

**GRUPOS FUNCIONALES DE PLANTAS COMO ESTIMADORES DE CARBONO EN  
BOSQUE SECO DEL CARIBE COLOMBIANO**

**MAESTRIA EN MANEJO USO Y CONSERVACION DEL BOSQUE  
UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSE DE CALDAS**

**CARMEN ROSA MONTES PULIDO**

**Directora ANGELA PARRADO ROSSELLI, Ph.D.**

**Codirector: ESTEBAN ALVAREZ DAVILA. PhD (C)**

**TRABAJO DE GRADO**

**Presentado como requisito parcial para optar al título de  
MAGISTER EN MANEJO, USO Y CONSERVACION DEL BOSQUE**

**Bogotá, D.C., Marzo de 2016**

**APROBADO**

---

**ANGELA PARRADO ROSSELLI, Ph.D.**

**Bióloga**

**Directora**

---

**ESTEBAN ALVAREZ DAVILA, Ph.D.(C)**

**Ingeniero Forestal**

**Codirector**

---

**EVALUADOR 1**

---

**EVALUADOR 1**

## Contenido

RESUMEN .....	6
ABSTRACT .....	7
1. INTRODUCCION GENERAL .....	8
1.1 Diversidad funcional y rasgo funcional.....	8
1.2 Grupos funcionales de plantas .....	10
1.3. Modelos aplicados a rasgos y a grupos funcionales .....	11
1.4. Bosque seco tropical.....	12
1.5. Biomasa en bosque seco tropical –bsT- .....	13
1.6. Métodos estimación carbono .....	16
1.7. Modelos para estimación de biomasa aérea .....	16
2. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN .....	17
3. JUSTIFICACIÓN.....	20
4. OBJETIVOS.....	23
4.1 Objetivo general .....	23
4.2 Objetivos específicos.....	23
CAPITULO I.....	24
RELACIÓN DE LA DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL CON EL CARBONO DE LOS BOSQUES SECOS DEL CARIBE.....	24
RESUMEN .....	24
ABSTRACT .....	25
INTRODUCCION.....	26
MATERIALES Y METODOS.....	29
RESULTADOS .....	33
DISCUSIÓN.....	42
CONCLUSIONES.....	44
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS .....	46
CAPITULO II.....	53
GRUPOS FUNCIONALES DE PLANTAS COMO ESTIMADORES DE CARBONO EN BOSQUE SECO DEL CARIBE COLOMBIANO .....	53
RESUMEN .....	53

<i>Palabras clave:</i> .....	54
INTRODUCCIÓN.....	55
MATERIALES Y METODOS.....	58
RESULTADOS .....	61
DISCUSION.....	70
CONCLUSIONES.....	73
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS .....	75
ANEXOS .....	85
DISCUSION GENERAL .....	90
III CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES .....	91
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS .....	94

### INDICE DE TABLAS

Tabla 1 datos climáticos del área de estudio .....	30
Tabla 2.riqueza, abundancia y diversidad de familias, géneros y especies en 5 parcelas de 1-ha del bosque seco del caribe colombiano.....	34
Tabla 3. Índices de similitud de Jaccard y Sorensen para 5 parcelas de 1-ha en el bosque seco del caribe colombiano.....	35
Tabla 4.coeficiente de relación por rangos de spearman para carbono almacenado con riqueza de especies, número de familias y diversidad para 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano .....	37
Tabla 5. Especies muestreadas en 5 parcelas de 1-ha en el bosque seco del caribe colombiano... ..	37
Tabla 6.media ( $\bar{x}$ ) de rasgos funcionales, error estándar (de), índices de diversidad funcional (fdvar) y media ponderada de la comunidad (mpc) de 4 rasgos funcionales para 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano.....	39
Tabla 7. coeficiente de relación de spearman (rs) entre carbono almacenado con rasgos e índices de diversidad funcional. ....	41
Tabla 1 .valores mínimos, máximos, media, mediana, y desviación estándar de 4 .....	62
Tabla 2. análisis de varianza de 4 rasgos funcionales en especies e individuos en 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano.....	63
Tabla 3. .media de rasgos funcionales, desviación estándar y anova para 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano.....	64
Tabla 4. correlaciones de spearman para los rasgos funcionales medidos en 5 parcelas de muestreo del bosque seco del caribe colombiano.....	65
Tabla 5. .media, rangos y desviación estándar de TFPs en 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano.....	67
Tabla 6. prueba de levene, prueba t, y función canónica discriminante de los rasgos calculados de acuerdo a los valores mostrados por las especies dentro de cada grupo funcional. ....	68
Tabla 7. comparación entre el carbono almacenado por cada grupo funcional .....	68
Tabla 8. modelación de carbono en biomasa aérea mediante grupo funcional de plantas 1y 2.....	69

## **INDICE FIGURAS**

Figura 1. Especies con mayor cantidad de carbono almacenado en cada parcela .....	36
Figura 2. Grupos funcionales de plantas asociados a carbono, obtenidos mediante grupos jerárquicos. ....	66

## **ÍNDICE DE ANEXOS**

ANEXO 1. Localización del área de estudio. los círculos negros indican la ubicación de cada una de las 5 parcelas permanentes: sanguaré, islas rosario, ceibal, kalashe y besotes. ....	85
ANEXO 2. Lista de especies y número de individuos por especie en 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano.....	86

## **RESUMEN**

Conocer la dinámica del carbono en el bosque seco tropical es importante para definir estrategias para su conservación. Los objetivos de esta investigación fueron: 1) identificar posibles relaciones entre diversidad taxonómica y funcional con el carbono almacenado; y 2) determinar el grupo funcional de plantas que mejor predice el contenido de carbono del bosque seco tropical con el fin de optimizar las mediciones de carbono en este ecosistema. Los resultados se presentan en dos capítulos. En el primero, se detallan los resultados de las relaciones encontradas entre carbono almacenado en biomasa aérea con la riqueza de especies y con rasgos e índices de diversidad funcional. En el segundo capítulo se describen las características del grupo funcional, así como el modelo hallado para cada uno de los grupos funcionales. De manera general, se concluye que para el bosque seco del caribe colombiano se evidencian relaciones divergentes entre el carbono almacenado en la biomasa aérea con la diversidad taxonómica y funcional. Fue inversa para la riqueza de especies y positiva para la diversidad funcional. Se obtuvieron 2 grupos funcionales de plantas (TFPS). El TFPS1 presentó una tendencia hacia uso conservativo de recursos. Mientras que el TFPS2 coincidió con estrategias adquisitivas. El TFPS1 fue el que mejor predijo el carbono para las 5 parcelas. El estudio contribuye a soportar medidas que incentiven la vinculación del bosque seco a mercados de carbono.

## **ABSTRACT**

*The carbon dynamic in the dry tropical forest is important for define strategies for its conservation. The objectives of this research were: 1) identify the possible relationships between taxonomic and functional diversity in the stored carbon; and 2) establish the functional group of plants with the better prediction of carbon content in the tropical dry forest in order to optimize the carbon measurements in the ecosystem. The results are presented in two chapters. In the first one, are detailed the results of the relationships between stored carbon with the species richness and with functional diversity features and indexes. In the second chapter are described the Plant functional types characteristics, and, the developed model for every single functional group. In a general way, is concluded for the Colombian dry forest, the evidence of divergent relationships between the stored carbon with the taxonomic and functional diversity. Two (2) PFT were obtained. The PFT 1 presents a tendency to conservative use of resources, in the other hand, the TFPS2 coincide with the acquirement strategy. The PFT 1 was the one that better predicts carbon in the five parcels. This study contributes to support actions over the entailment of dry forest in carbon markets.*

.

# 1. INTRODUCCION GENERAL

## 1.1 Diversidad funcional y rasgo funcional

La diversidad funcional es un importante componente de la biodiversidad (Petchey & Gaston, 2002, 2006). Esta se ha definido de varias formas: “la distribución y rango de rasgos funcionales presentes en una comunidad o ecosistema” (Díaz & Fargione, 2006), “los componentes de la biodiversidad que tienen impacto en el funcionamiento del ecosistema” (Tilman, 2001) y “el valor, rango y abundancia relativa de rasgos de un organismo en una comunidad” (Díaz, *et al.*, 2006). En general, las definiciones de diversidad funcional pueden agruparse en dos categorías. La primera, trata al organismo como una unidad y enfatiza en la cantidad y propiedades del organismo, como los grupos funcionales. La otra considera el rasgo como una unidad y destaca el rango y distribución de los rasgos, como la diversidad de rasgos funcionales (Hillebrand & Matthiessen, 2009; Schleuter, *et al.*, 2010).

En este ámbito el concepto de rasgo se entiende como *“una característica morfológica, fisiológica o fenológica medible individualmente, desde célula hasta organismo, sin referencia al ambiente o a otro nivel de organización”* (Violle, 2007), Esta definición implica que para definir el rasgo no se requiere información externa al individuo (factores ambientales) o a otro nivel de organización (población, comunidad o ecosistema).

Algunos autores han reportado que los rasgos funcionales determinan el carbono almacenado en biomasa. Por ejemplo, en bosque natural de Isla Barro Colorado y plantaciones mixtas en Sardinilla (Panamá) se reportó que especies con baja masa foliar por área incrementó el carbono almacenado en la plantación, mientras una larga proporción de árboles de gran altura y especies con alta masa foliar por área incrementa el carbón almacenado en bosque natural (Ruiz-Jaen *et al.*, 2011). En ecosistema

semiárido del Chaco argentino se midieron 6 rasgos funcionales de plantas en 27 especies. Se calculó la media ponderada de la comunidad (MPC) y la divergencia funcional (FDvar) de cada rasgo y de múltiples rasgos (FDiv). Tanto la MPC y FDvar de la altura de la planta y la densidad de la madera, pero no de los rasgos de hoja, explicaron el carbono almacenado. Las relaciones de FDvar de rasgos de tallo y FDiv con carbón almacenado fueron todas negativas (Conti & Diaz, 2013).

En el caso del almacenamiento de carbono los estudios realizados en diferentes continentes reportan 21 rasgos que capturan información conexas a las interacciones de la planta para el almacenamiento de carbono. En este estudio se seleccionaron cuatro: área foliar específica, concentración de nitrógeno en hoja, Concentración de carbono foliar y contenido foliar de materia seca, atendiendo a su facilidad de medición, los cuales se detallan a continuación.

El área foliar específica es el área de uno de los lados de la hoja fresca dividida por su masa seca, expresada en  $\text{mm}^2/\text{mg}$ . Presenta una fuerte y positiva correlación con la tasa de crecimiento relativo de la planta (Cornelissen *et al.*, 2003) y con rasgos fisiológicos como tasa fotosintética y químicos como concentración foliar de nitrógeno (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Especies con alta área foliar específica tienen alta concentración de componentes citoplasmáticos/ vacuolares como proteínas, minerales y ácidos orgánicos; mientras que especies con baja área foliar fotosintética tienen más componentes en la pared celular, especialmente lignina y fenoles solubles (Poorter, 2002).

Contenido foliar de materia seca (CFMS). Es la relación entre el peso seco y el peso fresco de la hoja expresado en  $\text{mg/g}$ . Hojas con alto CFMS tienden a ser relativamente gruesas por lo que se asume que sean más resistentes a daños físicos respecto a hojas con bajo CFMS (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013)

Concentración foliar de nitrógeno, por unidad de masa seca, expresada en mg/g, tiende a estar correlacionada con la tasa fotosintética máxima. La tasa de concentración de nitrógeno se usa como herramienta para evaluar si la disponibilidad de nitrógeno es limitante para procesos de ciclaje de carbono en el ecosistema (Cornelissen *et al.*, 2003).

## **1.2 Grupos funcionales de plantas**

Los rasgos de plantas funcionales se han usado para identificar grupos de especies que responden de manera similar a un determinado factor ambiental. Los grupos o tipos funcionales de plantas (TFPs) pueden ser definidos como *conjuntos de plantas que exhiben respuestas similares a condiciones ambientales y tienen efectos análogos en procesos ecosistémicos dominantes* (Lavorel *et al.*, 1997). La agrupación de especies de plantas sobre la base de rasgos comunes reduce la amplia diversidad de especies a un pequeño número de grupos funcionales de plantas (TFPs), los cuales son capaces de identificar principios generales para el funcionamiento de ecosistemas y pueden usarse para hacer predicciones (Duru *et al.*, 2009).

Se han clasificado especies de plantas de los bosques semidecíduos de Ghana en pioneras de bosque seco y pioneras de bosque húmedo. El criterio fue la variación de las tasas de crecimiento bajo diferentes condiciones de humedad del suelo (Baker *et al.*, 2003). En México se clasificaron 33 especies en dos grupos funcionales, sobre la base de área foliar específica (AFE), altura de árboles maduros, densidad de la madera y masa de semillas (Saldaña-Acosta *et al.*, 2008).

### **1.3. Modelos aplicados a rasgos y a grupos funcionales**

En la conformación de grupos o tipos funcionales de plantas se ha empleado el criterio de Análisis de Componentes Principales (ACP) así como un método de agrupamiento jerárquico numérico simple con el Coeficiente de Similitud General de Gower. Un ejemplo de esta aplicación se presenta en el Chaco para determinar la contribución de la vegetación leñosa en el almacenamiento de carbono (Iglesias *et al.*, 2012). En la misma región del Chaco y con la finalidad de probar la hipótesis de asociación entre diferentes componentes de la diversidad funcional y el almacenamiento de carbono se utilizó análisis de regresión lineal simple para probar dicha asociación. Todas las variables que explicaron significativamente el carbono se incluyeron en una regresión lineal múltiple para seleccionar los mejores predictores de almacenamiento de carbono en diferentes ecosistemas (Conti & Diaz, 2013).

Otro ejemplo de predicción de almacenamiento de carbono con uso de rasgos funcionales se realizó en la Isla Barro Colorado (Panamá) para explicar diferencias en el almacenamiento de carbono por bosque natural y plantado, a partir de la diversidad y dominancia de rasgos funcionales, se empleó regresión lineal con las variables carbono almacenado por árbol contra densidad del tallo y luz aprovechable, utilizando modelos residuales como variable. Para estimar la variación explicada por cada matriz independiente y evaluar el rendimiento del modelo se utilizó el  $R^2$  ajustado, el cual controla el tamaño de la muestra y el número de predictores. También se utilizó el factor de varianza para seleccionar las variables independientes y excluir los valores mayores a 10 (Ruiz-Jaen & Potvin, 2011).

#### **1.4. Bosque seco tropical**

El bosque seco tropical se caracteriza por una marcada estacionalidad en la distribución de lluvias que resulta en varios meses de sequía (Mooney *et al.*, 1995). También se define como un tipo de vegetación donde al menos el 50% de las especies vegetales son tolerantes a la sequía, con temperatura anual  $\geq$  a 25°C, precipitación anual total de 700 a 2000 mm y sequía  $\geq$  3 meses al año (<100 mm) (Sánchez-Azofeifa, 2005).

El interés en estimar carbono en bosque seco tropical colombiano obedece a cuatro de las características que presenta este ecosistema en el país. La primera relacionada con su representatividad. Los bosques secos de Colombia son los ecosistemas más amenazados, quedando una extensión no mayor a 717.000 ha en el país. En el caribe colombiano se encuentra el 51% del total nacional y los mayores remanentes en mejor estado de conservación (Pizano & García, *et al.*, 2014). Presenta diferencia en diversidad de especies en pequeñas escalas geográficas (Dirzo *et al.*, 2011). La segunda refiere su agudo estado de degradación y amenaza (Janzen, 1988, Miles *et al.*, 2006) debida a presión por uso económico de sus especies leñosas y la expansión de la actividad agropecuaria. La tercera alude al alto grado de fragmentación, alcanzando promedios de tamaño de fragmento cercanos a 6 hectáreas en la cuenca alta del río Cauca (Arcila-Cardona *et al.*, 2012). Finalmente, la información científica es escasa y ha estado orientada a inventarios florísticos y algunos estudios ecológicos y de especies (Rodríguez *et al.*, 2012).

En referencia a estimación de carbono para bosque seco se encuentran valores para especies leñosas de bosque seco en Centro y Suramérica, Asia y África (Becknell *et al.*, 2012). Sin embargo para Colombia, se encontró un solo registro donde se cuantifica biomasa de 6.10 Mg/ha para el bosque seco de la zona Caribe (Álvarez *et al.*, 2012) y del cual se puede derivar una estimación de carbono.

## **1.5. Biomasa en bosque seco tropical –bsT-**

La biomasa forestal definida como la cantidad total de materia orgánica viva de árboles, expresada en toneladas secas por unidad de área, permite estimar el carbono almacenado en los bosques, dado que el 50% de ella está integrada por carbono (Brown 1997). Esta incluye la biomasa aérea y subterránea de la masa viva, como árboles, arbustos, hierbas, raíces y la masa muerta de la hojarasca y residuos gruesos y finos asociados con el suelo (Lu, 2006). En los bosques tropicales el estudio de la biomasa es dispendioso debido a su compleja estructura y variada composición de especies (Lucas *et al.*, 1998, Lu *et al.*, 2005).

Se estima que los bosques tropicales almacenan entre 193-229 Pg de carbón en la biomasa. Este rango incluye estimaciones de estados sucesionales tempranos y tardíos, así como llanuras de inundación y zonas de montaña (Saatchi *et al.*, 2011; Baccini *et al.*, 2012). En bs-T maduros y secundarios del mundo se estimó 8.7 Pg de carbón almacenado en biomasa aérea. Corresponde a 3.28, 5.05 y 0.34 Pg C para América, Asia y África, respectivamente. Si todos los bosques tropicales fueran restaurados y llevados hacia un estado maduro las estimaciones alcanzarían un valor de 22 Pg de carbono en la biomasa aérea. La biomasa potencial correspondería a 8,12 y 2 Pg C para América, Asia y África, respectivamente (Becknell *et al.*, 2012). La alta cantidad actual y potencial de biomasa en Asia, respecto a América se debe principalmente a grandes áreas del bioma bs-T en India y el Sudeste asiático.

La cantidad de biomasa en bosques maduros varía mucho en función de factores físicos (Brown & Lugo, 1990). La biomasa en bosques tropicales maduros incrementa a lo largo de gradientes de precipitación (Brown & Lugo, 1982; Murphy & Lugo, 1986; Malhi *et al.*, 2006). En la cuenca

amazónica la biomasa está bien correlacionada con la precipitación anual en gradientes entre 1000 mm y 2400 mm (Saatchi *et al.*, 2007).

En bosque seco la biomasa varía entre 28 y 390 Mg/ha (Jaramillo *et al.*, 2011; Martínez-Yrizar, 1995). Esta gran variación incluye estimaciones en bosques con estados sucesionales tempranos y tardíos, así como zonas de montaña. La precipitación en bosque seco tropical, probablemente sea el más importante factor de variación de biomasa en bs-T (Brown & Lugo, 1982). Lo que sugiere que mayor precipitación permite una mayor acumulación de biomasa por año. Otros factores que influyen en control de biomasa en bs-T incluyen la disponibilidad de luz y nutrientes y rasgos de historia de vida (Baker *et al.*, 2003). El agua puede tener el efecto más fuerte porque varía dramáticamente entre condiciones de escasez, en la estación más seca y sobreabundancia en la temporada húmeda. Las sequías fuertes y largas pueden con frecuencia restringir el crecimiento de los árboles (Eamus, 1999).

