

DIVERSIDAD FUNCIONAL DE LA VEGETACIÓN LENˆOSA INSULAR Y CONTINENTAL DEL PNN URAMBA BAHÍA MÁLAGA, COLOMBIA

Angélica Guzmán Guzmán

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

Correo electrónico: angelica.guzman@correounivalle.edu.co

Edier Alberto Soto Medina

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia

Correo electrónico: ediersot@gmail.com

Alba Marina Torres

Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia.

Correo electrónico: albamarina.torres@gmail.com

RESUMEN

Los bosques húmedos tropicales albergan al menos el 50% de la biodiversidad mundial, esta riqueza se da a nivel de número de especies y por unidad de área. Sin embargo, pocos estudios se han realizado para analizar los patrones de riqueza, abundancia y estructura de la vegetación en las islas y los factores que los controlan, incluso en la región del Chocó, una zona conocida por ser uno de los veinticinco “hotspots” de biodiversidad en el mundo. Los rasgos funcionales aportan información fundamental que refleja las estrategias ecológicas de las especies, determinan cómo las plantas responden a los factores ambientales, cómo afectan a otros niveles tróficos y permite apreciar las funciones ecológicas de las especies. Por lo tanto, este estudio pretende establecer el efecto que tiene el aislamiento sobre la diversidad funcional de la vegetación arbórea en el PNN Uramba Bahía Málaga, al comparar este importante componente en la zona insular y continental. Para esto, se montó una parcela de 1 ha (100x100m) en Isla Palma y otra en la Plata (continente). Solamente se censaron los individuos con un DAP>10cm. Se seleccionaron cinco individuos de especies dominantes, que representen el 80% del IVI de la vegetación de la parcela y uno a tres individuos de las especies menos dominantes. A cada individuo se le midió los rasgos: Área foliar (mm²), área foliar específica (mm²/mg), contenido foliar de materia seca (mg), tipo de hoja (simple o compuesta), área basal (m²), densidad de madera (g/cm³), tamaño de fruto (cm), tamaño de semilla (cm) y tipo de dispersión (abiótica o biótica). Los rasgos tipo de hoja (simple o compuesta), densidad de madera (g/cm³), tamaño de fruto (cm), tamaño de semilla (cm) y tipo de dispersión (abiótica o biótica). Los análisis presentados en este estudio sugieren que Isla Palma-Bahía Málaga posee menor riqueza y abundancia que La Plata-Bahía Málaga, en contraste al área foliar, área foliar específica y contenido foliar de materia seca, que son mayores en la zona insular y tienden a disminuir con el aumento de la densidad de madera. A pesar de estos resultados, no hay diferencias significativas entre la diversidad funcional de las dos zonas y por lo tanto se necesitan más comparaciones para evaluar los factores que influyen en la variación de los rasgos funcionales en los dos territorios.

Palabras clave: diversidad biológica, parcela permanente, rasgos funcionales, bosque muy húmedo tropical.

ABSTRACT

Tropical moist forests account for at least 50% of the world’s biodiversity, this richness is given at the number of species and per unit area. However, few studies have been done to analyze the patterns of richness, abundance and structure of vegetation on the islands and the factors that control them, even in the region of Chocó, an area known to be one of twenty-five “hotspots” of biodiversity in the world. The functional features provide fundamental information that reflects the ecological strategies of the species, determine how plants respond to environmental factors, how they affect other trophic levels and allow the appreciation of the ecological functions of species. Therefore, this study tries to establish the effect of the isolation on the functional diversity of the arboreal vegetation in the Uramba Bahía Málaga PNN, when comparing this important component in the insular and continental zone. For this, a plot of 1 ha (100x100m) was set up in Isla Palma and another in the Plata (mainland). Only individuals with a DBH> 10cm were selected. Five individuals of dominant species were selected, representing 80% of the IVI of the vegetation of the plot and one to three individuals of the less dominant species: Leaf area (mm²), specific leaf area (mm² / mg), leaf content of dry matter (mg), leaf type (single or composite), basal area (m²), wood density (g/cm³), fruit size (cm), seed size (cm) and type of dispersion (abiotic or biotic). The characteristics of leaf (simple or compound), wood density (g/cm³),

fruit size (cm), seed size (cm) and type of dispersion (abiotic or biotic). With these traits some characteristics of these forests were estimated as they are the amount of biomass, carbon and water stored in the same. The analyzes presented in this study suggest that Isla Palma-Bahia Málaga has lower richness and abundance than La Plata-Bahía Málaga, in contrast to leaf area, specific leaf area and leaf content of dry matter, which are higher in the insular zone and tend to decrease with increasing wood density. In spite of these results, there is no significant difference between the functional diversity of the two areas, more comparisons are needed to evaluate the factors influencing the variation of the functional traits in the two territories.

Key words: biological diversity, permanent plot, functional features, tropical moist forest.

INTRODUCCIÓN

El bosque muy húmedo tropical (bmh-T) contiene alta diversidad biológica y ecosistémica gracias a la complejidad de sus condiciones de clima, relieve, suelos y biogeografía (Pinto 1993, Guevara & Campos 2003). Este tipo de bosques se circunscribe al rango comprendido entre los 0 y 1000 m de altitud, se caracteriza por una alta precipitación (hasta 10.000 mm anuales) y nubosidad constante, niveles elevados de humedad relativa (70-80 %), y temperatura 26- 28 grados centígrados (Pinto 1993). Los bosques húmedos tropicales albergan al menos el 50% de la biodiversidad mundial, esta riqueza se da a nivel de número de especies y por unidad de área. Sin embargo, pocos estudios se han realizado para analizar los patrones de riqueza, abundancia y estructura de la vegetación en las islas y los factores que los controlan, incluso en la región del Chocó, una zona conocida como uno de los veinticinco “hotspots” de biodiversidad en el mundo por su gran diversidad y endemismo (Myers *et al.* 2000, Poveda *et al.* 2004). En la ecología de los bosques tropicales, los factores que gobiernan los cambios en la composición de las comunidades de plantas es mucho mayor que en otro ecosistema y por lo tanto es fundamental determinarlos (Baldeck *et al.* 2016).

