

**PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO Y LA
CONSERVACIÓN
ESCUELA DE POSGRADO**

**DIVERSIDAD FUNCIONAL DE BOSQUES MUY HÚMEDOS TROPICALES
EN EL NORESTE DE COSTA RICA A PARTIR DE RASGOS FOLIARES Y
DENSIDAD DE LA MADERA**

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza como requisito para optar por el grado de:

Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y
Biodiversidad

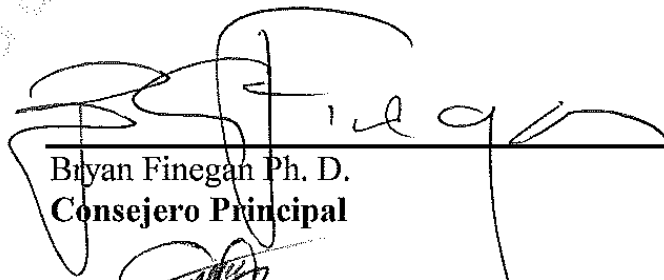
Por
Fernando Fernández Méndez

Turrialba, Costa Rica, 2007

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobado por el Comité Consejero del estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y
Biodiversidad

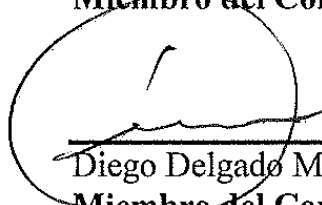
FIRMANTES:



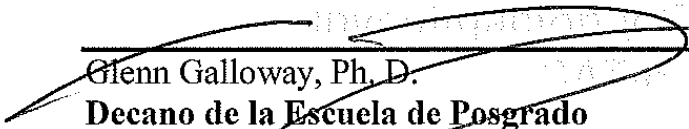
Biyan Finegan Ph. D.
Consejero Principal



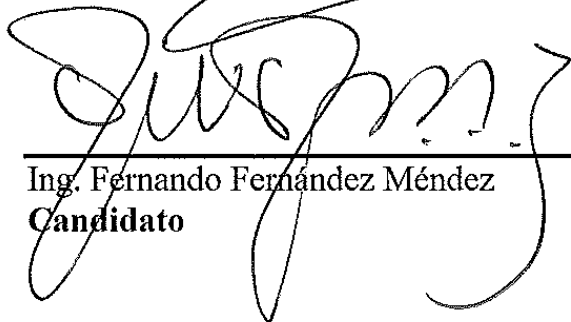
Fernando Casanoves Ph. D.
Miembro del Comité Consejero



Diego Delgado M. Sc.
Miembro del Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph. D.
Decano de la Escuela de Posgrado



Ing. Fernando Fernández Méndez
Candidato

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a mi Madre:

Elizabeth Méndez

AGRADECIMIENTOS

A mi esposa Maritza y mi hija Manuela por acompañarme y ser la motivación de mi vida.

A mi madre, mi padre y mis hermanos por darme siempre su apoyo.

A mi profesor consejero Bryan Finegan.

A los miembros de mi comité consejero Fernando Casanoves y Diego Delgado.

A Vicente Herra, Marvin Zamora, José Masís y Leonel Coto por su gran apoyo en el arduo trabajo de campo.

A Hugo Brenes por su apoyo en el manejo de datos.

A la Organización Internacional de las Maderas Tropicales (OIMT) por la beca (017/05A) otorgada en el trigésimo noveno periodo de sesiones del Consejo Internacional de las Maderas Tropicales.

Al Instituto Interamericano para la investigación en Cambio Global (Supported by the Inter-American Institute for Global Change Research-IAI) CRN 2015 que es apoyado por US National Science Foundation (GrantGEO-0452325).

A la Universidad del Tolima por mi formación profesional y el apoyo que me brindo durante el segundo año de mis estudios a través del convenio CATIE-UTolima.

Al CATIE por todo el apoyo y conocimientos recibidos durante mis estudios.

A Patricia, Carlos y Douglas, personal del Laboratorio de Análisis de Suelos, Tejido Vegetal y Aguas del CATIE, por su gran colaboración en el procesamiento de muestras.

A Fabrice De Clerck por su ayuda en el procesamiento de FD.

Al personal del Departamento de Recursos Naturales y Ambiente del CATIE en especial a la Cátedra de Ecología en el Manejo de Bosques Naturales.

A mis compañeros de maestría y promoción por su apoyo y buenos momentos durante mis estudios.

Y a todos los que de una u otra forma contribuyeron para que este trabajo se hiciera realidad.

BIOGRAFÍA

El autor nació el 19 de enero de 1978 en la ciudad de Ibagué departamento del Tolima, Colombia. Terminó sus estudios de bachillerato académico en el colegio Sintramunicipales de Ibagué, posteriormente ingreso al la Universidad del Tolima a la Facultad de Ingeniería Forestal donde obtuvo el título de Ingeniero Forestal en el año 2002 con el trabajo de tesis titulado “Evaluación de la diversidad ecológica de las zonas áridas y semiáridas del área de influencia de la Ecorregión Estratégica de la Tatacoa en el departamento del Tolima”. Dentro de su desempeño profesional trabajó en diferentes campos como silvicultura, investigación forestal, silvicultura urbana y evaluación de impacto ambiental en departamentos de Colombia como Quindío, Cundinamarca, Tolima y Huila. Durante el año 2005 ingreso al programa nacional de Jóvenes Investigadores del Instituto Colombiano para el Desarrollo de la de Ciencia y la Tecnología CONCIENCIAS, donde desarrollo una beca-pasantía en el grupo de Investigación en Biodiversidad y Dinámica de Ecosistemas Tropicales de la Universidad del Tolima y el grupo de Ingeniería y Automatización de Procesos de la Universidad de Ibagué. En el 2006 ingreso al programa de Maestría en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad del CATIE, donde gracias al apoyo de la Organización Internacional de las Maderas Tropicales (OIMT), el Instituto Interamericano para la Investigación en Cambio Global (IAI), la Universidad del Tolima y el CATIE, esta concluyendo sus estudios de posgrado.

CONTENIDO

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
BIOGRAFÍA	V
CONTENIDO	VI
RESUMEN	IX
ABSTRAC	XI
ÍNDICE DE CUADROS	XIII
ÍNDICE DE FIGURAS	XV
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS	XVII
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Objetivos del estudio	3
1.1.1 Objetivo general	3
1.1.2 Objetivos específicos	3
1.2 Hipótesis del estudio	4
2. REVISIÓN DE LITERATURA	5
2.1 Biodiversidad y funcionamiento ecosistémico	5
2.2 Factores que afectan el funcionamiento ecosistémico	6
2.3 Diversidad Funcional y su medida	8
2.4 Determinación de los rasgos funcionales	10
2.4.1 Escogencia de los rasgos	10
2.4.2 Número de rasgos	11
3. BIBLIOGRAFÍA	13
4. ARTÍCULO I	18

Resumen	18
4.1 Introducción	19
4.2 Materiales y métodos	22
4.2.1 Área de estudio	22
4.2.2 Selección de las especies	23
4.2.3 Determinación de los rasgos funcionales	24
4.2.4 Toma de datos	26
4.2.5 Análisis de datos	28
4.3 Resultados	29
4.3.1 Rasgos funcionales	29
4.3.2 Clasificaciones funcionales	31
4.4 Discusión	41
4.4.1 Agrupación por fisonomía de hoja	41
4.4.2 Las palmas como TFP	42
4.4.3 TFP's y comportamiento de los rasgos	44
4.5 Conclusiones	50
4.6 Recomendaciones	51
4.7 Bibliografía	52
ANEXOS	60
5. ARTÍCULO II	64
Resumen	64
5.1 Introducción	65
5.2 Materiales y métodos	68
5.2.1 Área de estudio	68
5.2.2 Tratamientos	69
5.2.3 Selección de las especies y los rasgos funcionales para el estudio	70

5.2.4 Variables respuesta	71
5.2.5 Medidas de diversidad funcional	72
5.3 Resultados	75
5.3.1 Riqueza y composición de TFP's entre tratamientos	75
5.3.2 Medidas de diversidad funcional	77
5.3.3 Relaciones entre DF, riqueza de especies, área basal y biomasa	78
5.4 Discusión	82
5.4.1 Riqueza y composición de TFP's	82
5.4.2 Índices de diversidad funcional	85
5.5 Conclusiones	89
5.6 Recomendaciones	90
5.7 Bibliografía	91

RESUMEN

Fernandez Mendez, F. 2006. Diversidad funcional de bosques muy húmedos tropicales en el noreste de Costa Rica a partir de rasgos foliares y densidad de la madera. Tesis M. Sc. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 115 p

Palabras clave

Servicios ecosistémicos, diversidad funcional, procesos ecosistémicos, análisis multivariado, tipos funcionales de plantas (TFP's), índices FAD2 y FD

Los bosques muy húmedos tropicales se caracterizan por tener una alta diversidad de especies y un alto grado de complejidad en los procesos ecosistémicos que allí se dan. Estas propiedades de los bosques son las que permiten que tengan un alto potencial para brindar servicios ecosistémicos a la sociedad. En la actualidad los estudios de ecología de bosques intentan conocer cual es la influencia de la alta diversidad taxonómica en la cantidad y calidad de los servicios que los bosques brindan. Para abordar este interés de investigación se han propuesto varios enfoques desde el punto de vista funcional. En el presente estudio se seleccionaron las especies dominantes en área basal en los bosques de estudio y se les midieron los rasgos de área foliar, área de foliolos, área foliar específica, fuerza tensil foliar, contenido foliar de materia seca, contenidos foliares de nitrógeno y fósforo y la densidad específica de la madera, los cuales son determinantes en las funciones ecosistémicas de ciclaje de nutrientes y captura y almacenamiento de carbono. En la primera parte a partir de análisis multivariado se encontraron seis tipos funcionales de plantas (TFP's). Los TFP's encontrados fueron las palmas y cinco grupos de árboles, los cuales se denominaron como leguminosas y otros, intermedias, adquisitivas netas, adquisitivas de hoja grande y conservacionistas. Se discutieron las posibles implicaciones que pueden tener cada uno de los TFP's determinados en los procesos que dieron lugar a la escogencia de los rasgos, concluyendo que cada grupo tiene diferentes potencialidades para aportar en los procesos de ciclaje de nutrientes y captura y almacenamiento de carbono de acuerdo a sus propiedades funcionales. En la segunda parte se cuantificó la diversidad funcional mediante tres metodologías, la riqueza de TFP's y los

índices FAD2 y FD. Se encontró que el bosque secundario tiene la menor DF que los bosques primarios intervenidos y sin intervenir para aprovechamiento de madera, estas diferencias no fueron totales si no para el TFP leguminosas y otras, y para el TFP adquisitivas de hoja grande. Se sugiere que el bosque secundario en etapas sucesionales avanzadas ya está cumpliendo algunas funciones similares a los bosques primarios aun cuando su composición taxonómica y estructura no alcance las características de los bosques primarios. Finalmente se evaluó la pertinencia del uso de las medidas de diversidad funcional, concluyendo son adecuadas para hacer un acercamiento a la cuantificación de la diversidad funcional y su influencia sobre los procesos ecosistémicos, pero que se deben evaluar índices que tengan en cuenta las abundancias relativas de las especies para que permitan hacer mayor inferencia sobre los procesos ecosistémicos de ciclaje de nutrientes y captura y almacenamiento de carbono.

Fernandez Mendez, F. 2007. Functional diversity of tropical very humid forests in the northwest of Costa Rica according to leaf traits and wood basic density. M. Sc. Thesis, CATIE. Turrialba, Costa Rica. 115 p.

Keywords: Ecosystem services, functional diversity (FD) , ecosystem processes, multivariate analysis, plant functional types, functional attribute diversity (FAD2), functional diversity (FD) indices

ABSTRACT

Tropical wet forests are characterized by their high species diversity and a high level of complexity in the ecosystem processes taking place there. These properties are the ones that give these forests their high potential to offer ecosystem services to society. At the present time, forest ecology studies are focused on the influence of high taxonomic diversity on the quantity and quality of services that forests perform. Many functional approaches have been proposed to address this topic. In the study area dominant species were selected in terms of basal area and for each the leaf area, leaflet area, specific leaf area, leaf tensile strength, leaf dry matter content, leaf content of nitrogen and phosphorus and specific density of wood were determined. These are key traits in the determinational ecosystem functions like nutrient cycling and carbon capture and storage. Multivariate analysis was used to find six plant functional types (PFT's) that have significant differences regarding attributes. The PFT's found were, respectively palms and five groups of trees named as legumes and others, intermediates, as net acquisitives, as large-leaved acquisitive and conservative species. It is proposed that each group has different potentialities to contribute to nutrient cycling processes and carbon capture and storage, according to its functional properties. Functional diversity was then quantified using three methodologies: the richness of PFT's, FAD2 and FD indices. It was found that secondary forest has lower FD than old growth and logged forests. These differences were not total, but only for the PFT legumes ones and others and PFT large-leaved acquisitive. It is suggested that late successional forest is already performing some functions similar to the old growth forests, even when its species composition and structure do not reach the characteristics of the old growth forests. Lastly, the pertinency of the three FD

measures was evaluated. The three are adequate as an approximation to the quantification of FD and its influence on ecosystem processes, but the testing of indices that take into account relative abundance is recommended for clearer links to ecosystem processes and their influence on the quality of the nutrient cycling and carbon capture and storage services.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Rasgos de tallo y hoja que responden a la variabilidad ambiental y son influyentes en funciones de captura y almacenamiento de carbono y ciclaje de nutrientes. __	11
Cuadro 2. Rasgos medidos para las 93 especies leñosas correspondientes al 75% del área basal para los bosques de Corinto y Tirimbina _____	24
Cuadro 3. Estadística descriptiva de los rasgos funcionales evaluados para las 93 especies dominantes en Corinto y Tirimbina. _____	29
Cuadro 4. Correlaciones de Pearson para los rasgos funcionales medidos en los bosques de Corinto y Tirimbina _____	30
Cuadro 5. Distribución de frecuencias por tamaño de hoja según clasificación de Raunkiaer modificada por Webb (1959) _____	31
Cuadro 6. Distribución de frecuencias por tamaño de foliolo según clasificación de Raunkiaer modificada por Webb (1959). _____	32
Cuadro 7. Funciones discriminantes con datos estandarizadas con las varianzas comunes _	34
Cuadro 8. Clasificación cruzada de los cuatro grupos con datos estandarizados con la varianzas comunes. _____	35
Cuadro 9. MANOVA (Wilks) para los cuatro grupos con palmas y prueba de comparación de vectores medios de Hotelling _____	35
Cuadro 10. Funciones discriminantes con datos estandarizadas con la varianzas comunes para las 89 especies de árboles _____	37
Cuadro 11. Clasificación cruzada de los cinco grupos de árboles con datos estandarizados con la varianzas comunes _____	38
Cuadro 12. MANOVA (Lawley-Hotelling) para cinco grupos de árboles y prueba de comparación de vectores medios de Hotelling _____	38
Cuadro 13. Especies pertenecientes a los seis TFP's de especies leñosas _____	40

Cuadro 14. Caracterización de los 6 grupos funcionales de especies leñosas existentes en Corinto y Tirimbina. n: número de especies _____	41
Cuadro 15. Rasgos medidos para las 93 especies leñosas dominantes para los bosques de Corinto y Tirimbina _____	71
Cuadro 16. MANOVA para la abundancia proporcional en área basal entre las especies dominantes de los seis TFP's por tratamientos y prueba de comparación de vectores medios _____	75
Cuadro 17. MANOVA para la biomasa proporcional de los seis TFP's por tratamientos y prueba de comparación de vectores medios _____	76
Cuadro 18. ANDEVA para el área basal proporcional por TFP por tratamientos _____	76
Cuadro 19. ANDEVA para la biomasa proporcional por TFP por tratamientos _____	77
Cuadro 20. ANDEVA para FAD2 y FD de las especies dominantes de los cuatro tratamientos _____	77
Cuadro 21. ANDEVA para Densidad de especies por parcela (S), número de especies dominantes (S_d), área basal (G), porcentaje de área basal de S_d ($\%G_d$), biomasa aérea por ha (B) y porcentaje de biomasa de S_d ($\%B_d$) para los cuatro tratamientos de bosque en Tirimbina y Corinto _____	78
Cuadro 22. Correlaciones de Pearson para: FD, FAD2 y número de TFP's con densidad de especies (S), porcentaje de especies dominantes (S_d), área basal (G), biomasa total (B) y porcentaje de área basal($\%G_d$) y biomasa de las especies dominantes ($\%bd$) para los cuatro tratamientos de bosque en Tirimbina y Corinto _____	79

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Efecto y respuesta de la diversidad funcional (DF) como factor modificador de procesos ecosistémicos y manejador de cambio global. (1) Efecto directo de DF sobre los servicios ecosistémicos. (2) DF regula procesos ecosistémicos y a su vez estos los servicios ecosistémicos. Fuente: Adaptado de Díaz et al. (2005). _____ 7
- Figura 2. Dendrograma a partir de los rasgos, AFE, CFMS, FTF, AF, FOL, N, P y DM para las 93 especies dominantes de Corinto y Tirimbina. _____ 33
- Figura 3. Análisis discriminante para las 93 especies a partir de, AFE, CFMS, FTF, AF, FOL, N, P y DM _____ 34
- Figura 4. Dendrograma a partir de los rasgos, AFE, CFMS, FTF, AF, FOL, N, P y DM para las 89 especies de árboles dominantes de Corinto y Tirimbina. TFP: tipo funcional de planta _____ 36
- Figura 5. Análisis discriminante para las 89 especies exceptuando las palmas a partir de los rasgos funcionales y los TFP's determinados por el análisis de conglomerados__ 37
- Figura 6. Porcentajes que representan los seis TFP's de árboles con respecto al total de las especies estudiadas. _____ 45
- Figura 7. Valor proporcional en escala 0-1 de los rasgos, AFE, CFMS, FTF, AF, FOL, N, P y DM, en cada uno de los seis TFP's definidos. (a) TFP 1. (b) TFP2, (c) TFP3, (d) TFP4, (e) TFP5, (f) TFP6. _____ 47
- Figura 8. (a) Densidad de especies y su relación con número de TFP's presentes en cada parcela (b) Número de TFP's presentes y su relación con Biomasa en Ton ha⁻¹ para las 12 parcelas de estudio en los bosques de Tirimbina y Corinto. _____ 80
- Figura 9. (a) Regresión lineal entre FAD2 (a) y FD (b) con densidad de especies en 1 ha para las doce parcelas de los cuatro tratamientos en los bosques de Tirimbina y Corinto. _____ 80

Figura 10. Regresión lineal entre FD y área basal en $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ (a) y biomasa en Ton ha^{-1} (b) para las doce parcelas de los cuatro tratamientos en los bosques de Tirimbina y Corinto.

_____ 81

Figura 11. Regresión lineal del número de TFP's presente con los índices FAD2 y FD para las 12 parcelas de estudio en los bosques de Tirimbina y Corinto. _____ 81

Figura 12. Curva de acumulación de especies dominantes (Curva suavizada) y curva de acumulación de FD (Curva irregular) en un área de muestreo de 22 ha en los bosques de Tirimbina y Corinto. _____ 82

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

AFE: Área Foliar Específica

AF: Área Foliar

BCAF: Bosque con aprovechamiento forestal sostenido

BCAFS: Bosques con aprovechamiento forestal selectivo

BSAF: Bosque sin aprovechamiento forestal

BSEC: Bosque Secundario

CFMS: Contenido Foliar de Materia Seca

dap: diámetro a la altura del pecho

DF: Diversidad Funcional

DM: Densidad de Madera

dpi: (dots per inch) puntos por pulgada en una imagen digital. (en español, ppp)

FAD2: índice de diversidad funcional de Walker

FD: índice de diversidad funcional de Petchey (Functional Diversity)

FTF: Fuerza Tensil Foliar

TFP: Tipo Funcional de Planta

1. INTRODUCCIÓN

La diversidad de especies y de ecosistemas ha sido ampliamente estudiada para los bosques húmedos neotropicales. El enfoque tradicional de estudio de la diversidad desde el punto de vista taxonómico ha sido un importante insumo para reconocer la necesidad de conservación de los bosques y su potencial para brindar servicios ecosistémicos.

La importancia de la diversidad de especies en el control de la estabilidad de comunidades y ecosistemas ha sido foco de un largo debate, y las investigaciones teóricas y empíricas en torno a la relación de riqueza de especies y riqueza funcional han cobrado gran importancia (Fonseca y Ganade 2001). En la actualidad las investigaciones en ecología vegetal exploran la relación existente entre diversidad y funcionamiento ecosistémico, el cual se refiere al flujo de energía y materiales a través de los componentes bióticos y abióticos de un ecosistema, este incluye dos componentes, dinámica de los recursos ecosistémicos en el corto plazo y estabilidad ecosistémica a largo plazo (Díaz y Cabido 2001).

La diversidad funcional (DF) es definida por Tilman y Lehman (2002) como “*el valor y el rango de aquellos rasgos de especies y organismos que influyen en el funcionamiento de un ecosistema*”. La DF ha sido estudiada en pasturas, diversos autores se han centrado en relacionar los grupos funcionales existentes en pasturas con la producción de biomasa y el pastoreo (Díaz *et al.* 2001, Petchey *et al.* 2004). Para el caso de los bosques neotropicales existen algunos estudios que exploran el potencial de agrupar funcionalmente las especies arbóreas, que han tomado en cuenta el comportamiento de las especies de acuerdo a tolerancia a la luz, tasas de crecimiento, tamaño de claros y estratos del dosel (Kohler *et al.* 2000).

Esta tendencia a realizar estudios desde el punto de vista funcional en bosques se debe a la importancia reconocida a los ecosistemas boscosos y la gran presión que están recibiendo por los procesos de fragmentación y degradación. Los procesos de perturbación de origen natural y antrópico afectan el funcionamiento ecosistémico de los bosques dentro del paisaje y los impactos y consecuencias de los cambios de uso del suelo y el cambio climático sobre la biodiversidad y su productividad no están aun estimados (IPCC 2002). Esto ha llevado a buscar metodologías cuantitativas que se ajusten para relacionar la diversidad biológica y los

procesos ecosistémicos de los bosques neotropicales. Estudios que aborden esta problemática serán la base para iniciar la evaluación de la DF y lograr un acercamiento a su influencia en los procesos complejos que se dan en un ecosistema boscoso y su efecto en la calidad de los servicios ecosistémicos provenientes de estos.

Existen en la actualidad metodologías para la evaluación de la DF, una de ellas es el enfoque de tipos funcionales de plantas (TFP's), los cuales permiten reducir la complejidad de la diversidad de especies en torno a una función ecológica a unos tipos de plantas clave, agrupando especies con funcionamiento similar independiente de su filogenia (Gitay *et al.* 1999, Díaz 2001). Las demás formas de medir diversidad funcional son índices que relacionan el rango y valor de los rasgos de las plantas y su distribución dentro de una comunidad vegetal. Aunque se reconoce la relación entre diversidad y funcionamiento ecosistémico, en la actualidad el poder explicativo de las diferentes medidas de diversidad funcional permanece en gran parte inexplorado (Petchey *et al.* 2004), más aún en bosques neotropicales donde la aplicación de medidas de DF no ha sido utilizada.

La aplicación del enfoque funcional depende de los procesos ecológicos de interés, el tipo de ecosistema y la escala espacio-temporal (Hooper *et al.* 2002). Determinando los rasgos de las plantas a evaluar según sea su respuesta a las variaciones del ambiente para manifestar su relación con la función ecosistémica de interés (Díaz y Cabido 1997). Un rasgo funcional es un carácter relevante ecológicamente para comprender y explicar la relación de una planta con su entorno abiótico y biótico (Cornelissen *et al.* 2003). Ejemplos de estos rasgos son el tamaño general de la planta, la arquitectura, el área específica foliar, el contenido foliar de nitrógeno, la densidad de madera y los patrones fenológicos, los cuales responden a la variabilidad del clima y los ciclos biogeoquímicos (Grime *et al.* 1997, Lavorel *et al.* 1997, Díaz *et al.* 2001, Díaz *et al.* 2002).

Por lo anterior, la investigación de DF en bosques tropicales es una necesidad inmediata para adquirir conocimiento científico que aporte al entendimiento de su funcionalidad, generando datos que permitan conocer su respuesta funcional a diferentes grados de intervención y a los cambios en el régimen climático en el neotrópico. La presente investigación medirá DF para bosque primario sin intervención conocida, bosque intervenido para aprovechamiento de

madera y bosque secundario, a partir de rasgos de hoja y tallo. Además, se evaluará si existen diferencias en DF en los niveles de intervención del bosque y ver sus relaciones con variables de productividad como el área basal y la biomasa. Por último se evaluará la pertinencia del uso de medidas de DF como indicadores de funcionalidad para bosques tropicales.

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

Aportar elementos ecológicos para sustentar la importancia de la alta biodiversidad de plantas leñosas en bosques muy húmedos tropicales y su influencia directa en la calidad de los servicios ecosistémicos que estos brindan a la sociedad.

