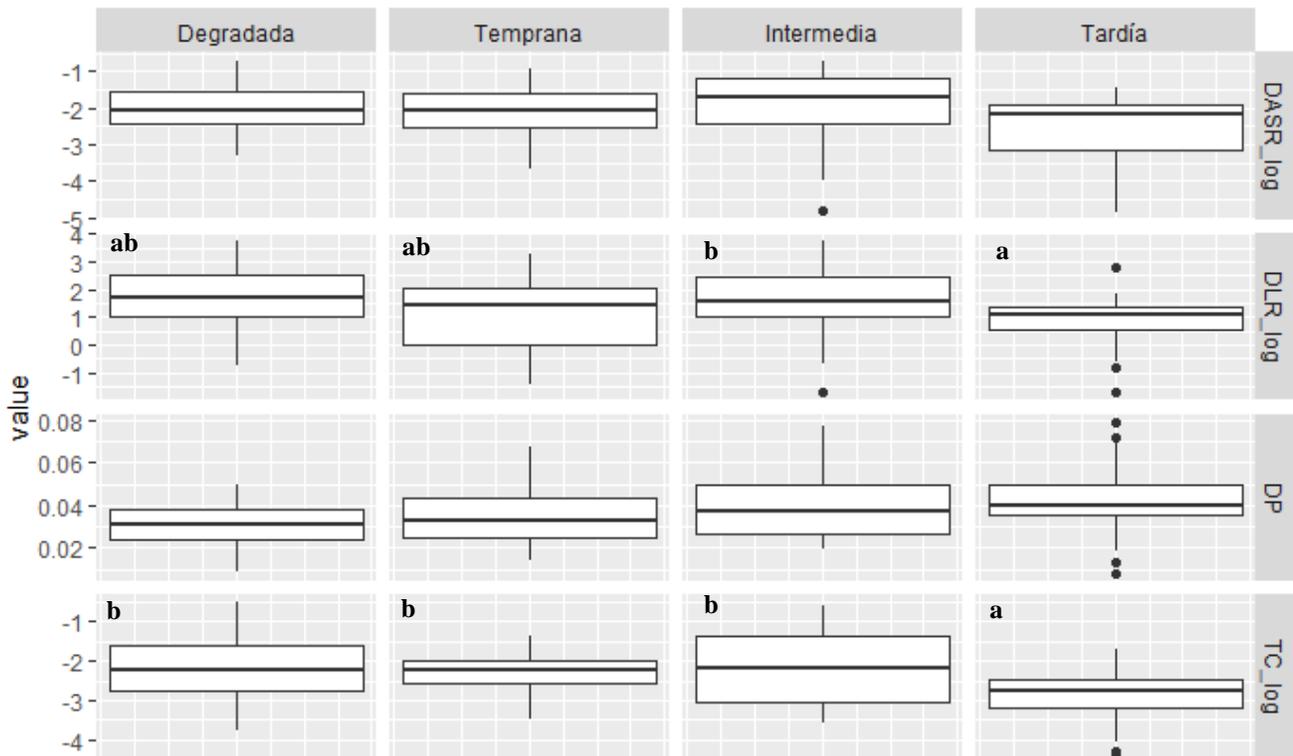


Figura 7. Variación de los rasgos funcionales y la tasa de crecimiento entre estados sucesionales. Primera fila: densidad del área superficial radicular (DASR), segunda fila: densidad de la longitud radicular (DLR), tercera fila: diámetro promedio (DP) y cuarta fila: tasa de crecimiento radicular (TC). En el eje y: valores en log de los rasgos en cada estado sucesional. Letras diferentes representan diferencias significativas ($p < 0.005$).

8.2 Relación de la tasa de crecimiento y los rasgos de raíz entre estados sucesionales y épocas climáticas

Todos los rasgos de la raíz se relacionaron significativamente con la tasa de crecimiento. Altos valores de densidad de la longitud y del área superficial, y bajos diámetros de las raíces estuvieron relacionados con mayores tasas de crecimiento (longitud: $R^2 = 0.451$; 0.512 ,

$p=0.001$; área superficial: $R^2 = 0.363$ 0.419 , $p=0.01$, diámetro: $R^2 = 0.215$; -19.356 , $p=0.01$). Con respecto a la variación de la relación de los rasgos y las tasas de crecimiento a través de la sucesión, el estado Tardía siempre varía de los demás estados sucesionales ($p<0.05$), pero estos no difirieron entre sí (Figura 8). Solo en la relación entre la longitud de las raíces y la tasa de crecimiento, el estado Intermedia no varió de los demás estados sucesionales ($p>0.05$). No hubo un efecto significativo de las épocas climáticas sobre las relaciones entre los rasgos y la tasa de crecimiento (Anexo 4).