Estudios recientes consideran que el conocimiento de los rangos funcionales y sus implicaciones pueden resolver de manera eficiente diversos tipos de preguntas ecológicas (Salgado *et al.* 2016). Los rasgos funcionales de plantas son definidos como cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica medible a nivel individual y que influye en su rendimiento (Chain *et al.* 2017), además aportan información fundamental que refleja las estrategias y funciones ecológicas de las especies, determinan cómo las plantas responden a los factores ambientales y afectan otros niveles tróficos (Pérez *et al.* 2013 y Cornelissen *et al.* 2003). Uno de los objetivos de la ecología funcional es entender cómo los rasgos funcionales varían entre y dentro de las especies y cuál es su valor ecológico y adaptativo (Chain *et al.* 2017). En este sentido, escalar los patrones de variación funcional de los individuos o las especies a nivel de comunidad y ecosistema es clave para entender los mecanismos de estructuración comunitaria, la coexistencia de especies, y los procesos de los ecosistemas (Salgado *et al.* 2016). En los últimos años se han desarrollado numerosas investigaciones usando diferentes tipos de rasgos funcionales, enfocándose principalmente en la caracterización de modelos dinámicos de la vegetación mundial, modelos de carbono, en predecir cambios en la vegetación a lo largo de gradientes físicos y los efectos de las plantas

sobre el funcionamiento de los ecosistemas y la resiliencia (Pérez *et al.* 2013).

Las parcelas permanentes son la metodología idónea para estudios ecológicos a largo plazo que promueven la conservación y monitoreo de la diversidad de los bosques y el uso sostenible de los recursos naturales en los mismos (Humboldt 2015 y Vallejo *et al.* 2005). Adicionalmente, las parcelas permanentes ofrecen una fuente de datos sobre la estructura, diversidad y dinámica de la vegetación arbórea (Leaño & Saravia 1998), ya que en ellas se puede obtener de manera directa el diámetro y la altura de los árboles, calcular el área basal, o la biomasa, y así, comprender los procesos naturales que permiten la coexistencia en el tiempo de un alto número de especies (Vallejo *et al.* 2005). Estos autores reportan que para el Chocó biogeográfico del Valle del Cauca se han establecido solamente dos parcelas permanentes en bosque muy húmedo tropical, ubicadas en Escalarete y Anchicayá (Valle del Cauca), cada una con 2 ha.

Isla Palma es uno de los principales accidentes geográficos en la Bahía de Málaga. Esta zona insular que se ubica en la zona externa de la Bahía, ha servido de base para el desarrollo de numerosos estudios faunísticos y florísticos durante los últimos 30 años (Thomassin & Arnaud 1998, Giraldo 2012 y Velandia-Perilla *et al.* 2012). Sin embargo, los estudios de vegetación han sido pocos y escasamente difundidos (Vásquez 2014 y Soto-Medina *et al.* 2015). El conocimiento de la diversidad taxonómica de la isla, resulta muy importante desde el punto de vista de la biogeografía de islas, ya que existe una relación directa entre el área de una isla, su cercanía al continente y el número de especies de plantas y animales que puede presentar (MacArthur & Wilson 2015). La meta central de la biogeografía de islas es entender los procesos responsables que generan heterogeneidad en la biodiversidad entre islas (Bunnefeld *et al.* 2012), en este caso es entre isla y continente. Los modelos de biogeografía de islas se enfocan solamente en efecto de área y aislamiento de la riqueza de especies, pero ignora otros factores tales como la fragmentación, efecto de borde, entre otros. Estos factores tienen una fuerte influencia en la diversidad, pero solo se han evaluado en sistemas fragmentados, y no en islas (Lawrence 2008). Sin embargo, no hay trabajos que evidencien el efecto de isla sobre la diversidad funcional. Por lo tanto, este estudio buscó establecer la relación que tiene el aislamiento sobre la diversidad funcional y biológica de la vegetación arbórea en el PNN Uramba-Bahía Málaga, en la zona insular y continental.

MÉTODOS

Sitio de estudio: El Parque Nacional Natural (PNN) Uramba Bahía Málaga, se ubica en el municipio de Buenaventura, Valle del Cauca, al suroccidente de Colombia. Esta región es considerada como bosque muy húmedo tropical (bmh-T), y en ella se han identificado dos épocas de alta pluviosidad; una entre los meses de septiembre y noviembre y otra entre marzo y abril, con un promedio de precipitación anual superior a 6000 mm, temperaturas que oscilan entre los 25-27 grados centígrados y una humedad relativa de aproximadamente 90% (Rangel & Arellano 2004). Este parque se estableció en el año 2010, siendo sus límites de influencia el río San Juan al Norte, al Este la carretera de acceso a la Base Naval de Bahía Málaga, al Sur la costa del Istmo de Pichidó y al Oeste el Mar Territorial, ocupando un área de 47.094 hectáreas (Parques Nacionales Naturales de Colombia 2010). El área protegida alberga cinco consejos comunitarios: La Plata - Bahía Málaga, Ladrilleros, Juanchaco, La Barra y Puerto España - Miramar. Isla Palma (3.912494N, -77.356984W) no tiene comunidades humanas establecidas.

Muestreo: Se seleccionaron las especies dominantes, quienes representaban el 80% del IVI de la vegetación leñosa de la parcela permanente de 100x100 m², que se estableció en Octubre de 2016 en Isla Palma, por el Grupo de Investigación Ecología y Diversidad Vegetal de la Universidad del Valle. De cada especie dominante se seleccionaron cinco individuos, de las no dominantes se eligieron entre uno o dos individuos. Se midieron los siguientes rasgos funcionales, siguiendo las metodologías y recomendaciones propuestas por Garnier 2001, Cornelissen *et al.* 2003, Chave *et al.* 2005: Área foliar (mm²), área foliar específica (mm²/mg), contenido foliar de materia seca (mg), tipo de hoja (simple o compuesta), área basal (m²), densidad de madera (g/cm³), tamaño de fruto (cm),

tamaño de semilla (cm) y tipo de dispersión (abiótica o biótica). Los rasgos tipo de hoja (simple o compuesta), tamaño de fruto (cm), tamaño de semilla (cm) y tipo de dispersión (abiótica o biótica) fueron tomados de la literatura (Kubitzki 2013, Rooth 2012, Lakshmi 2009 y Carrasquilla 2006).

