



Revista Mexicana de Biodiversidad

ISSN: 1870-3453

falvarez@ib.unam.mx

Universidad Nacional Autónoma de
México
México

Montes-Pulido, Carmen Rosa; Parrado-Rosselli, Ángela; Álvarez-Dávila, Esteban
Tipos funcionales de plantas como estimadores de carbono en bosque seco del Caribe
colombiano

Revista Mexicana de Biodiversidad, vol. 88, núm. 1, 2017, pp. 1-9
Universidad Nacional Autónoma de México
Distrito Federal, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=42549957014>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto



Tipos funcionales de plantas como estimadores de carbono en bosque seco del Caribe colombiano

Plant functional types as estimator of carbon in dry forest of the Colombian Caribbean

Carmen Rosa Montes-Pulido^{a,*}, Ángela Parrado-Rosselli^b y Esteban Álvarez-Dávila^{c,d}

^a Universidad Nacional Abierta y a Distancia; calle 14 sur 14-23, Bogotá, Colombia

^b Universidad Distrital Francisco José de Caldas, carrera 5.ª Este 15-82 Bogotá, D.C., Colombia

^c Jardín Botánico de Medellín Joaquín Antonio Uribe, carrera 52 No 1-82, Medellín, Antioquia, Colombia

^d Fundación Convida. Cra 48 # 20-114. Medellín, Antioquia, Colombia

Recibido el 22 de abril de 2016; aceptado el 15 de septiembre de 2016

Resumen

La variación de rasgos foliares integrantes de un tipo funcional de plantas (TFP) para conocer el desempeño de la planta en términos de carbono ha sido muy poco estudiado. El estudio determinó el TFP que mejor predice el carbono almacenado en la biomasa aérea del bosque seco del Caribe colombiano, a través de: a) evaluar 4 rasgos funcionales asociados a carbono, b) caracterizar y comparar los TFP de acuerdo con los rasgos y c) determinar el TFP que mejor predice carbono. En 5 parcelas permanentes de 1 ha y árboles ≥ 10 cm de diámetro se midieron área foliar específica, contenido foliar de materia seca, concentración foliar de nitrógeno y concentración foliar de carbono. Con análisis de conglomerados jerárquico se obtuvieron 2 TFP. Los valores de carbono obtenidos en cada TFP y estimado por ecuación alométrica se compararon con el estimado para la comunidad arbórea de la parcela. El TFP1 fue el que mejor predijo el carbono para las 5 parcelas, con una tendencia de uso conservativo de recursos. El estudio contribuye a soportar medidas que incentiven la vinculación del bosque seco a mercados de carbono.

© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Palabras clave: Área foliar específica; Biomasa aérea; Concentración foliar de nitrógeno; Contenido foliar de materia seca; Rasgos funcionales de plantas

Abstract

Functional traits variation, as part of a plant functional types (PFT) for knowing carbon plant performance, has been poorly studied. The objective of this research was to establish the best PFT for carbon store prediction, in aboveground biomass in Colombian Caribbean dry forest, through a) evaluation of 4 functional traits associated with the stored carbon, b) characterizing and comparing PFT according with the variation of functional traits, and c) to determine PFT that better predicts carbon. In 5 permanent parcels of 1 ha, and trees with a diameter ≥ 10 cm, measurements of specific leaf area; leaf dry matter, leaf nitrogen concentration and leaf carbon concentration were taken. Two PFT were generated with analysis of hierarchical conglomerates. The obtained values of carbon in every single PFT, and estimated by the allometric equation are compared with the estimated for the arboreal community of the parcel. The PFT 1 was the best carbon predictor in the 5 parcels with conservative use of resources. This study contributes to support actions over the entailment of dry forest in carbon markets.

© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Keywords: Specific leaf area; Aboveground biomass; Leaf nitrogen concentration; Leaf dry matter; Functional plant traits

Introducción

Los tipos funcionales de plantas (TFP) pueden ser definidos como conjuntos de especies que exhiben respuestas similares a condiciones ambientales y tienen efectos análogos en procesos

* Autora para correspondencia.

Correo electrónico: carmen.montes@unad.edu.co (C.R. Montes-Pulido).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.006>

1870-3453/© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

ecosistémicos dominantes (Lavorel, McIntyre, Landsberg y Forbes, 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, Stroetenga y Aerts, 2010). La variación interespecífica de los rasgos puede ayudar en la clasificación de especies de plantas en TFP (Díaz y Cabido, 1997; Powers y Tiffin, 2010; Semanova y van der Maarel, 2000). Estos grupos se definen a partir de los rasgos funcionales que mejor describen la función de interés (Fonseca y Ganade, 2001).