La biomasa en bosques secos secundarios se recupera a una tasa rápida. La máxima biomasa se alcanza después de aproximadamente 3-5 décadas. Las rápidas tasas de recuperación después del disturbio se atribuye a una combinación de factores que incluyen su estructura simple, comparada con el bosque tropical muy húmedo, al predominio de semillas dispersadas por el viento (Vieira & Scariot, 2006) y al alto número de árboles que pueden rebrotar después del disturbio (Ewel, 1977).

Se ha encontrado que la acumulación de biomasa en bs-T secundarios está en función de la edad del rodal. Aunque también está asociada a la precipitación media anual. La biomasa máxima alcanzada en sitios de la misma edad se alcanzó en sitios más húmedos (1500-2000 mm) respecto a áreas más secas o intermedias (Becknell *et al.*, 2012).

El mecanismo caducifolio de algunas especies del bs-T es probablemente un elemento importante detrás de la relación precipitación media anual –biomasa. Muchas especies en el bs-T se distribuyen

de acuerdo con la disponibilidad de agua (Balvanera *et al.*, 2011). También los sitios con menor precipitación tienen alta proporción de árboles de hojas caducas (Singh & Kushwaha, 2005). La disponibilidad de agua limita el inicio y el final del periodo de crecimiento de árboles caducifolios porque activa el brote y abscisión de la hoja, (Borchert, 1994; Reich & Borchert, 1984). A diferencia de las especies siempre verdes, los árboles deciduos no pueden aprovechar la lluvia intermitente durante la época seca. Las especies deciduas son potencialmente dañadas si las lluvias de la estación seca causan un brote de hojas temprano. Estas circunstancias pueden conducir a una menor productividad y bajar la cantidad de biomasa en bosques maduros. Los árboles de hoja caduca, en zonas más húmedas, pueden sostener sus hojas mayor tiempo y propiciar mayor productividad y baja mortalidad. Después de años de mayor productividad y menor mortalidad, bosques en el extremo húmedo del bs-T logran mayor biomasa respecto a los bosques más secos. Estudios experimentales presentan que el incremento en disponibilidad de agua puede o no incrementar la productividad pero que sin duda la restricción de agua disminuye la productividad (Cavelier *et al.*, 1999; Yavitt & Wright, 2001). Además la mortalidad de árboles parece aumentar con la escasez de agua (Segura *et al.*, 2003). En India, la mortalidad de árboles está negativamente correlacionada con la precipitación anual (Suresh *et al.*, 2010). En las relaciones entre precipitación media anual y máxima biomasa aérea, posiblemente la escasez de agua induce la dormancia y abscisión de hojas en muchas especies del bs-T. En la medida en que se prolonga el periodo seco, la mortalidad aumenta, mientras que la productividad, acumulación de biomasa y biomasa alcanzable disminuyen (Becknell *et al.*, 2012).

## **1.6. Métodos estimación carbono**

Hay dos formas de abordar las estimaciones de biomasa de acuerdo al tipo de método utilizado: *Métodos de mediciones directas en parcelas y métodos indirectos*. Los primeros implican medir por parcela el diámetro, la altura y la densidad de la madera. A partir de allí hay dos opciones: la extracción y fraccionamiento del árbol para tomar el peso húmedo de tronco, ramas, flores y frutos (Klinge *et al.*, 1975) o el desarrollo de ecuaciones alométricas con los valores obtenidos en campo (Overman *et al.*, 1994; Honzak *et al.*, 1996; Nelson *et al.*, 1999). Para el primer caso, una vez seccionado el árbol se registra *in situ* el peso húmedo de sus partes, se lleva al laboratorio para deshidratarlas y obtener su peso seco. Esta información posteriormente se utiliza para predecir la biomasa por árbol, mediante regresiones que generan un modelo.

Un método indirecto consiste en utilizar la información de volumen de madera obtenida a partir de inventarios de bosque para convertirlos a biomasa (Brown *et al.*, 1989, Brown & Lugo, 1992). Este método se aplica para ecosistemas con especies raras o protegidas donde el aprovechamiento de especies no es factible. Tiene como desventajas el ocupar mucho tiempo, alto costo y ser poco práctico para niveles de análisis de país (Gibbs *et al.*, 2007; Feldespausch *et al.*, 2012).

## **1.7. Modelos para estimación de biomasa aérea**

Se consideran modelos desde una simple ecuación de crecimiento de una especie hasta complejas descripciones de funciones de un ecosistema (Houston *et al.*, 1988). La ventaja de su uso radica, por una parte, en mejorar la estimación de carbono a partir de datos provenientes de inventarios de volumen de bosque, dado que estos son abundantes y registran información de grandes áreas. De otra, permiten a través de ecuaciones de regresión, obtener modelos para una o múltiples especies mediante el uso de variables independientes como diámetro a la altura del pecho, altura del árbol y su densidad

(Brown *et al.*, 1989, Chave *et al.*, 2005). En otras palabras, permiten simplificar el procedimiento para la estimación de carbono.

Para los modelos se deben comprobar los supuestos de análisis de regresión (normalidad, independencia y homogeneidad de varianzas) para seleccionar la ecuación de mejor ajuste. Aquellos que no cumplen los supuestos son eliminados. Seguidamente se calculan indicadores de ajuste como coeficiente de determinación ajustado ( $R^2$ ) el error estándar de la estimación (SEE) y la suma de los cuadrados de los residuos de los predichos (PRESS).

También se calcula la capacidad predictiva de los modelos mediante el error cuadrático medio (EC) y la diferencia agregada (Fonseca *et al.*, 2009). Para modelos con transformaciones logarítmicas se aplica un factor de corrección (Fonseca *et al.*, 2009). En otros casos el mejor modelo se elige mediante la aplicación del criterio de información Akaike, el error residual estándar (RES) y el error relativo estimado (Álvarez *et al.*, 2012).

## **2. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN**

La biodiversidad o variedad de formas de vida tiene un fuerte efecto sobre el funcionamiento del ecosistema (Díaz *et al.*, 2006; Cardinale *et al.*, 2012). Sin embargo, los mecanismos que explican esta relación son aún motivo de debate. Así, correlaciones entre carbono y biodiversidad del bosque presentan diferentes resultados. Desde la diversidad taxonómica se han hallado relaciones positivas entre riqueza de especies y carbono almacenado en biomasa aérea (Caspersen & Pacala 2001, Ruiz-Jaen & Potvin 2011). Aunque también se evidencian relaciones negativas entre número de especies y biomasa (Chisholm *et al.*, 2013). Otros estudios indican que los rasgos funcionales son más importantes que la simple medición de riqueza para determinar carbono almacenado (Balvanera *et*

*al.*, 2005, Bunker, 2005, Kirby & Potvin, 2007, Wang *et al.*, 2011, Conti & Díaz, 2013). Por ejemplo, en Panamá se encontró que el carbono almacenado fue explicado por la riqueza de especies en plantaciones mixtas, mientras que en bosque natural lo explicó la diversidad funcional (Ruiz-Jaen & Potvin 2011). En Guanacaste, Costa Rica los rasgos AFE, NF y densidad de la madera explicaron la variación en la biomasa aérea (Becknell, & Powers, 2014). Ante esta escasa claridad es importante conocer si existen relaciones entre carbono almacenado en biomasa aérea y la diversidad taxonómica y funcional en el bosque seco del caribe colombiano.

Una posible forma de aproximarse al carbono que producen los bosques es a través de la definición de grupos funcionales de plantas relacionados con la producción de carbono. Las especies que comparten el estado o nivel de varios atributos pueden conformar un grupo funcional y ser definidos respecto a su contribución a los procesos ecosistémicos (Lavorel *et al.*, 2007). La variación interespecifica de los rasgos puede ayudar en la clasificación de especies en grupos funcionales de plantas (Von Willert *et al.*, 1990, 1992; Díaz & Cabido 1997; Lavorel *et al.*, 1997; Gitay *et al.*, 1999; Semanova & van der Maarel, 2000; Powers & Tiffin, 2010). Así que agrupar especies de plantas sobre la base de rasgos funcionales puede aportar información sobre la contribución relativa de cada rasgo a la biomasa total del ecosistema (Hoorens *et al.*, 2010). Por ejemplo, en vegetación ártica se determinó la biomasa total mediante grupos funcionales de hierbas de tundra (Chapin *et al.*, 1996). De esta manera se conoce que la vegetación bajo un régimen climático particular difiere en su habilidad para capturar, almacenar y utilizar el carbono (Catovsky *et al.*, 2002; De Deyn, *et al.*, 2008; Thompson *et al.*, 2009). Así, la clasificación de la vegetación en grupos funcionales que reflejen la captura de carbono y el evaluar cuál de los grupos predice mejor la cantidad almacenada en el ecosistema, puede contribuir a entender la dinámica de almacenamiento de carbono en el bosque seco del caribe colombiano.

Por razones de tipo logístico este estudio se adelantó durante la estación seca que corresponde al periodo diciembre-abril. Esta situación condiciona el muestreo a las especies de hoja perenne, que disponen de hojas al momento de la recolección. Varios estudios han analizado la importancia adaptativa para las especies cuando tienen hojas deciduas o perennes (Lohbeck et al., 2013; Pineda-García *et al.*, 2013; 2015) y el su balance costo beneficio (Givnish 2012) para sobrevivir durante los periodos secos. En general las especies de hojas perennes poseen otras ventajas para soportar sequía y reducir los riesgos asociados, como hojas más densas y mayor área foliar por peso invertido (Pineda-García *et al.*, 2015). Por lo tanto, en este estudio nos enfocamos en las especies de hoja perenne dada su importancia para la resiliencia del bosque seco en contexto de cambio climático. En futuras investigaciones es importante ampliar este estudio para las especies deciduas.

**Preguntas de investigación:**

1. ¿Los rasgos foliares y su diversidad están relacionados con el carbono almacenado en la biomasa aérea del bosque seco del caribe colombiano?
2. ¿Es posible obtener TFP a partir de los rasgos que predicen carbono en el bosque seco del caribe colombiano?

### 3. JUSTIFICACIÓN

La evidencia del cambio climático antropogénico como resultado del incremento de los niveles de dióxido de carbono en la atmósfera (IPCC, 2007) incrementa el interés en el rol de los bosques en su almacenamiento y flujo (Conti & Díaz, 2013). Adicionalmente cerca del 20% de emisiones anuales de carbono provienen del aclareo y cambio del uso del suelo forestal (IPCC, 2007). Para reducirla el mecanismo de financiación REED (Reducción de emisiones provenientes de deforestación y degradación del bosque) pretende compensar económicamente a los propietarios de tierras forestales en los países en desarrollo que conserven sus bosques (Wunder, 2009). Para tal fin, las partes interesadas en participar en este mecanismo deben cuantificar carbono antes y durante la implementación del proyecto para soportar el pago por el servicio ambiental (GOFC-GOLD, 2010). Estas estimaciones implican costos altos por lo que es necesario hallar soluciones costo-eficientes para cuantificar carbono en ecosistemas tropicales. En este ámbito el proyecto pretende aportar a las comunidades rurales una herramienta útil asociada a los TFPS para la estimación de C en bosque seco tropical.

Los bosques tropicales almacenan más de un cuarto del carbón terrestre (Bonan, 2008; Houghton *et al.*, 2009) y representan 90% de este (Kirby & Potvin, 2007). Este carbono almacenado puede explicarse a partir de la diversidad de rasgos (Conti & Diaz, 2013). Se plantea estimar carbono a través de grupos funcionales de plantas por razones científicas y de escasez de estudios. La primera, científica radica en que las especies de plantas difieren en su habilidad para capturar, almacenar y utilizar el carbono por lo cual las características funcionales colectivas de comunidades de plantas, bajo un régimen climático regional, pueden ser el mejor indicador de secuestro de carbono en ecosistemas terrestres (Catovsky, Bradford & Hector 2002; De Deyn, Cornelissen & Bardgett 2008; Thompson *et al.*, 2009). Los rasgos funcionales como la cantidad de madera en la vegetación y su

contenido de carbono son indicadores de carbono total almacenado en la biomasa aérea y subterránea. Rasgos asociados con gran cantidad de biomasa y alta inversión en estructura por unidad de biomasa, como la altura, la densidad de la madera y las hojas se esperan afecten directamente el almacenamiento de carbono en el ecosistema (Conti, & Diaz, 2013).

Finalmente, esta una herramienta reciente para acercarse a la funcionalidad del ecosistema por lo que aún son raros los estudios empíricos que estudian los efectos de la diversidad funcional de plantas sobre el almacenamiento de carbono y particularmente sobre bosque seco en Colombia, por lo cual, es importante contribuir con el estudio propuesto.

El interés en estimar carbono en bosque seco tropical colombiano obedece a cuatro de las características que presenta este ecosistema en el país. La primera relacionada con su representatividad: Los bosques secos de Colombia son los ecosistemas más amenazados, quedando una extensión no mayor a 717.000 ha en el país. En el caribe colombiano se encuentra el 51% del total nacional y los mayores remanentes en mejor estado de conservación (Pizano & García, et al., 2014). Presenta diferencia en diversidad de especies en pequeñas escalas geográficas (Dirzo *et al.*, 2011). La segunda refiere su agudo estado de degradación y amenaza (Janzen, 1988; Miles *et al.*, 2006) debida a presión por uso económico de sus especies leñosas y la expansión de la actividad agropecuaria. La tercera alude al alto grado de fragmentación, alcanzando promedios cercanos a 6 hectáreas en la cuenca alta del río Cauca (Arcila-Cardona *et al.*, 2012). Finalmente, la información científica es escasa y ha estado orientada a inventarios florísticos y algunos estudios ecológicos y de especies (Rodríguez *et al.*, 2012).

Finalmente, en Colombia, la Red Nacional de Parcelas Permanentes, manejadas por el Jardín Botánico de Medellín – Joaquín Antonio Uribe-ha establecido un acuerdo de cooperación con la Universidad Distrital Francisco José de Caldas para investigar sobre el funcionamiento de los

ecosistemas. En el caso particular del bosque seco tropical trabajará en 11 parcelas permanentes de 1 ha del Caribe colombiano. En este ámbito el proyecto pretende aportar a los diferentes grupos de usuarios de los bosques (JBMJAU, académica, instituciones, comunidades rurales) una herramienta fácil para la estimación de carbono en bosque seco tropical.

## **4. OBJETIVOS**

### **4.1 Objetivo general**

Evaluar si los rasgos funcionales y su diversidad y/o algún tipo funcional de plantas permiten dar aproximaciones al carbono almacenado en bosque seco del caribe colombiano

### **4.2 Objetivos específicos**

1. Evaluar y comparar la relación entre la diversidad taxonómica y funcional con almacenamiento de carbono
2. Determinar el tipo funcional de plantas que mejor predice el carbono almacenado en términos de biomasa aérea

## CAPITULO I

### **RELACIÓN DE LA DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL CON EL CARBONO DE LOS BOSQUES SECOS DEL CARIBE**

*Relationship of taxonomic and functional diversity with carbon in the dry forest of the caribbean*

Carmen R Montes-Pulido<sup>1,2</sup>. Ángela Parrado Rosselli<sup>2</sup> y Esteban Álvarez Dávila<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Universidad Nacional Abierta y a Distancia. Calle 14 sur 14-23. Bogotá. D.C. Colombia

<sup>2</sup> Universidad Distrital Francisco José de Caldas. 5ª Este No 15-82. Bogotá. D.C. Colombia

<sup>3</sup> Jardín Botánico de Medellín Joaquín Antonio Uribe. Carrera 52 No 1-82. Medellín. Antioquia. Colombia

### **RESUMEN**

Tanto la diversidad taxonómica como la funcional han sido utilizadas como indicadores de carbono almacenado en bosques tropicales. Sin embargo, los resultados presentan tendencias contrastantes. Además, varios de los estudios se han adelantado en bosques tropicales húmedos y lluviosos de alta riqueza florística. Se presenta información sobre carbono almacenado, diversidad taxonómica y funcional de rasgos funcionales en bosque seco tropical del Caribe colombiano. Entre 2007 y 2012, en 5 parcelas permanentes de 1 hectárea, se realizó censo de árboles con un diámetro promedio a la altura del pecho (DAP) mayor a 10 cm. En cada parcela se estimó el carbono en biomasa aérea de los individuos censados. Se sumó la biomasa aérea de cada individuo y se multiplicó por el factor de 0.5. El área foliar específica (AFE), concentración de nitrógeno foliar (NF), concentración de carbono foliar (CF) y contenido foliar de masa seca (CFMS) se obtuvo para árboles de 5 especies. Los resultados presentan que la riqueza de especies y la diversidad taxonómica estuvieron significativamente correlacionadas (negativamente) con el carbono almacenado en la biomasa aérea. Los rasgos funcionales AFE y CFMS estuvieron correlacionados con el carbono. El primero de forma

positiva y el segundo negativamente. El NF y CF no se relacionaron con el carbono. La divergencia funcional para carbono (FDvar-CF) estuvo positivamente correlacionada con el carbono de toda la parcela. Así mismo, correlaciones positivas se encontraron entre MPC para todos los rasgos estudiados y carbono de la parcela. En general, la investigación muestra correlaciones tanto para diversidad taxonómica y diversidad funcional con el carbono almacenado en biomasa aérea del bosque seco del Caribe colombiano.

Palabras clave:

Biomasa, bosque seco, cambio climático, Colombia, riqueza de especies, rasgo funcional

## **ABSTRACT**

*Taxonomic and functional diversity have been used as indicators of carbon storage in tropical forests but results have showed contrasting trends. Additionally, most of the studies have been carried out in very rich tropical wet and rain forests. Here, we present information on carbon storage, taxonomic and functional diversity of particular functional traits in tropical dry forests of the Colombian Caribbean. In five 1-ha permanent plots all trees with an average diameter at breast height (DBH) greater than 10 cm were inventoried between 2007 and 2012. In each plot total carbon was obtained by the sum of the aerial biomass of each individual and multiplied by a factor of 0.5. Specific leaf area (SLA), leaf nitrogen concentration (NC), leaf carbon concentration (CC), leaf dry matter (LDM). Results showed that species richness and taxonomic diversity were significantly correlated (negatively) with stored carbon in above ground biomass. As regards as functional traits, SLA and LDM were found to be significantly correlated with carbon; the former positively correlated and the latter negatively. LN and LC were not correlated to stored carbon. The variation of leaf carbon (FDvarLC) was positively correlated to total carbon per plot. Likewise, positive correlations were found for CWM for all traits studied and total carbon per plot. Overall our research demonstrates*

*correlations between both taxonomic and functional diversity and stored carbon in the aboveground biomass of a dry forest in the Colombian Caribbean.*

*Keywords: biomass; climate change; Colombia; dry forest; functional trait; species richness.*

## **INTRODUCCION**

Existe un gran interés por obtener los mejores indicadores de almacenamiento de carbono en un ecosistema para lo cual se han realizado variadas aproximaciones. Por un lado, se ha estudiado si la diversidad taxonómica puede ser un indicador del almacenamiento de carbono en un sitio (Mittelbach *et al.* 2001, Sax & Gaines 2003, Guillman & Wright 2006, Ruiz-Jaen & Potvin 2010). Por el otro lado y de manera más reciente se ha venido evaluando si la diversidad funcional puede ser útil para alcanzar el mismo propósito (Conti & Diaz 2013, Cavanaugh *et al.*, 2014).

