

ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE UN BOSQUE
SECUNDARIO EN EL DEPARTAMENTO DE CORDILLERA, PARAGUAY

LILIANA RAQUEL GONZÁLEZ LESME

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad
Nacional de Asunción, como requisito para la obtención del título de *Magister
Scientiae en Manejo de Recursos Naturales y Gestión Ambiental del Territorio*.
Programa de postgrado fortalecido por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología
(CONACYT)

Universidad Nacional de Asunción

Facultad de Ciencias Agrarias

Dirección de Postgrado

San Lorenzo, Paraguay

2017

ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE UN BOSQUE
SECUNDARIO EN EL DEPARTAMENTO DE CORDILLERA, PARAGUAY

LÍNEA DE INVESTIGACIÓN: MANEJO DE RECURSOS NATURALES

LILIANA RAQUEL GONZÁLEZ LESME

COMITÉ ASESOR DE TESIS

Orientador: Prof. Ing. Agr. José Espíritu Ibarra Aranda, Dr.

Co-Orientadora: Prof. Ing. Agr. Lidia Pérez de Molas, *M.Sc.*

Co-Orientadora: Prof. Ing. For. Stella Mary Amarilla Rodríguez, *M.Sc.*

Co-orientador: Dr. Fernando Casanoves

REVISORES INTERNACIONALES

Prof. Ing. Agr. Darién Prado, Ph.D., Universidad Nacional de Rosario, IICAR-
CONICET, Argentina.

Prof. Dr. Noé Velázquez Rosas, Universidad Veracruzana, México.

Universidad Nacional de Asunción

Facultad de Ciencias Agrarias

Dirección de Postgrado

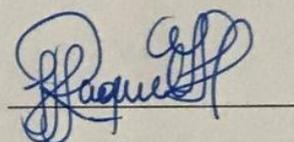
San Lorenzo, Paraguay

2017

ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE UN BOSQUE
SECUNDARIO EN EL DEPARTAMENTO DE CORDILLERA, PARAGUAY

Esta tesis fue aprobada por la Mesa Examinadora como requisito parcial para optar por el título de para la obtención del título de **Magister Scientiae en Manejo de Recursos Naturales y Gestión Ambiental del Territorio**, otorgado por la Facultad de Ciencias Agrarias/UNA

Autora: Liliana Raquel González Lesme



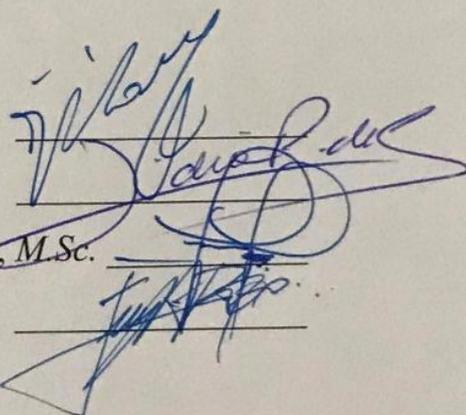
Miembros de la Mesa Examinadora:

Orientador: Prof. Ing. Agr. José Espíritu Ibarra Aranda, Ph.D.

Co-Orientadora: Prof. Ing. Agr. Lidia Pérez de Molas, M.Sc.

Co-Orientadora: Prof. Ing. For. Stella Mary Amarilla Rodríguez, M.Sc.

Miembro: Prof. Ing. For. Jorge Amado Pinazzo Salinas, M.Sc.



San Lorenzo, 30 de noviembre de 2017

**DATOS INTERNACIONALES DE CATALOGACIÓN EN LA PUBLICACIÓN (CIP)
DPTO. DE BIBLIOTECA DE LA FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS / UNA**

González Lesme, Liliana Raquel.

Análisis de la diversidad funcional de un bosque secundario en el Departamento de Cordillera, Paraguay. / Liliana Raquel González Lesme. – San Lorenzo, Paraguay: FCA, UNA, 2017.
xii, 88 h. : il., cuadros, figuras ; 29 cm.

Incluye bibliografías y anexos.

Tesis (Magister Scientiae) – Universidad Nacional de Asunción, Facultad de Ciencias Agrarias, Dirección de Post-Grado en Manejo de Recursos Naturales y Gestión Ambiental del Territorio, 2017.

1. Bosques. 2. Bosque secundario (Adap.) - Departamento de Cordillera, Paraguay. 3. Biodiversidad. 4. Diversidad biológica. 5. Recursos naturales. 6. Biosfera. 7. Ecología. 8. Inventario forestal. 9. Bosques - Diversidad funcional. Título.

CDD: 333.75

DEDICATORIA

A Germán y Salvadora, los pilares de mi vida

AGRADECIMIENTOS

Un muy especial agradecimiento a los dos profesionales sin los cuales jamás lo hubiera logrado: Germán González Zalema, por tanta dedicación y apoyo durante toda la investigación, sobre todo en taxonomía; y Fernando Casanoves, por la infinita paciencia y por iluminarme en todo lo referido al marco metodológico

A las dos instituciones que me permitieron cursar y culminar esta maestría: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada; y Facultad de Ciencias Agrarias/UNA, mi casa de estudios y lugar de trabajo, por haberme facilitado el espacio y el tiempo para conjugar mis tareas de estudio, docencia e investigación durante estos años de formación.

A Stella Mary Amarilla, co-orientadora, coordinadora, directora y guía, por haber sido quien me impulsó a seguir este camino, por el apoyo y por la confianza.

A José Ibarra, por acompañarme desde el rol de orientador en un tema que para todos ha sido un desafío.

A Darién Prado de la Universidad Nacional de Rosario, Argentina, por el apoyo en esta investigación, sus aportes y por haberme honrado con su acompañamiento en la etapa de campo.

A Luis Oakley, por su ayuda con la identificación de especies en campo y gabinete.

A Lidia Pérez de Molas, por su gran apoyo como co-orientadora, el acompañamiento a campo e identificación de especies.

A mi mamá, Salvadora, por el apoyo con tanto cariño en todos los viajes de campo y en todo momento.

A Don Mario, Martín y Vicente, mis ayudantes de oro.

A mis compañeros de la Dirección de Postgrado: Janet, Pinazzo, Clotilde, María, Miguel y Patricia, por la comprensión y el apoyo.

A todo el plantel docente de la maestría y al equipo de coordinación.

A mis compañeras Patricia Insfrán y Alejandra Gill, por todas las tardes, noches y madrugadas de trabajo y amistad y por hacer que todo el esfuerzo sea a la vez divertido.

A todas esas personas que no nombré, pero que estuvieron ahí en momentos cruciales y me permitieron llegar a la meta. ¡Gracias totales!

ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE UN BOSQUE SECUNDARIO EN EL DEPARTAMENTO DE CORDILLERA, PARAGUAY

Autora: LILIANA RAQUEL GONZÁLEZ LESME

Orientador: Prof. Ing. Agr. José Ibarra, Dr.

Co-orientadora: Prof. Ing. Agr. Lidia Pérez de Molas

Co-orientadora: Prof. Ing. For. Stella Mary Amarilla

Co-orientador: Dr. Fernando Casanoves

RESUMEN

El objetivo general de la investigación fue analizar la diversidad funcional de un bosque secundario del Departamento de Cordillera, Paraguay. Los objetivos específicos fueron describir rasgos funcionales de las especies del bosque secundario en estudio, estimar la diversidad taxonómica y la diversidad funcional del bosque secundario y comparar las diferencias existentes entre dos estadios sucesionales de un bosque secundario en cuanto a diversidad taxonómica y grupos funcionales. La investigación se realizó en una finca en la compañía Pikysry, Departamento de Cordillera. Se instalaron 10 parcelas de 20 m x 50 m (5 en cada zona de sucesión secundaria) y se inventariaron todos los individuos con $DAP \geq 5$ cm dentro de ellas, entre los meses de julio y agosto de 2017. Se determinaron las especies dominantes según el área basal por parcela y se construyó una base de datos de rasgos funcionales de respuestas: altura de la planta, forma de crecimiento, fenología foliar, presencia de espinas y modo de dispersión. Se realizó un análisis de conglomerados jerárquicos para la determinación de los tipos funcionales de plantas y un análisis de correspondencias para la descripción de los tipos funcionales de plantas en el programa Infostat Profesional. Se registraron un total de 72 especies, de las cuales 44 fueron dominantes. Se formaron 6 tipos funcionales de plantas con los rasgos funcionales seleccionados, de los cuales forma de crecimiento, fenología foliar y modo de dispersión fueron los que ayudaron a diferenciar los tipos. Existió una proporción equitativa entre especies con síndrome de dispersión anemócoro y zoócoro, lo que señala necesidad de dispersores para asegurar el éxito reproductivo de tales especies. Existió variación de la conformación de varios tipos funcionales de plantas entre las dos zonas de sucesión secundaria. La conformación de los tipos funcionales indica que para conservar el ecosistema se debería mantener la funcionalidad de estos grupos.

Palabras clave – biodiversidad, diversidad funcional, bosque secundario, tipos funcionales de plantas, rasgos funcionales

ANÁLISE DA DIVERSIDADE FUNCIONAL DE UMA FLORESTA SECUNDÁRIA NO DEPARTAMENTO DE CORDILLERA, PARAGUAI

Autora: LILIANA RAQUEL GONZÁLEZ LESME

Orientador: Prof. Ing. Agr. José Ibarra, Dr.

Co-orientadora: Prof. Ing. Agr. Lidia Pérez de Molas

Co-orientadora: Prof. Ing. For. Stella Mary Amarilla

Co-orientador: Dr. Fernando Casanoves

RESUMO

O objetivo geral da pesquisa foi analisar a diversidade funcional de uma floresta secundária do Departamento de Cordillera, Paraguai. Os objetivos específicos foram descrever as características funcionais das espécies da floresta secundária em estudo, estimar a diversidade taxonômica e a diversidade funcional da floresta secundária e comparar as diferenças entre dois estágios de sucessão de uma floresta secundária em termos de diversidade taxonômica e de grupos funcionais. A pesquisa foi realizada em uma fazenda em Pikysyry, Departamento de Cordillera. Foram instaladas dez parcelas de 20 m x 50 m (cinco em cada zona de sucessão secundário) e foram inventariados todos os indivíduos com DAP \geq 5 cm dentro deles, entre os meses de julho e agosto de 2017. Foram determinadas as espécies dominantes de acordo com a área basal por parcela e foi construído um banco de dados de características funcionais das respostas: altura da planta, forma de crescimento, fenologia foliar, presença de espinhos e modo de dispersão. Foi realizada uma análise de conglomerados hierárquicos para determinar os tipos funcionais de plantas e uma análise de correspondência para a descrição dos tipos funcionais de plantas no programa Infostat Professional. Um total de 72 espécies foi registrado, das quais 44 eram dominantes. Foram formados seis tipos funcionais de plantas com as características funcionais selecionados, dos quais forma de crescimento, fenologia foliar e modo de dispersão foram aqueles que ajudaram a diferenciar os tipos. Havia uma proporção equitativa entre espécies com síndrome de dispersão anemócoro e zoócoro, o que indica a necessidade de dispersores para garantir o sucesso reprodutivo de tais espécies. Houve variação na conformação de vários tipos funcionais de plantas entre as duas zonas de sucessão secundária. A conformação dos tipos funcionais indica que, para conservar o ecossistema, deve ser mantida a funcionalidade desses grupos.

Palavras-chave – biodiversidade, diversidade funcional, floresta secundária, tipos funcionais de plantas, traços funcionais.

ANALYSIS OF THE FUNCTIONAL DIVERSITY AT A SECONDARY FOREST IN THE DEPARTMENT OF CORDILLERA, PARAGUAY

Author: LILIANA RAQUEL GONZÁLEZ LESME

Advisor: Prof. Ing. Agr. José Ibarra, Dr.

Co-advisor: Prof. Ing. Agr. Lidia Pérez de Molas

Co-advisor: Prof. Ing. For. Stella Mary Amarilla

Co-advisor: Dr. Fernando Casanoves

ABSTRACT

The general objective of the research was to analyze the functional diversity of a secondary forest of the Department of Cordillera, Paraguay. The specific objectives were to describe functional diversity of the secondary forest species under study, to estimate the taxonomic diversity and functional diversity of the secondary forest and to compare the differences between two successional stages of a secondary forest in terms of taxonomic diversity and richness of functional groups. The study took place in a rural property in Pikysyry, Cordillera Department. Ten plots of 20 m x 50 m were installed (5 in each secondary succession zone) and all individuals with DAP \geq 5 cm were inventoried, among July and August 2017. The dominant species were determined according to the basal area per plot and a database of functional traits of responses was constructed: plant height, growth form, foliar phenology, spinescence and dispersal mode. An analysis of hierarchical conglomerates was carried out to determine the functional types of plants and a correspondence analysis for the description of the functional types of plants in the Infostat Professional program. A total of 72 species were recorded, of which 44 were dominant. Six functional types of plants were formed with the selected functional traits, of which growth form, foliar phenology and dispersal mode were those that helped to differentiate the types. There was an equitable proportion between species with anemocoro and zoocorous dispersion syndrome, which indicates the need for dispersers to ensure the reproductive success of such species. There was variation in the conformation of several functional types of plants between the two zones of secondary succession. The conformation of the functional types indicates that to conserve the ecosystem the functionality of these groups should be maintained.

Keywords – biodiversity, functional diversity, secondary forest, plant functional types, functional traits

TABLA DE CONTENIDO

	Página
Portada	i
Página de aprobación	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimiento	iv
Resumen	v
Resumo	vi
Abstract	vii
Tabla de contenido	viii
Lista de cuadros	x
Lista de figuras	xi
Lista de anexos	xii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN DE LA LITERATURA	4
2.1. Biodiversidad	4
2.2 Ecosistemas	5
2.2.1 Sucesión ecológica	7
2.3 Resiliencia	8
2.4 Diversidad funcional (DF)	10
2.4.1 Conceptos básicos	10
2.4.2 Rasgos funcionales	11
2.4.3 Grupos funcionales	12
2.4.4 DF y servicios ecosistémicos	14
2.4.5 DF y resiliencia	16
2.4.6 Evaluación de DF	16
2.4.7 Tipos funcionales de plantas (TFPs)	17
2.5 Boques del Paraguay	18
3. MATERIALES Y MÉTODOS	22
3.1 Localización de la investigación	22
3.2 Descripción del área de estudio	23
3.2.1 Clima	23

3.2.2 Suelo.....	23
3.2.3 Flora	24
3.2.4 Fauna	25
3.3 Población de unidades y variables de medición.....	25
3.4 Diseño para la recolección de datos primarios.....	26
3.5 Recursos materiales y equipo técnico	27
3.6 Descripción del proceso de recolección de datos primarios y secundarios	28
3.6.1 Selección de rasgos funcionales.....	30
3.6.2 Instalación de parcelas	31
3.6.3 Inventario florístico.....	32
3.7 Método de control de calidad de datos.....	37
3.8 Modelos de análisis e interpretación	38
3.8.2 Análisis e interpretación de la diversidad funcional	38
3.8.3 Interpretación de diversidad taxonómica	40
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	42
4.1 Composición florística del bosque secundario.....	42
4.2 Diversidad del bosque secundario.....	45
4.3 Diversidad funcional	49
4.3.1 Descripción de rasgos funcionales	49
4.3.2 Tipos funcionales de plantas (TFPs).....	57
4.4 Comparación de la diversidad del bosque en las dos zonas de sucesión	63
5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	66
7. REFERENCIAS.....	68
ANEXOS	74

LISTA DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Estudios similares sobre diversidad funcional	21
Cuadro 2. Variables, indicadores propuestos y metodologías por objetivo	26
Cuadro 3. Equipos y materiales necesarios en campo, laboratorio y gabinete	28
Cuadro 4. Rasgos funcionales seleccionados.....	31
Cuadro 5. Detalle de toma de datos en parcelas.....	33
Cuadro 6. Definición, protocolos de medición y categorías de rasgos funcionales utilizados en la investigación	34
Cuadro 7. Métodos de control de calidad de datos	37
Cuadro 8. Especies registradas en el inventario florístico	42
Cuadro 9. Abundancias absolutas de las especies registradas, en orden decreciente	45
Cuadro 10. Índices de diversidad calculados	48
Cuadro 11. Especies dominantes del bosque consideradas para el análisis de diversidad funcional.....	49
Cuadro 12. Alturas máximas por especie, en orden decreciente.....	50
Cuadro 13. Especies agrupadas por forma de crecimiento	53
Cuadro 14. Especies agrupadas por fenología foliar.....	54
Cuadro 15. Especies con estructuras espinosas	55
Cuadro 16. Especies agrupadas por modo de dispersión.....	56
Cuadro 17. Frecuencias relativas de rasgos en cada TFP, resultado de la tabla de contingencia	59
Cuadro 18. Frecuencias relativas de TFP en las dos zonas de sucesión secundaria ..	63
Cuadro 19. Área Basal (AB) y abundancia absoluta (N) de individuos por especies por cada TFP	64

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Interrelación entre las actividades humanas y propiedades de los ecosistemas	5
Figura 2. Nivel de estudio de rasgos funcionales.....	11
Figura 3. Esquema representativo de la disposición de parcelas en el área de estudio	27
Figura 4. Estructura metodológica de la investigación	29
Figura 5. Localización de las parcelas	32
Figura 6. Esquema metodológico de TFPs	40
Figura 7. Familias con mayor cantidad de especies registradas en el inventario florístico	44
Figura 8. Distribución de la frecuencia de las abundancias absolutas de especies registradas	48
Figura 9. Forma de crecimiento	52
Figura 10. Fenología foliar.....	53
Figura 11. Presencia de espinas	55
Figura 12. Modo de dispersión.....	56
Figura 13. Dendrograma de similaridad resultado del análisis de conglomerados jerárquicos de 44 especies dominantes	58
Figura 14. Tipos funcionales de plantas con sus descripciones	60
Figura 15. Análisis de correspondencia entre tipos funcionales de plantas (TFP) y rasgos categóricos	61

LISTA DE ANEXOS

	Página
1 A. Registro fotográfico de instalación de parcelas	74
2 A. Abundancias y áreas basales por especie por parcela	75
3 A. Base de datos de rasgos funcionales de especies dominantes	85

1. INTRODUCCIÓN

Las actividades humanas están alterando la biodiversidad en los últimos cincuenta años más que en cualquier otro momento de la historia, influyendo en los procesos biogeoquímicos, hidrológicos y ecológicos a diferentes escalas (Folke et al. 2004, MEA 2005, Hooper et al. 2005). Esto produce pérdida de la biodiversidad y cambios en la provisión de los servicios de los ecosistemas, en algunos casos de manera permanente (MEA 2005; Chillo et al. 2011).

Las perturbaciones afectan de diferentes maneras a la dinámica de la composición, funcionalidad y estructura de los ecosistemas. Si la resistencia y la resiliencia de los bosques se ven sobrepasados, los servicios ecosistémicos se degradan y la población sufriría finalmente las consecuencias, ya que dependen en cierto grado de estos para su subsistencia. Las investigaciones en ecología utilizan cada vez más la diversidad funcional para comprender diferentes patrones (Laureto et al. 2015) y se ha demostrado la relación directa entre diversidad funcional y resiliencia de los ecosistemas (Pakeman 2014).

El enfoque de diversidad funcional permite no solo conocer la diversidad de un sitio, sino además las características de esta biodiversidad que le brindan funcionalidad al ecosistema. Es una forma de aproximarse a las relaciones causales existentes entre los impulsores de cambio ambiental global¹, la biodiversidad, el funcionamiento ecológico y los servicios esenciales para el bienestar humano que brindan los ecosistemas (Martín-López et al. 2007, Lavorel et al. 2008).

¹ Impulsores del cambio global: cambio de uso del suelo, cambio climático, contaminación, especies exóticas invasoras, cambios en ciclos biogeoquímicos y explotación (MEA, 2005).

La ecología funcional es útil para identificación de áreas prioritarias para la conservación, la restauración de ecosistemas enfocada en la recuperación de los procesos de los ecosistemas, el manejo de las invasiones biológicas, adaptación al cambio climático, entre otras. Las informaciones generadas en investigaciones deben estar a disposición de la comunidad científica (Nieto et al 2016).

Las investigaciones en bosques secundarios y por tanto, la información disponible sobre la diversidad que albergan, es muy escasa en Paraguay. Los bosques secundarios son aquellos que vuelven a crecer en un sitio que ha sido perturbado (Guariguata y Ostertag 2002). En la actualidad prácticamente todos los bosques han sido perturbados o modificados en diferentes niveles, por lo que estudios en este tipo de bosques serán cada vez más necesarios para conocerles y conservarlos.

Oakley y Prado (2011) sostienen que algunos bosques del Departamento de Cordillera corresponderían a la clasificación de Bosque Seco Estacional Neotropical. Estos bosques han permanecido sumergidos conceptualmente dentro de otras formaciones vegetales por no presentar una continuidad espacial. Los autores mencionan que esta formación debe ser estudiada para poder establecer la línea de base que pueda conducir a su conservación y recuperación.

Con esta investigación se pretendió aportar experiencia a la línea de investigación de manejo de recursos naturales mediante la aplicación del enfoque de la diversidad funcional.

Este enfoque de diversidad funcional todavía no ha sido abordado en investigaciones en Paraguay, por lo que el presente estudio se constituye en una primera experiencia. Los aportes y las lecciones aprendidas pueden servir como base para la elaboración de otros estudios en este tema, que en su conjunto contribuirían a llenar vacíos de información sobre la biodiversidad y su funcionalidad, importantes a la hora de tomar decisiones en manejo de recursos naturales y gestión ambiental del territorio.

El objetivo general de la investigación fue, por tanto, analizar la diversidad funcional de un bosque secundario del Departamento de Cordillera, Paraguay. Los objetivos específicos fueron (a) describir rasgos funcionales de las especies del bosque secundario en estudio, (b) estimar la diversidad taxonómica y la diversidad funcional del bosque secundario (c) comparar las diferencias existentes entre dos estadios sucesionales de un bosque secundario en cuanto a diversidad taxonómica y grupos funcionales.

Las preguntas de investigación fueron las siguientes: ¿Cuál es la diversidad funcional de un bosque secundario en el Departamento de Cordillera? ¿Existe diferencia en la diversidad funcional del bosque secundario en diferentes estadios sucesionales?

2. REVISIÓN DE LA LITERATURA

2.1. Biodiversidad

La ONU (1992) define a la biodiversidad o diversidad biológica como “*la variabilidad entre los organismos vivos de todas las fuentes, incluyendo, entre otros, los organismos terrestres, marinos y de otros ecosistemas acuáticos, así como los complejos ecológicos de los que forman parte*”.

La biodiversidad comprende tres niveles principales de estudio directamente relacionados: el genético, el taxonómico y el ecológico (Sala-Dueñas y Facetti 2007, Benayas et al. 2011). Villareal et al. (2004) consideran tres niveles para el estudio de la biodiversidad:

- a) Diversidad alfa: la riqueza de especies de una comunidad determinada y que se considera homogénea, por lo tanto es a un nivel “local”.
- b) Diversidad beta: es la medida del grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre las comunidades que se encuentran en un área mayor.
- c) Diversidad gamma: es la riqueza total de especies existente en un área mayor. Este nivel de diversidad también puede ser un promedio de la riqueza alfa o una relación entre la riqueza total y el promedio de la diversidad beta.

Existe consenso en que la diversidad incluye tanto el número como la composición de los genotipos, especies, tipos funcionales y unidades de paisajes en un sistema dado (Díaz y Cabido 2001). La diversidad biológica del bosque en

particular es el vínculo y sostén de la productividad, resiliencia y resistencia y de la estabilidad del ecosistema a lo largo del tiempo y del espacio (Thompson 2011).

Las relaciones entre biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas han sido ampliamente tratadas en la literatura; sin embargo, sólo en los últimos años se ha puesto de manifiesto la importancia de la biodiversidad en el mantenimiento del bienestar humano (Martín-López et al. 2007).

2.2 Ecosistemas

Los ecosistemas son sistemas ubicados en un área determinada, donde interactúan organismos bajo la influencia continua de factores abióticos (Álvarez y Velásquez 2013), que poseen su propia estructura, composición y funcionamiento (Sánchez et al. 2005).

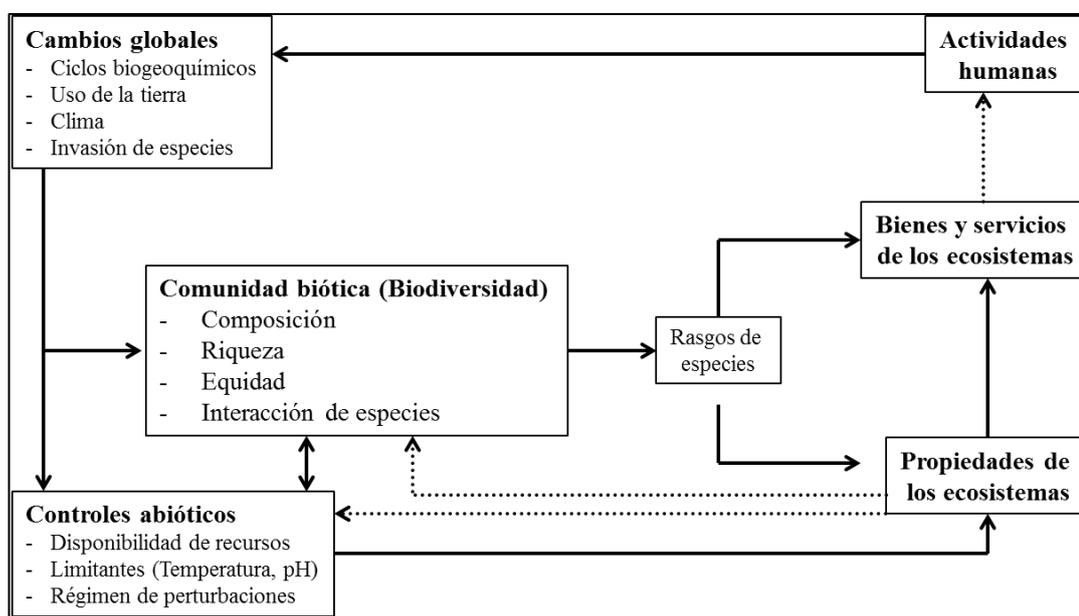


Figura 1. Interrelación entre las actividades humanas y propiedades de los ecosistemas. Líneas continuas representan alteraciones directas y líneas punteadas alteraciones indirectas.