Análisis estadísticos: Los rasgos funcionales fueron estimados para cada parcela de 20x20 m² con base en el promedio ponderado por comunidad (parcela en este caso). Este valor se obtiene de la sumatoria de producto de la presencia del rasgo por la abundancia relativa de cada especie. Estos rasgos se compararon entre las isla y el continente mediante pruebas t (Vallejo *et al.* 2005 y Alvarez *et al.* 2016). Se estimó la diversidad funcional y taxonómica para la localidad insular y continental. La diversidad taxonómica se evaluó mediante una curva de rarefacción para determinar la riqueza de especies y el índice de Shannon-Wiener (Colwell *et al.* 2012). La diversidad funcional se calculó mediante el índice Rao. Posteriormente, se compararon estos parámetros entre dos localidades, la insular y la continental mediante pruebas t (Colwell *et al.* 2012). La composición de especies se evaluó mediante un escalamiento no métrico multidimensional (NMS), con base en el índice de Sørensen (McCune *et al.* 2002.). De igual manera, se usó un PCA con base en los rasgos funcionales por parcela para comparar la composición de los rasgos entre la Isla y el continente.

RESULTADOS

Se encontraron 104 especies de plantas en La Plata-Bahía Málaga, y 49 en Isla Palma-Bahía Málaga. Las especies dominantes en la Plata-Bahía Málaga fueron *Pouteria* sp., *Iryanthera ulei* y *Brosimum utile*, mientras que en Isla Palma-Bahía Málaga fueron *Eschweilera sclerophylla*, *Guapira costaricana* y *Pentactethra macroloba* (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de plantas dominantes en las parcelas permanentes La Plata-Bahía Málaga e Isla Palma-Bahía Málaga, Buenaventura, Colombia.

La Plata- Bahía Málaga		Isla Palma	
Especies	No. Ind.	Especies	No. Ind.
<i>Pouteria</i> sp.	14	<i>Eschweilera sclerophylla</i>	78
<i>Iryanthera ulei</i>	12	<i>Guapira costaricana</i>	33
<i>Brosimum utile</i>	10	<i>Pentaclethra macroloba</i>	33
<i>Welfia regia</i>	9	<i>Nectandra</i> sp.	32
<i>Chrysochlamys eclipes</i>	8	<i>Lacistema aggregatum</i>	31
<i>Oenocarpus mapora</i>	8	<i>Simarouba</i> sp.	30
<i>Croton crenatus</i>	6	<i>Guatteria cargadero</i>	20
<i>Otoba latialata</i>	6	<i>Alchorneopsis floribunda</i>	19
<i>Pourouma bicolor</i>	6	<i>Ficus</i> sp.	17
<i>Pouteria collina</i>	6	<i>Hernandia didymantha</i>	17
		<i>Socratea exorrhiza</i>	15

La composición de especies de plantas de la Plata-Bahía Málaga formó un grupo distinto al grupo de Isla Palma-Bahía Málaga, de acuerdo al NMS (Figura 1).

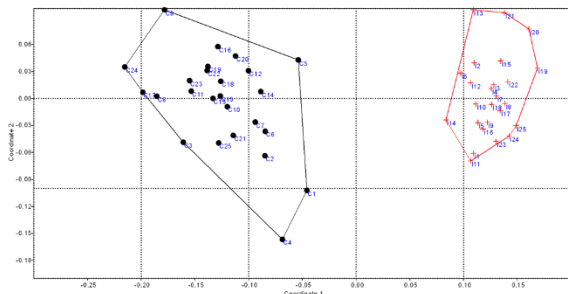


Figura 1. Escalamiento no métrico multidimensional de especies de plantas de las parcelas permanentes La Plata-Bahía Málaga e Isla Palma-Bahía Málaga, Buenaventura, Colombia.

La riqueza y abundancia de especies de plantas leñosas fueron mayores para la Plata-Bahía Málaga (621 individuos) que para Isla Palma-Bahía Málaga (505 individuos). Los estimadores de riqueza indican que el número de especies en La Plata-Bahía Málaga es significativamente mayor que las de Isla de Palma-Bahía Málaga ($p < 0,001$). La curva de acumulación de especies muestra que el muestreo tuvo una eficiencia de 80% para ambas localidades. La riqueza de especies de plantas de La Plata-Bahía Málaga duplica el número de especies de Isla Palma-Bahía Málaga. La rarefacción sugiere que la riqueza de especie de plantas

de la Plata es efectivamente el doble de la del continente (Figura 2).

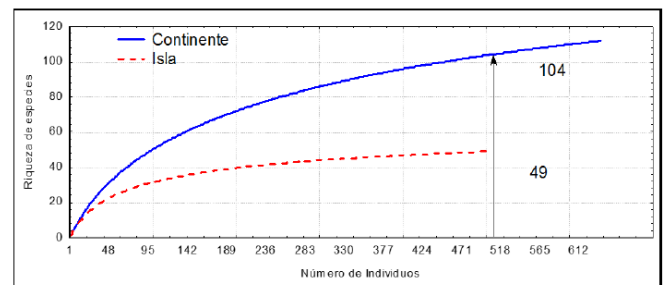


Figura 2. Curva de rarefacción de especies de plantas de las parcelas permanentes La Plata-Bahía Málaga e Isla Palma-Bahía Málaga, Buenaventura, Colombia.