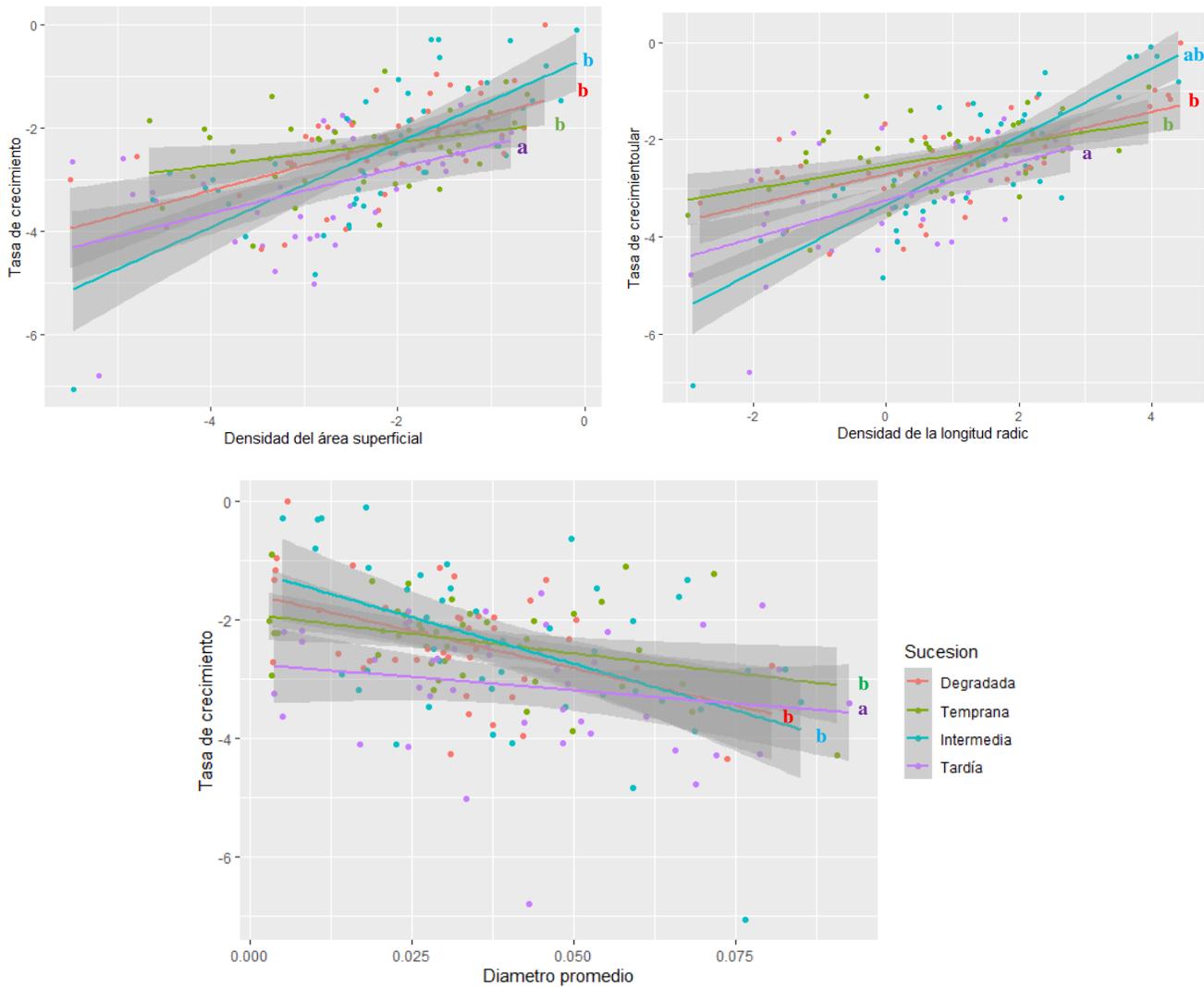


Figura 8. Regresiones lineales entre la tasa de crecimiento y los rasgos de la raíz para cada estado sucesional. Los valores negativos representan los valores log. Letras diferentes representan diferencias significativas ($p<0.05$).

9. DISCUSIÓN

Los resultados mostraron que la época climática no generó cambios en los rasgos funcionales ni en la tasa de crecimiento de las raíces. Sin embargo, la sucesión tuvo un impacto sobre la longitud y la tasa de crecimiento de la raíz. Adicionalmente, reportamos relaciones entre rasgos funcionales y demografía. Raíces largas, delgadas y con grandes áreas estuvieron relacionadas con mayores tasas de crecimiento. Estos resultados muestran que la productividad de raíces puede estar controlada por otros factores diferentes a la productividad aérea y resalta su importancia para entender el funcionamiento general de los ecosistemas.

Las raíces en los estados sucesionales tardíos presentaron raíces más cortas y menores tasas de crecimiento respecto a los demás estados, lo que se ajusta a las predicciones. La menor longitud radicular puede estar relacionada con la disponibilidad de recursos en las primeras capas de suelo. En bosques maduros, el incremento del dosel disminuye la radiación y la temperatura del suelo, lo que reduce las tasas de evaporación del agua reduciendo así el déficit hídrico (Lebrija -Trejos *et al.* 2011; Lohbeck, 2013). Adicionalmente, cambios en la composición florística con la edad del bosque, como la disminución de especies de crecimiento rápido con largos sistemas radicales, típicas de etapas tempranas (Paz *et al.* 2015), generan en consecuencia, una fuerte competencia en las capas profundas del suelo, por lo que las raíces más cortas podrían aprovechar eficientemente de los recursos en las capas superficiales de suelo (Powers and Pérez-Áviles 2013; Paz *et al.* 2015). También se reportó una reducción de la varianza en la sucesión tardía (Figura 7), lo que indica que la mayoría de especies podrían estar utilizando menos estrategias relacionadas a la tolerancia al déficit hídrico a nivel de la raíz, lo que les permitiría probablemente la inversión en otras estrategias, en comparación a los estados tempranos de sucesión. Así mismo, la tasa de crecimiento se ve reducida a causa de la menor asignación de carbono a las estructuras subterráneas con la disminución del factor limitante (Castellanos, 2001; Jaramillo, 2003; Metcalfe *et al.* 2008). Diferentes estudios han reportado mayores tasas de crecimiento y acumulación de biomasa en especies de sucesiones tempranas respecto a la sucesión tardía, lo que se relaciona a una presión mayor por forrajear agua y nutrientes en un suelo con limitaciones hídricas (Kozlowski y Pallardy, 2002; Jaramillo, 2003).

Sorpresivamente se reportó que la longitud de las raíces en los estados tempranos: Degradada y Temprana no presentaron diferencias con la sucesión Tardía (Figura 7). Esta ausencia de diferencias podría ser producto de la alta varianza que presentaron estos estados iniciales frente a la diversidad de rasgos. En sucesiones tempranas que fueron abandonadas recientemente pueden haber elementos florísticos típicos de otros usos del suelo (e.g. ganadería y agricultura) que tengan arquitecturas de raíz diferentes a las esperadas en las especies arbóreas. El historial de uso del suelo hace que los stocks subterráneos provenientes de usos anteriores del suelo, no se eliminan por completo manteniéndolos por mucho tiempo, y que por tanto genere mayor diversidad de estrategias coexistiendo en estos estados (Powers y Pérez-Áviles, 2013; Paz *et al.* 2015). La menor varianza en el estado Degradada respecto a Temprana, puede deberse a que es el estado más perturbado con poca colonización de especies típicas de bosque y alta dominancia de especies muy similares entre sí como gran cantidad de gramíneas, ya que a este punto aún no se ha recuperado la mayor parte de la vegetación.