Fuente: Traducido y adaptado de Hooper et al. (2005).

El clima, la geografía y el suelo, o el tipo de sedimento, influyen la magnitud y estabilidad de las propiedades de los ecosistemas (Hooper et al. 2005). Estos autores mencionan que las actividades humanas, los bienes y servicios de los

ecosistemas, los cambios globales, las propiedades de los ecosistemas y los controles tanto bióticos como abióticos se encuentran interrelacionados (Figura 1).

Con la pérdida de especies pueden ser alteradas funciones importantes de los ecosistemas, ya que los procesos ecológicos que operan en un ecosistema son, en gran medida, consecuencia de los organismos que lo habitan (Hooper et al. 2005, Martín-López et al. 2007, Thompson 2011, Liebergesell et al. 2016).

La pérdida de la diversidad de especies hasta el punto de desaparición de grupos funcionales de respuesta enteros tendrán claramente la mayor influencia en los procesos de ese ecosistema (Hooper et al. 2006).

El equilibrio en un ecosistema es el resultado de la interacción de los componentes dentro del mismo. No es posible asignar un proceso específico a un solo componente y resulta complejo evaluar su contribución relativa, ya que estos varían considerablemente en función del ecosistema o del proceso al que se haga referencia (Martín-López et al. 2007, Burgos 2012).

Martín-López et al. (2007) afirman que hoy en día la atención se vuelca hacia un enfoque más funcional, que trata de establecer relaciones causales entre las características de los organismos presentes y los procesos y servicios de los ecosistemas. Para Chillo et al. (2011) y Burgos (2012) la riqueza de especies sola puede no ser suficiente para comprender enteramente la resiliencia del ecosistema, pero la diversidad funcional puede ser más relevante.

Si se busca comprender el mecanismo de la biodiversidad se deben considerar los atributos funcionales de las especies (Hooper et al. 2006, Chillo et al. 2011), sobre todo interpretar la diversidad funcional de la vegetación (Lavorel et al. 2008), para revelar la relación entre cambios ambientales y procesos ecosistémicos. Salmerón et al. (2016) afirman, justamente, que los rasgos o características funcionales portados por las plantas son poderosos conductores de los procesos ecosistémicos

Por su parte, Díaz y Cabido (2001) señalan la controversia entre la diversidad de plantas y la funcionalidad del ecosistema. Pero afirman que existe un creciente consenso en que la diversidad funcional, o el valor y el rango de rasgos de especies - más que el número de especies por sí mismo - determinan más fuertemente la funcionalidad del ecosistema.

Hooper et al. (2005) argumentan que algunas propiedades de los ecosistemas son inicialmente poco sensibles a la pérdida de especies por varios motivos, entre los que citan: (a) los ecosistemas pueden tener múltiples especies que llevan a cabo roles funcionales similares; (b) algunas especies pueden contribuir relativamente poco a las propiedades de los ecosistemas, o (c) las propiedades pueden ser principalmente controladas por condiciones ambientales abióticas.

La evaluación del efecto de las especies en el funcionamiento del ecosistema requiere sintetizar las propiedades de las especies para establecer comparaciones tanto entre ecosistemas como entre diferentes tiempos de un mismo ecosistema (Casanoves et al. 2011).

El término “funciones del ecosistema” se emplea para identificar las actividades, procesos o propiedades de un ecosistema que son influenciados por la actividad de los seres vivos (Loreau et al. citados por Martínez-Ramos 2008).

2.2.1 Sucesión ecológica

La sucesión ecológica es el cambio en la estructura de especies y los procesos de la comunidad en el tiempo que se da como el fruto del desarrollo de la comunidad por la acción de la vegetación sobre el ambiente (Odum 1986, Krebs 1986).

Los ecosistemas que han sido degradados llevan a cabo por sí mismos eventos de recuperación que son parte de un proceso de sucesión (Martínez 1996). La sucesión que ocurre en un sustrato que jamás había sido ocupado se denomina

sucesión primaria, mientras que la que ocurre en un sitio previamente ocupado se conoce como sucesión secundaria (Odum 1986).

Tanto en la sucesión primaria como en la secundaria, la interacción que tiene lugar entre las especies colonizadoras determina la direccionalidad y la sucesión. Sin embargo, la importancia relativa de esta interacción varía según los recursos disponibles de agua, luz y nutrientes y de acuerdo a la intensidad de la perturbación (Walker 2005).

2.2.1.1 Sucesión secundaria

La sucesión secundaria es un proceso mediante el cual la vegetación leñosa vuelve a crecer en un sitio que ha sido perturbado. Este tipo de sucesión se ve influida por eventos probabilísticos, por la biología de las especies, por su forma de interactuar con plantas y animales, y por los componentes bióticos y abióticos del lugar. Todos estos factores determinan que en una etapa dada de la sucesión se tenga una determinada composición florística, y la velocidad a la que un bosque recupera su estructura y función originales (Guariguata y Ostertag 2002).

Para comprender el proceso de sucesión vegetal es necesario conocer los atributos fisiológicos y ecológicos de las especies presentes en cada estadio, así como las condiciones abióticas del sitio (Guariguata y Ostertag 2002).

2.3 Resiliencia

Walker et al. (2004) define la resiliencia como la capacidad de un sistema de absorber perturbaciones y reorganizarse mientras se somete a un cambio para mantener esencialmente la misma función, estructura identidad y retroalimentación. El mismo autor menciona que la resiliencia tiene múltiples atributos, pero destaca que cuatro son críticos para su definición:

- a) Latitud (L): lo máximo que un sistema puede ser alterado antes de que pierda la habilidad de recuperarse
- b) Resistencia (R): la facilidad o dificultad de cambiar el sistema.
- c) Precariedad (Pr): la trayectoria actual del sistema y que tan cerca se encuentra del límite o umbral del cual, sobrepasado, hace difícil o imposible su recuperación
- d) Panarquía (Pa): la manera en la que los tres atributos anteriores son influenciados por los estados y dinámicas de los sistemas o subsistemas por encima y por debajo de la escala de interés.

La perspectiva de resiliencia surgió de una corriente de la ecología que encaraba la dinámica del ecosistema, donde las acciones humanas rápidamente se convirtieron en una parte central de la comprensión de la capacidad de los ecosistemas de generar recursos naturales y servicios ecosistémicos (Folke 2006).

La antigua forma de pensar implícitamente asumía un ambiente resiliente estable infinitamente, un estado estable global. La nueva perspectiva reconoce que la resiliencia puede ser y ha sido erosionada y que ya no se debería dar por sentado la capacidad de auto reparación de los ecosistemas (Folke y Gunderson mencionados por Folke et al. 2004).

La capacidad del ecosistema de mantenerse más o menos constante dentro de los límites de la variación natural a lo largo del tiempo en consonancia con las perturbaciones naturales y los cambios en el régimen climático se denomina estado estable (Thomson 2011).

Cuando un ecosistema experimenta una fuerte perturbación, la tasa de recuperación dependerá del tipo, frecuencia e intensidad de la misma, así como de la capacidad de resiliencia del ecosistema (Chan-Dzul et al. 2011). Una vez alcanzado el punto de inflexión, los cambios en el ecosistema son considerables y no lineales, y su naturaleza es con frecuencia impredecible y drástica (Thompson 2011).

Los ecologistas plantean la hipótesis de que las propiedades de los ecosistemas deberían ser más estables en respuesta a las fluctuaciones ambientales a medida que la diversidad aumenta (Hooper et al. 2005).

Relacionado con el concepto de resiliencia está el de resistencia, que es la capacidad del bosque de resistir a alteraciones de menor envergadura a lo largo del tiempo. Los ecosistemas pueden ser muy resilientes pero poco resistentes a una determinada perturbación (Thompson 2011).

2.4 Diversidad funcional (DF)

2.4.1 Conceptos básicos

Lavorel et al. (2008) definen la diversidad funcional (DF) como el rango y la distribución del valor de los rasgos funcionales en una comunidad. Chillo et al. (2011) la definen como la diversidad de especies que tienen efectos similares en los procesos de los ecosistemas.

La DF es un aspecto clave de la biodiversidad cada vez más utilizado para cuantificar los cambios resultantes de perturbaciones y para entender los efectos de estas sobre el ecosistema (Maire et al. 2015) y para mantener servicios y funciones importantes de los ecosistemas (Laureto et al. 2015).

Las plantas, como productores primarios, representan el componente basal en la mayoría de los ecosistemas, y por tanto, constituyen el punto de partida más lógico para iniciar los estudios de DF (Martín-López et al. 2007).

El enfoque de la DF permite simplificar la alta diversidad taxonómica en un menor número de grupos con similares efectos y respuestas en el ecosistema, permiten la comparación de comunidades con pocas semejanzas taxonómicas y aportan al entendimiento del papel de la biodiversidad en los procesos ecosistémicos (Salgado 2007).

2.4.2 Rasgos funcionales

Por definición, los rasgos funcionales son aquellos que influyen en las propiedades de los ecosistemas o aquellos que se refieren la respuesta de las especies a las condiciones ambientales. A menudo las especies son agrupadas según sus rasgos funcionales para entender los mecanismos generales o para realizar estudios más llevaderos de sistemas complejos (Hooper et al. 2005).

Salgado-Negret (2015) sostiene que los rasgos funcionales son usualmente tomados en individuos y reflejan caracteres cuya variación repercute sobre el éxito individual. Es posible que exista una relación entre la variación de un rasgo funcional y una propiedad o proceso a nivel ecosistémico que determina en parte la resiliencia de un sistema ante disturbios (Ver figura 2).

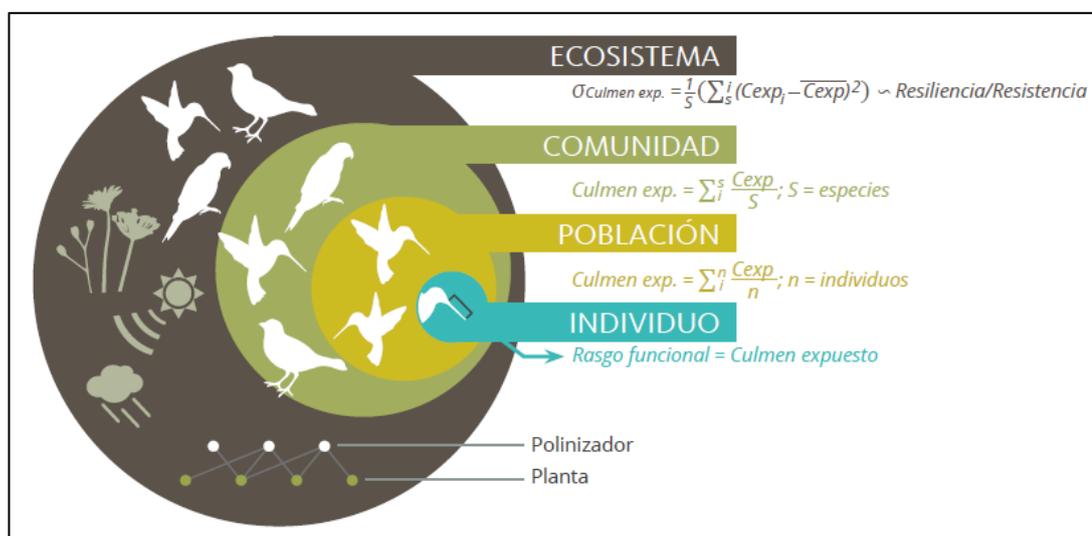


Figura 2. Nivel de estudio de rasgos funcionales
Fuente: Salgado-Negret (2015)

Para Martín-López et al. (2007) un rasgo funcional es todo carácter morfológico, fisiológico o fenológico que puede ser medido en un organismo y el cual se encuentra relacionado con un efecto sobre uno o más procesos ecológicos o con una respuesta a uno o más factores ambientales.

Casanoves et al. (2011) mencionan que los rasgos funcionales de las plantas afectan los servicios ecosistémicos (SE), a la vez de determinar las respuestas de las plantas a los factores ambientales, como variables climáticas y disturbios.

Existe evidencia de que no todas las especies juegan el mismo papel en el funcionamiento del ecosistema. Esto no sólo se debe a sus atributos funcionales, sino también a la abundancia relativa con que estos atributos están presentes a nivel de la comunidad (Martín-López et al. 2007). Sin embargo, la abundancia relativa por sí sola no es siempre un buen predictor de la importancia a nivel de ecosistema de una especie (Hooper et al. 2005).

Los mejores rasgos son aquellos que, siendo lo más informativos posibles desde el punto de vista ecológico, pueden ser medidos más fácilmente y a un menor costo, para un número representativo de individuos dentro de una población de acuerdo a los objetivos de la investigación (Cornelissen et al. 2003).

2.4.3 Grupos funcionales

Los términos “grupo funcional” y “tipo funcional” se usan muchas veces como sinónimos en la literatura (Hooper et al. 2006). Un grupo funcional es el conjunto de especies que comparten un funcionamiento similar a nivel de organismos, tienen efectos similares en un proceso específico del ecosistema o respuestas similares a las condiciones ambientales, los cuales suelen expresarse en forma de valores similares de rasgos funcionales (Díaz y Cabido 2001, Cornelissen et al. 2003, Hooper et al. 2005).

Los grupos funcionales de especies son grupos de organismos que polinizan, depredan, fijan nitrógeno, dispersan semillas, descomponen, forman suelo, modifican los flujos de agua, habilitan parches para la reorganización y contribuyen a la colonización de esos parches. La persistencia de los grupos funcionales contribuyen al desarrollo de los ecosistemas y de los servicios que ellos generan (Folke et al. 2004).

No existe una sola clasificación de grupos funcionales (Casanoves et al. 2011). Pero si se podría hablar de un conjunto de rasgos apropiados, por los cuales los organismos, sus caracteres y la escala de diversidad sean definidos por el investigador según el proceso de interés, el tipo de ecosistema y la escala temporal o espacial adecuada (Hooper et al. 2006).

Las especies que componen un grupo funcional pueden tener un efecto similar en un proceso pero no en otro. Además, una misma especie puede pertenecer a diferentes grupos funcionales según el proceso al que se haga referencia (Casanoves et al. 2011).

Folke et al. (2004) mencionan que el número de especies que realizan las mismas funciones dentro de un sistema se denomina redundancia funcional. Los autores afirman que la adición de más especies no conduce a un incremento en el rendimiento del sistema donde existe redundancia funcional real.

La mayoría de los abordajes para definir grupos funcionales entre niveles tróficos han iniciado con designaciones *a priori* basadas en combinaciones de anatomía, fisiología o comportamiento (Hooper et al. 2006).

2.4.3.1 Grupos funcionales de efecto y de respuesta

Díaz y Cabido (2001) realizan una clasificación de los grupos funcionales de plantas según su relación con el ecosistema para simplificar el mundo natural y facilitar el estudio, en dos grupos:

a) Grupos funcionales de respuesta: son grupos de especies de plantas que responden de manera similar a factores bióticos y abióticos del ambiente, tales como disponibilidad de recursos, condiciones climáticas o régimen de perturbaciones (*i.e.* especies xerofíticas, especies mesofíticas, especies tolerantes al fuego, etc.).

Hooper et al. (2006) señalan que la identificación de grupos funcionales de respuesta puede ayudar a entender y predecir cómo las propiedades de los ecosistemas y comunidades podrían verse afectadas por cambios ambientales. Los rasgos útiles para formar grupos funcionales de respuesta pueden variar independientemente de aquellos usados para formar grupos de efecto.

b) Grupos funcionales de efecto: son grupos de especies de plantas que tienen efectos similares en los procesos dominantes del ecosistema, tales como productividad primaria, ciclo de nutrientes y transferencia trófica (*i.e.* fijadores de nitrógeno).

Para Salgado (2007) uno de los principales objetivos de la identificación de los grupos funcionales es identificar su respuesta a los diferentes cambios ambientales, siendo la perturbación un factor clave que influye en la dinámica, composición y estructura de los ecosistemas.

Entre los rasgos funcionales utilizados para la determinación de tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones se encuentran la abundancia en sitios desigualmente perturbados, la tolerancia a la sombra y la demanda de luz, la forma de dispersión de las semillas y el tipo de frutos (Salmerón et al. 2016).

Los grupos de respuesta y de efecto a menudo coinciden, particularmente en el uso de recursos (Díaz y Cabido 2001). Hooper et al. (2005) mencionan que el uso de prácticas que mantienen una diversidad de organismos de grupos funcionales de efecto y de respuesta ayudará a preservar un rango de opciones de manejo.

2.4.4 DF y servicios ecosistémicos

El rol de la diversidad funcional ha sido reconocido como un factor clave para mantener funciones importantes y servicios de los ecosistemas (Díaz et al. 2007, Laureto et al. 2015). Para Martín-López et al. (2007) el funcionamiento ecológico es inherente a las propiedades intrínsecas de los ecosistemas. Desde una perspectiva

antropocéntrica, las funciones de los ecosistemas son entendidas como la potencialidad de generar servicios, implicando necesariamente a la dimensión social.

Pero los servicios ecosistémicos (SE) no necesariamente tienen una relación de uno a uno con las propiedades ecosistémicas. Las conexiones más generalizables entre rasgos, propiedades ecosistémicas y SE hacen referencia a servicios ecosistémicos de regulación que se basan en la dinámica biogeoquímica de los ecosistemas; es decir, en el ciclo de carbono, agua y macronutrientes (Polania et al. 2011)

Las necesidades particulares de comprender los efectos de la biodiversidad sobre los procesos y servicios de los ecosistemas dependen del tipo de manejo usado o investigado. El manejo puede variar desde no intervenir una parcela de tierra o agua hasta la manipulación intensiva de la biota y el ambiente físico. El factor común es que cualquiera sea la acción (o inacción) tiene lugar debido a la elección humana, ya sea para lograr algún objetivo o maximizar un servicio ecosistémico en particular (Hooper et al. 2006).

Es posible agrupar las especies en una jerarquía de mayor nivel determinada por la relación con el o los servicios ecosistémicos en estudio. Esta forma de abordar estudios surgió ante la necesidad de diagnosticar y predecir el funcionamiento de los ecosistemas como respuesta a los inminentes cambios a escala global directamente asociados con el efecto en los bienes y servicios que proveen los ecosistemas. (Casanoves et al. 2011).

Entender cómo opera la diversidad funcional para proveer servicios ambientales en los diversos paisajes ecosistémicos es crucial para mantener el bienestar de la población que depende de ellos (Burgos 2012).

2.4.5 DF y resiliencia

La pérdida de resiliencia puede ser causada por la pérdida de grupos funcionales (Folke et al. mencionado por Thompson 2011), ya que, por definición, al perderse un grupo funcional, necesariamente deberían ocurrir cambios en las propiedades de los ecosistemas (Martín-López et al. 2007).

Chillo et al. (2011) demostraron que la diversidad de respuesta en los grupos funcionales medida antes de una perturbación puede ser utilizada para predecir cuáles grupos funcionales son más resilientes, y de esta manera, menos vulnerables a las perturbaciones.

De hecho, estudios han demostrado la relación directa entre diversidad funcional y resiliencia de los ecosistemas (Pakeman 2014). Tener una variedad de especies que responden de manera diferente a diferentes perturbaciones ambientales pueden estabilizar los tipos de procesos de los ecosistemas en respuesta a las perturbaciones y la variación en las condiciones abióticas (Hooper et al. 2005).

2.4.6 Evaluación de DF

Una forma de evaluar la DF en un determinado proceso ecosistémico sería elegir los rasgos relacionados con éste. Es necesario tener en cuenta que algunos atributos funcionales de una especie pueden variar a través de gradientes ambientales a lo largo del rango su distribución (Burgos 2012).

La evaluación de la diversidad funcional de los conjuntos basados en atributos de las especies requiere la construcción de un espacio funcional (dendrogramas o espacios multidimensionales) donde los índices sean estimados. Sin embargo, aún no existe consenso sobre el mejor método para medir la cualidad del espacio funcional (Maire et al. 2015).

Existe un continuo debate acerca de si todas las especies de plantas o solamente unas pocas representativas de cada grupo funcional se necesitan en un momento dado para mantener la dinámica de los recursos principales (Díaz y Cabido 2001).

Pakeman (2014) afirma que la diversidad funcional, un componente clave de la biodiversidad, contribuye a la sostenibilidad de los sistemas de producción mediante el aumento de la resiliencia y la previsibilidad de los resultados.

2.4.7 Tipos funcionales de plantas (TFPs)

Casanoves et al. (2011) mencionan que la dinámica y la respuesta de la vegetación a diferentes factores ambientales de cambio global y las variaciones en las funciones de los ecosistemas pueden ser estudiadas por el agrupamiento de especies vegetales en un número limitado de grupos con funcionamiento similar, independientemente de su filogenia. A los grupos así definidos se los denomina Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) y son útiles como una alternativa ecológica a las clasificaciones taxonómicas por su eficacia para evaluar el probable impacto de potenciales cambios ambientales.

Estos autores sostienen que existen dos formas básicas de identificar TFPs, los métodos *a priori* y los métodos *a posteriori*. Los métodos *a priori* se basan en un solo carácter o rasgo para la definición de los TFPs, mientras que *a posteriori* se basan en la recolección de información de un conjunto de rasgos funcionales que permiten definir los TFPs a partir de la consideración simultánea de los rasgos.

El método estadístico multivariado más utilizado para la determinación de TFPs es el análisis de conglomerados jerárquicos, cuyo objetivo es generar una clasificación de especies según los rasgos estudiados.

2.5 Boques del Paraguay

Las formaciones vegetales en el Paraguay no presentan un aislamiento marcado debido a su ubicación geográfica y a su topografía (Spichiger et al. 2011). Sin embargo, Mereles (2007) diferencia a las formaciones vegetales principales del Paraguay - según el clima y tipos de suelos - en bosques, cerrados, sabanas y humedales.

La misma autora denomina bosques a las “formaciones cuyas especies superan los 5 m de altura; en su estructura vertical, aparecen escasamente estratificados, con no más de cuatro estratos de vegetación, llegando el dosel primario o mayor a unos 25 m de altura como máximo y esto a su vez ocurre solamente en algunos remanentes. En la mayor parte de ellos, la altura de los árboles del primer dosel ya no sobrepasa los 18 m. En su estructura horizontal se presentan varias formas de vida, como ser: herbáceas varias, arbustos, lianas, epífitas y árboles”.

López et al. (2002) señalan que Holdridge en 1969 ideó una clasificación de “zonas de vida” para cada región del Paraguay, basado en datos climáticos: a la zona Oriental del Paraguay la designó como Bosque templado húmedo y a la Región Occidental o Chaco como Bosque templado seco. Los mismos autores refieren que específicamente dentro de la zona de Bosque templado húmedo se pueden distinguir cuatro formaciones vegetales mayores, que se describen a continuación:

a) Bosque Alto: conformado por tres estratos, denominados alto, intermedio y oprimido. Algunas familias comunes de este tipo de bosques son Lauraceae y Myrtaceae. Spichiger et al. (2011) le dan el nombre de “bosque semi-decuidos del Paraná a este tipo de formación, utilizando el término “lauriselva” debido a la abundancia de especies de la familia Lauraceae.

b) Bosque ribereño: está conformado por un estrato denso que cubre hasta la superficie del suelo, delimitados por la vegetación natural que se extiende a lo largo

de ríos y arroyos. Las principales especies son: *Luehea divaricata*, *Sebastiania* sp., *Ruprechtia laxiflora*, *Cupania vernalis* y *Croton urucurana*.

c) Bosque bajo húmedo: es una asociación de fisionomía similar a la del bosque ribereño, con la diferencia de que se encuentra distribuido en forma aislada en campos. Se localiza principalmente en los Departamentos de Misiones, Paraguarí, Guairá y Cordillera. La especie más abundante y representativa es *Peltophorum dubium*.

d) Cerrado: presenta especies de pastos, matorrales bajos, pequeños bosques y abundantes palmas. Algunas de las especies características son: *Butia* sp., *Campomanesia* sp., *Helietta apiculata*, *Anadenanthera peregrina* y *Lantana* sp. Spichiger et al. (2011) denominan “campos cerrados” y “sabanas” a las mismas formaciones.

Oakley y Prado (2011) describen una formación a la que denominan bosque seco estacional neotropical. Sostienen que este tipo de formaciones no ha sido diferenciado de otras tales como el Chaco o las que se describen como Dominio Amazónico. La principal causa ha sido la ausencia de una continuidad física marcada.