La contribución de la diversidad de especies a los procesos ecosistémicos ha sido abordada en varios estudios. Por un lado, se postula que la diversidad afecta procesos ecosistémicos como la fijación de carbono. Comunidades con alta diversidad de especies (Tilman, 1999) o rasgos funcionales (Díaz et al., 2011) hacen un uso óptimo de recursos disponibles debido a la alta diferenciación de nichos y facilitación interespecífica, por lo cual la diversidad puede incrementar la biomasa de la comunidad (Zhang, Chen y Reich, 2012). Otro acercamiento postula que los efectos de las especies o de los rasgos de las especies son proporcionales a su abundancia. En este sentido, los efectos de especies raras sobre procesos ecosistémicos son menores respecto a los efectos de especies y sus rasgos dominantes (Grime, 1998), lo que indicaría que comunidades dominadas por especies adquisitivas de rápido crecimiento tendrían mayor cantidad de biomasa y alta área foliar específica (AFE) como resultado de una alta captación de luz a través de fotosíntesis y una alto ingreso de carbono (Poorter y Bongers, 2006). Estas 2 formas de representar la diversidad sugieren alternativas de análisis por las cuales las variables de comunidad afectan los procesos del ecosistema.

Se sabe que algunos rasgos de hoja capturan muchos aspectos fundamentales de la economía foliar asociada a la dinámica del carbono. Rasgos como concentración foliar de nitrógeno (NF), AFE, concentración foliar de carbono (CF) y contenido foliar de materia seca (CFMS) están asociados con alto ingreso de carbono, a través de la fotosíntesis (Conti y Díaz, 2013; Finegan et al., 2015; Ruiz-Jaen y Potvin, 2011; Wright et al., 2004). Las combinaciones de rasgos de AFE y NF como componentes de especies pueden tener un impacto significativo sobre la productividad primaria y ciclo de nutrientes a nivel de ecosistema (Aerts y Chapin, 2000; Cornelissen et al., 1999; Reich, Walters y Ellsworth, 1992). Estos 2 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, Walters y Ellsworth, 1997). Sin embargo, pocos avances se han logrado con el uso de rasgos funcionales de plantas como integrantes de TFP para predecir carbono. En China, se identificaron 8 tipos funcionales mediante rasgos vegetativos, regenerativos, fenológicos y fisiológicos para evaluar 3 funciones ecosistémicas entre ellas, el almacenamiento de carbono; este estudio utilizó análisis de correspondencia para identificar los TFP (Wang y Ni, 2005). En el ártico se evaluaron 21 rasgos, entre ellos, masa foliar y concentración NF para predecir efectos y respuesta de la vegetación sobre los procesos ecosistémicos; un análisis de clúster permitió agrupar en TFP las 37 especies evaluadas (Chapin, Bret-Harte, Hobbie y Zhong, 1996).

El bosque tropical almacena más carbono que los bosques templados y boreales y su estudio es fundamental para contribuir a la comprensión del ciclo global del carbono y el cambio climático (Bonan, 2008). Los avances en investigación sobre este tema se han desarrollado principalmente en bosque húmedo tropical y han buscado mejorar las estimaciones de carbono en biomasa aérea (CBA) mediante modelos alométricos (Chave et al., 2014); menor número de estudios han relacionado la diversidad funcional con carbono almacenado en biomasa y productividad en el trópico húmedo (Finegan et al., 2015; Lohbeck, Poorter, Martínez-Ramos y Bongers, 2015), mientras que para el bosque seco son aún más escasos los análisis de estas relaciones (Becknell y Powers, 2014; Prado-Junior et al., 2016). 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 y García, 2014). Sin embargo, se desconoce la dinámica del carbono en este ecosistema.

Una posible forma de aproximarse al carbono almacenado en los bosques secos y su relación con la diversidad funcional es a través de la definición de TFP. Las especies que comparten varios atributos pueden conformar un tipo funcional y ser definidos respecto a su contribución a procesos ecosistémicos (Lavorel et al., 2007) como la fijación de carbono. 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). En este marco se plantea como pregunta de investigación: ¿es posible obtener TFP a partir de rasgos asociados a carbono en el bosque seco del Caribe colombiano? El objetivo de este estudio fue determinar el TFP que mejor predice el carbono almacenado en biomasa aérea en el bosque seco del Caribe colombiano, a través de: a) evaluar 4 rasgos funcionales asociados a carbono almacenado, b) caracterizar y comparar los TFP obtenidos de los rasgos asociados a carbono y c) determinar el TFP que mejor predice carbono.