1.1.2 Objetivos específicos

- Caracterizar rasgos foliares y de tallo para las especies leñosas dominantes de sitios de investigación permanente en ecosistemas de bosque muy húmedo tropical del noreste de Costa Rica.
- Determinar tipos funcionales de plantas leñosas (TFP's) mediante rasgos foliares y de tallo.
- Determinar y comparar la diversidad funcional según los rasgos mencionados para cuatro niveles de perturbación en bosques muy húmedos tropicales.
- Comparar los cuatro tipos de bosque según la composición funcional de los TFP's mediante su dominancia relativa en área basal y biomasa.
- Establecer las correlaciones existentes entre DF, densidad de especies, área basal y biomasa de los bosques objeto de estudio

1.2 Hipótesis del estudio

- Los rasgos foliares y de tallo agrupan significativamente las especies estudiadas en más de dos TFP's que estarán altamente influenciados por el área foliar específica (AFE), el contenido de nitrógeno y la densidad específica de la madera.
- La diversidad funcional es mayor en el bosque primario sin intervención que en los bosques intervenidos y el bosque secundario.
- Existen diferencias entre los tipos de bosque en cuanto a la dominancia en área basal y la biomasa de los tipos funcionales de plantas a través del gradiente de perturbación a evaluar.
- Existen correlaciones significativas entre las medidas de DF, densidad de especies, área basal y biomasa en bosques muy húmedos tropicales.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Biodiversidad y funcionamiento ecosistémico

La biodiversidad es un factor determinante en el funcionamiento de los ecosistemas y este papel de la biodiversidad es un tema central en el debate científico actual en ecología vegetal (Kinzig *et al.* 2002, Mooney 2002). Tradicionalmente la diversidad de especies de una comunidad está basada en la riqueza de especies de un área y la abundancia relativa de esas especies. Sin embargo, estas medidas no toman en cuenta la diferencia en composición de especies, por lo que esta definición tradicional de diversidad se considera inadecuada para determinar el potencial de los efectos de la diversidad sobre los procesos ecosistémicos (Tilman y Lehman 2002).

El funcionamiento ecosistémico no es dependiente del número de especies en sí mismo, si no de los rasgos funcionales de las especies presentes (Naeem *et al.* 1994, Hooper y Vitousek 1997). Ya que los tipos y rango de esos rasgos son los que determinan el papel que pueda jugar en determinada función un individuo dentro de los procesos que se dan en un ecosistema (Chapin *et al.* 2000, Díaz y Cabido 2001).

El funcionamiento ecosistémico se define como el flujo de energía y materiales a través de los componentes bióticos y abióticos de un ecosistema, este incluye dos componentes, dinámica de los recursos ecosistémicos en el corto plazo y estabilidad ecosistémica a largo plazo. Así mismo, esta compuesto por procesos ecológicos complejos como producción primaria, transferencia trófica, ciclaje de nutrientes, dinámica del agua y transferencia de energía (Díaz y Cabido 2001).

Para el caso de los bosques tropicales la diversidad de especies aumenta directamente su productividad primaria y la estabilidad, pero a su vez por la amplia diversidad y respuesta de las especies forestales a los diferentes gradientes ambientales la diversidad presenta comportamiento asintótico frente al funcionamiento de los bosques, lo que plantea un concepto de redundancia funcional entre especies (Wright 1996). Para incursionar en los niveles de redundancia de un ecosistema, se hace necesario enfocar estudios desde la perspectiva funcional por lo que este concepto debe ser explorado para permitir conocer los

tipos de especies, sus aportes proporcionales al funcionamiento y el grado de interacción entre todos los factores que modelan el funcionamiento del ecosistema (Lawler *et al.* 2002).

2.2 Factores que afectan el funcionamiento ecosistémico

Uno de los aspectos que mas influencia el cambio global es el cambio de uso del suelo, lo que conlleva cambios en la biodiversidad y su funcionamiento ecosistémico y estos cambios a su vez retroalimentan el cambio global (Sala *et al.* 2000). La interacción entre fragmentación, cambio de uso de la tierra y otras intervenciones humanas crean la posibilidad de que algunas especies se muevan paulatinamente hacia sitios donde encuentran su nicho o se adapten fisiológicamente a las nuevas condiciones (Whitmore 1998). Sin embargo, los impactos y consecuencias de los cambios de uso del suelo y el cambio climático sobre la biodiversidad y su productividad no están aun estimados (IPCC 2002). Díaz *et al.* (2006) resume esquemáticamente las relaciones de la diversidad funcional y su influencia en los procesos y servicios ecosistémicos resaltando la doble acción de la diversidad funcional sobre los servicios ecosistémicos (Figura 1).

Ya que se reconoce ampliamente la importancia a nivel funcional a las coberturas boscosas y su capacidad de proveer servicios ecosistémicos, los cuales dependen de los procesos ecológicos que allí se dan (Díaz *et al.* 2006). Y que las especies responden de manera individual a los cambios ambientales y por consiguiente estas modificaciones afectan los procesos ecológicos en las que estas intervienen. Son relevantes procesos como la velocidad de crecimiento, el contenido de nutrientes y la periodicidad de las hojas de las especies dominantes, los cuales influyen directamente sobre la productividad primaria, capacidad de carga para herbívoros y ciclaje de nutrientes de un ecosistema (Díaz *et al.* 1999, Díaz *et al.* 2001).

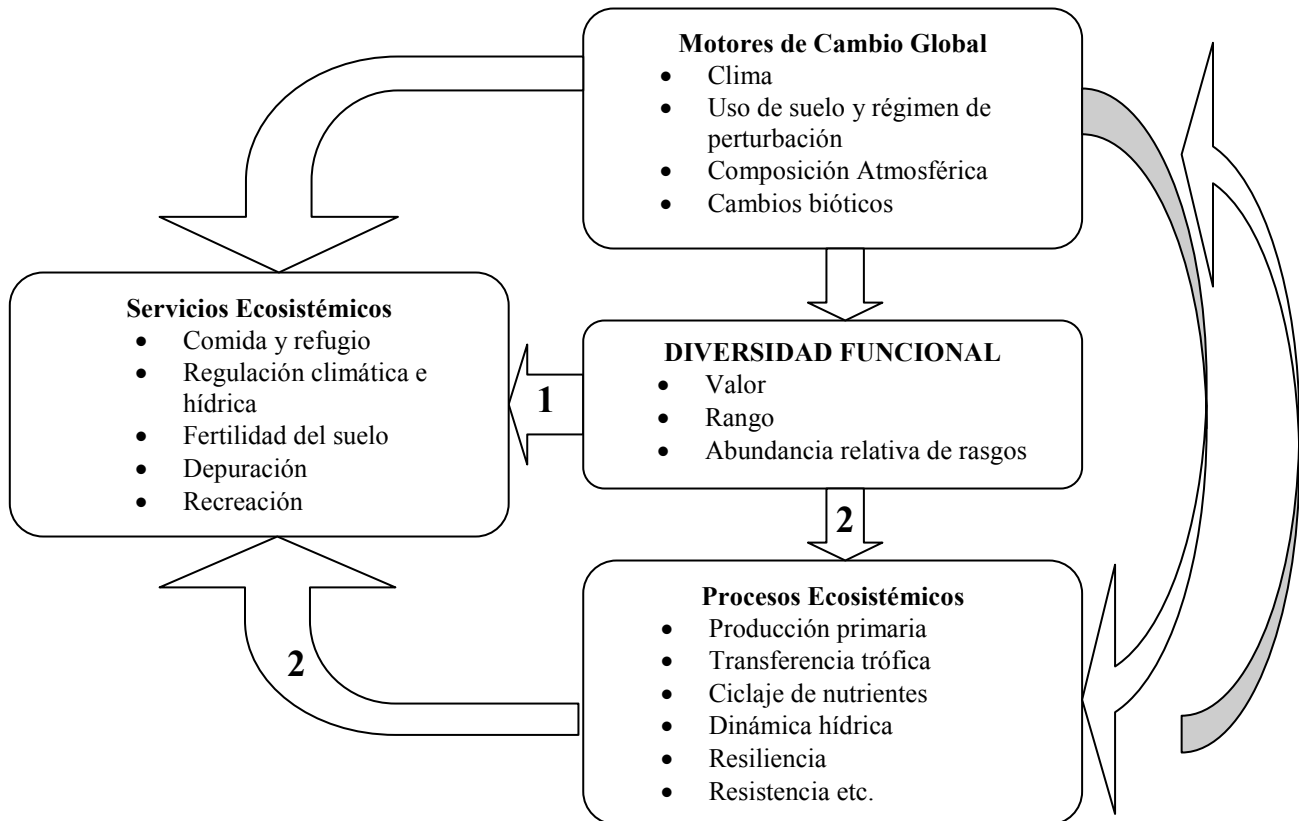


Figura 1. Efecto y respuesta de la diversidad funcional (DF) como factor modificador de procesos ecosistémicos y manejador de cambio global. (1)Efecto directo de DF sobre los servicios ecosistémicos. (2) DF regula procesos ecosistémicos y a su vez estos los servicios ecosistémicos. Fuente: Adaptado de Díaz et al. (2005).

Uno de los procesos ecosistémicos que en la actualidad se relaciona directamente con los servicios ecosistémicos es la fijación y almacenamiento de carbono. La adquisición de carbono se da en las plantas a través de la fotosíntesis, la cual está regulada por la disponibilidad de luz, agua y nutrientes. El comportamiento de esta función ecosistémica y su relación con los factores que la regulan pueden diferir entre la misma especie, entre especies y entre sitios (Chazdon y Montgomery 2002). Sin embargo, existe a escala global un eje principal de especialización evolutiva que se ha probado también a escalas locales. Este eje refleja una compensación fundamental entre la adquisición rápida de recursos y su conservación en las plantas, estas tendencias son también constantes a través de la flora y grupos filogenéticos y están ligadas a rasgos directamente relevantes a procesos de ecosistema. Estas relaciones deben ser profundizadas en paisajes heterogéneos para determinar

como responden a cambios climáticos y de uso del suelo, para lograr hacer aproximaciones en procesos del funcionamiento ecosistémico como la productividad, ciclaje de nutrientes, almacenamiento de carbono y resistencia (Díaz *et al.* 2004).

2.3 Diversidad Funcional y su medida

La búsqueda de valores para la diversidad funcional ha permitido abordar muchas preguntas ecológicas importantes, generando un aumento en la importancia e interés en el estudio de la DF, pero aún en términos concretos es confuso lo que es DF o como debería medirse, por lo que su poder explicativo permanece en gran parte inexplorado (Tilman y Lehman 2002, Mason *et al.* 2003, Petchey *et al.* 2004, Petchey y Gaston 2006).

El fundamento para poder medir la DF es que las plantas responden a los diferentes cambios en las condiciones climáticas y que los caracteres vegetativos son valiosos funcionalmente por su capacidad de reflejar presiones selectivas que afectan los procesos ecosistémicos (Díaz *et al.* 2002). En este contexto no se debe ignorar que las diferencias de rasgos entre una especie que ocupan ambientes que contrastan pueden ser el resultado de divergencias en rasgos entre linajes de plantas que en el tiempo evolutivo son pasados a sus descendientes (Reich *et al.* 2003).

Medir DF es medir la diversidad de rasgos funcionales, donde los rasgos funcionales son los componentes del fenotipo de un organismo que influye y a su vez responde a los procesos ecosistémicos (Petchey y Gaston 2006). Sin embargo, se debe tener en cuenta que las correlaciones entre los rasgos de las especies y entre los rasgos y los ambientes en los cuales ellas se encuentran pueden ser interpretadas de más modos que simplemente "adaptaciones" (Rose, citado por Reich *et al.* 2003).

En la mayoría de medidas de DF se tienen en cuenta los tipos funcionales de plantas (TFP's), los cuales se definen como un grupo de especies de plantas que tienen funciones similares a nivel de organismo, respuestas similares al ambiente que las rodea y efectos similares sobre el funcionamiento del ecosistema, así mismo reducen la complejidad de la diversidad de especies en la función ecológica a unos tipos de plantas clave, agrupando especies con funcionamiento

similar independientemente de su filogenia (Gitay *et al.* 1999, Díaz 2001, Lavorel y Garnier 2002, Cornelissen *et al.* 2003). Los grupos funcionales pueden considerarse de dos tipos, grupos funcionales efecto, los cuales son grupos de especies con similar efecto en una o varias funciones ecosistémicas, por otro lado están los grupos funcionales respuesta, que son grupos de especies con respuestas similares a factores ambientales particulares, estos grupos funcionales son tanto efecto como función de un ecosistémica (Lavorel y Garnier 2002).

La aplicación del enfoque funcional depende de los procesos ecológicos de interés, el tipo de ecosistema y la escala espacio-temporal (Hooper *et al.* 2002). Eso hace que definir la función de interés lo más detalladamente posible sea crítico (Petchey y Gaston 2006). Para posteriormente escoger los rasgos de las plantas a evaluar según sea su respuesta a las variaciones del ambiente para manifestar su relación con la función ecosistémica de interés (Díaz *et al.* 2002).

Las características funcionales de las plantas son muy difíciles de acceder directamente y más en ecosistemas con muchas especies e individuos. Las mejores características para tomar como rasgos son las fisiológicas, como tasa fotosintética, respuesta fotosintética a cambios verticales, horizontales y temporales de la luz, la estación de crecimiento activo de raíz, respuesta a la variabilidad ambiental entre otros (Mason *et al.* 2003). Sin embargo, la mayor parte de estudios sobre diversidad funcional han medido algunas de estas funciones indirectamente usando los caracteres simples que son indicativos de características funcionales por ejemplo el área foliar específica esta relacionada con la estrategia de aprovechamiento de luz y ha sido vista como un índice a un síndrome adaptativo entero (Garnier *et al.* 2001).

Petchey y Gaston (2006) sugieren los siguientes pasos para medir DF:

- Determinar los rasgos funcionales apropiados de los organismos que serán objeto de la medición.
- Priorizar rasgos de acuerdo a su importancia funcional relativa.
- Definir el tipo de variables y la metodología estadística para el procesamiento de datos.

- Determinar la medida, la escala y el rango dentro los rasgos que explicarían la variación en los procesos a nivel del ecosistema.

El tercer punto es relevante después de tener los rasgos definidos y la validación de la información que se va a tomar. Así, Petchey y Gaston (2006) resumen las metodologías existentes en ponderación de la varianza de los rasgos (FDvar) propuesta por Mason *et al.* (2003); Diversidad de Atributos Funcionales (FAD2) planteada por Walker *et al.* (1999); Diversidad funcional (FD) de Petchey y Gaston (2002) y Riqueza de Grupos Funcionales (FGR) que es la medida basada en TFP's y ampliamente utilizada por varios autores (Díaz y Cabido 1997, Grime *et al.* 1997, Lavorel *et al.* 1997, Díaz *et al.* 2001, Díaz *et al.* 2002). Estas metodologías se diferencian en como cada una cuantifica DF y requieren la validación y comparación entre sí con datos cuantitativos provenientes de estudios de campo (Petchey y Gaston 2006).

2.4 Determinación de los rasgos funcionales

2.4.1 Escogencia de los rasgos

Petchey y Gaston (2006) sugieren que el conocimiento específico acerca de cómo los organismos particularmente interactúan con el ambiente y entre ellos, y como varían los rasgos sobre gradientes ambientales son esenciales para determinar rasgos específicos a usar. Ese conocimiento comprende el conocimiento experto, estudios observacionales de cómo los rasgos se distribuyen sobre un área con determinada variabilidad ambiental, estudios experimentales de interacciones entre especies y modelos teóricos de comunidades y ecosistemas. Mason *et al.* (2003) argumentan que generalmente esta búsqueda de rasgos causa un juego de caracteres, la mayor parte de cual son morfológicos y de vez en cuando con unos índices estáticos que están en función de la clorofila y las concentraciones nutritivas, por lo cual concluye que la selección de caracteres es necesariamente subjetiva, pero que puede estar basado en el conocimiento de la fisiología básica del tipo de plantas que serán objeto de estudio.

Existe una rica literatura con caracterización de rasgos de plantas que puede ser aprovechada como punto de partida en estudios de DF (Petchey y Gaston 2006). Los temas dominantes que

se pueden usar como insumos son de variación fenotípica a lo largo de áreas geográficas que a nivel global proveen información a cerca de rasgos funcionalmente importantes (p. e. Grime *et al.* 1997, Westoby *et al.* 2002, Díaz *et al.* 2004). Para el caso del presente estudio en bosques tropicales los rasgos de hoja y de tallo son especialmente influyentes en procesos de ciclaje de nutrientes y captura y almacenamiento de carbono (Cornelissen *et al.* 2003) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Rasgos de tallo y hoja que responden a la variabilidad ambiental y son influyentes en funciones de captura y almacenamiento de carbono y ciclaje de nutrientes.

Rasgos de hoja	Rasgos de tallo
Área específica foliar	
Tamaño de hoja	
Contenido de materia seca	Densidad específica del tallo
Contenido de nitrógeno y fósforo	Contenido de materia seca de las ramas
Dureza de la hoja	Tiempo de secado de la rama
Longevidad	Espesor de corteza
Fenología	Calidad de corteza
Procesos fotosintéticos	
Resistencia al frío	

Fuente: Modificado de Cornelissen *et al.* (2003).

2.4.2 Número de rasgos

Para clasificaciones funcionales, no hay ningún número objetivo de rasgos, el número correcto de rasgos es el número que es funcionalmente importante. El número de rasgos puede cambiar el nivel de redundancia funcional que una agrupación pueda exponer (Petchey y Gaston 2002, Rosenfeld 2002). Un mayor número de rasgos tiende a hacer una agrupación menos redundante, en este caso la DF es sensible a cambios de la riqueza de especies, por el contrario un número más pequeño producirá una agrupación mas redundante, es decir que cambios de la riqueza de especie tienen poco efecto sobre la DF, haciendo que la redundancia sea una característica bastante subjetiva. Sin embargo, es sólo subjetivo si los rasgos que construyen la clasificación no son bien justificados por una pregunta ecológica y el conocimiento sobre los rasgos funcionalmente importantes de las especies (Walker *et al.* 1999). Métodos cuantitativos para seleccionar rasgos y el número apropiado de rasgos están en desarrollo, teniendo en

cuenta que estos rasgos y su función puedan explicar y predecir la variación en propiedades del ecosistema. Un modo de seleccionar rasgos es por lo tanto el que maximiza el poder explicativo de la DF (Petchey *et al.* 2004).

3. BIBLIOGRAFÍA

- Berry PE. 2002. Diversidad y endemismo de los bosques neotropicales de bajura. En: Ecología y conservación de bosques neotropicales. Guariguata M.R. y Kattan G.H. Eds. Ediciones LUR. 2002. p. 83-96.
- Bohman B. 2004. Functional and Morphological Diversity of Trees in Different Land Use Types along a Rainforest Margin in Sulawesi, Indonesia. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten der Georg-August-Universität zu Göttingen. Göttingen 2004. 163 p.
- Bongers, F; Popma, J. 1988. Is exposure-related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species adaptative. En: Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest. Utrech, Holanda. 185 p.
- Chapin, FS. III; Zavaleta, ES; Eviner, VT; Naylor, R; Vitousek, PR; Reynolds, HL; Hooper, DU; Lavorel, S; Sala, OE; Hobbie, SE; Mack, MC; Díaz, S. 2000. Functional and societal consequences of changing biotic diversity. *Nature* 405:234-242.
- Chazdon, RL; Montgomery RA. 2002. La adquisición de carbono en las plantas. En: Ecología y conservación de bosques neotropicales. Guariguata M.R. y Kattan G.H. Ed. Ediciones LUR. 2002. p. 225-250.
- _____ ; Letcher, SG; van Breugel, M; Martínez-Ramos, M; Bongers, F; Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 362:273–289.
- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; ter Steege, H; Morgan, HD; van der Heijden, MGA; Pausas, JG; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Díaz, S; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change: a multiscale approach. *Journal of Vegetation Science* 8:463-474.
- _____ ; Cabido, M; Casanoves, F. 1999. Functional implications of traits-environment linkages in plant communities. *En: Weiher, E; Keddy, P. eds. Ecological Assembly Rules. Perspectives, Advances, Retreats.* Cambridge. p. 338-362.
- _____ ; Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11):646-654

- _____ ; Noy-Meir, I; Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38:497-508.
- _____ ; Gurvich DE; Pérez HN; Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 37(1-2):135 - 140.
- _____ ; Hodgson, JG; Thompson, K; Cabido, M; Cornelissen, JHC; Jalili, A; Montserrat-Martí, G; Grime, JP; Zarrinkamar, F; Asri, Y; Band, SR; Basconcelo, S; Castro-Díez, P; Funes, G; Hamzehee, B; Khoshnevi, M; Pérez-Harguindeguy, N; Pérez-Rontomé, MC; Shirvany, FA; Vendramini, F; Yazdani, S; Abbas-Azimi, R; Bogaard, A; Boustani, S; Charles, M; Dehghan, M; de Torres-Espuny, L; Falczuk, V; Guerrero-Campo, J; Hynd, A; Jones, G; Kowsary, E; Kazemi-Saeed, F; Maestro-Martínez, M; Romo-Díez, A; Shaw, S; Siavash, B; Villar-Salvador, P; Zak, M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295-304.
- _____ ; Fargione, J; Stuart Chapin, F. III; Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4(8): e277. DOI: 10.1371/journal.pbio.0040277
- Evans, GC. 1972. The quantitative analysis of plant growth. *Studies in Ecology* V. 1. California, University of California Press. 734 p.
- Fonseca, CR; Ganade, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*. 89:118-125.
- Garnier, E; Laurent, G; Bellmann, A; Debain, S; Berthelie, P; Ducout, B; Roumet, C; Navas, ML. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152:69-83.
- Grime, JP; Thompson, K; Hunt, R; Hodgson, JG; Cornelissen, JHC; Rorison, IH; Hendry, GAF; Ashenden, TW; Askew, AP; Band, SR; Booth, RE; Bossard, CC; Campbell, BD; Cooper, JEL; Davison, AW; Gupta, PL; Hall, W; Hand, DW; Hannah, MA; Hillier, SH; Hodgkinson, DJ; Jalili, A; Liu, Z; Mackey, JML; Matthews, N; Mowforth, MA; Neal, RJ; Reader, RJ; Reiling, K; Ross-Fraser, W; Spencer, RE; Sutton, F; Tasker, DE; Thorpe, PC; Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos* 79:259-281.
- Gitay, H; Noble, IR; Connell, J.H. 1999. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* 10:641-650.

- Hooper, D.U; Vitousek, P.M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277:1302-1305.
- _____; Solan, M; Symstad, A; Diaz, S; Gessner, MO; Buchmann, N; Degrange, V; Grime, P; Hulot, F; Mermillod-Blondin F; Roy, J; Spehn, E; van Peer, L. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. En: *Biodiversity and Ecosystem functioning. Synthesis and perspectives*. Loreau M; Naeem, S. y Inchausti P. Eds. Oxford. University Press. 2002. 283 p.
- Intergubernamental Panel of Climate Change IPCC. 2002. Climate change and biodiversity. IPCC Technical paper V. IPCC. WMO. UNEP. 86 p.
- Kinzig, AP; Pacala, W; Tilman, D. Eds. 2002. The functional consequences of biodiversity. Empirical progress and theoretical extensions. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. EU. 365 p.
- Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: *Tropical forest plant ecophysiology*. Mulkey, S.S; Chazdon, R.L; Smith A.P. 1996. p. 559-596.
- Kohler, P; Ditzer, T; Huth, A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16:591-602.
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- _____; McIntyre, S; Landsber, GJ; Forbes TDA. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*. 12: 474-478.
- Lawler, SP; Armesto, JJ; Kareiva, P. 2002. How relevant to conservation are studies linking biodiversity and ecosystem functioning?. En: Kinzig, A.P; Pacala, W. y Tilman, D. Eds. *The functional consequences of biodiversity. Empirical progress and theoretical extensions*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. EU. 365 p.
- Mason, NWH; MacGillivray, K; Steel, JB; Wilson, JB. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14:571-578.
- Money, HA. 2002. The debate on the role of biodiversity en ecosystem functioning. En: *Biodiversity and Ecosystem functioning. Synthesis and perspectives*. Loreau M; Naeem, S. y Inchausti P. Eds. OXFORD. University Press. 2002. 283 p.

- Naeem, S; Thompson, LJ; Lawler, SP; Lawton, JH; Woodfin, RM. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368:734-737.
- Nicotra, AB; Chazdon, RL; Schlichting, CD. 1997. Patterns of Genotypic Variation and Phenotypic Plasticity of Light Response in Two Tropical Piper (Piperaceae) Species. *American Journal of Botany* 84(11):1542–1552.
- Petchey OL; Gaston, KJ. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5:402–411.
- _____ ; Hector, A; Gaston, KJ. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85(3):847–857.
- _____ ; Gaston, KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741–758.
- Podani, J; Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115:179-185.
- Poorter, H; Remkes, C; Lambers, H. 1990. Carbon and Nitrogen Economy of 24 Wild Species Differing in Relative Growth Rate. *Plant Physiology* 94:621-627.
- Reich, PB; Ellsworth, DS; Uhl, C. 1995. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology* 9:65-76.
- _____ ; Wright, IJ; Cavender-Bares, J; Craine, JM; Oleksyn, J; Westoby, M; Walters, M.B. 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences*. 164(3 Suppl.):S143–S164.
- Rosenfeld, JS. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98:156–162
- Sala, OE; Chapin, FS. III; Armesto, JJ; Berlow, E; Bloomfield, J; Dirzo, R; Huber-Sanwald, E; Huenneke, LF; Jackson, RB; Kinzig, A; Leemans, R; Lodge, DM; Mooney, HA; Oesterheld, M; Poff, NL; Sykes, MT; Walker, BH; Walker, M; Wall, DH. 2000 Biodiversity: Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774
- Tilman, D; Reich, P; Knops, J; Wedin, D; Mielke, T; Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294: 843-845.
- _____ ; Lehman C. 2002. Biodiversity, composition, and ecosystem processes: theory and concepts. En: Kinzig, A.P; Pacala, W. y Tilman, D. Eds. *The functional consequences of biodiversity. Empirical progress and theoretical extensions*. Princenton University Press. Princenton, New Yersey. EU. 365 p.

- 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.
- Westoby, M; Falster, DS; Moles, AT; Vesk, PA; Wright, IG. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annuals Review Ecological and Systematics* 33:125-159.
- Wright, SP. 1996. Plant species diversity and ecosystem functioning in tropical forest. En: Orians, GH; Dirzo, R; Cushman, JH. Eds. *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests. Ecological studies; V. 122.* Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. p. 11-28.
- Whitmore, TC. 1998. Potential impact of climatic change on tropical rain forest seedlings and forest regeneration. *Climatic Change* 39:429–438.