El índice de Shanonn mostró mayor diversidad de especies en la Plata-Bahía Málaga que en Isla Palma-Bahía Málaga ($p < 0,001$). Adicionalmente, la abundancia de especies por subparcela fue mayor en la zona continental que insular ($p < 0,001$), así como la riqueza de especies por subparcela fue mayor en el continental que en la isla ($p < 0,001$) (Figura 3).

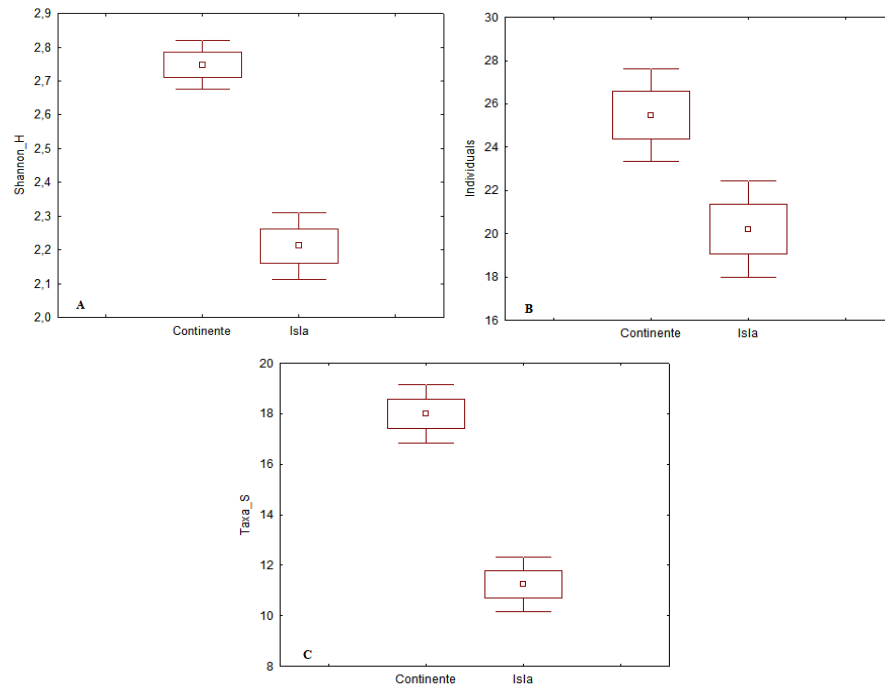


Figura 3. Diversidad (A), Abundancia (B) y Riqueza (C) de plantas de las subparcelas permanentes La Plata-Bahía Málaga e Isla Palma-Bahía Málaga, Buenaventura, Colombia.

Los rasgos funcionales de Isla Palma-Bahía Málaga y La Plata-Bahía Málaga se agrupan por zonas, un grupo de rasgos de la zona insular y otro de la zona continental, con traslape para algunos subparcelas, de acuerdo al análisis de componentes principales (PCA) (Figura 4).

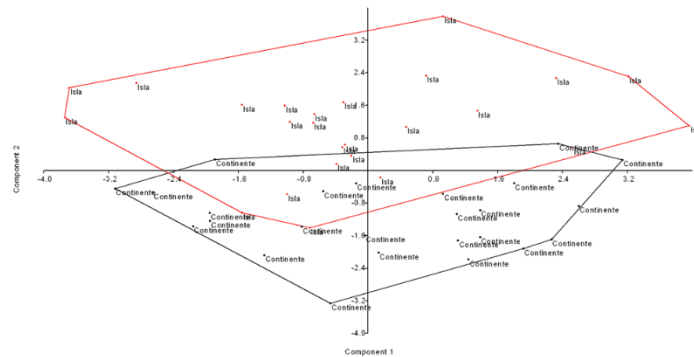


Figura 4. Análisis PCA de los rasgos funcionales de plantas de las parcelas permanentes La Plata-Bahía Málaga (negro) e Isla Palma-Bahía Málaga (rojo), Buenaventura, Colombia.

Hay diferencias significativas de rasgos funcionales entre La Plata-Bahía Málaga e Isla Palma-Bahía Málaga, donde los factores de dispersión bióticos son mayores en el continente (Figura 5A), y los abióticos son mayores en la isla (Figura 5B). El área foliar, el área foliar específica y el contenido de materia foliar seca son mayores en la zona insular, mientras que el área basal y la densidad de madera fue mayor en la zona continental (Figura 5). Por otro lado, la densidad de

madera es mayor en la zona continental (5G), el tamaño de fruto fue mayor en la zona insular (5H), el número de especies con hojas compuestas es mayor en el continente (5I) y el de especies con hojas simples es mayor en la isla (5J).