En términos generales - mencionan los autores - estos bosques son casi completamente deciduos durante la estación seca; se asientan sobre suelos fértiles con pH desde ligeramente ácido, neutro a algo alcalino. Dominan las especies de la familia Fabaceae, acompañados por especies de las familias Bignoniaceae y Anacardiaceae. El sotobosque presenta especies de las familias Cactaceae y Bromeliaceae y algunas especies de Poaceae. Una de las especies más distintivas de estos bosques es *Anadenanthera colubrina*.

La estación seca se extiende generalmente de cinco a nueve meses en este tipo de bosques. La precipitación anual media no supera los 1.100 mm, y las especies

presentan algunas adaptaciones para la sobrevivencia en épocas de sequía (Sarkinen et al. 2011).

2.6 Bosques secundarios

FAO (2004) define bosque secundario como “aquel que se ha principalmente regenerado de manera natural después de una importante perturbación de origen natural o antrópico de la vegetación forestal originaria”. La perturbación podría haber ocurrido en un momento temporal preciso o durante un periodo prolongado y el bosque podría presentar importantes diferencias en la estructura y/o en la composición de las especies de la cubierta en relación con el contiguo bosque primario o sitios análogos.

La GTZ (2000) por otro lado, define a los bosques secundarios como “una secuencia de cobertura boscosa, que surge después de la devastación antropógena total (de más de 90%) de la cobertura boscosa primaria, medrando en una superficie de tal dimensión, que el cambio del microclima y las diferentes condiciones de regeneración conducen a una estructura distinta a la del bosque original, con otra composición de especies arbóreas y otra dinámica, sin haber aún alcanzado de nuevo su estado original, es decir que se diferencia claramente del estado del bosque original”.

Con la desaparición de los bosques primarios, la discusión sobre los bosques secundarios cobra mayor importancia y el surgimiento y el manejo sostenible de los bosques secundarios serán cada día más importantes (GTZ 2000).

2.7 Estudios similares sobre diversidad funcional

En el cuadro 1 se presentan otras investigaciones que han utilizado el enfoque de diversidad funcional para el estudio de ecosistemas boscosos.

Cuadro 1. Estudios similares sobre diversidad funcional

Título de la investigación	Autor (año)	País	Rasgos funcionales utilizados
Definición de tipos funcionales de especies arbóreas y caracterización de su respuesta a diferentes intensidades de perturbación en un bosque muy húmedo tropical mesoamericano	Salgado-Negret (2007)	Costa Rica	Tipo de dispersión, agente polinizador, sistema sexual, altura del árbol adulto
Tipos funcionales de plantas según su respuesta a las perturbaciones en un bosque semideciduo micrófilo costero de Cuba Oriental	Salmerón-López et al. (2010)	Cuba	Demanda de luz o tolerancia a la sombra, tipo de fruto, dispersión de las semillas
Grupos funcionales de árboles en bosques secundarios de la región Bajo Calima	Bocanegra-González et al. (2015)	Colombia	Tipo de fruto, dimensión del fruto, peso de semilla, dimensión de semilla y síndrome de dispersión
Determinación de tipos funcionales de plantas en una selva mediana subperennifolia	Casanoves et al. (2011)	México	Densidad de la madera, altura máxima, fenología foliar y agente dispersor.

Fuente: elaboración propia

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Localización de la investigación

El estudio se realizó en una finca de aproximadamente 50 ha situada en la compañía Pikysyry, del Distrito Tobatí, Departamento de Cordillera, con las siguientes coordenadas de referencia: 25°19'19'' S; 57°03'38''W (Figura 2).



Figura 2. Localización del sitio de estudio
Fuente: elaboración propia

El sitio se localiza a aproximadamente 5 Km de la ciudad de Tobatí y se accede a él a través de un camino de tierra. El acceso principal queda sobre “Camino a Pikysyry”.

3.2 Descripción del área de estudio

El área de estudio pertenece a la ecorregión Litoral Central. Esta ecorregión es la más extensa de la Región Oriental, con 38.400 Km² (SEAM 2013). A continuación se describen las características principales del sitio.

3.2.1 Clima

La temperatura media anual en Paraguay es de 22,5°C; el promedio en verano es de 26,1°C y en invierno de 20,8°C (Bartrina 2007). La precipitación total anual media presenta una gran variación espacial, oscilando entre los 1.800 mm en las zonas más lluviosas de la Región Oriental. Según la clasificación de las zonas de vida de Holdridge, el Paraguay se adecua a las características del Bosque húmedo Templado cálido (BhTc) en la Región Oriental.0

El Departamento de Cordillera se caracteriza por presentar abundantes precipitaciones que promedian los 1.536 mm anuales y 153 mm mensuales, con la excepción de los meses de junio y agosto en los cuales es de 80 mm. La temperatura media anual es de 22° C, con 39° C como máxima y 3° C como mínima (Retamozo 2007).

3.2.2 Suelo

La Región Oriental del Paraguay pertenece a la cuenca geológica del Paraná. El desarrollo geológico y geomorfológico de esta cuenca se dio como resultado de condiciones edáficas muy variadas y que con los gradientes climáticos de precipitación y temperatura, dieron como resultado diferentes ecosistemas (González 2007).

La fisiografía del área de estudio está constituida por afloramientos de rocas y fragmentos de ellas. También se encuentran suelos poco profundos, generalmente de unos pocos centímetros que permite el crecimiento de plantas.

El 18% de los suelos del Departamento de Cordillera es de derivación arenisca. El sitio de estudio corresponde al tipo de arenisca friable según la clasificación de Retamozo (2007). La formación pertenece a la Cordillera de los Altos, cuyas altitudes máximas oscilan entre los 200 y 300 msnm.

3.2.3 Flora

Según un estudio realizado por Degen et al. (2009), en el lugar coexisten distintas formaciones vegetales. Las más importantes se describen a continuación:

3.2.3.1 Bosque

Se desarrolla en la base y en la ladera de la meseta con especies arbóreas que alcanzan los 20 m de altura. Presenta numerosas nacientes en su interior y se forman cursos de agua que llegan hasta la planicie formando áreas inundables. En el primer estrato se encuentran *Anadenanthera colubrina*, *Anadenanthera peregrina*, *Astronium fraxinifolium*, *Cordia trichotoma*, *Nectandra lanceolata*, *Ocotea puberula* y otras. En el segundo estrato las especies alcanzan de cuatro a diez metros, abundan especies de las familias Myrtaceae y Meliaceae.

3.2.3.2 Palmares de *Acrocomia aculeata*

Esta formación vegetal se desarrolla en la parte alta de la meseta sobre suelos sueltos, arenosos; se desarrolla un matorral abierto donde la especie dominante es *Acrocomia aculeata*, además, está presente *Syagrus romanzoffiana*.

3.2.3.3 Formaciones vegetales en sitios inundables

Los arroyos que nacen en el interior del bosque siguen su curso hasta llegar a la planicie donde inundan gran parte del área, algunos con agua permanente, donde crecen especies herbáceas como *Alsophilla atrovirens*, *Begonia cucullata* var. *cucullata*, *Ludwigia* sp., *Mikania* sp., *Pontederia azurea* y otras. En el límite del

bosque crece *Inga uruguensis* y *Sapium haemospermum*, y una población con abundantes individuos de *Croton urucurana*.

3.2.3.4 Vegetación en la parte alta de la meseta

En la parte alta y más o menos plana de la meseta con suelo rocoso y expuesto al sol se distinguen comunidades vegetales que se desarrollan en pequeñas áreas con suelo arenoso y se caracteriza por la dominancia de alguna u otra especie.

Oakley y Prado (2011) consideran como parte del dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales a la zona del sitio de estudio. La especie más emblemática de esta formación es *Anadenanthera colubrina* (Kurupa'y).

3.2.4 Fauna

González (2013) realizó una investigación en el mismo sitio, donde describió la presencia de diferentes grupos de fauna. En cuanto a presencia de aves, mencionó, entre otros, *Gallinula chloropus* (ñahana), *Caracara plancus* (kara kara), caballeriza, *Guira guira* (piririta), *Nyctibius griseus* (urutaú), *Pitangus sulphuratus* (pitogue), *Othura maculosa* (ynambu'i), *Milvago chimachima* (kiri kiri), ypekû vaka, guyra toro, guyraû, *Ara maracana* (marakaná), *Furnarius rufus* (aloncito), *Colaptes melanochloros* (ypekû akâpytâ), *Thamnophilus doliatus* (che oro para), anumbi y tujakue.

3.3 Población de unidades y variables de medición

La población de unidades es el bosque secundario en estudio. La muestra está representada por los individuos con $DAP \geq 5$ cm dentro de las parcelas de toma de datos. Las variables de estudio agrupadas por objetivo específico con sus respectivos indicadores se detallan en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Variables, indicadores propuestos y metodologías por objetivo específico

Objetivos específicos	Variables	Indicadores	Metodología y actividades
(1) Describir rasgos funcionales de las especies del bosque secundario en estudio	Especies dominantes por parcela	- Diámetro a la altura del pecho (DAP) - Área basal por especie por parcela	- Instalación de parcelas - Inventario florístico - Selección de especies dominantes
	Rasgos funcionales	- Altura máxima de la planta - Forma de crecimiento - Modo de dispersión - Espinesencia - Fenología de las hojas	Medición de rasgos en campo. Búsqueda de informaciones secundarias de rasgos de especies
(2) Estimar la diversidad taxonómica y la diversidad funcional del bosque secundario en dos estadios sucesionales	Diversidad taxonómica	- Familias y especies de árboles - Riqueza de especies - Índice de diversidad alfa (Shannon-Wiener)	-Inventario florístico -Revisión de fuentes secundarias - Cálculo de índice
	Diversidad funcional	Grupos funcionales	- Tipos Funcionales de Plantas (TFPs) (Estadística multivariada)
(3) Comparar las diferencias existentes entre dos estadios sucesionales de un bosque secundario en cuanto a diversidad taxonómica y riqueza de grupos funcionales	Diversidad taxonómica y diversidad funcional	- Composición florística - Riqueza - Grupos funcionales	Comparación gráfica y estadística

Fuente: elaboración propia

3.4 Diseño para la recolección de datos primarios

La investigación es del tipo transversal observacional cuantitativa con componentes cualitativos. Se utilizó el método de parcelas para el muestreo de datos en campo (Mostacedo y Fredericksen 2000, Bocanegra-González et al. 2015), como se esquematiza en la figura 3.

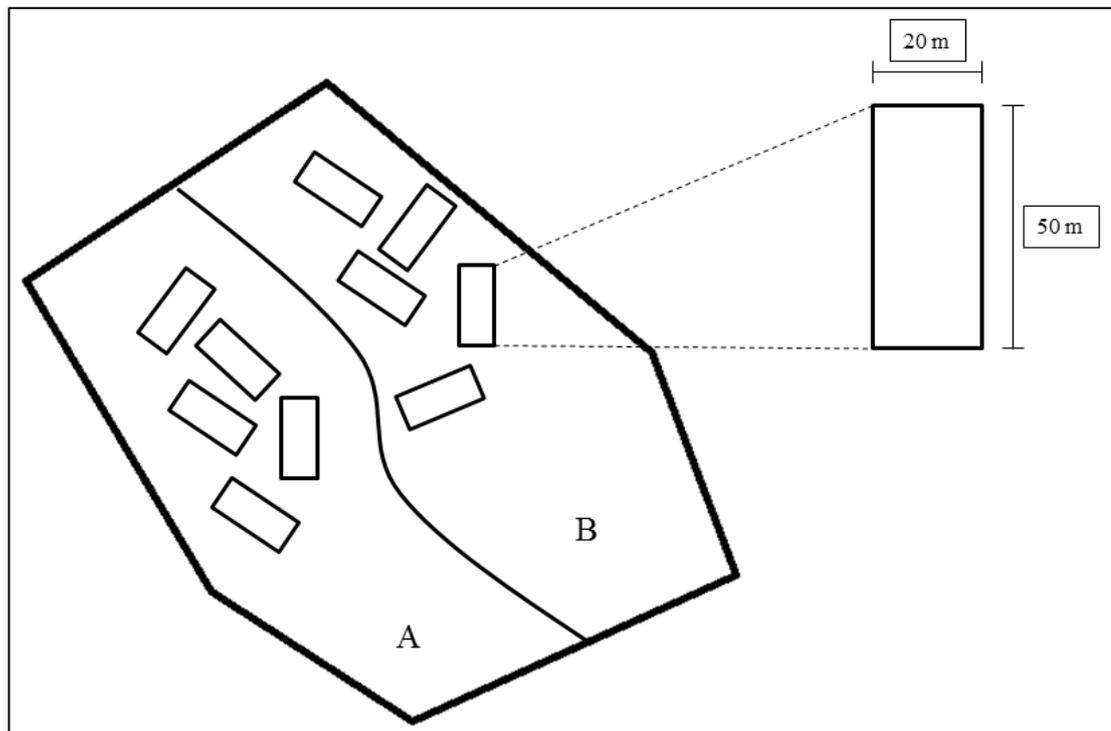


Figura 3. Esquema representativo de la disposición de parcelas en el área de estudio. Letras A y B representan diferente estadio sucesional.

Fuente: Elaboración propia

La Zona A pertenece a un área de sucesión con mayor intensidad de uso según actores locales, habiéndose eliminado la cobertura vegetal casi en su totalidad para uso agrícola aproximadamente alrededor de la década de 1970, mientras que en la zona B también se utilizó para el cultivo agrícola pero sin eliminar completamente la cobertura.

3.5 Recursos materiales y equipo técnico

En el cuadro 3 se presentan los materiales de campo, gabinete y laboratorio así como los equipos y programas informáticos utilizados para realizar la investigación:

Cuadro 3. Equipos y materiales necesarios en campo, laboratorio y gabinete

Equipos y materiales de campo	Equipo y materiales de laboratorio y gabinete	Equipos y programas informáticos
<ul style="list-style-type: none"> - GPS (Global positioning system) - 40 Estacas de 60 cm - 2 Palas - 2 frascos de pintura en aerosol rojo - Marcadores y lápices - Cinta métrica de 50 m y de 8 m - Cámara fotográfica - 2 rollos de hilo de ferretería - Cuaderno de campo - Tijera telescópica - Hojas de diario - Equipo prensador - Tijera de podar 	<ul style="list-style-type: none"> - Claves de identificación de especies - Materiales bibliográficos 	<ul style="list-style-type: none"> - Computadora - Infostat (Di Rienzo et al. 2017) - Procesador de texto (Microsoft Word) - Planillas electrónicas (Microsoft Excel) - Impresora y scanner

Fuente: elaboración propia

3.6 Descripción del proceso de recolección de datos primarios y secundarios

En la investigación se utilizaron tanto datos primarios como secundarios. Para comprender mejor el proceso se ha dividido la descripción en siete etapas (Ver figura 4). Las etapas que hacen referencia a la recolección de datos abarcan desde la Etapa 1 a la Etapa 4.

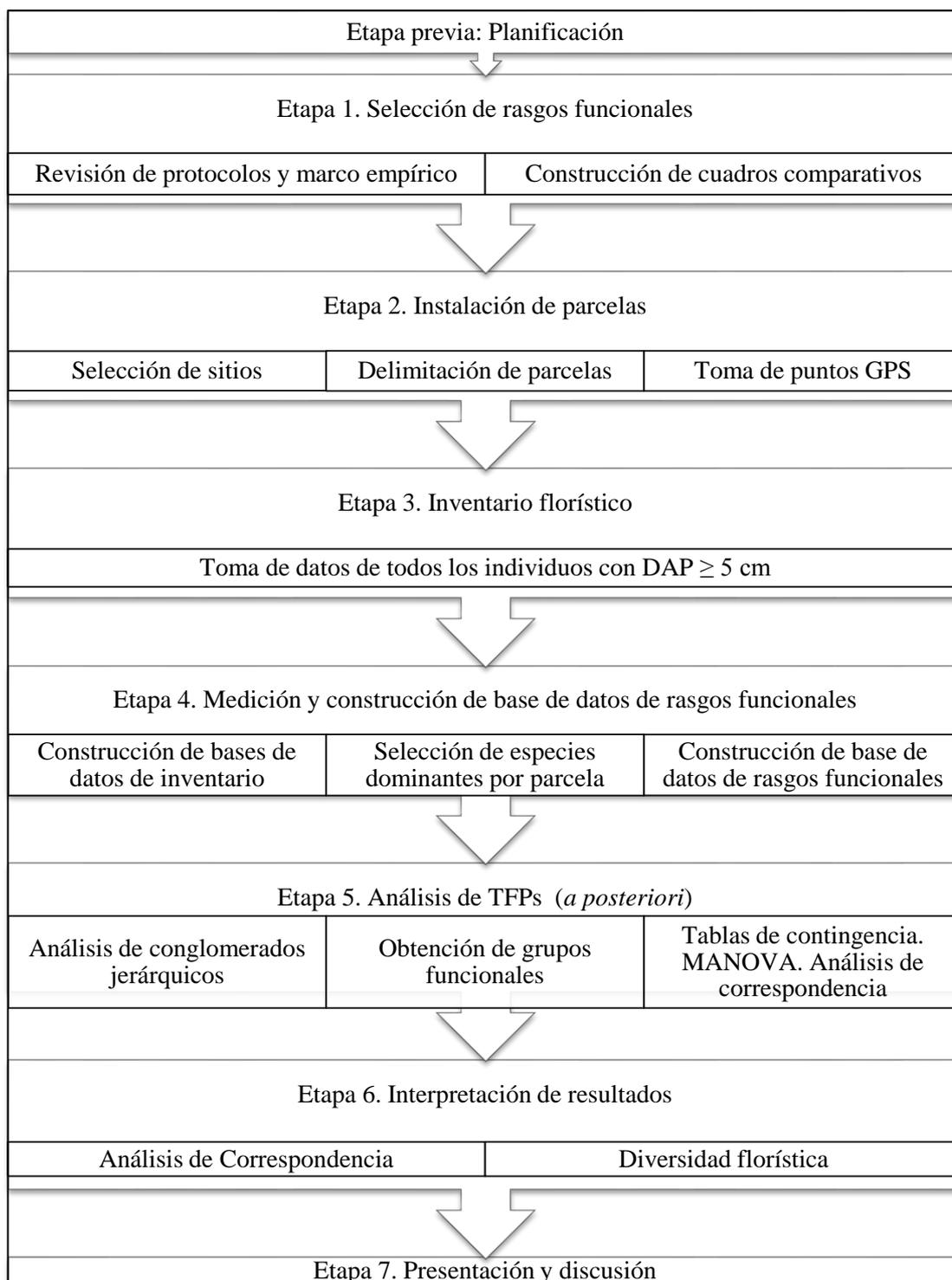


Figura 4. Estructura metodológica de la investigación

Fuente: elaboración propia

3.6.1 Selección de rasgos funcionales

Hooper et al. (2006) señalan que los rasgos funcionales seleccionados en una investigación son definidos por el investigador según el proceso de interés, el tipo de ecosistema y la escala temporal o espacial. Es así, que las propiedades ecosistémicas consideradas para la selección de rasgos fueron: respuesta a disturbios y respuesta al clima.

Se tuvieron en cuenta los rasgos funcionales presentados por Casanoves et al. (2011) en estudios de caso de investigaciones similares realizadas en América Latina y un cuadro comparativo presentado por Cornelissen et al. (2003) sobre la relación entre los rasgos funcionales y las propiedades de los ecosistemas mencionadas.

Además de la asociación a estas propiedades del ecosistema, se revisó cuáles de estos rasgos se relacionan con dos condiciones biofísicas de interés: cambio de uso del suelo y cambio global. Estas condiciones biofísicas son las presentadas por Casanoves et al. (2011), que se consideraron pertinentes en concordancia con los objetivos.

Para complementar y consolidar la selección de rasgos, se recurrió a Cornelissen et al. (2003), quienes presentan rasgos funcionales junto con sus protocolos de medición. Estos autores realizan una clasificación de los rasgos en: rasgos de planta entera, rasgos de hoja, rasgos de tallo y rasgos de regeneración.

El tiempo disponible para realizar la investigación fue un factor clave en la selección final de rasgos, así como las exigencias de los protocolos de medición de cada rasgo en cuanto a tiempo y método. En el cuadro 4 se presentan los rasgos funcionales seleccionados, con su unidad de medida, rango de valores propuestos por Cornelissen et al (2003) y propiedades ecosistémicas relacionadas.

Cuadro 4. Rasgos funcionales seleccionados

Rasgos funcionales	Unidad de medida	Rango de valores	Propiedad ecosistémica relacionada	
			Respuesta a disturbios	Respuesta al clima
<i>Rasgos vegetativos</i>				
<i>A. De toda la planta</i>				
1. Forma de crecimiento	variable categórica	-	*	*
2. Altura máxima de la planta	m	0,01-100	*	*
3. Presencia de espinas	Variable categórica	-	*	-
<i>B. De la hoja</i>				
4. Fenología foliar	Variable categórica	-	*	-
<i>C. Rasgos de regeneración</i>				
5. Modo de dispersión	variable categórica	-	-	*

Fuente: elaboración propia, basada en Cornelissen et al. (2003)

Todos los rasgos seleccionados pueden ser medidos en cualquier individuo de la población que reúna los criterios para su medición, establecidos en el “Manual de protocolos para la medición estandarizada y fácil de los rasgos funcionales de plantas”, de Cornelissen et al. (2003).

3.6.2 Instalación de parcelas

Se instalaron 5 parcelas de 20 m x 50 m (0,1 ha) en cada una de las dos zonas de sucesión secundaria del bosque en estudio, totalizando 10 parcelas, con un área de muestreo de 0,5 ha por cada zona y un total de una hectárea para todo el bosque estudiado, como se grafica en la figura 5. Se trató de abarcar aquellas áreas más representativas del bosque en términos de abundancia de especies, como lo recomiendan Cornelissen et al. (2003).

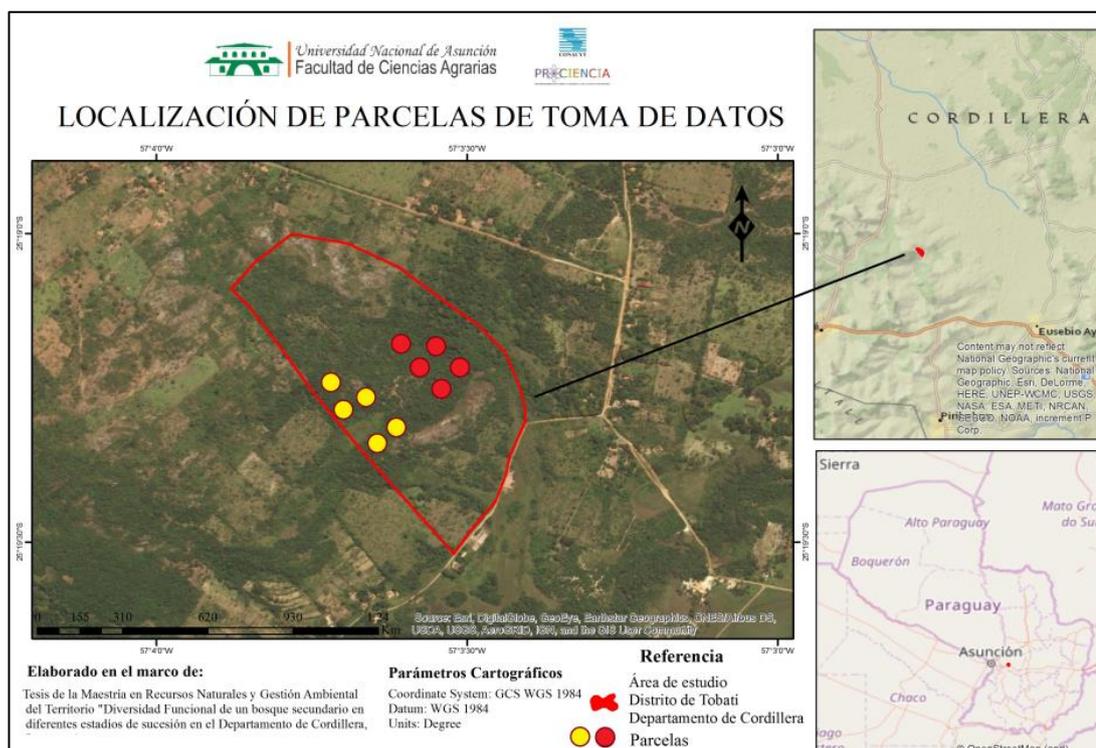


Figura 5. Localización de las parcelas

Fuente: elaboración propia

La instalación de parcelas se realizó mediante el encuadre de las esquinas y la apertura de picadas, con ayuda de personas con experiencia, en tres viajes de campo durante enero y febrero de 2017 (Anexo 1A). Este tipo de parcelas (largas y angostas) son deseables para evaluar la diversidad vegetal según Schreuder et al. (2006).

La diferencia de sucesión entre los sitios ha sido en base al testimonio de dos informantes clave en visitas de reconocimiento previo a los trabajos de campo de la presente investigación, quienes se desempeñan como operarios de la finca desde hace bastante tiempo. Para la zona A se ha establecido así un periodo de sucesión de 40 años y para la zona B de 60 años aproximadamente.

3.6.3 Inventario florístico

Dentro de las parcelas se realizó el inventario florístico de todos los individuos con $DAP \geq 5$ cm, mediante planillas previamente preparadas. Se anotó

familia, nombre científico, nombre común, DAP (diámetro a la altura del pecho), altura estimada y la cantidad de tallos por individuo.