En primer lugar, las relaciones entre diversidad taxonómica y carbono han mostrado resultados contrastantes. Por ejemplo, en un bosque húmedo de Costa Rica las correlaciones entre diversidad y biomasa, fueron altamente significativas y positivas en estados sucesionales tempranos (Lasky *et al.*, 2014). En contraste, en un bosque conservado de Panamá, la diversidad de especies arbóreas del dosel y del sotobosque mostró gran asociación con el carbono almacenado (Ruiz-Jaen & Potvin 2010). En contraste, con diferentes niveles de intervención antropogénica (bosque, zona agroforestal y pastos) no se detectaron relaciones entre la composición de especies y carbono almacenado (Kirby & Potvin 2007).

También en bosques tropicales se encontraron relaciones negativas entre riqueza de especies y biomasa en parcelas entre 0.25 y 1 ha (Chisholm *et al.*, 2013). Un posible explicación a esta relación

negativa es el proceso sucesional posterior al disturbio (Horn, 1974). Es decir, los fragmentos alterados tienen baja biomasa y alta riqueza de especies. Estos contienen más tallos y pueden contener una mezcla de especies de sucesión temprana y tardía.

Mientras que en los parches de sucesión tardía muy pocos individuos de alta biomasa dominan (Chisholm *et al.*, 2013). Otra posible explicación de estas relaciones negativas entre riqueza de especies y biomasa puede deberse al efecto de variables ambientales. Por ejemplo, la biomasa puede incrementarse con la fertilidad del suelo, aunque la riqueza de especies puede alcanzar su pico en un suelo de fertilidad intermedia (Grime, 1979).

La dirección de las relaciones entre especies y biomasa puede variar para un mismo sitio. En pequeñas extensiones a escala de parcela podría generar asociaciones positivas o negativas. (Loreau, *et al.*, 2001). La mezcla de relaciones positiva y negativa pueden atribuirse a la variación en especies entre sitios (por ejemplo la diferencia en abundancia de individuos en suelos pobres y ricos) y por ende la variación en relaciones entre riqueza de especies y variables ambientales (Schamp, Aarssen & Lee 2003; Rahbek, 2005). Por lo tanto, estudiar otro tipo de ecosistemas y tipos de intervención podría dar más luces sobre si realmente existe una relación entre la composición de la vegetación y el carbono almacenado en un sitio.

En segundo lugar, cuando se observa la diversidad funcional y su relación con carbono, los resultados han sido más consistentes. Así, estudios realizados en diferentes sitios encontraron que la dominancia y la divergencia funcional de la altura y la densidad de la madera se relacionaron positiva y significativamente con el carbono almacenado (Ruiz-Jaen & Potvin, 2010, Conti & Diaz 2013, Finnegan *et al.*, 2014). Rasgos funcionales *asociados* con una mayor biomasa y una alta inversión en estructura por unidad de masa tales como la densidad de la madera y la altura del árbol, estarían altamente relacionados con el almacenamiento de carbono (Baker *et al.*, 2004, Moles *et al.*, 2009).

Además, hay autores que han sugerido que la biomasa reflejada en rasgos de hoja como área foliar específica, baja concentración de nitrógeno foliar y contenido de materia seca foliar podrían también relacionarse con el almacenamiento de carbono (Wardle *et al.*, 2004, De Deyn *et al.*, 2008).

Teniendo en cuenta la mayoría de estudios de diversidad taxonómica y sus relaciones con carbono han sido realizados en bosques muy diversos como los bh-T, sería interesante evaluar si ecosistemas con una reportada baja diversidad de especies como lo son los bosques secos tropicales (Gentry 1982,1988, 1995; Murphy & Lugo 1986) presentan relación con el carbono almacenado y si este, a su vez, se relaciona con rasgos funcionales particulares y su correspondiente diversidad funcional. Por lo tanto, el objetivo de esta investigación fue evaluar y comparar la relación entre la diversidad taxonómica y funcional con almacenamiento de carbono en el bosque seco del caribe colombiano. Para tal fin, en cinco parcelas permanentes de 1 ha, establecidas en diferentes sitios de bosque seco tropical caribeño, administradas por el Jardín Botánico de Medellín Joaquín Antonio Uribe, se analizó la relación entre diversidad taxonómica y almacenamiento de carbono. Adicionalmente, se determinó la asociación entre carbono almacenado con los rasgos funcionales área foliar específica (AFE), concentración de nitrógeno (NF) carbono foliar (CF) y contenido foliar de materia seca (CFMS) y la diversidad funcional. Como hipótesis se plantea: Considerando el bajo número de especies y alto estado de conservación de los bosques secos del caribe colombiano se esperaría encontrar una relación negativa entre carbono y riqueza de especies y positiva entre carbono y la diversidad funcional

## MATERIALES Y METODOS

### Área de estudio.

El estudio se realizó en cinco parcelas permanentes de 1-ha el bosque seco del caribe colombiano, según el sistema de zonas de vida de Holdridge *et al.*, (1971) (Tabla 1) administradas por el Jardín Botánico de Medellín Joaquín Antonio Uribe (Álvarez *et al.*, 2013). La región tiene una temperatura que varía entre 24 y 28°C (IDEAM 2014, Sánchez-Páez *et al.* 2000). La precipitación media anual total de 1074 mm con cuatro meses de sequía (menos de 100 mm por mes, IDEAM, 2014). El rango altitudinal varía de 2 a 800 m de altitud. Los bosques del Ecoparque Los Besotes, La Hacienda El Ceibal y la Reserva natural Kalashe (de aquí en adelante Besotes, Ceibal y Kalashe), aunque son fragmentos se consideran maduros y no se tocan desde hace cerca de 30 años (E. Álvarez, pers.comm.). Los bosques del Parque Nacional Islas del Rosario (de aquí en adelante Islas del Rosario) son bosques secundarios de 40 años aproximadamente, regenerados a partir de huertos agroforestales caseros. Mientras que Sanguaré fue un potrero arbolado denso hace aproximadamente 30 años.

**Tabla 1** Datos climáticos del área de estudio

Parcela	Municipio y departamento	Coordenadas	Precipitación media anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Altitud (m)	Periodo seco
Besotes	Valledupar, Cesar	10°53'N 73°3 W	1051	29	600-800	Diciembre hasta marzo
Ceibal	Santa Catalina, Bolívar	10°68N 75°3 W	886	27	34	Diciembre hasta marzo
Islas del Rosario	Cartagena, Bolívar	10°16 N 75°40W	1190	27	4	Enero hasta Marzo
Kalashe	Santa Marta, Magdalena	11°26 N 74°1 W	1245	26	151	Enero hasta Marzo
Sanguaré	San Onofre, Sucre	9°71 N 75°7 W	1000*	26	2	Diciembre hasta marzo

\*IDEAM. Media anual de datos climáticos periodo 1993-2014

\*\*Sánchez-Páez y Álvarez-León, 1997

### Recolección de información.

*Composición florística.* La composición florística se obtuvo a partir del inventario de todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 10 cm. Los inventarios se realizaron entre el 2007 y 2012 (Álvarez *et al.*, 2013). Se calculó el número de familias, géneros, especies e individuos por parcela

### *Estimación de carbono en biomasa aérea.*

A partir de las mediciones de DAP de cada individuo con cinta diamétrica de 0.01 cm de exactitud y los datos de densidad de la madera obtenidos por Álvarez *et al.*, (2013) se calculó la biomasa aérea para cada individuo, utilizando la ecuación alométrica regional para bosque seco propuesta por Álvarez *et al.*, (2012).

$$\ln(\text{AGB}) = -3.652 - 1.697\ln(D) + 1.169(\ln(D))^2 - 0.122(\ln(D))^3 + 1.285\ln(\rho) \quad \text{Ecuación (1)}$$

donde:

AGB: biomasa aérea ( $\text{Mgha}^{-1}$ ); D: diámetro a la altura del pecho (cm) y  $\rho$ : densidad de la madera ( $\text{g/cm}^3$ ).

Esta tiene un error estándar residual de 0.336 y  $R^2$  de 0.958. Una vez obtenida la biomasa por individuo, esta se sumó por especie y para la totalidad de las especies de la parcela. Para obtener los datos de carbono, esta se transformó multiplicándola por un factor de 0.5 (Brown, 1997).

Rasgos funcionales: Se seleccionaron cuatro rasgos funcionales asociados a almacenamiento de carbono a saber: (1) área foliar específica (AFE); (2) contenido foliar de masa seca (CFMS); (3) concentración foliar de nitrógeno (NF); (4) concentración foliar de carbono (CF) (Coley *et al.*, 1985, Poorter *et al.*, 1990, Ryser & Urbas, 2000, Wright *et al.*, 2004, Ruiz-Jaen & Potvin 2011, Conti & Diaz 2013, Becknell, & Powers, 2014). Estos rasgos se midieron y caracterizaron para cinco especies que durante la estación seca disponían hojas, en cada parcela. De cada especie se seleccionaron de manera aleatoria cinco individuos y cinco hojas por individuo (Castellanos-Castro & Newton, 2014). Para los casos donde el número de individuos por especie en la parcela fue inferior a 5, se buscaron en sitios adyacentes a la parcela.

Para el muestreo de rasgos foliares se tomaron cinco hojas por árbol. Estas se depositaron en un recipiente con agua. El conjunto de hojas hidratadas se almacenó en bolsa a temperatura de 4°C durante 3 horas, mientras se colectaban las demás muestras de la jornada (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Cada hoja, incluyendo el peciolo se secó y se pesó en balanza electrónica con precisión de 0.01g (BSH 6000). El AFE y CFMS incluyeron el peciolo. Seguidamente se realizó registro fotográfico con cámara digital y se empacaron en bolsas de papel marcadas. Con el uso del programa ImageJ se determinó el área foliar. Las muestras foliares se secaron en horno a 70°C por 72 horas y posteriormente se obtuvo la masa seca. La concentración foliar de nitrógeno y de carbono se determinó con analizador elemental TruSpec marca Leco, en los laboratorios de Corpoica (Mosquera, Cundinamarca, Colombia).

### **Análisis de datos.**

La similitud florística entre parcelas se obtuvo a través de los índices de Jaccard ( $I_j$ ) y de Sorensen ( $I_s$ ) (Ludwig & Reynolds 1988, Magurran, 2004). Para el análisis de los rasgos funcionales se utilizó la media de hojas por individuo, en cada especie por parcela. La variación entre los valores de un determinado rasgo se obtuvo a través del índice de divergencia funcional (Mason *et al.*, 2003). Este se expresa en escala [0.1] en la comunidad y se calcula de la siguiente manera:

$$DFvar = \frac{2}{\pi \arctan} (5v) \text{ y } V - \sum_{i=1}^N p_i [(\ln x_i - \ln x)^2] \quad \text{Ecuación (2)}$$

donde  $x_i$  es el valor de rasgo para la especie  $i$  y  $p_i = a_i / \sum a_i$ , donde  $a_i$  es la cobertura relativa de la especie  $i$  en la parcela (Casanoves & Di Rienzo, 2012).

También se calculó los valores de rasgo dominantes por parcela con base en la media ponderada de la comunidad (Mpc) (Díaz *et al.*, 2007) de la siguiente forma:

$$Mpc(\text{rasgo } x) = \sum p_i x_i \quad \text{Ecuación (3)}$$

donde, MPC (rasgo  $x$ ) es la media ponderada de la comunidad para el rasgo  $X$ ,  $p_i$  es la cobertura relativa de especie  $i$  en la parcela y  $x_i$  es el valor de rasgo para la especie  $i$  (Garnier *et al.*, 2004)

Se aplicó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para contrastar la hipótesis de normalidad de los datos. Se utilizó ANOVA de una vía para comprobar la heterogeneidad del carbono entre parcelas y Kruskal y Wallis para rasgos e índices. Para evaluar las relaciones entre diversidad taxonómica y funcional con el carbono almacenado por parcela se aplicó el coeficiente de correlación de Spearman entre el carbono almacenado por parcela, obtenido a través de la ecuación alométrica y la riqueza y diversidad composicional y los componentes de la diversidad funcional. Todos los análisis se realizaron con SPSS v. 21

## **RESULTADOS**

### **Composición florística y carbono almacenado.**

Se encontraron en total 143 especies de árboles de más de 10 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP), pertenecientes a 39 familias en las cinco parcelas. El promedio de especies por sitio fue de 35 especies/ ha (Tabla 2). El Ceibal presentó el mayor número de especies (56) y de familias (25), mientras que Isla del Rosario el menor (18 y 15 respectivamente). El promedio de individuos por sitio fue de 386 con valores máximos en Islas del Rosario y mínimo en Sanguaré (Tabla 2).

**Tabla 2.** Riqueza, abundancia y diversidad de familias, géneros y especies en 5 parcelas de 1-ha del bosque seco del caribe colombiano

Indicador	Besotes	El Ceibal	Isla Rosario	Kalashe	Sanguaré	Promedio
No. Familias	19	25	15	16	21	19
No. Géneros	31	40	17	26	31	29
No. Especies	34	56	18	36	33	35
No. individuos	308	356	579	380	306	386
Índice de Shannon familias	3.80	3.78	2.30	3.37	3.54	3.36
Índice de Shannon géneros	4.32	4.08	2.55	3.71	3.84	3.70
Índice de Shannon especies	4.41	4.64	2.57	4.08	3.94	3.93
Carbono almacenado (Mg /ha/)	34.4	33.6	54.9	44.3	46.1	42.7

Los sitios más diversos en familias, géneros y especies fueron Ceibal y Besotes, mientras que Islas del Rosario fue la menos diversa (Tabla 2). En composición florística se encuentran grandes diferencias entre parcelas dados los valores bajos de Jaccard y Sorensen (Tabla 3). La mayor similitud la presentan las parcelas Kalashe y Besotes, mientras que la parcela más disímil es la de Islas del Rosario.

**Tabla 3.** Índices de similitud de Jaccard y Sorensen para 5 parcelas de 1-ha en el bosque seco del caribe colombiano

<i>Jaccard</i>	Besotes	El Ceibal	Islas del Rosario	Kalashe	Sanguaré
<i>Sorensen</i>					
Besotes		0,08	0,13	0,23	0,05
El Ceibal	0,16		0,06	0,07	0,06
Isla Rosario	0,23	0,11		0,08	0,04
Kalashe	0,37	0,13	0,15		0,11
Sanguaré	0,09	0,11	0,08	0,2	

El carbono almacenado por parcela varió entre sitios (Tabla 2) con promedio de 42.7 Mg/ha. El valor mínimo se observó en El Ceibal, con 33.6 Mg/ ha, seguido de Besotes, con 34.4 Mg/ha, Kalashe con 44. 3 Mg/, Sanguaré con 46.1 Mg/ha y el máximo en Islas del Rosario con 54.9 Mg/ha. Se presentaron diferencias significativas de carbono entre todas las parcelas ( $F= 7.695$ ,  $p= 0.00$ ). Las especies que acumularon mayor cantidad de carbono en todas las parcelas (Fig. 1) fueron *Astronium graveolens* (Anacardiaceae) (31.8 Mg/ha), la palma *Attalea butyraceae* (Arecaceae) (25.1 Mg/ ha) y *Bursera simarouba* (Burseraceae) (17.4 Mg/ ha). Las especies no mencionadas en la figura (123 especies) almacenaron entre 7.2 y 0.0135 Mg/ ha.

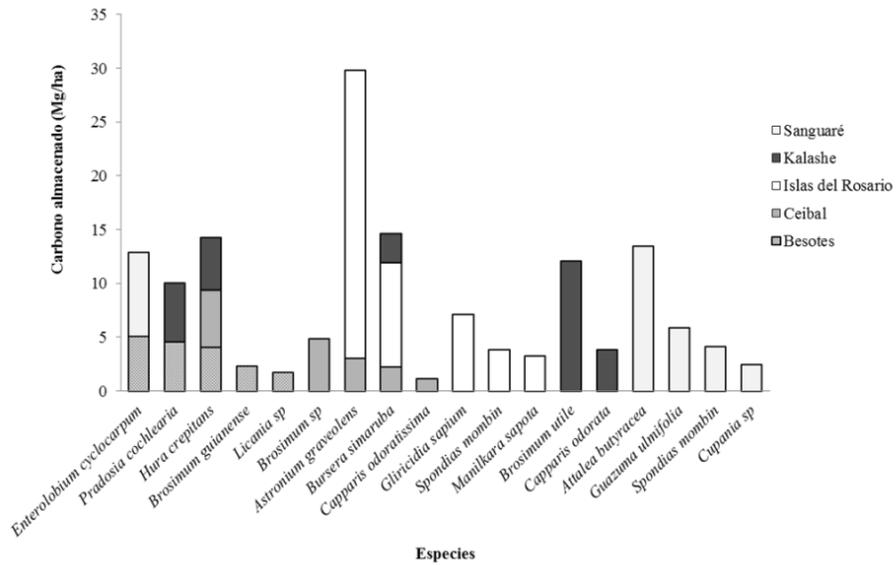


Figura 1. Especies con mayor cantidad de carbono almacenado en cada parcela de 1- ha del bosque seco del caribe colombiano

Al relacionar la riqueza y la diversidad taxonómica con el carbono almacenado en la biomasa aérea de cada parcela se encontraron correlaciones negativas (Tabla 4). Sin embargo, estas correlaciones sólo fueron significativas para la riqueza de especies ( $r_s = -0.900$ ;  $p = 0.019$ ).

**Tabla 3.** Coeficiente de relación por rangos de Spearman para carbono almacenado con riqueza de especies, número de familias y diversidad para 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano

	<i>rs</i>	<i>p</i>
Riqueza de especies	<b>-0,900*</b>	<b>0,019</b>
Número de familias	-0,700	0,094
Diversidad de Shannon especies	<b>-1.000**</b>	-
Diversidad de Shannon de familias	-0,800	0,052
Diversidad de Shannon de géneros	-0,800	0,052

\*significancia < 0,05

### ***Rasgos funcionales y carbono en biomasa aérea.***

Durante la estación seca se identificaron 16 especies que disponían de hojas en las parcelas estudiadas. Islas del Rosario se alcanzó el mayor porcentaje de especies (67,36%) analizadas por parcela (67,36%) así como la mayor cantidad de biomasa acumulada (70,82%). En Sanguaré se muestreó el 34,09% de las especies que correspondió al 48,11% de la biomasa acumulada en la parcela. En Kalashe se muestrearon el 36,58% de las especies con 36,94% de biomasa. Mientras que en Ceibal y Besotes alcanzaron 15,73% y 19,81% de las especies analizadas. La biomasa representada por estas especies fue de 15,50% y 28,57%, respectivamente.