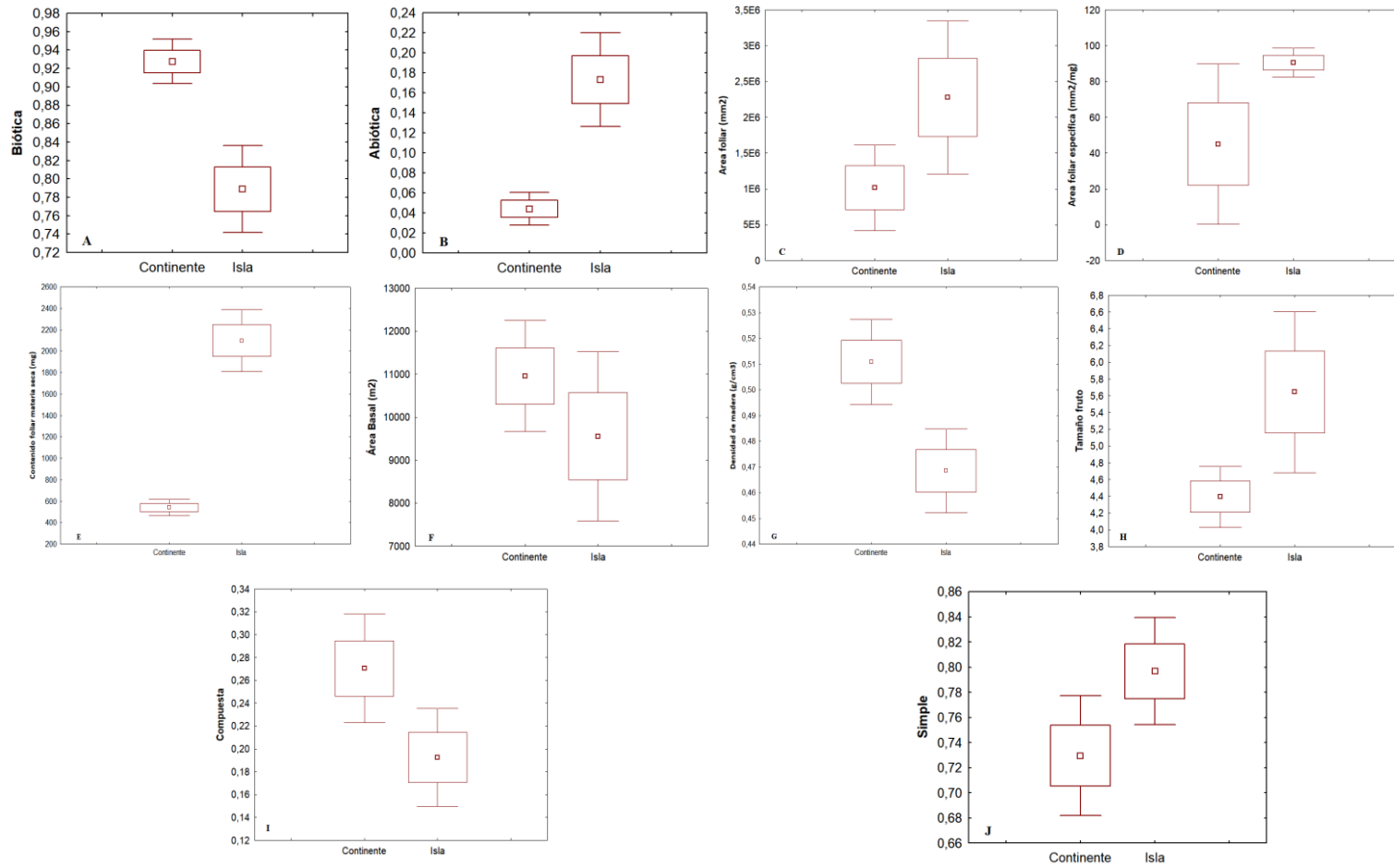


Figura 5. Rasgos funcionales de plantas de las parcelas permanentes La Plata-Bahía Málaga e Isla Palma-Bahía Málaga, Buenaventura, Colombia A. Dispersión biótica, B. Dispersión abiótica, C. Área foliar (mm²), D. Área foliar específica (mm²/g), E. Peso contenido foliar de materia seca (mg), F. Área basal (m²), G. Densidad de madera (g/cm³), H. Tamaño de fruto, I. Hoja compuesta, J. Hoja simple

No hay diferencias significativas de la diversidad funcional entre La Plata-Bahía Málaga según el índice de Rao (Figura 6).

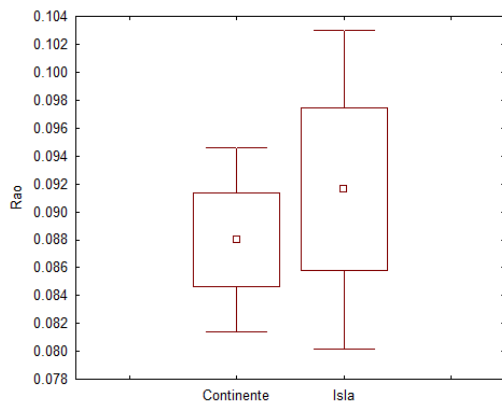


Figura 6. Índice de Rao para La Plata-Bahía Málaga e Isla Palma-Bahía Málaga.

DISCUSIÓN

La dominancia de *Iryanthera ulei* en la porción continental es alta a pesar de que es usada comercialmente como especie maderable, objeto de comercio en la Amazonia colombiana (Camacho & López 2002). Por otro lado, *Brosimum utile* se encuentra en estado de amenaza en el mundo porque la madera es usada en la producción de chapas, muebles, vigas, entre otros (López *et al.* 2006). El volumen total de madera bruta extraída anualmente en Bahía Málaga, mediante formas mecanizada y manual, asciende a 600 000 m³. Esta labor llevada a cabo sin mayor control ambiental, ha

ocasionado la destrucción de grandes áreas boscosas, favoreciendo la lixiviación de suelos, reducción de la fauna y dificultando la regeneración del bosque secundario (Arboleda 2013). Al parecer en el territorio continental de La Plata-Bahía Málaga existe extracción ilegal de madera que puede traer como consecuencia que estas especies se encuentren vulnerables.

A pesar de que *Eschweilera sclerophylla* es la especie más dominante en Isla Palma-Bahía Málaga, esta especie se encuentra en peligro de extinción en la categoría B1 según IUCN, (2001) *Hernandia* y *Heisteria* también lo están. La mayor cercanía de las islas al continente provocan más intercambio de especies (Bisconti *et al.* 2001), y esto explica la presencia de *E. sclerophylla* en Isla Palma-Bahía Málaga, debido a que se encuentra a 3 km de la zona continental. En consecuencia, el área conservada de Isla Palma-Bahía Málaga es un reservorio de conservación de especies vulnerables y en vías de extinción.

Según Pinho *et al.* (2017), la composición del bosque es influenciada por la fertilidad del suelo, pues el estudio señala que la regeneración de los bosques tropicales puede ser un proceso determinista con la fertilidad del suelo funcionando como una fuerza de ensamblaje clave a lo largo de la sucesión forestal, llevando a la convergencia hacia estrategias de uso de recursos vegetales más conservadoras y menos diversidad taxonómica. Por consiguiente, los sistemas de sucesión tardía y especialmente los bosques antiguos se componen de conjuntos de plantas relativamente diversos desde el punto de vista taxonómico, mientras que desde una perspectiva funcional estos conjuntos pueden representar un subconjunto estrecho y no aleatorio de estrategias de uso de recursos capaces de tratar con baja disponibilidad de recursos (suelos pobres). En el caso de la Plata-Bahía Málaga comparado con Isla Palma se cumple la diversidad taxonómica de la porción continental, aunque estas zonas requieren un estudio detallado de suelo.