Contrario a lo esperado, no encontramos mayor almacenamiento de agua (diámetro de las raíces) en los estados tardíos. Esta falta de variación puede estar relacionada con el tipo de raíces muestreadas. En este estudio únicamente incluimos las raíces finas (< 2 mm) excluyendo todo el sistema de raíz principal y almacenador, por lo que encontramos raíces en un pequeño rango de diámetros que osciló entre 0,1 y 0,8 mm. Raíces con estos diámetros son de primer orden, que de acuerdo a la clasificación funcional de las raíces, tendrían como función principal la adquisición de recursos más que el almacenamiento de agua y nutrientes. Por lo que usar el sistema de raíz completo habría permitido incluir raíces con diferentes funciones en la planta, como las raíces primarias para el sostenimiento, raíces de primer a tercer orden para la absorción y raíces de cuarto orden para el transporte (McComarck *et al.* 2015). Por ejemplo, la inclusión del sistema de raíces completo ha permitido identificar claramente una dimensión almacenadora de las raíces, la cual está asociada principalmente a estados tardíos de sucesión (Paz *et al.* 2015). Esta misma explicación puede aplicar a la ausencia de variaciones en el área superficial, debido a que el área responde a la relación entre la longitud y el diámetro de las raíces. Aunque se ha reportado que valores crecientes de área superficial están más relacionados con la longitud que con el diámetro (Eissenstat, 1992), sin embargo, no se excluye que posiblemente la no variación del diámetro pudo generar cambios en este rasgo, dando resultados diferentes en la relación resultante.

Un resultado no esperado que capta la atención es la ausencia de variación de los rasgos funcionales y tasas de crecimiento de las raíces entre épocas climáticas. Esta ausencia de variación podría estar asociada a varios factores, uno de ellos podría ser la periodicidad del muestreo y al comportamiento de las dos épocas muestreadas. En nuestra área de estudio la época seca y de lluvia pudo no ser marcada, es decir, al punto que pueda ser delimitada claramente cada época con respecto al muestreo realizado, por lo que al muestrear en cuatro periodos al año con la intención de abarcar cada época pudo resultar en un solapamiento, donde por ejemplo los muestreos pudieron abordar la transición entre épocas. Esto finalmente pudo sumar a que no se haya observado un efecto. De manera similar se ha reportado que es posible que el aumento del tamaño de la muestra en cada parcela o una resolución temporal más fina del muestreo aumente el poder para detectar la variación intranual (Powers y Pérez-Ávila, 2013). Estas observaciones pueden contrastarse con el estudio de Kummerow *et al.* (1990), donde detectó variaciones intranuales con mayor número de muestreos, con núcleos de raíces que colectó cada 3 o 4 semanas. Por otro lado, se encuentran las variaciones interanuales donde se ha reportado que la dinámica de las raíces finas se sincroniza con los cambios estacionales en la precipitación (Gei y Powers, 2015). Esta sincronización ha sido observada en estudios con mayores años de muestreo, observando como las raíces se regeneran a medida que se producía varias temporadas de lluvias, (Gei y Power, 2015; Chimungu *et al.* 2015).

9.1 Relación de la tasa de crecimiento con los rasgos de la raíz en la sucesión

Los rasgos funcionales determinan la tasa de crecimiento. Controlan la inversión en tejidos que está sujeta a los requerimientos de la planta y demandan el costo de su construcción y mantenimiento. De acuerdo a esto y en apoyo a nuestras predicciones, los resultados apuntan a una posible relación de compensación enmarcada en el costo de inversión y beneficio, que se ve menos marcada cuando se observa el efecto de la sucesión en el estado Tardía. Las raíces de manera general mostraron una tendencia a aumentar en longitud y área superficial y en consecuencia una tasa de crecimiento mayor, al disminuir su diámetro. En relación a esto, estudios previos han reportado que las plantas pueden hacer frente a la sequía generando raíces profundas o utilizando agua almacenada en sus tejidos, esto exige impulsar la

construcción y el mantenimiento de tejidos, ejes de raíces o grandes cantidades de parénquima vivo que almacene agua, que en ambos casos generan costos, por lo que se ha reportado que existe una compensación de estos (Paz *et al.* 2015). Nuestros resultados parecen apoyar esta compensación, por medio de raíces largas que puedan aumentar el área superficial expuesta y que puedan permitir una tasa de crecimiento más rápida; permitiendo colonizar rápidamente un mayor volumen de suelo y con menos costos en elaboración de tejidos. Adicionalmente, con la disminución del diámetro, ya que el diámetro representa tejidos densos, cortezas gruesas y más capas de células corticales, que implican mayor inversión de carbono y lignina en las paredes celulares y en consecuencia representando mayores costos y la disminución de la tasa de crecimiento (Pietro *et al.* 2015). Esto es consistente con que la adquisición de recursos este basada en la longitud y el área superficial más que en la masa (Eissenstat, 1992), siendo más eficientes para extraer agua y nutrientes del suelo, proporcionando un mayor potencial de absorción (Girardin *et al.* 2013). Lo que concuerda con lo reportado para este estudio, indicando la compensación entre el gasto de fotosintato para la creación de tejido en orden de maximizar la obtención de recursos.

Por otro lado, el costo en tejidos está asociado a la vida útil de las raíces, las raíces con mayores diámetros están asociadas a una mayor elaboración de tejidos, cuentan con una vida útil más larga y mayor conservación de recursos. Esto respalda un concepto de optimización de recursos, ya que la mayor inversión de C por unidad de longitud de raíz requerida por las raíces de mayor diámetro, debe combinarse con una vida útil más larga para garantizar un retorno favorable de nutrientes y agua en la mayor inversión de carbono, en comparación con las raíces de menor diámetro, que cuentan con menor inversión en dichos tejidos, a cambio son de crecimiento rápido, pero de vida corta, y deben ser remplazadas rápidamente (McComarck *et al.* 2012; Pietro *et al.* 2015). Al comparar con nuestros resultados es consistente con la tendencia reportada para especies de crecimiento rápido características de estados tempranos de sucesión, que poseen menor densidad de tejidos en comparación a las de crecimiento lento, encontradas en estadios tardíos (Valenzuela-estrada, 2008). Esta relación en cuanto a la compensación presenta una evidencia consistente con la dinámica de los bosques secos en cuanto a la optimización de recursos, sobre todo con el desarrollo de las plantas en gradientes ambientales como el presentado por la sucesión.