**Tabla 5.** Número y porcentaje de individuos, biomasa y porcentaje de biomasa por especies muestreadas en cinco parcelas del bosque seco del caribe colombiano

Parcela /especie	N	Especie (%)	Biomasa (kg)	Biomasa (%)
<b>Besotes</b>				
<i>Anacardium excelsum</i>	5	1,62	3256,86	4,74
<i>Aspidosperma dugandii</i>	4	1,30	3009,28	4,38
<i>Astronium graveolens</i>	1	0,32	120,73	0,18
<i>Brossium utile</i>	13	4,22	4900,03	7,13
<i>Hura crepitans</i>	38	12,34	8351,64	12,15
<b>Total por parcela</b>	<b>308</b>	<b>19,81</b>	<b>68746,08</b>	<b>28,57</b>
<b>El Ceibal</b>				
<i>Astronium graveolens</i>	40	11,24	6235,17	9,29
<i>Brossium utile(guianense)</i>	2	0,56	257,05	0,38
<i>Capparis odorota</i>	5	1,40	1630,23	2,43
<i>Capparis odoratissima</i>	7	1,97	2163,41	3,22
<i>Guazuma ulmifolia</i>	2	0,56	113,09	0,17
<b>Total por parcela</b>	<b>356</b>	<b>15,73</b>	<b>67100,17</b>	<b>15,50</b>
<b>Islas Rosario</b>				
<i>Astronium graveolens</i>	254	43,87	53568,43	48,81
<i>Capparis odoratissima</i>	32	5,53	2567,71	2,34
<i>Crecentia kujete</i>	8	1,38	462,44	0,42
<i>Manilkara sapota</i>	14	2,42	6667,24	6,08
<i>Gliricidia sapium</i>	82	14,16	14449,2	13,17
<b>Total por parcela</b>	<b>579</b>	<b>67,36</b>	<b>109742,95</b>	<b>70,82</b>
<b>Kalashe</b>				
<i>Anacardium excelsum</i>	3	0,79	4171,62	4,71
<i>Brosimum utile</i>	113	29,74	24203,27	27,30
<i>Guazuma ulmifolia</i>	8	2,11	478,12	0,54
<i>Maclura tinctoria</i>	12	3,16	3781,71	4,27
<i>Sterculia apetala</i>	3	0,79	116,108	0,13
<b>Total por parcela</b>	<b>380</b>	<b>36,58</b>	<b>88648,38</b>	<b>36,94</b>
<b>Sanguaré</b>				
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	14	0,37	15731	17,07
<i>Guazuma ulmifolia</i>	46	15,03	11895,88	12,91
<i>Nectandra cuspidata</i>	15	4,90	3480,75	3,78

<i>Spondias mombin</i>	30	9,80	8554,85	9,28
<i>Sterculia apetala</i>	14	4,58	4671,35	5,07
<b>Total por parcela</b>	<b>306</b>	<b>34,69</b>	<b>92147,42</b>	<b>48,11</b>

De estas especies el valor máximo de área foliar específica se presentó en Kalashe y el menor en El Ceibal (Tabla 6). El nitrógeno y carbono foliar presentaron el mayor valor en Sanguaré y el menor en Kalashe. El CFMS máximo resultó en El Ceibal y el menor en Sanguaré.

**Tabla 4.** Media ( $\bar{x}$ ) de rasgos funcionales, error estándar (de), índices de diversidad funcional (FDvar) y media ponderada de la comunidad (MPC) de 4 rasgos funcionales para 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano.

Rasgo/índice	Besotes		El Ceibal		Islas del Rosario		Kalashe		Sanguaré	
	Media	es	Media	es	Media	es	Media	es	Media	es
AFE (cm <sup>2</sup> /g)	145,05	2,02	114,16	1,51	174,9	2,88	178,3	2,73	170,02	2,54
CF (%)	44,15	0,13	42,05	0,18	42	0,14	41,59	0,11	45,11	0,05
NF (%)	2,6	0,04	2,21	0,01	2,22	0,03	2,28	0,02	2,58	0,03
CFMS (mg/g)	0,36	0,00	0,45	0,00	0,34	0,00	0,39	0,00	0,33	0,00
Índices de Diversidad funcional										
FD <sub>var</sub> AFE	0,27	0,01	0,26	0,02	0,31	0,01	0,17	0,01	0,40	0,01
FD <sub>var</sub> CF	0	0,00	0	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00
FD <sub>var</sub> NF	0,08	0,00	0,04	0,00	0,13	0,01	0,04	0,00	0,13	0,00
FD <sub>var</sub> CFMS	0,14	0,01	0,09	0,01	0,16	0,01	0,04	0,00	0,20	0,01
Media ponderada de la comunidad										
MPC- AFE	192,74	11,65	124,36	7,92	671,4	38,79	324,9	20,92	375,71	14,22
MPC -CF	41,58	2,01	40,74	2,17	150	8,31	72,9	4,96	86,93	1,99
MPC -NF	3,49	0,21	2,17	0,11	8,25	0,42	4,16	0,28	5,00	0,13
MPC -CFMS	0,25	0,01	0,41	0,02	1,08	0,06	0,84	0,06	0,61	0,01

*Abreviaciones:* AFE: área foliar específica; NF concentración de nitrógeno foliar; CF: concentración de carbono foliar; CFMS: contenido foliar de materia seca;

La máxima divergencia funcional de AFE, CFMS y NF se registró en Sanguaré y la mínima en Kalashe. También se presentaron diferencias significativas entre estas dos parcelas para FDvar de CFMS ( $X^2=5.80$  y  $p=0.01$ ) (Anexo 2). FDvar para CF fue de 0,01 para Islas del Rosario y Sanguaré, mientras que fue de 0,00 para las otras parcelas. La Media ponderada de la comunidad (Mpc) presentó marcadas diferencias entre parcelas para todos los rasgos. La MPC-AFE fue el más alto en Islas del Rosario y la más baja en El Ceibal. La MPC-CF fue mayor en Islas del Rosario y menor en El Ceibal. Finalmente, MPC-CFMS tuvo el máximo valor en Islas del Rosario y el mínimo valor para Besotes.

Al relacionar los rasgos funcionales con el contenido de carbono por parcela se encuentra que el AFE y el CFMS se correlacionaron significativamente con el carbono. El primero de forma positiva y el segundo de forma negativa (Tabla 7). El NF, el CF, no mostraron relación con el carbono almacenado. Respecto a la diversidad funcional la variación de nitrógeno foliar (DFvar-NF) se correlacionó de forma positiva significativa con el carbono total por parcela. De igual forma ocurrió con la media ponderada de la comunidad de todos los rasgos estudiados (Tabla 7).

**Tabla 5.** Coeficiente de relación de Spearman ( $r_s$ ) entre carbono almacenado con rasgos e índices de diversidad funcional.

Rasgo/índice	$r_s$	$p$
AFE(cm <sup>2</sup> /g)	<b>0.299**</b>	<b>0.000</b>
CF(%)	0.028	0.378
NF(%)	0.036	0.343
CFMS (mg/ g)	<b>-0.395**</b>	<b>0.000</b>
DFvarAFE	0.285	0.084
DFvarCFMS	0.331	0.053
DFvarCF	0.189	0.183
DFvarNF	<b>0.337*</b>	<b>0.050</b>
MPCAFE	<b>0.431*</b>	<b>0.016</b>
MPCCFMS	<b>0.377*</b>	<b>0.032</b>
MPCCF	<b>0.424*</b>	<b>0.017</b>
MPCNF	<b>0.377*</b>	<b>0.032</b>

*Abreviaciones.* AFE. área foliar específica; NF. concentración de nitrógeno foliar; CF. concentración de carbono foliar; CFMS. contenido foliar de materia seca; DfvarAFE. índice de divergencia funcional del área foliar específica; DFvarCFMS. índice de divergencia funcional del contenido foliar de materia seca; DFvarNF. índice de divergencia funcional del nitrógeno foliar; DfvarCF. índice de divergencia funcional de carbono foliar; MpcAFE. media ponderada de la comunidad de área foliar específica. MpcNF. media ponderada de la comunidad de nitrógeno foliar; MpcCF. media ponderada de la comunidad del carbono foliar; MpcCFMS. media ponderada de la comunidad del contenido foliar de materia seca. En negrilla diferencia significativa <0.05 (\*) y < 0.01 (\*\*)

## DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran que tanto la diversidad funcional como la taxonómica se relacionaron con el carbono almacenado en la biomasa aérea del bosque seco del caribe colombiano, durante la estación seca. Sin embargo, las relaciones fueron contrastantes pues mientras para la diversidad taxonómica las relaciones fueron inversas, para la diversidad funcional fueron positivas. Esta relación inversa entre riqueza de especies y carbono almacenado posiblemente se deba a los procesos de intervención antropogénica en el pasado que afectaron la estructura de los ecosistemas. En los remanentes de bosque, pueden quedar árboles con diámetros considerables que aportan gran biomasa a la parcela. Por ejemplo, en Sanguaré el *Enterolobium cyclocarpum* (Leguminosae) posee sólo 14 individuos y diámetros promedio de 68 cm, aportando el 17 % del carbono de la parcela.

Al mismo tiempo, en estos bosques con alta regeneración, se presenta una gran abundancia de especies de crecimiento rápido que estarían contribuyendo a un alto porcentaje del carbono de la parcela. Como ocurre con *Astronium graveolens* (Anacardiaceae) en Islas del Rosario con 256 individuos y promedio de diámetro de 22 cm (Fig. 1). Lo que puede indicar que las altas diferencias en carbono almacenado por sitio pueden restringir la predicción de carbono al ámbito de la región caribe.

Lo anterior coincide con algunos estudios previos, en donde por ejemplo, Kirby & Potvin (2007) encontraron que un bajo número de especies contribuyó desproporcionadamente al aumento de carbono almacenado en bosques manejados y en sistemas agroforestales panameños. De igual forma, en un bosque seco de la isla de Hawaii dos especies de un total de 15 almacenaron el 88 por ciento del carbono. Esto se debió a que tenían un altísimo número de individuos (2208 especie *Diospyros sandwicensis*, Ebenaceae y 8640 especie *Psydrax odorata*, (Rubiaceae) pertenecientes a la clase diamétrica 1-5 cm (Ostertag *et al.*,

2014). Sin embargo, se han encontrado relaciones positivas entre la riqueza y la diversidad taxonómica y carbono almacenado en la biomasa aérea (Ruiz-Jaen & Potvin 2010, Cavanaugh, 2014). Por lo que es pertinente seguir estudiando esta relación. Al parecer la dinámica sucesional, la diferenciación climática de cada sitio, así como factores geológicos y de suelos pueden incidir en la riqueza de especies y en su relación con el almacenamiento de carbono.

Por otro lado, la dominancia de todos los rasgos por parcela, medida como la MPC se relacionó de forma positiva con el carbono almacenado. La capacidad de la MPC\_AFE para predecir carbono coincide con lo encontrado en estudios previos (Becknell & Powers, 2014). Es más, altos valores de AFE en las parcelas pueden estar asociados a la dominancia de especies adquisitivas que ingresan alto carbono (Díaz *et al.*, 2004). En este caso específico *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae) y *Crecentia cujete* (Bignoniaceae) en Islas del Rosario presentaron los mayores valores de MPC\_AFE.

La alta presencia de especies conservativas coincide con la correlación negativa encontrada para la MPC del contenido foliar de materia seca (CFMS). Según algunos autores esto puede relacionarse con alta inversión de energía en hojas densas y gruesas. Característica propia de especies con crecimiento lento y baja tasa de inversión y renovación de nutrientes (Baroloto *et al.*, 2010; Kembel & Cahill, 2011). Esto es altamente consistente con los relictos de bosque del Ceibal y Sanguaré donde se conservan árboles maduros y de gran altura de las especies *Sterculia apetala* y *Anacardium excelsum*.

Los resultados encontrados para MPC-NF y MPC-CF coinciden con estudios previos donde el nitrógeno se relacionó positivamente con el carbono (Ruiz-Jaen & Potvin 2010, Conti & Díaz 2013). Altas concentraciones de nutrientes foliares evidencian alta capacidad bioquímica para sintetizar e ingresar carbono a la planta (Sandquist & Cordell, 2007). Síndromes propios de especies adquisitivas como *Gliricidia sepium* en Islas del Rosario. Sería imperioso estudiar si las relaciones entre diversidad funcional y carbono

arrojan resultados semejantes cuando se estudien durante la estación húmeda del bosque seco del caribe colombiano.

## CONCLUSIONES

Se encontró una correlación entre carbono en biomasa aérea, diversidad taxonómica y diversidad funcional. En 5 parcelas del bosque seco caribe de Colombia se identificaron 143 especies, con 35 especies en promedio por hectárea. Allí la correlación entre carbono y riqueza de especies fue negativa y con diversidad funcional fue positiva.

Nuestros resultados sugieren que unas pocas especies son las que contribuyen en gran medida al almacenamiento de carbono por área en el bosque seco del caribe colombiano. Estos resultados coinciden con lo encontrado en otro tipo de bosques naturales de Panamá (Kirby & Potvin 2007). En este contexto, escenarios de aprovechamiento selectivo deben evaluarse con mucha precaución pues se puede empobrecer aún más la cantidad de carbono almacenado en estos ecosistemas. Estos almacenan un valor medio, comparado con el carbono almacenado en otros bosques secos de Centroamérica (Becknell 2012). En contextos actuales, mantener este servicio ecosistémico en paisajes como el de la Hacienda el Ceibal y con el fin de incentivar procesos de reducción de emisiones por deforestación, o secuestro de carbono, las especies que contribuyen a mayor almacenamiento de carbono deben mantenerse y ser integradas a sistemas agrosilvopastoriles. Las especies *Astronium graveolens* (Anacardiaceae), *Bursera simarouba* (Burseraceae), *Enterolobium cyclocarpum* (Leguminosae), *Hura crepitans* (Euphorbiaceae) y *Attalea butyraceae* (Arecaceae) se reportaron como especies que almacenan mayor cantidad de carbono en los sitios estudiados y que presentan como características mayor área basal, mayor abundancia relativa y mayor frecuencia. Así que conservar y restaurar con estas especies tendrá efectos importantes en la totalidad de carbono almacenado en bosque seco. Se recomienda estudiar la relación bivariada entre carbono y

diversidad funcional durante el periodo húmedo para conocer si se el comportamiento es similar al obtenido para la estación seca.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Universidad Nacional Abierta y a Distancia por la financiación de este proyecto. Al Jardín Botánico de Medellín Joaquín Antonio Uribe por facilitar los contactos para acceder a las parcelas permanentes y a las bases de datos utilizadas en este proyecto. Al profesor Andrés Felipe Díaz de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas por su orientación en la estadística del estudio. Al director del parque Islas del Rosario, a Esteban Zarza y personal del área que facilitaron el acceso al área de estudio. A los propietarios, administradores y personal de apoyo de las reservas naturales de Besotes (Tomás Darío Gutiérrez) Kalashe (Juan Carlos Dib), Sanguaré (Álvaro Roldán) y hacienda El Ceibal (Sandra Cabarcas) por permitir el acceso y realización del estudio en sus predios. Las parcelas permanentes fueron establecidas parcialmente con fondos de la Fundación Moore, a través del Convenio JBMED-Universidad de Leeds (2009) con el apoyo de RAINFOR y fondos del Convenio Colciencias-JBMED2011 (contrato No 393 del 2012) que sirvieron para estudiar la composición de florística de las parcelas. A Diego Ruiz Montes, Leonardo Ávila Montes, Alejandro Orozco Montes ingenieros, por sus habilidades en el manejo de varios software.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Álvarez, E. Duque, A. Saldarriaga, J. Cabrera. K. De las Salas, G., del Valle, J. I. & Rodríguez, L.** (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest. Ecology and Management*. 267, 297-308.
- Álvarez. E., Benítez, D. Velásquez, C. & Cogollo Á.** (2013). Densidad básica del fuste de árboles del bosque seco en la costa Caribe de Colombia. *Intropica*. 8, 17-28
- Baker, T., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A.** (2004) Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10, 545–562
- Baraloto, C., Timothy Paine, C. E., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A. M., & Chave, J.** (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology letters*, 13(11), 1338-1347.
- Becknell, J. M., Kucek, L. K. & Powers, J. S.** (2012). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest. Ecology and Management*. 276, 88-95.
- Becknell, J. M., & Powers, J. S.** (2014). Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 44, 604-613..
- Brown. S.** (1997). *Estimating Biomass and Biomass Change of Tropical Forests: A Primer*. FAO. Rome. Italy
- Casanoves, F., Pla, L & Di Rienzo, J. A.** . (Ed).(2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos, pp 34-36. Serie técnica, Informe técnico. CATIE, Costa Rica.
- Cavanaugh, K. C., Gosnell, J. S., Davis, S. L., Ahumada, J., Boundja, P., Clark, D. B., & Andelman, S.** (2014). Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic diversity and functional dominance on a global scale. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 563-573.

- Conti, G., & Díaz, S.** (2013). Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101, 18-28.
- Curtis, J.T & McIntosh R.P.** (1951). An upland forest continuum in the pariré-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32, 476-496.
- De Deyn, G. B., Cornelissen, J. H., & Bardgett, R. D.** (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology letters*, 11, 516-531.
- Diaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A., & Zak, M. R.** (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, 15, 295-304.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M.** (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 20684-20689.
- Finegan, B., Peña-Claros, M., Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M. S., Carreño-Rocabado, G., ... & Poorter, L.** (2015). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103, 191-201.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.-P.** (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637
- Gentry, A. H.** (1982). Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny?. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 557-593.
- Gentry, A. H.** (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1-34.

- Gentry, A.H.** (1995). Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pp. 146–194. In: Bullock, S.H., Mooney, H.A. & Medina, E. (eds) Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge
- Gillman, L.N. & Wright, S.D.** (2006) The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology*, **87**, 1234–1243.
- Holdridge, L.R., Grenke, W., Hatheway, W.H., Liang, T., Tosi, J.A.** (1971). Forest Environments in Tropical Life Zones: A Pilot Study. Pergamon Press, Oxford.
- Instituto de Hidrologia y Meteorología y Estudios Ambientales, IDEAM.** (2014). Sistemas de información nacional ambiental años 1996-2014. Bogotá, D.C. IDEAM.
- Kembel, S.W., Cahill, J.F.** (2011). Independent evolution of leaf and root traits within and among temperate grassland plant communities. *PloS one* 6(6): e19992.
- Kirby, K. & Potvin, C.** (2007). Variation in carbon storage among tree species: implications for the management of a small-scale carbon sink project. *Forest Ecology and Management*, 246, 208-221.
- Lasky, J. R., Uriarte, M., Boukili, V. K., Erickson, D. L., John Kress, W., & Chazdon, R. L.** (2014). The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession. *Ecology letters*, 17, 1158-1167.
- Ludwig, J. A., & Reynolds, J. F.** (1988). *Statistical Ecology: A Primer on Methods and Computing*. New York: Wiley.
- Magurran, A. E.** (1988). *Ecological diversity and its measurement* Vol. 168. 179 pp. Princeton university press. New Jersey, USA.
- Markestijn, L., Poorter, L., Bongers, F., Paz, H., & Sack, L.** (2011). Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist*, 191, 480-495

- Mason, N. W., MacGillivray, K., Steel, J. B., & Wilson, J. B.** (2003). An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14, 571-578.
- Mittelbach, G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I. & Gough, L.** (2001) What is observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82, 2381–2396.
- Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.E., Pitman, A., Hemmings, F.A. & Leishman, M.R.** (2009) Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 97, 923–932
- Ostertag, R., Warman, L., Cordell, S., & Vitousek, P. M.** (2015). Using plant functional traits to restore Hawaiian rainforest. *Journal of Applied Ecology*, doi: 10.1111/1365-2664.12413
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Cornelissen, J. H. C.** (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234.
- Ruiz-Jaen, M. C., & Potvin, C.** (2010). Tree diversity explains variation in ecosystem function in a neotropical forest in Panama. *Biotropica*, 42, 638-646.
- Ruiz-Jaen, M. C. & Potvin, C.** 2011. Can we predict carbón stock in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. *New phytologist*, 189, 978-987
- Sax, D.F. & Gaines, S.D.** (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 561–566
- Sánchez-Páez, H., Ulloa-Delgado, G., Alvarez-León, R., Gil-Torres, W., Sánchez-Alfárez, A., Guevara-Mancera, O., Patiño-Callejas, L., & Páez-Parra, F.** (2000). Hacia la recuperación de los manglares del Caribe de Colombia. 224 p. Ministerio del Medio Ambiente (Ed), Bogotá, Colombia.

**Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F., & Poorter, L.**(2011). Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 20627-20632

**Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., & Trasobares, A.** (2013). Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production. *PloS one*, 8, e53530.

**Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W. H. & Wall, D.H.** (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629–6133.



**Anexo2. Prueba de Kruskal y Wallis de rasgos funcionales, índice de diversidad (FDvar) y media ponderada de la comunidad (MPC) en 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano.**

Trait/index	Besotes								El Ceibal				Islas del Rosario				Kalashe			
	El Ceibal		Islas del Rosario		Kalashe		Sanguaré		Islas del Rosario		Kalashe		Sanguaré		Sanguaré					
	X <sup>2</sup>	p	X <sup>2</sup>	p	X <sup>2</sup>	p	X <sup>2</sup>	p	X <sup>2</sup>	p	X <sup>2</sup>	p	X <sup>2</sup>	p	X <sup>2</sup>	P				
AFE (cm <sup>2</sup> /g)	<b>3.65</b>	<b>0,1</b>	1.71	0.19	2.88	0.09	1.47	0.22	<b>8.41</b>	<b>0.00</b>	<b>11.33</b>	<b>0.00</b>	<b>9.81</b>	<b>0.00</b>	0.034	0.85	0.02	0.88	0.19	0.66
CF (%)	<b>3.80</b>	<b>0.05</b>	<b>5.11</b>	<b>0.02</b>	<b>8.41</b>	<b>0.04</b>	1.24	0.26	0.00	1.00	0.10	0.74	<b>6.02</b>	<b>0.01</b>	0.35	0.55	<b>9.34</b>	<b>0.00</b>	<b>17.00</b>	<b>0.00</b>
NF (%)	0.07	0.78	0.44	0.50	0.19	0.65	0.39	0.52	0.01	0.91	0.12	0.72	2.85	0.09	0.05	0.81	2.44	0.11	1.56	0.21
CFMS (mg/ g)	6.81	0.09	0.58	0.44	0.50	0.47	2.26	0.13	<b>15.59</b>	<b>0.00</b>	<b>6.21</b>	<b>0.01</b>	<b>24.38</b>	<b>0.00</b>	<b>3.87</b>	<b>0.04</b>	0.84	0.35	<b>9.10</b>	<b>0.00</b>
FD <sub>var</sub> AFE	0.18	0.67	0.27	0.60	0.17	0.67	0.88	0.34	0.88	0.34	0.27	0.60	1.85	0.17	0.88	0.34	0.53	0.46	2.81	0.09
FD <sub>var</sub> CF	0.39	0.53	0.04	0.83	0.10	0.29	1.58	0.20	0.17	0.67	0.10	0.75	2.81	0.09	0.18	0.67	0.88	0.34	1.85	0.17
FD <sub>var</sub> NF	0.00	1.00	0.42	0.51	0.00	1.00	0.42	0.51	0.42	0.51	0.00	1.00	0.42	0.51	0.42	0.51	0.00	1.00	0.42	0.51
FD <sub>var</sub> CFMS	1.87	0.17	0.045	0.83	0.27	0.59	0.88	0.34	1.90	0.16	1.10	0.29	3.17	0.07	0.04	0.83	0.09	0.75	2.48	0.11
CWM-AFE	0.27	0.60	1.84	0.17	0.09	0.75	1.84	0.17	2.45	0.11	0.88	0.34	3.15	0.07	0.53	0.46	0.53	0.46	1.32	0.25
CWM-CF	0.01	0.91	1.32	0.25	0.01	0.91	3.15	0.07	1.84	0.17	0.27	0.60	3.15	0.07	1.32	0.25	0.09	0.75	2.45	0.11
CWM-NF	0.27	0.60	1.32	0.25	0.01	0.91	1.32	0.25	1.32	0.25	0.27	0.60	2.45	0.11	0.88	0.34	0.01	0.91	2.45	0.11
CWM-CFMS	0.01	0.91	1.84	0.17	0.01	0.91	3.53	0.07	1.32	0.24	0.27	0.60	0.88	0.34	1.32	0.25	0.01	0.91	2.45	0.11

Abreviaciones: AFE: área foliar específica; NF, concentración de nitrógeno foliar, CF: concentración de carbono foliar; CFMS: contenido foliar de materia seca. En negrilla p>0.05

## CAPITULO II.

### GRUPOS FUNCIONALES DE PLANTAS COMO ESTIMADORES DE CARBONO EN BOSQUE SECO DEL CARIBE COLOMBIANO

Carmen Rosa Montes-Pulido<sup>1,2</sup>, Ángela Parrado Rosselli<sup>2</sup> & Esteban Álvarez-Dávila<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Universidad Nacional Abierta y a Distancia; calle 14 sur 14-23, Bogotá, Colombia; [carmen.montes@unad.edu.co](mailto:carmen.montes@unad.edu.co).

<sup>2</sup>Maestría en Manejo, uso y conservación del bosque, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, carrera 5ª Este 15-82 Bogotá, D.C. Colombia; [aparrador@udistrital.edu.co/carrera](mailto:aparrador@udistrital.edu.co/carrera),

<sup>3</sup>Jardín Botánico de Medellín Joaquín Antonio Uribe, carrera 52 No 1-82, Medellín, Antioquia, Colombia; [esalvarez3000@gmail.com](mailto:esalvarez3000@gmail.com).

#### RESUMEN

La variación de rasgos foliares como integrantes de un TFPS para conocer el desempeño de la planta en términos de carbono ha sido pobremente estudiado. El objetivo de este estudio fue determinar el grupo funcional de plantas que mejor predice el carbono almacenado en términos de biomasa aérea en el bosque seco del Caribe colombiano, a través de a) evaluar 4 rasgos funcionales asociados a carbono almacenado b) caracterizar y modelar los TFPS de acuerdo con los rasgos asociados a carbono; c) determinar el grupo que mejor predice carbono. En 5 parcelas permanentes de 1 ha y árboles  $\geq 10$  cm de diámetro se midieron área foliar específica (AFE); contenido foliar de masa seca (CFMS); concentración foliar de nitrógeno (NF) y concentración foliar de carbono (CF). Con análisis de conglomerados jerárquico y la media de rasgos por especie se generaron TFPS asociados a carbono. Los valores de carbono obtenidos en cada TFPS y estimado por ecuación alométrica se compararon con el estimado para la comunidad arbórea de la parcela. Mediante regresión lineal por parcela se determinó la mejor predicción de carbono a partir de un TFPS.

Significantes correlaciones se encontraron entre los rasgos AFE y NF; AFE y CFMS; NF y CFMS. Los valores de carbono estimados en biomasa aérea para cada una de las parcelas estuvieron dentro de los intervalos medios reportados para bosque seco tropical. Se obtuvieron dos TFPS. El TFPS1 presentó una tendencia hacia uso conservativo de recursos. Mientras que el TFPS2 coincidió con estrategias adquisitivas. El TFPS1 fue el que mejor predijo el carbono para las 5 parcelas. El estudio contribuye a soportar medidas que incentiven la vinculación del bosque seco a mercados de carbono.

**Palabras clave:** Área foliar específica, biomasa aérea, concentración foliar de nitrógeno, rasgos funcionales de plantas.

## **ABSTRACT**

*The variation of foliar features such as part of a PFT (Plant functional types), in order to know the performance of a plant in terms of carbon, has been poorly studied. The objective of this research was determine the Plant functional types with the better prediction of carbon stores in terms of aerial biomass in the Colombian Dry Forest, through a) evaluation of four (4) functional features associated to the stored carbon, b) modeling and characterizing of the PFT according with the associated carbon features, and c) determine the group that better predicts carbon. In five (5) permanent parcels of 1 ha, and trees with a diameter over 10 cm ( $\geq 10$  cm), measurements of Specific leaf area (SLA); leaf dry matter (LDM), leaf nitrogen concentration (NF) and leaf carbon concentration (CF) were taken. Analysis of hierarchical conglomerates and the average of the species, associated PFT to carbon were generated. The obtained values of carbon in every single PFT, and estimated by the allometric equation are compare with the estimated for the arboreal community of the parcel.*

*By linear regression, the best prediction of carbon is determined from a PFT. Important correlations of AFE & NF, AFE & CFMS, NF & CFMS were found. The estimated values of carbon in aerial biomass for every single parcel were inside the measured intervals reported for tropical dry forest. Two (2) PFT were obtained; the PFT 1 presents a tendency to conservative use of resources, in the other hand, the TFPS2 coincide with the acquirement strategy. The PFT 1 was the one that better predicts carbon in the five parcels. This study contributes to support actions over the entailment of dry forest in carbon markets.*

## **INTRODUCCIÓN**

Los grupos o tipos de plantas funcionales (TFPS) pueden ser definidos como conjuntos de plantas que exhiben respuestas similares a condiciones ambientales y tienen efectos análogos en procesos ecosistémicos dominantes (Lavorel *et al.*, 1997). Agrupar especies de plantas sobre la base de rasgos funcionales puede aportar información sobre la contribución relativa de cada rasgo a la biomasa total del ecosistema (Hoorens *et al.*, 2010). La variación interespecifica de los rasgos puede ayudar en la clasificación de especies de plantas en grupos funcionales de plantas (Von Willert *et al.*, 1990, 1992; Díaz & Cabido 1997; Lavorel *et al.*, 1997; Gitay *et al.*, 1999; Semenova & van der Maarel 2000; Powers & Tiffin 2010). Estos grupos se definen a partir de rasgos funcionales asociados al proceso ecosistemico en cuestión.

Debido a que las variadas especies de plantas difieren en su habilidad para capturar, almacenar y liberar carbono, los rasgos funcionales de las comunidades de plantas, bajo un régimen climático

determinado, pueden ser un importante factor en el secuestro de carbono en ecosistemas terrestres (Catovsky, Bradford & Hector 2002; De Deyn, Cornelissen & Bardgett 2008; Thompson *et al.*, 2009). Se ha estudiado que algunos rasgos de hoja capturan muchos aspectos fundamentales de la economía del carbono en la hoja. Rasgos como concentración foliar de nitrógeno (NF), área foliar específica (AFE), concentración foliar de carbono (CF), contenido foliar de materia seca (CFMS) están asociados con alto ingreso de carbono, a través de la fotosíntesis (Wright *et al.*, 2004, Ruiz-Jaen & Potvin, 2011; Conti & Díaz, 2013; Finnegan *et al.*, 2015).

Combinaciones de rasgos de AFE y NF como componentes de especies pueden tener un impacto significativo sobre la productividad primaria y ciclaje de nutrientes a nivel de ecosistema (Reich *et al.*, 1992; Cornelissen *et al.*, 1999; Aerts & Chapin 2000). Esto es porque estos dos rasgos están relacionados con el tiempo de vida de la hoja y podrían predecir con precisión la máxima tasa fotosintética de un amplio rango de especies (Reich *et al.*, 1997). Sin embargo, pocos estudios han analizado los rasgos como integrantes de grupos funcionales de plantas para predecir carbono. En un transecto de China se identificaron ocho tipos funcionales teniendo en cuenta rasgos vegetativos, regenerativos, fenológicos y fisiológicos. Se evaluaron tres funciones ecosistémicas entre las que estaba el almacenamiento de carbono. Utilizó análisis de correspondencia para identificar los TFPS (Wang & Ni, 2005). En vegetación ártica se utilizaron 21 rasgos, como masa foliar y concentración foliar de nitrógeno, entre otros para predecir efectos y respuesta de la vegetación sobre los procesos ecosistémicos. Un análisis de cluster se aplicó para agrupar 37 especies en TFPS (Chapin *et al.*, 1996).

El bosque tropical almacena más carbono que los bosques templados y boreales y es fundamental para nuestra comprensión del ciclo global del carbono y el cambio climático (Bonan, 2008). A pesar de su importancia la inquietud continua respecto a la cantidad de biomasa que almacena (Mascaro *et al.*, 2011). Los bosques secos de Colombia son los ecosistemas más amenazados, quedando una extensión no mayor a 717.000 ha en el país. En el caribe colombiano se encuentra el 51% del total

nacional y los mayores remanentes en mejor estado de conservación (Pizano & García, *et al.*, 2014). En sitios que se han recuperado del disturbio el máximo nivel de carbono en biomasa y el tiempo que tarda en alcanzarlo varía en tiempo y posiblemente en el paisaje (Turner, 2010). Factores como los rasgos funcionales de especies arbóreas podrían incidir en esta variación (Baker *et al.*, 2009). Se ha indicado que la biomasa del bosque varía con la diversidad de especies (Ruiz-Jaen & Potvin 2010) y la tasa de crecimiento de los árboles se ha asociado con los rasgos de plantas funcionales (Poorter *et al.*, 2008). En la medida en que cada rasgo exhibe una variación natural y esta es importante en las interacciones de la planta con el ambiente, es factible utilizarlas para diferenciar grupos funcionales de plantas. Porque el conjunto de rasgos de las especies difieren en su habilidad para almacenar carbono, un TFPS de plantas puede ser un impulsor en el almacenamiento de carbono (Catovsky, Bradford & Hector 2002; De Deyn, Cornelissen & Bardgett, 2008; Thompson *et al.*, 2009). En este marco se plantea como hipótesis: Los rasgos vegetales de hoja congregan especies en TFPS que muestran respuestas similares al almacenamiento de carbono en la biomasa aérea.

El objetivo de este estudio fue determinar el grupo funcional de plantas que mejor predice el carbono almacenado en términos de biomasa aérea en el bosque seco del Caribe colombiano, y durante la estación seca, a través de a) evaluar 4 rasgos funcionales asociados a carbono almacenado b) caracterizar y modelar los TFPS de acuerdo con los rasgos asociados a carbono; c) determinar el grupo que mejor predice carbono.

## **MATERIALES Y METODOS**

### Área de estudio

El estudio se realizó en cinco parcelas permanentes de 1-ha del bosque seco del caribe colombiano. La región tiene una temperatura media que varía entre 24 y 28°C (IDEAM, 2014). La precipitación media anual de 1074 mm, es bimodal, con cuatro meses de sequía, de diciembre a marzo (menos de 100 mm por mes, IDEAM, 2014). El rango altitudinal varía de 2 a 800 m de altitud. Las parcelas se encuentran ubicadas en los bosques del Ecoparque Los Besotes, La Hacienda El Ceibal, la Reserva Natural Kalashe, el Parque Nacional Islas del Rosario, Reserva Natural Sanguaré (de aquí en adelante Besotes, Ceibal Kalashe, Islas del Rosario y Sanguaré). Las tres primeras, aunque están ubicadas en fragmentos, los bosques se consideran maduros puesto que no han sido objeto de uso y aprovechamiento. La parcela Islas del Rosario se encuentra en bosques secundarios de 40 años aproximadamente, regenerados a partir de huertos agroforestales caseros. Finalmente, la parcela Sanguaré fue un potrero arbolado denso, hace aproximadamente 30 años.

### **Composición florística**

La composición florística se obtuvo a partir del inventario de todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 10 cm. Los inventarios se realizaron entre el 2007 y 2012 (Álvarez *et al.*, 2013). Se determinó el número de especies e individuos por parcela.

Durante el periodo de sequía del área estudiada se seleccionaron las especies que disponían de hojas y con mayor biomasa por parcela que en el momento de la colección de muestras (Febrero-marzo 2014) disponían de hojas.

## Rasgos funcionales

Se seleccionaron cuatro rasgos funcionales asociados a almacenamiento de carbono a saber: (1) área foliar específica (AFE), (2) contenido foliar de masa seca (CFMS); (3) concentración foliar de nitrógeno (NF), (4) concentración foliar de carbono (CF) (Coley *et al.*, 1985, Poorter *et al.*, 1990, Ryser & Urbas, 2000, Wright *et al.*, 2004, Ruiz-Jaen & Potvin 2011, Conti & Diaz 2013, Becknell, & Powers, 2014). Estos rasgos se midieron y caracterizaron para las cinco especies que en el periodo seco disponían de hojas y DAP >10 cm. De cada especie se seleccionaron aleatoriamente cinco individuos (Castellanos-Castro & Newton, 2014). Para los casos donde el número de individuos por especie en la parcela fue inferior a 5, se buscaron en sitios adyacentes a la parcela.

Para el muestreo de rasgos foliares se tomaron cinco hojas por árbol. Estas se depositaron en un recipiente con agua. El conjunto de hojas hidratadas se almacenó en bolsa a temperatura de 4°C durante 3 horas, mientras se colectaban las demás muestras de la jornada (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Cada hoja, incluyendo el peciolo se secó y se pesó en balanza electrónica con precisión de 0.01g (BSH 6000). El AFE y CFMS incluyeron el peciolo. Seguidamente se realizó registro fotográfico con cámara digital y se empacaron en bolsas de papel marcadas. Con el uso del programa ImageJ se determinó el área foliar. Las muestras foliares se secaron en horno a 70°C por 72 horas y posteriormente se obtuvo la masa seca. La concentración foliar de nitrógeno y de carbono se determinó con analizador elemental TruSpec marca Leco, en los laboratorios de Corpoica (Mosquera, Cundinamarca, Colombia).

Se evaluó la normalidad de los datos a través de la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Los valores de carbono no presentaron distribución normal por lo que se aplicó la prueba de de Kruskal y Wallis para determinar si los datos provienen de la misma población o de poblaciones idénticas con la misma mediana. Se estimó la media, mediana, desviación estándar, valor mínimo y máximo de cada rasgo. Se aplicó prueba de Chi cuadrado para identificar si hay diferencias de los rasgos entre individuos y

especies. Se aplicó la prueba F para determinar diferencias significativas de rasgos entre parcelas. Se adelantó análisis de correlación de Spearman para identificar correlaciones entre los rasgos medidos en las 5 parcelas.

### **Grupos funcionales de plantas.**

Los TFPS se obtuvieron mediante el análisis de conglomerados jerárquico, utilizando la media por especie de cada rasgo medido. Se utilizó el método de vinculación de Ward o vinculación intergrupos (Ward, 1963) y la distancia Euclídeana. Se aplicó la prueba de Levene para determinar homocedasticidad de los datos y la t de student para comprobar diferencias entre los TFPS obtenidos. Adicionalmente, con el fin de confirmar los grupos encontrados se realizó un análisis discriminante. Este permite establecer cuales rasgos son los que tienen más peso discriminante en la diferenciación de los grupos (Balzarini *et al.*, 2004).