En la ecología de los bosques tropicales, los factores que gobiernan los cambios en la composición y estructura de comunidades de plantas son altamente notorios a diferentes escalas (Baldeck *et al.* 2016). En este caso, la riqueza y la abundancia de especies de plantas leñosas fueron mayores en La Plata-Bahía Málaga que para Isla Palma. El tamaño del área de estudio es un factor determinante en el número de especies que una isla puede tener, es decir, a mayor área más individuos están presentes en una isla, por lo tanto es más probable que el área continental tenga más especies (MacArthur & Wilson 2015). El área puede tener un papel importante en la riqueza de especies de plantas (Ames *et al.* 2012), y esto explicaría la mayor riqueza y abundancia de especies de plantas por cuadrante en La Plata-Bahía Málaga comparado con Isla Palma-Bahía Málaga. Previamente con cinturones de Gentry se encontró el mismo patrón, lo cual puede ser consecuencia de una mayor intensidad de perturbación en la Isla (Soto *et al.* 2015).

Existen diferencias entre los rasgos funcionales de la zona insular y continental, que pueden deberse a que los factores ambientales de los dos territorios son diferentes. Por ejemplo, en la parcela permanente de Isla Palma existe una influencia de aislamiento y efecto de borde, donde el microclima oscuro y húmedo del bosque contrasta notoriamente con las condiciones secas y agrestes de los hábitats abiertos circundantes. (Harper *et al.* 2005). Mientras que en la parcela permanente de La Plata-Bahía Málaga no existe una influencia de fragmentación ni efecto de borde tan drástico.

La dispersión de semillas en el continente fue mayor por medio de factores bióticos que en la Isla, que puede ser explicado por el área más pequeña de Isla Palma-Bahía Málaga, con 138 ha y aislada de la zona continental. En consecuencia, Isla Palma-Bahía Málaga aparentemente tiene baja presencia de animales comparada con La Plata-Bahía Málaga que se encuentra en la zona continental, y posee aproximadamente 47094 ha (Cantera *et al.* 1999). En contraste, la dispersión abiótica fue mayor en la isla que en la zona insular, que es explicado por la poca cantidad de fauna y mayor influencia de vientos en Isla Palma-Bahía Málaga. Las localidades insulares presentan una baja riqueza de especies de fauna en comparación con ambientes continentales de igual área. Esta baja riqueza se debe a que la probabilidad de inmigración disminuye con la distancia al continente, al igual que la probabilidad de extinción aumenta al reducirse el tamaño de la isla (MacArthur & Wilson 2015, Giraldo *et al.* 2014, Losos, & Ricklefs, R 2009 y Wright 1980). A pesar de esto, Lohbeck *et al.* (2015) demuestra que en los bosques húmedos las diferencias en el volumen de la semilla pueden estar estrechamente relacionadas con diferentes grupos de dispersores de animales en lugar de la dicotomía biótico-abiótico. Estos autores afirman que la dispersión biótica aumenta la posibilidad de ser dispersado a sitios seguros, mientras que las semillas más grandes aumentan el éxito del establecimiento, que es importante en ambientes sombreados.

Por otro lado, el área foliar, el área foliar específica y el contenido foliar de materia seca son mayores en la zona insular. Hay un espectro continuo de variación foliar que tiene dos extremos, en un lado se ubican las especies adquisitivas, con altos valores de área foliar específica y contenidos de nutrientes foliares, nitrógeno y fósforo, lo que genera elevadas tasas de respiración, asimilación y fotosíntesis (Wright *et al.* 2004), y baja inversión estructural relacionada con la defensa física de las plantas contra la herbívora (alto contenido foliar de materia seca) (Coley 1983). En el otro extremo del espectro se encuentran las especies conservativas, con baja área foliar específica, bajas concentraciones de nutrientes foliares, lentas tasas metabólicas, con alta inversión de carbono en estructuras resistentes físicamente, lo que disminuye la herbívora e incrementa la longevidad foliar (Reich *et al.* 1999). Cabe resaltar que las especies con un nivel alto de área foliar específica y hojas de vida corta tienen rápido retorno de las inversiones foliares, invierten pocos recursos en hojas, tienen corta vida y crecen rápidamente, de manera que aprovechan los recursos y superan a sus vecinos. Por el contrario, las especies con un nivel de área foliar específica baja y de larga vida son más persistentes e invierten sus recursos en un lento pero seguro retorno de las inversiones (Sterck & Borges 2006). Estas especies invierten en hojas resistentes y bien protegidas con bajos contenidos de nutrientes que pueden disminuir la herbívora (Coley 1983) y los riesgos físicos, lo que aumenta la vida útil de las hojas y aumenta la persistencia de las plantas. Por factores ambientales como el efecto de borde en Isla Palma-Bahía Málaga, las plantas leñosas muestran estas estrategias de supervivencia.

El área basal en la zona continental fue ligeramente mayor que en la Isla. La Plata-Bahía Málaga contiene un bosque dominado por especies maderables que es usada para construcción y creación de objetos de larga duración (Camacho & López 2002). Además, en los bosques húmedos el área basal aumenta rápidamente con la edad del sitio donde se establecen los árboles leñosos (Chazdon *et al.* 2007), lo que indica que las especies que se encuentran en la zona continental tienen un tiempo de existencia más prolongado. De manera que la sucesión vegetal es mayor en Isla Palma-Bahía Málaga, donde se observa mortalidad de árboles por factores climáticos como altos vientos.