Materiales y métodos

El estudio se realizó en 5 parcelas permanentes de 1 ha del bosque seco del Caribe colombiano (fig. 1). Se seleccionaron estas parcelas porque disponen de bases de datos sobre inventarios forestales realizados entre 2007-2012 (Álvarez, Benítez, Velásquez y Cogollo, 2013) y permitieron estimar el CBA. La región tiene una temperatura media anual que varía entre 26 y 29 °C; su precipitación media anual está entre 1,000 y 1,245 mm, es bimodal, con 4 meses de sequía, de diciembre a marzo, con menos de 100 mm por mes (IDEAM, 2014). El rango altitudinal está entre 2 a 800 m snm. Las parcelas se encuentran ubicadas en los bosques del Ecoparque Los Besotes (10°53' N, 73°3' O), la hacienda El Ceibal (10°68' N 75°3' O), la Reserva Natural Kalashe (11°26' N 74°1' O), el Parque Nacional Islas del Rosario (10°16' N 75°40' O) y la Reserva Natural Sanguaré (9°71' N 75°7' O) (de aquí en adelante Besotes, Ceibal, Kalashe, Islas del Rosario y Sanguaré); fueron establecidas en la década pasada con el apoyo de varias instituciones colombianas (Álvarez et al.,

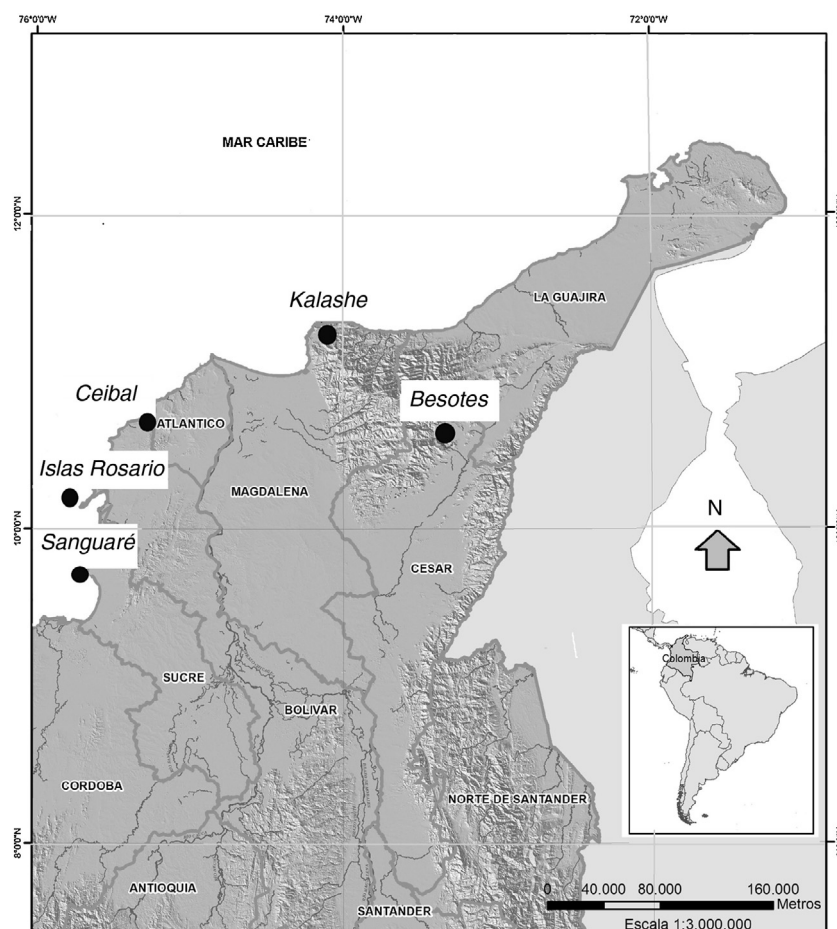


Figura 1. Localización de 5 parcelas permanentes de 1 ha en bosque seco del Caribe colombiano. Los círculos negros muestran la ubicación de cada parcela.

2013) y cuya información es actualmente administrada desde la plataforma FORESTPLOTS.net del proyecto RAINFOR. Las 3 primeras están ubicadas en fragmentos de bosque natural. La parcela Islas del Rosario se encuentra en bosques secundarios regenerados a partir de huertos agroforestales caseros. Finalmente, la parcela Sanguaré fue un potrero arbolado denso.

La composición florística se obtuvo a partir del inventario de todos los árboles con diámetro a la altura del pecho > 10 cm.

Se seleccionaron 4 rasgos funcionales asociados a almacenamiento de carbono, a saber: 1) AFE, 2) concentración NF (Becknell y Powers, 2014), 3) CFMS (Garnier et al., 2004) y 4) concentración CF (Sandquist y Cordell, 2007). Las especies muestreadas *in situ* fueron las siguientes: en Besotes, *Anacardium excelsum* (Kunth) Skeels, *Aspidosperma dugandii* Standl, *Astronium graveolens* Jacq, *Brossium utile* (Kunth) Pittier y *Hura crepitans* L.; en Ceibal, *Astronium graveolens* Jacq, *Brossium utile* (Kunth) Pittier, *Capparis odorata*, *Capparis odoratissima* Jacq. y *Guazuma ulmifolia* Lam; en Islas del Rosario, *Astronium graveolens* Jacq, *Capparis odoratissima* Jacq., *Crecentia cujei* L., *Manilkara sapota* (L.) P. Royen. y *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp.; en Kalashe, *Anacardium excelsum* (Kunth) Skeels, *Brossium utile* (Kunth) Pittier, *Guazuma ulmifolia* Lam., *Maclura tinctoria* (L) D. Don ex Steud y *Sterculia apetala* (Jacq.) H. Karts.; en Sanguaré, *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb, *Guazuma ulmifolia* Lam.,