4. ARTÍCULO I

Tipos funcionales de árboles en bosques muy húmedos tropicales del noreste de Costa Rica: Aporte de los rasgos foliares y de tallo

Palabras clave: Diversidad funcional, tipos funcionales de plantas, procesos ecosistémicos, análisis multivariado

Resumen

Los bosques muy húmedos tropicales se caracterizan por tener una alta diversidad de especies y un alto grado de complejidad en los procesos ecosistémicos que allí se dan. Estas propiedades de los bosques son las que permiten que tengan un alto potencial para brindar servicios ecosistémicos a la sociedad. En la actualidad los estudios de ecología de bosques intentan conocer cual es la influencia de la alta diversidad taxonómica en la cantidad y calidad de los servicios que los bosques brindan. Para abordar este interés de investigación se han propuesto varios enfoques desde el punto de vista funcional y uno de ellos se sustenta en que existen grupos de especies que cumplen papeles similares dentro de los procesos que se dan en los bosques. El enfoque de tipos funcionales de plantas (TFP's) ha venido evolucionando desde la concepción de gremios ecológicos que responden y afectan de forma similar al ecosistema mediante estudios observacionales hasta la caracterización de rasgos de especies para encontrar TFP's por medio de técnicas cuantitativas. En el presente artículo se busca encontrar TFP's en bosques muy húmedos tropicales del noreste de Costa Rica, a partir de rasgos foliares y de tallo que son reconocidos como indicadores del papel de las especies en procesos como el ciclaje de nutrientes y la captura y almacenamiento de carbono. Se seleccionaron las especies dominantes en área basal en los bosques de estudio y se les midieron los rasgos de área foliar, área de foliolos, área foliar específica, fuerza tensil foliar, contenido foliar de materia seca, contenidos foliares de nitrógeno y fósforo y la densidad específica de la madera. Con estos rasgos, a partir de análisis multivariado, se encontraron seis TFP's. Los TFP's encontrados fueron las palmas y cinco grupos de árboles los cuales se denominaron como leguminosas y otros, intermedias, adquisitivas netas, adquisitivas de hoja grande y especies conservacionistas. Se discutió por último las posibles implicaciones que pueden tener cada uno de los TFP's en los procesos que dieron lugar a la escogencia de los

rasgos, sugiriendo que cada TFP tiene diferentes potencialidades para aportar en los procesos de ciclaje de nutrientes y captura y almacenamiento de carbono de acuerdo a sus propiedades funcionales y sus características sucesionales.

4.1 Introducción

La diversidad de especies y de ecosistemas ha sido ampliamente estudiada para los bosques húmedos neotropicales. El enfoque tradicional de estudio de la diversidad desde el punto de vista taxonómico ha sido un importante insumo para reconocer la necesidad de conservación de los bosques y su potencial para brindar servicios ecosistémicos a través de su funcionamiento. Sin embargo, el funcionamiento ecosistémico no depende solo del número de especies en sí mismo, sino de los rasgos funcionales de las especies presentes (Naeem *et al.* 1994, Hooper y Vitousek 1997). Los tipos y rango de esos rasgos son los que determinan el papel que pueda jugar en determinada función un individuo dentro de los procesos que se dan en un ecosistema (Chapin *et al.* 2000, Díaz y Cabido 2001).

La diversidad de especies es uno de los factores que aumenta la productividad primaria y la estabilidad de un bosque (Phillips *et al.* 1994). A su vez, por la alta diversidad y la respuesta individual de las especies forestales a los gradientes ambientales, este factor tiene un comportamiento asintótico frente al funcionamiento de los bosques, por lo cual se ha propuesto un concepto de redundancia funcional entre especies (Wright 1996). En consecuencia, la importancia de la diversidad de especies en el funcionamiento y la estabilidad de comunidades y ecosistemas ha sido foco de un largo debate, y las investigaciones teóricas y empíricas en torno a la relación de riqueza de especies y funcionamiento ecosistémico han cobrado gran importancia en la actualidad (Fonseca y Ganade 2001).

La evaluación del grado de redundancia funcional de un ecosistema requiere para muchos contextos acordar una definición de grupos funcionales (Fonseca y Ganade 2001). Para responder a esta necesidad existe el enfoque de tipos funcionales de plantas (TFP's), los cuales permiten reducir la complejidad de la diversidad de especies en torno a una función ecológica a unos tipos de plantas clave, agrupando especies con funcionamiento similar independiente de su filogenia (Gitay *et al.* 1999, Díaz y Cabido 2001). Los grupos funcionales pueden

considerarse de dos tipos, grupos funcionales efecto, los cuales son grupos de especies con similar efecto en una o varias funciones ecosistémicas, por otro lado están los grupos funcionales respuesta, que son grupos de especies con respuestas similares a factores ambientales particulares, estos grupos funcionales son tanto efecto como función de un ecosistémica (Lavorel y Garnier 2002).

La aplicación del enfoque funcional depende de los procesos ecológicos de interés, el tipo de ecosistema y la escala espacio-temporal conveniente (Hooper *et al.* 2002). Las características funcionales de las plantas son muy difíciles de acceder directamente y más en ecosistemas con muchas especies e individuos. Las mejores características para tomar como rasgos son las fisiológicas, como tasa fotosintética, respuesta fotosintética a cambios verticales, horizontales y temporales de la luz, la estación de crecimiento activo de raíz, respuesta a la variabilidad ambiental entre otros (Mason *et al.* 2003). Sin embargo, la mayor parte de estudios sobre diversidad funcional han medido algunas de estas funciones indirectamente usando los caracteres simples que son indicativos de características funcionales (Garnier *et al.* 2001).

Ejemplos de funciones ecosistémicas de interés y sus rasgos asociados son el tamaño general de la planta y la arquitectura, los cuales están directamente ligados con la adquisición de luz de las plantas y por consiguiente en su productividad primaria representada en aumento de biomasa (Poorter 1999, Cornelissen *et al.* 2003). El área foliar específica (AFE) está relacionada con la estrategia de aprovechamiento de luz y ha sido vista como un índice a un síndrome adaptativo entero (Garnier *et al.* 2001), el contenido foliar de nitrógeno (N) y los patrones fenológicos influyen directamente sobre los ciclos biogeoquímicos (Díaz y Cabido 1997, Grime *et al.* 1997, Lavorel *et al.* 1997, Díaz *et al.* 2001, Díaz *et al.* 2002). Por su parte la densidad de madera es un rasgo que está correlacionado con el contenido de carbono e influye directamente sobre la acumulación y flujo de carbono (Fearnside 1997, Wiemann y Williamson 2002).

Existe a escala global un eje principal de especialización evolutiva que se ha probado también a escalas locales; este eje refleja una disyuntiva fundamental entre la adquisición rápida de recursos y su conservación en las plantas. Estas tendencias son también constantes a través de la flora y grupos filogenéticos y están ligadas a rasgos directamente relevantes a procesos

ecosistémicos (Díaz *et al.* 2004). Estas relaciones deben ser profundizadas en paisajes heterogéneos para determinar cómo responden a cambios climáticos y de uso del suelo, para lograr hacer aproximaciones en procesos del funcionamiento ecosistémico como la productividad, ciclaje de nutrientes, almacenamiento de carbono y resistencia (Díaz *et al.* 2004)

Diversas clasificaciones desde el punto de vista funcional se han realizado para ecosistemas forestales teniendo en cuenta diferentes factores de agrupación. Las clasificaciones más usadas se han basado en criterios según tolerancia a la luz en diferentes etapas de la vida de los árboles y estrategias de crecimiento (Kohler *et al.* 2000). Mediante este concepto se han clasificado las especies en dos extremos bien marcados, las especies típicamente de hábitats de recurso alto o estrategia de metabolismo alto, las cuales pueden ser caracterizadas como de crecimiento rápido y alto potencial para la captura de recursos (especies tempranas o pioneras), mientras que al otro extremo las especies tienen un crecimiento en volumen lento y rasgos que realzan la conservación nutritiva (especies tolerantes a la sombra o especies clímax). Se han usado otros criterios como la altura potencial máxima, la tasa de crecimiento, tamaño de claro en el que crecen las especies, fenología y combinaciones de todos los anteriores (Denslow 1987, Poorter *et al.* 1990, Reich *et al.* 2003).

Otras agrupaciones se han desarrollado con base en características foliares, ya que estas son un buen insumo para conocer el comportamiento de las especies en cuanto su fisiología. Sin embargo, en estos estudios se debe tener en cuenta que hay un amplio rango de variación fenotípica en rasgos foliares, lo que hace que esta variación sea indicadora de adaptación a condiciones ambientales locales (Bongers y Popma 1988). Las agrupaciones funcionales a diferentes escalas tienen un margen amplio de variabilidad y se necesitan de una muestra considerable de individuos para poder determinar esta variación en rasgos foliares y de densidad de madera, ya que los gradientes sucesionales, las respuestas evolutivas y las adaptaciones funcionales de poblaciones son parte de un proceso dinámico, más bien regional que de un solo patrón de sitio (Reich *et al.* 2003, Chazdon *et al.* 2007).

Para evaluar respuestas a escalas grandes en cambios de composición de especies por cambio climático o para planear medidas de repoblación forestal a nivel de ecosistema, puede ser una

ventaja agrupar las especies de árboles según sus rasgos funcionales y estrategias ecológicas, ya que esto potencialmente permite el aumento del conocimiento del funcionamiento de las especies en los ecosistemas (Garnier *et al.* 2001, Cornelissen *et al.* 2003). Esto hace que agrupaciones funcionales más refinadas que la división predominante de los árboles en especies tempranas y tardías sean necesarias en muchos contextos (Verburg y van Eijk-Bos 2003, Bohman 2004).

El presente artículo estudia las especies dominantes de un tipo de bosque húmedo tropical del noreste de Costa Rica sometido a cuatro niveles de intervención antrópica, caracterizándolas a través de rasgos foliares y de tallo como insumo para aplicar el enfoque TFP's, con el objetivo de encontrar una agrupación cuantitativa y estadísticamente significativa que manifieste cual es el potencial de aporte a los procesos de captura de carbono y ciclaje de nutrientes de cada TFP encontrado. A demás, se pretende hacer aportes para la discusión y entendimiento del funcionamiento de los bosques tropicales que sirvan como parte de las bases ecológicas que sustentan el buen manejo y conservación de bosques tropicales.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Área de estudio

El área de estudio se localiza en el noreste de Costa Rica, en la zona sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva (CBSJLS). Se seleccionaron dos sitios de investigación permanente, la finca “Tirimbina Rain Forest Center” (Tirimbina), la cual está localizada en el distrito La Virgen, cantón Sarapiquí, provincia de Heredia, entre las coordenadas 10° 25' N y 84° 47' O (CATIE 1996). Tiene un área de 345 ha de las cuales 340 ha son de bosques (Tirimbina Rain Forest Center 2007), dentro de la reserva una superficie de 29,16 ha (540 m x 540 m) corresponde a 9 parcelas de 1 ha que se encuentran como sitio de investigación permanente a largo plazo (Delgado *et al.* 1997, Finegan y Camacho 1999). Además, se tienen cuatro parcelas de 1 ha en sitios clave aledaños a la Tirimbina donde se han desarrollado bosques secundarios, los cuales son monitoreados periódicamente (Finegan 1992).

El segundo sitio es la finca “Los Laureles de Corinto” (Corinto) la cual se encuentra en el distrito de Guápiles, en el cantón Pococí, en la provincia de Limón, entre las coordenadas 10° 13' N y 83° 53' O; tiene una extensión de 260.69 ha (Carrera *et al.* 1996), de las cuales un área

de 29.16 ha contiene 9 parcelas permanentes de muestreo distribuidas según criterio fisiográfico (Sabogal *et al.* 1991, Quirós 1998).

El área de estudio pertenece a la zona de vida bosque muy húmedo tropical (bmh-T) según el sistema de Holdridge, con una precipitación media anual de 3864 mm, temperatura de 24,5 °C y altitud entre 180 y 345 msnm (Sabogal *et al.* 1991, Quirós y Finegan 1994, Quirós 1998). Fisiográficamente el paisaje de Tirimbina se puede catalogar de colinas bajas de origen volcánico, los suelos son ultisoles relativamente profundos, arcillosos y de baja fertilidad (Mata 1997). La topografía en Corinto es entre plana a accidentada con pendientes que oscilan entre 0 y 40° (Sabogal *et al.* 1991, Mata 1997), con suelos de origen volcánico del orden inceptisoles, ácidos, con altos niveles de aluminio y baja saturación de bases (Carrera *et al.* 1996).

Los bosques de la zona de estudio están clasificados como una asociación de *Pentaclethra maculosa* y palmas, caracterizados por estar dominados por *P. maculosa* y una alta abundancia de cuatro especies de palmas: *Welfia georgii*, *Iriarteia deltoidea*, *Socratea exorrhiza* y *Euterpe precatoria*, con otras especies arbóreas asociadas como *Dendropanax arboreus* y *Tetragastris panamensis* (Ramos-Bendaña y Finegan 2007).

4.2.2 Selección de las especies

Para poder lograr entender el papel ecológico de cada una de las especies en el funcionamiento de los tipos de bosques estudiados se tendrían que caracterizar los rasgos de las 317 especies identificadas hasta el momento en el área de estudio (Salgado-Negret 2007), lo cual por razones logísticas y de presupuesto es un trabajo exhaustivo y a largo plazo. Este estudio se enfoca en evaluar el comportamiento funcional de los bosques en cuanto a los procesos ecosistémicos de ciclaje de nutrientes y captura de carbono a través de rasgos foliares y de tallo, esto hace necesario buscar un criterio para determinar las especies que más influyen en los procesos de interés e incluirlas en el estudio. Teniendo en cuenta que las especies dominantes son las que aportan en mayor proporción a los procesos ecosistémicos (Walker 1999, Díaz *et al.* 2006) se han propuesto las especies que dominan el 70-80% de la cobertura

de un ecosistema como las que más influyen sobre los procesos ecosistémicos (Cornelissen *et al.* 2003).

Tomando estos principios se determinó la lista de especies que representaba el 75% del área basal en cada una de las 22 parcelas permanentes existentes en el área de estudio. Posteriormente se unieron estas listas para constituir una lista única de 93 especies de estudio, a estas especies en adelante se les denominará especies dominantes. Las especies seleccionadas pertenecen a 46 familias botánicas y 75 géneros (Anexo 1).

4.2.3 Determinación de los rasgos funcionales

De acuerdo a Cornelissen *et al.* (2003) los rasgos indicadores para responder preguntas funcionales relacionadas con los procesos ecosistémicos de ciclaje de nutrientes y fijación de carbono son los foliares y la densidad de la madera (Cuadro 2).

Cuadro 2. Rasgos medidos para las 93 especies leñosas correspondientes al 75% del área basal para los bosques de Corinto y Tirimbina

Rasgo	Unidad	Fuente del dato
Área Foliar (AF)	mm ²	Campo y Laboratorio
Unidad Mínima Foliar (FOL)	mm ²	Campo y Laboratorio
Área Foliar Especifica (AFE)	mm ² mg ⁻¹	Campo y Laboratorio
Contenido Foliar de Materia Seca (CFMS)	mg g ⁻¹	Campo y Laboratorio
Contenidos Foliares de N y P (N y P)	mg g ⁻¹	Campo y Laboratorio
Fuerza Tensil Foliar (FTF)	N mm ⁻¹	Campo y Laboratorio
Densidad Básica de Madera (DM)	g cm ⁻³	Literatura, Campo y laboratorio

El tamaño de la hoja ha sido la base para una clasificación funcional fisonómica utilizando seis categorías claramente definidas: nanófilas, micrófilas, notófilas, mesófilas, macrófilas y megáfilas (Webb 1959, ver acápite 4.2.5). Esta clasificación presenta un acceso general al tipo de ecosistema y su heterogeneidad morfológica, la cual sirve como base para abordar posteriormente clasificaciones funcionales más complejas.

Se ha usado un rasgo de tipo de hoja simple o compuesta como variable binaria (Poorter *et al.* 2006); al incluir esta variable su comportamiento es como una covariable que influye sobre el tamaño de la hoja dividiéndola en dos grupos. Para el caso de este estudio se propone la medida de la unidad mínima foliar (FOL) la cual depende del tamaño de los folíolos para las hojas compuestas y para las hojas simples será el mismo valor del área foliar. Calculando esta variable, se convierte el grado de composición de la hoja en una variable cuantitativa que refleja más la variabilidad de la forma y el área de la hoja.

El AFE es considerada una variable morfológica indicadora de adaptaciones al ambiente y está correlacionada con la tasa fotosintética (Kitajima 1996). A su vez la tasa fotosintética está estrechamente ligada con la capacidad de las plantas para la fijación del carbono. Las especies demandantes de luz tienen una tasa fotosintética mayor que las especies tolerantes a la sombra, sin embargo estas premisas tienen una alta variabilidad fenotípica y tienen implicaciones en cada individuo en cuanto a su fijación de carbono, según el sitio en el que crezca cada individuo (Chazdon y Montgomery 2002).

El nitrógeno y el fósforo son elementos vitales para el funcionamiento fotosintético de las hojas. El N por unidad de peso está altamente correlacionado con tasas máximas de fotosíntesis en un rango amplio de especies (Evans 1972, Field y Money 1986, Bongers y Popma 1990).

La densidad básica o gravedad específica básica de la madera (DM) es la relación del peso seco al horno de una sección del fuste principal de una planta con el volumen de esta misma sección aun fresca (Cornelissen *et al.* 2003). La DM es un importante factor para convertir el volumen de un bosque en datos de biomasa e influye directamente en la cantidad de carbono fijado y las estimaciones de potenciales emisiones de los bosques por deforestación e incendios (Fearnside 1996). También la variabilidad en DM muestra la plasticidad natural de la forma y crecimiento de los árboles (Woodcock y Shier 2002).

Las características sucesionales de las especies de árboles tropicales están ligadas a la DM, existe un modelo generalizado de crecimiento en el cual hay un cambio en la asignación de los recursos del crecimiento en la altura asociada con la producción de madera de DM baja para

las especies pioneras, en contraste las especies tolerantes se caracterizan por incrementos lentos y DM alta para sostener su estructura por más tiempo (Woodcock y Shier 2002).

4.2.4 Toma de datos

Los individuos muestreados fueron seleccionados en los dos sitios de investigación permanente Corinto y Tirimbina donde en total existen 18 parcelas de una hectárea de bosque primario y 4 parcelas de bosque secundario (Quirós y Finegan 1994, Carrera *et al.* 1996, Delgado *et al.* 1997, Quirós 1998). En las parcelas se encuentran marcados y codificados todos los árboles con dap \geq 10cm, la identificación taxonómica ha sido producto de seguimiento constante a la diversidad de árboles en los sitios con apoyo de Nelson Zamora del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) de Costa Rica (Delgado *et al.* 1997, Finegan *et al.* 1999).

- **Área Foliar, área de foliolo y área foliar específica**

Se siguió el protocolo estándar para toma de muestras foliares de Garnier *et al.* (2001). Se tomaron cinco árboles por especie en toda la zona de estudio, de los cuales se seleccionaron hojas jóvenes, totalmente expandidas, bien iluminadas y sin daños de herbívoros o patógenos. Las muestras fueron tomadas en la parte alta de las copas donde los individuos tienen su máxima exposición a la luz, con extensiones telescópicas y tijera podadora, para los individuos más grandes se contó con un escalador. El material se tomó al menos 2-3 horas después de la salida del sol y 3-4 horas antes de la puesta del sol. Posteriormente se almacenaron las hojas en bolsas plásticas, selladas y codificadas. Para las hojas compuestas se almacenaron los tallos cortados en un cuarto oscuro con ambiente fresco y húmedo, manteniéndolas en estas condiciones un máximo de 48 horas antes de llevar al laboratorio.

De cada individuo muestreado se tomaron cinco hojas al azar, sanas y sin herbivoría. Las hojas fueron escaneadas frescas (HP Scanjet 2400, Palo Alto, CA, USA) a una resolución de 600 dpi. Para hojas grandes se dividieron las hojas en secciones y se sumaron las fracciones (Cornelissen *et al.* 2003). Para el caso de las palmas, que tienen estructura foliar muy grande, se dividieron en dos partes simétricas y se escanearon 11 foliolos a los cuales se les obtuvo el promedio y se multiplicó por el número de foliolos total. El valor de AF y FOL se obtuvo

mediante el procesamiento de las imágenes digitales de las hojas con el programa *Leaf Area Measurement Program Software* (Unidad de Ecología Comparativa de Plantas de la Universidad de Sheffield, Gran Bretaña, 2005). Cada muestra fue secada al horno a 65° C durante 48 horas y posteriormente pesada con balanza analítica.

- **Contenido foliar de materia seca**

Las hojas frescas fueron rehidratadas 24 horas antes de tomar el peso fresco y luego pesadas en balanza electrónica, posteriormente secadas al horno a 65° C durante 48 horas y pesadas (Garnier *et al.* 2001, Vaieretti *et al.* 2007).

- **Fuerza tensil foliar**

Para cada especie se tomó una hoja sana por individuo a la que se le cortó una sección longitudinal y se midió el ancho con calibrador; todas estuvieron en un rango de 4-7 mm. Las secciones fueron sometidas a tracción en un “Tearing Apparatus” (Hendry y Grime 1993) en el que se registra la máxima fuerza en Newtons (New) que resiste la sección de hoja.

- **Nitrógeno y fósforo**

Se hizo una muestra compuesta de los cinco individuos muestreados por especie de aproximadamente 1 kg de materia fresca sin pecíolo y raquis (Cornelissen *et al.* 2003). Posteriormente se secó al horno a 65 °C durante 48 horas, la materia seca resultante se molió con molino de cuchillas con malla de 1 mm. El análisis de nitrógeno se realizó por el método de combustión total, en equipo autoanalizador (ThermoFinnigan, Flash EA 1112). El fósforo total se analizó por el método de digestión seca (incineración del material a 550° C por 8 horas, luego se digieren las cenizas con HCl 1+1) y la determinación del P fue por método colorimétrico con molibdato de amonio y cloruro estannoso, se leyó el valor en espectrofotómetro ultravioleta visible (Thermo Spectronic Helios α). Todo el procesamiento se llevo a cabo en el Laboratorio de Análisis de Suelos, Tejido Vegetal y Aguas del CATIE.

- **Densidad de madera**

Para la determinación de DM de cada una de las especies se recurrió a bases de datos y publicaciones recientes (Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003, Chave *et al.* 2006, Ziltener *et al.* en prep.). Para las especies que no fueron encontradas en la literatura se seleccionaron en

campo tres individuos que fueron barrenados a la altura del dap (Cornelissen *et al.* 2003), con barrenador de 5.15 mm de diámetro (Incremental Borer Hangof Sweden, 2005), con el cual se tomaron muestras de 10-15 cm de largo. El volumen verde fue calculado con el método dimensional (Chave 2005), posteriormente las muestras fueron secadas al horno a 103° C durante 24 horas y pesadas en balanza analítica.

4.2.5 Análisis de datos

Se clasificaron las especies por tamaño de hoja según las categorías propuestas por Webb (1959). Esta clasificación se aplicó tanto al rasgo de AF como a FOL, las categorías usadas fueron las siguiente: nanófilas (25-225 mm²), micrófilas (225-2025 mm²), notófilas (2025-4500 mm²), mesófilas (4500-18225 mm²), macrófilas (18225-164025 mm²) y megáfilas (>164025 mm²). Posteriormente, se llevó a cabo un análisis exploratorio de las correlaciones existentes entre rasgos, esto se hizo por medio de la obtención de una matriz de correlación de Pearson, con su coeficiente de correlación y su significación estadística ($p \leq 0.05$).

Por último, mediante análisis multivariado se determinó como se agrupan las especies estudiadas según los rasgos medidos. Para ello se empleó un análisis de conglomerados utilizando el método de Ward y distancia Euclídea con variables estandarizadas. Posteriormente se realizó un análisis discriminante lineal con tasas de error para verificar el número de grupos funcionales y la influencia de cada rasgo en los grupos resultantes. Luego los grupos resultantes fueron sometidos a un Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA), prueba de Wilks y prueba de comparación de vectores medios de Hotelling ($\alpha=0.05$), para validar la significancia estadística de los grupos propuestos mediante los dos métodos anteriores. En un primer paso se separaron las palmas del resto de las especies arbóreas y posteriormente se repitió el proceso solamente con las especies arbóreas para ver cuales TFP resultaban de las 89 especies exceptuando palmas. Todo el procesamiento se llevó a cabo con el software estadístico InfoStat Profesional (2007).

4.3 Resultados

4.3.1 Rasgos funcionales

Cada rasgo medido en el presente estudio tiene unas tendencias generales en cuanto a rangos y variación que deben ser exploradas como una visión general al comportamiento de cada una de las variables, lo cual da un marco para la interpretación posterior de la interacción entre ellas, por lo cual se presenta la estadística descriptiva de todos los rasgos.

Cuadro 3. Estadística descriptiva de los rasgos funcionales evaluados para las 93 especies dominantes en Corinto y Tirimbina.

Variable	n	Rep.	Media	Mediana	DE	CV%	Mín	Máx
AFE	93	5	15.65 mm ² mg ⁻¹	15.09	4.42	28	8.41	31.65
CFMS	93	5	381.18 mg g ⁻¹	380	73.36	19	190	540
FTF	93	5	1.01 N mm ⁻¹	0.77	1.02	101	0.37	7.15
AF	93	5	158654 mm ²	20669	574017	362	1956	3553833
FOL	93	5	22679 mm ²	9926	44810	198	12	352125
DM	93	3	0.54 g cm ⁻³	0.55	0.15	28	0.07	1.02
P	93	5	1.09 mg g ⁻¹	1.00	0.39	36	0.47	2.30
N	93	5	26.03 mg g ⁻¹	25.75	6.34	24	13.70	42.99

AFE = Área Foliar Específica; CFMS = Contenido Foliar de Materia Seca; FTF = Fuerza Tensil Foliar; AF = Área Foliar; FOL = Unidad Mínima Foliar; DM = Densidad Básica de Madera; n = número de especies; Rep = Repeticiones; DE = Desviación Estándar; CV% = Coeficiente de variación; Mín = Valor mínimo; Máx = Valor Máximo

Las variables con mayor coeficiente de variación fueron AF, FOL y FTF, con valores superiores al 100%, esto principalmente por la variabilidad alta aportada por el grupo de palmas en estos tres rasgos. Las restantes cinco variables tuvieron CV menores a 35%, lo que indica que son más homogéneas, estas fueron AFE, CFMS, DM, P y N (Cuadro 3).