La densidad de madera es mayor en el continente que en la isla. El área foliar tiende a disminuir con el aumento de la densidad de madera (Baraloto *et al.* 2010). La baja densidad de madera en Isla Palma-Bahía Málaga indica un crecimiento más rápido, debido al bajo costo de la construcción volumétrica y una larga capacidad hidráulica. Mientras que una alta densidad de madera como la presentada en La Plata-Bahía Málaga, conduce a una alta supervivencia debido a la acción biomecánica y la seguridad hidráulica, resistencia contra patógenos, herbívoros o daño físico (Pérez

et al. 2013). Baraloto *et al.* (2010) encontró que la familia Sapotaceae, tiende a tener hojas más gruesas con mayor relación C:N debido al látex rico en C y contiene especies con hojas grandes, densas y madera ligera (algunas de *Micropholis*), y otras con hojas más pequeñas y densas con madera más pesada (algunos *Pouteria*). Estos autores probaron que los rasgos funcionales relacionados con el tallo y las ramas de las plantas leñosas también co-varían con rasgos de las hojas. Es decir, hay un gradiente de variación adicional definido, por un lado, por especies con hojas grandes y gruesas y madera liviana (por ejemplo, *Carapa* spp., Meliaceae), y por especies con hojas pequeñas, económicas y madera densa, incluyendo muchas especies tropicales comunes tales como *Aspidosperma* spp. (Apocynaceae).

El suelo parece ser un factor determinante en la diversidad funcional de los bosques. Según Pinho *et al.* (2017), la media ponderada por la comunidad de todos los rasgos funcionales mostraron fuertes relaciones con el área basal y la fertilidad del suelo; el área foliar específica se relacionó positivamente con el área basal de la parcela, mientras que el espesor de la hoja y la succulencia fueron inversamente relacionados con el área basal. Por el contrario, en este estudio, el área foliar específica y el contenido de materia seca está inversamente relacionada con el área basal, tanto en la isla como en el continente.

La Plata-Bahía-Málaga tiene un mayor número de individuos con hojas compuestas e Isla Palma con hojas simples, esto podría influir en los resultados del

área foliar, pues una hoja simple ocupa mucho más espacio que una compuesta. Además, el factor intensidad lumínica puede influir en la selección de individuos, debido a que las especies con hojas compuestas a menudo tienen hojas fotonásticas, que pueden evitar una alta insolación y por lo tanto resistir altas temperaturas y una evaporación excesiva plegando sus folíolos al mediodía o durante la estación seca. Las hojas compuestas también aumentan el enfriamiento de las hojas y el control de la pérdida de agua, aumentando de manera eficaz el área foliar para la captura de luz (Lohbeck *et al.* 2015).

Los análisis presentados en este estudio sugieren que Isla Palma-Bahía Málaga posee menor riqueza y abundancia que La Plata-Bahía Málaga, en contraste al área foliar, área foliar específica y contenido foliar de materia seca, que son mayores en la zona insular y tienden a disminuir con el aumento de la densidad de madera. A pesar de estos resultados, no hay diferencias significativas entre la diversidad funcional de las dos zonas y por lo tanto se necesitan más comparaciones para evaluar los factores que influyen en la variación de los rasgos funcionales en los dos territorios.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todos los integrantes del Grupo de Investigación de Ecología y Diversidad Vegetal (EDV) por el apoyo técnico, logístico, teórico y científico. Al Instituto Von Humboldt por los datos suministrados de la parcela permanente de La Plata-Bahía Málaga.

LITERATURA CITADA

- Alvarez, E., Jaramillo-Giraldo, G. C., Cogollo-Rivera, C. C., Martínez-Higuera, H., Rojas, E., & Fernández-Méndez, F. (2016), Structure and diversity of the three plant associations in the San Juan River Delta, Chocó, Colombia. *Revista Árvore*, 40(5), 833-843.
- Ames, S., Pischke, K., Schoenfuss, N., Snobl, Z., Soine, J., Weiher, E., & Wellnitz, T. (2012), Biogeographic patterns of lichens and trees on islands of the Boundary Waters Canoe Area Wilderness. *Bios*, 83(4), 145-154.
- Arboleda H. (2013), "Bahía Málaga: ¿Realidad o desastre?". *Boletín socioeconómico*. No. 26, 1993
- Baldeck, C. A., Tupayachi, R., Sinca, F., Jaramillo, N., & Asner, G. P. (2016), Environmental drivers of tree community turnover in western Amazonian forests. *Ecography*, 39(11), 1089-1099.
- Baraloto, C., Timothy Paine, C. E., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A. M., Héraul, B., Patiño, S., Roggy, J., & Chave, J. (2010), Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology letters*, 13(11), 1338-1347.
- Bisconti, M., Landini, W., Bianucci, G., Cantalamessa, G., Carnevale, G., Ragaini, L., & Valleri, G. (2001), Biogeographic relationships of the Galapagos terrestrial biota: parsimony analyses of endemism based on reptiles, land birds and *Scalesia* land plants. *Journal of Biogeography*, 28(4), 495-510.
- Bunnefeld, N., & Phillimore, A. B. (2012), Island, archipelago and taxon effects: mixed models as a means of dealing with the imperfect design of nature's experiments. *Ecography*, 35(1), 15-22.
- Camacho, R. L., & López, D. C. (2002). *Manual de identificación de especies maderables objeto de comercio en la Amazonia colombiana*. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas "SINCHI". Bogotá. Pg 98.
- Camacho, L., López, R. N., González, J. A. M., Vecht, M. I. A., Castañeda, K. R., Barboza, M. P., & Camacho, A. R. L. (2006). *Manual de identificación de especies no maderables del corregimiento de Tarapacá, Colombia* (No. Doc. 22098) CO-BAC, Bogotá.
- Cantera, J. R., Neira, O., & Ricaurte, C. (1998), *Bioerosión en la costa pacífica colombiana*. Fondo Fen Colombia.
- Carrasquilla, L. (2006), Árboles y arbustos de Panamá. *Editora Novo Art, SA Ciudad de Panamá, República de Panamá*.
- Chain, A., Imbach, P., Vilchez-Mendoza, S., Vierling, L. A., & Finegan, B. (2017), Potential trajectories of old-growth Neotropical forest functional composition under climate change. *Ecography*.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J., Nelson, B., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., & Lescure, J. P. (2005), Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., & Finegan, B. (2007), Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1478), 273-289.
- Coley, P. D. (1983), Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological monographs*, 53(2), 209-234.
- Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S. Y., Mao, C. X., Chazdon, R. L., & Longino, J. T. (2012), Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of plant ecology*, 5(1), 3-21.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., Steege, H., Morgan, H., van der Haijden, J., & Pausas, J. G. (2003), A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., & Laurent, G. (2001), A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional ecology*, 15(5), 688-695.
- Giraldo, A. (2012), "Tamaño y estructura poblacional de la tortuga sabaletera (*Rhinoclemmys nasuta*, Testudines: Geoemydidae) en un ambiente insular del Pacífico colombiano." *Caldasia* 34.1: 109-125.
- Giraldo, A., Garcés-Restrepo, M. F., Quintero-Angel, A., Bolívar, W., & Velandia-Perilla, J. H. (2014). Vertebrados terrestres de isla PalMa (Bahía Málaga, Valle del Cauca, Colombia). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 18(2), 183-202.
- Guevara, M., and F. Campos. (2003), *Identificación de áreas prioritarias para la conservación de cinco ecorregiones en América Latina: GEF*. Pp (1010-00). Ecorregión Chocó-Darién.
- Harper, K., Macdonald, S., Burton, P., Chen, J., Brososfske, K., Saunders, S., Euskirchen, S., Malanding, S., & Esseen, P. (2005), Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19(3), 768-782.