Nectandra cuspidata Nees y Mart, *Spondias mombin* L. y *Sterculia apetala* (Jacq.) H. Karts. Las hojas se recolectaron en campo entre los meses de febrero y marzo de 2014, durante el periodo de sequía, en el que solo algunas especies conservan sus hojas. En consecuencia, los rasgos se midieron y se caracterizaron en solo 5 especies perennifolias con diámetro a la altura del pecho > 10 cm; de cada especie se seleccionaron aleatoriamente 5 individuos (Castellanos-Castro y Newton, 2015; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Para los casos donde el número de individuos por especie en la parcela fue inferior a 5, las muestras foliares se buscaron en sitios adyacentes con proximidad máxima de 200 m.

Para el muestreo de rasgos foliares se tomaron 5 hojas por árbol; cada hoja se hidrató en un tubo con agua y se marcó con un código. El conjunto de hojas hidratadas se almacenó en una bolsa térmica, previamente depositada durante 8 h en refrigerador, a 4 °C. Las muestras permanecieron en promedio 3 h en la bolsa a 4 °C, mientras se recolectaba el resto de la jornada (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Cada hoja, incluyendo el peciolo, se secó y se pesó en balanza electrónica con precisión de 0.01 g (BSH 6000); el AFE y el CFMS incluyeron el peciolo; enseguida se realizó un registro fotográfico con cámara digital (fig. 2); con el uso del programa ImageJ se determinó el área foliar. Posteriormente, cada hoja se introdujo en bolsas de papel marcadas para depositarlas en horno de secado a 70 °C por



Figura 2. Muestra foliar codificada como IRCO02M1, que indica que la hoja fue colectada en Islas del Rosario (IR) y corresponde a la especie *Capparis odorata* (CO), al árbol n.º 2 (02) y a la muestra 1 (M1).

72 h; enseguida se obtuvo la masa seca con uso de la balanza. La concentración de NF y de CF se determinó con analizador elemental TruSpec marca Leco, en los laboratorios de Corpoica (Mosquera, Cundinamarca, Colombia).

El análisis de datos se realizó con el programa estadístico SPSS, versión 21 (George y Mallery, 2012). 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 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 la prueba de Chi-cuadrada 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; asimismo, se adelantó el análisis de correlación de Spearman para identificar correlaciones entre los rasgos medidos en las 5 parcelas.

Los TFP 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 euclidiana; se aplicó la prueba de Levene para determinar homocedasticidad de los datos y la *t* de Student para comprobar diferencias entre los TFP obtenidos. Además, con el fin de confirmar los grupos encontrados se realizó un análisis discriminante; este permite establecer cuáles rasgos son los que tienen más peso discriminante en la diferenciación de los grupos (Balzarini y di Rienzo, 2004).

Para comparar el carbono almacenado por cada TFP se utilizó como dato de referencia el carbono total por parcela, que 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:

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

Donde, AGB: biomasa aérea (Mg ha^{-1}), D: diámetro a la altura del pecho (cm) y ρ , densidad de la madera (g cm^{-3}). El carbono

Tabla 1

Valores mínimos, máximos, media, mediana y desviación estándar en 5 parcelas del bosque seco del Caribe colombiano.

Rasgo	n	Media	Mediana	DE	Mínimo	Máximo
AFE (cm^2/g)	125	156.48	134.98	68.83	65.58	367.59
CF (%)	125	42.98	43.05	3.57	34.74	52.91
NF (%)	125	2.38	2.22	0.77	1.02	5.31
CFMS (mg g^{-1})	125	0.37	0.38	0.09	0.14	0.56

AFE: área foliar específica; CF: concentración de carbono foliar; CFMS: contenido foliar de materia seca; DE: desviación estándar; NF: concentración de nitrógeno foliar.

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

Con el fin de evaluar cuál de los tipos funcionales tiene mayor capacidad de predecir carbono a nivel de parcela en el bosque seco, se realizó un modelo lineal generalizado (Lane, 2002). Con los valores de rasgos de cada individuo integrante del TFP y los valores de carbono estimados para el individuo se realizó una regresión lineal; el método empleado fue 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.

Resultados

Durante la estación seca se identificaron 16 especies perennifolias en las parcelas estudiadas. Las especies fueron: *A. graveolens* (diomate), *A. dugandii* (carreto), *B. utile* (guaimaro), *H. crepitans* (ceiba), *G. sepium* (matarraton), *G. ulmifolia* (guácimo), *E. cyclocarpum* (orejero), *S. mombin* (hobo), *A. excelsum* (caracolí), *S. apetala* (camajón), *C. odoratissima* (olivo), *C. odorata* (blanco), *C. cujete* L. (totumo), *M. tinctoria* (dinde), *M. sapota* (níspero) y *N. cuspidata* (laurel).