### **Modelación de grupos funcionales para predecir carbono.**

Con el fin de evaluar cuál de los grupos funcionales tiene una mayor capacidad de predecir carbono a nivel de parcela, se utilizó como dato de referencia el carbono total por parcela. Esta corresponde a la suma de biomasa aérea de todos los individuos de la parcela multiplicado por un factor de 0.5 (Brown, 1997). La biomasa de cada individuo se obtuvo a través de la ecuación alométrica de Álvarez *et al.*, (2012), desarrollada para las mismas parcelas de estudio, la cual tiene un error estándar residual de 0.336 y  $R^2$  de 0.958, a saber:

$$\ln(AGB) = -3.652 - 1.697 \ln(D) + 1.169 (\ln(D))^2 - 0.122 (\ln(D))^3 + 1.285 \ln(\rho).$$

Dónde, *AGB*: biomasa aérea ( $Mgha^{-1}$ ); *D*: diámetro a la altura del pecho (cm) y  $\rho$ : densidad de la madera ( $g/cm^3$ ).

El carbono de cada grupo funcional por parcela, se obtuvo mediante la sumatoria de biomasa de las especies de cada grupo. Este resultado se multiplicó por 0.5 para obtener el carbono de cada grupo funcional.

Con el fin de evaluar las relaciones entre el carbono de los grupos funcionales y sus rasgos funcionales se realizó un modelo lineal generalizado (Lane, 2002). Para cada TFPS se separaron los datos por parcela. Con los valores de rasgos de cada individuo integrante del TFPS y los valores de carbono estimados para el individuo se realizó una regresión lineal por parcela. El método empleado fue *stepwise* o paso a paso. Se utilizó coeficiente de determinación ( $R^2$ ) como criterio de decisión en la asociación. El coeficiente de determinación ajustado se empleó como criterio final para elegir el mejor modelo, dado que no está influenciado por el número de variables. El error típico de predicción indicó la parte de la variable dependiente que se deja de explicar. El análisis de datos se realizó por medio de software SPSS versión 21 (George & Mallery, 2012) y R Project 2005 (Gentleman, Ihaka, & Bates, 2009).

## **RESULTADOS**

### Rasgos funcionales asociados con carbono

Durante la estación seca se identificaron 16 especies con hojas en las parcelas estudiadas. Las especies fueron *Astronium graveolens*, *Aspidosperma dugandii*, *Brosimum utile*, *Hura crepitans*, *Gliricidia sapium*, *Guazuma ulmifolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Spondias mombin*, *Anacardium excelsum*,

*Sterculia apetala*, *Capparis odoratissima*, *Caparis odorata*, *Nectandra cuspidata*, *Crecentia cujete*,  
*Maclura tinctoria* y *Manilkara sapota*,

En algunos casos los rasgos medidos tuvieron una considerable variación. El AFE estuvo en el rango 65,58 y 367,59 (cm<sup>2</sup>/g). Mientras que el CF presentó un valor mínimo de 34,74% y máximo de 52,91%. El NF presentó poca variación menor de 1,02 a 5,31%. Finalmente el CFMS fluctuó entre 0,14 y 0,56 (mg g<sup>-1</sup>) (Tabla 1).

Tabla 1 .Valores mínimos, máximos, Media, mediana, y desviación estándar de 4

Rasgo	Media	Mediana	DE	Mínimo	Máximo
AFE (cm <sup>2</sup> /g)	125	156,48	134,98	68,83	367,59
CF (%)	125	42,98	43,05	3,57	52,91
NF (%)	125	2,38	2,22	0,77	5,31
CFMS (mg g <sup>-1</sup> )	125	0,37	0,38	0,09	0,56

Se encontraron diferencias significativas entre especies (Tabla 2) para todos los rasgos medidos.

Mientras que entre árboles por especie no hubo variación significativa.

Tabla 2. Análisis de varianza de 4 rasgos funcionales en especies e individuos en 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano

Rasgos	Especies		Arboles	
	Chi-cuadrado	p	Chi-cuadrado	p
AFE	77,38	<b>0,00</b>	113,24	0,37
CF	97,25	<b>0,00</b>	116,41	0,30
NF	75,78	<b>0,00</b>	117,699	0,27
CFMS	61,53	<b>0,00</b>	111,213	0,42

En negrilla los valores fueron significativos para todos los rasgos ( $p < 0,05$ )

Entre parcelas se evidencia cierta variación. El AFE, fue significativamente diferente entre parcelas siendo más alta en Kalashe e islas del Rosario (Tabla 3). El CF también fue significativamente diferente, siendo mayor en Sanguaré y menor en Kalashe. La concentración de nitrógeno foliar (NF) no presentó diferencias significativas entre sitios. El contenido foliar de materia seca máximo se obtuvo en Ceibal (0.45 mg/ g) y el menor en Sanguaré (0.33 mg/g) y presentó diferencias significativas entre sitios.

Tabla 3. 8. Media de rasgos funcionales, desviación estándar y ANOVA para 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano

Rasgo Funcional	Besotes		El Ceibal		Islas del Rosario		Kalashe		Sanguaré		F	P
	<i>x</i>	DE	<i>x</i>	DE	<i>x</i>	DE	<i>x</i>	DE	<i>x</i>	DE		
AFE (cm <sup>2</sup> /g)	145,05	(±50.5)	114,16	(±37.87)	174,87	(±72)	178,3	(±68.13)	170,02	(±63.42)	4,25	0,00*
CF (%)	44,15	(±3.28)	42,05	(±4.43)	42,00	(±3.38)	41,59	(±2.64)	45,11	(±1.21)	5,43	0,00*
NF (%)	2,60	(±1.05)	2,21	(±0.15)	2,22	(±0.67)	2,28	(±0.53)	2,58	(±0.65)	1,59	0,18
CFMS (mg g <sup>-1</sup> )	0,36	(±0.11)	0,45	(±0.04)	0,34	(±0.09)	0,39	(±0.06)	0,33	(±0.04)	7,86	0,00*

*Abreviaciones:* Media (*x*), desviación estándar (DE), área foliar específica (AFE), concentración de nitrógeno foliar (NF), concentración de carbono foliar (CF), contenido foliar de materia seca (CFMS), valor prueba F (F), valor P (P), diferencias significativas,  $p < 0,05$ (\*).

Significantes correlaciones se encontraron entre los rasgos de las plantas (Tabla 4): AFE y NF estuvieron positivamente correlacionadas ( $r_s = 0,35$ ;  $p = 0,00$ ). En contraste AFE y CFMS se correlacionaron negativamente ( $r_s = -0,43$ ;  $p = 0,00$ ), así como NF y CFMS ( $r_s = -0,24$ ;  $p = 0,00$ ). Los resultados sugieren que hojas con alta AFE tienen altos contenidos de NF, y bajo CFMS.

Tabla 4. Correlaciones de Spearman para los rasgos funcionales medidos en 5 parcelas de muestreo del bosque seco del caribe colombiano

	<i>rs</i>	P
AFE-CF	-0,000	0,980
AFE-NF	0,350	0,000**
AFE-CFMS	-0,430	0,000**
CF_NF	-0,014	0,873
CF-CFMS	0,001	0,993
NF_CFMS	-0,246	0,006**

*Abreviaciones:* área foliar específica (AFE), concentración de nitrógeno foliar (NF), concentración de carbono foliar (CF), contenido foliar de materia seca (CFMS), diferencias significativas,  $p < 0,01$ (\*\*).

### Grupos funcionales de plantas asociados a carbono

A partir de los rasgos encontrados por especie, se encontraron dos grupos funcionales bien diferenciados (Figura 1). El TFPS1 quedó integrado por diez especies. Se compone de especies con tendencia conservativa de recursos, con baja AFE y alto de CFMS (Tabla 6). Presenta intervalos intermedios para CF (37,22-48,19%) y bajos para NF (1,32-3,51%) (Tabla 5). Ejemplos de especies de este grupo son *Anacardium excelsum*, *Capparis odorata*, *Aspidosperma dugandii* y *Enterolobium cyclocarpum* (Figura 1)

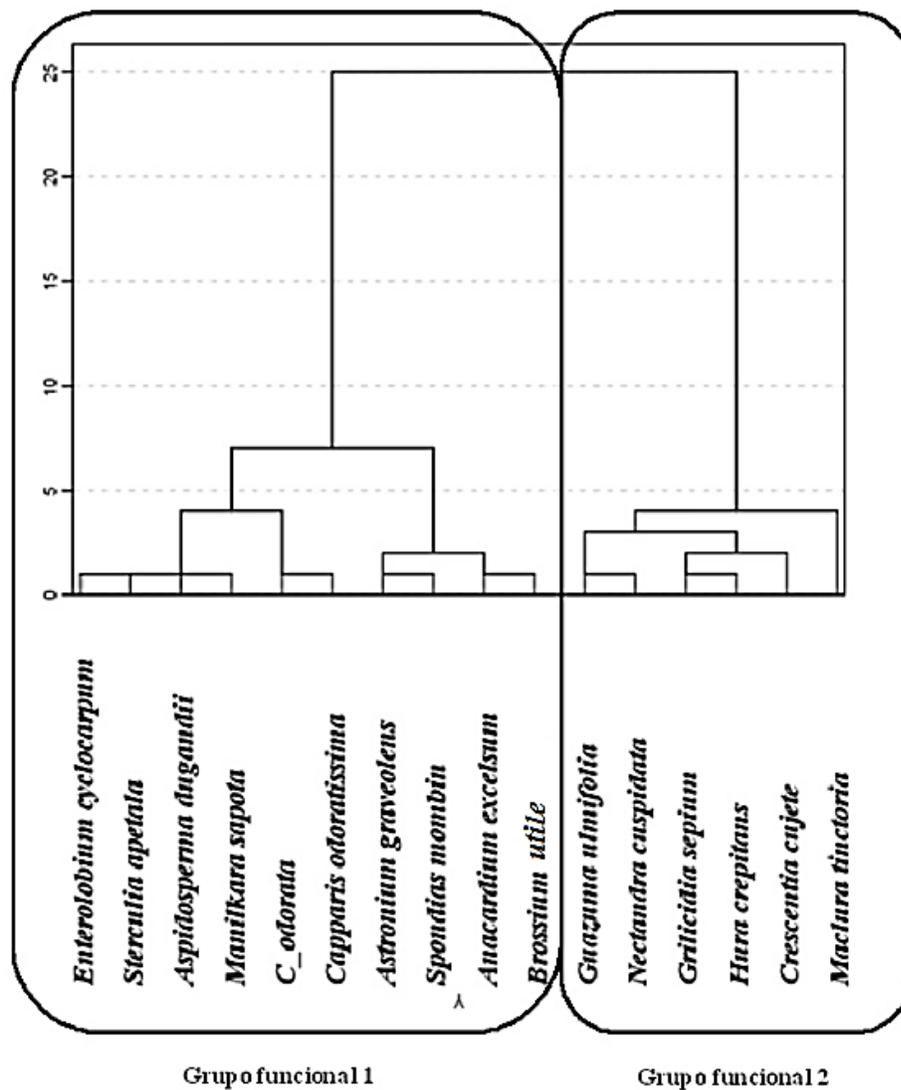


Figura 2. Grupos funcionales de plantas asociados a carbono, obtenidos mediante grupos jerárquicos.

El TFPS2 está conformado por seis especies, tiene rangos altos de AFE y baja CFMS (Tabla 5). Tiene valores intermedios de CF (38,61-46,7%) y altos de NF (1,83-4,13%). Especies con estas características son *Crescentia cujete*, *Gliricidia sepium* y *Nectandra cuspidata* (Figura 1). Los dos TFPS presentaron varianzas homogéneas con la Prueba de Levene (Tabla 6)

Tabla 5. Media, rangos y desviación estándar de TFPS en 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano

Rasgo	Media		Mediana		Mínimo		Máximo		D.E	
	GF1	GF2	GF1	GF2	GF 1	GF2	GF1	GF2	GF 1	GF2
AFE (cm <sup>2</sup> /g)	120,45	229,4	115,8	221,91	76,4	196,89	161,7	283,57	29,08	32,14
CF (%)	43,41	41,83	44,41	41,2	37,22	38,46	48,19	46,90	3,42	3,34
NF (%)	2,19	2,82	2,26	2,68	1,32	1,83	3,51	4,13	0,60	0,76
CFMS (mg/g)	0,38	0,30	0,38	0,33	0,26	0,17	0,45	0,40	0,05	0,09

*Abreviaturas:* área foliar específica (AFE), concentración de nitrógeno foliar (NF), concentración de carbono foliar (CF), contenido foliar de materia seca (CFMS), diferencias significativas, Desviación estándar (DE)

porque para todos los rasgos el valor P resultó mayor que 0.05. Se encontró diferencias significativas solamente para AFE (prueba  $t = -6.98$ ,  $p = 0.00$ ). La función canónica discriminante evidencia que las variables con alto coeficiente, en valor absoluto, tuvieron alto poder discriminante. Es decir, el AFE (0,95), es el rasgo más importante en la separación de los dos TFPS obtenidos.

Tabla 6. Prueba de Levene, prueba t, y función canónica discriminante de los rasgos calculados de acuerdo a los valores mostrados por las especies dentro de cada grupo funcional.

Rasgos	Prueba de Levene		Prueba t		Función canónica discriminante
	F	P	t	P	
AFE (cm <sup>2</sup> /g)	0,03	0,86	-6,98	0,00*	0,95*
CF (%)	0,01	0,89	0,9	0,38	-0,08
NF (%)	0,28	0,6	-1,82	0,09	0,3*
CFMS (mg/g)	3,25	0,09	1,89	0,07	-0,14*

Abreviaciones: área foliar específica (AFE), concentración de nitrógeno foliar (NF), concentración de carbono foliar (CF), contenido foliar de materia seca (CFMS), diferencias significativas,  $p < 0,05$ (\*).

### Grupo funcional de plantas que mejor predice carbono.

El TFPS1 fue el que mostró mayor contenido de carbono por parcela, mientras que el TFPS2 presentó menores valores (Tabla 7). El modelo relacionó carbono en biomasa aérea (CBA)

Tabla 7. Comparación entre el carbono almacenado por cada grupo funcional

Grupo funcional/ total parcela	Besotes	El Ceibal	Isla Rosario	Kalashe	Sanguaré	Media
1	12,01	4,38	35,35	8,20	14,47	14,88
2	4,17	5,86	7,45	7,10	7,76	10,78

Total parcela	34,37	33,52	54,70	44,05	46,07	42,54
---------------	-------	-------	-------	-------	-------	-------

con los valores de rasgos funcionales para los TFPS1 y TFPS2 (Tabla 8). El primer modelo, para TFPS1 es de tipo simple; los rasgos CFMS (0,00) y NF (0,015) explicaron el CBA. El coeficiente de determinación ( $R^2$ ) como criterio de decisión en la asociación fue de 0,181. El coeficiente de determinación ajustado ( $R^2=0,161$ ) se empleó como criterio final para elegir el mejor modelo, dado que no está influenciado por el número de variables. El error típico o parte del CBA no explicado por los rasgos CFMS y NF es de 23%. El modelo encontrado con el TFPS1 parece sugerir que por cada incremento en un mg/g de CFMS, el CBA disminuye en 1,263 kg/ha, mientras que por aumento en 1% de NF el CBA disminuye en 0,092 Kg. En el segundo modelo, para TFPS2, ninguno de los rasgos explicó el CAB, porque las variables no fueron significativas.

Tabla 8. Modelación de carbono en biomasa aérea mediante grupo funcional de plantas 1y 2

Modelo	$R^2$	$R^2$ corregida	$p$	N	$e$
. Modelación de carbono en biomasa aérea mediante grupo funcional de plantas 1y 2					
Modelo general : TFPS 1					
CBA= 0,889-1,263CFMS-0,092NF	0,181	0,161	Constante: 0,00 CFMS: 0,00 NF: 0,015	85	0,23
Modelo general TFPS2					
CBA=-0,573- 0,001AFE+0,024CF+0,013NF- 0,572CFMS	0,137	0,038	Constante: 0,434 AFE: 0,486 CF 0,120 NF: 0,863 CFMS: 3,04	40	0,26

## DISCUSION

### Carbono almacenado en grupos funcionales de plantas

Durante el periodo seco del área estudiada se identificaron dos TFPS bien diferenciados, asociados a carbono. El AFE fue el rasgo que determinó la separación de los TFPS. El TFPS1 quedó integrado por diez especies con baja AFE y alto CFMS (conservativas). Mientras que TFPS2 está conformado por seis especies con alto AFE y baja CFMS (adquisitivas). El TFPS1 fue el que mejor predijo carbono.

El TFPS1 se caracteriza por hojas pesadas y con alto contenido de lignina, por lo cual son más resistentes y duraderas. Una hoja densa está relacionada con alto contenido de agua por unidad de masa seca (Garnier & Laurent, 1994). Lo que refleja inversión de altas cantidades de energía en la protección de la hoja para garantizar su larga vida. Los bajos contenidos de NF y CF hacen tener bajas tasas fotosintéticas y dedicar recursos a almacenar reservas y soportar el tronco del árbol. Probablemente la ganancia de carbono está limitada por el balance entre abastecimiento de CO<sub>2</sub> y demanda de CO<sub>2</sub>. Este balance está controlado por la capacidad bioquímica (Farquhar *et al.*, 1980). Los bajos valores de NF, CF y AFE en especies como *Astronium graveolens* que representan el 62,50 % de la biomasa, en Islas del Rosario, sugieren que hay una relativa baja capacidad bioquímica para ganar carbono (Sandquist & Cordell, 2007).

El GF2 con altos AFE, NF y CF así como bajo CFMS coincide con estrategias adquisitivas. Son especies con rápida adquisición de nutrientes, con hojas más delgadas ricas en nitrógeno y en carbono foliar y crecimiento rápido. Es el caso de *Maclura tinctoria* que maximizan la captura de recursos

para realizar fotosíntesis por unidad foliar y la invierten en carbono almacenado en la planta (Poorter *et al.*, 1990, Wright *et al.*, 2004a).

A pesar del bajo número de especies muestreadas, los resultados muestran las tendencias en diversidad funcional en los sitios muestreados de este ecosistema y permiten una discusión desde la teoría actual.

### **Evaluación de rasgos funcionales asociados a carbono**

Los valores de rasgos concordaron con los reportados por otros estudios en bosque seco tropical. El rango del AFE y CFMS de este estudio coincide con el de la región Totumo de la Costa caribe colombiana (Castellanos-Castro & Newton, 2014). Así mismo, los valores de CF y NF hallados en bosque seco en este estudio se encuentran dentro de los valores mínimos reportados para bosque seco de Costa Rica (Power & Tiffin, 2010). Valores mínimos de AFE se hallaron en *Aspidosperma dugandii*, *Manilkara Sapota* y *Anacardium excelsum*. Las diferencias entre valores de rasgos posiblemente se explique por las diferencias entre especies (Hulshof & Swenson 2010).