- Humboldt. (2015), "Composición florística y estructura de una parcela permanente en bosques húmedos tropicales de Bahía Málaga, municipio de Buenaventura, Valle del Cauca", available at: <http://data.sibcolombia.net/parcelas/resource/189> (accessed: 01 October 2015)
- International Union for Conservation of Nature, Natural Resources, IUCN Species Survival Commission, International Union for Conservation of Nature, & Natural Resources. Species Survival Commission. (2001), *IUCN Red List categories and criteria*. IUCN.
- Kubitzki, K. (Ed.). (2013), *Flowering Plants. Eudicots: Malpighiales* (Vol. 11). Springer Science & Business Media.
- Lakshmi, V., Pandey, K., KMishra, S., Srivastava, S., & Kagarwal, M. (2009), An overview of family Hernandiaceae. *Records of Natural Products*, 3(1), 1.
- Lawrence, W. F. (2008), Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological conservation*, 141(7), 1731-1744.
- Leaño, C. & P. Saravia. (1998), *Monitoreo de parcelas permanentes de medición en el bosque Chimanes*. Documento técnico 67. Santa Cruz, Bolivia.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L., & Bongers, F. (2015), Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *PloS one*, 10(4), e0123741.
- Losos, J. B., & Ricklefs, R. E. (Eds.). (2009), *The theory of island biogeography revisited*. Princeton University Press.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (2015), *Theory of Island Biogeography. (MPB-1)* (Vol. 1). Princeton University Press.
- McCune, B., Grace, J. B., & Urban, D. L. (2002), *Analysis of ecological communities* (Vol. 28). Glendon Beach, OR: MjM software design.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000), Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853.
- Pérez, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Urcelay, C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, 61(3), 167-234.
- Pinho, B. X., Melo, F. P., Arroyo-Rodríguez, V., Pierce, S., Lohbeck, M., & Tabarelli, M. (2017), Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. *Journal of Ecology*.
- Pinto, P. (1993), "José Cuatrecasas y la flora y la vegetación": 168-179 (en) LEYVA, P.(ed.) Colombia Pacífico, Tomo I." *Fondo José Celestino Mutis, FEN, Bogotá*.
- Poveda, M., Rojas, C., Ll, P. R., & A Rangel Ch, O. (2004), *El Chocó biogeográfico: ambiente físico* (No. Doc. 21403) CO-BAC, Bogotá).
- Rangel, J. O., & Aguilar-P, M. (1995), Una aproximación sobre la diversidad climática en las regiones naturales de Colombia. *Colombia Diversidad biótica I. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá*, 25-76.
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., Walters, M. B., Vose, J. M., Gresham, C., Volin, J. C., & Bowman, W. D. (1999), Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80(6), 1955-1969.
- Salgado, B. (2016), "La Ecología funcional como aproximación al Estudio, Manejo y Conservación de la Biodiversidad: Protocolos y Aplicaciones". *Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia*.
- Soto, E., Vásquez, A. I., Moreno, M. P., & Torres-González, A. (2015), Island effect on diversity, abundance and vegetation structure in the Chocó Region. *Acta Botanica Brasílica*, 29(4), 509-515.
- Sterck, F. J., & Bongers, F. (2001), Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology*, 89(1), 1-13.
- Thomassin, B. A., & Arnaud, P. M. (1999), Faunal zonation and assemblages in the Pacific Colombian mangroves. In *Diversity and Function in Mangrove Ecosystems* (pp. 17-33). Springer Netherlands.
- Vallejo, J., Álvarez, M. I., Devia, E., Galeano, W., Londoño, G., & López, A. C. (2005), *Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de Colombia* (No. LC-0125). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Vásquez, A. I. (2014), Estructura y diversidad de la vegetación del Parque Nacional Natural de la Isla Gorgona, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 62(1).
- Velandia-Perilla, J. H., Garcés-Restrepo, M. F., Moscoso, M. C., & Giraldo, A. (2012), "Estructura y composición del ensamblaje de murciélagos de sotobosque en Isla Palma, Bahía Málaga, Valle del Cauca". *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 16(1), 215-225.
- Wright, S. J. (1980). Density compensation in island avifaunas. *Oecologia*, 45(3), 385-389.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., & Ackerly, D. D. (2004), The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821.