Cuadro 4. Correlaciones de Pearson para los rasgos funcionales medidos en los bosques de Corinto y Tirimbina

	AFE	CFMS	FTF	AF	FOL	DM	P	N
AFE		<0.0001	<0.0001	0.0037	0.38	0.19	<0.0001	<0.0001
CFMS	-0.4		0.19	0.32	0.21	<0.0001	<0.0001	0.41
FTF	-0.36	0.14		<0.0001	0.02	0.03	0.71	0.03
AF	-0.3	0.1	0.94		0.05	0.01	0.81	0.05
FOL	-0.09	-0.13	0.25	0.20		0.01	0.37	0.99
DM	-0.14	0.43	-0.22	-0.28	-0.28		<0.0001	0.14
P	0.43	-0.47	-0.04	-0.03	0.09	-0.37		<0.0001
N	0.48	-0.09	-0.23	-0.21	<0.0001	-0.15	0.62	

AFE = Área Foliar Específica; CFMS = Contenido Foliar de Materia Seca; FTF = Fuerza Tensil Foliar; AF = Área Foliar; FOL = Unidad Mínima Foliar; DM = Densidad Básica de Madera

Abajo de la diagonal son coeficientes de correlación de Pearson. Arriba de la diagonal significancia estadística (0.05)

Valores en negrita son correlaciones significativas ($p < 0.05$)

Las variables que estuvieron correlacionadas positivamente ($p < 0.05$) fueron AF-FTF, N-P, N-AFE, P-AFE, CFMS-DM y FTF-FOL. Se destacan acá la relación AF-FTF la cual se debe en su mayoría por el aporte de la morfología foliar de las palmas, con un tamaño grande y nervadura paralelinervia, igualmente FOL-FTF, ya que FOL es dependiente del AF. También la relación positiva entre nutrientes N-P debido a la proporcionalidad que debe haber entre estos para intervenir conjuntamente en los procesos fotosintéticos. N y P están correlacionados a su vez con AFE que es la variable que muestra relaciones directas con tasas fotosintéticas altas y por consiguiente altos contenidos foliares de nutrientes (Cuadro 4).

Correlaciones negativas y significativas se dan entre AFE-CFMS, AFE-FTF, DM-AF, DM-FOL, DM-P, DM-FTF y CFMS-P. Las relaciones encontradas son acordes a los principios de fisiología vegetal, AFE-CFMS se relacionan negativamente ya que a hojas con más CFMS su peso seco será mayor e influirá en un valor menor en AFE que depende de área foliar y CFMS, este comportamiento es similar para AFE-FTF, hojas más resistentes a un esfuerzo de tensión están asociadas a altos contenidos de lignina y por consiguiente bajo valor de AFE. La DM alta se presenta en árboles, por el contrario DM en palmas es muy baja y su AF es muy grande este caso contrastante muestra como la relación DM-AF es negativa y también DM-FTF, ya que FTF-AF es altamente correlacionado. P correlacionado negativamente con DM y CFMS, sigue sustentando la relación inversa entre las especies adquisitivas y

conservacionistas, en este caso las especies con DM alta y hojas pesadas con respecto a su área no mantienen contenidos altos de P en las hojas (Cuadro 4).

4.3.2 Clasificaciones funcionales

4.3.2.1 Clasificación por fisonomía de hoja

El rasgo de clasificación funcional por tamaños de hoja propuesto por Webb (1959) mostró que las 93 especies estuvieron por encima de 225 mm² de tamaño de hoja. No se encontraron especies en la categoría nanófila. El 45% de las especies son macrófilas, es decir, el tamaño de sus hojas oscila entre 18225-164025 mm², seguida de las mesófilas con el 36%. Existen siete especies megáfilas (>164025 mm²), estas especies fueron: las cuatro palmas *Welfia regia*, *Iriartea deltoidea*, *Euterpe predatoria* y *Socratea exorrhiza*; dos cecropiaceas *Cecropia insignis* y *Pouruma bicolor* y *Carapa guianensis* (Cuadro 5).

La misma clasificación de Webb se aplicó al rasgo FOL para las hojas compuestas. Desde este punto de vista, tres especies quedaron en la categoría nanófilas: *Pentaclethra macroloba*, *Balizia elegans* y *Stryphnodendron microstachyum*, especies de hoja bipinada. Otras tres especies se categorizaron como micrófilas (*Jacaranda copaia*, *Abarema adenophora* y *Xylopia sericophylla*), las dos primeras de hoja bipinada y la tercera de hoja simple.

En la categoría megáfilas se mantuvieron dos especies, El resto de las especies se encontraron en su mayoría en las categorías notófilas, mesófilas y macrófilas (Cuadro 6).

Cuadro 5. Distribución de frecuencias por tamaño de hoja según clasificación de Raunkiaer modificada por Webb (1959)

Categoría	Rango (mm²)	Frecuencia	%
Nanófilas	25-225	0	0
Micrófilas	225-2025	1	1
Notófilas	2025-4500	9	10
Mesófilas	4500-18225	34	36
Macrófilas	18225-164025	42	45
Megáfilas	>164025	7	8
TOTAL		93	100

Cuadro 6. Distribución de frecuencias por tamaño de foliolo según clasificación de Raunkiaer modificada por Webb (1959).

Categoría	Rango (mm²)	Frecuencia	%
Nanófilas	25-225	3	3
Micrófilas	225-2025	3	3
Notófilas	2025-4500	15	16
Mesófilas	4500-18225	54	58
Macrófilas	18225-164025	16	18
Megáfilas	>164025	2	2
TOTAL		93	100

4.3.2.2 Grupos funcionales de especies incluyendo palmas

El análisis de conglomerados con el método de agrupamiento de Ward y distancia Euclídea, presentó una correlación cofenética de 0.493. Este coeficiente indica la correlación de las distancias definidas por la métrica (Euclídea) del árbol binario con las distancias originales entre especies, y entre mayor sea este coeficiente mejor se describe el agrupamiento natural de los datos (InfoStat 2007). Para los datos analizados en este trabajo este fue el valor más alto encontrado.

El análisis mostró cuatro grupos bien discriminados en el que se destaca el conformado por las palmas. El análisis discriminante separó ampliamente a las palmas *E. precatória*, *I. deltoidea*, *S. exorrhiza* y *W. regia* del resto de las especies arbóreas. En las funciones discriminantes con datos estandarizados de las varianzas comunes el AF es la variable que más separó los grupos (-0.99) y en la función discriminante dos es DM (0.61) y CFMS (0.55) (Cuadro7, Figura 2 y Figura 3).

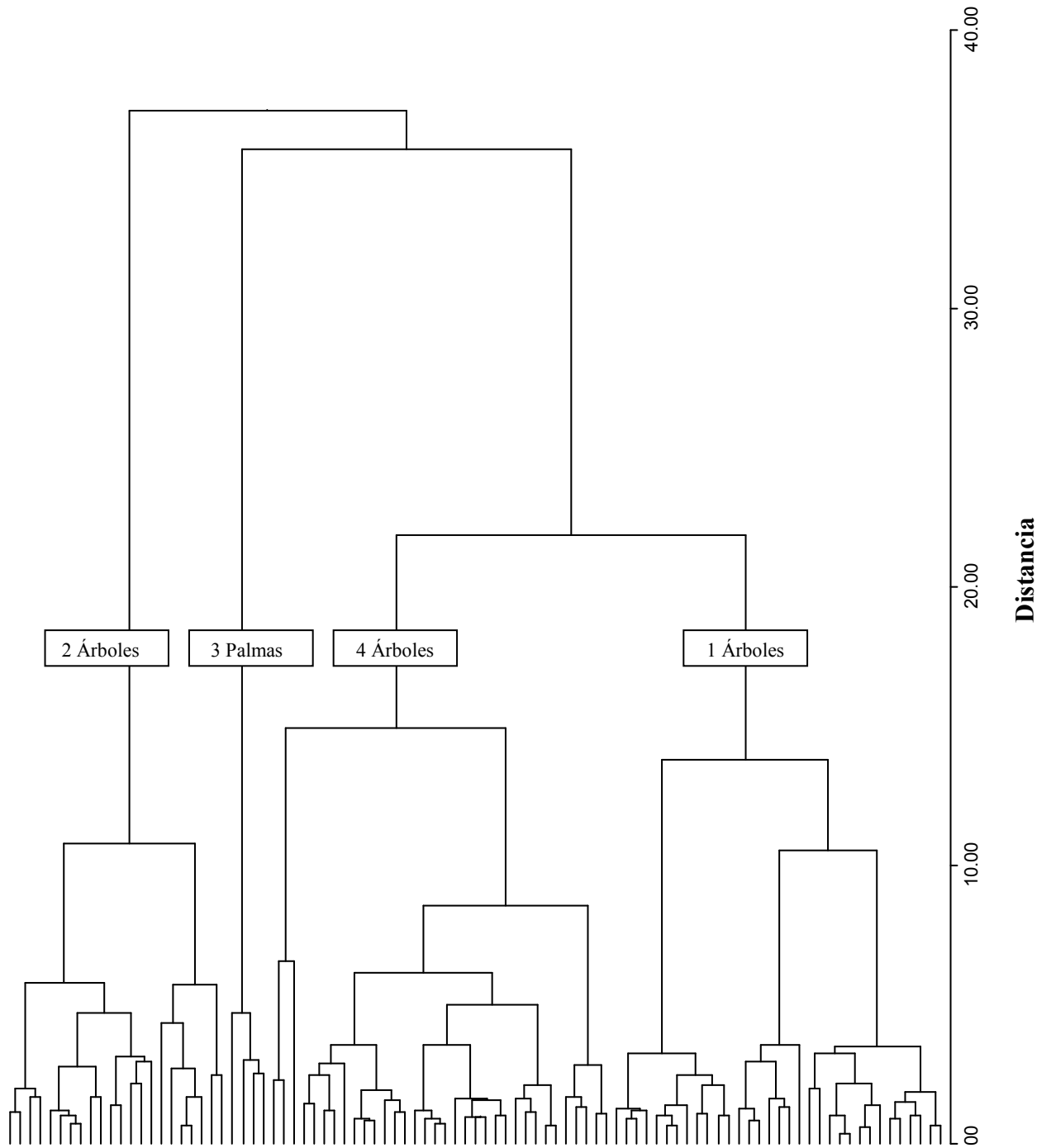


Figura 2. Dendrograma a partir de los rasgos, AFE, CFMS, FTF, AF, FOL, N, P y DM para las 93 especies dominantes de Corinto y Tirimbina.

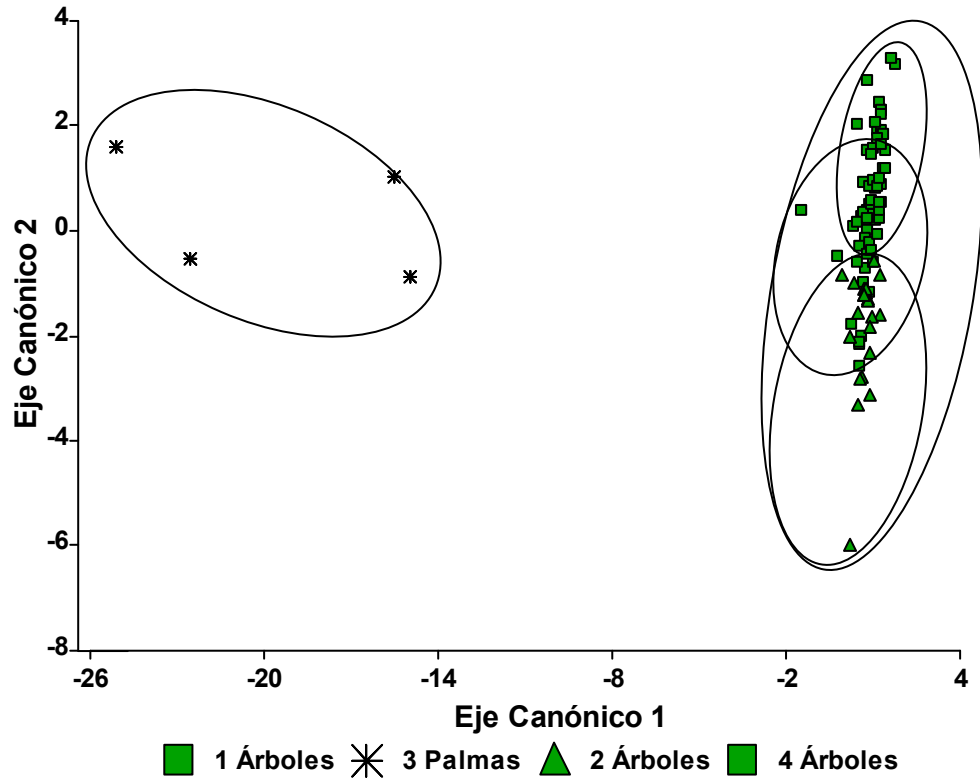


Figura 3. Análisis discriminante para las 93 especies a partir de, AFE, CFMS, FTF, AF, FOL, N, P y DM

Cuadro 7. Funciones discriminantes con datos estandarizadas con las varianzas comunes

VARIABLE	Eje 1	Eje 2
AFE	-0.05	-0.1
CFMS	0.02	0.55*
FTF	-0.09	0.011
AF	-0.99*	0.04
FOL	0.27*	0.09
DM	0.17	0.61*
P	-0.01	-0.34
N	0.11	0.04

* Variables que separan palmas de árboles

La clasificación cruzada muestra un error de 0% en la diferenciación del grupo de palmas esto reitera aún más la gran diferencia en los rasgos de las palmas frente al resto de las especies (Cuadro 8).

Cuadro 8. Clasificación cruzada de los cuatro grupos con datos estandarizados con la varianzas comunes.

Grupo	1	2	3	4	Total	Error (%)
Árboles 1	29	1	0	3	33	12.12
Árboles 2	0	19	0	3	22	13.64
Palmas 3	0	0	4	0	4	0*
Árboles 4	2	0	0	32	34	5.88
Total	31	20	4	38	93	9.68

* Separación de las palmas del resto de las especies con error del 0%

Cuadro 9. MANOVA (Wilks) para los cuatro grupos con palmas y prueba de comparación de vectores medios de Hotelling

F.V.	Est.	F	gl(num)	gl(den)	p
Grupo	0.01	39.62	24	238	<0.0001

Grupo	AFE	CFMS	FTF	AF	FOL	DM	P	N	n	*
Árboles 4	14.32	357.06	0.89	56020	35550	0.51	0.94	21.99	34	A
Palmas 3	9.75	420.00	5.40	2772360	51928	0.35	1.02	19.71	4	B
Árboles 2	19.78	319.09	0.72	46451	18778	0.43	1.56	32.26	22	C
Árboles 1	15.00	442.73	0.81	22387	8475	0.68	0.93	26.80	33	D

*Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

El MANOVA mostró diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los cuatro grupos y la prueba de comparación de vectores medios de Hotelling encontró diferencias entre los cuatro grupos (Cuadro 9). Sin embargo, el grupo que más se discrimina tanto por el MANOVA como en el análisis discriminante es nuevamente el grupo de palmas por su tamaño de hoja, su alta fuerza tensil foliar y su baja densidad de madera. Por lo que del análisis discriminante se concluye que el grupo de palmas debe ser tratado directamente como un TFP especial.

4.3.2.3 TFP's exceptuando palmas

El análisis de conglomerados para las 89 especies de árboles con el método de agrupamiento de Ward y distancia Euclídea, presentó una correlación cofenética de 0.455 y mostró cinco grupos bien discriminados.

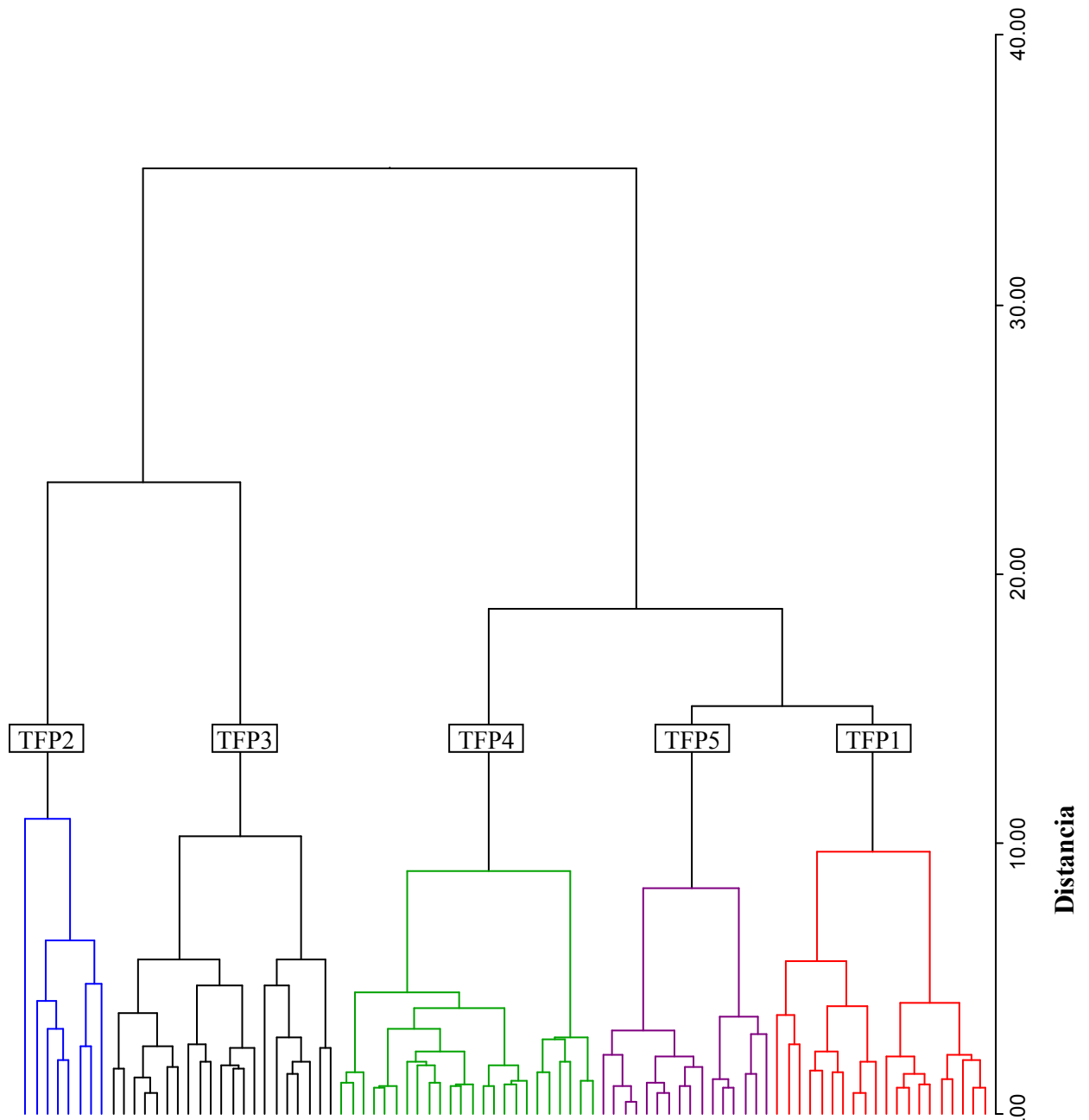


Figura 4. Dendrograma a partir de los rasgos, AFE, CFMS, FTF, AF, FOL, N, P y DM para las 89 especies de árboles dominantes de Corinto y Tirimbina. TFP: tipo funcional de planta

En el análisis discriminante la agrupación en cinco grupos resultó significativa con la prueba de homogeneidad de matrices de covarianzas ($p < 0.0001$). Las funciones discriminantes con datos estandarizados de las varianzas comunes muestran a N y P como las variables que más separan los grupos con 0.52 y 0.49 de explicación respectivamente, seguidas de AF y FTF

con -0.41 y -0.38. En la función discriminante dos las variables que más peso tienen son AF con -0.68 y DM con 0.46 seguidos de CFMS y AFE (Cuadro 10).

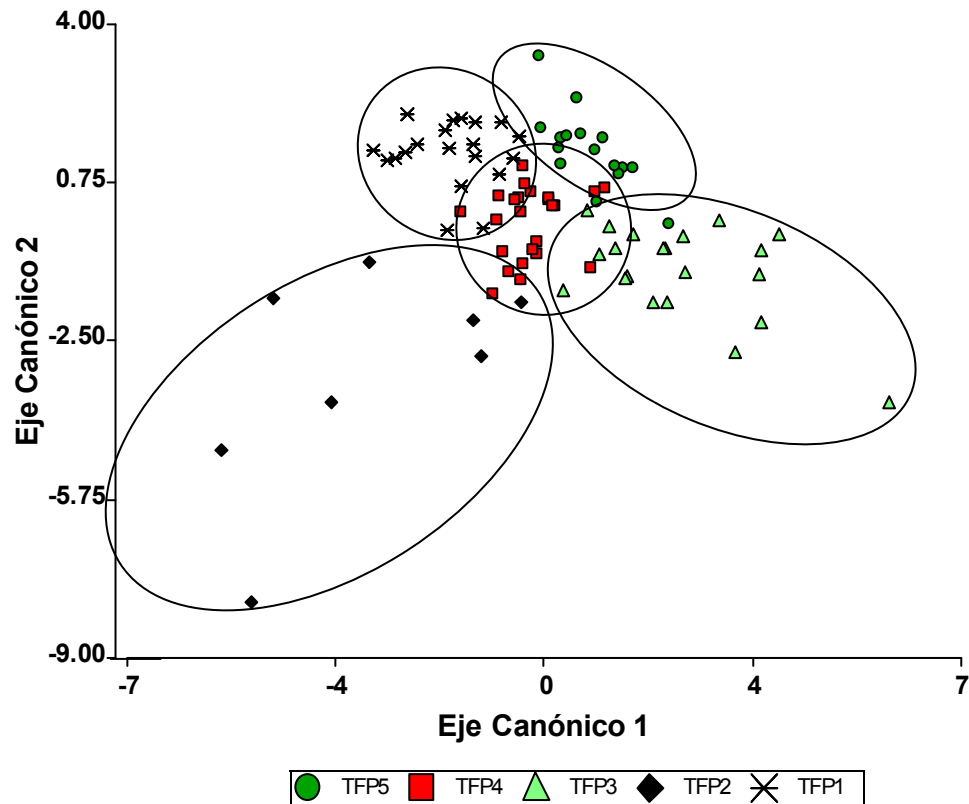


Figura 5. Análisis discriminante para las 89 especies exceptuando las palmas a partir de los rasgos funcionales y los TFP's determinados por el análisis de conglomerados

Cuadro 10. Funciones discriminantes con datos estandarizadas con la varianzas comunes para las 89 especies de árboles

VARIABLE	Eje 1	Eje 2
AFE	0.14	-0.32*
CFMS	-0.23	0.34*
FTF	-0.41*	0.21
AF	-0.38*	-0.68*
FOL	-0.26	-0.2
DM	-0.01	0.46*
P	0.49*	-0.05
N	0.52*	0.16

* Variables que explican la separación de los grupos

La clasificación cruzada de los cinco grupos de árboles muestra un error máximo de 14.29%,

el error mínimo lo tiene el grupo uno con 5%. El error total aparente de la clasificación cruzada es de 8.99% (Cuadro 11).

Cuadro 11. Clasificación cruzada de los cinco grupos de árboles con datos estandarizados con la varianzas comunes

TFP	1	2	3	4	5	Total	Error (%)
1	19	0	0	0	1	20	5.00
2	0	7	0	1	0	8	12.50
3	0	0	18	2	1	21	14.29
4	2	0	0	22	0	24	8.33
5	0	0	1	0	15	16	6.25
Total	21	7	19	25	17	89	8.99

Cuadro 12. MANOVA (Lawley-Hotelling) para cinco grupos de árboles y prueba de comparación de vectores medios de Hotelling

F.V.	Est.	F	gl(num)	gl(den)	p
Grupo	6.17	14.56	32	302	<0.0001

TFP	AFE	CFMS	FTF	AF	FOL	DM	P	N	n	
5	16.71	444	0.74	17381	5856	0.68	1.13	30.42	16	A
4	15.18	343	0.71	19954	12461	0.52	0.90	22.14	24	B
3	19.94	318	0.69	37232	14292	0.44	1.56	32.33	21	C
2	14.77	380	1.17	187138	115579	0.44	1.09	24.59	8	D
1	12.41	436	1.00	31470	14198	0.65	0.79	22.40	20	E

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

El MANOVA para las especies arbóreas mostró diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre los grupos y la prueba de comparación de vectores medios de Hotelling encontró diferencias entre los cinco grupos (Cuadro 12). En total se encontraron seis TFP's, uno compuesto solamente de palmas y cinco más de especies arbóreas. A continuación se describen las características generales de cada uno de los seis TFP's:

El TFP 1 compuesto por 20 especies (Cuadro 13) caracterizado por tener alto CFMS y bajo AFE, Macrófilo y una DM alta, este grupo se puede denominar de madera y hoja densa, con

bajos contenidos de N y P foliar, lo que los hace ser un grupo de especies que fisiológicamente son conservacionistas (Cuadro 14).