La toma de datos se realizó entre los meses de julio y agosto de 2017 según se detalla en el cuadro 5. Se relevaron los datos de los árboles con $DAP \geq 5$ cm por las características de la formación vegetal a la que pertenece el sitio de estudio, ya que el tipo de suelo, poco profundo y con gran presencia de rocas, no favorece el crecimiento óptimo de los árboles.

Cuadro 5. Detalle de toma de datos en parcelas

Fecha	Parcela	Localización (Coord. UTM)	Elevación (msnm)	Hora inicio	Hora fin	Hoja inicio	Hoja fin	Individuos medidos
23-jul-17	1	21 J 0493898 7199256	133	09:53	13:10	1	7	179
05-ago-17	2	21 J 0493942 7199309	143	10:59	13:16	8	12	128
05-ago-17	3	21 J 0493959 7199388	152	14:33	16:50	13	18	158
15-ago-17	4	21 J 0493886 7199466	163	09:56	11:07	19	22	94
15-ago-17	5	21 J 0493776 7199455	172	11:36	12:26	23	26	100
15-ago-17	6	21 J 0494096 7199490	145	13:16	14:27	27	31	130
20-ago-17	7	21 J 494105 7199570	147	08:27	09:53	32	37	132
20-ago-17	8	21 J 0494075 7199522	153	10:08	11:24	38	43	144
20-ago-17	9	21 J 0494019 7199423	156	11:33	12:49	44	48	130
20-ago-17	10	21 J 0493978 7199493	155	14:06	14:54	49	50	70

Fuente: elaboración propia

3.6.3.4 Medición y construcción de base de datos de rasgos funcionales

En primer lugar se determinaron las especies dominantes del bosque en estudio. Para esto se calculó el área basal absoluta y relativa por individuo y por

especie de cada una de las 10 parcelas, utilizando el Software Infostat (Di Rienzo et al. 2017).

Se ordenaron las especies según los valores de abundancia relativa de mayor a menor y se seleccionaron aquellas especies que en su conjunto representaron el 90% (Grime, 1998) del área basal para cada parcela (Anexo 2 A). Luego se preparó una base de datos de rasgos única para este grupo de especies (Anexo 3 A).

Los métodos de muestreo y las categorías de asignación de los rasgos funcionales se basaron en los protocolos propuestos por Cornelissen et al. (2003) y Salgado-Negret (2015), como se describe en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Definición, protocolos de medición y categorías de rasgos funcionales utilizados en la investigación

Rasgo funcional	Definición	Protocolo de medición	Valor/Categoría
1. Altura máxima de la planta (<i>Plant height</i>)	Es la altura máxima de la planta desde la parte expuesta en la superficie del suelo hasta la yema apical, descontando las ramas excepcionales o estructuras reproductivas.	Este rasgo fue medido directamente en campo durante el inventario. Se seleccionaron los 10 individuos más altos por especie en la unidad de muestreo y se estimó su altura con ayuda de una tijera alta	Altura de la planta en metros (variable cuantitativa continua)
2. Forma de crecimiento (<i>Growht form</i>)	Principalmente determinado por la estructura y altura de la copa	Es un rasgo funcional categórico, registrado por observación directa en campo o descripciones en la literatura. Las formas de crecimiento de las especies fueron recopiladas de las siguientes bases de datos: Instituto de Botánica Darwinion (2017), Tropicos.org (2017) y TRY (2016).	<ul style="list-style-type: none"> - Arbusto: plantas leñosas de más de 0,8 m de altura, con la copa desplegada relativamente cerca del suelo en uno o más troncos relativamente cortos - Árboles: plantas leñosas con la copa principal elevada en un tronco - Palmas: plantas con rosetas de hojas en el extremo de un tallo - Trepadoras y otras: plantas con raíces en el suelo que utilizan soporte externo para su crecimiento, este grupo incluye lianas.

Cuadro 6. Definición, protocolos de medición y categorías de rasgos funcionales utilizados en la investigación (Continuación)

Rasgo funcional	Definición	Protocolo de medición	Valor/Categoría
3. Fenología foliar (<i>Leaf phenology</i>)	Es el número de meses del año en los que la planta tiene hojas Verdes	Es un rasgo funcional categórico registrado según descripciones en la literatura. Las informaciones fueron recopiladas de TRY (2016) y materiales bibliográficos y artículos científicos	- Caducifolias: especies que pierden todas las hojas simultáneamente y permanecen sin ellas durante un periodo mayor a los tres meses.
			- Semi-caducifolias: especies que se quedan sin follaje durante menos de tres meses
			- Perennes: especies sin signos visibles de pérdida simultánea de hojas.
4. Presencia de espinas (<i>Spinescence</i>)	Para el marco de referencia de medición de rasgos de presencia de espinas, se utiliza la expresión “espina equivalente”, que hace referencia a partes vegetativas de una planta (hoja, parte de la hoja, estípulas, tallo, ramitas, epidermis) que pueden ser cualquier estructura espinosa.	Es un rasgo funcional categórico, asignado por observación directa en campo.	0: Sin estructuras espinosas
			1: Baja o muy baja densidad de espinas equivalentes suaves de menos de 5 mm. La planta puede causar cosquilleo al tacto sin cuidado.
			2: Alta densidad de espinas equivalentes suaves o densidad intermedia de espinas equivalentes de intermedia dureza; o baja densidad de espinas equivalentes filosas y duras de más de 5 mm. La planta puede lastimar al tacto sin cuidado.
			3: Densidad intermedia o alta de espinas equivalentes duras y filosas de más de 5 mm. La planta puede lastimar al tacto sin cuidado.
			4: Densidad alta o intermedia de espinas equivalentes duras y filosas de más de 20 mm. La planta puede causar heridas importantes al tacto sin cuidado

Cuadro 6. Definición, protocolos de medición y categorías de rasgos funcionales utilizados en la investigación (Continuación)

Rasgo funcional	Definición	Protocolo de medición	Valor/Categoría
4. Presencia de espinas (<i>Spinescence</i>)	Para el marco de referencia de medición de rasgos de presencia de espinas, se utiliza la expresión “espinas equivalente”, que hace referencia a partes vegetativas de una planta (hoja, parte de la hoja, estípulas, tallo, ramitas, epidermis) que pueden ser cualquier estructura espinosa.	Es un rasgo funcional categórico registrado según descripciones en la literatura. Las informaciones fueron recopiladas de TRY (2016) y materiales bibliográficos y artículos científicos	5: Densidad alta o intermedia de espinas equivalentes duras y afiladas de más de 100 mm. La planta es peligrosa al tacto sin cuidado de grandes mamíferos, incluyendo humanos. Obs.: Las espinas equivalentes son definidas como suaves si, cuando están maduras, pueden ser fácilmente dobladas presionando de costado con un dedo. Densidad baja es definida como menos de 100 espinas equivalentes por metro cuadrado (aproximadamente menos de una espinas por palma de una mano grande) y densidad alta como más de 1000 espinas equivalentes por metro cuadrado (más de 10 espinas por palma).
5. Modo de dispersión (<i>Dispersal mode</i>)	El modo de dispersión del dispersárgulo (o propágulo: unidad de semilla o fruto dispersado) tiene consecuencias obvias por la distancia que puede cubrir, las rutas que puede viajar y los lugares en los que puede terminar una planta.	Es un rasgo funcional categórico, registrado según descripciones en la literatura. Las asignaciones de las categorías fueron realizadas a partir de recopilación de informaciones de materiales bibliográficos de especies y artículos científicos	- Autócoras: la semilla o fruto no posee estructuras obvias para transporte a larga distancia y simplemente cae de la planta - Anemócoras: incluye semillas diminutas como polvo, semillas con <i>pappus</i> u otras estructuras para ser transportadas por el viento, semillas planas con “alas” - Endo-zoócoras: bayas carnosas, de colores brillantes, semillas con arilo, drupas y frutas grandes (a menudo con colores vistosos) que son evidentemente consumidos por vertebrados

Fuente: elaboración propia

En la base de datos de rasgos funcionales que se presentan en el Anexo 3 A se detallan las fuentes de información para cada rasgo de cada especie recopilado tanto de fuentes secundarias (materiales bibliográficos, artículos científicos, bases de datos y *homepages*) como si fueron registrados por observación directa en campo.

3.7 Método de control de calidad de datos

Para garantizar la calidad de los datos relevados para el logro de cada objetivo específico se tomaron en cuenta las siguientes consideraciones:

Cuadro 7. Métodos de control de calidad de datos

Objetivos específicos	Datos considerados	Método de control de calidad
(1) Describir rasgos funcionales de las especies del bosque secundario en estudio	Rasgos funcionales	<ul style="list-style-type: none"> - Trabajo con especies dominantes por parcela para asegurar representatividad de datos (Grime 1998) - Consulta y validación de rasgos asignados con especialistas en especies nativas y utilización de bases de datos confiables - Seguimiento de protocolos de medición recomendados por Cornelissen et al (2003) y Salgado-Negret (2015)
(2) Estimar la diversidad taxonómica y la diversidad funcional del bosque secundario en dos estadios sucesionales y (3) Comparar las diferencias existentes entre las dos áreas de bosque secundario en cuanto a diversidad taxonómica y riqueza de grupos funcionales	Relevamiento de datos de cada rasgos funcionales seleccionados e inventario de especies de árboles	<ul style="list-style-type: none"> - Apoyo de especialistas en taxonomía y flora de la zona con experiencia para la identificación <i>in situ</i> y en laboratorio - Validación de nombres científicos en bases de datos especializados (Instituto de Botánica Darwinion, 2017; Tropicos.org, 2017) - Consulta y validación de rasgos asignados con especialistas en especies nativas y utilización de bases de datos confiables - Seguimiento de protocolos de medición recomendados por Cornelissen et al (2003) y Salgado-Negret (2015)

Fuente: elaboración propia

3.8 Modelos de análisis e interpretación

3.8.2 Análisis e interpretación de la diversidad funcional

Para analizar la diversidad funcional se aplicó el método de Tipos Funcionales de Plantas (TFPs), mediante el software estadístico Infostat versión 2017 (Di Rienzo et al. 2017). Se realizó un análisis de conglomerados jerárquicos, cuyo objetivo es generar una partición de las especies de acuerdo a los rasgos funcionales seleccionados en la investigación.

Se trabajó con la base de datos de especie-rasgo (Anexo 3 A), donde se incluyeron todas aquellas especies que representaron el 90% de área basal de las 10 parcelas de estudio. Se transformaron las variables categóricas a variables auxiliares dicotómicas en el software.

Para realizar el análisis de conglomerados jerárquicos se necesita seleccionar un método o algoritmo de encadenamiento y una medida de distancia o similitud (Casanoves et al. 2011).

Se seleccionó el método de encadenamiento de Ward, que identifica las dos especies con menor distancia para unificarlas en primera instancia. El promedio de los rasgos funcionales de estas especies representan la posición del grupo, luego se calcula nuevamente esta misma distancia entre dos especies para formar otro grupo o entre una especie y el grupo previamente formado, así sucesivamente hasta que todas las especies se agrupen.

La medida de distancia seleccionada fue la Gower, la más utilizada cuando se trabaja con combinaciones de variables cuantitativas y cualitativas. Este algoritmo utiliza la distancia euclídea para las variables cuantitativas (Hmax) y la similitud de Jaccard para las variables categóricas (forma de crecimiento, fenología foliar, presencia de espinas y modo de dispersión) e incluye la información de covarianza

entre rasgos funcionales, lo que produce grupos más diferenciados entre sí ya que minimiza la varianza dentro de los grupos y maximiza la varianza entre los grupos.

Para realizar el análisis se estandarizaron los datos, de modo a otorgar a todos los rasgos la misma importancia, ya que se hallan en diferentes escalas. Una vez obtenidos los conglomerados (grupos funcionales o tipos funcionales), se creó automáticamente una columna de número de conglomerado, que asignó a cada especie el número de conglomerado (TFP) al que corresponde.

La clasificación finalmente se obtuvo a partir de un árbol binario, comúnmente llamado dendrograma. En el dendrograma usado para obtener los TFPs, cada rama corresponde a una especie. Cuanto menor sea la longitud de un par de ramas que conecta dos especies, mayor es su semejanza a través del conjunto de rasgos considerados.

Esta base de datos de rasgos fue unida a la base de datos del inventario florístico. Se realizó la prueba múltiple de diferencia de medias de Hotelling para verificar diferencias significativas entre los grupos funcionales, así como tablas de contingencia.

Para describir los tipos funcionales de plantas se realizaron análisis de correspondencia entre los rasgos funcionales categóricos (forma de crecimiento, fenología foliar y modo de dispersión) y los tipos funcionales. El análisis de correspondencias es una técnica exploratoria que permite representar gráficamente filas y columnas de una tabla de contingencia (Balzarini et al. 2008). El análisis fue graficado en un *biplot*.

El esquema metodológico de Tipos Funcionales de Plantas se presenta en la figura 6.

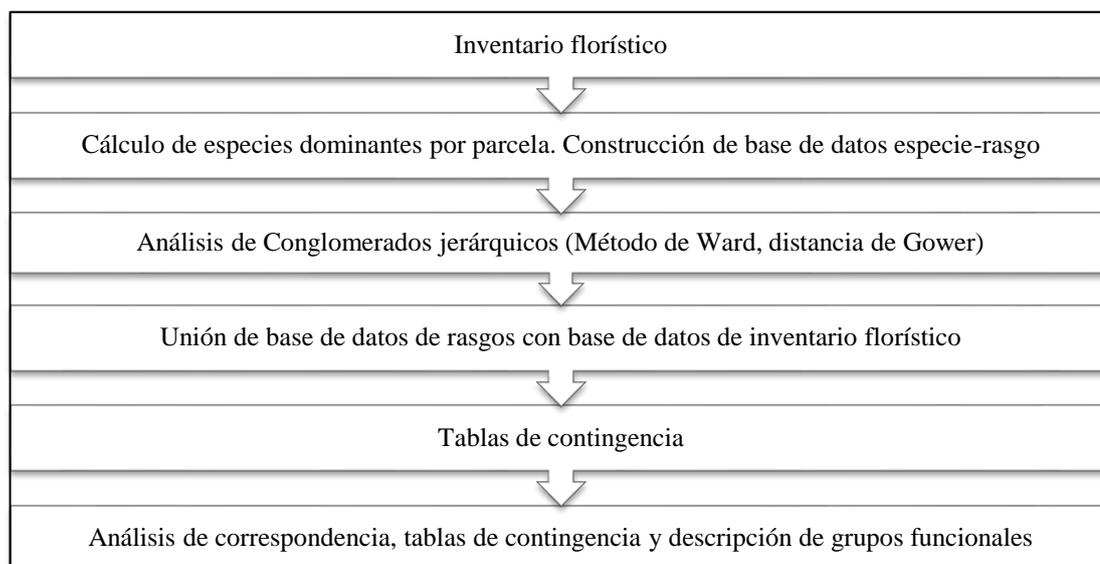


Figura 6. Esquema metodológico de TFPs
Fuente: elaboración propia

3.8.3 Interpretación de diversidad taxonómica

Para describir la diversidad taxonómica de las especies se elaboraron listas de especies totales con sus respectivas abundancias, indicando para cada caso nombre científico, nombre común y familia. Se describieron las especies por zona de sucesión, junto con sus especies dominantes.

Se calcularon los siguientes índices en Infostat (Di Rienzo et al. 2017):

- Riqueza y Riqueza de Chao: es el número total de especies presentes en una muestra. Esta estimación es siempre un valor no mayor a la verdadera riqueza de la comunidad. Chao derivó un estimador para el número total de especies presentes en una comunidad como:

$$S = r + \frac{f_1^2}{2f_2}$$

Donde:

S= Índice de Simpson

r= riqueza

f1= número de especies con abundancia uno

f2= número de especies con abundancia dos

- b) Índice de Shannon: El índice de biodiversidad de Shannon se basa en suponer que la heterogeneidad depende del número de especies presentes y de su abundancia relativa. Es una medida del grado de incertidumbre asociada a la selección aleatoria de un individuo en la comunidad (Balzarini et al. 2008). Se calcula como:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

Donde:

H' = Índice de Diversidad de Shannon

P_i = n_i/N

n_i = n° de individuos muestreados de la i-ésima especie

N = n° total de individuos muestreados

- c) Índice de Simpson: sugiere que una medida intuitiva de la diversidad de una población está dada por la probabilidad de que dos individuos tomados independientemente de una población pertenezcan a la misma especie (Balzarini et al. 2008). El estimador del índice de Simpson se calcula como:

$$D = \sum_{i=1}^r \frac{x_i (x_i - 1)}{to (to - 1)}$$

El índice varía entre $1/r$ (menor concentración o máxima diversidad posible con r especies) y uno (mayor concentración o mínima dispersión cuando una especie domina la comunidad). El recíproco de Simpson ($1/D$) puede interpretarse como el número de especies igualmente abundantes necesarias para producir la heterogeneidad observada en la muestra (Balzarini et al. 2008).

3.8.2.3 Comparación de áreas

Se compararon las dos áreas de sucesión del bosque secundario en cuanto a diversidad de grupos funcionales mediante Análisis de Varianza Multivariado entre las dos zonas para ver si existe diferencia significativa entre ellas. También se utilizaron tablas de contingencia para ver si existen diferencias estructurales entre las dos áreas y finalmente se presentaron los resultados mediante cuadros y gráficos.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Composición florística del bosque secundario

En el inventario florístico del bosque secundario se registraron un total de 1.270 individuos pertenecientes a 72 especies; de las cuales 67 fueron identificadas hasta el nivel de especie, 3 hasta el nivel de género y 2 hasta el nivel de familia. En el cuadro 8 se presenta el listado completo de las especies identificadas por familia, con sus correspondientes nombres comunes.

Cuadro 8. Especies registradas en el inventario florístico

Nº	Familia	Nombre científico	Nombre común
1	ANACARDIACEAE	<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott ex Spreng.	Urunde'y para
2	ANNONACEAE	<i>Annona neosalicifolia</i> H. Rainer	Aratiku
3	APOCYNACEAE	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A. DC.	Sapirangy
4	ARECACEAE	<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart	Mbokaja
5	ARECACEAE	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Pindo
6	BIGNONIACEAE	Bignoniaceae 1	Liana
7	BIGNONIACEAE	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Tajy
8	BIGNONIACEAE	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Tajy piruru
9	BORAGINACEAE	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & J.S. Mill.	Guajayvi
10	BORAGINACEAE	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	Colita
11	BORAGINACEAE	<i>Cordia glabrata</i> A. DC.	Petervy moroti
12	BORAGINACEAE	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	Petervy hu
13	CELTIDACEAE	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	Juasy'y
14	CLUSIACEAE	<i>Rheedia brasiliensis</i> (Mart.) Planch. & Triana	Pakuri
15	COMBRETACEAE	<i>Terminalia triflora</i> (Griseb.) Lillo	Guajayvi sa'yju
16	EUPHORBIACEAE	<i>Sebastiania serrata</i> (Baill. ex Müll. Arg.) Müll. Arg.	Ñuati Arroyo
17	EUPHORBIACEAE	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Guasu'y
18	EUPHORBIACEAE	<i>Sapium haematospermum</i> Müll. Arg.	Kurupika'y
19	FABACEAE	<i>Acacia bonariensis</i> Gillies ex Hook. & Arn.	Jukeri
20	FABACEAE	<i>Acosmium subelegans</i> (Mohlenbr.) Yakovlev	Yvyra yjúi
21	FABACEAE	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	Yvyraju
22	FABACEAE	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Kurupa'y kuru

Cuadro 8. Especies registradas en el inventario florístico (Continuación)

Nº	Familia	Nombre científico	Nombre común
23	FABACEAE	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i> (Benth.) Barneby & J.W. Grimes	Tatare
24	FABACEAE	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Kupa'y
25	FABACEAE	<i>Cyclolobium brasiliense</i> Benth.	Quebra'acho morotí
26	FABACEAE	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Timbo
27	FABACEAE	<i>Ferreirea spectabilis</i> Allemão	Taperyva guasu
28	FABACEAE	<i>Inga affinis</i> DC.	Inga
29	FABACEAE	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Ysapy'y pyta
30	FABACEAE	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	Ysapy'y moroti
31	FABACEAE	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	Inciense
32	FABACEAE	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Kurupa'yra
33	FABACEAE	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Yvyrapyta
34	FABACEAE	<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	Yvyraro
35	LAURACEAE	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Laurel hu
36	LAURACEAE	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez	Laurel aju'y moroti
37	MALVACEAE	<i>Luehea divaricata</i> Mart.	Ka'a oveti
38	MELASTOMATAEAE	<i>Miconia chamissois</i> Naudin	Ka'avo piri
39	MELIACEAE	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Cedro
40	MELIACEAE	<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	Mborevi rembi'u
41	MELIACEAE	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	Guaigui rosario
42	MELIACEAE	<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	Katigua pyta
43	MELIACEAE	<i>Trichilia</i> sp.	Katigua
44	MELIACEAE	<i>Trichillia pallida</i> Sw.	Cedrillo
45	MYRTACEAE	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	Typycha'i
46	MYRTACEAE	<i>Eugenia florida</i> DC.	Desconocido
47	MYRTACEAE	<i>Eugenia myrcianthes</i> Nied.	Yva hai
48	MYRTACEAE	<i>Eugenia</i> sp.	Desconocido
49	MYRTACEAE	<i>Eugenia</i> sp.2	Desconocido
50	MYRTACEAE	<i>Myrcia laruotteana</i> Cambess. var. <i>paraguayensis</i>	Typycha moroti
51	MYRTACEAE	Myrtaceae 1	Desconocido
52	MYRTACEAE	<i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman	Yvaporoiity
53	MYRTACEAE	<i>Plinia trunciflora</i> (O. Berg) Kausel	Yvapuru
54	PHYTOLACCACEAE	<i>Seguiera aculeata</i> Jacq.	Joyvy
55	POLYGONACEAE	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Yvyra piu
56	PRIMULACEAE	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Canelón
57	RUBIACEAE	<i>Coussarea platyphylla</i> Müll. Arg.	Desconocido
58	RUBIACEAE	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum.	Yvyra jepiro
59	RUTACEAE	<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart	Mborevi ka'a
60	RUTACEAE	<i>Helietta apiculata</i> Benth.	Yvyra ovi
61	RUTACEAE	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Tembetary mi
62	SALICACEAE	<i>Banara tomentosa</i> Clos	Mbavyra
63	SALICACEAE	<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	Mbavy
64	SALICACEAE	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Burro ka'a
65	SAPINDACEAE	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl	Koku

Cuadro 8. Especies registradas en el inventario florístico (Continuación)

N°	Familia	Nombre científico	Nombre común
66	SAPINDACEAE	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Jaguarata'y para
67	SAPINDACEAE	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	Maria preta
68	SAPINDACEAE	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Jaguarata'y moroti
69	SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Pykasu rembi'u
70	SAPOTACEAE	<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	Desconocido
71	URTICACEAE	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Amba'y
72	VOCHYSIACEAE	<i>Qualea cordata</i> (Mart.) Spreng.	Qualea

González (2013) había registrado para este mismo sitio de estudio un total de 69 especies en una parcela de una hectárea. En la presente investigación el área de muestreo es la misma (una hectárea), pero por el diseño y la localización de las parcelas se pudo registrar este aumento en el número de especies.

La composición de especies coincide con lo reportado por Degen et al. (2009) para este mismo bosque. La familia que más especies registró fue Fabaceae, con 16 especies, seguida por Myrtaceae (9 especies) y Meliaceae (9 especies). Para las familias Boraginaceae y Sapindaceae se registraron 4 especies en cada una, mientras que para Bignoniaceae y Euphorbiaceae, 3 especies (Figura 7)

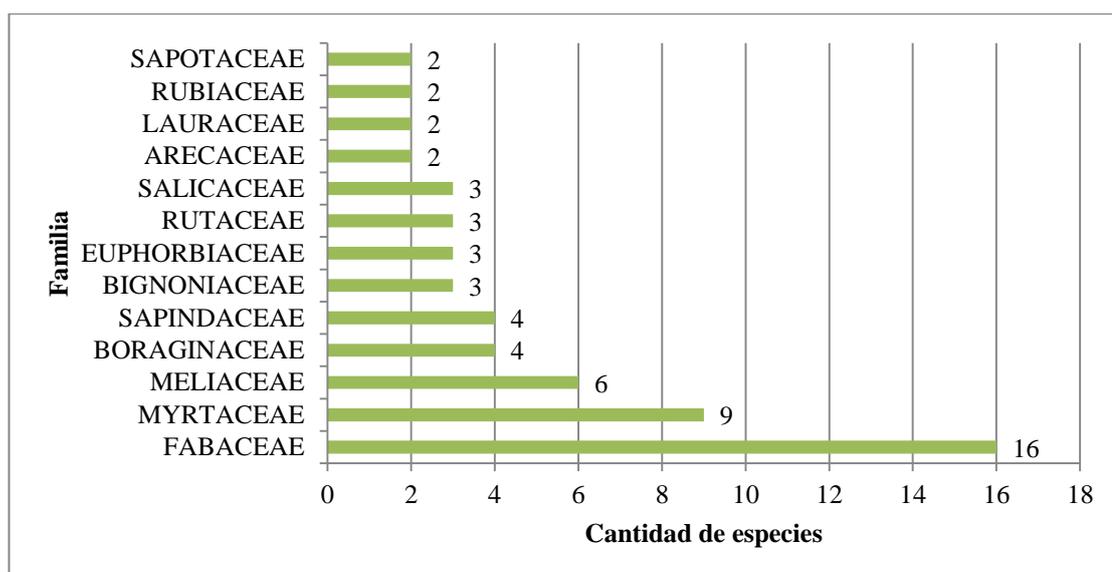


Figura 7. Familias con mayor cantidad de especies registradas en el inventario florístico

La composición florística se asemeja a varias de las clasificaciones descritas por López et al. (2002): bosque alto, bosque ribereño y bosque bajo húmedo, incluso con presencia de especies del cerrado (i.e. *Anadenanthera colubrina*, *Cyclolobium brasiliense*, *Helietta apiculata* y *Qualea cordata*).