Esta relación de compensación genera un eje de diferenciación sucesional. Los resultados mostraron que las raíces largas con alta área superficial presentaron mayores tasas de crecimiento, pero esas relaciones fueron menos marcadas en el estado Tardía. Esto está relacionado con la diferenciación en términos sucesionales que hemos tratado en este estudio; con la disminución de las condiciones contrastante en Tardía y la disminución de la optimización de recursos, siendo similar a lo reportado por estudios en este tema, raíces largas con tejidos de alto contenido de masa seca tienden a estar limitadas a estados sucesionales tempranos, mientras que las especies de raíces poco profundas con alto nivel de almacenamiento de agua debido a una asignación elevada a raíces gruesas y tejidos acuosos blandos tienden a estar limitadas a estados sucesionales tardíos (Paz *et al.* 2015). Esto podría explicar lo encontrado en Tardía, específicamente la disminución de la pendiente en los rasgos es consistente a que los valores de los rasgos en este estado hayan sido bajos, ya que para este estado fue reportado raíces que invirtieron menos en longitud conllevando a la disminución del área superficial y por tanto menor tasa de crecimiento. A pesar de que no se encontró variación del diámetro a lo largo de la sucesión, pudo observarse una relación negativa con la tasa de crecimiento, pero que fue más débil que la reportada por los otros rasgos. Esto parece estar relacionado con la disminución de condiciones contrastantes en este estado, por lo que han disminuido considerablemente las estrategias reportadas para los primeros estados de sucesión, permitiendo así el surgimiento de otras estrategias. De acuerdo a esto, a pesar de no haber encontrado raíces almacenadoras de mayores diámetros, podría concluirse que hubo una posible tendencia a aumentar su diámetro, pero que dada la naturaleza de nuestro estudio, no pudo ser observada, es decir, tres meses pudo no haber sido suficiente para reclutar raíces más gruesas. Adicionalmente, no descartamos la presencia de otro tipo de compensaciones que podrían explicar específicamente los rasgos en la sucesión Tardía, como otros rasgos no evaluados en este estudio o incluso podría haber una compensación no necesariamente en el sistema radical sino con el sistema aéreo, donde participarían otros rasgos de las estructuras aéreas (Paz *et al.* 2003; Markesteijn y Poorter, 2009; Paz *et al.* 2015). Por ejemplo, en varios estudios se ha reportado compensaciones en cuanto al almacenamiento en los tallos, observado en la densidad de la madera como un rasgo que reacciona a los requerimientos de las plantas (Reich *et al.* 2014). Por lo que se haría necesario requerir más estudios para dilucidar los rasgos u órganos implicados en sus estrategias.

Los hallazgos presentados en este estudio responden en parte como los rasgos de las raíz están varian en respuesta a las condiciones contrastantes que hacen parte del filtro ambiental en la sucesión en los bosques secos, por medio de la optimización de recursos que está relacionada con la economía en la construcción de tejidos, que se ajustan a la demanda de la planta y le permiten sobrevivir de acuerdo a a la disponibilidad de recursos.

10. CONCLUSIONES

- Los rasgos de la raíz fueron sensibles a la sucesión. El estado sucesional temprano presentó raíces más largas y mayores tasas de crecimiento que las raíces de sucesiones tardías. Lo que está relacionado con las estrategias reportadas por especies del bosque seco para lidiar con condiciones contrastantes en la sucesión.
- La ausencia de variación del resto de rasgos pudo estar relacionada con la alta varianza encontrada en los rasgos, que asociamos con la diversidad de especies típicas y no típicas en cada estado sucesional, debido al historial del uso del suelo que se ve más intensificada en los estados tempranos de sucesión. Con respecto al diámetro la no variación fue debida a la inclusión en el estudio de solo raíces finas de tipo absorbentes correspondientes a los primeros órdenes de raíces finas.
- Los rasgos determinan la tasa de crecimiento de las raíces. Esta relación fue observada en general con raíces de mayor longitud, con mayor área superficial y menor diámetro asociados a tasas mayores de crecimiento. Con respecto a la sucesión, la disminución de estas relaciones en el estado Tardía indican que las condiciones en el gradiente ambiental en este estado sucesional han superado las condiciones contrastantes de los estados iniciales, lo que lleva a las especies a disminuir la optimización de recursos.

11. RECOMENDACIONES

- Nuestras recomendaciones están enfocadas en aumentar el estudio de los rasgos funcionales en gradientes de sucesión con el diseño de diferentes metodologías que incluyan el aumento del número de muestreos. Adicionalmente, reconocemos la importancia de los factores ambientales, como las características físicas y químicas del suelo y la interacción con micorrizas, por lo que recomendamos ampliar los estudios incluyendo estas variables.
- Recomendamos como medida para estimar el efecto de las épocas climáticas en los estudios con raíces en bosques secos del Caribe, aumentar o adaptar los muestreos en torno a la dinámica climática, con el fin de estudiar sus efectos.
- Hacemos hincapié en la importancia de realizar estudios de raíces enfocados a diámetros > 2 mm, con el fin de identificar otras relaciones o estrategias que ocurren a este nivel en las raíces.
- Finalmente, para enriquecer el espectro de conocimiento en la dimensión de la raíz, sería importante determinar la producción de raíces y del stock de carbono en bosques secos sucesionales del Caribe, así mismo la inclusión de otros rasgos, que sería un insumo adicional valioso para la toma de decisiones en materia de conservación o restauración de estos bosques.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Alcaldía municipal de San Jacinto (2016). Plan de desarrollo municipal San Jacinto Bolivar 2016-2019
- Alcaldía municipal de San Juan Nepomuceno (2008). Plan de desarrollo municipal y plan plurianual de inversiones 2008- 2011
- Andrade, E., Rosa, G. Q., Almeida, A. M., Ailva, A. G. R. D., & Sena, M. G. T. (2020). rainfall regime on fine root growth in a seasonally dry tropical forest. *revista caatinga*, 33(2), 458-469
- Bardgett, R. D., Mommer, L., & De Vries, F. T. (2014). Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(12), 692-699.
- Berg, B. (1984). Decomposition of root litter and some factors regulating the process: long-term root litter decomposition in a Scots pine forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 16(6), 609-617.
- Bloom, A. J., Chapin III, F. S., & Mooney, H. A. (1985). Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual review of Ecology and Systematics*, 16(1), 363-392.
- Böhm, W. (1979). *Methods of studying root systems* (Vol. 33). Springer Science & Business Media.
- Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75(5), 1437-1449.
- Bouma, T. J., Nielsen, K. L., & Koutstaal, B. A. S. (2000). Sample preparation and scanning protocol for computerised analysis of root length and diameter. *Plant and soil*, 218(1-2), 185-196.
- Caldwell, M. M., & Virginia, R. A. (1989). Root systems. In *Plant physiological ecology* (pp. 367-398). Springer, Dordrecht.
- Castellanos, J., Jaramillo, V. J., Sanford Jr, R. L., & Kauffman, J. B. (2001). Slash-and-burn effects on fine root biomass and productivity in a tropical dry forest ecosystem in Mexico. *Forest Ecology and Management*, 148(1-3), 41-50.
- Castellanos, J., Maass, M., & Kummerow, J. (1991). Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil*, 131(2), 225-228.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., & Finegan, B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical

forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478), 273-289.