En algunos casos los rasgos medidos tuvieron una considerable variación. El AFE estuvo en el rango 65.58 y 367.59 (cm^2/g); esta diferencia resultó de altos valores de AFE de *M. tinctoria*, respecto a bajos en *C. odoratissima*; mientras que el CF presentó un valor mínimo del 34.74% (*C. odorata*) y máximo del 52.91% (*S. apetala*); el NF presentó poca variación, menor que 1.02 (*M. sapota*) a 5.31% (*E. cyclocarpum*). Finalmente, el CFMS fluctuó entre 0.14 (*H. crepitans*) y 0.56 (mg g^{-1}) (*A. graveolens*) (tabla 1). Se encontraron diferencias significativas entre especies (tabla 2) para todos los rasgos medidos; mientras que entre árboles por especie no hubo variación significativa.

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 NF no presentó diferencias significativas entre sitios; el CFMS 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 2

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

Rasgos	Especies		Árboles	
	Chi-cuadrada	p	Chi-cuadrada	p
AFE	77.38	0.00	113.24	0.37
CF	97.25	0.00	116.41	0.30
NF	75.78	0.00	117.69	0.27
CFMS	61.53	0.00	111.21	0.42

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

En negritas, los valores fueron significativos para todos los rasgos ($p < 0.05$).

Correlaciones significativas 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 bajos de CFMS como se observó en *M. tinctoria*, *G. ulmifolia* y *C. cujete*.

A partir de los rasgos analizados por especie, se encontraron 2 TFP bien diferenciados (fig. 3). El TFP1 quedó integrado por 10 especies; se compone de especies con tendencia conservativa de recursos, con baja AFE y alto CFMS (tabla 5); presenta intervalos intermedios para CF (37.22–48.19%) y bajos para NF (1.32–3.51%); ejemplos de especies de este grupo son *A. excelsum*, *C. odorata*, *A. dugandii* y *E. cyclocarpum*. El TFP2 está conformado por 6 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 *C. cujete*, *G. sepium* y *N. cuspidata*. Los 2 TFP presentaron varianzas homogéneas con la prueba de Levene (tabla 6) porque para todos los rasgos el valor p resultó mayor que 0.05; se encontraron 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 2 TFP obtenidos; esto puede ser explicado por los altos valores de AFE que integraron el TFP2 con especies con tendencia adquisitiva y de rápido crecimiento como *G. ulmifolia*, *C. cujete* y *G. sepium*; mientras que en el TFP1 la tendencia de las especies fue

Tabla 4

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

	rs	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**

AFE: área foliar específica; CF: concentración de carbono foliar; CFMS: contenido foliar de materia seca; NF: concentración de nitrógeno foliar; p: nivel de significación; rs: coeficiente de correlación de Spearman.

** Diferencias significativas, $p < 0.01$.

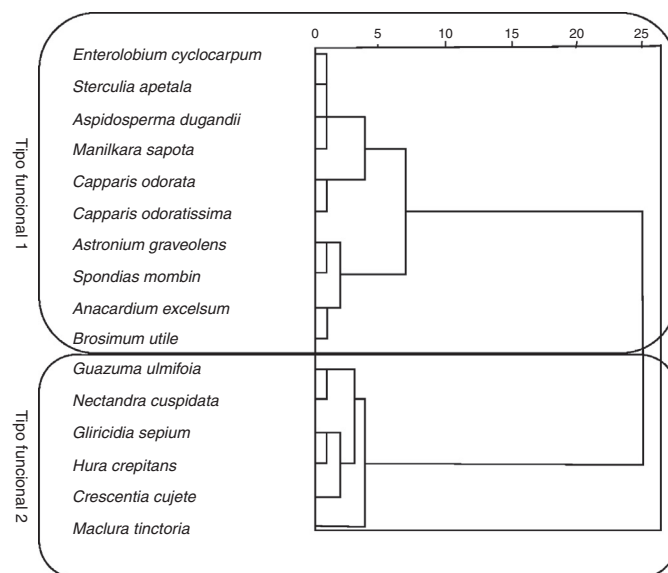


Figura 3. Grupos funcionales de plantas asociados a carbono, obtenidos mediante grupos jerárquicos.

conservativa con valores bajos de AFE como *E. cyclocarpum*, *C. odorata* y *C. odoratissima*, entre otras.