TFP dos con 8 especies (Cuadro 13) caracterizado por tener las hojas más grandes y que estructuralmente resisten más a la tensión. En general este grupo es de especies adquisitivas intermedias y totales; cabe resaltar que se destacan en este grupo especies conocidas como dependientes de luz, con DM baja y contenidos de N y P intermedios, se podría denominar este grupo como las adquisitivas de hoja grande.

El TFP tres compuesto por 21 especies (Cuadro 13) y tiene los más altos contenidos foliares de N y P, sumado al AFE más alta, contrastado con el menor CFMS y las hojas menos resistentes a la tensión. Este grupo de especies se puede denominar como las adquisitivas netas, con un valor de DM bajo (Cuadro 14).

El TFP cuatro tiene el número más alto de especies con 24 (Cuadro 13) es el grupo con el balance de rasgos intermedio, su AFE y DM no tienen valores contrastantes con respecto al resto de TFP, sus hojas tienen un bajo CFMS y los contenidos de N y P no son los más bajos, en cuanto a su fisonomía de hoja son macrófilas y la mayoría son de hoja simple. Se pueden definir estas especies como especies intermedias (Cuadro 14).

El TFP cinco compuesto por 16 especies (Cuadro 13) tiene una alta DM y sus hojas tienen el máximo CFMS, y el AF y FOL más bajos. A pesar de su DM alta, este valor no es disyuntivo con los altos valores de N y P foliar, que se puede entender en parte por la presencia de varias especies de la familia *Fabaceae* las cuales se les conoce ampliamente por sus propiedades de fijar nitrógeno, se puede denominar este TFP como el grupo de leguminosas y otros, dándole peso a la presencia e influencia de esta familia dentro del grupo, por los géneros *Inga* y *Pentaclethra* (Cuadro 14).

Por último se asignó como sexto TFP a las cuatro especies de palmas (Cuadro 13), con su valor máximo de AF, FOL y FTF y por consiguiente el valor mínimo de AFE y bajos contenidos de N y P; el valor de DM más bajo que los árboles ya que la estructura del leño de

este grupo es irregular lo que la hace diferir altamente a la madera propiamente dicha de las especies de árboles (Cuadro 14).

Cuadro 13. Especies pertenecientes a los seis TFP's de especies leñosas

TFP	Especies
1 Conservacionistas	<i>Abarema adenophora, Aspidosperma spruceanum, Balizia lactescens, Coccoloba tuerckheimii, Cordia bicolor, Cordia dwyeri, Couepia polyandra, Guarea macrophylla, Hirtella triandra, Humiriastrum diguense, Inga thibaudiana, Maranthes panamensis, Micropholis crotonoides, Naucleopsis naga, Nectandra umbrosa, Pouteria campechiana, Sacoglottis trichogyna, Sclerolobium costarricense, Tapirira guianensis, Tetragastris panamensis</i>
2 Adquisitivas hoja grande	<i>Carapa guianensis, Cecropia insignis, Cespedesia spathulata, Conceveiba pleiostemona, Jacaranda copaia, Pouruma bicolor, Protium ravenii, Sterculia recordiana</i>
3 Adquisitivas netas	<i>Apeiba membranacea, Colubrina spinosa, Croton smithianus, Dussia macrophyllata, Goethalsia meiantha, Guarea glabra, Hampea appendiculata, Hasseltia floribunda, Inga sapindoides, Jacaratia spinosa, Mollinedia pinchotiana, Pouruma minor, Pterocarpus rohrii, Quararibea ochrocalyx, Rollinia pittieri, Simarouba amara, Stryphnodendron microstachum, Virola sebifera, Vitex cooperi, Warszewiczia coccinea, Zanthoxylum ekmanii</i>
4 Intermedias	<i>Ardisia fimbriifera, Balizia elegans, Byrsonima arthropoda, Calophyllum brasiliense, Clethra costaricensis, Dendropanax arboreus, Dystovomita paniculata, Farama occidentalis, Ferdinandusa panamensis, Hernandia didymantha, Hyeronima alchorneoides, Ilex skutchii, Marila laxiflora, Miconia affinis, Miconia multispicata, Miconia punctata, Otoba. novogranatensis, Protium panamense, Protium. pittieri, Qualea polychroma, Tapura guianensis, Virola koschnyi, Vochysia ferruginea, Xylopi sericophylla</i>
5 Leguminosas y otras	<i>Brosimum guianense, Casearia arborea, Inga alba, Inga leiocalycina, Inga pezizifera, Inga punctata, Inga umbellifera, Laetia procera, Lecythis ampla, Macrolobium costaricense, Miquartia guianensis, Pentaclethra macroloba, Pouteria durlandii, Pouteria filipes, Pouteria reticulata, Terminalia amazonia</i>
6 Palmas	<i>Euterpe precatoria, Iriartea deltoidea, Socratea exorrhiza, Welfia regia</i>

Cuadro 14. Caracterización de los 6 grupos funcionales de especies leñosas existentes en Corinto y Tirimbina. n: número de especies

TFP	Nombre	n	AFE	CFMS	FTF	AF	FOL	DM	P	N
1	Conservacionistas	20	12.41	436	1.00	31470	14198	0.65	0.79	22.40
2	Adquisitivas hoja grande	8	14.77	380	1.17	187138	115579	0.44	1.09	24.59
3	Adquisitivas netas	21	19.94	318	0.69	37232	14292	0.44	1.56	32.33
4	Intermedias	24	15.18	343	0.71	19954	12461	0.52	0.90	22.14
5	Leguminosas y otros	16	16.71	444	0.74	17381	5856	0.68	1.13	30.42
6	Palmas	4	9.75	420	5.40	2772360	51928	0.35	1.02	19.71

4.4 Discusión

4.4.1 Agrupación por fisonomía de hoja

No se encontró ninguna especie en la categoría nanófila. Esta categoría corresponde a plantas con hoja muy pequeña y es frecuente encontrarla en bosques templados (Webb 1959). La categoría con mayor número de especies fue la de las macrófilas, seguida de las mesófilas. Grubb *et al.* (1963) reportaron para los bosques tropicales de tierras bajas de Ecuador igualmente estas dos categorías como las más abundantes. Para los bosques tropicales de Australia la categoría más abundante fue la mesófila y seguidamente las notófilas (Webb 1959). En estos bosques las especies megáfilas fueron ausentes, contrario a lo encontrado en el presente estudio con un 7.53% en esta categoría, representado principalmente por las palmas *W. regia*, *I. deltoidea*, *E. precatória* y *S. exorrhiza*, acompañadas de *C. insignis*, *C. guianensis* y *P. bicolor*. Es relevante destacar que para el estudio actual solo se tuvo en cuenta 93 especies, de un total de 317 que existen en los bosques estudiados (Salgado-Negret 2007). Las distribuciones por categoría de tamaño sólo representan una tercera parte de la flora total de los bosques estudiados, eventualmente las frecuencias para cada categoría pueden verse afectadas al evaluar la totalidad de las especies.

La misma clasificación se aplicó al rasgo FOL, el cual representa la unidad mínima foliar para individuos de hoja compuesta. Desde este punto de vista tres especies quedaron en la categoría nanófilas: *P. macroloba*, *B. elegans* y *S. microstachyum*, especies de hoja bipinada. Otras tres

especies entraron en la categorías micrófilas *J. copaia*, *A. adenophora* y *X. sericophylla*, las dos primeras de hoja bipinada y la tercera hoja simple que se sostuvo en la categoría. De igual manera el resto de las especies se encontraron en su mayoría en las categorías notófilas, mesófilas y macrófilas, en la categoría de megáfilas se mantuvieron dos especies *C. insignis* y *P. bicolor*. Se ha tomado como rasgo la composición de la hoja, como una variable categórica (Poorter *et al.* 2006), aquí se demostró que tomando la unidad mínima foliar (FOL) se logra más representatividad del tamaño de hoja como rasgo relevante para procesos de descomposición de hojarasca y se recomienda explorar más la significancia del rasgo en el papel que tienen las especies de hojas compuestas y doblemente compuestas dentro del ecosistema forestal.

El 29% de las especies estudiadas tiene hoja pinada, el 5% hoja bipinada y el 66% restante hojas simples. Aiba y Kitayama (1999) reportaron el 18% de especies de hojas compuestas en un bosque húmedo de Malasia, Bohman (2004) encontró que el 14% de las 107 especies estudiadas en un bosque húmedo de Indonesia tenían hoja compuesta. Esta tendencia se presenta más en zonas de bosque húmedo y en fase de claros (Aiba y Kitayama 1999; Schneider *et al.* 2003). Las razones evolutivas para estos patrones de distribución de hojas compuestas son muy poco conocidas y no han sido estudiadas sus implicaciones funcionales (Bohman 2004). Estas relaciones tienen amplia influencia filogenética (Mason *et al.* 2003) y funcional pero no son objeto de la discusión actual de este trabajo, por lo que es un factor más a tener en cuenta en próximos estudios.

4.4.2 Las palmas como TFP

Se demuestra que las especies leñosas de palmas son un TFP claramente definido dentro del funcionamiento del bosque húmedo tropical estudiado, sus características foliares y de DM difieren significativamente del resto de las especies arbóreas. La influencia de los rasgos FTF, AF y FOL reiteran las características de estructura foliar muy grande y una venación paralelinervia que las hace tener una alta resistencia al rasgado por tensión. Filogenéticamente las palmas pertenecen a una línea evolutiva diferente que al resto de las especies estudiadas, ya que son monocotiledóneas y muchas de sus características fisonómicas, fisiológicas y funcionales difieren del resto de especies leñosas (Jones 1995).

Lo anterior ratifica las apreciaciones de Denslow (1996), quien en una agrupación funcional con base en revisión de estudios ecológicos de bosques tropicales dividió los árboles de dosel de bosques tropicales en tres grupos funcionales, las leguminosas, las palmas y árboles emergentes. Una agrupación funcional de Salgado-Negret (2007) incluyó las palmas en dos grupos funcionales diferentes de acuerdo a su estrato y su tasa de crecimiento, pero es de resaltar que todas fueron asignadas subjetivamente a la misma categoría de tasa de crecimiento y solo fueron discriminadas por el estrato del dosel al que pertenecen.

Las palmas tienen una singular forma de crecimiento y tamaño de hoja (megáfilo), por lo cual los sitios donde las palmas son comunes muchos árboles mueren a su alrededor y en claros pequeños las palmas dominan ya que tiene una copa pequeña. Esta influencia de la fisonomía de la hoja de las palmas fue demostrada por Clark y Clark (1991) en un bosque muy húmedo tropical de La Estación Biológica la Selva en Costa Rica, donde la abundancia de palmas y su baja tasa de descomposición de hojas contribuyen a la muerte de plántulas, ya que el 25% de la mortalidad de la regeneración natural de las seis especies forestales estudiadas estuvo asociada a la presencia de palmas. Por otro lado estos mismos autores reportan que las palmas suprimen germinación de semillas pero no muestran tasas de este efecto.

La baja tasa de descomposición de la hojarasca de palmas (Clark y Clark 1991) se puede explicar debido a su alto CFMS, sus nervaduras paralelas altamente lignificadas y sus bajos contenidos foliares de N. Estos factores permiten la permanencia por largos periodos de tiempo de las hojas en el suelo y por consiguiente la obstrucción del desarrollo de la regeneración natural reportada por Clark y Clark (1991). En cuanto a DM las palmas tienen una estructura de tallo inversa al resto de las especies leñosas, ellas tienen la máxima densidad de madera en la parte externa del fuste (Rich 1987), esto hace que el rasgo densidad de madera no sea representativo para las palmas y se suma a su separación del resto de especies.

A su vez, las palmas son especies que tienen la capacidad de establecerse en suelos pobres y que han sido sometidos a perturbaciones naturales o antrópicas, resisten ambientes de alto estrés, razones que justifican la amplia presencia de ellas en zonas de derrumbes, terrenos inundados y bosques disturbados (Denslow 1996). Para los bosques de Corinto y Tirimbina las palmas ocupan el 25.9% del índice de valor de importancia (Ramos-Bendaña y Finegan 2007),

lo que es contrastante con la generalización de Denslow (1996) sobre el grupo, ya que estas son parte de las especies dominantes en los bosques menos disturbados, por el contrario en etapas de sucesión secundaria este grupo es poco abundante o ausente (Ramos-Bendaña y Finegan 2007). La alta presencia de palmas en los bosques estudiados sustenta aun más su papel como grupo funcional específico, el cual debe tener un papel proporcional a su importancia ecológica en los procesos de ciclaje de nutrientes y fijación de carbono y este a su vez estará altamente influenciado por los rasgos que aquí se describen para este grupo.

4.4.3 TFP's y comportamiento de los rasgos

Existen tres enfoques para determinar grupos funcionales de plantas (Gitay y Noble 1997), el primero es un enfoque subjetivo observacional, el segundo deductivo y el tercero es cuantitativo manejando datos de acuerdo a los rasgos de las especies y su efecto o respuesta a una función ecosistémica de interés. Por otro lado existe una tendencia general que modela el comportamiento del espectro de las características foliares y de tallo de las plantas en diferentes comunidades vegetales combinando diferentes niveles de uso y distribución de nutrientes en la planta (Reich *et al.* 1992, 1999, Wright *et al.* 2004, Poorter y Bongers 2006). Estas tendencias en adquisición y reserva de recursos en las plantas se toman como base de las agrupaciones presentadas en este estudio mediante un enfoque cuantitativo, con técnicas de análisis multivariado producto de caracterización de siete rasgos foliares y uno de tallo de 93 especies dominantes de bosques tropicales.

El número de TFP's que se determinan dependen de los rasgos medidos y de su capacidad para reflejar el funcionamiento del bosque tropical, en el cual se ha demostrado la existencia de una tendencia amplia de dos grupos claramente definidos según la respuesta a la luz (Kohler 2000). Aquí se determinaron seis grupos funcionales que presentaron diferencias significativas en un espectro multivariado de 8 rasgos medidos.

Una de las primeras clasificaciones funcionales subjetivas para bosques neotropicales es la propuesta por Budowski (1965) basada en factores de sucesión, respuesta a la luz, características de madera, longevidad, altura máxima, velocidad de crecimiento, longevidad foliar y características de frutos. Con observaciones de todas estas características este autor propone cuatro categorías bien definidas, pioneras, secundarias tempranas, secundarias tardías

y clímax. Otra clasificación generalizada de árboles tropicales ampliamente aceptada es la que toma la respuesta o tolerancia a la sombra junto con la longevidad como criterios para ubicar las especies forestales en tres grupos, pioneras, pioneras de vida larga y generalistas (Finegan *et al.* 1999), esta clasificación abarca las variaciones que tienen las especies en su historia de vida desde la germinación hasta su adultez. Los rasgos medidos en el presente estudio fueron tomados únicamente en individuos adultos y muestran el comportamiento de las especies estudiadas en su edad adulta y su máxima expresión producto de sus características genéticas, ambientales y funcionales. Poorter *et al.* (2006) partiendo de una clasificación funcional *a priori* de cuatro grupos, pioneras, pioneras de larga vida, tolerantes moderadas y tolerantes a la sombra, clasificaron 54 especies de bosque tropical en Bolivia, probando que existen diferencias significativas entre estos grupos en al menos en ocho rasgos foliares.

Salgado-Negret (2007) determinó para las 317 especies de la zona de estudio cinco TFP's a partir en la tasa de crecimiento en dap y el estrato del dosel al que pertenecen las especies. Según la tasa de crecimiento, los árboles se agruparon en cinco categorías: crecimiento muy lento, lento, moderado, rápido y muy rápido. De acuerdo a la altura máxima los árboles fueron clasificados en cuatro categorías: bajo dosel, dosel medio, dosel y emergentes (Finegan *et al.* 1999).

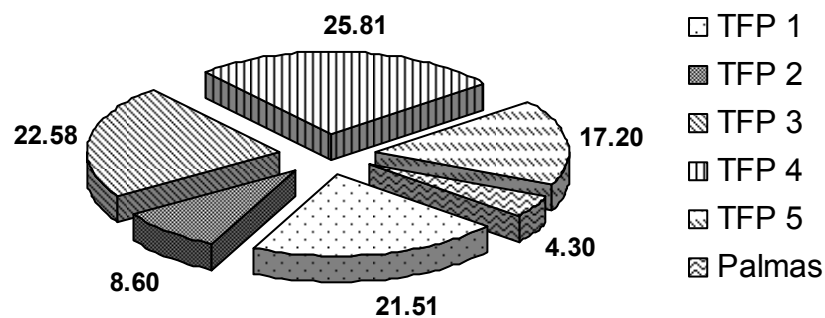


Figura 6. Porcentajes que representan los seis TFP's de árboles con respecto al total de las especies estudiadas.

Aplicando la clasificación propuesta en el presente trabajo, el TFP 4 tuvo la mayor abundancia de individuos con $dap \geq 10$ cm, seguido del TFP 3, posteriormente TFP1, el TFP 5 fue el cuarto y por último los grupos con la menor abundancia fueron TFP 2 y el TFP6 con apenas el 4.3% del total de especies analizadas (Figura 6). A continuación se describen y se contrastan

los seis TFP's encontrados (Figura 7) y sus relaciones con otras agrupaciones funcionales nombradas anteriormente:

El TFP 1 caracterizado por tener un alto CFMS, baja AFE, es decir hojas pesadas con altos contenidos de ligninas, lo que las hace más resistentes a la tensión, resistentes y duraderas. Su AF es macrófila pero son las segundas más pequeñas de los TFP que están en esta categoría. A su vez son hojas con contenidos bajos de N y P, lo que las hace tener bajas tasas fotosintéticas altas y dedicar sus recursos a guardar reservas y sostén del tallo, lo anterior es corroborado por la alta DM del TFP. Especies características del TFP1 son: *A. adenophora*, *A. spruceanum*, *B. lactescens*, *C. tuerckheimii*, *C. polyandra*, *G. macrophylla*, *H. triandra*, *H. diguense*, *I. thibaudiana*, *M. panamensis*, *M. crotonoides*, *N. naga*, *N. umbrosa*, *P. campechiana*, *S. trichogyna*, *S. costarricense*, *T. guianensis*, *T. panamensis*.

Son excepciones en cuanto a DM de este grupo las especies *C. bicolor*, *C. dwyeri*, con 0.48 y 0.44 g cm⁻³ respectivamente, la cual es baja con respecto a las demás, en cuanto a P se destaca *C. tuerckheimii* y *G. macrophylla* con 1.40 y 1.34 mg g⁻¹; estos altos contenidos de P contrastan con el resto del grupo que tiene menos de 1 mg g⁻¹. Otra característica altamente relacionada con el TFP1 es que el AFE baja esta relacionada con una larga longevidad de las hojas, por ejemplo el género *Aspidosperma* que puede llegar a tener hojas que viven más de cuatro años (Coley y Kursar 1996).

El TFP2 es caracterizado con CFMS medio, AFE media y hojas con alta FTF. Son especies con lámina suave pero provistas de bastantes nervaduras que dan una textura foliar áspera y resistente. EL AF es megáfilo, son las especies con las hojas más grandes después de las palmas, es decir extendidas y con más recepción de luz. Al tener esta estructura foliar grande necesitan en su lámina foliar cantidades considerables de N y P para procesar la cantidad de luz que les llega; estas especies desarrollan plenamente su capacidad foliar como adultos en claros. La acumulación de nutrientes en hojas para fotosintetizar altas cantidades de luz hace que sus reservas en cuanto a tallo sean menores que el resto de los grupos y su DM sea baja. Esto es consistente con las especies que componen este grupo y las clasificaciones previas en las cuales a *C. insignis*, *C. spathulata*, *C. pleiostemona*, *P. bicolor*, son catalogadas como especies pioneras de rápido crecimiento y demandantes de luz (Finegan *et al.* 1999).

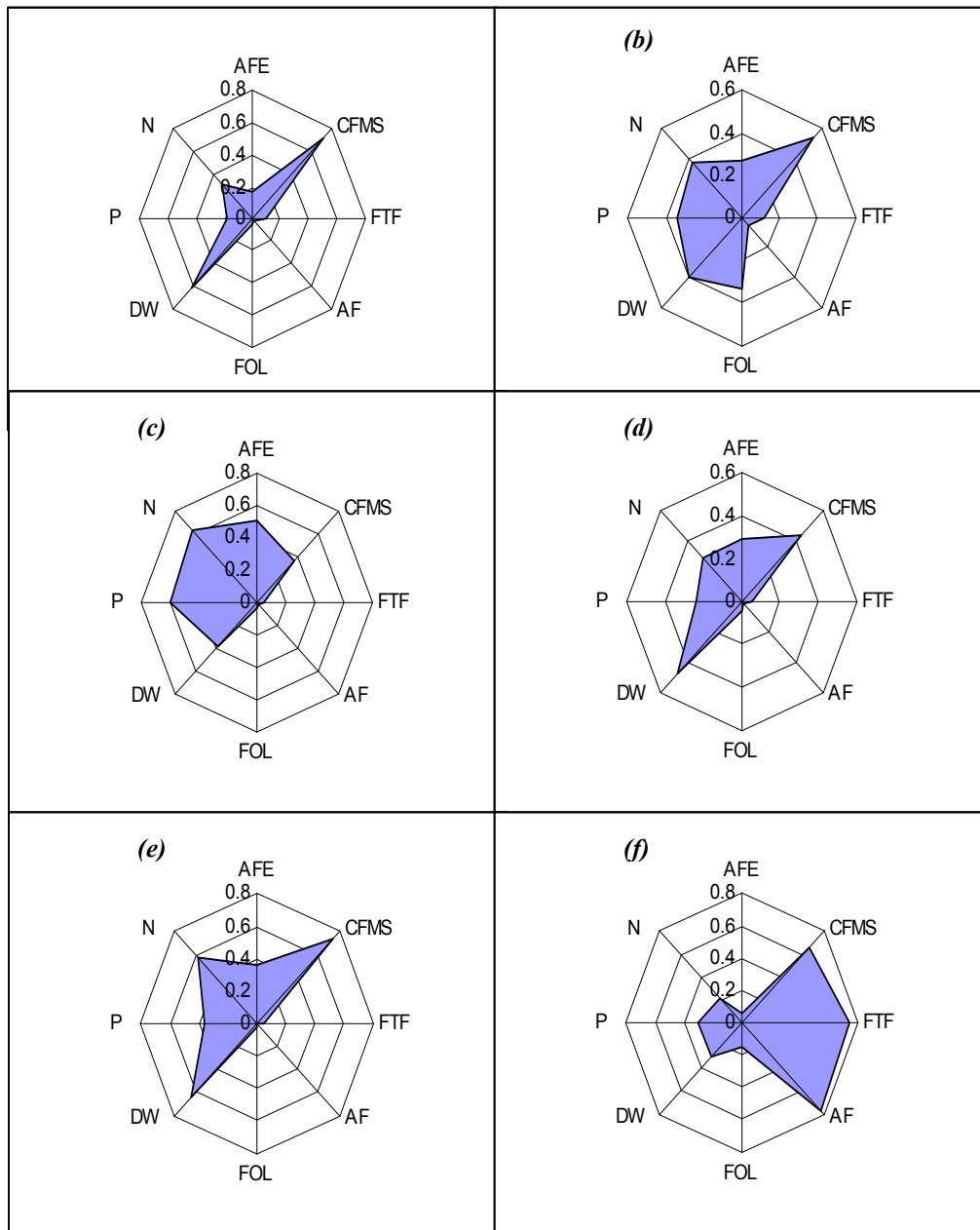


Figura 7. Valor proporcional en escala 0-1 de los rasgos, AFE, CFMS, FTF, AF, FOL, N, P y DW, en cada uno de los seis TFP's definidos. (a) TFP 1. (b) TFP2, (c) TFP3, (d) TFP4, (e) TFP5, (f) TFP6.

El grupo restante se complementa con *P. ravenii*, *S. recordiana* *C. guianensis*, *J. copaia*, que son conocidas como especies de crecimiento no muy rápido pero que para lograr alcanzar alturas máximas dependen de la apertura de dosel y así lograr un buen aprovechamiento de

luz, su DM es un poco mayor que las pioneras netas pero no alcanza a superar el valor de 0.50 g cm^{-3} . Las tres últimas alcanzan el dosel superior y logran tamaños grandes en altura y diámetro (Finegan *et al.* 1999). Se destaca que en cuanto a contenidos nutricionales son excepción *C. spathulata* y *C. guianensis*, con 17.01 y 18.92 mg g^{-1} respectivamente. Esto se puede deber a la alta plasticidad fotosintética de las especies, especialmente de *C. guianensis* (Fetcher *et al.* 1987). Cabe resaltar que tomando otros rasgos para seguir agrupando todas las especies y poder discriminar más el TFP, estas dos especies podrían pertenecer a un TFP diferente, características como la altura máxima y la tasa de crecimiento podrían ser relevantes para este aspecto. Estas especies tienen una alta y rápida tasa de recambio foliar en su periodo de vida de 12-15 años; destacándose el caso de *C. insignis* (Budowski 1965), *C. spathulata*, *C. pleiostemona*, *P. bicolor*. Lo cual las hace importantes en cuanto a dinámica de nutrientes y a cantidad de hojarasca producida y su permanencia en el suelo.