- Chen, W., Zeng, H., Eissenstat, D. M., & Guo, D. (2013). Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. *Global Ecology and Biogeography*, 22(7), 846-856.
- Chimungu, J. G., Loades, K. W., & Lynch, J. P. (2015). Root anatomical phenes predict root penetration ability and biomechanical properties in maize (*Zea mays*). *Journal of Experimental Botany*, 66(11), 3151-3162.
- Comas, L. H., & Eissenstat, D. M. (2009). Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. *New Phytologist*, 182(4), 919-928.
- Comas, L. H., Anderson, L. J., Dunst, R. M., Lakso, A. N., & Eissenstat, D. M. (2005). Canopy and environmental control of root dynamics in a long-term study of Concord grape. *New Phytologist*, 167(3), 829-840.
- Comas, L. H., Mueller, K. E., Taylor, L. L., Midford, P. E., Callahan, H. S., & Beerling, D. J. (2012). Evolutionary patterns and biogeochemical significance of angiosperm root traits. *International Journal of Plant Sciences*, 173(6), 584-595.
- Comas, L., Becker, S., Cruz, V. M. V., Byrne, P. F., & Dierig, D. A. (2013). Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in plant science*, 4, 442.
- Cooper, W. S. (1926). The fundamentals of vegetational change. *Ecology*, 7(4), 391-413.
- Cotler, H., & Ortega-Larrocea, M. P. (2006). Effects of land use on soil erosion in a tropical dry forest ecosystem, Chamela watershed, Mexico. *Catena*, 65(2), 107-117.
- Cramer, V. A. (2007). Old fields as complex systems: new concepts for describing the dynamics of abandoned farmland. *Old fields: Dynamics and restoration of abandoned farmland*, 334.
- Davis, J. P., Haines, B., Coleman, D., & Hendrick, R. (2004). Fine root dynamics along an elevational gradient in the southern Appalachian Mountains, USA. *Forest Ecology and Management*, 187(1), 19-33.
- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. (2011). *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Island Press.
- Dodson, S., T. F. H. Allen, S. R. Carpenter, A.R.L. Jeanne, J. F. Kitchell, N. E. Langstone, & M. G. Turner. (1998). *Ecology*. Oxford University Press, New York.

- Eissenstat, D. M. (1991). On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus rootstocks. *New phytologist*, 118(1), 63-68.
- Eissenstat, D. M. (1992). Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of plant nutrition*, 15(6-7), 763-782.
- Eissenstat, D. M., & Achor, D. S. (1999). Anatomical characteristics of roots of citrus rootstocks that vary in specific root length. *New Phytologist*, 141(2), 309-321.
- Eissenstat, D. M., Wells, C. E., Yanai, R. D., & Whitbeck, J. L. (2000). Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New phytologist*, 147(1), 33-42
- Ellingson, L. J., Kauffman, J. B., Cummings, D. L., Sanford Jr, R. L., & Jaramillo, V. J. (2000). Soil N dynamics associated with deforestation, biomass burning, and pasture conversion in a Mexican tropical dry forest. *Forest ecology and management*, 137(1-3), 41-51.
- Engelbrecht, B., Comita, L., Condit, R., Kursar, T., Tyree, M., Turner, B & Hubbell, S. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447(7140), 80.
- Etter, A., McAlpine, C., & Possingham, H. (2008). Historical patterns and drivers of landscape change in Colombia since 1500: a regionalized spatial approach. *Annals of the Association of American Geographers*, 98(1), 2-23.
- Ewel, J. (1980). Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica*, 2-7.
- Fearnside, P. M., & Guimaraes, W. M. (1996). Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 80(1-3), 35-46
- Finér, L., Ohashi, M., Noguchi, K., & Hirano, Y. (2011). Fine root production and turnover in forest ecosystems in relation to stand and environmental characteristics. *Forest Ecology and Management*, 262(11), 2008-2023.
- Fitter, A. (2002). Characteristics and functions of root systems. In *Plant roots* (pp. 49-78). CRC Press.
- Flower-Ellis, J. G. K., & Persson, H. (1980). Investigation of structural properties and dynamics of Scots pine stands. *Ecological Bulletins*, 125-138.
- Fragoso, C. & P. Rojas. (2012). Rehabilitación, restauración y monitoreo: retos ecológicos del siglo XXI. pp. 249-256. En: C. Fragoso y P. Rojas (Eds.) Monitoreo ecológico de una cantera rehabilitada por cementos Holcim Apasco en Veracruz. INECOL y Holcim Apasco. México.

- Gei, M. G., & Powers, J. S. (2015). The influence of seasonality and species effects on surface fine roots and nodulation in tropical legume tree plantations. *Plant and soil*, 388(1-2), 187-196.
- Gentry, A. H. (1995). Diversity and floristics composition of Neotropical dry forests. *In seasonally dry tropical forests*.
- Gill, R. A., & Jackson, R. B. (2000). Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New phytologist*, 147(1), 13-31.
- Girardin, C. A. J., Aragão, L. E. O. C., Malhi, Y., Huaraca Huasco, W., Metcalfe, D. B., Durand, L., & Whittaker, R. J. (2013). Fine root dynamics along an elevational gradient in tropical Amazonian and Andean forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 27(1), 252-264.
- González-M, R., García, H., Isaacs, P., Cuadros, H., López-Camacho, R., Rodríguez, N. & Idárraga-Piedrahíta, Á. (2018). Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. *Environmental Research Letters*, 13(4), 045007.
- Gower, S. T., Pongracic, S., & Landsberg, J. J. (1996). A global trend in belowground carbon allocation: can we use the relationship at smaller scales?. *Ecology*, 77(6), 1750-1755.
- Grime, J. P. (1997). Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, 277(5330), 1260-1261.
- Guo, D., Xia, M., Wei, X., Chang, W., Liu, Y., & Wang, Z. (2008). Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 180(3), 673-683.
- Hammond, D. S. (1995). Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 295-313.
- Helmisaari, H. S., Makkonen, K., Kellomäki, S., Valtonen, E., & Mälkönen, E. (2002). Below-and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest ecology and management*, 165(1-3), 317-326.
- Hendrick, R. L., & Pregitzer, K. S. (1993). The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Canadian Journal of forest research*, 23(12), 2507-2520.