El TFP1 fue el que mostró mayor contenido de carbono por parcela, mientras que el TFP2 presentó menores valores (tabla 7). El modelo relacionó el CBA con los valores de rasgos funcionales para los TFP1 y TFP2 (tabla 8); el primer modelo para TFP1 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

Tabla 3

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
	x	DE	x	DE	x	DE	x	DE	x	DE		
AFE (cm ² /g)	145.05	(± 50.50)	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 ⁻¹)	0.36	(± 0.11)	0.45	(± 0.04)	0.34	(± 0.09)	0.39	(± 0.06)	0.33	(± 0.04)	7.86	0.00*

AFE: área foliar específica; CF: concentración de carbono foliar; CFMS: contenido foliar de materia seca; DE: desviación estándar; F: valor prueba F; NF: concentración de nitrógeno foliar; p: valor p; x: media.

* Diferencias significativas, $p < 0.05$.

Tabla 5

Media, mediana, valores máximos y mínimos y desviación estándar de TFP en 5 parcelas del bosque seco del Caribe colombiano.

Rasgo	Media		Mediana		Mínimo		Máximo		DE	
	TFP1	TFP2	TFP1	TFP2	TFP1	TFP2	TFP1	TFP2	TFP1	TFP2
AFE (cm ² /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

AFE: área foliar específica; CF: concentración de carbono foliar; CFMS: contenido foliar de materia seca; DE: desviación estándar; NF: concentración de nitrógeno foliar; TFP: tipo funcional de planta.

Tabla 6

Prueba de Levene, prueba t, y función canónica discriminante de los rasgos calculados de acuerdo con los valores mostrados por las especies dentro de cada tipo funcional.

Rasgos	Prueba de Levene		Prueba t		Función canónica discriminante
	F	p	t	p	
AFE (cm ² /g)	0.03	0.86	−6.98	0.00*	0.95*
CF (%)	0.01	0.89	0.90	0.38	−0.08
NF (%)	0.28	0.60	−1.82	0.09	0.3*
CFMS (mg/g)	3.25	0.09	1.89	0.07	−0.14*

AFE: área foliar específica; CF: concentración de carbono foliar; CFMS: contenido foliar de materia seca; F: valor prueba F; NF: concentración de nitrógeno foliar; p: valor p.

* Diferencias significativas, $p < 0.05$.

0.18; 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 del 23%. El modelo encontrado con el TFP1 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 TFP2, ninguno de los rasgos explicó el CAB, porque las variables no fueron significativas; la tendencia que muestra el modelo del TFP1 puede explicarse porque en 2 parcelas (El Ceibal y Kalashe) se observan valores altos de CFMS con respecto a bajos valores de carbono almacenado en la biomasa aérea.

Tabla 7

Comparación por parcela entre el carbono almacenado (Mg/ha) para cada tipo funcional, en 5 parcelas del bosque seco del Caribe colombiano.

Tipo 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

Tabla 8

Modelación de carbono en biomasa aérea mediante tipo funcional de plantas 1 y 2.

Modelo	R^2	R^2 corregida	p	n	e
<i>Modelo general: TFP1</i>					
CBA = $0.889 - 1.263\text{CFMS} - 0.092\text{NF}$	0.181	0.161	Constante: 0.00 CFMS: 0.00 NF: 0.015	85	0.23
<i>Modelo general TFP2</i>					
CBA = $-0.573 - 0.001\text{AFE} + 0.024\text{CF} + 0.013\text{NF} - 0.572\text{CFMS}$	0.137	0.038	Constante: 0.434 AFE: 0.486 CF 0.120 NF: 0.863 CFMS: 3.04	40	0.26

AFE: área foliar específica; CBA: carbono en biomasa aérea; CF: concentración de carbono foliar; CFMS: contenido foliar de materia seca; e: error típico de predicción; n: número de muestras; NF: concentración de nitrógeno foliar; p: nivel de significación; R^2 : coeficiente de determinación; TFP: tipo funcional de plantas.

Discusión

Durante el periodo seco del área estudiada se identificaron 2 TFP bien diferenciados, asociados a carbono. El AFE fue el rasgo principal que determinó la separación de los TFP; el TFP1 quedó integrado por 10 especies con baja AFE y alto CFMS (conservativas); mientras que TFP2 está conformado por 6 especies con alto AFE y baja CFMS (adquisitivas); el TFP1 fue el que mejor predijo carbono. El TFP1 se caracteriza por hojas pesadas y con alto contenido de lignina, por lo cual las de este grupo son más resistentes y duraderas; una hoja densa está relacionada con alto contenido de agua por unidad de masa seca (Garnier y Laurent, 1994), lo que refleja inversión de altas cantidades de energía en la protección de la hoja para garantizar su larga vida; probablemente su baja AFE y hojas gruesas le permiten permanecer en funcionamiento durante el periodo de sequía. Estos resultados coinciden con los hallados por Prado-Junior et al. (2016) en bosque seco de Brasil. Posiblemente, los bajos contenidos de NF y CF hacen tener bajas tasas fotosintéticas y dedicar recursos a almacenar reservas y soportar el tronco del árbol, lo que indicaría que el balance de carbono está controlado por la capacidad bioquímica (Farquhar, von Caemmerer y Berry, 1980); los bajos valores de NF, CF y AFE en especies como *A. 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 y Cordell, 2007).