El TFP3 con CFMS medio, AFE alta y hojas con baja FTF y macrófilas, al igual que el TFP1, pero un poco más delgadas y pequeñas. Difieren del TFP2 en cuanto a sus contenidos de N y P los cuales son los más altos del estudio; esta característica las hace un TFP muy importante por su capacidad de aporte de N y P. Las especies más destacadas de este TFP son: *C. smithianus*, *D. macrophyllata*, *G. meiantha*, *H. floribunda*, *I. sapindoides*, *M. pinchotiana*, *P. minor*, *P. rohrii*, *Q. ochrocalyx*, *R. pittieri*, *S. amara*, *S. microstachum*, *V. cooperi*, *W. coccinea*, *Z. ekmanii*. En cuanto a DM para este TFP es bajo, lo que muestra que este TFP está conformado básicamente por especies adquisitivas. Es importante resaltar la capacidad de estas especies de mantener altas concentraciones de N y P en las hojas, lo que las hace altamente atractivos a la herbivoría; se destacan *P. rohrii*, *V. sebifera* y *H. appendiculata* las cuales durante todo el estudio fueron encontradas con altos porcentajes de herbivoría, pero a la vez son especies que tienen una producción de hojas continua que les permite reponerse de esta depredación (Breitsprecher y Bethel 1990). Otra especie de gran interés en este grupo es *J. spinosa*, de rápido crecimiento y densidad de madera muy baja (0.10 g cm^{-3}), pero que alcanza el dosel. Esta especie es de abundancia media en uno de los sitios de estudio (Corinto) y presenta alta producción de frutos que son consumidos por aves, lo que la hace importante en cuanto a conservación de biodiversidad a pesar de que no tiene ningún potencial desde el punto de vista de producción forestal. Este TFP podría ser más discriminado en cuanto se conozca más de cada una de las especies estudiadas.

El TFP 4 tiene bajo CFMS, AFE medio y FTF bajo, es decir de hojas frágiles y delgadas, su categoría de AF es macrófilo al igual que los TFP 1 y TFP 3. Especies con estas características alcanzan una máxima tasa fotosintética por unidad de peso foliar (Medina 1984), aunado a sus contenidos de nutrientes medios ($P = 0.9 \text{ mg g}^{-1}$ y $N = 22.14 \text{ mg g}^{-1}$) que les darían grandes posibilidades de optimizar el uso de nutrientes, estas propiedades hacen que el TFP 4 no tenga un potencial alto en aporte de nutrientes por individuo, pero las dominancias reportadas de algunas de estas especies serían el factor a tener en cuenta para hablar de su aporte, *D. arboreus*, *D. paniculata*, *F. occidentalis*, *F. panamensis*, tienen abundancias considerables en algunos sitios de la zona de estudio (Ramos-Bendaña 2004, Salgado-Negret 2007). En cuanto a DM este TFP es intermedio, maderas no muy densas y muchas de ellas comerciales para la zona; resaltan *C. brasiliense*, *H. alchorneoides*, *Q. policroma*, *V. koschnyi* y *V. ferruginea*, las cuales son constantemente utilizadas en la zona (Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003). Otras especies de densidad media que completan TFP son *A. fimbriifera*, *B. elegans*, *B. arthropoda*, *C. costaricensis*, *M. affinis*, *M. multispicata*, *M. punctata*, *O. novogranatensis*, *P. panamense*, *P. pittieri*, *T. guianensis*, *X. sericophylla*; la mayoría de estas son especies de dosel medio o bajo (Salgado-Negret 2007).

El TFP 5 tiene alto CFMS, AFE alta y FTF bajo, especies de hojas robustas pero no muy resistentes a la tensión y mesófilas. Con contenidos de N y P de medio a alto, con alto potencial de aporte de N. Especies como *I. alba*, *I. leiocalycina*, *I. pezizifera*, *I. punctata*, *I. umbellifera*, ampliamente conocidas por sus propiedades de fijar N (Zamora y Pennington 2001). Destaca en este TFP, la presencia de *P. macroloba* que es dominante en los bosques de estudio (Ramos-Bendaña y Finegan 2007) y también conocida como fijadora de N (Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003). Este TFP puede ser uno de los más influyentes a nivel del ciclaje de nutrientes, por sus altos contenidos de N, gran aporte de hojarasca y su alta tasa de descomposición que es superior a las de otras especies también abundantes pero ricas en lignina o celulosa como algunas palmas (Denslow 1996). Propiedades que ayudan al papel en ciclaje de nutrientes a este TFP son su baja FTF, el pequeño tamaño de los folíolos y folíolulos de las hojas compuestas y su alto contenido de N. En cuanto a DM el grupo tiene un promedio alto (0.68 g cm^{-3}), se destacan especies importantes de uso maderable como *L. ampla*, *M. costaricense*, *M. guianensis*, *P. durlandii*, *P. filipes*, *P. reticulata* y *T. amazonia*.

El TFP 6 compuesto solamente por palmas discutido anteriormente, se le puede atribuir un bajo aporte en ciclaje de nutrientes por su alto FTF y alto CFMS, sin embargo se debe tener en cuenta la dominancia que ostentan en los bosques estudiados (Ramos-Bendaña y Finegan 2007) y su papel en la regulación de las poblaciones de regeneración natural (Clark y Clark 1991). Otro factor relevante del TFP de palmas es su valor ecológico reconocido por ser alimento de mamíferos y aves (Jones 1995), lo que lo hace un TFP muy importante para la conservación. *E. precatória*, *I. deltoidea*, *S. exorrhiza*, *W. regia*, son ecológicamente muy importantes, por lo que se debería aumentar el conocimiento de ellas para seguir conociendo su papel dentro del ecosistema producto de la interacción de factores que no conocemos aún.

Se demostró que existe una diferenciación significativa entre los seis TFP's determinados que los hace fundamentales para determinar medidas de manejo y conservación de los bosques de la zona de estudio. Esta clasificación se puede contrastar con los diferentes usos que se le dan a cada una de las especies que integran los grupos para enfocar estudios hacia el tratamiento que se les debe dar a nivel de TFP y de especie. También cuantificar aproximaciones de aporte en cuanto a ciclaje de nutrientes y biomasa será otro paso en la investigación de estos grupos para poder generar estrategias de conservación y manejo.

4.5 Conclusiones

- Los siete rasgos foliares y la densidad básica de la madera agrupan las especies dominantes de las zona de estudio en seis TFP's, los cuales tienen características comunes frente a su papel en procesos de ciclaje de nutrientes y captura y acumulación de carbono.
- Existe un TFP muy dominante en los bosques estudiados compuesto solamente por palmas. Estas participan potencialmente en los procesos ecosistémicos de ciclaje de nutrientes y captura de carbono. También contribuyen a la regulación de poblaciones gracias a sus propiedades foliares.
- Los cinco TFP's de árboles determinados muestran claramente como las especies dominantes logran manifestar el potencial que tiene el bosque frente a procesos

ecosistémicos fundamentales para la provisión de servicios ambientales como la fertilidad de suelos y el almacenamiento de carbono. El nivel de influencia de cada TFP de acuerdo a sus propiedades deber ser explorado con el estudio de la relación de estos TFP's con procesos de dinámica y estructura de los bosques estudiados.

- Se pueden distinguir más de dos TFP's de especies arbóreas, como muestran clasificaciones de gremios ecológicos anteriores, lo que redundará en más conocimiento en la dinámica de los bosques, producto de las estrategias de vida de cada TFP. Este conocimiento refleja que si existen características comunes en cuanto a funcionamiento entre varias especies que difieren en su filogenia.

4.6 Recomendaciones

- Este estudio como exploración del enfoque cuantitativo para determinar TFP's sienta las bases para demostrar que se puede acceder a información del funcionamiento ecosistémico de bosques tropicales a través de caracterización de rasgos de las diferentes especies presentes en un bosque. Sin embargo, se debe seguir aumentando el número de especies muestreadas con el fin de observar cómo es el comportamiento de los grupos generados aquí y después determinar si al incluir más especies se observa la entrada de nuevos TFP's con rasgos aún más contrastantes que los presentados anteriormente.
- Es importante para aprovechar la información generada en la presente investigación que se inicien estudios de tasas de descomposición de hojarasca de las especies dominantes estudiadas, con el fin de explorar el potencial en ciclaje de nutrientes y correlacionarlos con los rasgos de foliares de los TFP's encontrados.
- La dinámica en crecimiento, mortalidad y reclutamiento de los bosques es una herramienta que permite hacer acercamientos a los cambios que experimentan los bosques producto de la interacción de factores biofísicos y socioeconómicos. Esta dinámica a nivel de especie y ecosistema ha sido estudiada para los bosques de la zona. Con el aporte de la presente investigación se puede iniciar el estudio de esta dinámica pero a nivel de TFP y lograr encontrar múltiples interacciones entre procesos y TFP's.

4.7 Bibliografía

- Aiba, S; Kitayama, K. 1999. Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 140:139-157.
- Bodowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15(1):40-42.
- Bohman B. 2004. Functional and Morphological Diversity of Trees in Different Land Use Types along a Rainforest Margin in Sulawesi, Indonesia. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten der Georg-August-Universität zu Göttingen. Göttingen 2004. 163 p.
- Bongers, F; Popma, J. 1990. Leaf Characteristics of the Tropical Rain Forest Flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette* 151(3):354-365.
- _____; Popma, J. 1988. Is exposure-related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species adaptive. En: *Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest*. Utrech, Holanda. 185 p.
- Breitsprecher, A; Bethel, J.S. 1990. Stem-growth periodicity of trees in a tropical wet forest of Costa Rica. *Ecology* 71:1156-1164.
- Carrera, F; Orozco, L; Sabogal, C. 1996. Manejo de un bosque muy húmedo de bajura Área de Demostración e Investigación Los Laureles de Corinto. En: *Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales Tropical*. Curso Intensivo Internacional Vol. 2. p. 1-11.
- CATIE. 1996. *Silvicultura y manejo de bosques naturales tropicales: curso intensivo internacional, material didáctico*. V. 2. Estudios de caso. CATIE. Turrialba, CR. 1996. 79 p.
- Chapin, FS. III; Zavaleta, ES; Eviner, VT; Naylor, R; Vitousek, PR; Reynolds, HL; Hooper, DU; Lavorel, S; Sala, OE; Hobbie, SE; Mack, MC; Díaz, S. 2000. Functional and societal consequences of changing biotic diversity. *Nature* 405:234-242.
- Chave, J. 2005. Wood density measurement protocol. Measuring wood density for tropical forest trees. A field manual for the CTFS sites. Lab. Evolution et Diversité Biologique Université Paul Sabatier. Toulouse, France. 7 p.

- _____; Muller-landau, HC; Baker, TR; Easdale, TA; Ter Steege, H; Webb, CO. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16(6):2356–2367.
- Chazdon, RL; Montgomery RA. 2002. La adquisición de carbono en las plantas. En: *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Guariguata M.R. y Kattan G.H. Edi. Ediciones LUR. 2002. p. 225-250.
- _____; Letcher, SG; van Breugel, M; Martí'nez-Ramos, M; Bongers, F; Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 362:273–289.
- Clark, DB; Clark, DA. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79:447-457.
- Coley, PD; Cursar, TA. 1996. Causes and consequences of epiphyll Colonization. En: Mulkey, SS; Chazdon, RL; Smith, A.P. Eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall. New York, USA. p. 337-362.
- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; ter Steege, H; Morgan, HD; van der Heijden, MGA; Pausas, JG; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Delgado, D; Finegan, B; Zamora, N; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica. Serie Técnica. Informe Técnico No. 298. CATIE. Turrialba C.R. 55 p.
- Denslow, JS. 1987. Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18:431-451.
- _____. 1996. Functional group diversity and responses to disturbance. En: Orians, G.H, Dirzo, R; Cushman, JH. Eds. *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*. Ecological studies; V. 122. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg.
- Díaz, S; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change: a multiscale approach. *Journal of Vegetation Science* 8:463-474.
- _____; Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11):646-654.
- _____; Noy-Meir, I; Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38:497-508.

- _____ ; Gurvich DE; Pérez HN; Cabido M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 37(1-2):135-140.
- _____ ; Hodgson, JG; Thompson, K; Cabido, M; Cornelissen, JHC; Jalili, A; Montserrat-Martí, G; Grime, JP; Zarrinkamar, F; Asri, Y; Band, SR; Basconcelo, S; Castro-Díez, P; Funes, G; Hamzehee, B; Khoshnevi, M; Pérez-Harguindeguy, N; Pérez-Rontomé, MC; Shirvany, FA; Vendramini, F; Yazdani, S; Abbas-Azimi, R; Bogaard, A; Boustani, S; Charles, M; Dehghan, M; de Torres-Espuny, L; Falczuk, V; Guerrero-Campo, J; Hynd, A; Jones, G; Kowsary, E; Kazemi-Saeed, F; Maestro-Martínez, M; Romo-Díez, A; Shaw, S; Siavash, B; Villar-Salvador, P; Zak, M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295-304.
- _____ ; Fargione J; Chapin FS. III; Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol* 4(8): e277. DOI: 10.1371/journal.pbio.0040277
- Evans, GC. 1972. The quantitative analysis of plant growth. *Studies in Ecology V*. 1. California, University of California Press. 734 p.
- Fearnside, PM. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 90(1):59-89.
- Fetcher, N; Oberbauer, SF; Rojas, G; Strain, BR. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35(Suple.):97-110.
- Field, C; Money, HC. 1986. The photosynthesis nitrogen relationship in wild plants. En: Givnish, TJ. Edi. *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, UK. p. 25-55.
- Finegan, B; Camacho, M; Zamora N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121:159-176.
- _____. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management*. 47(1-4):295-322.
- Flores-Vindas, E; Obando-Vargas, G. 2003. Árboles del trópico húmedo. Importancia socioeconómica. Cartago. Editorial Tecnológica de Costa Rica. 2003. 922 p.
- Fonseca, CR; Ganade, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*. 89:118-125.

- Garnier, E; Shipley, B; Roumet, C; Laurent G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688–695.
- Gitay, H; Noble, IR. 1997 What are functional types and how should we seek them? En: Smith, T.M; Shugart, H.H. y Woodward, F.F. Eds. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, Cambridge. p. 3-19.
- Gitay, H; Noble, IR; Connell, JH. 1999. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* 10:641-650.
- Grime, JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:901-910.
- _____; Thompson, K; Hunt, R; Hodgson, JG; Cornelissen, JHC; Rorison, IH; Hendry, G. AF; Ashenden, TW; Askew, AP; Band, SR; Booth, RE; Bossard, CC; Campbell, B. D; Cooper, JEL; Davison, AW; Gupta, PL; Hall, W; Hand, DW; Hannah, MA; Hillier, SH; Hodgkinson, DJ; Jalili, A; Liu, Z; Mackey, JML; Matthews, N; Mowforth, MA; Neal, RJ; Reader, RJ; Reiling, K; Ross-Fraser, W; Spencer, RE; Sutton, F; Tasker, DE; Thorpe, PC; Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos* 79:259-281.
- Grubb, PJ; Lloyd, JR; Pennington, TD; Whitmore, T. C. 1963. A Comparison of Montane and Lowland Rain Forest in Ecuador I. The Forest Structure, Physiognomy, and Floristic. *Journal of Ecology* 51(3):567-601.
- Hendry, GAF; Grime, JP., 1993. *Methods in comparative plant ecology. A laboratory manual*. Chapman & Hall, London, U.K.
- Hooper, DU; Vitousek, PM. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277:1302-1305.
- _____; Solan, M; Symstad, A; Díaz, S; Gessner, MO; Buchmann, N; Degrange, V; Grime, P; Hulot, F; Mermillod-Blondin F; Roy, J; Spehn, E; van Peer, L. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. En: *Biodiversity and Ecosystem functioning. Synthesis and perspectives*. Loreau M; Naeem, S. y Inchausti P. Eds. Oxford. University Press. 2002. 283 p.
- InfoStat. 2007. *Manual del Usuario*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas Argentina.

- Jones, D.L. 1995. *Palms Throughout the World*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 410 p.
- Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. En: *Tropical forest plant ecophysiology*. Mulkey, S.S; Chazdon, R.L; Smith A.P. 1996. p. 559-596.
- Kohler, P; Ditzer, T; Huth, A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16:591-602.
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- _____; McIntyre, S; Landsber, GJ; Forbes TDA. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*. 12:474-478.
- Lawler, SP; Armesto, JJ; Kareiva, P. 2002. How relevant to conservation are studies linking biodiversity and ecosystem functioning?. En: Kinzig, A.P; Pacala, W. y Tilman, D. Eds. *The functional consequences of biodiversity. Empirical progress and theoretica extensions*. Princenton University Press. Princenton, New Yersey. EU. 365 p.
- Mason, NWH; MacGillivray, K; Steel, JB; Wilson, JB. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14:571-578.
- Mata, R. 1997. Estudio detallado de suelos: áreas de demostración e investigación La Tirimbina, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Universidad de Costa Rica, Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA). 52 p.
- Medina, E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. En: Medina, E; Mooney, A y Vazques-Yanes, C. Eds. *Physiological ecology of plants in the wet tropics*. Junk, The Hague. P. 134-154.
- Naeem, S; Thompson, LJ; Lawler, SP; Lawton, JH; Woodfin, R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368:734-737.
- Phillips, OL; Hall, O; Gentry, AH; Sawyer, SA; Vásquez, R. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 91:2805-2809.
- Poorter, H; Remkes, C; Lambers, H. 1990. Carbon and Nitrogen Economy of 24 Wild Species Differing in Relative Growth Rate. *Plant Physiology* 94:621-627

- Poorter, L; Bongers, L; Bongers, F. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87(5):1289–1301
- _____. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a Light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13:396-410
- Quirós, D; Finegan, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica: definición de un plan operacional y resultados de su aplicación. CATIE, Serie técnica. Informe técnico No 225. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales. No 9. 25 p.
- _____; Finegan, B. 1996. Manejo en un bosque muy húmedo premontano, área de demostración e investigación La Tirimbina. En: Silvicultura y manejo de bosques naturales tropicales: curso intensivo internacional. Material didáctico. V. 2 Estudios de caso. CATIE. Turrialba, C.R. 79 p.
- _____. 1998. Prescripción de un tratamiento silvicultural en un bosque primario intervenido de la zona atlántica de Costa Rica. *Manejo Forestal Tropical* No. 5. CATIE. 12 p.
- Ramos-Bendaña, Z.S; Finegan, B. 2007. Red Ecológica de Conectividad Potencial. Estrategia para el manejo del paisaje en el Corredor Biológico San Juan-La Selva. *Recursos Naturales y Ambiente* 49:112-123.
- Reich, P.B; Walters, M.B; Ellsworth, D.S. 1992. Leaf lifespan in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62:365–392.
- _____; Ellsworth, DS; Walters, MB; Vose, JS; Gresham, C; Volin, JC; Bowman, WD. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test accross six biomes. *Ecology* 80:1955–1969.
- Reich, PB; Ellsworth, DS; Uhl, C. 1995. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology* 9:65-76.
- _____; Wright, IJ; Cavender-Bares, J; Craine, JM; Oleksyn, J; Westoby, M; Walters, M.B. 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences*. 164(3 Suppl.):S143–S164.
- Rich, PM. 1987. Mechanical Structure of the Stem of Arborescent Palms. *Botanical Gazette* 148(1):42-50

- Sabogal, C; Orozco VL; Artavia L.M. 1991. Plan de manejo de un área experimental de bosque natural de la finca Los Laureles de Corinto, La Unión de Pococí. CATIE, Costa Rica. 16 p.
- Salgado-Negret, BE. 2007. Definición de tipos funcionales de especies arbóreas y caracterización de su respuesta a diferentes intensidades de perturbación en un bosque muy húmedo tropical mesoamericano. Tesis (Mag Sc). CATIE. Turrialba, CR. 151 p.
- Schneider, JV; Zipp, D; Gaviria, J; Zizka, G. 2003. Successional and mature stands in an upper Andean rain forest transect of Venezuela: do leaf characteristics of woody species differ? *Journal of Tropical Ecology* 19:251-259.
- Tirimбина Rain Forest Center. 2007. Descripción física home page. (en línea). Sarapiquí, CR. Consultado octubre 22 de 2007. Disponible en: <http://www.tirimбина.org/about-us-physical.html>
- Universidad de Sheffield. 2005. Leaf Area Measurement Program Software homepage. (en línea). Consultado 01 agosto 2006. Disponible en: <http://www.shef.ac.uk/~nuocpe/ucpe/leafarea.html>
- Vaieretti, MV; Díaz, S; Vile, D; Garnier, E. 2007. Two Measurement Methods of Leaf Dry Matter Content Produce Similar Results in a Broad Range of Species. *Annals of Botany* 2007:1-4.
- Verburg, R; van Eijk-Bos, C. 2003. Effects of selective logging on tree diversity, composition and plant functional type patterns in a Bornean rain forest. *Journal of Vegetation Science* 14:99-110.
- 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.
- Webb, LJ. 1959. A physiognomic classification of Australian rain forests. *Journal of Ecology*. 47(55):1-570.
- Wiemann, MC; Williamson, GB. 2002. Geographic variation in wood specific gravity. Effects of latitude, temperature and precipitation. *Wood Fibre Science* 34:96-107.
- Woodcock, DW; Shier, AD. 2002. Wood specific gravity and its radial variations: the many ways to make a tree. *Trees* 16:437-443.
- Wright, IJ; Reich, PB; Westoby, M; Ackerly, DD; Baruch, Z; Bongers, F; Cavender-Bares, J; Chapin, T; Cornelissen, JHC; Diemer, M; Flexas, J; Garnier, E; Groom, PK; Gulias, J;

- Hikosaka, K; Lamont, BB; Lee, T; Lee, W; Lusk, C; Midgley, JJ; Navas, ML; Niinemets, U; Oleksyn, J; Osada, N; Poorter, H; Poot, P; Prior, L; Pyankov, VI; Roumet, C; Thomas, SC; Tjoelker, MG; Veneklaas, MJ; Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.
- Wright, SP. 1996. Plant species diversity and ecosystem functioning in tropical forest. En: Orians, G.H, Dirzo, R. and Cushman, J.H. Eds. *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*. Ecological studies; v.122. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. p. 11-28.
- Zamora, N; Pennington, TD. 2001. Guabas y cuajiniquiles de Costa Rica (*Inga spp.*). Instituto Nacional d Biodiversidad, INBio. Santo Domingo de Heredia, C.R. 200 p.
- Ziltener, TPJ; Finegan, B, Sell, J; Koellner, T. En preparación. Long-term dynamics of biomass accumulation and carbon sequestration in neotropical secondary forest permanent sample plots.

ANEXOS

ANEXO 1. Especies que ocupan el 75% del área basal acumulada en los bosques de Corinto estudio bajo cada uno de los regímenes de intervención

FAMILIA	GENERO	ESPECIE
<i>Anacardiaceae</i>	<i>Tapirira</i>	<i>guianensis</i>
<i>Annonaceae</i>	<i>Rollinia</i>	<i>pittieri</i>
<i>Annonaceae</i>	<i>Xylopia</i>	<i>sericophylla</i>
<i>Apocynaceae</i>	<i>Aspidosperma</i>	<i>spruceanum</i>
<i>Aquifoliaceae</i>	<i>Ilex</i>	<i>skutchii</i>
<i>Araliaceae</i>	<i>Dendropanax</i>	<i>arboreus</i>
<i>Arecaceae</i>	<i>Euterpe</i>	<i>preparatoria</i>
<i>Arecaceae</i>	<i>Iriartea</i>	<i>deltoidea</i>
<i>Arecaceae</i>	<i>Socratea</i>	<i>exorrhiza</i>
<i>Arecaceae</i>	<i>Welfia</i>	<i>regia</i>
<i>Bignoniaceae</i>	<i>Jacaranda</i>	<i>copaia</i>
<i>Bombacaceae</i>	<i>Quararibea</i>	<i>ochrocalyx</i>
<i>Boraginaceae</i>	<i>Cordia</i>	<i>bicolor</i>
<i>Boraginaceae</i>	<i>Cordia</i>	<i>dwyeri</i>
<i>Burseraceae</i>	<i>Protium</i>	<i>panamense</i>
<i>Burseraceae</i>	<i>Protium</i>	<i>pittieri</i>
<i>Burseraceae</i>	<i>Protium</i>	<i>ravenii</i>
<i>Burseraceae</i>	<i>Tetragastris</i>	<i>panamensis</i>
<i>Caricaceae</i>	<i>Jacaratia</i>	<i>spinosa</i>
<i>Cecropiaceae</i>	<i>Cecropia</i>	<i>insignis</i>
<i>Cecropiaceae</i>	<i>Pourouma</i>	<i>bicolor</i>
<i>Cecropiaceae</i>	<i>Pourouma</i>	<i>minor</i>
<i>Chrysobalanaceae</i>	<i>Couepia</i>	<i>polyandra</i>
<i>Chrysobalanaceae</i>	<i>Hirtella</i>	<i>triandra</i>
<i>Chrysobalanaceae</i>	<i>Maranthes</i>	<i>panamensis</i>
<i>Clethraceae</i>	<i>Clethra</i>	<i>costaricensis</i>
<i>Clusiaceae</i>	<i>Calophyllum</i>	<i>brasiliense</i>
<i>Clusiaceae</i>	<i>Dystovomita</i>	<i>paniculata</i>
<i>Clusiaceae</i>	<i>Marila</i>	<i>laxiflora</i>
<i>Combretaceae</i>	<i>Terminalia</i>	<i>amazonia</i>
<i>Dichapetalaceae</i>	<i>Tapura</i>	<i>guianensis</i>
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Conceveiba</i>	<i>pleiostemona</i>
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Croton</i>	<i>smithianus</i>
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Hyeronima</i>	<i>alchorneoides</i>
<i>Fabaceae/caes.</i>	<i>Macrolobium</i>	<i>costaricense</i>
<i>Fabaceae/caes.</i>	<i>Sclerolobium</i>	<i>costaricense</i>
<i>Fabaceae/mim.</i>	<i>Abarema</i>	<i>adenophora</i>
<i>Fabaceae/mim.</i>	<i>Balizia</i>	<i>elegans</i>
<i>Fabaceae/mim.</i>	<i>Inga</i>	<i>alba</i>
<i>Fabaceae/mim.</i>	<i>Inga</i>	<i>leiocalycina</i>
<i>Fabaceae/mim.</i>	<i>Inga</i>	<i>pezizifera</i>
<i>Fabaceae/mim.</i>	<i>Inga</i>	<i>punctata</i>