- Hendricks, J. J., Nadelhoffer, K. J., & Aber, J. D. (1993). Assessing the role of fine roots in carbon and nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(5), 174-178.
- Herazo Vitola, F., Mercado Gómez, J., & Mendoza Cifuentes, H. (2017). Estructura y composición florística del bosque seco tropical en los Montes de María (Sucre-Colombia). *Ciencia en desarrollo*, 8(1), 71-82.
- Hernández, E. I., Vilagrosa, A., Pausas, J. G., & Bellot, J. (2010). Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology*, 207(2), 233-244.
- Hertel, D., Leuschner, C., & Hölscher, D. (2003). Size and structure of fine root systems in old-growth and secondary tropical montane forests (Costa Rica). *Biotropica*, 35(2), 143-153.
- Hobbs, R. J., & Cramer, V. A. (2008). Restoration ecology: Interventionist approaches for restoring and maintaining ecosystem function in the face of rapid environmental change. *Annual Review of Environment and Resources*, 33, 39-61.
- Holdaway, R. J., Richardson, S. J., Dickie, I. A., Peltzer, D. A., & Coomes, D. A. (2011). Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 99(4), 954-963.
- Holdridge, L. R. (1967). Life zone ecology. *Life zone ecology*, (rev. ed.).
- Huang, B., & Eissenstat, D. M. (2000). Linking hydraulic conductivity to anatomy in plants that vary in specific root length. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 125(2), 260-264.
- Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., & Schulze, E. D. (1996). A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108(3), 389-411.
- Jaramillo V., Martínez-Yrizar A, & Sanford R. (2011) Primary Productivity and Biogeochemistry of Seasonally Dry Tropical Forests. Chapter 7. En: Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. (2011). Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation. Island Press.
- Jaramillo, V. J., Ahedo-Hernández, R., & Kauffman, J. B. (2003). Root biomass and carbon in a tropical evergreen forest of Mexico: changes with secondary succession and forest conversion to pasture. *Journal of Tropical Ecology*, 457-464.

- Joslin, J. D., & Henderson, G. S. (1987). Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand. *Forest Science*, 33(2), 330-346.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Calvo-Alvarado, J. C., Quesada, M., Rivard, B., & Janzen, D. H. (2004). Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest ecology and management*, 200(1-3), 227-247.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of vegetation science*, 3(2), 157-164.
- Keyes, M. R., & Grier, C. C. (1981). Above-and below-ground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. *Canadian Journal of Forest Research*, 11(3), 599-605.
- Kong, D., Wang, J., Kardol, P., Wu, H., Zeng, H., Deng, X., & Deng, Y. (2015). The root economics spectrum: divergence of absorptive root strategies with root diameter. *Biogeosciences Discussions*, 12(15).
- Kozlowski, T. T., & Pallardy, S. G. (2002). Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *The botanical review*, 68(2), 270-334.
- Kummerow, J., Castillanos, J., Maas, M., & Larigauderie, A. (1990). Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio*, 90(1), 73-80.
- Laliberté, E., Shipley, B., Norton, D. A., & Scott, D. (2012). Which plant traits determine abundance under long-term shifts in soil resource availability and grazing intensity?. *Journal of Ecology*, 100(3), 662-677.
- Lambers, H., Raven, J. A., Shaver, G. R., & Smith, S. E. (2008). Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in ecology & evolution*, 23(2), 95-103..
- Lamont, B. (1983). Root hair dimensions and surface/volume/weight ratios of roots with the aid of scanning electron microscopy. *Plant and Soil*, 74(1), 149-152.
- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez-García, J. A. Meave, L. Poorter, and F. Bongers. (2011). Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27(5):477-489.
- Lieberman, D., & Li, M. (1992). Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science*, 3(3), 375-382.

- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H., ... & Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, *94*(6), 1211-1216.
- Lynch, J. P. (2013). Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of botany*, *112*(2), 347-357.
- Markesteijn, L., & Poorter, L. (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought-and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, *97*(2), 311-325.
- McCormack, M. L., Adams, T. S., Smithwick, E. A., & Eissenstat, D. M. (2012). Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist*, *195*(4), 823-831.
- McCormack, M. L., Dickie, I. A., Eissenstat, D. M., Fahey, T. J., Fernandez, C. W., Guo, D., ... & Leppälammil-Kujansuu, J. (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, *207*(3), 505-518.
- McCormack, M. L., Guo, D., Iversen, C. M., Chen, W., Eissenstat, D. M., Fernandez, C. W., ... & Reich, P. B. (2017). Building a better foundation: Improving root-trait measurements to understand and model plant and ecosystem processes. *New Phytologist*, *215*(1), 27-37.
- Metcalfe, D. B., Meir, P., Aragão, L. E. O., da Costa, A. C., Braga, A. P., Gonçalves, P. H., ... & Williams, M. (2008). The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest. *Plant and Soil*, *311*(1), 189-199.
- Montejó-Martínez, D., Díaz-Echeverría, V. F., Villanueva-López, G., Aryal, D. R., Casanova-Lugo, F., Canul-Solís, J. R., & Escobedo-Mex, J. G. (2019). Fine root density and vertical distribution of *Leucaena leucocephala* and grasses in silvopastoral systems under two harvest intervals. *Agroforestry Systems*, 1-13
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics*, *17*(1), 67-88.
- Nadelhoffer, K. J., & Raich, J. W. (1992). Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology*, *73*(4), 1139-1147.
- Newman, E. I. (1966). A method of estimating the total length of root in a sample. *Journal of applied Ecology*, 139-145.