Oakley y Prado (2011), por su parte, consideran como parte del dominio del bosque seco estacional neotropical a este sitio de estudio. Algunas descripciones coinciden con lo registrado en campo: presencia de cactáceas y bromeliáceas en el sotobosque, dominancia de las especies de la familia Fabaceae, acompañados por especies de las familias Bignoniaceae. Pero se deberían realizar estudios de suelo para asegurar que se traten de estos bosques, conceptualmente sumergidos en otras formaciones vegetales por no presentar continuidad espacial.

4.2 Diversidad del bosque secundario

Para estimar los índices de diversidad se trabajó con las abundancias absolutas de las especies registradas, que se presentan en el cuadro 9.

Cuadro 9. Abundancias absolutas de las especies registradas, en orden decreciente

N°	Especie	Abundancia absoluta
1	<i>Sebastiania serrata</i>	165
2	<i>Plinia rivularis</i>	88
3	<i>Peltophorum dubium</i>	81
4	<i>Myrsine umbellata</i>	59
5	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	55
6	<i>Myrcia laruotteana</i>	53
7	<i>Inga affinis</i>	52
8	<i>Copaifera langsdorffii</i>	42
9	<i>Matayba elaeagnoides</i>	40
10	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	38
11	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	35
12	<i>Coutarea hexandra</i>	33
13	<i>Acrocomia aculeata</i>	32
14	<i>Helietta apiculata</i>	28
15	<i>Trichillia pallida</i>	28
16	<i>Casearia gossypiosperma</i>	27

Cuadro 9. Abundancias absolutas de las especies registradas, en orden decreciente

N°	Especie	Abundancia absoluta
17	<i>Casearia sylvestris</i>	27
18	<i>Guarea macrophylla</i>	25
19	<i>Cordia americana</i>	21
20	<i>Anadenanthera colubrina</i>	20
21	<i>Astronium fraxinifolium</i>	20
22	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	20
23	<i>Annona neosalicifolia</i>	17
24	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	17
25	<i>Machaerium acutifolium</i>	17
26	<i>Eugenia florida</i>	15
27	<i>Eugenia myrcianthes</i>	15
28	<i>Seguiera aculeata</i>	14
29	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	14
30	<i>Parapiptadenia rigida</i>	10
31	<i>Trichilia</i> sp.	10
32	<i>Handroanthus ochraceus</i>	9
33	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	8
34	<i>Coussarea platyphylla</i>	7
35	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	7
36	<i>Alchornea triplinervia</i>	6
37	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	6
38	<i>Acacia bonariensis</i>	5
39	<i>Allophylus edulis</i>	5
40	<i>Cyclolobium brasiliense</i>	5
41	<i>Guarea kunthiana</i>	5
42	<i>Myrocarpus frondosus</i>	5
43	<i>Plinia trunciflora</i>	5
44	<i>Pterogyne nitens</i>	5
45	<i>Acosmium subelegans</i>	4
46	<i>Albizia niopoides</i>	4
47	<i>Cordia ecalyculata</i>	4
48	<i>Cordia trichotoma</i>	4
49	<i>Machaerium stipitatum</i>	4
50	<i>Miconia chamissois</i>	4
51	<i>Nectandra megapotamica</i>	4
52	<i>Rheedia brasiliensis</i>	4
53	<i>Trichilia catigua</i>	4
54	<i>Cecropia pachystachya</i>	3
55	<i>Eugenia</i> sp.	3
56	<i>Ferreirea spectabilis</i>	3

Cuadro 9. Abundancias absolutas de las especies registradas, en orden decreciente

N°	Especie	Abundancia absoluta
57	<i>Qualea cordata</i>	3
58	<i>Terminalia triflora</i>	3
59	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	2
60	<i>Celtis iguanaea</i>	2
61	<i>Cordia glabrata</i>	2
62	<i>Cupania vernalis</i>	2
63	<i>Esenbeckia grandiflora</i>	2
64	<i>Luehea divaricata</i>	2
65	<i>Pouteria gardneri</i>	2
66	<i>Sapium haematospermum</i>	2
67	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	2
68	<i>Banara tomentosa</i>	1
69	<i>Cedrela fissilis</i>	1
70	<i>Eugenia</i> sp.2	1
71	Indeterminado 1	1
72	Myrtaceae 1	1

Las especies más abundantes fueron *Sebastiania serrata* (165), *Plinia rivularis* (88) y *Peltophorum dubium* (81). La primera de la lista fue reportada por González (2013) como la especie con mayores atributos ecológicos del bosque en estudio.

De las 72 especies inventariadas, 5 especies (6,9%) registraron una abundancia de uno, 9 especies (12,5%) una abundancia absoluta de 2. La gran mayoría de las especies registraron abundancias absolutas de aproximadamente 20 individuos. En la figura 8 se presenta la distribución de las abundancias por especie.

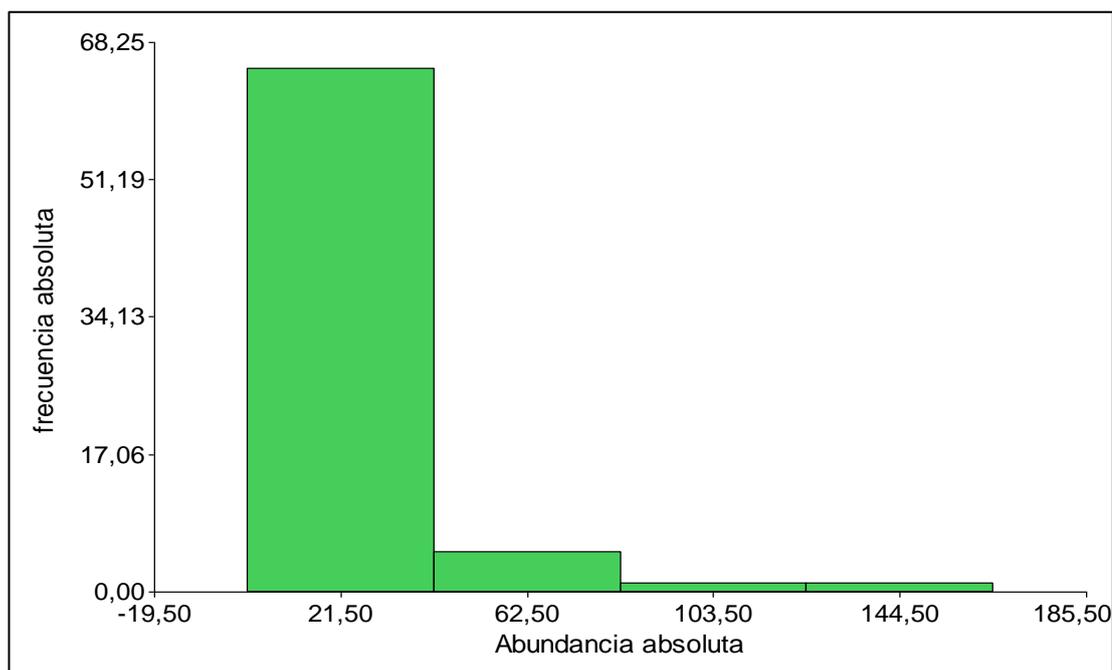


Figura 8. Distribución de la frecuencia de las abundancias absolutas de especies registradas.

La riqueza de especies fue de 72, como ya se detalló en el apartado anterior. En el cuadro 10 se presentan índices calculados para las especies del bosque en estudio. La riqueza estimada de Chao (RChao), que considera aquellas especies con abundancias absolutas de 1 o 2, adhirió 1,39 puntos al valor de la riqueza estimada (r), con un nivel de confianza del 95%.

Cuadro 10. Índices de diversidad calculados

Índice	Valor	Límite inferior	Límite superior
R	72	65,33	71,54
RChao	73,39	62,6	81,53
ShaW	3,59	3,5	3,62
Simp	0,04	0,04	0,05
Nivel de confianza: 0,95			

El índice de Shannon (ShaW) arrojó un valor de 3,59 y el índice de Simpson (Simp) un valor de 0,04. El recíproco de Simpson ($1/Simp$) por lo tanto fue de 25.

4.3 Diversidad funcional

4.3.1 Descripción de rasgos funcionales

De las 72 especies registradas en el inventario florístico, 44 fueron consideradas para el análisis de la diversidad funcional, ya que estas especies en su conjunto fueron las dominantes (90% de área basal, detalle en Anexo 3A).

Cuadro 11. Especies dominantes del bosque consideradas para el análisis de diversidad funcional

Nº	Familia	Especie	Nombre común
1	ANACARDIACEAE	<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott ex Spreng.	Urunde'y para
2	ARECACEAE	<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart	Mbokaja
3	ARECACEAE	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Pindo
4	BIGNONIACEAE	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Tajy
5	BIGNONIACEAE	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Tajy piruru
6	BORAGINACEAE	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & J.S. Mill.	Guajayvi
7	BORAGINACEAE	<i>Cordia glabrata</i> A. DC.	Petervy moroti
8	EUPHORBIACEAE	<i>Sebastiania serrata</i> (Baill. ex Müll. Arg.) Müll. Arg.	Ñuati Arroyo
9	EUPHORBIACEAE	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Guasu'y
10	FABACEAE	<i>Acosmium subelegans</i> (Mohlenbr.) Yakovlev	Yvyra yjúi
11	FABACEAE	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	Yvyraju
12	FABACEAE	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Kurupa'y kuru
13	FABACEAE	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i> (Benth.) Barneby & J.W. Grimes	Tatare
14	FABACEAE	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Kupa'y
15	FABACEAE	<i>Cyclobium brasiliense</i> Benth.	Quebra'acho morotí
16	FABACEAE	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Timbo
17	FABACEAE	<i>Inga affinis</i> DC.	Inga
18	FABACEAE	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Ysapy'y pyta
19	FABACEAE	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	Incienso
20	FABACEAE	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Kurupa'yra
21	FABACEAE	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Yvyrapyta
22	FABACEAE	<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	Yvyraro
23	LAURACEAE	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Laurel aju'y
24	LAURACEAE	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez	Laurel hu
25	MALVACEAE	<i>Luehea divaricata</i> Mart.	Ka'a oveti
26	MELIACEAE	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Cedro

Cuadro 11. Especies dominantes del bosque consideradas para el análisis de diversidad funcional (Continuación)

N°	Familia	Especie	Nombre común
27	MELIACEAE	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl ssp. <i>Spiciflora</i> (A. Juss.) T.D. Penn.	Guaigui rosario
28	MELIACEAE	<i>Trichillia pallida</i> Sw.	Cedrillo
29	MYRTACEAE	<i>Eugenia florida</i> DC.	Desconocido
30	MYRTACEAE	<i>Eugenia myrcianthes</i> Nied.	Yva hai
31	MYRTACEAE	<i>Myrcia laruotteana</i> Cambess. var. <i>paraguayensis</i>	Typycha moroti
32	MYRTACEAE	Myrtaceae l	Desconocido
33	MYRTACEAE	<i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman	Yvaporoit
34	PHYTOLACCACEAE	<i>Seguiera aculeata</i> Jacq.	Joyvy
35	POLYGONACEAE	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Yvyra piu
36	PRIMULACEAE	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Canelón
37	RUBIACEAE	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum.	Mbavy pyta
38	RUTACEAE	<i>Helietta apiculata</i> Benth.	Yvyra ovi
39	SALICACEAE	<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	Mbavy guasu
40	SAPINDACEAE	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	Maria preta
41	SAPINDACEAE	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Jaguarata'y moroti
42	SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Pykasu rembi'u
43	SAPOTACEAE	<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	Desconocido
44	VOCHYSIACEAE	<i>Qualea cordata</i> (Mart.) Spreng.	Qualea

A continuación se describen los rasgos funcionales de las especies dominantes.

4.3.1.1 Altura máxima (H_{max})

La mayor altura máxima calculada fue de 23 m (*Peltophorum dubium*) y la menor de 6,7 m (*Guarea macrophylla*). La mayoría de las especies registró alturas máximas de entre 10 y 17 metros.

Cuadro 12. Alturas máximas por especie, en orden decreciente

N°	Especie	H _{max} (m)
1	<i>Peltophorum dubium</i>	23
2	<i>Inga affinis</i>	18,5
3	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	18,5
4	<i>Copaifera langsdorffii</i>	16,8
5	<i>Albizia niopoides</i>	16,6

Cuadro 12. Alturas máximas por especie, en orden decreciente (Continuación)

N°	Especie	Hmax (m)
6	<i>Helietta apiculata</i>	16,3
7	<i>Anadenanthera colubrina</i>	15,3
8	<i>Astronium fraxinifolium</i>	15,2
9	<i>Cedrela fissilis</i>	15
10	<i>Nectandra megapotamica</i>	15
11	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	14,7
12	<i>Acrocomia aculeata</i>	14,5
13	<i>Pterogyne nitens</i>	14
14	<i>Handroanthus impetigin</i>	13,6
15	<i>Pouteria gardneri</i>	13,5
16	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	13,2
17	<i>Eugenia myrcianthes</i>	13,1
18	<i>Alchornea triplinervia</i>	13
19	<i>Eugenia florida</i>	13
20	<i>Parapiptadenia rigida</i>	12,8
21	<i>Cyclolobium brasiliense</i>	12,5
22	<i>Seguiera aculeata</i>	12,25
23	<i>Casearia gossypiosperma</i>	12,2
24	<i>Myrsine umbellata</i>	12,2
25	<i>Enterolobium contortisiliq</i>	12
26	<i>Luehea divaricata</i>	12
27	<i>Trichilia pallida</i>	11,8
28	<i>Matayba elaeagnoides</i>	11,7
29	<i>Cordia glabrata</i>	11,5
30	<i>Handroanthus ochraceus</i>	11,5
31	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	11,5
32	<i>Acosmium subelegans</i>	11
33	<i>Machaerium acutifolium</i>	11
34	<i>Sebastiania serrata</i>	10,5
35	<i>Coutarea hexandra</i>	9,5
36	<i>Plinia rivularis</i>	9,3
37	<i>Myrcia laruotteana</i>	9,2
38	Myrtaceae 1	9
39	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	8,5
40	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	8,2
41	<i>Cordia americana</i>	7,7
42	<i>Myrocarpus frondosus</i>	7
43	<i>Qualea cordata</i>	7
44	<i>Guarea macrophylla</i>	6,7

Las 3 especies de mayor altura para el bosque fueron *Peltophorum dubium* (23 m), *Inga affinis*, (18,5 m) y *Ocotea diospyrifolia* (18,5 m). Revisando materiales bibliográficos, las alturas máximas señaladas para estas especies son de 25 m, 12 m y 25 m. Se decidió medir en campo este rasgo, y no utilizar las descripciones de las alturas de la literatura, porque justamente el crecimiento de las especies en altura puede variar mucho de una zona a otra (Salgado-Negret, 2015).

4.3.1.2 Forma de crecimiento

De las 44 especies dominantes, el 68% son especies de árboles. El 25% pueden presentarse como arbustos o árboles en el bosque, el 5% son palmeras (2 especies, *Acrocomia aculeata* y *Syagrus romanzoffiana*) y 2% restante es clasificado como arbusto apoyante (una especie, *Seguieria aculeata*). En la figura 9 se presenta la proporción de formas de crecimiento registradas. Las especies agrupadas por forma de crecimiento se presentan en el cuadro 13.

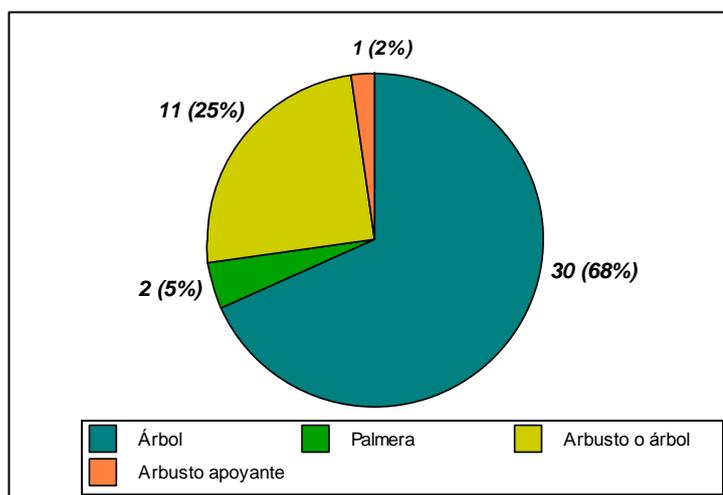


Figura 9. Forma de crecimiento

Cuadro 13. Especies agrupadas por forma de crecimiento

Arbusto apoyante	Árbol	
<i>Seguiera aculeata</i>	<i>Acosmium subelegans</i>	<i>Handroanthus impetiginosus</i>
Arbusto o árbol	<i>Albizia niopoides</i>	<i>Handroanthus ochraceus</i>
<i>Sebastiania serrata</i>	<i>Astronium fraxinifolium</i>	<i>Luehea divaricata</i>
<i>Alchornea triplinervia</i>	<i>Casearia gossypiosperma</i>	<i>Machaerium acutifolium</i>
<i>Anadenanthera colubrina</i>	<i>Cedrela fissilis</i>	<i>Matayba elaeagnoides</i>
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	<i>Myrsine umbellata</i>
<i>Coutarea hexandra</i>	<i>Copaifera langsdorffii</i>	<i>Nectandra megapotamica</i>
<i>Helietta apiculata Benth.</i>	<i>Cordia americana (L.)</i>	<i>Ocotea diospyrifolia</i>
<i>Inga affinis</i>	<i>Cordia glabrata</i>	<i>Parapiptadenia rigida</i>
<i>Myrcia laruotteana</i>	<i>Cyclobium brasiliense</i>	<i>Peltophorum dubium</i>
<i>Myrocarpus frondosus</i>	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	<i>Plinia rivularis</i>
Myrtaceae 1	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	<i>Pouteria gardneri</i>
<i>Qualea cordata</i>	<i>Eugenia florida</i>	<i>Pterogyne nitens</i>
Palmera	<i>Eugenia myrcianthes</i>	<i>Ruprechtia laxiflora</i>
<i>Acrocomia aculeata</i>	<i>Guarea macrophylla</i>	<i>Trichilia pallida</i>
<i>Syagrus romanzoffiana</i>		

4.3.1.3 Fenología foliar

Más de la mitad de las especies del bosque estudiado (52%) se trata de especies perennes y el 18% pierde sus hojas en algún momento del año, pero no simultáneamente por más de tres meses (semi-caducifolias). El 30% restante son especies caducifolias.

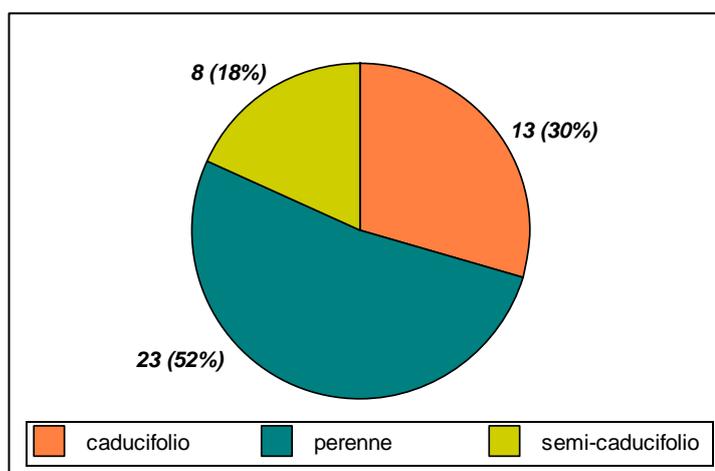


Figura 10. Fenología foliar

En el cuadro 14 se presentan las especies agrupadas por fenología foliar.

Cuadro 14. Especies agrupadas por fenología foliar

Perennes	Caducifolias
<i>Acrocomia aculeata</i>	<i>Acosmium subelegans</i>
<i>Sebastiania serrata</i>	<i>Albizia niopoides</i>
<i>Alchornea triplinervia</i>	<i>Anadenanthera colubrina</i>
<i>Astronium fraxinifolium</i>	<i>Casearia gossypiosperma</i>
<i>Cedrela fissilis</i>	<i>Cordia glabrata</i>
<i>Cyclolobium brasiliense</i>	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>
<i>Eugenia florida</i>	<i>Enterolobium contortisiliq</i>
<i>Eugenia myrcianthes</i>	<i>Luehea divaricata</i>
<i>Guarea macrophylla</i>	<i>Machaerium acutifolium</i>
<i>Helietta apiculata Benth.</i>	<i>Myrocarpus frondosus</i>
<i>Inga affinis</i>	<i>Peltophorum dubium</i>
<i>Matayba elaeagnoides</i>	<i>Qualea cordata</i>
<i>Myrcia larutteaana</i>	<i>Ruprechtia laxiflora</i>
<i>Myrsine umbellata</i>	Semi-caducifolias
Myrtaceae 1	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>
<i>Nectandra megapotamica</i>	<i>Chrysophyllum marginatum</i>
<i>Ocotea diospyrifolia</i>	<i>Copaifera langsdorffii</i>
<i>Parapiptadenia rigida</i>	<i>Cordia americana (L.)</i>
<i>Plinia rivularis</i>	<i>Coutarea hexandra</i>
<i>Pouteria gardneri</i>	<i>Handroanthus impetigin</i>
<i>Pterogyne nitens</i>	<i>Handroanthus ochraceus</i>
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	<i>Seguieria aculeata</i>
<i>Trichilia pallida</i>	

4.3.1.4 Presencia de espinas

La mayoría de las especies dominantes del bosque no poseen estructuras espinosas (89%, Figura 11). Son 5 las especies que presentan algún tipo de espina, y las mismas se describen a continuación, en el cuadro 15.

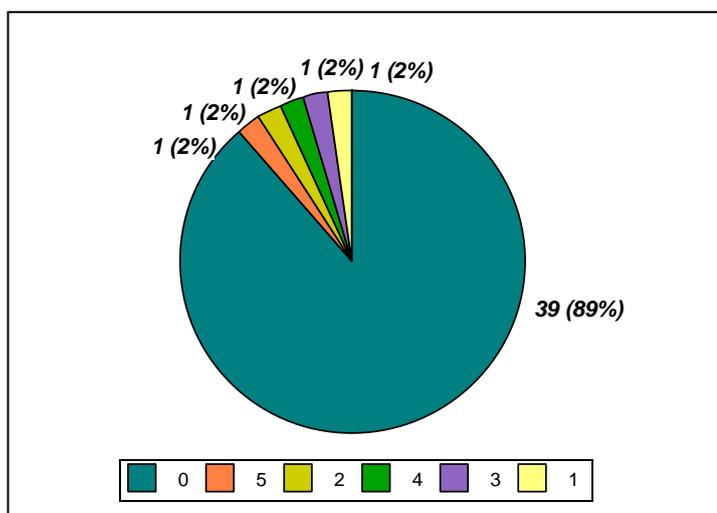


Figura 11. Presencia de espinas

Cuadro 15. Especies con estructuras espinosas

Especie	Categoría de presencia de espinas	Descripción de la categoría
<i>Acrocomia aculeata</i>	5	Densidad intermedia de espinas equivalentes duras y afiladas de más de 100 mm. La planta es peligrosa al tacto sin cuidado de grandes mamíferos, incluyendo humanos.
<i>Anadenanthera colubrina</i>	4	Densidad alta de espinas equivalentes duras y filosas de más de 20 mm. La planta puede causar heridas importantes al tacto sin cuidado
<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	3	Densidad intermedia de espinas equivalentes duras y filosas de más de 5 mm. La planta puede lastimar al tacto sin cuidado.
<i>Sebastiania serrata</i>	2	Densidad intermedia de espinas equivalentes de intermedia dureza. La planta puede lastimar al tacto sin cuidado
<i>Seguieria aculeata</i>	1	Muy baja densidad (lugares puntuales) de espinas equivalentes de menos de 5 mm. La planta puede causar cosquilleo al tacto sin cuidado.

4.3.1.5. Modo de dispersión

Más de la mitad de las especies del bosque estudiado se caracterizan por dispersar sus semillas a través del viento (52%). Una gran proporción lo hace a través de animales (42%) y una especie es autócora. En la figura 12 se presenta la proporción de modos de dispersión para las especies.