El TFP2 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 *M. tinctoria* que maximiza la captura de recursos para realizar fotosíntesis por unidad foliar y la invierte en carbono almacenado en la planta (Poorter, Remkes y Lambers, 1990; Wright et al., 2004). 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.

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 y Newton, 2015); asimismo, 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 (Powers y Tiffin, 2010). Valores mínimos de AFE se hallaron en *A. dugandii*, *M. Sapota* y *A. excelsum*; la diferencia entre valores de rasgos posiblemente se explique por las diferencias entre especies (Hulshof y Swenson, 2010).

Los valores máximos de AFE se relacionaron con altos valores de NF. Esta relación bivariada se observó en *M. tinctoria*, *C. cujete*, *H. crepitans* y *N. cuspidata*; los resultados coincidieron con los obtenidos en bosque seco de Costa Rica donde se encontró la relación bivariada entre AFE y NF, en TFP diferenciados, especies deciduas y siempre verdes (Powers y Tiffin, 2010). Probablemente se debe a que los rasgos no actúan de manera independiente; es posible que para realizar fotosíntesis y garantizar un abastecimiento en el árbol de rápido crecimiento

se requieran grandes superficies foliares y altas concentraciones de nitrógeno (Sterck y 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; así, en la medida en que crecen los árboles la cantidad de luz interceptada es mayor, lo que optimiza la fotosíntesis, la concentración de NF, así como el incremento de la madera (Sterck y Schieving, 2011).

Se encontró relación opuesta entre NF y CFMS. Esta puede deberse a características del TFP2 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 un 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 2 rasgos en bosque seco de Costa Rica (Powers y Tiffin, 2010).

El AFE y CFMS se caracterizaron por una fuerte correlación negativa, es decir, plantas con atributos como alta AFE presentaron baja CFMS. Los rasgos con estas características muestran una rápida tasa de crecimiento, propia de especies adquisitivas; esta relación bivariada probablemente obedezca a la estrategia para ganancia de carbono, lo que sugiere que especies con grandes áreas foliares y delgadas disponen de mayor superficie para captar luz, sintetizarla y convertirla en carbono (Garnier et al., 2004). 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 y Newton, 2015).

El carbono almacenado por parcela presentó contrastes respecto al calculado para los TFP. Los rangos de carbono obtenidos en cada parcela son comparables con los valores globales de bosque seco (Becknell, Kissing-Kucek y Powers, 2012); el carbono estimado mediante TFP1 presentó valores próximos a los de la parcela; probablemente los valores inferiores obtenidos mediante TFP1 se deben a que, en solo 2 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 TFP1, solamente el CFMS y NF estuvieron relacionados con CBA, 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., 2004). Se presentan bajos valores de R^2 probablemente porque hay diferencia en número de especies y valores de rasgos entre sitios; por ejemplo, en Islas del Rosario se presenta alto valor de CBA para TFP1 (tabla 7); al mismo tiempo, se identifica el máximo número de especies por parcela y bajos valores de CFMS y NF (tabla 3); 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, Ash y Roxburgh, 2008). Probablemente si se amplía el muestreo por parcela hasta el 70–80% del área basal de las especies dominantes por sitio (Díaz, Fargione, Chapin y Tilman, 2006) y el registro de hojas se realiza durante el periodo húmedo, cuando todas las especies disponen de hojas, el carbono estimado para el TFP1 se acercaría aún más al estimado para todas las especies de la parcela.

En las 5 parcelas del bosque seco del Caribe colombiano se identificaron 2 TFP asociados al servicio ecosistémico de secuestro de carbono; el principal rasgo que determinó la separación de los 2 grupos fue el AFE; el modelo derivado de TFP1 fue el que mejor predijo carbono, donde el TFP1 lo conformaron especies con tendencias conservativas en el uso de recursos; ejemplos de especies que conformaron este TFP1 son *A. graveolens*, *E. cyclocarpum* y *S. mombin*; mientras que el del TFP2 lo integraron especies con tendencias adquisitivas, como *M. tinctoria*, *H. crepitans* y *G. ulmifolia*.

Aunque el modelo que mejor predice carbono es el TFP1, 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 un estudio posterior 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 TFP durante el periodo húmedo y determinar si el valor del TFP1 alcanza mayor proximidad del valor de carbono almacenado por todas las especies de la parcela.

Agradecimientos

Expresamos nuestro agradecimiento 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 la empresa Interconexión Eléctrica S.A. por financiar el establecimiento algunas de las parcelas estudiadas. 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 y funcionarios del área que facilitaron el acceso al área de estudio; a los propietarios, administradores y personal de apoyo de las reservas naturales de Besotes, Kalashe, Sanguaré y hacienda El Ceibal 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 JB MED-Universidad de Leeds (2009) con el apoyo de RAINFOR y fondos del Convenio Colciencias-JB MED2011 (contrato núm. 393 del 2012) que sirvieron para estudiar la composición de florística de las parcelas.