ANEXO 1. Continuación

FAMILIA	GENERO	ESPECIE
<i>Fabaceae/mim.</i>	<i>Inga</i>	<i>sapindoides</i>
<i>Fabaceae/mim.</i>	<i>Inga</i>	<i>thibaudiana</i>
<i>Fabaceae/mim.</i>	<i>Inga</i>	<i>umbellifera</i>
<i>Fabaceae/mim.</i>	<i>Pentaclethra</i>	<i>macroloba</i>
<i>Fabaceae/mim.</i>	<i>Stryphnodendron</i>	<i>microstachyum</i>
<i>Fabaceae/pap.</i>	<i>Dussia</i>	<i>macroprophyllata</i>
<i>Fabaceae/pap.</i>	<i>Pterocarpus</i>	<i>rohrii</i>
<i>Flacourtiaceae</i>	<i>Casearia</i>	<i>arborea</i>
<i>Flacourtiaceae</i>	<i>Hasseltia</i>	<i>floribunda</i>
<i>Flacourtiaceae</i>	<i>Laetia</i>	<i>procera</i>
<i>Hernandiaceae</i>	<i>Hernandia</i>	<i>didymantha</i>
<i>Humiriaceae</i>	<i>Humiriastrum</i>	<i>diguense</i>
<i>Humiriaceae</i>	<i>Sacoglottis</i>	<i>trichogyna</i>
<i>Lauraceae</i>	<i>Nectandra</i>	<i>umbrosa</i>
<i>Lecythidaceae</i>	<i>Lecythis</i>	<i>ampla</i>
<i>Malpighiaceae</i>	<i>Byrsonima</i>	<i>arthropoda</i>
<i>Malvaceae</i>	<i>Hampea</i>	<i>appendiculata</i>
<i>Melastomataceae</i>	<i>Miconia</i>	<i>affinis</i>
<i>Melastomataceae</i>	<i>Miconia</i>	<i>multispicata</i>
<i>Melastomataceae</i>	<i>Miconia</i>	<i>punctata</i>
<i>Meliaceae</i>	<i>Carapa</i>	<i>guianensis</i>
<i>Meliaceae</i>	<i>Guarea</i>	<i>glabra</i>
<i>Meliaceae</i>	<i>Guarea</i>	<i>macrophylla</i>
<i>Monimiaceae</i>	<i>Mollinedia</i>	<i>pinchotiana</i>
<i>Moraceae</i>	<i>Brosimum</i>	<i>guianense</i>
<i>Moraceae</i>	<i>Brosimum</i>	<i>lactescens</i>
<i>Moraceae</i>	<i>Naucleopsis</i>	<i>naga</i>
<i>Myristicaceae</i>	<i>Otoba</i>	<i>novogranatensis</i>
<i>Myristicaceae</i>	<i>Virola</i>	<i>koschnyi</i>
<i>Myristicaceae</i>	<i>Virola</i>	<i>sebifera</i>
<i>Myrsinaceae</i>	<i>Ardisia</i>	<i>fimbrillifera</i>
<i>Ochnaceae</i>	<i>Cespedesia</i>	<i>spathulata</i>
<i>Olacaceae</i>	<i>Minuartia</i>	<i>guianensis</i>
<i>Polygonaceae</i>	<i>Coccoloba</i>	<i>tuerckheimii</i>
<i>Rhamnaceae</i>	<i>Colubrina</i>	<i>spinosa</i>
<i>Rubiaceae</i>	<i>Faramea</i>	<i>occidentalis</i>
<i>Rubiaceae</i>	<i>Ferdinandusa</i>	<i>panamensis</i>
<i>Rubiaceae</i>	<i>Warszewiczia</i>	<i>coccinea</i>
<i>Rutaceae</i>	<i>Zanthoxylum</i>	<i>ekmanii</i>
<i>Sapotaceae</i>	<i>Micropholis</i>	<i>crotonoides</i>
<i>Sapotaceae</i>	<i>Pouteria</i>	<i>campechiana</i>
<i>Sapotaceae</i>	<i>Pouteria</i>	<i>durlandii</i>
<i>Sapotaceae</i>	<i>Pouteria</i>	<i>filipes</i>

ANEXO 1. Continuación

FAMILIA	GENERO	ESPECIE
<i>Sapotaceae</i>	<i>Pouteria</i>	<i>reticulata</i>
<i>Simaroubaceae</i>	<i>Simarouba</i>	<i>amara</i>
<i>Sterculiaceae</i>	<i>Sterculia</i>	<i>recordiana</i>
<i>Tiliaceae</i>	<i>Apeiba</i>	<i>membranacea</i>
<i>Tiliaceae</i>	<i>Goethalsia</i>	<i>meiantha</i>
<i>Verbenaceae</i>	<i>Vitex</i>	<i>cooperi</i>
<i>Vochysiaceae</i>	<i>Qualea</i>	<i>polychroma</i>
<i>Vochysiaceae</i>	<i>Vochysia</i>	<i>ferruginea</i>

5. ARTÍCULO II

Diversidad funcional en bosques muy húmedos tropicales en un gradiente de perturbación en el noreste de Costa Rica a partir de rasgos foliares y densidad de la madera.

Palabras clave: Servicios ecosistémicos, funcionalidad, tipos funcionales de plantas, índices FAD2 y FD

Resumen

La diversidad funcional de los ecosistemas y su relación con los servicios ecosistémicos que prestan a la sociedad son un tema central de investigación en la actualidad. Los bosques tropicales son reconocidos como una fuente de servicios muy importante a escalas desde las comunidades que viven en zonas donde estos predominan, hasta la escala global. En la actualidad la regulación del uso y la conservación de los bosques tropicales se sustentan en el mantenimiento de la diversidad de especies vegetales y animales que lo componen. Sin embargo, son pocos los estudios que abordan la cuantificación de la cantidad y calidad de las funciones de estos. El presente artículo aborda la medida de la diversidad funcional de bosques tropicales en cuatro niveles de perturbación. La cuantificación de la diversidad funcional se realizó mediante tres metodologías, la riqueza de tipos funcionales de plantas (TFP's) y los índices FAD2 y FD. Se calcularon las tres medidas a partir de rasgos foliares y de tallo de las especies dominantes en los bosques de estudio. Se encontró que el bosque secundario tiene menor DF que los bosques primarios intervenidos y sin intervenir para aprovechamiento de madera, estas diferencias no fueron totales, sino solamente para dos TFP's denominadas adquisitivas de hoja grande y leguminosas y otras, y el TFP adquisitivas de hoja grande. Por lo anterior se sugiere que el bosque secundario en etapas sucesionales avanzadas ya está cumpliendo algunas funciones similares a los bosques primarios aun cuando su composición taxonómica y estructura no alcance las características de los bosques primarios. Finalmente se evaluó la pertinencia del uso de las tres medidas de DF concluyendo que las tres son adecuadas para hacer un acercamiento a la cuantificación de la DF y su influencia sobre los procesos ecosistémicos. Recomendando que se deben evaluar índices de DF que tengan en cuenta las abundancias relativas de las especies, lo que permitiría hacer

mayor inferencia sobre los procesos ecosistémicos y su influencia sobre la calidad de los servicios ecosistémicos de ciclaje de nutrientes y captura y almacenamiento de carbono.

5.1 Introducción

La diversidad funcional (DF) se define como “*el valor y el rango de aquellos rasgos de especies y organismos que influyen en el funcionamiento de un ecosistema*” (Tilman y Lehman 2002). Por consiguiente el funcionamiento ecosistémico no es dependiente del número de especies en sí mismo, si no de los rasgos funcionales de las especies presentes en un ecosistema (Naeem *et al.* 1994, Hooper y Vitousek 1997). Así, los tipos y rango de esos rasgos son los que determinan el papel que pueda jugar en determinada función un individuo dentro de los procesos que se dan en un ecosistema (Chapin *et al.* 2000, Díaz y Cabido 2001).

La búsqueda de valores para DF ha permitido abordar muchas preguntas ecológicas importantes que han generado un aumento en la importancia e interés en el estudio de DF, pero aún en términos concretos es confuso lo que es DF o como debería medirse, por lo que su poder explicativo permanece en gran parte inexplorado (Tilman y Lehman 2002, Mason *et al.* 2003, Petchey *et al.* 2004, Petchey y Gaston 2006). En la actualidad las medidas concretas de DF se dividen en discontinuas y continuas, el primer grupo se refiere al número de grupos funcionales de organismos presentes en una comunidad y estos grupos se pueden definir *a priori* y *a posteriori*. Por su parte el segundo grupo consiste en índices que relacionan la diversidad de especies con los rasgos de los individuos de determinada comunidad (Petchey y Gaston 2006), entre los más conocidos se encuentran el índice FD de Petchey y Gaston (2002), la diversidad de atributos funcionales FAD2 de Walker *et al.* (1999) y el índice FD_{Var} de Mason *et al.* (2003).

Diversos autores se han centrado en evaluar DF en pasturas relacionándola con la producción de biomasa y el pastoreo (Díaz *et al.* 2001, Petchey *et al.* 2004). Para el caso de los bosques neotropicales la medida de DF más usada ha sido la medida discontinua representada en el potencial de agrupar las especies de árboles en grupos ecológicos (Kohler *et al.* 2000). La mayoría de estudios en este sentido se han basado en un enfoque cualitativo y subjetivo a la vez y no se han explorado los índices de DF propuestos en la literatura reciente, esto puede

darse en parte por la gran diversidad de especies de este tipo de ecosistemas y la complejidad que implica caracterizar rasgos para muchas especies.

A los bosques se les atribuye un alto valor funcional por su capacidad de proveer servicios ecosistémicos, los cuales dependen de los procesos ecológicos que allí se dan (Díaz *et al.* 2006). Pero en la actualidad uno de los argumentos de peso para sustentar y promover la importancia de los bosques es solamente su alta diversidad de especies y medidas funcionales que aborden propiedades de las plantas como la velocidad de crecimiento, el contenido de nutrientes y la periodicidad de las hojas de las especies dominantes no han sido probadas para mostrar su influencia directa sobre la productividad primaria, capacidad de carga para herbívoros y ciclado de nutrientes, lo cual ya se está haciendo en otros ecosistemas (Díaz *et al.* 1999, Díaz *et al.* 2001).

El fundamento para abordar la medición de DF es que las plantas responden a los diferentes cambios en las condiciones biofísicas de un sitio y que los caracteres vegetativos son valiosos funcionalmente por su capacidad de reflejar presiones selectivas que afectan los procesos ecosistémicos (Díaz *et al.* 2002). Medir DF es medir la diversidad de rasgos funcionales, asumiendo que los rasgos funcionales son los componentes del fenotipo de un organismo que influyen y a su vez responden a los procesos ecosistémicos (Petchey y Gaston 2006).

La medición de DF depende de los procesos ecológicos de interés, el tipo de ecosistema y la escala espacio-temporal conveniente (Hooper *et al.* 2002). Eso hace que definir la función de interés lo más detalladamente posible sea crítico (Petchey y Gaston 2006), para posteriormente escoger los rasgos de las plantas a evaluar según sea su respuesta a las variaciones del ambiente para manifestar su relación con esa función (Díaz *et al.* 2002).

La medición de DF un ecosistema requiere de cuatro etapas (Petchey y Gaston 2006):

- Determinar los rasgos funcionales apropiados de los organismos que serán objeto de la medición
- Ponderar rasgos de acuerdo a su importancia funcional relativa
- Definir el tipo de variables y la metodología estadística para el procesamiento de datos

- Determinar la medida, la escala y el rango dentro los rasgos que explicarían la variación en los procesos a nivel del ecosistema.

Para cumplir las cuatro etapas y llegar a una medida de DF es fundamental el conocimiento específico acerca de cómo los organismos particularmente interactúan con el ambiente y entre ellos, y cómo varían los rasgos sobre gradientes ambientales. Ese conocimiento comprende el conocimiento experto o subjetivo de la fisiología de las plantas (Mason *et al.* 2003), estudios observacionales de cómo los rasgos se distribuyen sobre un área con determinada variabilidad ambiental, estudios experimentales de interacciones entre especies, la literatura existente con caracterización de rasgos y modelos teóricos de comunidades y ecosistemas (Petchey y Gaston 2006). Así mismo, es importante que existan metodologías que faciliten la captura de los rasgos de interés y brinden pautas generales de sus interacciones con procesos ecosistémicos (Cornelissen *et al.* 2003).

Este tipo de conocimiento se ha venido desarrollando para ecosistemas boscosos, en especial a través de clasificaciones funcionales de árboles tropicales de acuerdo a su respuesta a los gradientes de luz y claros producto de las perturbaciones (Budowski 1965, Clark y Clark 1999, Finegan *et al.* 1999). También recientemente se ha abordado la caracterización de rasgos foliares y densidad de madera en especies tropicales relacionándolos con el desempeño del funcionamiento de ecosistemas boscosos tropicales (Poorter y Bongers 2006, Wright *et al.* 2007).

Para evaluaciones funcionales, no hay ningún número objetivo de rasgos, el número correcto de rasgos es el número que es funcionalmente importante y puede cambiar el nivel de redundancia funcional que una medida de DF pueda expresar (Petchey y Gaston 2002, Rosenfeld 2002). Un mayor número de rasgos tiende a hacer una medida menos redundante, ya que discriminará en más ejes (Funciones) las especies, por lo que en este caso la diversidad funcional es sensible a cambios de la riqueza de especies. Por el contrario, un número más pequeño mostrará una medida más redundante, es decir que cambios de la riqueza de especies tendrán poco efecto sobre la medida de DF, haciendo que la redundancia sea una característica bastante subjetiva (Petchey y Gaston 2006). Sin embargo, es sólo subjetivo si los rasgos que construyen la clasificación no son bien justificados por una pregunta ecológica y el

conocimiento sobre los rasgos funcionalmente importantes de las especies (Walker *et al.* 1999).

Se supone que a menor perturbación de un bosque, este conservará mayores propiedades en cuanto a funcionamiento ecosistémico, por el contrario un bosque perturbado o producto de una sucesión secundaria tendrá menos propiedades en cuanto a servicios ecosistémicos (Silver *et al.* 1997). Esta hipótesis ha sido explorada mediante comparaciones de bosques con otros sistemas como plantaciones monoespecíficas y mixtas (Lugo 1992, Haggard y Ewel 1997). Sin embargo, por la complejidad de los procesos que se dan en un bosque húmedo, esta hipótesis no ha sido completamente evaluada en muchas zonas del neotrópico, por lo que una medida de que en teoría abarque múltiples dimensiones del funcionamiento de bosques y las lleve a un índice, es una necesidad para seguir evaluando esas diferencias asumidas entre los tipos de bosque que se van generando producto de la intervención antrópica.

Por lo anterior, el presente estudio aborda la medición de DF de bosques tropicales con cuatro niveles de perturbación en un área de investigación permanente en el noreste de Costa Rica. Aplica tres metodologías propuestas para medir DF, las cuales han sido objeto de estudio en ecosistemas de pasturas y se exploran sus relaciones con la riqueza de especies y riqueza de especies dominantes. Por último se busca cual es la relación entre la DF calculada y variables de productividad de los bosques como lo son el área basal y la biomasa.

5.2 Materiales y métodos

5.2.1 Área de estudio

El área de estudio se localiza en el noreste de Costa Rica, en la zona sur del Corredor Biológico San Juan-La Selva (CBSJLS), donde se seleccionaron dos sitios de investigación permanente. El primero fue la finca “Tirimbina Rain Forest Center” (Tirimbina), la cual está localizada en el distrito La Virgen, cantón Sarapiquí, provincia de Heredia, entre las coordenadas 10° 25' N y 84° 47' O (CATIE 1996). Tiene un área de 345 ha de las cuales 340 ha son bosques (Tirimbina Rain Forest Center 2007). Dentro de la reserva una superficie de 29,16 ha (540 m x 540 m) corresponde a 9 parcelas de 1 ha que se encuentran como sitio de investigación permanente de bosques intervenidos (Delgado *et al.* 1997, Finegan y Camacho

1999). Además, se tienen cuatro parcelas de 1 ha en sitios clave aledaños a la Tirimbina donde se han desarrollado bosques secundarios, los cuales son monitoreados periódicamente (Finegan 1992). El segundo sitio es la finca “Los Laureles de Corinto” (Corinto) la cual se encuentra en el distrito de Guápiles, en el cantón Pococí, en la provincia de Limón, entre las coordenadas 10° 13' N y 83° 53' O. La finca tiene una extensión de 260.69 ha (Carrera *et al.* 1996; Sabogal *et al.* 1991), de las cuales un área de 29.16 ha pertenece a 9 parcelas permanentes de muestreo distribuidas según criterio fisiográfico (Sabogal *et al.* 1991, Quirós 1998).

El área de estudio pertenece a la zona de vida bosque muy húmedo tropical (bmh-T) según el sistema de Holdridge, con una precipitación media anual de 3864 mm, temperatura de 24,5 °C y altitud entre 180 y 345 msnm (Sabogal *et al.* 1991, Quirós y Finegan 1994, Quirós 1998). Fisiográficamente el paisaje de Tirimbina se puede catalogar de colinas bajas de origen volcánico, los suelos son ultisoles relativamente profundos, arcillosos y de baja fertilidad (Mata 1997). La topografía en Corinto es entre plana a accidentada con pendientes que oscilan entre 0 y 40° (Sabogal *et al.* 1991, Mata 1997), con suelos de origen volcánico del orden inceptisoles, ácidos, con altos niveles de aluminio y baja saturación de bases (Carrera *et al.* 1996).

Los bosques de la zona de estudio están clasificados como una asociación de *Pentaclethra maculosa* y palmas, caracterizados por estar dominados por *P. maculosa* y alta abundancia de cuatro especies de palmas: *Welfia georgii*, *Iriarteia deltoidea*, *Socratea exorrhiza* y *Euterpe precatoria*, con otras especies arbóreas asociadas como *Dendropanax arboreus* y *Tetragastris panamensis* (Ramos-Bendaña y Finegan 2007).

5.2.2 Tratamientos

Todos los sitios estudiados se encuentran en un gradiente de perturbación representado por cuatro tratamientos, resaltando que existen factores inherentes a cada uno de los sitios Tirimbina y Corinto pero la composición florística muestra que el 84% de las 317 especies registradas en la zona se encuentran en los dos sitios (Salgado-Negret 2007), el factor sitio se tomó como una fracción del error experimental. Todos los sitios tiene diferentes mediciones

completas de todos los individuos con $\text{dap} \geq 10$ cm en varios periodos desde 1987, por lo que se seleccionaron las mediciones con las que se contaba con la caracterización taxonómica completa.

El bosque testigo sin aprovechamiento forestal (BSAF) consiste en un bosque sin ningún aprovechamiento forestal conocido en el sitio Corinto, consta de tres parcelas permanentes de 1 ha (Quirós 1998), para estas parcelas se tomó la medición realizada durante el año 2006. El bosque con aprovechamiento forestal bajo manejo sostenible (BCAF) es un área donde se realizó aprovechamiento forestal de impacto reducido en 1992 también ubicado en Corinto y consta de 3 parcelas permanentes de 1 ha (Quirós 1998), en este tratamiento se utilizó una medición realizada en el año 2006. Posteriormente ubicado en Tirimbina se tiene un bosque con aprovechamiento forestal selectivo (BCAFS) donde el aprovechamiento forestal fue realizado a intervalos irregulares partir de los años 60, posteriormente se ejecutó un aprovechamiento selectivo de madera con criterio de sostenibilidad en toda el área en los años 1989 y 1990 (Finegan y Camacho 1999), para este tratamientos de se utilizó una medición completa del año 2003. Por último se tomaron tres sitios de bosque secundario (BSEC) que no fueron usadas para pasturas, pero fueron limpiadas y preparadas para ser plantadas o fueron usadas durante un ciclo de cultivo agrícola y posteriormente abandonadas; estos sitios son monitoreados desde 1987 (Chazdon *et al.* 2007), y para este caso se utilizaron mediciones de los años de 1992 para dos parcelas y de 2006 para otra, representando estas mediciones bosques de 19, 20 y 30 años de sucesión secundaria (Finegan 1996).

5.2.3 Selección de las especies y los rasgos funcionales para el estudio

Para poder lograr entender el papel ecológico de cada una de las especies en el funcionamiento de los tipos de bosques estudiados se tendrían que caracterizar los rasgos de las 317 especies identificadas hasta el momento en el área de estudio (Salgado-Negret 2007), lo cual por razones logísticas y de presupuesto es un trabajo exhaustivo y a largo plazo. Este estudio se enfoca en evaluar el comportamiento funcional de los bosques en cuanto a los procesos ecosistémicos de ciclaje de nutrientes y captura de carbono a través de rasgos foliares y de tallo; esto hace necesario buscar un criterio para determinar las especies que más influyen en los procesos de interés e incluirlas en el estudio. Teniendo en cuenta que las especies dominantes son las que aportan en mayor proporción a los procesos ecosistémicos (Walker

1999, Díaz *et al.* 2006) se han propuesto las especies que dominan el 70-80% de la cobertura de un ecosistema como las que más influyen sobre los procesos ecosistémicos (Cornelissen *et al.* 2003).

Tomando estos principios se determinó la lista de especies que representaba el 75% del área basal en cada una de las 22 parcelas permanentes existentes en el área de estudio. Posteriormente se unieron estas listas para constituir una lista única de 93 especies de estudio; a estas especies en adelante se les denominará especies dominantes. Las especies seleccionadas pertenecen a 46 familias botánicas y 75 géneros.

En cuanto a los rasgos se utilizó el conjunto de datos de Fernández-Méndez *et al.* (en prep.) que comprende las 93 especies dominantes en área basal en cada uno de los bosques de la zona de estudio, las cuales se caracterizaron con la medición de siete rasgos foliares y la densidad de madera (Cuadro 15).

Cuadro 15. Rasgos medidos para las 93 especies leñosas dominantes para los bosques de Corinto y Tirimbina

<i>Rasgo</i>	<i>Unidad</i>
Área Foliar (AF)	mm ²
Unidad Mínima Foliar (FOL)	mm ²
Área Foliar Específica (AFE)	mm ² mg ⁻¹
Contenido Foliar de Materia Seca (CFMS)	mg g ⁻¹
Contenidos Foliares de N y P (N y P)	mg g ⁻¹
Fuerza Tensil Foliar (FTF)	N mm ⁻¹
Densidad Básica de Madera (DM)	g cm ⁻³

5.2.4 Variables respuesta

Se calculó el área basal total por hectárea para las especies dominantes. Posteriormente se calculó la biomasa total aérea por hectárea para cada parcela por tratamiento, para lo cual se utilizó la fórmula propuesta por Brown *et al.* (1989) que utiliza altura, dap y densidad de madera para la especie a que pertenece cada individuo. Los datos de densidad de madera para

las especies dominantes provinieron de bases de datos y publicaciones recientes (Flores-Vindas y Obando-Vargas 2003, Chave *et al.* 2006, Ziltener *et al.* en prep; Fernández-Méndez *et al.* en prep.). La formula utilizada para obtener la biomasa total es la siguiente:

$$Bt = e^{(-2.4090+0.9522 \ln(dap^2 h \delta))}$$

donde:

Bt= Biomasa total aérea

e = base del logaritmo natural

dap = diámetro (cm)

h = altura total (m)

δ = densidad básica madera (g cm^{-3})

Para estimar la altura de los individuos se desarrolló una ecuación alométrica entre dap y altura (Brown *et al.* 1989), con base en 4373 mediciones de altura y dap de las especies dominantes en las parcelas permanentes de estudio. Se evaluaron cuatro modelos y se seleccionó la función de regresión logarítmica con componente parabólico que se presenta a continuación:

$$\ln h = a_0 + a_1 \ln d + a_2 \ln^2 d$$

donde:

h = altura total

ln = logaritmo natural

d = (dap) en cm

La formula final seleccionada tuvo un error cuadrático medio de 0.18 y con los parámetros estimados quedo así: $\ln h = 3.27 + 0.25 \ln d + 0.0026 \ln^2 d$

5.2.5 Medidas de diversidad funcional

Se utilizaron tres metodologías para medir la diversidad funcional de las especies dominantes: Riqueza de Grupos Funcionales (FGR), Diversidad de Atributos Funcionales (FAD2) propuesta por Walker *et al.* (1999) y Diversidad Funcional (FD) de Petchey y Gaston (2002).

Para FGR se tomaron los seis TFP's determinados en Fernández-Méndez *et al.* (en prep.) y se realizó un MANOVA para las proporciones en área basal de cada TFP en los cuatro tratamientos, esto con el fin de obtener si existe una diferenciación de la composición funcional de cada tratamiento. Se realizó un MANOVA con la prueba de Wilks y prueba de Hotelling mediante el software InfoStat Profesional (2007). Posteriormente los cuatro tratamientos fueron comparados por ANDEVA bajo el supuesto de un diseño completamente aleatorizado con tres repeticiones, tomando como variables respuesta son las proporciones en área basal y biomasa que cada TFP acumula con respecto al total de cada parcela.

El modelo matemático propuesto es:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + \varepsilon_{ij}$$

donde:

Y_{ij} : proporción de área basal y biomasa de cada TFP con respecto al total

T_i : el efecto de i -ésimo tratamiento de bosque con cuatro niveles

ε_{ij} : error experimental que $\sim N_i(0, \sigma^2)$

Para la diversidad de atributos funcionales Walker *et al.* (1999) proponen el índice FAD2 que representa la suma de las distancias Euclídeas cuadradas estandarizadas de las especies dentro del rango de cada rasgo, generando una escala normalizada que permite hacer una evaluación preliminar de la DF. El cálculo de FAD2 se llevó a cabo en el software InfoStat Profesional (2007). Las fórmulas aplicadas para obtener este índice son:

$$ED_{jk} = \left[\sum_{I=1}^I (A_{ij} - A_{ik})^2 \right] (1)$$

donde:

ED: distancia ecológica

A_{ij} y A_{ik} : son los valores de los rasgos de las especies j, k por rasgo i

I: es el número total de rasgos considerados

$$FAD2 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n ED_{ij} (2)$$

donde:

n: número de especies

El índice de diversidad funcional (FD) es propuesto por Petchey y Gaston (2002) y se obtuvo con los siguientes pasos:

- Se obtuvo una matriz de las especies dominantes en cada parcela con los valores de los rasgos medidos para cada especie
- Se convirtió cada matriz a una matriz de distancias Euclídeas entre especies
- Se hizo un dendrograma a partir de la matriz de distancias usando análisis de conglomerados por el método de encadenamiento promedio (Average linkage)
- Por último se determinó la suma de las distancias estadísticas representadas gráficamente por cada brazo del dendrograma para cada parcela, la cual es el valor de FD; estas medidas se estandarizaron y se llevaron a un intervalo 0-1

El cálculo de FD se llevó a cabo con el software estadístico R (R Foundation for Statistical Computing 2007), utilizando programas diseñados por Petchey (2002).