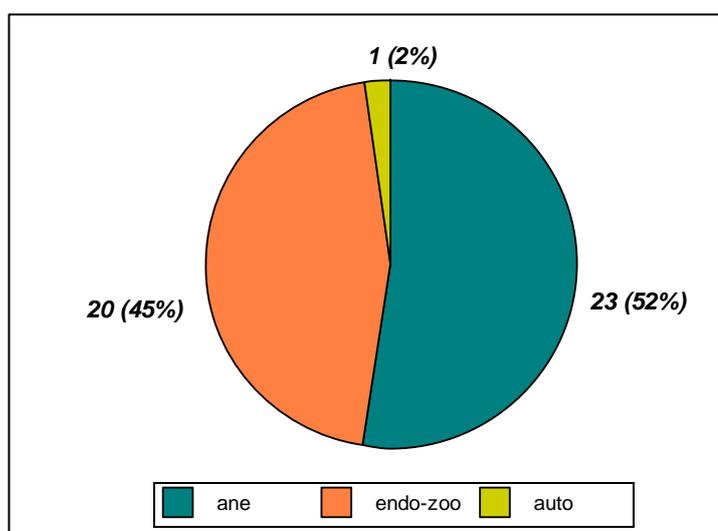


Figura 12. Modo de dispersión

Estos resultados coinciden con los de González (2013), que encontró una proporción similar de modos de dispersión en el mismo bosque. El porcentaje importante de especies endo-zoócoras señala la necesidad de animales dispersores para asegurar la sobrevivencia de estas especies. En el cuadro 16 se presentan las especies clasificadas según su modo de dispersión.

Cuadro 16. Especies agrupadas por modo de dispersión

Anemócoras	Endo-zoócoras	Autócoras
<i>Acosmium subelegans</i>	<i>Acrocomia aculeata</i>	<i>Sebastiania serrata</i>
<i>Albizia niopoides</i>	<i>Alchornea triplinervia</i>	
<i>Anadenanthera colubrina</i>	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	
<i>Astronium fraxinifolium</i>	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	
<i>Casearia gossypiosperma</i>	<i>Copaifera langsdorffii</i>	
<i>Cedrela fissilis</i>	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	
<i>Cordia americana</i>	<i>Eugenia florida</i>	

Cuadro 16. Especies agrupadas por modo de dispersión (Continuación)

Anemócoras	Endo-zoócoras
<i>Cordia glabrata</i>	<i>Eugenia myrcianthes</i>
<i>Coutarea hexandra</i>	<i>Guarea macrophylla</i>
<i>Cyclolobium brasiliense</i>	<i>Inga affinis</i>
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	<i>Matayba elaeagnoides</i>
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	<i>Myrcia laruotteana</i>
<i>Handroanthus ochraceus</i>	<i>Myrsine umbellata</i>
<i>Helietta apiculata</i>	Myrtaceae 1
<i>Luehea divaricata</i>	<i>Nectandra megapotamica</i>
<i>Machaerium acutifolium</i>	<i>Ocotea diospyrifolia</i>
<i>Myrocarpus frondosus</i>	<i>Plinia rivularis</i>
<i>Parapiptadenia rigida</i>	<i>Pouteria gardneri</i>
<i>Peltophorum dubium</i>	<i>Syagrus romanzoffiana</i>
<i>Pterogyne nitens</i>	<i>Trichilia pallida</i>
<i>Qualea cordata</i>	
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	
<i>Sequiaria aculeata</i>	

4.3.2 Tipos funcionales de plantas (TFPs)

Con base en los rasgos funcionales descritos para las 44 especies dominantes del bosque estudiado, se obtuvo un dendrograma con 6 tipos funcionales de plantas (TFP) claramente diferenciados (Figura 13). En un estudio presentado por Casanoves et al (2011) se obtuvo la misma cantidad de tipos funcionales en una selva mediana subperennifolia, utilizando los rasgos en común de: altura máxima, fenología foliar y modo de dispersión.

La cantidad de grupos funcionales de respuesta generalmente varían de 5 a 8, dependiendo de los rasgos funcionales considerados para el análisis de conglomerados jerárquicos, la decisión del investigador en cuanto a qué proporción del dendrograma considerar para la conformación de los grupos que responden a los objetivos de la investigación.

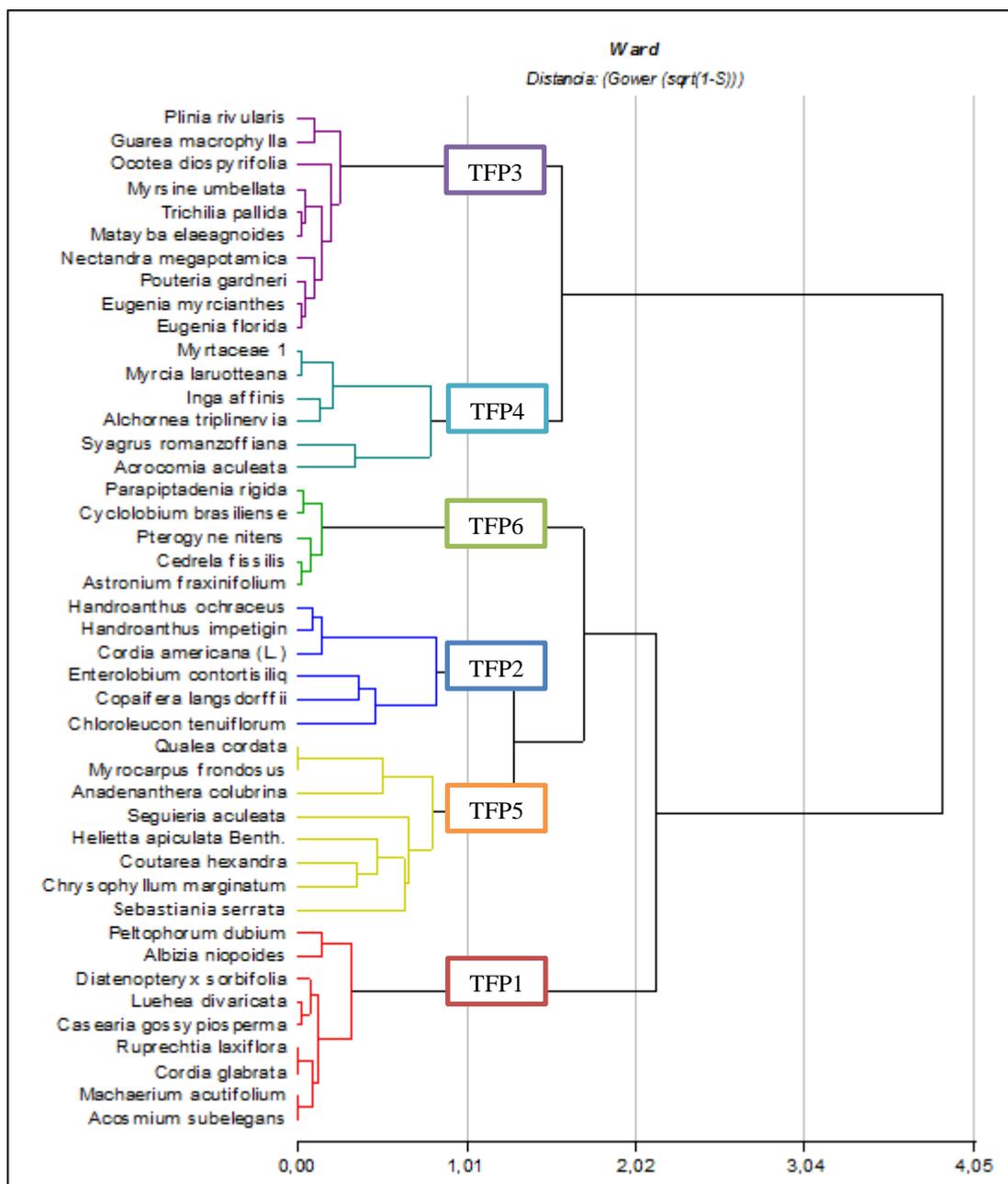


Figura 13. Dendrograma de similaridad resultado del análisis de conglomerados jerárquicos de 44 especies dominantes. TFP: Tipos funcionales de plantas, o grupos funcionales.

La cantidad de especies por tipos funcionales varía entre 5 y 10. En el dendrograma de similaridad presentado en la figura 13, las especies y los grupos que se encuentran a menor distancia, comparten mayor similaridad que aquellos de los que se encuentran más alejados.

Los rasgos de forma de crecimiento, modo de dispersión y fenología foliar presentaron diferencias significativas entre grupos, por lo que contribuyeron a la separación de los tipos. En el cuadro 17 se presenta la tabla de contingencia de rasgos, con sus frecuencias relativas por TFP.

Cuadro 17. Frecuencias relativas de rasgos en cada TFP, resultado de la tabla de contingencia.

Rasgos		TFP						X ²	P
		1	2	3	4	5	6		
Forma de crecimiento	Árbol	1	1	1	0	0	1	55,33	<0,0001
	Arbusto apoyante	0	0	0	0	0,13	0		
	Arbusto o árbol	0	0	0	0,67	0,88	0		
	Palmera	0	0	0	0,33	0	0		
Modo de dispersión	ane	1	0,5	0	0	0,75	1	38,54	<0,0001
	auto	0	0	0	0	0,13	0		
	endo-zoo	0	0,5	1	1	0,13	0		
Fenología foliar	caducifolio	1	0,2	0	0	0,38	0	61,07	<0,0001
	perenne	0	0	1	1	0,25	1		
	semi-caducifolio	0	0,8	0	0	0,38	0		

La altura máxima registrada fue categorizada y analizada en tablas de contingencia, así como presencia de espinas, pero estas variables no aportaron significativamente a la separación en grupos, debido a que en todos los grupos se registraron valores similares de H_{máx} y muy pocas especies presentaron algún tipo de estructura espinosa.

El TFP 1 está conformado por 9 especies, 100% de forma de crecimiento árbol, de dispersión anemócora, caducifolios. La mayoría de las especies pertenece a la familia Fabaceae. Este TFP se clasificó como Árboles anemócoros caducifolios.

En TFP 2 también está compuesto por 6 especies de árboles, la mayoría de los cuales son caducifolios y dispersados tanto por animales como por el viento. A este TFP se le denominó Árboles caducifolios de dispersión variada.

EL TFP 3 fue el que constó de mayor cantidad de especies (10), varias de las cuales pertenecen a la familia Myrtaceae. Estas especies son 100% árboles de dispersión endo-zoocórica perennes. Se denominó a este TFP Árboles endo-zoocóricos perennes.

El TFP 4 está conformado por especies de árboles o arbustos y palmeras, con 6 especies. Todas las formas de crecimiento son perennes y dispersan sus semillas por endo-zoocoría. Se denominó a este grupo Formas de crecimiento variadas, endo-zoócoras perennes.

El TFP 5 consta de 7 especies. La mayor parte son formas de crecimiento arbusto o árbol, con diversos tipos de dispersión y de fenología foliar. En este TFP se clasificaron varias de las especies que son características del cerrado (*Anadenanthera colubrina*, *Helietta apiculata* y *Qualea cordata*). Se denominó a este grupo como Formas de crecimiento variadas, anemócoras con fenología foliar variada.

El TFP 6 es el grupo con menor redundancia funcional (5 especies), que también incluyó especies del cerrado (*Astronium fraxinifolium* y *Cyclolobium brasiliense*). El 100% de las especies son árboles anemócoros perennes, por lo que se denominó así a este TFP.

Un análisis de correspondencias permitió visualizar las asociaciones de las variables categóricas con los diferentes TFPs. El eje 1 posee una inercia explicada del 66% mientras que el eje 2, una inercia explicada del 53% (Figura 14). En el eje 1 se visualiza la separación de la forma de crecimiento Palmera de la fenología foliar caducifolio, mientras que en el eje 2 se observa un distanciamiento entre la forma de crecimiento árbol y el modo de dispersión autócoro.

Las descripciones de los TFP se pueden observar en la figura 14 y las asociaciones entre los TFP se pueden observar en la figura 15 de la siguiente manera: el TFP 1 aparece asociado a los extremos negativos de ambos ejes, con forma de

crecimiento árbol y fenología foliar caducifolia, es decir corresponde a árboles caducifolios como se describió más arriba.

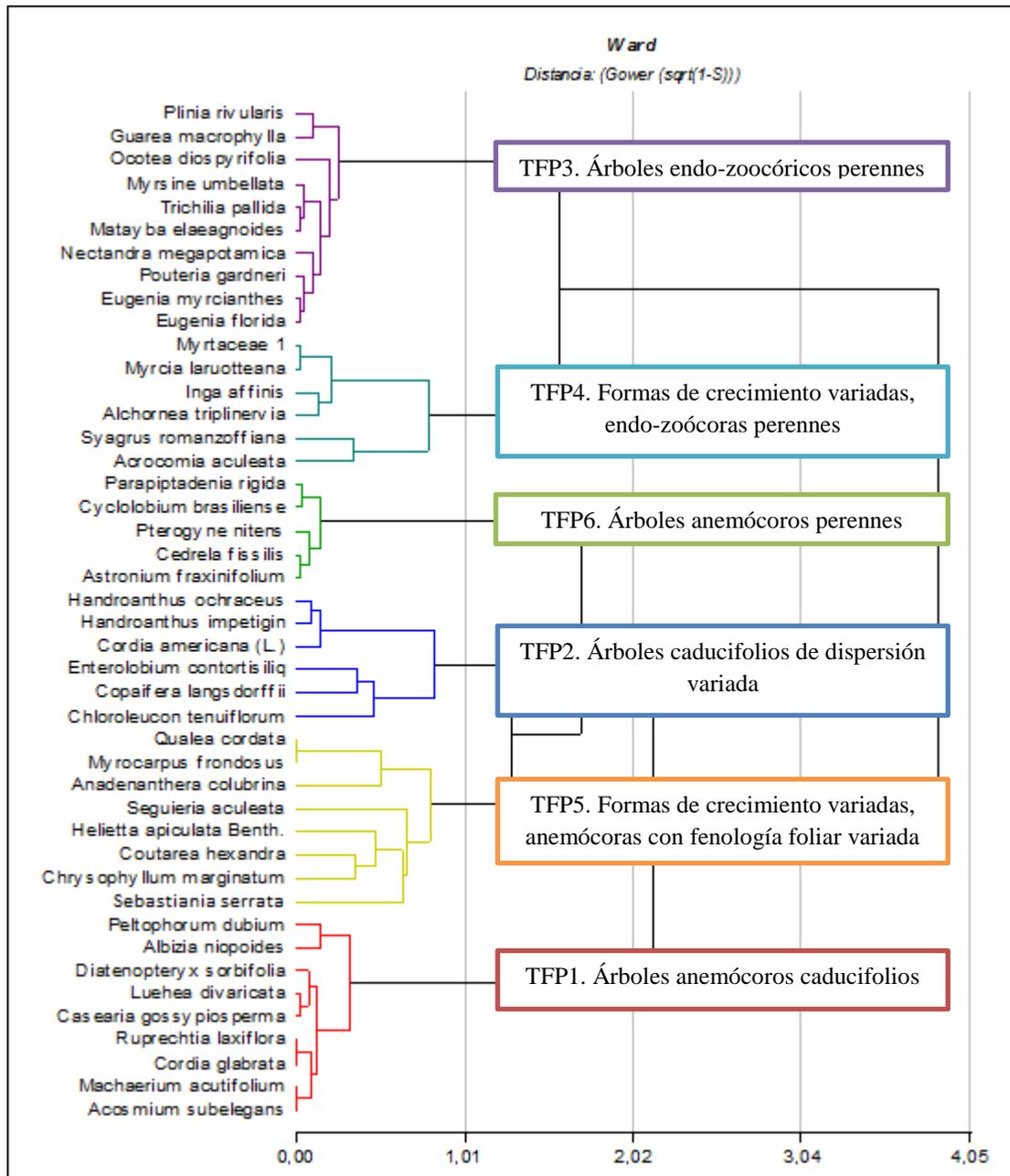


Figura 14. Tipos funcionales de plantas con sus descripciones

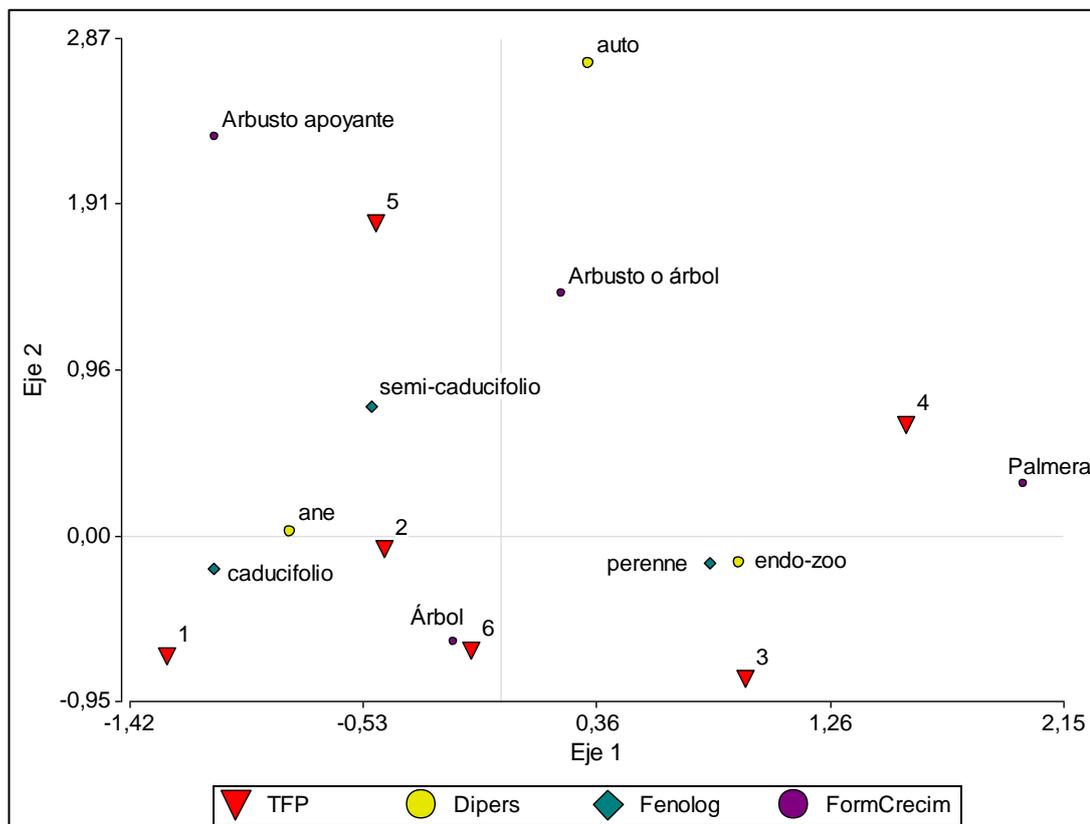


Figura 15. Análisis de correspondência entre tipos funcionais de plantas (TFP) y rasgos categóricos. FormCrecim: forma de crecimiento; Dipers: modo de dispersión, Fenolog: fenología foliar; Espin: presencia de espinas.

Los TFP 2 y TFP 6 también aparecen asociados a anemocoría, pero el TFP 6 se asocia con fenología foliar perenne y el TFP 2 caducifolio. El TFP 3 y el TFP 6 se encuentran casi a la misma altura del eje 2, por estar compuestos por árboles, pero se diferencian en el eje 1 en cuanto a fenología foliar y modo de dispersión.

El TFP 4 se asocia fuertemente a la forma de crecimiento palmera, ya que es el único TFP donde las especies poseen estas características. El TFP 1 se presenta asociado a fenología foliar caducifolia y forma de crecimiento árbol, mientras que el TFP 5, a semicaducifolio y arbusto.

4.4 Comparación de la diversidad del bosque en las dos zonas de sucesión

Las dos zonas de sucesión del bosque secundario se diferenciaron en riqueza, abundancia de especies y en conformación de TFP. En la zona de sucesión de aproximadamente 40 años (A) se registró para las 5 parcelas un total de 669 individuos pertenecientes a 64 especies, mientras que en la zona de sucesión de aproximadamente 60 años (B) la riqueza fue de 58 y un total de 601 individuos con $DAP \geq 5$ cm.

El uso histórico de la Zona A significó mayor intensidad según los informantes clave, habiéndose eliminado la cobertura vegetal casi en su totalidad para uso agrícola aproximadamente alrededor de la década de 1970, mientras que en la zona B también se utilizó para el cultivo pero sin eliminar completamente la cobertura.

Además de la riqueza y la abundancia de especies, los TFP también variaron entre ambas zonas.

En el resultado de la tabla de contingencia, se puede observar que existieron diferencias entre los TFP de las zonas del bosque en estudio (Cuadro 18). Los TFP que más variaron entre las zonas de sucesión fueron el TFP2 (Formas de crecimiento variadas, anemócoras con fenología foliar variada) el TFP3 (Árboles endozoocóricos perennes) y el TFP5 (árboles caducifolios de dispersión variada).

Cuadro 18. Frecuencias relativas de TFP en las dos zonas de sucesión secundaria

Zona	TFP						X ²	p
	1	2	3	4	5	6		
A	0,46	0,24	0,64	0,64	0,4	0,59	78,80	<0,0001
B	0,54	0,76	0,36	0,36	0,6	0,41		

En el cuadro 19 se presentan los valores de área basal y abundancia por cada TFP.

Cuadro 19. Área Basal (AB) y abundancia absoluta (N) de individuos por especies por cada TFP

TFP	Denominación	Zona	N	ABmedia	DE	Min	Max	SumaAB
1	Árboles anemócoros caducifolios	A	90	326,88	373,15	20,42	1444,72	29418,76
		B	105	127,08	150,49	19,63	1281,25	13342,95
2	Árboles caducifolios de dispersión variada	A	25	324,12	501,56	20,42	1869,43	8103,08
		B	78	208,16	271,62	20,42	1861,78	16236,81
3	Árboles endo-zoocóricos perennes	A	194	157,01	277,29	19,63	2147,2	30459,04
		B	109	115,8	124,98	20,42	697,11	12621,74
4	Formas de crecimiento variadas, endo-zoócoras perennes	A	101	217,52	202,82	20,42	880,97	21969,77
		B	57	155,56	166,51	19,63	692,44	8866,7
5	Formas de crecimiento variadas, anemócoras con fenología foliar variada	A	120	111,6	118,51	14,44	865,26	13391,68
		B	183	113,45	161,94	20,42	1133,54	20761,94
6	Árboles anemócoros perennes	A	24	216,62	268,3	19,63	1145,5	5198,87
		B	17	177,6	133,84	20,42	475,05	3019,19

Se puede observar que en las zonas A y B compartieron prácticamente la misma proporción de individuos dentro cada TFP (Total A= 554 y B= 549). Los TFP 4 (Formas de crecimiento variadas, endo-zoócoras perennes) y TFP 2 (Árboles caducifolios de dispersión variada) fueron los que presentaron mayor diferencia en cuanto a abundancia.

Los TFP1 (Árboles anemócoros caducifolios), TFP2 (Árboles caducifolios de dispersión variada) y TFP5 (Formas de crecimiento variadas, anemócoras con fenología foliar variada) registraron un incremento en la proporción para el área con mayor tiempo de sucesión secundaria.

Por otro lado, los TFP 3 (Árboles endo-zoocóricos perennes), TFP4 (Formas de crecimiento variadas, endo-zoócoras perennes) y TFP6 (Árboles anemócoros

perennes), disminuyeron en cuanto a abundancia para la zona con mayor tiempo de sucesión secundaria.

En cuanto al área basal media fue mayor para todos los TFP en la zona A.

5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El enfoque de diversidad funcional añade a la diversidad taxonómica información sobre el funcionamiento de las especies en un ecosistema que puede ser útil para estudiar las respuestas de las especies del ecosistema.

Los rasgos funcionales de las especies que fueron útiles para conformar los TFP fueron fenología foliar, modo de dispersión y forma de crecimiento. Se constató que existió una proporción equitativa entre especies con síndrome de dispersión anemócoro y zoócoro. Esto señala presencia de dispersores en el bosque, para asegurar el éxito reproductivo de tales especies.

Con base en los rasgos seleccionados se pudieron definir 6 tipos funcionales: Árboles anemócoros caducifolios, Árboles caducifolios de dispersión variada, Árboles endo-zoocóricos perennes, Formas de crecimiento variadas, endo-zoócoras perennes, Formas de crecimiento variadas, anemócoras con fenología foliar variada y árboles anemócoros perennes.

Comparando las diferencias entre las dos áreas de sucesión del bosque se pudo constatar que si bien existieron diferencias entre grupos funcionales, la misma no fue marcada para todos los casos.

El principal cambio entre las áreas de sucesión fue el aumento de proporción de árboles caducifolios anemócoros y la disminución de otras formas de crecimiento perennes y endo-zoócoras, además del aumento de áreas basales en general para todos los tipos funcionales formados.

Esta información de conformación de los tipos funcionales considerando las especies dominantes, indica que para conservar el ecosistema se debería mantener la funcionalidad de estos grupos.

Cabe mencionar que la cantidad y disposición de parcelas instaladas permitieron realizar inferencias específicamente para la zona boscosa del área de estudio.

En proyectos de restauración o recuperación se deberían utilizar especies de todos los grupos, en lugar de utilizar especies de un mismo grupo.

El esfuerzo de muestreo se debería aumentar para reducir el error si se pretende inferir en toda la población (bosque secundario), pero por limitaciones de tiempo y presupuesto se decidió realizar el estudio bajo estas condiciones, como una primera experiencia para el país.

7. REFERENCIAS

Álvarez, CF; Velásquez, HI. 2013. Energía en sistemas biológicos: aproximación holística para el estudio de ecosistemas y el manejo ambiental. *Producción + Limpia* 8 (2): 106-127.

Balzarini MG; Gonzalez, L; Tablada, M; Casanoves, F; Di Rienzo, JA; Robledo, CW. 2008. *Infostat: Manual del Usuario*, Editorial Brujas, Córdoba: AR. 336 p.