Referencias

Aerts, R. y Chapin, F. S. (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.

- Álvarez, E., Benítez, D., Velásquez, C. y Cogollo, Á. (2013). Densidad básica del fuste de árboles del bosque seco en la costa Caribe de Colombia. *Intropica*, 8, 17–28.
- Álvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., de las Salas, G., del Valle, I., et al. (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management*, 267, 297–308.
- Balzarini, M. y di Rienzo, J. (2004). *Statistical software for genetic data*. Argentina: Universidad Nacional de Córdoba.
- Becknell, J. M., Kissing-Kucek, L. y 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. y 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.
- Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320, 1444–1449.
- Brown, S. (1997). *Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer*. Rome: FAO.
- Castellanos-Castro, C. y 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, 117–138.
- Chapin, F. S., Bret-Harte, M. S., Hobbie, S. E. y Zhong, H. (1996). Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 7, 347–358.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B., et al. (2014). Improved allometric models to estimate the above-ground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20, 3177–3190.
- Conti, G. y Díaz, S. (2013). Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101, 18–28.
- Cornelissen, J. H. C., Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Grime, J. P., Marzano, B., Cabido, M., et al. (1999). Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional flora on two continents. *New Phytologist*, 143, 191–200.
- Díaz, S. y 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 y Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology*, 4, e277.
- Díaz, S., Quétier, F., Cáceres, D. M., Trainor, S. F., Pérez-Harguindeguy, N., Bret-Harte, M. S., et al. (2011). Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 895–902.
- Farquhar, G. V., von Caemmerer, S. V. y Berry, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149, 78–90.
- Finegan, B., Peña-Claros, M., Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M. S., Carreño-Rocabado, G., et al. (2015). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103, 191–201.
- Fonseca, C. R. y Ganade, G. (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 89, 118–125.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., et al. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Garnier, E. y Laurent, G. (1994). Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*, 128, 725–736.
- George, D. y Mallery, P. (2012). *IBM SPSS Statistics 21: Step by step*. Boston: Allyn and Bacon.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Hoorens, B., Stroetenga, M. y Aerts, R. (2010). Litter Mixture Interactions at the level of plant functional types are additive. *Ecosystems*, 13, 90–98.
- Hulshof, C. M. y 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.

- IDEAM (Instituto de Hidrología y Meteorología y Estudios Ambientales). (2014). *Sistemas de información nacional ambiental años 1996-2014*. Bogotá: IDEAM.
- Lane, P. (2002). Generalized linear models in soil science. *European Journal of Soil Science*, 53, 241–251.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J. H. C., Garnier, E., Harrison, S. P., McIntyre, S., et al. (2007). Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? En J. G. Canadell, D. Pataki, y L. Pitelka (Eds.), *Terrestrial ecosystems in a changing world* (pp. 149–164). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. y 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., Martínez-Ramos, M. y Bongers, F. (2015). Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*, 96, 1242–1252.
- Mokany, K., Ash, J. y Roxburgh, S. (2008). Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 96, 884–893.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jauregui-berry, P., et al. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Pizano, C., y García, H. (Eds.). (2014). *El bosque seco tropical en Colombia*. Bogotá, D.C.: Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Poorter, L. y Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across rain forest species. *Ecology*, 87, 1733–1743.
- Poorter, H., Remkes, C. y Lambers, H. (1990). Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology*, 94, 621–627.
- Powers, J. S. y Tiffin, P. (2010). Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology*, 24, 927–936.
- Prado-Junior, J. A., Schiavini, I., Vale, V. S., Arantes, C. S., Sande, M. T., Lohbeck, M., et al. (2016). Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. *Journal of Ecology*, 104, 817–827.
- Reich, P. B., Luo, Y., Bradford, J. B., Poorter, H., Perry, C. H. y Oleksyn, J. (2014). Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13721–13726.
- Reich, P. B., Walters, M. B. y Ellsworth, D. S. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 365–392.
- Reich, P. B., Walters, M. B. y Ellsworth, D. S. (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 13730–13734.
- Ruiz-Jaen, M. C. y 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, 978–987.
- Sandquist, D. R. y 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, 1459–1469.
- Semanova, G. y van der Maarel, E. (2000). Plant functional types –a strategic perspective. *Journal of Vegetation Science*, 11, 917–922.
- Sterck, F. y 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, 1024–1037.
- Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80, 1455–1474.
- Wang, G. H. y Ni, J. (2005). Responses of plant functional types to an environmental gradient on the Northeast China Transect. *Ecological Research*, 20, 563–572.
- Ward, J. H., 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., et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Zhang, Y., Chen, H. Y. H. y Reich, P. B. (2012). Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100, 742–749.