- Norby, R. J., & Jackson, R. B. (2000). Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist*, 147(1), 3-12.
- Nye, P.H. and Tinker, P.B. (1977) Solute Movement in the Soil-root System. University of California Press, Berkeley, 342 pp.
- Pärtel, M., & Wilson, S. D. (2001). Root and leaf production, mortality and longevity in response to soil heterogeneity. *Functional Ecology*, 748-753.
- Paz, H. (2003). Root/Shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among Forest Sites, Microhabitats, and Ecological Groups1. *Biotropica*, 35(3), 318-332.
- Paz, H., Pineda-García, F., & Pinzón-Pérez, L. F. (2015). Root depth and morphology in response to soil drought: comparing ecological groups along the secondary succession in a tropical dry forest. *Oecologia*, 179(2), 551-561.
- Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. (2009). Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 437-457.
- Pennington, R., Prado, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261-273.
- Pierret, A., Gonkhamdee, S., Jourdan, C., & Maeght, J. L. (2013). IJ_Rhizo: an open-source software to measure scanned images of root samples. *Plant and soil*, 373(1-2), 531-539.
- Pineda-García, Fernand. O., Paz, H., & Meinzer, F. C. (2013). Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell & Environment*, 36(2), 405-418.
- 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. *New Phytologist*, 193(1), 30-50.
- Poorter, L., & Markesteijn, L. (2008). Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 40(3), 321-331.
- Potter, C. S. (1999). Terrestrial biomass and the effects of deforestation on the global carbon cycle: results from a model of primary production using satellite observations. *BioScience*, 49(10), 769-778.

- Pregitzer, K. S., DeForest, J. L., Burton, A. J., Allen, M. F., Ruess, R. W., & Hendrick, R. L. (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72(2), 293-309.
- Prieto, I., Roumet, C., Cardinael, R., Dupraz, C., Jourdan, C., Kim, J. H., ... & Rouspard, O. (2015). Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology*, 103(2), 361-373.
- Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275-301.
- Rieger, M., & Litvin, P. (1999). Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. *Journal of experimental botany*, 50(331), 201-209.
- Robinson, D., Hodge, A., Griffiths, B. S., & Fitter, A. H. (1999). Plant root proliferation in nitrogen–rich patches confers competitive advantage. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1418), 431-435.
- Rowse, H.R., Phillips, D.A. (1974). An instrument for estimating the total length of root in a sample. *J. Appl. Ecol.* 11, 309–314
- Roy, S., & Singh, J. S. (1994). Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. *Journal of Ecology*, 503-509.
- RStudio Team (2019). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., and C. Portillo-Quintero. (2011). Extent and drivers of change of neotropical seasonally dry tropical forests. Pages 45-57 in R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, and G. Ceballos, editors. *Seasonally dry tropical forests. Ecology and conservation*. Island, Washington, D.C., USA.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., & Fajardo, L. (2005). Research priorities for Neotropical dry forests 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(4), 477-485.
- Saynes, V., Hidalgo, C., Etchevers, J. D., & Campo, J. E. (2005). Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology*, 29(3), 282-289.
- Smith, T. M., & Smith, R. L. (2007). *Elementi di ecologia*. Pearson.

- Solari, L. I., Pernice, F., & DeJong, T. M. (2006). The relationship of hydraulic conductance to root system characteristics of peach (*Prunus persica*) rootstocks. *Physiologia Plantarum*, 128(2), 324-333.
- Subedi, S. C., Ross, M. S., Sah, J. P., Redwine, J., & Baraloto, C. (2019). Trait-based community assembly pattern along a forest succession gradient in a seasonally dry tropical forest. *Ecosphere*, 10(4), e02719.
- Valenzuela-Estrada, L. R., Vera-Caraballo, V., Ruth, L. E., & Eissenstat, D. M. (2008). Root anatomy, morphology, and longevity among root orders in *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, 95(12), 1506-1514.
- Valverde-Barrantes, O. J., Smemo, K. A., Feinstein, L. M., Kershner, M. W., & Blackwood, C. B. (2013). The distribution of below-ground traits is explained by intrinsic species differences and intraspecific plasticity in response to root neighbours. *Journal of Ecology*, 101(4), 933-942.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Vogt, K. A., Grier, C. C., Meier, C. E., & Edmonds, R. L. (1982). Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in Western Washington. *Ecology*, 63(2), 370-380.
- Vogt, K. A., Vogt, D. J., & Bloomfield, J. (1998). Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. In *Root demographics and their efficiencies in sustainable agriculture, grasslands and forest ecosystems* (pp. 687-720). Springer, Dordrecht.
- Vogt, K. A., Vogt, D. J., Palmiotto, P. A., Boon, P., O'Hara, J., & Asbjornsen, H. (1995). Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and soil*, 187(2), 159-219.
- Walker, L. R., Walker, J., & Hobbs, R. J. (2007). *Linking restoration and ecological succession* (No. Sirsi) i9780387353029). Springer London.
- Wasson, A. P., Richards, R. A., Chatrath, R., Misra, S. C., Prasad, S. S., Rebetzke, G. J., ... & Watt, M. (2012). Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *Journal of experimental botany*, 63(9), 3485-3498.

- Withington, J. M., Reich, P. B., Oleksyn, J., & Eissenstat, D. M. (2006). Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological monographs*, 76(3), 381-397.
- Woodward, F. I., & Diament, A. D. (1991). Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology*, 5(2), 202-212.
- Wright, I. J., & Westoby, M. (2001). Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia*, 127(1), 21-29.
- Wright, S. J., Yavitt, J. B., Wurzbarger, N., Turner, B. L., Tanner, E. V., Sayer, E. J., ... & Garcia, M. N. (2011). Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology*, 92(8), 1616-1625.
- Yuan, Z. Y., & Chen, H. Y. (2012). Indirect methods produce higher estimates of fine root production and turnover rates than direct methods. *PLoS One*, 7(11), e48989.
- Zangaro, W., de Almeida Alves, R., de Souza, P. B., Rostirola, L. V., Lescano, L. E. A. M., Rondina, A. B. L., & Nogueira, M. A. (2014). Succession and environmental variation influence soil exploration potential by fine roots and mycorrhizal fungi in an Atlantic ecosystem in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 237-248.
- Zangaro, W., Nishidate, F. R., Vandresen, J., Andrade, G., & Nogueira, M. A. (2007). Root mycorrhizal colonization and plant responsiveness are related to root plasticity, soil fertility and successional status of native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 53-62.
- Zehetgruber, B., Kobler, J., Dirnböck, T., Jandl, R., Seidl, R., & Schindlbacher, A. (2017). Intensive ground vegetation growth mitigates the carbon loss after forest disturbance. *Plant and soil*, 420(1-2), 239-252.