Bartrina, L. 2007. Contexto geográfico general in Salas-Dueñas, DA; Facetti, JF. *Biodiversidad del Paraguay* (en línea). Asunción, PY, Fundación Moisés Bertoni. Consultado 9 ago. 2017. Disponible en <http://www.mbertoni.org.py/biodiversidad/BiodiversidaddelParaguay1.pdf#page=89>.

Benayas, J; Becerra, J; Cayuelas, L; Rodriguez, F; Diéguez, J; Eekhout, X; García, A; Gherardi, F; Martín, E; Martín, B; Muñoz, J; Peña, F; Pimentel, J; Reynolds, J; Souty, C. 2011. *Biodiversidad: el mosaico de la vida*. Madrid, ES: FECYT. 153 p.

Bocanegra-González, K, Fernandez-Méndez, F, Galvis-Jiménez, JD. 2015. Grupos funcionales de árboles en bosques secundarios de la Región Bajo Calima Buenaventura, Colombia (en línea). *Boletín Científico Centro de Museos* 19 (1): 17–40. Consultado 05 set. 2016. Disponible en <http://www.scielo.org.co/pdf/bccm/v19n1/v19n1a02.pdf>

Burgos, A. 2012. Diversidad funcional y servicios ambientales en paisajes de páramo y bosque altoandino en Bocayá (en línea). *Cultura Científica*, 90–100. Consultado 24 set. 2016. Disponible en <http://www.revistasjdc.com/main/index.php/ccient/article/view/175>

Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, JA (Eds.). 2011. *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Turrialba, CR: CATIE. 105 p.

Chan-Dzul, A; Finegan, B; Casanoves, F; Delgado, D. 2011. Aplicación del análisis de varianza en el estudio de la diversidad funcional. In Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, JA (Eds.). *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Turrialba, CR: CATIE. 105 p.

Chillo, V; Anand, M; Ojeda, RA. 2011. Assessing the use of functional diversity as a measure of ecological resilience in arid rangelands (en línea). *Ecosystems* 14: 1168–1177. Consultado 26 set. 2016. Disponible en

<http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&AuthType=sso&db=edswsc&AN=000300144100010&lang=es&site=eds-live&custid=ns021105>

Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Diaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; Ter Steeg, H; Morgan, HD; Van Deer Heijden, MGA; Pausas, JG; Pooter, H. 2003. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide (en línea). *Australian Journal of Botany*, 51 (4): 335–380. Consultado 15 set 2016. Disponible en http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_nlinks&ref=000080&pid=S1519-6984200800030001300007&lng=en

Degen, R; González, G; Céspedes, C; González, Y; Vogt, C; Delmás, G. 2009. Flora y Vegetación de la Compañía Pikysry, Caacupé, Departamento de Cordillera, Paraguay. *Rojasiana* 8 (2): 65-80

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

Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes (en línea). *Trends in Ecology and Evolution*, 16 (11): 646–655. Consultado 21 set. 2016. Disponible en https://www.researchgate.net/publication/222566243_Diaz_S_and_M_Cabido_Vive_la_diference_plant_functional_diversity_matters_to_ecosystem_processes_Trends_in_Ecology_and_Evolution

_____; Lavorel, S; Bello, F De; Quétier, F; Grigulis, K; Robson, M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments (en línea) *PNAS* 104 (52): 20682–20689. Consultado 21 set. 2016. Disponible en <http://www.pnas.org/content/104/52/20684.full.pdf>

FAO (Food and Agricultural Organization). 2004. Actualización de la evaluación de los recursos forestales mundiales a 2005: términos y definiciones (en línea). Documento de trabajo 83/S. Consultado 25 nov. 2017. Disponible en <http://www.fao.org/forestry/9690-0d07adfee9364a4127238bf3ffc7d6ab2.pdf>

Folke, C. 2006. Resilience: The emergence of a perspective for social – ecological systems analyses (en línea). *Global Environmental Change* 16: 253–267. Consultado 06 set. 2016. Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0959378006000379>

_____; Carpenter, S; Walker, B; Scheffer, M; Elmqvist, T; Gunderson, L; Holling, C. S. 2004. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management (en línea). *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 557–581. Consultado 05 set. 2016. Disponible en <http://www.colorado.edu/AmStudies/lewis/ecology/ecobiodiver.pdf>

González, E. 2007. Suelos del Paraguay: diversidad y origen de los suelos del país. In Salas-Dueñas, DA; Facetti, JF (Eds.). Biodiversidad del Paraguay (en línea). Asunción, PY, Fundación Moisés Bertoni. Consultado 05 set. 2016. Disponible en <http://www.mbertoni.org.py/biodiversidad/BiodiversidaddelParaguay1.pdf#page=89>

González, LR. 2013. Caracterización estacional de la lluvia de semillas en un bosque secundario del Distrito Caacupe, Departamento de Cordillera, Paraguay. Tesis (Ing. Amb.). FCA/UNA. San Lorenzo, PY. 126 p.

GTZ (Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit). 2000. Importancia del manejo de los bosques secundarios para la política de desarrollo. Eschborn, DEU. ECO/GTZ. 210 p.

Guariguata, MR; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. In Guariguata, MR; Kattan, GH. Ecología de Bosques Neotropicales. Cartago: CR. Editorial Tecnológica. Pág 591-622.

Hooper, DU; Chapin, F; Ewel, JJ; Hector, A; Inchausti, P; Lavorel, S; Lawton, JH; Lodge, DM; Loreau, M; Naeem, S; Schmid, B; Setälä, H; Symstad, AJ; Vandermeer, J; Wardle, DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge (en línea). *Ecological Monographs* 75: 3–35. Consultado 24 set. 2016. Disponible en <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/04-0922/abstract>

_____; Symstad, A; Díaz, S; Gessner, MO; Buchman, N; Degrange, V; Grime, P; Hulot, F; Mermillod-Blondin, F; Roy, J; Spehn, E; Van Peer, L. 2006. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. In Loreu, M; Shahid, N; Inchausti, P. *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press. Pág 195-281.

Instituto de Botánica Darwinion. 2017. Catálogo de plantas vasculares de flora del mercosur (en línea). Consultado 20 nov. 2017. Disponible en <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm>

Krebs, CJ. 1986. *Ecología: análisis experimental de la distribución y abundancia*. 3 ed. Madrid, ES, Piramide. 782 p.

Laureto, L; Vinicius, M; Diogo, M. 2015. Functional diversity: an overview of its history and applicability (en línea). *Natureza & Conservação*, 13 (2): 112–116. Consultado 24 set. 2016. Disponible en http://ac.els-cdn.com/S1679007315000390/1-s2.0-S1679007315000390-main.pdf?_tid=1ad96504-8283-11e6-8ae6-00000aacb35e&acdnat=1474741208_

Lavorel, S; Grigulis, K; McIntyre, S; Williams, N; Garden, D; Berman, S; Quéfier, F; Thébault, A; Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field: methodology matters! (en línea) *Functional Ecology* 22: 134–147. Consultado 25 set. 2016. Disponible en <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x/abstract>

Liebergesell, M; Reu, B; Stahl, U; Freiberg, M; Welk, E. 2016. Functional Resilience against Climate-Driven Extinctions: comparing the Functional Diversity of European and North American Tree Floras (en línea). PLoS ONE 11 (2): 1–20. Consultado 21 set. 2016. Disponible en <http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&AuthType=sso&db=fsr&AN=112804650>

López, JA; Little, EL; Ritz, GF; Rombold, JS; Hahn, WJ. 2002. Árboles comunes del Paraguay: ñande yvyramata kuera. 2 ed. Asunción, PY, Cuerpo de Paz. 458 p.
Maire, E; Grenouillet, G; Brosse, S; Villéger, S. 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces (en línea). Global Ecology and Biogeography 24 (6): 728–740. Consultado 23 set. 2016. Disponible en <http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&AuthType=sso&db=syh&AN=102482624&lang=es&site=eds-live&custid=ns021105>

Martín-López, B; González, JA; Díaz, S; Castro, I; García-Llorente, M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional (en línea). Ecosistemas 16 (3): 69–80. Consultado 05 set. 2016. Disponible en [p://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=500](http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=500)

Martínez, E. 1996. La restauración ecológica (en línea). Restauración ecológica 43. Consultado 05 set. 2016. Disponible en <http://www.ojs.unam.mx/index.php/cns/article/view/11520/10845>.

MEA (Millennium Ecosystem Assessment) 2005. Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC. 100 p.

Mereles, MF. 2007. La diversidad vegetal en el Paraguay in Salas-Dueñas, DA; Facetti, JF. Biodiversidad del Paraguay (en línea). Asunción, PY: Fundación Moisés Bertoni. Consultado 06 set. 2016. Disponible en <http://www.mbertoni.org.py/biodiversidad/BiodiversidaddelParaguay1.pdf#page=89>. p 89 – 100.

Mostacedo, B; Fredericksen, TS. 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Santacruz de la Sierra, BO: BOLFORS. 92 p.

Nieto, J; González, R; Aldana, A; Álvarez, E; Avellada, A; Lee Berdugo, N; Cano, L; Castaño, N; Castellanos, C; Duque, A; Fernández, F; Garnica, C; González, D; López, R; López, L; Martínez, J; Medina, S; Norden, N; Pinzóni, L; Posada, J; Pulido, E; Saldarriaga, S; Stevenson, P; Sanchez, J; Torres, S; Vásquez-Valderrama, M; Salgado-Negret, B. 2016. Diversidad funcional en los bosques de Colombia (en línea). Biodiversidad 2016 (ficha). Consultado 20 nov. 2017. Disponible en reporte.humboldt.org.co/biodiversidad/2016/cap1/106

Oakley, L; Prado, D. 2011. El Dominio de los bosques secos estacionales neotropicales y la presencia del Arco Plestocénico en la República del Paraguay. Rojasiana 10 (2).

Odum, E. 1986. Fundamentos de ecología. México, MX, Interamericana. 420 p.

ONU (Organización de las Naciones Unidas). 1992. Convenio sobre la diversidad biológica (en línea). Consultado 05 set. 2016. Disponible en <http://www.cbd.int/doc/legal/cbd-es.pdf>

Pakeman, R.J. 2014. Leaf Dry Matter Content Predicts Herbivore Productivity, but Its Functional Diversity Is Positively Related to Resilience in Grasslands (en línea). PLoS ONE 9 (7). Consultado 24 set. 2016. Disponible en <http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&AuthType=sso&db=edspsc&AN=000339242700081&lang=es&site=eds-live&custid=ns021105>

Polania, C; Pla, L; Casanoves, F. 2011. Diversidad funcional y servicios ecosistémicos. In Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, JA (Eds.). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Turrialba, CR: CATIE. 105 p.

Retamozo, L. 2007. Plan departamental de desarrollo del III Departamento de Cordillera. Caacupé: PY. Presidencia de la República, STP, Agencia Española de Cooperación Internacional. 103 p.

Salas-Dueñas, D y Facetti, JF. 2007. Biodiversidad del Paraguay. Asunción, PY: Moisés Bertoni. 251 p.

Salmerón, A; González, A; Geada, G. 2016. Tipos funcionales de plantas según su respuesta a las perturbaciones en un bosque semidecíduo micrófilo costero de Cuba Oriental (em línea). Bosque 37 (1): 135–145. Consultado 28 set. 2016. Disponible en http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0717-92002016000100013

Salgado, B. 2007. Definición de tipos funcionales de especies arbóreas y caracterización de su respuesta a diferentes intensidades de perturbación en un bosque muy húmedo tropical mesoamericano. Tesis (Maestría). Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica.

Sánchez, O; Peters, E; Márquez-Huitzil, R; Vega, E; Portales, G; Valdez, M; Azuara, D. 2005. Temas sobre restauración ecológica. México, MX, INE-SEMARNAT. 254 p.

Sarkinen, T; Ignacio, J; Linares-Palomino, R; Simon, M; Prado, D. 2011. Forgotten forests - issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study (en línea). Ecology 11 (1). Consultado 16 set. 2016. Disponible en <http://www.biomedcentral.com/1472-6785/11/27>

Schreuder, HT; Ernst, R; Ramirez, H. 2006. Técnicas estadísticas para evaluación y monitoreo de recursos naturales. Chapingo, MX: Universidad Autónoma de Chapingo. 151 p.

SEAM (Secretaría del Ambiente). Resolución 614/2013 por la cual se establecen las ecorregiones para las regiones Oriental y Occidental del Paraguay. Asunción, PY:

Spichiger, R; Stauffer, F; Mereles, F; Soloaga, M; Loizeau, PA. 2011. Flora del Paraguay: Clave de identificación para las familias de angiospermas de Paraguay. Ginebra: CH. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève. 255 p

Thompson, I. 2011. Biodiversidad, umbrales ecosistémicos, resiliencia y degradación forestal (en línea). *Unasylva* 62: 25–30. Consultado 27 set. 2016. Disponible en <http://www.fao.org/3/a-i2560s/i2560s05.pdf>

Tropicos.org. 2017. Missouri Botanical Garden homepage (en línea). Missouri: US. Consultado 20 nov. 2017. Disponible en <http://www.tropicos.org/>

TRY. 2016. TRY Plant trait database (base de datos). Future Earth/Max Planck Institute for Biochemistry.

Villarreal, H; Álvarez, M; Córdoba, S; Escobar, F; Fagua, G; Gast, F; Mendoza, H; Osina, M; Umaña, A. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Bocayá, CO: Instituto de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. 235 p.

Walker, B; Holling, CS; Carpenter, SR; Kinzig, A. 2004. Resilience, Adaptability and Transformability in Social–ecological Systems (en línea). *Ecology and Society* 9 (2). Consultado 16 set. 2016. Disponible en <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art5/>

Walker, LR. 2005. Margalef y la sucesión ecológica (en línea). *Ecosistemas* 14 (1). Consultado 5 set. 2016. Disponible en <http://revistaecosistemas.net/pdfs/70.pdf>

ANEXOS

1 A. Registro fotográfico de instalación de parcelas



a. Preparación de estacas



b. Estacas



c. Estaca instalada



d. Equipo técnico de instalación



e. Visita de consolidación con equipo del comité asesor de tesis y revisor internacional

2 A. Área basal y abundancia de especies por parcela, en orden decreciente de valor de área basal

N°	Especie	Parcela	Abundancia absoluta	media	Área Basal absoluta	Área Basal relativa
1	<i>Peltophorum dubium</i>	1	12	703,79	8445,50	29,75
2	<i>Sebastiania serrata</i>	1	35	101,67	3558,35	12,54
3	<i>Alchornea triplinervia</i>	1	3	607,10	1821,29	6,42
4	<i>Astronium fraxinifolium</i>	1	5	358,78	1793,89	6,32
5	<i>Eugenia florida</i>	1	7	249,89	1749,22	6,16
6	<i>Acrocomia aculeata</i>	1	6	282,99	1697,95	5,98
7	<i>Myrsine umbellata</i>	1	16	97,20	1555,23	5,48
8	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	1	3	419,75	1259,25	4,44
9	<i>Matayba elaeagnoides</i>	1	11	84,92	934,12	3,29
10	<i>Guarea macrophylla</i>	1	3	195,98	587,95	2,07
11	<i>Albizia niopoides</i>	1	3	190,96	572,89	2,02
12	<i>Ruprechtia laxiflora Meisn</i>	1	6	81,36	488,15	1,72
13	<i>Myrcia laruotteana Cambess</i>	1	14	32,61	456,57	1,61
14	<i>Trichillia pallida</i>	1	7	65,11	455,79	1,61
15	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	1	3	136,74	410,23	1,45
16	<i>Casearia sylvestris</i>	1	8	40,25	322,02	1,13
17	<i>SeQUIERIA aculeata</i>	1	4	71,83	287,33	1,01
18	<i>Coussarea platyphylla</i>	1	3	84,57	253,72	0,89
19	<i>Ferreirea spectabilis</i>	1	1	251,52	251,52	0,89
20	<i>Acacia bonariensis</i>	1	3	51,94	155,83	0,55
21	<i>Annona neosalicifolia</i>	1	2	67,50	135,00	0,48
22	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	1	3	41,61	124,82	0,44
23	<i>Cordia americana</i>	1	2	61,49	122,97	0,43
24	<i>Handroanthus ochraceus</i>	1	1	111,16	111,16	0,39
25	<i>Eugenia sp.</i>	1	1	103,82	103,82	0,37
26	<i>Machaerium stipitatum</i>	1	3	33,21	99,62	0,35
27	<i>Nectandra megapotamica</i>	1	1	96,72	96,72	0,34
28	<i>Casearia gossypiosperma</i>	1	2	37,87	75,74	0,27
29	<i>Esenbeckia grandiflora</i>	1	2	36,33	72,67	0,26
30	<i>Trichilia sp.</i>	1	1	70,85	70,85	0,25
31	<i>Helietta apiculata</i>	1	1	65,01	65,01	0,23
32	<i>Guarea kunthiana</i>	1	1	59,42	59,42	0,21
33	<i>Plinia rivularis</i>	1	2	26,05	52,10	0,18
34	<i>Banara tomentosa</i>	1	1	42,99	42,99	0,15
35	<i>Rheedia brasiliensis</i>	1	1	40,69	40,69	0,14
36	<i>Cordia ecalyculata</i>	1	1	32,15	32,15	0,11
37	<i>Miconia chamissois</i>	1	1	24,62	24,62	0,09
Total					28387,13	100

Obs.: Filas coloreadas en gris indican especies que cubren el 90% del área basal de la parcela

2 A. Área basal y abundancia de especies por parcela, en orden decreciente de valor de área basal (Continuación)

N°	Especie	Parcela	Abundancia absoluta	media	Área Basal absoluta	Área Basal relativa
1	<i>Sebastiania serrata</i>	2	26	198,09	5150,31	19,78
2	<i>Copaifera langsdorffii</i>	2	3	1533,58	4600,74	17,67
3	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	2	8	524,74	4197,91	16,12
4	<i>Peltophorum dubium</i>	2	7	586,62	4106,37	15,77
5	<i>Alchornea triplinervia</i>	2	3	357,56	1072,69	4,12
6	<i>Myrsine umbellata</i>	2	10	84,88	848,80	3,26
7	<i>Matayba elaeagnoides</i>	2	10	70,46	704,56	2,71
8	<i>Acrocomia aculeata</i>	2	2	316,28	632,56	2,43
9	<i>Inga affinis</i>	2	2	287,86	575,73	2,21
10	<i>Plinia rivularis</i>	2	10	41,98	419,83	1,61
11	<i>Guarea macrophylla</i> ssp. <i>Spiciflora</i>	2	3	137,63	412,89	1,59
12	<i>Cordia glabrata</i>	2	1	369,65	369,65	1,42
13	<i>Myrcia larotteana</i>	2	5	64,29	321,43	1,23
14	<i>Seguiera aculeata</i>	2	1	320,31	320,31	1,23
15	<i>Trichillia pallida</i>	2	3	87,38	262,14	1,01
16	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	2	2	127,94	255,89	0,98
17	<i>Parapiptadenia rigida</i>	2	2	124,91	249,82	0,96
18	<i>Guarea kunthiana</i>	2	4	57,15	228,60	0,88
19	<i>Annona neosalicifolia</i>	2	2	95,62	191,24	0,73
20	<i>Eugenia florida</i>	2	2	89,75	179,49	0,69
21	<i>Casearia sylvestris</i>	2	7	25,18	176,29	0,68
22	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	2	1	120,70	120,70	0,46
23	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	2	1	114,93	114,93	0,44
24	<i>Miconia chamissois</i>	2	3	35,55	106,65	0,41
25	<i>Plinia trunciflora</i>	2	1	98,47	98,47	0,38
26	<i>Cecropia pachystachya</i>	2	2	42,50	85,01	0,33
27	<i>Astronium fraxinifolium</i>	2	2	36,85	73,70	0,28
28	<i>Handroanthus ochraceus</i>	2	1	59,42	59,42	0,23
29	<i>Rheedia brasiliensis</i>	2	1	31,16	31,16	0,12
30	<i>Coussarea platyphylla</i>	2	1	27,33	27,33	0,10
31	<i>Eugenia myrcianthes</i> Nied.	2	1	25,50	25,50	0,10
32	<i>Cordia americana</i>	2	1	20,42	20,42	0,08
Total					26040,53	100

Obs.: Filas coloreadas en gris indican especies que cubren el 90% del área basal de la parcela

2 A. Área basal y abundancia de especies por parcela, en orden decreciente de valor de área basal (Continuación)

N°	Especie	Parcela	Abundancia absoluta	media	Área Basal absoluta	Área Basal relativa
1	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	3	16	183,57	2937,06	12,39
2	<i>Peltophorum dubium</i>	3	4	727,01	2908,05	12,27
3	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	3	6	463,43	2780,57	11,73
4	<i>Acrocomia aculeata</i>	3	8	310,96	2487,72	10,50
5	<i>Plinia rivularis</i>	3	23	86,42	1987,70	8,39
6	<i>Copaifera langsdorffii</i>	3	4	363,41	1453,65	6,13
7	<i>Astronium fraxinifolium</i>	3	6	221,33	1327,96	5,60
8	<i>Sebastiania serrata</i>	3	12	94,88	1138,57	4,80
9	<i>Parapiptadenia rigida</i>	3	5	212,36	1061,82	4,48
10	<i>Myrcia laruotteana</i>	3	16	53,67	858,79	3,62
11	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	3	4	156,94	627,75	2,65
12	<i>Casearia gossypiosperma</i>	3	4	111,23	444,92	1,88
13	<i>Myrsine umbellata</i>	3	3	139,42	418,26	1,76
14	<i>Helietta apiculata</i>	3	3	121,97	365,91	1,54
15	<i>Matayba elaeagnoides</i>	3	6	60,24	361,42	1,53
16	<i>Albizia niopoides</i>	3	1	323,49	323,49	1,36
17	<i>Annona neosalicifolia</i>	3	5	53,75	268,74	1,13
18	<i>Terminalia triflora</i>	3	1	268,67	268,67	1,13
19	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	3	5	47,10	235,49	0,99
20	<i>Rheedia brasiliensis</i>	3	2	89,06	178,12	0,75
21	<i>Plinia trunciflora</i>	3	2	83,23	166,46	0,70
22	<i>Trichillia pallida</i>	3	2	69,16	138,32	0,58
23	<i>Allophylus edulis</i>	3	4	32,11	128,45	0,54
24	<i>Guarea macrophylla</i> ssp. <i>spiciflora</i>	3	2	64,11	128,21	0,54
25	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	3	3	38,02	114,06	0,48
26	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	3	2	54,66	109,31	0,46
27	<i>Anadenanthera colubrina</i>	3	1	109,30	109,30	0,46
28	<i>Eugenia myrcianthes</i>	3	1	107,46	107,46	0,45
29	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	3	2	42,43	84,85	0,36
30	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	3	1	52,78	52,78	0,22
31	<i>Cupania vernalis</i>	3	1	42,99	42,99	0,18
32	<i>Eugenia florida</i>	3	1	41,83	41,83	0,18
33	<i>Seguiera aculeata</i>	3	2	20,42	40,84	0,17
Total					23699,53	100

Obs.: Filas coloreadas en gris indican especies que cubren el 90% del área basal de la parcela

2 A. Área basal y abundancia de especies por parcela, en orden decreciente de valor de área basal (Continuación)

N°	Especie	Parcela	Abundancia absoluta	media	Área Basal absoluta	Área Basal relativa
1	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	4	9	401,89	3617,01	19,59
2	<i>Inga affinis</i>	4	17	193,46	3288,88	17,81
3	<i>Peltophorum dubium</i>	4	7	339,04	2373,31	12,86
4	<i>Acrocomia aculeata</i>	4	7	315,81	2210,65	11,97
5	<i>Nectandra megapotamica</i>	4	1	1169,62	1169,62	6,34
6	<i>Handroanthus ochraceus</i>	4	4	165,54	662,18	3,59
7	<i>Pterogyne nitens</i>	4	3	215,84	647,52	3,51
8	<i>Trichillia pallida</i>	4	4	121,53	486,12	2,63
9	<i>Machaerium acutifolium</i>	4	2	209,79	419,58	2,27
10	<i>Myrocarpus frondosus</i>	4	5	79,66	398,32	2,16
11	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	4	1	376,49	376,49	2,04
12	<i>Myrsine umbellata</i>	4	5	66,99	334,97	1,81
13	<i>Eugenia myrcianthes</i>	4	1	298,50	298,50	1,62
14	<i>Guarea macrophylla</i> ssp. <i>Spiciflora</i>	4	5	57,42	287,11	1,56
15	<i>Eugenia florida</i>	4	1	200,96	200,96	1,09
16	<i>Acosmium subelegans</i>	4	1	198,46	198,46	1,07
17	<i>Cordia trichotoma</i>	4	3	61,11	183,34	0,99
18	<i>Sebastiania serrata</i>	4	2	88,59	177,17	0,96
19	<i>Myrcia laruttea</i>	4	1	160,52	160,52	0,87
20	<i>Coutarea hexandra</i>	4	4	37,05	148,20	0,80
21	<i>Trichilia</i> sp.	4	3	44,56	133,69	0,72
22	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	4	1	86,55	86,55	0,47
23	<i>Sequiera aculeata</i>	4	2	39,72	79,45	0,43
24	<i>Casearia sylvestris</i>	4	3	25,36	76,07	0,41
25	<i>Casearia gossypiosperma</i>	4	1	55,39	55,39	0,30
26	<i>Terminalia triflora</i>	4	1	52,78	52,78	0,29
27	<i>Astronium fraxinifolium</i>	4	1	44,16	44,16	0,24
28	<i>Cordia americana</i>	4	1	41,83	41,83	0,23
29	<i>Annona neosalicifolia</i>	4	1	40,69	40,69	0,22
30	<i>Sapium haemospermum</i>	4	1	38,47	38,47	0,21
31	<i>Cordia ecalyculata</i>	4	1	36,30	36,30	0,20
32	<i>Cordia glabrata</i>	4	1	32,15	32,15	0,17
33	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	4	1	32,15	32,15	0,17
34	<i>Celtis iguanaea</i>	4	1	25,50	25,50	0,14
35	<i>Machaerium stipitatum</i>	4	1	25,50	25,50	0,14
36	<i>Plinia rivularis</i>	4	1	22,05	22,05	0,12
Total					18461,66	100