Los valores máximos de AFE se relacionaron con altos valores de NF. Esta relación bivariada se observó en *Maclura tinctoria*, *Crescentia cujete*, *Hura crepitans* y *Nectandra cuspidata*. Probablemente se deba a que los rasgos no actúan de manera independiente. Posiblemente, para realizar fotosíntesis y garantizar un abastecimiento en el árbol de rápido crecimiento se requiere grandes superficies foliares y altas concentraciones de nitrógeno (Sterck & Schieving, 2011). Los rasgos interactúan con otros rasgos de manera conjunta para orientar los procesos que determinan la ganancia total de carbono en la planta (Sterck & Schieving, 2011). Estos resultados coincidieron los obtenidos en bosque seco de Costa Rica. donde se encontró la relación bivariada entre AFE y NF, en TFPS diferenciados especies deciduas y siempre verdes (Powers & Tiffin, 2010).

Se encontró relación opuesta entre NF y CFMS. Esta puede deberse a características del GF2 de bajo CFMS junto a alto NF. Características que son propias de hojas livianas con alta capacidad fotosintética y por ende procesamiento de carbono. En este grupo la prioridad es contribuir a una rápida adquisición y procesamiento de carbono lo cual debe estar asociado a órganos que conducen a la planta a rápido crecimiento del árbol. Por lo que en sitios con alta disponibilidad de luz, agua y nutrientes propician especies con rasgos de rápida adquisición de recursos (Reich *et al.*, 2014). Esta asociación coincide con la encontrada para estos dos rasgos en bosque seco de Costa Rica Powers & Tiffin (2010).

El AFE y CFMS se caracterizaron por una fuerte correlación negativa. Es decir, plantas con atributos como alta AFE presentaron baja CFMS. Individuos con rasgos de estas características muestran una rápida tasa de crecimiento, propia de especies adquisitivas. Esta relación bivariada probablemente obedezca a la estrategia de inversión de carbono. Estos resultados son consistentes con la relación bivalente entre AFE y CFMS identificada en el sector Totumo del bosque seco del Caribe colombiano (Castellanos-Castro & Newton, 2015).

### **Grupo funcional de plantas que mejor predice carbono**

El carbono almacenado en todas las plantas de la parcela presentó contrastes respecto al calculado para los TFPS. Los rangos de carbono obtenidos por parcela son comparables con los valores globales de bosque seco (Becknell *et al.*, 2012). El estimado mediante grupos funcionales presentó valores inferiores a los de la parcela. Probablemente dicha diferencia se deba a que en solo dos de las 5 parcelas, el porcentaje de biomasa acumulada por las especies muestreadas alcanzó más del 70% de la biomasa (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

El modelo muestra que de los valores de rasgo dominantes en el TFPS1, solamente el CFMS y NF estuvieron relacionados con carbono en biomasa aérea. Lo que sugiere que hojas delgadas con bajo

contenido de nitrógeno almacenarían altos contenidos de carbono en la planta (Poorter *et al.*, 1990, Wright *et al.*, 2004a). Se presentan bajos valores de  $R^2$  probablemente porque hay diferencia en número de especies y valores de rasgos entre sitios. Así, en Islas del Rosario se presenta el mayor porcentaje de biomasa para GF1. Al mismo tiempo, se identifica el máximo número de especies por parcela (Tabla 1) y bajos valores de CFMS y NF (Tabla 4). Mientras que en el Ceibal el porcentaje de biomasa es bajo con menor número de especies en la parcela y alto valor de CFMS.

Las anteriores relaciones confirman que los procesos ecosistémicos son en parte controlados por el número de especies presentes en un sitio (hipótesis de la función diversidad ecosistema) (Finegan *et al.*, 2015) o por los rasgos de las especies más abundantes (hipótesis de la proporción de masas) (Mokany *et al.*, 2008). Probablemente si se amplía el muestreo por parcela hasta 70-80% del área basal de las especies dominantes por sitio (Diaz *et al.*, 2006) y el registro de hojas se realiza durante el periodo húmedo, cuando todas las especies disponen de hojas, el carbono estimado para el TFPS1 se acercará aún más al estimado para todas las especies de la parcela.

## **CONCLUSIONES**

En las cinco parcelas del bosque seco del caribe colombiano se identificaron dos TFPS asociados al servicio ecosistémico de secuestro de carbono. El modelo derivado de TFP1 presentó los valores más próximos a los estimados para todas las especies arbóreas de la parcela.

Aunque el modelo que mejor predice carbono es el TFPS1, este no se puede considerar como una tendencia general en el bosque seco del caribe colombiano debido a la diferencia en rasgos y diversidad de especies entre sitios. Este aspecto amerita posterior estudio en el que se incremente el número de especies por sitio hasta más del 80% de la biomasa por parcela. Dicho estudio requiere adelantarse en la estación húmeda, cuando todas las especies disponen de hojas. Lo anterior, para

conocer el comportamiento de los grupos funcionales durante el periodo húmedo y determinar si el valor del TFPS1 alcanza mayor proximidad del valor de carbono almacenado por todas las especies de la parcela.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradecemos a la Universidad Nacional Abierta y a Distancia por la financiación de este proyecto. Al Jardín Botánico de Medellín Joaquín Antonio Uribe por facilitar los contactos para acceder a las parcelas permanentes y a las bases de datos utilizadas en este proyecto. Al profesor Andrés Felipe Díaz de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas por su orientación en la estadística del estudio. Al director del parque Islas del Rosario, a Esteban Zarza y personal del área que facilitaron el acceso al área de estudio. A los propietarios, administradores y personal de apoyo de las reservas naturales de Besotes (Tomás Darío Gutiérrez) Kalashe (Juan Carlos Dib), Sanguaré (Álvaro Roldán) y hacienda El Ceibal (Sandra Cabarcas) por permitir el acceso y realización del estudio en sus predios. Las parcelas permanentes fueron establecidas parcialmente con fondos de la Fundación Moore, a través del Convenio JBMED-Universidad de Leeds (2009) con el apoyo de RAINFOR y fondos del Convenio Colciencias-JBMED2011 (contrato No 393 del 2012) que sirvieron para estudiar la composición de florística de las parcelas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

**Aerts R & Chapin FS** (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.* 30 1–67

**Álvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., de Las Salas, G., del Valle, I., & Rodríguez, L.** (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management*, 267, 297-308.

**Baccini, A., Goetz, S.J., Walker, W.S., Laporte, N.T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., Hackler, J., Beck, P.S.A., Dubayah, R., Friedl, M.A., Samanta, S. & Houghton, R.A.** 2012. Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Climate Change* 2: 182–185

**Baker TR, Burslem DFRP and Swaine MD** (2003a). Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *J. Trop. Ecol.* 19 109–125

**Baker, T.R., Phillips, O.L., Laurance, W.F., Pitman, N., Almeida, S., Arroyo, L., DiFiore, A., Erwin, T., Higuchi, N., & Killeen, T.** (2009). Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? *Biogeosciences*, 6: 297–307

**Balvanera, P., C. Kremen, and M. Martinez-Ramos.** (2005). Applying community structure analysis to ecosystem function: examples from pollination and carbon storage. *Ecological Applications* 15:360–375.

- Balvanera, P., Quijas, S., Pérez-Jiménez, A.,** (2011). Distribution patterns of tropical dry forest trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica* 43, 414–422.
- Balzarini M, Di Rienzo J.** (2004). InfoGen. Statistical software for genetic data. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Becknell, J.M., Kissing Kucek, L., & Powers, J.S.** (2012). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *For.Ecol. Manage.* 276: 88–95
- Becknell, J. M., & Powers, J. S.** (2014). Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(6), 604-613.
- Bonan, G.B.** (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882): 1444–1449.
- Borchert, R.,** (1994). Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. *Trees* 8, 198–204.
- Brown, S.& Lugo, A.**(1990). Effects of forest clearing and succession on the carbon and nitrogen content of soils in Puerto Rico and US Virgin Islands. *Plant and Soil*, 53–64.
- Brown, S. & Lugo, A.E.** (1982). The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* 14, 161–187.
- Brown, S. Lugo, A.** (1990). Effects of forest clearing and succession on the carbon and

nitrogen content of soils in Puerto Rico and US Virgin Islands. *Plant and Soil*, 53–64.

**Brown, S.** (1997). *Estimating Biomass and Biomass Change of Tropical Forests: A Primer*. FAO. Rome. Italy

**Bunker, D. E.** (2005). Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science* 310:1029–1031.

**Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S. & Naeem, S.** (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67

**Caspersen, J., & S. Pacala.** 2001. Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research* 16:895–903.

**Castellanos-Castro, C., & C Newton, A.** (2015). Leaf and stem trait variation and plant functional types in 113 woody species of a seasonally dry tropical forest. *Colombia Forestal*, 18(1), 117-138.

**Catovsky, S., Bradford, M.A. & Hector, A.** (2002) Biodiversity and ecosystem Productivity : implications for carbon storage. *Oikos*, 97, 443–448.

**Cavelier, J., Wright, J., & Santamaría, J.**, (1999). Effects of irrigation on litterfall, fine root biomass and production in a semideciduous lowland forest in Panama. *Plant and Soil* 211, 207–213.

**Chapin, F. S., Bret-Harte, M. S., Hobbie, S. E., & Zhong, H.** (1996). Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 347-358.

- Conti, G., & Díaz, S.** (2013). Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101(1), 18-28.
- Cornelissen JHC, Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Grime JP, Marzano B, Cabido M, Vendramini F & Cerabolini B.** (1999) Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional flora on two continents. *New Phytol.* 143 191–200
- Curtis, J.T & McIntosh R.P.** (1951). An upland forest continuum in the pariré-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32, 476-496.
- De Deyn, G.B., Quirk, H., Yi, Z., Oakley, S., Ostle, N.J. & Bardgett, R.D.** (2008) Vegetation composition promotes carbon and nitrogen storage in model grassland communities of contrasting soil fertility. *Journal of Ecology*, 97, 864–875.
- Díaz, S., & Cabido, M.** (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8, 463-474.
- Díaz, S., Fargione J; Chapin F.S. III; & Tilman, D.** (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol* 4(8): e277.
- Ewel, J.,** (1977). Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geological Ecology Tropical* 1, 103–117.
- Finegan, B., Peña-Claros, M., Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M. S., Carreño-Rocabado, G., Casanoves, F., Diaz, S., Velepucha, P. E. Fernandez, F., Licona, J. C., Lorenzo, L., Salgado Negret, B., Vaz, M. & Poorter, L.** (2015). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103 (1), 191-201.

- Garnier, E., & Laurent, G.** (1994). Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*, 128(4), 725-736.
- Gentleman, R., Ihaka, R., & Bates, D.** (2009). The R project for statistical computing. URL: <http://www.r-project.org/254>.
- George, D., & Mallery, P.** (2012). *IBM SPSS Statistics 21: Step by Step*. Boston: Allyn and Bacon.
- Gitay H, Noble IR & Connell J.H.** (1999). Deriving functional types for rainforest trees. *J. Veg. Sci.* 10 641–650
- Hoorens B, Stroetenga M & Aerts R.** (2010). Litter Mixture Interactions at the level of plant functional types are additive. *Ecosystems* 13 90–98
- Houghton RA, Hall F, Goetz SJ.** (2009). Importance of biomass in the global carbon cycle. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* 114:G00e03.
- Hulshof, C.M. & Swenson, N.G.** (2010) Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, 24, 217–223
- Jaramillo, V., Martinez-Yriznar, A., & Sanford, R.,** (2011). Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. In: Dirzo, R., Young, H., Mooney, H., Ceballos, G. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*, Island Press, pp. 109–128.
- Kirby, KR, & Potvin C.** (2007). Variation in carbon storage among trees species: implications for the management of small-scale carbon sink project. *Forest Ecology and Management* 246: 208–221.

- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A.** (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 474–478
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H. & Bongers, F.** (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94(6), 1211-1216.
- Malhi, Y., Wood, D., Baker, T., Wright, J., Phillips, O., Cochrane, T., Meir, P., Chave, J., Almeida, S., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T., Laurance, S., Laurance, W., Lewis, S., Monteagudo, A., Neill, D., Vargas, P., Pitman, N., Quesada, C., Salomao, R., Silva, J., Lezama, A., Terborgh, J., Martinez, R., Barbara, V.,** (2006.) The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology* 12, 1107–1138.
- Martínez-Yrizar, A.,** (1995). Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. In: Bullock, S.H., Mooney, H.A. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 326–345.
- Mascaro, J., Asner, G.P., Muller-Landau, H.C., van Breugel, M., Hall, J., & Dahlin, K.** (2011). Controls over aboveground forest carbon density on Barro Colorado Island, Panama. *Biogeosciences*, 8(6): 1615–1629
- Mokany, K., Ash, J., & Roxburgh, S.** (2008). Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *J. Ecol.* 96(5): 884–893.
- Murphy, P., Lugo, A.** (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 67–88.

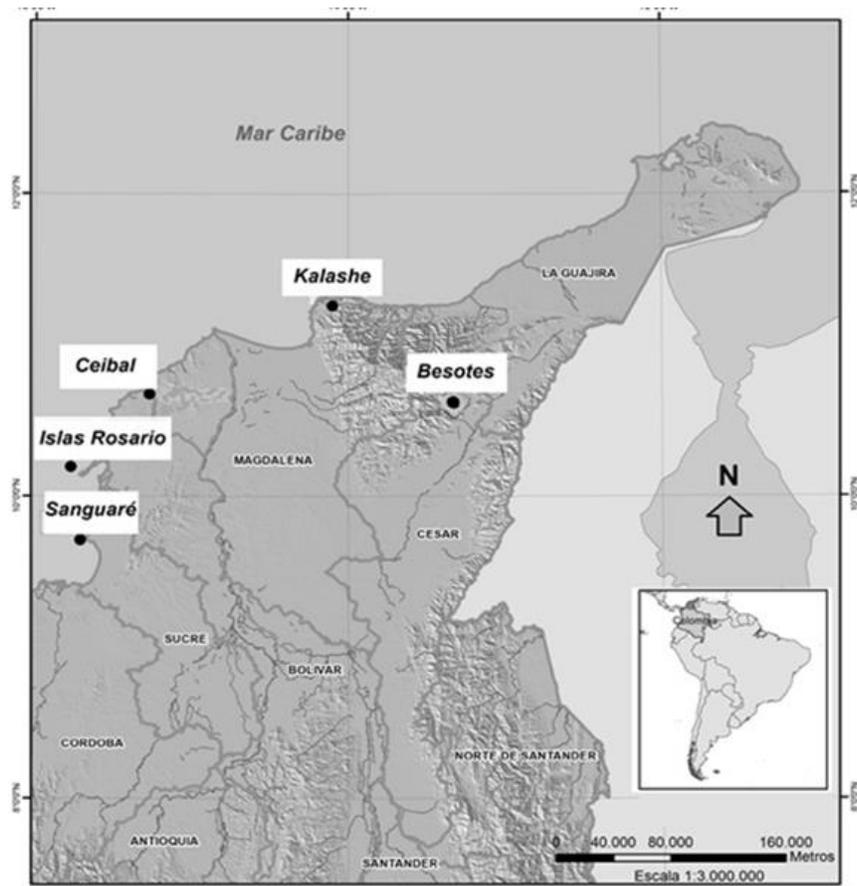
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., & Cornelissen, J. H. C.** (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167-234.
- Pizano, C. & García, H.(Editores)** (2014). *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.
- Pineda-García, F., Paz, H., & Meinzer, F. C.** (2013). Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, cell & environment*, 36(2), 405-418.
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F. C., & Angeles, G.** (2015). Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree physiology*, tpv124.
- Poorter, H., Remkes, C., & Lambers, H.** (1990). Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology*, 94(2), 621-627.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., & Mazer, S.J.** (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*, 89(7): 1908–1920.
- Powers, J. S., & Tiffin, P.** (2010). Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology*, 24(4), 927-936.
- Reich, P., Borchert, R.,** (1984). Water-stress and tree phenology in a tropical dry forest in the Lowlands of Costa-Rica. *Journal of Ecology* 72, 61–74.

- Reich PB, Walters MB and Ellsworth D.S.** (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monogr.* 62 365–392
- Reich PB, Walters MB & Ellsworth D.S.** (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94 13730–13734
- Reich, P. B., Luo, Y., Bradford, J. B., Poorter, H., Perry, C. H., & Oleksyn, J.** (2014). Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13721-13726.
- Ruiz-Jaen, M.C., & Potvin, C.** (2010). Tree diversity explains variation in ecosystem function in a neotropical forest in Panama. *Biotropica*, 42(6): 638–646
- Ruiz-Jaen, M. C., & Potvin, C.** (2011). Can we predict carbon stocks in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. *New Phytologist*, 189(4), 978-987.
- Ryser P & Urbas P.** (2000). Ecological significance of leaf life span among Central grass European species. *Oikos* 91 41–50
- Saatchi, S., Harris, N.L., Lefsky, M., Brown, S., Mitchard, E.T.A., Salas, W., Zutta, B.R., Buermann, W., Lewis, S.L., Hagen, S., Petrova, S., White, L., Silman, M. & Morel, A.** (2011). Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 108: 9899–9904.
- Saldaña-Acosta A, Meave JA Paz H, Sánchez-Velásquez LR, Villaseñor and Martínez-Ramos M** (2008). Variation of functional traits in trees from a biogeographically complex Mexican cloud forest. *Acta Oecologia* 34 111–121

- Sandquist, D. R., & Cordell, S.** (2007). Functional diversity of carbon-gain, water-use, and leaf-allocation traits in trees of a threatened lowland dry forest in Hawaii. *American Journal of Botany*, 94(9), 1459-1469.
- Segura, G., Balvanera, P., Durán, E., & Pérez, A.** (2003). Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*, 259–271.
- Semanova, G; van der Maarel, E.** (2000). Plant functional types –a strategic perspective. *Journal of Vegetation Science* 11:917-922.
- Singh, K., Kushwaha, C.,** (2005). Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science* 89, 964–975.
- Sterck, F., & Schieving, F.** (2011). Modelling functional trait acclimation for trees of different height in a forest light gradient: emergent patterns driven by carbon gain maximization. *Tree physiology*, 31(9), 1024-1037.
- Suresh, H.S., Dattaraja, H.S., & Sukumar, R.** (2010). Relationship between annual rainfall and tree mortality in a tropical dry forest: Results of a 19-year study at Mudumalai, southern India. *Forest Ecology and Management* 259, 762–769.
- Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S. & Mosseler, A.** (2009) *Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change. A Synthesis of the Biodiversity/Resilience/Stability Relationship in Forest Ecosystems.* Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, QC, Canada.
- Turner, M.G.** (2010). Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 9(10): 2833–2849

- Vieira, D., Scariot, A.** (2006). Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14, 11–20.
- Von Willert DJ, Eller BM, Werger MJ & Brinckmann E.** (1990) Desert succunents and their life strategies. *Vegetation* 90 133–143
- Von Willert D.J., Eller B.M., Werger M.J.A., Brinckmann E. & Ehlenfeldt, H.D.** (1992) Life strategies of succulents in deserts with special reference to the Namib Desert (Cambridge:Cambridge University Press)
- Walker, B; Kinzig, A & Langridge, J.** (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2:95–113
- Wang, G. H., & Ni, J.** (2005). Responses of plant functional types to an environmental gradient on the Northeast China Transect. *Ecological Research*, 20(5), 563-572.
- Wang, W., X. Lei, Z. Ma, D. D. Kneeshaw, and C. Peng.** (2011). Positive relationship between aboveground carbon stocks and structural diversity in spruce dominated forest stands in New Brunswick, Canada. *Forest Science* 57:506–515.
- Ward, JH. Jr.** (1963). Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association* 58: 236-244
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., & Villar, R.** (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827
- Yavitt, J., & Wright, J.**, (2001). Drought and irrigation effects on fine root dynamics in a tropical moist forest, Panama. *Biotropica* 33, 421–434.