12. ANEXOS

Anexo 1. Análisis de varianza de dos vías para las variables explicativas con cada rasgo radicular y tasa de crecimiento. En negrita se encuentran los valores significativamente diferentes ($p < 0.05$).

Variables	gl	Sum d. cuadrados	Prom d. cuadrados	Estadístico	P valor
DASR_log					
Sucesion	3	9.313	3.104	2.318	0.077
Epoca	1	0.356	0.356	0.266	0.607
Sucesion:Epoca	3	2.449	0.816	0.610	0.610
Residuos	166	222.258	1.339	NA	NA
DLR_log					
Sucesion	3	23.064	7.688	3.012	0.032
Epoca	1	5.132	5.132	2.010	0.158
Sucesion:Epoca	3	6.698	2.233	0.875	0.456
Residuos	166	423.758	2.553	NA	NA
DP					
Sucesion	3	0.003	0.001	2.446	0.066
Epoca	1	0.001	0.001	2.627	0.107
Sucesion:Epoca	3	0.000	0.000	0.144	0.933
Residuos	166	0.068	0.000	NA	NA

Variables	gl	Sum d.	Prom d.	Estadístico	P valor
		cuadrados	cuadrados		
TC_log					
Sucesion	3	17.391	5.797	5.268	0.002
Epoca	1	1.421	1.421	1.291	0.258
Sucesion:Epoca	3	0.738	0.246	0.224	0.880
Residuos	166	182.677	1.100	NA	NA

Anexo 2. Modelos lineales múltiples con referencia en cada etapa sucesional, mostrando la relación de la variable TC con los rasgos de la raíz (DP, DASR y DLR).

TC-DEGRADADA	Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-173.744	0.18691	-9.296	< 2e-16 ***
Sucesión Tardía	-0.57570	0.21241	-2.710	0.00742 **
Sucesión Temprana	0.04551	0.20956	0.217	0.82834
Sucesión Intermedia	0.07697	0.20960	0.367	0.71391
DP	-1.935.601	367.914	-5.261	4.29e-07 ***
	Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-120.541	0.18300	-6.587	5.45e-10 ***
Sucesión Tardía	-0.48705	0.18878	-2.580	0.0107 *
Sucesión Temprana	0.05533	0.18627	0.297	0.7668
Sucesión Intermedia	-0.11386	0.18396	-0.619	0.5368
DASR_log	0.51239	0.05750	8.911	7.84e-16 ***
	Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-281.513	0.12975	-21.696	<2e-16***
Sucesión Tardía	-0.43735	0.17552	-2.492	0.0137 *
Sucesión Temprana	0.12911	0.17341	0.745	0.4576
Sucesión Intermedia	-0.15997	0.17095	-0.936	0.3507
DLR_log	0.41863	0.03839	10.904	<2e-16***
TC-TEMPRANA	Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-169.193	0.19594	-8.635	4.23e-15***
Sucesión Degradada	-0.04551	0.20956	-0.217	0.8283

Sucesión Tardía	-0.62121	0.21036	-2.953	0.0036**
Sucesión Intermedia	0.03146	0.20773	0.151	0.8798
DP	-1.935.601	367.914	-5.261	4.29e-07***
	Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-115.008	0.18973	-6.062	8.52e-09***
Sucesión Degradada	-0.05533	0.18627	-0.297	0.7668
Sucesión Tardía	-0.54238	0.18740	-2.894	0.0043**
Sucesión Intermedia	-0.16919	0.18426	-0.918	0.3598
DASR_log	0.51239	0.05750	8.911	7.84e-16***
	Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-268.602	0.12561	-21.383	<2,00e-16***
Sucesión Degradada	-0.12911	0.17341	-0.745	0.45757
Sucesión Tardía	-0.56646	0.17356	-3.264	0.00133**
Sucesión Intermedia	-0.28909	0.17199	-1.681	0.09465
DLR_log	0.41863	0.03839	10.904	<2,00e-16***
TC-INTERMEDIA				
	Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-166.047	0.20748	-8.003	1.86e-13***
Sucesión Temprana	-0.03146	0.20773	-0.151	0.87979
Sucesión Degradada	-0.07697	0.20960	-0.367	0.71391
Sucesión Tardía	-0.65267	0.20676	-3.157	0.00189**
DP	-1.935.601	367.914	-5.261	4.29e-07***
	Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-13.193	0.1802	-7.323	9.44e-12***
Sucesión Temprana	0.1692	0.1843	0.918	0.3598
Sucesión Degradada	0.1139	0.1840	0.619	0.5368
Sucesión Tardía	-0.3732	0.1869	-1.997	0.0475*
DASR_log	0.5124	0.0575	8.911	7.84e-16***
	Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-297.510	0.12900	-23.062	<2e-16***
Sucesión Temprana	0.28909	0.17199	1.681	0.0946
Sucesión Degradada	0.15997	0.17095	0.936	0.3507
Sucesión Tardía	-0.27737	0.17459	-1.589	0.1140
DLR_log	0.41863	0.03839	10.904	<2e-16***
TC-TARDÍA				
	Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-23.131	0.2119	-10.914	<2,00e-16***
Sucesión Intermedia	0.6527	0.2068	3.157	0.00189**
Sucesión Temprana	0.6212	0.2104	2.953	0.00360**
Sucesión Degradada	0.5757	0.2124	2.710	0.00742**
DP	-193.560	36.791	-5.261	4.29e-07***

	Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-16.925	0.2066	-8.192	6.07e-14***
Sucesión Intermedia	0.3732	0.1869	1.997	0.0475*
Sucesión Temprana	0.5424	0.1874	2.894	0.0043**
Sucesión Degradada	0.4870	0.1888	2.580	0.0107*
DASR_log	0.5124	0.0575	8.911	7.84e-16***
	Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Intercepto	-325.248	0.12286	-26.472	<2.00e-16***
Sucesión Intermedia	0.27737	0.17459	1.589	0.11400
Sucesión Temprana	0.56646	0.17356	3.264	0.00133**
Sucesión Degradada	0.43735	0.17552	2.492	0.01368*
DLR_log	0.41863	0.03839	10.904	<2.00e.16***