Obs.: Filas coloreadas en gris indican especies que cubren el 90% del área basal de la parcela

2 A. Área basal y abundancia de especies por parcela, en orden decreciente de valor de área basal (Continuación)

N°	Especie	Parcela	Abundancia absoluta	media	Área Basal absoluta	Área Basal relativa
1	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	5	13	490,48	6376,26	33,97
2	<i>Peltophorum dubium</i>	5	10	408,17	4081,69	21,74
3	<i>Inga affinis</i>	5	7	405,72	2840,07	15,13
4	<i>Sebastiania serrata</i>	5	16	79,79	1276,65	6,80
5	<i>Myrsine umbellata</i>	5	15	78,34	1175,14	6,26
6	<i>Acrocomia aculeata</i>	5	2	332,55	665,09	3,54
7	<i>Guarea macrophylla</i> ssp. <i>spiciflora</i>	5	5	72,53	362,65	1,93
8	<i>Luehea divaricata</i>	5	2	176,75	353,50	1,88
9	<i>Plinia rivularis</i>	5	10	31,08	310,82	1,66
10	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	5	3	87,55	262,66	1,40
11	<i>Trichillia pallida</i>	5	3	65,08	195,25	1,04
12	Indeterminado 1	5	1	134,71	134,71	0,72
13	<i>Annona neosalicifolia</i>	5	1	111,16	111,16	0,59
14	<i>Acacia bonariensis</i>	5	1	100,24	100,24	0,53
15	<i>Myrcia laruotteana</i>	5	2	49,63	99,26	0,53
16	<i>Casearia sylvestris</i>	5	2	41,36	82,72	0,44
17	<i>Cecropia pachystachya</i>	5	1	81,67	81,67	0,44
18	<i>Eugenia</i> sp.	5	1	65,01	65,01	0,35
19	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	5	1	62,18	62,18	0,33
20	<i>Seguiera aculeata</i>	5	1	41,83	41,83	0,22
21	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	5	1	36,30	36,30	0,19
22	<i>Cordia americana</i>	5	1	34,19	34,19	0,18
23	<i>Trichilia</i> sp.	5	1	22,89	22,89	0,12
Total					18771,93	100

Obs.: Filas coloreadas en gris indican especies que cubren el 90% del área basal de la parcela

2 A. Área basal y abundancia de especies por parcela, en orden decreciente de valor de área basal (Continuación)

N°	Especie	Parcela	Abundancia absoluta	media	Área Basal absoluta	Área Basal relativa
1	<i>Copaifera langsdorffii</i>	6	8	539,61	4316,89	23,71
2	<i>Peltophorum dubium</i>	6	7	269,80	1888,60	10,37
3	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	6	5	368,50	1842,50	10,12
4	<i>Plinia rivularis</i>	6	12	132,73	1592,77	8,75
5	<i>Anadenanthera colubrina</i>	6	3	408,80	1226,41	6,74
6	<i>Inga affinis</i>	6	7	161,20	1128,38	6,20
7	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	6	11	78,32	861,57	4,73
8	<i>Astronium fraxinifolium</i>	6	4	159,63	638,53	3,51
9	<i>Machaerium acutifolium</i>	6	3	182,19	546,56	3,00
10	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	6	2	273,19	546,38	3,00
11	<i>Helietta apiculata</i>	6	5	85,79	428,95	2,36
12	<i>Myrcia laruotteana</i>	6	6	70,70	424,22	2,33
13	<i>Coutarea hexandra</i>	6	8	48,96	391,70	2,15
14	<i>Eugenia myrcianthes</i>	6	2	170,99	341,99	1,88
15	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	6	5	55,09	275,46	1,51
16	<i>Parapiptadenia rigida</i>	6	2	122,72	245,43	1,35
17	<i>SeQUIERIA aculeata</i>	6	3	77,70	233,09	1,28
18	<i>Matayba elaeagnoides</i>	6	4	54,55	218,21	1,20
19	<i>Casearia gossypiosperma</i>	6	4	40,67	162,67	0,89
20	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	6	2	78,51	157,02	0,86
21	<i>Pouteria gardneri</i>	6	1	145,19	145,19	0,80
22	<i>Sebastiania serrata</i>	6	2	58,48	116,97	0,64
23	<i>Trichilia sp.</i>	6	5	23,39	116,93	0,64
24	<i>Cordia trichotoma</i>	6	1	58,06	58,06	0,32
25	<i>Guarea macrophylla ssp. spiciflora</i>	6	1	52,78	52,78	0,29
26	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	6	1	50,24	50,24	0,28
27	<i>Acacia bonariensis Gillies</i>	6	1	48,99	48,99	0,27
28	<i>Trichillia pallida</i>	6	1	44,16	44,16	0,24
29	<i>Cordia ecalyculata</i>	6	1	41,83	41,83	0,23
30	<i>Trichilia catigua</i>	6	1	22,89	22,89	0,13
31	<i>Myrsine umbellata</i>	6	1	20,42	20,42	0,11
32	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	6	1	20,42	20,42	0,11
Total					18206,18	100

Obs.: Filas coloreadas en gris indican especies que cubren el 90% del área basal de la parcela

2 A. Área basal y abundancia de especies por parcela, en orden decreciente de valor de área basal (Continuación)

N°	Especie	Parcela	Abundancia absoluta	media	Área Basal absoluta	Área Basal relativa
1	<i>Peltophorum dubium</i>	7	17	153,86	2615,64	18,53
2	<i>Sebastiania serrata</i>	7	26	93,55	2432,22	17,23
3	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	7	6	273,68	1642,07	11,63
4	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	7	9	144,19	1297,68	9,19
5	<i>Anadenanthera colubrina</i>	7	5	161,47	807,36	5,72
6	<i>Eugenia myrcianthes</i>	7	3	239,17	717,51	5,08
7	<i>Machaerium acutifolium</i>	7	7	88,44	619,05	4,39
8	<i>Copaifera langsdorffii</i>	7	7	77,41	541,86	3,84
9	<i>Inga affinis</i>	7	10	49,42	494,21	3,50
10	<i>Acrocomia aculeata</i>	7	1	390,37	390,37	2,77
11	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	7	8	37,64	301,13	2,13
12	<i>Trichillia pallida</i>	7	7	36,28	253,94	1,80
13	<i>Coutarea hexandra</i>	7	6	37,84	227,03	1,61
14	<i>Plinia rivularis</i>	7	2	102,65	205,30	1,45
15	<i>Cyclolobium brasiliense</i>	7	1	198,46	198,46	1,41
16	<i>Matayba elaeagnoides</i>	7	5	34,74	173,70	1,23
17	<i>Ferreirea spectabilis</i>	7	2	81,74	163,48	1,16
18	<i>Nectandra megapotamica</i>	7	1	162,78	162,78	1,15
19	<i>Sapium haematospermum</i>	7	1	160,52	160,52	1,14
20	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	7	1	134,71	134,71	0,95
21	<i>Cordia americana</i>	7	3	43,19	129,56	0,92
22	<i>Casearia gossypiosperma</i>	7	3	25,76	77,28	0,55
23	<i>Myrsine umbellata</i>	7	1	72,35	72,35	0,51
24	<i>Annona neosalicifolia</i>	7	2	31,75	63,50	0,45
25	<i>Eugenia florida</i>	7	2	30,37	60,74	0,43
26	<i>Guarea macrophylla</i> ssp. <i>spiciflora</i>	7	2	26,48	52,96	0,38
27	<i>Acosmium subelegans</i>	7	1	36,30	36,30	0,26
28	<i>Terminalia triflora</i>	7	1	33,17	33,17	0,23
29	<i>Helietta apiculata</i>	7	1	30,18	30,18	0,21
30	<i>Eugenia</i> sp.	7	1	20,42	20,42	0,14
Total					14115,49	100

Obs.: Filas coloreadas en gris indican especies que cubren el 90% del área basal de la parcela

2 A. Área basal y abundancia de especies por parcela, en orden decreciente de valor de área basal (Continuación)

N°	Especie	Parcela	Abundancia absoluta	media	Área Basal absoluta	Área Basal relativa
1	<i>Anadenanthera colubrina</i>	8	4	808,70	3234,81	17,52
2	<i>Copaifera langsdorffii</i>	8	10	235,67	2356,72	12,76
3	<i>Sebastiania serrata</i>	8	24	97,21	2333,04	12,64
4	<i>Peltophorum dubium</i>	8	8	147,98	1183,87	6,41
5	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	8	6	174,74	1048,42	5,68
6	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	8	5	202,28	1011,39	5,48
7	<i>Helietta apiculata</i>	8	12	83,39	1000,73	5,42
8	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	8	3	281,41	844,22	4,57
9	<i>Cordia americana</i>	8	11	64,71	711,83	3,86
10	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	8	1	534,75	534,75	2,90
11	<i>Coutarea hexandra</i>	8	7	75,19	526,30	2,85
12	<i>Handroanthus ochraceus</i>	8	2	257,81	515,62	2,79
13	<i>Astronium fraxinifolium</i>	8	1	475,05	475,05	2,57
14	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	8	10	42,20	422,01	2,29
15	<i>Cyclolobium brasiliense</i>	8	3	122,32	366,96	1,99
16	<i>Casearia gossypiosperma</i>	8	4	82,65	330,61	1,79
17	<i>Plinia rivularis</i>	8	8	36,66	293,28	1,59
18	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	8	1	224,20	224,20	1,21
19	<i>Nectandra megapotamica</i>	8	1	213,72	213,72	1,16
20	<i>Inga affinis</i>	8	4	48,01	192,03	1,04
21	<i>Myrcia laruotteana</i>	8	5	33,47	167,35	0,91
22	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	8	2	72,42	144,83	0,78
23	<i>Casearia sylvestris</i>	8	4	24,75	99,02	0,54
24	<i>Myrsine umbellata</i>	8	2	32,15	64,31	0,35
25	<i>Parapiptadenia rigida</i>	8	1	52,78	52,78	0,29
26	<i>Celtis iguanaea</i>	8	1	35,24	35,24	0,19
27	<i>Allophylus edulis</i>	8	1	32,15	32,15	0,17
28	<i>Matayba elaeagnoides</i>	8	1	25,50	25,50	0,14
29	<i>Pterogyne nitens</i>	8	1	22,89	22,89	0,12
Total					18463,63	100

Obs.: Filas coloreadas en gris indican especies que cubren el 90% del área basal de la parcela

2 A. Área basal y abundancia de especies por parcela, en orden decreciente de valor de área basal (Continuación)

N°	Especie	Parcela	Abundancia absoluta	media	Área Basal absoluta	Área Basal relativa
1	<i>Copaifera langsdorffii</i>	9	6	501,45	3008,72	19,76
2	<i>Plinia rivularis</i>	9	20	110,87	2217,32	14,57
3	<i>Sebastiania serrata</i>	9	22	70,38	1548,35	10,17
4	<i>Peltophorum dubium</i>	9	5	166,91	834,56	5,48
5	<i>Acrocomia aculeata</i>	9	2	347,70	695,40	4,57
6	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	9	1	692,44	692,44	4,55
7	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	9	5	135,74	678,70	4,46
8	<i>Qualea cordata</i>	9	3	190,75	572,25	3,76
9	<i>Astronium fraxinifolium</i>	9	1	471,20	471,20	3,10
10	<i>Myrsine umbellata</i>	9	5	91,72	458,59	3,01
11	<i>Pouteria gardneri</i>	9	1	393,88	393,88	2,59
12	<i>Inga affinis</i>	9	5	77,97	389,85	2,56
13	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	9	7	51,83	362,80	2,38
14	<i>Guarea macrophylla</i> ssp. <i>spiciflora</i>	9	4	67,42	269,69	1,77
15	<i>Cedrela fissilis</i>	9	1	262,89	262,89	1,73
16	<i>Eugenia florida</i>	9	2	121,09	242,17	1,59
17	<i>Eugenia myrcianthes</i>	9	2	105,83	211,65	1,39
18	Myrtaceae 1	9	1	208,57	208,57	1,37
19	<i>Cyclolobium brasiliense</i>	9	1	198,46	198,46	1,30
20	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	9	1	193,49	193,49	1,27
21	<i>Casearia gossypiosperma</i>	9	1	171,95	171,95	1,13
22	<i>Coussarea platyphylla</i>	9	3	47,28	141,84	0,93
23	<i>Annona neosalicifolia</i>	9	4	33,09	132,34	0,87
24	<i>Helietta apiculata</i>	9	3	44,01	132,03	0,87
25	<i>Myrcia laruotteana</i>	9	4	25,14	100,57	0,66
26	<i>Matayba elaeagnoides</i>	9	3	32,34	97,03	0,64
27	<i>Cordia ecalyculata</i>	9	1	86,55	86,55	0,57
28	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	9	2	42,65	85,29	0,56
29	<i>SeQUIERIA aculeata</i>	9	1	80,08	80,08	0,53
30	<i>Trichilia catigua</i>	9	3	25,96	77,89	0,51
31	<i>Coutarea hexandra</i>	9	1	73,86	73,86	0,49
32	<i>Trichillia pallida</i>	9	1	41,83	41,83	0,27
33	<i>Cupania vernalis</i>	9	1	38,47	38,47	0,25
34	<i>Casearia sylvestris</i>	9	1	29,21	29,21	0,19
35	<i>Machaerium acutifolium</i>	9	1	22,89	22,89	0,15
Total					15222,81	100

Obs.: Filas coloreadas en gris indican especies que cubren el 90% del área basal de la parcela

2 A. Área basal y abundancia de especies por parcela, en orden decreciente de valor de área basal (Continuación)

N°	Especie	Parcela	Abundancia absoluta	media	Área Basal absoluta	Área Basal relativa
1	<i>Anadenanthera colubrina</i>	10	7	459,79	3218,53	29,07
2	<i>Acrocomia aculeata</i>	10	4	382,28	1529,11	13,81
3	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	10	4	272,28	1089,13	9,84
4	<i>Peltophorum dubium</i>	10	4	177,79	711,16	6,42
5	<i>Eugenia myrcianthes</i>	10	5	141,63	708,17	6,40
6	<i>Casearia gossypiosperma</i>	10	8	80,65	645,24	5,83
7	<i>Machaerium acutifolium</i>	10	4	153,42	613,70	5,54
8	<i>Coutarea hexandra</i>	10	7	70,46	493,22	4,45
9	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	10	5	91,71	458,53	4,14
10	<i>Acosmium subelegans</i>	10	2	210,27	420,55	3,80
11	<i>Myrsine umbellata</i>	10	1	257,17	257,17	2,32
12	<i>Copaifera langsdorffii</i>	10	4	55,44	221,76	2,00
13	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	10	2	57,09	114,18	1,03
14	<i>Helietta apiculata</i>	10	3	37,48	112,43	1,02
15	<i>Pterogyne nitens</i>	10	1	86,55	86,55	0,78
16	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	10	1	81,67	81,67	0,74
17	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	10	1	76,94	76,94	0,69
18	<i>Plinia trunciflora</i>	10	2	29,34	58,67	0,53
19	<i>Cordia americana</i>	10	2	28,83	57,66	0,52
20	<i>Casearia sylvestris</i>	10	2	28,75	57,50	0,52
21	<i>Handroanthus ochraceus</i>	10	1	38,47	38,47	0,35
22	<i>Eugenia sp.2</i>	10	1	21,23	21,23	0,19
Total					11071,56	100

Obs.: Filas coloreadas en gris indican especies que cubren el 90% del área basal de la parcela

3 A. Base de datos de rasgos funcionales de especies dominantes

N°	Especie	Forma de crecimiento	Fuente	Modo de dispersión*	Fuente	Fenología foliar	Fuente	Hmax**	Espinas***
1	<i>Acosmium subelegans</i> (Mohlenbr.) Yakovlev	Árbol	Darwinion	ane	http://www.scielo.br/pdf/babt/v54n3/v54n3a25.pdf	caducifolio	https://es.wikipedia.org/wiki/Acosmium	11	0
2	<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart	Palmera	Darwinion	endo-zoo	observacion	perenne	https://es.wikipedia.org/wiki/Acrocomia_aculeata	14,5	5
3	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	Árbol	Darwinion	ane	http://www.scielo.br/pdf/rarv/v38n5/v38n5a04.pdf	caducifolio	TRY (2016)	16,6	0
4	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Arbusto o árbol	Darwinion	endo-zoo	http://www.uco.edu.co/flora/orienteantioquia/euphorbiaceae/Alchornea-triplinervia-Mull-Arg/Paginas/default.aspx	perenne	TRY (2016)	13	0
5	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Arbusto o árbol	Darwinion	ane	observacion	caducifolio	TRY (2016)	15,3	4
6	<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott ex Spreng.	Árbol	Darwinion	ane	https://www.sementesarbocenter.com.br/sementes-de-goncalo-alves.html	perenne	TRY (2016)	15,2	0
7	<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	Árbol	Darwinion	ane	http://faunaeflora.terradage.g1.globo.com/flora/arvor-es-palmeiras/NOT,0,0,1223711,Pau-de-espeto.aspx	caducifolio	TRY (2016)	12,2	0
8	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Árbol	Darwinion	ane	González (2013)	perenne	TRY (2016)	15	0
9	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i> (Benth.) Barneby & J.W. Grimes	Árbol	Darwinion	endo-zoo	observacion	semi-caducifolio	http://www.ambienteforestalnoa.org.ar/userfiles/especies/pdf/Chloroleucontenuiflorum.pdf	8,2	3
10	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Arbusto o árbol	Darwinion	endo-zoo	observacion	semi-caducifolio	http://tropical.theferns.info/viewtropical.php?id=Chrysophyllum+marginatum	8,5	0

3 A. Base de datos de rasgos funcionales de especies dominantes (Continuación)

N°	Especie	Forma de crecimiento	Fuente	Modo de dispersión*	Fuente	Fenología foliar	Fuente	Hmax**	Espinas***
11	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Árbol	Darwinion	endo-zoo	observacion	semi-caducifolio	http://botanicaargentina.com.ar/wp-content/uploads/2017/10/14_kostlin.pdf	16,8	0
12	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & J.S. Mill.	Árbol	Darwinion	ane	González (2013)	semi-caducifolio	http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A0009s/A0009s136.pdf	7,7	0
13	<i>Cordia glabrata</i> A. DC.	Árbol	Darwinion	ane	observacion	caducifolio	http://www.seam.gov.py/sites/default/files/rp3_0.pdf	11,5	0
14	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum.	Arbusto o árbol	Darwinion	ane	González (2013)	semi-caducifolio	http://www.ambienteforestalnoa.org.ar/userfiles/especies/pdf/Coutareahexandra.pdf	9,5	0
15	<i>Cyclolobium brasiliense</i> Benth.	Árbol	Darwinion	ane	González (2013)	perenne	http://tropical.theferns.info/viewtropical.php?id=Cyclolobium+brasiliense	12,5	0
16	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	Árbol	Darwinion	ane	González (2013)	caducifolio	http://proyungas.org.ar/wp-content/uploads/2016/09/ArboretumLedesma-web.pdf	13,2	0
17	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Árbol	Darwinion	endo-zoo	http://www.redalyc.org/pdf/481/48100913.pdf	caducifolio	http://proyungas.org.ar/wp-content/uploads/2016/09/ArboretumLedesma-web.pdf	12	0
18	<i>Eugenia florida</i> DC.	Árbol	Darwinion	endo-zoo	http://www.scielo.br/pdf/rarv/v38n5/v38n5a04.pdf	perenne	TRY (2016)	13	0
19	<i>Eugenia myrcianthes</i> Nied.	Árbol	Darwinion	endo-zoo	observacion	perenne	TRY (2016)	13,1	0
20	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	Árbol	Darwinion	endo-zoo	observacion	perenne	experto	6,7	0
21	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Árbol	Darwinion	ane	observacion	semi-caducifolio	TRY (2016)	13,6	0

3 A. Base de datos de rasgos funcionales de especies dominantes (Continuación)

N°	Especie	Forma de crecimiento	Fuente	Modo de dispersión*	Fuente	Fenología foliar	Fuente	Hmax**	Espinas***
22	<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Árbol	Darwinion	ane	http://www.scielo.br/pdf/babt/v54n3/v54n3a25.pdf	semi-caducifolio	TRY (2016)	11,5	0
23	<i>Helietta apiculata</i> Benth.	Arbusto o árbol	Darwinion	ane	González (2013)	perenne	http://tropical.theferns.info/viewtropical.php?id=Helietta+apiculata	16,3	0
24	<i>Inga affinis</i> DC.	Arbusto o árbol	Darwinion	endo-zoo	González (2013)	perenne	TRY (2016)	18,5	0
25	<i>Luehea divaricata</i> Mart.	Árbol	Darwinion	ane	observacion	caducifolio	https://es.wikipedia.org/wiki/Luehea_divaricata	12	0
26	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Árbol	Darwinion	ane	http://www.scielo.br/pdf/babt/v54n3/v54n3a25.pdf	caducifolio	https://www.researchgate.net/publication/299151962_Phenology_of_14_tree_species_of_a_deciduous_seasonal_forest_in_Uberlandia_MG_central_Brazil	11	0
27	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Árbol	Darwinion	endo-zoo	http://www.floraargentina.edu.ar/detalleespecie.asp?especie=elaeagnoides&espcod=10620&genero=Matayba	perenne	http://www.floraargentina.edu.ar/detalleespecie.asp?especie=elaeagnoides&espcod=10620&genero=Matayba	11,7	0
28	<i>Myrcia laruotteana</i> Cambess. var. <i>paraguayensis</i>	Arbusto o árbol	Darwinion	endo-zoo	observacion	perenne	TRY (2016)	9,2	0
29	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	Arbusto o árbol	Darwinion	ane	http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A0008s/A0008s90.pdf	caducifolio	TRY (2016)	7	0
30	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Árbol	Darwinion	endo-zoo	http://www.scielo.br/pdf/rarv/v38n5/v38n5a04.pdf	perenne	TRY (2016)	12,2	0
31	Myrtaceae 1	Arbusto o árbol	Observación campo	endo-zoo	Observación	perenne	observación	9	0
32	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Árbol	Darwinion	endo-zoo	González (2013)	perenne	TRY (2016)	15	0
33	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez	Árbol	Darwinion	endo-zoo	González (2013)	perenne	TRY (2016)	18,5	0

3 A. Base de datos de rasgos funcionales de especies dominantes (Continuación)

N°	Especie	Forma de crecimiento	Fuente	Modo de dispersión*	Fuente	Fenología foliar	Fuente	Hmax**	Espinas***
34	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Árbol	Darwinion	ane	González (2013)	perenne	https://es.wikipedia.org/wiki/Parapiptadenia_rigida	12,8	0
35	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Árbol	Darwinion	ane	González (2013)	caducifolio	https://es.wikipedia.org/wiki/Peltophorum_dubium	23	0
36	<i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman	Árbol	Darwinion	endo-zoo	González (2013)	perenne	TRY (2016)	9,3	0
37	<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	Árbol	Darwinion	endo-zoo	http://tropical.theferns.info/viewtropical.php?id=Pouteria+gardneri	perenne	TRY (2016)	13,5	0
38	<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	Árbol	Darwinion	ane	observacion	perenne	TRY	14	0
39	<i>Qualea cordata</i> (Mart.) Spreng.	Arbusto o árbol	Tropicos	ane	https://es.wikipedia.org/wiki/Vochysiaceae	caducifolio	http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2236-89062015000300425	7	0
40	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Árbol	Darwinion	ane	González (2013)	caducifolio	http://proyungas.org.ar/wp-content/uploads/2016/09/ArboretumLedesma-web.pdf	11,5	0
41	<i>Sebastiania serrata</i> (Baill. ex Müll. Arg.) Müll. Arg.	Arbusto o árbol	Darwinion	bali	Correa et al. (2014)	perenne	TRY (2016)	10,5	2
42	<i>Seguiera aculeata</i> Jacq.	Arbusto apoyante	Tropicos	ane	González (2013)	semi-caducifolio	experto	12,25	1
43	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Palmera	Darwinion	enodo-zoo	González (2013)	perenne	TRY (2016)	14,7	0
44	<i>Trichillia pallida</i> Sw.	Árbol	Darwinion	endo-zoo	observacion	perenne	TRY (2016)	11,8	0

* Modo de dispersión: ane (anemócora), endo-zoo (endo-zoócora), auto (autócora)

** Presencia de espinas fue asignada según categorías descritas por Cornelissen et al. (2003)

*** Hmax (altura máxima) en metros, fue calculada para cada especie según protocolo descrito por Salgado (2015)