## ANEXOS



**Anexo 1** Localización del área de estudio. Los círculos negros indican la ubicación de cada una de las 5 parcelas permanentes: Sanguaré, Islas Rosario, Ceibal, Kalashe y Besotes.

**Anexo 2.** Lista de especies y número de individuos por especie en 5 parcelas del bosque seco del caribe colombiano.

Parcela	Besotes	El Ceibal	Islas del Rosario	Kalashe	Sanguaré
Familia/Especie	N	N	N	N	N
ANACARDIACEAE	20	40	284	20	30
<i>Anacardium excelsum</i>	5			3	
<i>Astronium graveolens</i>	1	40	254	13	
<i>Spondias mombin</i>	14		30	4	30
APOCYNACEAE	4				21
<i>Aspidosperma dugandii</i>	4				
<i>Tabernaemontana cymosa</i>					21
ARECACEAE		6			50
<i>Attalea butyracea</i>		5			50
<i>Sabal mauritiiformis</i>		1			
BIGNONIACEAE	14		8		6
<i>Crescentia cujete</i>			8		
<i>Phryganocidia corymbosa</i>					1
<i>Tabebuia chrysantha</i>	6				
<i>Tabebuia ochracea</i>					5
<i>Tabebuia serratifolia</i>	8				
BIXACEAE		1			
<i>Cochlospermum vitifolium</i>		1			
BORAGINACEAE	15		7		
<i>Cordia alba</i>	15				

<i>Cordia sebestena</i>			7		
BURSERACEAE	27	46	114	30	1
<i>Bursera graveolens</i>	1				
<i>Bursera simaruba</i>	26	46	114	30	1
CANNABACEAE					1
<i>Trema micrantha</i>					1
CAPPARACEAE	6	9	33	8	
<i>Capparis odorata</i>		5		3	
<i>Capparis odoratissima</i>	6	7	32		
<i>Capparis verrucosa</i>			1	5	
<i>Crataeva tapia</i>		2			
CARICACEAE	2			21	
<i>Jacaratia digitata</i>	2			21	
CELASTRACEAE			3		2
<i>Maytenus ebenifolia</i>					2
<i>Maytenus verticillata</i>			3		
CHRYSOBALANACEAE	36				
<i>Parinari pachyphylla</i>	36				
EUPHORBIACEAE	38	30		21	2
<i>Hura crepitans</i>	38	30		21	
<i>Margaritaria nobilis</i>					1
<i>Sapium glandulosum</i>					1
LEGUMINOSAE	15	12	83	6	18
<i>Albizia caribaea</i>		1			
<i>Andira inermis</i>					1
<i>Caesalpinia ebano</i>				1	
<i>Centrolobium paraense</i>		10			
<i>Copaifera canime</i>					1
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	7			3	14

<i>Gliricidia sapium</i>			82		
<i>Inga vera</i>					1
<i>Machaerium capote</i>					1
<i>Pithecellobium ligustrinum</i>			1		
<i>Platymiscium pinnatum</i>	3			2	
<i>Platypodium elegans</i>	2				
<i>Poeppigia procera</i>		1			
<i>Pterocarpus acalpuensis</i>	3				
HERNANDIACEAE	21				
<i>Gyrocarpus americanus</i>	21				
LAMIACEAE					7
<i>Vitex orinocensis</i>					7
LAURACEAE					15
<i>Nectandra cuspidata</i>					15
MALPIGHIACEAE					2
<i>Mascagnia ovatifolia</i>					2
MALVACEAE	13	6	15	11	62
<i>Apeiba tibourbou</i>					2
<i>Cavanillesia platanifolia</i>	3	1			
<i>Ceiba pentandra</i>	6				
<i>Guazuma ulmifolia</i>		1		8	46
<i>Pseudobombax septenatum</i>	4	3	15		
<i>Sterculia apetala</i>		1		3	14
MELIACEAE					12
<i>Trichilia hirta</i>					12
MORACEAE	13	3	1	125	2
<i>Brosimum alicastrum</i>			1		
<i>Brosimum utile</i>	13	2		113	
<i>Helianthostylis sprucei</i>					1

<i>Maclura tinctoria</i>		1		12	1
MYRTACEAE			3		
<i>Eugenia baruensis</i>			3		
NYCTAGINACEAE		7	4		
<i>Guapira costaricana</i>		7			
<i>Neea anisophylla</i>			4		
POLYGALACEAE					1
<i>Securidaca tenuifolia</i>					1
POLYGONACEAE	1	2			
<i>Coccoloba padiformis</i>		2			
<i>Triplaris americana</i>	1				
RUBIACEAE	14	4		10	9
<i>Chomelia spinosa</i>					9
<i>Genipa americana</i>		1			
<i>Randia armata</i>		3			
<i>Simira cordifolia</i>	14			10	
RUTACEAE			5		
<i>Amyris sylvatica</i>			5		
SALICACEAE		2	2		2
<i>Casearia aculeata</i>		2			
<i>Casearia arguta</i>			2		
<i>Homalium guianense</i>					1
<i>Xylosma intermedia</i>					1
SAPINDACEAE	4		3		
<i>Melicoccus bijugatus</i>	4		3		
SAPOTACEAE	16		14	21	
<i>Manilkara sapota</i>			14		
<i>Pradosia cochlearia</i>	16			21	
URTICACEAE				16	7

<i>Cecropia obtusifolia</i>		16	
<i>Cecropia peltata</i>			7
ZYGOPHYLLACEAE	8		
<i>Bulnesia arborea</i>	8		

---

## DISCUSION GENERAL

Este resultado es una primera aproximación en el uso de grupos funcionales de plantas (TFPS) como estimadores de carbono. Los TFPS presentaron valores inferiores a los estimados para todas las especies de la parcela. Posiblemente incrementar el número de especies muestreadas a un equivalente al 80% de su biomasa de la parcela (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013) incrementará el valor que se obtenga por TFPS. Expectativa que se logra realizando el muestreo durante el periodo húmedo del bosque seco del caribe colombiano.

Aunque algunos estudios identifican limitantes al uso de TFPS, es de gran utilidad el aporte realizado por este estudio en términos de rasgos funcionales para predecir el carbono almacenado. Así, algunos estudios plantean desventajas en el uso de TFPS, debido a que estos se asocian con valores fijos de atributos o conjunto de características funcionales (Van Bodegom *et al.*, 2012). Por ejemplo, se asume que hay un equilibrio entre clima y distribución de la vegetación y que los atributos de los TFPS son invariables ante el cambio climático.

Afirmación que es cuestionada porque se espera que el clima futuro sea diferente y que la dispersión de especies también varíe. Por lo que también se prevé un cambio en la composición del TFPS (Thuiller *et al.*, 2005). A pesar de ello, nuestros resultados son importantes en la medida en que se aporta información de un conjunto de rasgos funcionales asociados a la fotosíntesis que proporcionaron una base en la predecir carbono en la biomasa aérea del bosque seco.

### **III CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES**

- Se encontraron en total 143 especies de árboles de más de 10 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP), pertenecientes a 39 familias en las cinco parcelas. El promedio de especies por sitio fue de 35 especies/ ha . El promedio de individuos por sitio fue de 386 con valores máximos en Islas del Rosario y mínimo en Sanguaré.
- La composición florística entre sitios del caribe colombiano es muy diferente entre sí, dados los valores bajos de Jaccard y Sorensen.
- Se evidencia gran variabilidad en el contenido de carbono entre parcelas. La parcela que almacenó mayor cantidad de carbono fue Islas del Rosario con 54 Mg/ha, mientras que la menor cantidad se identificó en la Hacienda El Ceibal . El valor medio almacenado en las cinco parcelas estudiadas fue de 43 Mg/ha. Este valor es alto si se considera el alto grado de intervención de este ecosistema.

- Las especies que acumularon mayor cantidad de carbono en todas las parcelas fueron *Astronium graveolens* (Anacardiaceae) (31.8 Mg/ha), la palma *Attalea butyraceae* (Arecaceae) (25.1 Mg/ ha) y *Bursera simarouba* (Burseraceae) (17.4 Mg/ ha).
- La diversidad funcional y la taxonómica se relacionaron con el carbono almacenado en la biomasa aérea del bosque seco del caribe colombiano. En la diversidad taxonómica la relación fue inversa; en contraste, la asociación con la diversidad funcional fue positiva.
- Al relacionar los rasgos funcionales con el contenido de carbono por parcela se encuentra que el AFE y el CFMS se correlacionaron significativamente con el carbono. El primero de forma positiva y el segundo de forma negativa.
- Respecto a la diversidad funcional la variación de carbono foliar (DFvarNF) se correlacionó de forma positiva significativa con el carbono total por parcela. De igual forma ocurrió con la media ponderada de la comunidad de todos los 5 rasgos estudiados (AFE, CFMS, CF, NF).
- Para continuar con la comprensión de la dinámica del carbono en el bosque seco tropical, sería importante adelantar estudios en gradientes sucesionales para aclarar los mecanismos que explican la diversidad en la comunidad. Otro posible mecanismo que puede impactar la relación biodiversidad-carbono son factores ambientales como la temperatura y la precipitación anual así como características del suelo.
- En las cinco parcelas del bosque seco del caribe colombiano se identificaron dos grupos funcionales asociados al servicio ecosistémico de secuestro de carbono. De estos el grupo funcional uno, integrado por 10 especies arbóreas fue el que mejor predijo el carbono

almacenado en la biomasa aérea por parcela. Este grupo funcional se caracterizó por aglomerar altos valores de AFE y bajos de CFMS.

- Mediante la modelo de regresión lineal se logró la mejor predicción de carbono almacenado en biomasa aérea total por parcela, estimado a través de la ecuación alométrica. La capacidad predictiva del grupo funcional 1, se encontró con la combinación de las variables CFMS y NF.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradecemos a la Universidad Nacional Abierta y a Distancia por la financiación de este proyecto. Al Jardín Botánico de Medellín Joaquín Antonio Uribe por facilitar los contactos para acceder a las parcelas permanentes y a las bases de datos utilizadas en este proyecto. A los directores de la investigación Ángela Parrado Rosselli, Bióloga, PhD, profesora de la Maestría en Manejo, Uso y Conservación del bosque y Esteban Álvarez Dávila, Ingeniero Forestal (PhD, c) del Jardín Botánico de Medellín, un agradecimiento especial por su disposición permanente, sugerencias y revisiones exhaustivas de las diferentes versiones del documento. A las profesoras Rocío Cortés, Ingeniera Forestal, PhD, Patricia Pinzón, ingeniera Forestal, PhD, de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas por sus observaciones al proyecto de investigación y apoyo permanente. Al Profesor Robert Leal, Ingeniero Forestal, MSc, de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas por la capacitación en el manejo de equipos forestales. A los profesores Beatriz Salgado Negret, Bióloga, PhD y René Lopez, Ingeniero Forestal y Biólogo PhD, de la Universidad Distrital Francisco J. de Caldas por sus orientaciones en Ecología Funcional. Al profesor Andrés Felipe Díaz de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas por su orientación en la estadística del estudio. Al director del parque Islas del Rosario, a Esteban Zarza y personal del área que facilitaron el acceso al

área de estudio. A los propietarios, administradores y personal de apoyo de las reservas naturales de Besotes (Tomás Darío Gutiérrez) Kalashe (Juan Carlos Dib), Sanguaré (Álvaro Roldán) y hacienda El Ceibal (Sandra Cabarcas) por permitir el acceso y realización del estudio en sus predios. A la Bióloga Irina Mendoza por su acompañamiento en el muestreo de campo. Las parcelas permanentes fueron establecidas parcialmente con fondos de la Fundación Moore, a través del Convenio JB MED-Universidad de Leeds (2009) con el apoyo de RAINFOR y fondos del Convenio Colciencias-JB MED2011 (contrato No 393 del 2012) que sirvieron para estudiar la composición de florística de las parcelas. A Alejandro Orozco Montes ingeniero eléctrico y electrónico por sus habilidades en la programación e interpretación de redes neuronales artificiales. A Diego Ruiz Montes y Leonardo Ávila Montes, Ingenieros Industriales que apoyaron el análisis de información con varios software.

## **REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS**

**Álvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., De las Salas, G., del Valle I., Lema, A., Moreno, F., Orrego, S. & Rodríguez, L.** (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forest of Colombia. *Forest Ecology and Management* 267: 297-308

**Arcila-Cardona, A.M., Valderrama-Ardila, C. & Chacón de Ulloa P.** (2012). Estado de fragmentación del bosque seco de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota colombiana* 13 (2) 86-102

**Breugel, M., Rabinsijn, J., Craven, D., Bongers, F. & Hall, J.** (2011). Estimating carbon stock in secondary forest: Decision and uncertainties associated with allometric biomass models. *Forest Ecology and Management* doi:10.1016/j.foreco.2011.07.018

**Brown, S., Gillespie, A.J., Lugo, A.E.** (1989). Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science* 35: 881–902.

- Calow, P.** (1987). Towards a definition of functional ecology. *Funct. Ecol.* 1: 57-61
- Catovsky, S., Bradford, M.A. & Hector, A.** (2002) Biodiversity and ecosystem productivity: implications for carbon storage. *Oikos*, 97: 443–448.
- Conti, G. & Diaz, S.**(2013). Plant functional diversity and carbon storage –an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of ecology* 101: 18-28.
- Chambers JQ, Santos J, Ribeiro RJ, Higuchi, N.** (2001) Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary production in a tropical forest. *Forest Ecology and Management* 152:73–84
- Chapin, F. S. III** (1993). Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: Ehleringer, J. R. and Field, C. B. (eds), *Scaling physiological processes. Leaf to globe*. Academic Press Inc, pp. 287-312.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, J.Q., Eamus, D., Foster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H., Riera, B., Yamakura, T.** (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87–99.
- Chazdon, R.L.** (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 51–71.
- de Oliveira AA, Mori SA 1999 A central Amazonian terra firme forest I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation* 8:1219–1244
- De Deyn, G.B., Cornelissen, J.H.C. & Bardgett, R.D.** (2008) Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*.11: 516–531
- Diaz, S. & Cabido, M.** (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16: 646-655.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin F.S., Tilman, D.** (2006). Biodiversity loss threatens human well-being, *PLoS Biol.* 4 (8) 1300–1305

**Dirzo, R., Young, H. S., & Mooney, H. A. (Eds.).** (2011). Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation. Island Press.

**Eviner, V. T. & Chapin, F. S. III** (2003). Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34:455-485

**Fonseca, W., Benayas, J. M. R., & Alice, F. E.** (2011). Carbon accumulation in the biomass and soil of different aged secondary forests in the humid tropics of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1400-1408.

**Garcia, M., Riaño, D., Chuvieco, E. & Danson, M.** (2010). Estimating bioasscarbón stocks for a Mediterranean forest in central Spain using LiDAR height and intensity data. *Remote sensing of environment* 114: 816-830.

**GOFC-GOLD** (2010). A sourcebook of methods and procedures for monitoring and reporting anthropogenic greenhouse gas emissions and removals caused by deforestation, gains and losses of carbon stocks in forest remaining forest, and forestation. GOFC-GOLD report version COP16-1, (GOFC-GOLD proect office, natural resources Canada, Alberta, Canada).

**Grime, J. P.** 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 2631.

**Grime, J. P.** 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86: 902-910.

**Hillebrand, H. & Matthiessen, B.** (2009). Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research, *Ecol. Lett.* 12 (12) 1405–1419.

**IPCC(2007).** Climate Change 2007, the IPCC Fourth Assessment Report. International Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland.

**Janzen, D.H.** (1988). Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75, 105–116.

**Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. D. A.** (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(12), 474-478.

**Laurance, W.F., Fearnside, P.M., Laurance, S.G., Delamonica, P., Lovejoy, T.E., Rankin de Merona, J.M., Chambers, J.Q., Gascon, C.** (1999). Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 118: 127–138

**Lavorel, S. & Garnier, E.** 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16:45-556.

**Keddy, P. A.** (1992). A pragmatic approach to functional ecology. *Funct. Ecol.* 6: 621-626

**McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M.** (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185.

**Malhi, Y.D., Wood Baker, T.R., Wright, J., Phillips, O.L., Cochrane, T., Meir, P., Chave, J., Almeida, S., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Monteagudo, A., Neill, D.A., Nuñez Vargas, P., Pitman, N.C.A., Quesada, C.A., Salomão, R., Silva, J.N.M., Torres Lezama, A., Terborgh, J., Vásquez Martínez, R. & Vinceti, B.** (2006). The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology* 12: 1107–1138

**Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., ... & Gordon, J. E.** (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33(3), 491-505.

**Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Cornelissen, J. H. C.** (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167-234.

**Petchey, O.L. Gaston, K.J.** (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition, *Ecol. Lett.* 5 (3) 402–411.

**Petchey, O.L. Gaston, K.J.** (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward, *Ecol. Lett.* 9 (6) 741–758.

**Pizano, C. & García, H.(Editores)** (2014). El bosque seco tropical en Colombia. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia.

**Rodríguez, G.M., Banda-R.,M.K., Reyes B., S.P. & Estupiñán G., A.C.** (2012). Lista comentada de las plantas vasculares de bosques secos prioritarios para la conservación en los departamentos de Atlántico y Bolívar (caribe colombiano). . *Biota colombiana* 13(2): 7-39

**Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C.** (2010) . A user's guide to functional diversity indices, *Ecol. Monogr.* 80 (3) 469–484.

**Semenova, G. V. & van der Maarel., E.** (2000). Plant functional types a strategic perspective. *J. Veg. Sci.*11: 917-922.

**Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S. & Mosseler, A.** (2009). Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change. A Synthesis of the Biodiversity/ Resilience/Stability Relationship in Forest Ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, QC, Canada

**Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., Sykes, M.T. & Prentice, I.C.** (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 102, 8245–8250

**Tilman, D.**(2001). Functional diversity, in: S.A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*, Academic Press, San Diego, , pp. 109–120.

**Van Bodegom, P. M., Douma, J. C., Witte, J. P. M., Ordoñez, J. C., Bartholomeus, R. P., & Aerts, R.** (2012). Going beyond limitations of plant functional types when predicting global ecosystem–atmosphere fluxes: exploring the merits of traits-based approaches. *Global Ecology and Biogeography*, 21(6), 625-636.

**Vallejo-Joyas M.I., Londoño-Vega, A.C., López-Camacho, R., Galeano, G., Alvarez-Dávila E. & Devia-Alvarez, W.** (2005). Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, D.C., Colombia 310 p. (Serie: Métodos para estudios ecológicos a largo plazo; No 1)

**Wunder, S.** (2009). Can payments for environmental services reduce deforestation and forest degradation?. Realising REDD, 213.