Posteriormente se realizaron correlaciones de Pearson entre las medidas de DF, la densidad de especies botánicas en 1 ha, ya que es la medida estándar para todas las unidades de estudio, con las variables respuesta área basal (m^2) y biomasa en ($Ton\ ha^{-1}$). Para las correlaciones significativas se realizaron regresiones lineales. Finalmente se calcularon curvas de acumulación de especies dominantes para el área total de 22 ha que ha sido muestreada en la zona, para posteriormente recalculer el índice FD para el incremento del número de especies dominantes seleccionadas al azar, es una adaptación del procedimiento de rarefacción (Gotelli y Colwell 2001). Los cálculos para el procedimiento de rarefacción se llevaron a cabo con el software EstimateS 8.0 (Colwell 2006).

5.3 Resultados

5.3.1 Riqueza y composición de TFP's entre tratamientos

En cuanto a riqueza de TFP's de las especies dominantes el tratamiento con más TFP's presentes fue el BCAFS con 5.67, seguido del BSAF con 4.67 y el BCAF con 4.67, por último estuvo el BSEC el cual solo tuvo 3.67. Las diferencias en riqueza de TFP's entre los cuatro tratamientos no fueron estadísticamente significativas (Prueba LSD Fisher, $p=0.1433$).

El MANOVA para el área basal proporcional por TFP presentó diferencias significativas entre el tratamiento de BSEC y el resto de los tratamientos (Cuadro 16). Esto se debe a la ausencia de las especies dominantes del grupo de especies adquisitivas de hoja grande (TFP2), la baja dominancia en área basal de especies leguminosas (TFP5) y la ausencia de TFP6 compuesto por palmas en el bosque secundario. También Los restantes tres tratamientos BSAF, BCAFS y BCAF no presentaron diferencias significativas entre sí (Cuadro 16).

Cuadro 16. MANOVA para la abundancia proporcional en área basal entre las especies dominantes de los seis TFP's por tratamientos y prueba de comparación de vectores medios

F.V.	Estadístico	F	gl(num)	gl(den)	p				
Tratamiento	0.0031	3.41	18	9	0.0325*				

Tratamiento	TFP1	TFP2	TFP3	TFP4	TFP5	TFP6	n	**
BSEC	0.13	0.00	0.23	0.23	0.13	0.00	3	A
BSAF	0.09	0.01	0.01	0.09	0.51	0.02	3	B
BCAFS	0.07	0.04	0.04	0.14	0.40	0.03	3	B
BCAF	0.06	0.06	0.03	0.02	0.54	0.02	3	B

*Diferencias significativas entre tratamientos prueba de *Wilks* ($p<0.05$)

**Letras distintas indican diferencias significativas *prueba Hotelling* ($p<0.05$)

BSAF= bosque sin aprovechamiento forestal, BCAF= bosque con aprovechamiento forestal sostenido, BCAFS = Bosque con aprovechamiento forestal selectivo, BSEC= bosque secundario, TFP= Tipo funcional de planta

En cuanto a biomasa, al igual que en área basal, el tratamiento que presentó diferencias significativas fue el BSEC por la ausencia de los TFP2 y TFP6 y la baja biomasa que representa el TFP5. Nuevamente, los tratamientos de BSAF, BCAF y BCAFS no presentaron diferencias entre sí (Cuadro 17).

Cuadro 17. MANOVA para la biomasa proporcional de los seis TFP's por tratamientos y prueba de comparación de vectores medios

F.V.	Estadístico	F	gl(num)	gl(den)	p
Tratamiento	0.0018	4.17	18	9	0.0169*

Tratamiento	TFP1	TFP2	TFP3	TFP4	TFP5	TFP6	n	**
BSEC	0.12	0.00	0.20	0.24	0.18	0.00	3	A
BSAF	0.12	0.01	0.004	0.09	0.53	0.01	3	B
BCAFS	0.10	0.03	0.03	0.13	0.44	0.02	3	B
BCAF	0.08	0.05	0.02	0.01	0.58	0.01	3	B

*Diferencias significativas entre tratamientos prueba de *Wilks* ($p < 0.05$)

**Letras distintas indican diferencias significativas *prueba Hotelling* ($p < 0.05$)

BSAF= bosque sin aprovechamiento forestal, BCAF= bosque con aprovechamiento forestal sostenido, BSAFS = Bosque con aprovechamiento forestal selectivo, BSEC= bosque secundario, TFP= Tipo funcional de planta

Confirmando las apreciaciones anteriores destacadas en el MANOVA, el ANDEVA presentó al TFP2 como el que tiene diferencias significativas entre los tratamientos ($p = 0.0338$). El BCAF fue el que más proporción de área basal presentó en este TFP y el que presentó ausencia del TFP2 fue el BSEC. El TFP5 también presentó diferencias significativas ($p < 0.0001$), encontrándose el BCAF como el que tiene la mayor proporción de área basal acompañado del BSAF, seguidamente esta el BSAFS y la menor dominancia de este grupo la tuvo el BSEC (Cuadro 18).

Cuadro 18. ANDEVA para el área basal proporcional por TFP por tratamientos

Tratamiento	TFP1 $p = 0.4990$	TFP2 $p = 0.0338^{**}$	TFP3 $p = 0.0908$	TFP4 $p = 0.3628$	TFP5 $p < 0.0001^{**}$	TFP6 $p = 0.1905$
BSEC	0.13	0.00 A	0.23	0.23	0.13 A	0.00
BSAF	0.09	0.01 A	0.01	0.09	0.51 C	0.02
BCAFS	0.07	0.04 AB	0.04	0.14	0.40 B	0.03
BCAF	0.06	0.06 B	0.03	0.02	0.54 C	0.02

**Letras distintas indican diferencias significativas. Prueba LSD Fisher ($p \leq 0.05$)

BSAF= bosque sin aprovechamiento forestal, BCAF= bosque con aprovechamiento forestal sostenido, BSAFS = Bosque con aprovechamiento forestal selectivo, BSEC= bosque secundario, TFP= Tipo funcional de planta

En cuanto a biomasa el TFP2 y el TFP5 presentaron diferencias significativas entre tratamientos y el bosque con aprovechamiento forestal sostenido fue el que tuvo la mayor

proporción en los dos TFP's y el que tuvo la menor proporción fue el bosque secundario (Cuadro 19).

Cuadro 19. ANDEVA para la biomasa proporcional por TFP por tratamientos

Tratamiento	TFP1 p= 0.8623	TFP2 p=0.0155**	TFP3 p=0.0852	TFP4 p=0.2919	TFP5 p<0.0003**	TFP6 p=0.0509
BSEC	0.08	0.00 A	0.190	0.24	0.19 A	0.00
BSAF	0.12	0.01 AB	0.004	0.09	0.53 BC	0.01
BCAFS	0.10	0.03 CB	0.030	0.13	0.44 B	0.02
BCAF	0.08	0.05 C	0.020	0.01	0.58 C	0.01

**Letras distintas indican diferencias significativas. Prueba LSD Fisher ($p \leq 0.05$)

BSAF= bosque sin aprovechamiento forestal, BCAF= bosque con aprovechamiento forestal sostenido, BSAFS = Bosque con aprovechamiento forestal selectivo, BSEC= bosque secundario, TFP= Tipo funcional de planta

5.3.2 Medidas de diversidad funcional

Cuadro 20. ANDEVA para FAD2 y FD de las especies dominantes de los cuatro tratamientos

Tratamiento	FAD2 p=0.0043**	FD p=0.0174**
BSEC	0.17±0.08 A	0.37±0.08 A
BCAF	0.13±0.12 A	0.51±0.13 A
BSAF	0.32±0.12 A	0.55±0.04 A
BCAFS	0.86±0.09 B	0.88±0.06 B

± Error estandar

** Letras distintas indican diferencias significativas. Prueba LSD Fisher ($p \leq 0.05$)

BSAF= bosque sin aprovechamiento forestal, BCAF= bosque con aprovechamiento forestal sostenido, BSAFS = Bosque con aprovechamiento forestal selectivo, BSEC= bosque secundario, TFP= Tipo funcional de planta
FAD2 = Índice de Walker; FD= Índice de diversidad funcional de Petchey y Gaston

El valor significativamente mayor ($p \leq 0.05$) de FAD2 y FD lo obtuvo el tratamiento de bosque con aprovechamiento forestal sostenido y las diferencias con el resto de los tratamientos fueron significativas. El valor mínimo de FD lo obtuvo el BSEC pero las diferencias con BCAF y BSAF no fue significativa (Cuadro 20).

5.3.3 Relaciones entre DF, riqueza de especies, área basal y biomasa

Cuadro 21. ANDEVA para Densidad de especies por parcela (S), número de especies dominantes (S_d), área basal (G), porcentaje de área basal de Sd ($\%G_d$), biomasa aérea por ha (B) y porcentaje de biomasa de Sd ($\%B_d$) para los cuatro tratamientos de bosque en Tirimbina y Corinto

Tratamiento	S		S_d		G	$\%G_d$	B		$\%B_d$
	$p=0.0073^{**}$	C	$p=0.0078^{**}$	B	$p=0.1619$	$p=0.9863$	$p<0.0001^{**}$	B	$P=0.2780$
BCAFS	109.67±3.28	C	18.00±1.00	B	25.47±0.62	0.72±0.01	204±5.36	B	0.74±0.01
BSAF	89.33±12.14	BC	10.00±1.73	A	30.01±0.16	0.73±0.01	258±4.91	C	0.76±0.01
BCAF	80.67±1.86	BA	7.67±2.67	A	27.45±1.58	0.72±0.02	222±10.07	B	0.75±0.01
BSEC	60.00±6.24	A	6.33±1.45	A	21.50±4.50	0.72±0.01	116±17.44	A	0.71±0.06

± Error estándar

** Letras distintas indican diferencias significativas. Prueba LSD Fisher ($p \leq 0.05$)

El tratamiento que presentó el mayor número de especies totales fue el BCAF y el que menos especies totales tuvo fue el BSEC ($p=0.0073$); los otros dos tratamientos BCAF y BSAF tuvieron los valores intermedios y sus diferencias no fueron significativas. Para las especies dominantes el máximo valor fue para el BCAF el cual difiere estadísticamente de los otros tres tratamientos que no difieren entre sí (Cuadro 21).

El tratamiento con la mayor área basal fue el BSAF y el de menor el BSEC, estos dos casos fueron los más contrastantes pero estas diferencias entre tratamiento no fueron significativas estadísticamente. En cuanto a biomasa el BSAF fue el que obtuvo el dato más alto y las diferencias estadísticas son significativas con el resto de los tratamientos, posteriormente se encuentran los tratamientos con aprovechamientos forestales los cuales no difirieron entre ellos y por último la menor biomasa la tiene el BSEC que difiere significativamente del resto (Cuadro 21). El valor alto del bosque sin aprovechamiento se podría deber principalmente a las grandes dimensiones en dap y altura de los bosques que no han sido perturbados y a la presencia de especies de maderas densas que aportan al aumento de la biomasa (Cuadro 21).

Cuadro 22. Correlaciones de Pearson para: FD, FAD2 y número de TFP's con densidad de especies (S), porcentaje de especies dominantes (Sd), área basal (G), biomasa total (B) y porcentaje de área basal(%Gd) y biomasa de las especies dominantes (%bd) para los cuatro tratamientos de bosque en Tirimbina y Corinto

	S	Sd	G	%Gd	B	%Bd	FD	FAD2	TFP's
S		0.0014	0.5200	0.6000	0.0800	0.1100	0.0007	0.0100	0.0100
Sd	0.81		0.8000	0.8200	0.5100	0.5400	0.0001	0.0001	0.0014
G	0.21	-0.08		0.0001	0.0008	0.0004	0.9200	0.6500	0.8300
%Gd	0.17	-0.07	0.99		0.0010	0.0004	0.9600	0.6600	0.7600
B	0.53	0.21	0.83	0.82		0.0001	0.3800	0.7400	0.3800
%Bd	0.49	0.20	0.86	0.85	1.00		0.4100	0.7800	0.4500
FD	0.84	0.96	-0.03	-0.02	0.28	0.26		0.0001	0.0032
FAD2	0.74	0.98	-0.15	-0.14	0.11	0.09	0.90		0.0047
TFP's	0.69	0.81	-0.07	-0.10	0.28	0.24	0.77	0.75	

Abajo de la diagonal son coeficientes de correlación de Pearson. Arriba de la diagonal significancia estadística (0.05)

Valores en negrita son correlaciones significativas ($p < 0.05$)

Las correlaciones de Pearson muestran relaciones significativas de las tres medidas de diversidad funcional con la densidad de especies en 1 ha, y más marcadamente con el número de especies dominantes. Existe correlación positiva entre las tres medidas de DF. La biomasa presentó correlaciones positivas significativas con las medidas de DF, la densidad de especies y el número de especies dominantes (Cuadro 22).

La regresión lineal entre la riqueza de TFP's y la densidad de especies tuvo un $R^2=0.40$ y fue significativa ($p= 0.0266$) (Figura 8a). La regresión entre riqueza de TFP's y biomasa no fue significativa ($R^2=0.08$ y $p=0.3794$) (Figura 8b).

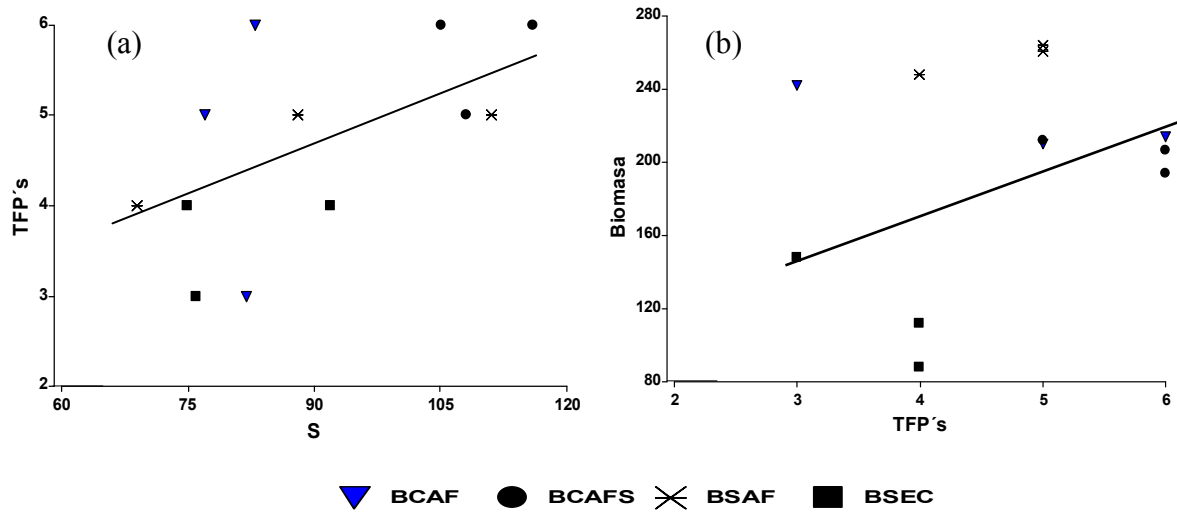


Figura 8. (a) Densidad de especies y su relación con número de TFP's presentes en cada parcela (b) Número de TFP's presentes y su relación con Biomasa en Ton ha⁻¹ para las 12 parcelas de estudio en los bosques de Tirimbina y Corinto.

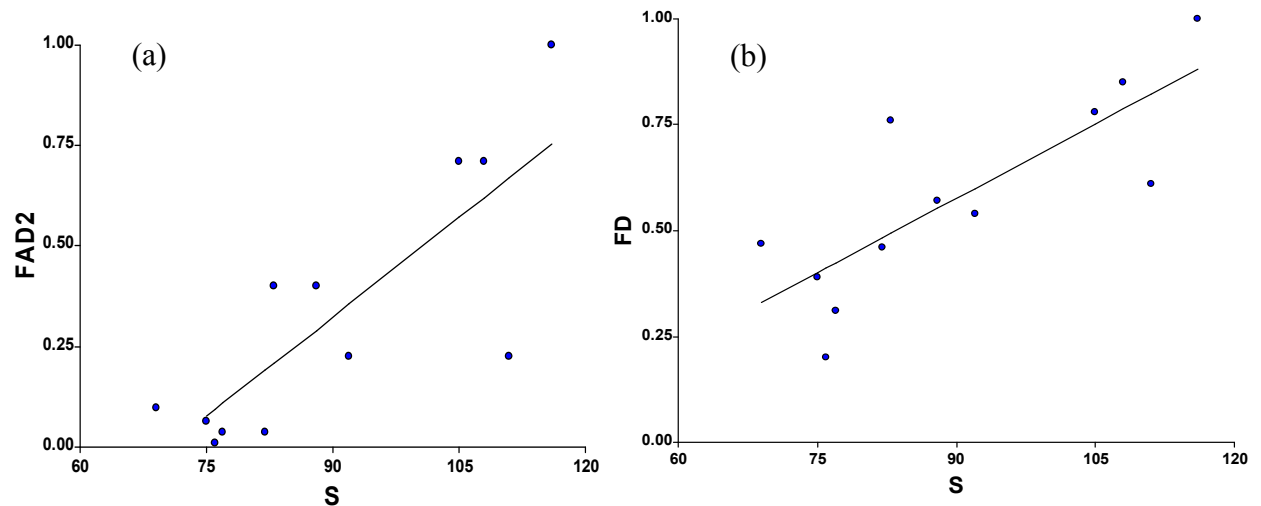


Figura 9. (a) Regresión lineal entre FAD2 (a) y FD (b) con densidad de especies en 1 ha para las doce parcelas de los cuatro tratamientos en los bosques de Tirimbina y Corinto.

Los análisis de regresión resaltaron que el índice FAD2 presentó una correlación lineal con la densidad especies por parcela ($R^2= 0.65$ y $p= 0.0014$) (Figura 9a). La correlación FD y densidad de especies total por parcela también fue positiva ($R^2=0.64$ y $p=0.0017$) (Figura 9b).

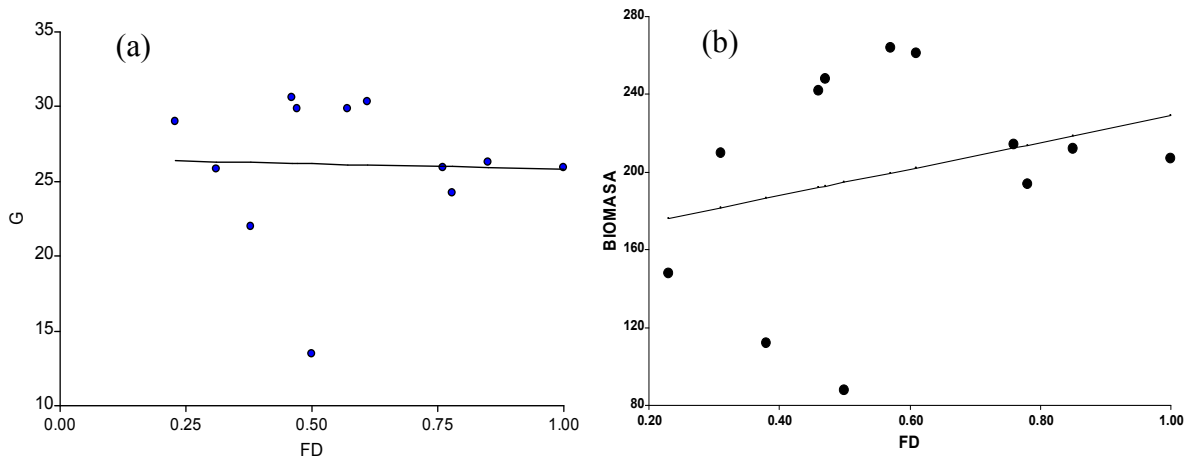


Figura 10. Regresión lineal entre FD y área basal en $m^2 ha^{-1}$ (a) y biomasa en $Ton ha^{-1}$ (b) para las doce parcelas de los cuatro tratamientos en los bosques de Tirimbina y Corinto.

La correlación FD y área basal por hectárea no presentó regresión significativa y tiene una tendencia nula (Figura 10a). Para la biomasa y su relación con FD se encontró una tendencia positiva pero no fue significativa ($R^2=0.08$ $p=0.3776$) (Figura 10b).

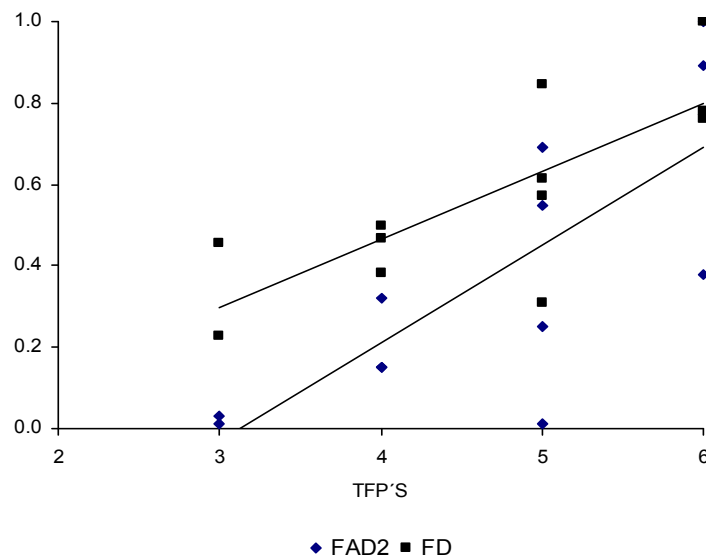


Figura 11. Regresión lineal del número de TFP's presente con los índices FAD2 y FD para las 12 parcelas de estudio en los bosques de Tirimbina y Corinto.

La diversidad de TFP's estuvo correlacionada linealmente con los dos índices de diversidad funcional FAD2 ($R^2=0.57$ $p=0.0057$) y FD ($R^2=0.60$ $p=0.0032$), las dos tuvieron la misma

correlación con el número de grupos funcionales presentes en cada parcela. Al igual las dos medidas estuvieron altamente correlacionadas entre sí, lo que muestra que indistintamente las dos medidas pueden ser usadas encontrando resultados similares (Figura 11).

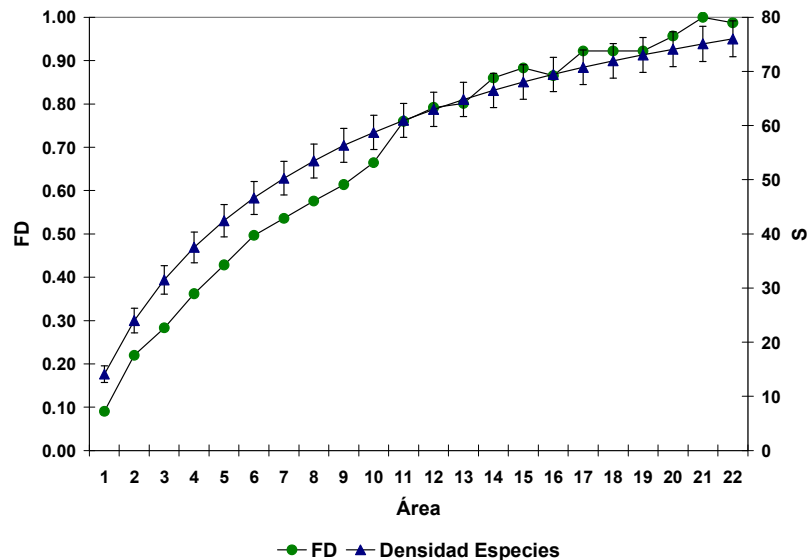


Figura 12. Curva de acumulación de especies dominantes (Curva suavizada) y curva de acumulación de FD (Curva irregular) en un área de muestreo de 22 ha en los bosques de Tirimbina y Corinto.

La DF acumulada aumenta proporcionalmente con respecto al número de especies de la curva de acumulación por área y presentó un valor máximo cuando la curva de acumulación alcanzó un valor de 76 especies, a partir de ahí el valor de FD no alcanza una asíntota claramente definida (Figura 12).

5.4 Discusión

5.4.1 Riqueza y composición de TFP's

La riqueza de grupos funcionales como medida de diversidad funcional ha sido ampliamente propuesta para relacionar la diversidad de las comunidades con el funcionamiento ecosistémico (Hooper *et al.* 2002). Esta medida de DF es consistente con las correlaciones encontradas en el presente estudio, donde la riqueza de TFP's aumenta proporcionalmente con el número de especies de las 12 parcelas.

El estudio de la dinámica de perturbación de la zona muestra que los bosques aprovechados y los bosques sin aprovechamiento no difieren en riqueza y composición taxonómica de plantas después de un periodo de tres años evaluado por Delgado *et al.* (1997). Esta tendencia se presentó igualmente con los grupos funcionales, los cuales dependen de la riqueza de especies, ya que no se encontraron diferencias significativas en la riqueza de TFP's entre tratamientos.

Por otra parte, explorando la medida de la composición de la DF tomando el área basal y la biomasa proporcional que aporta cada TFP dentro de cada tratamiento, se encontraron diferencias significativas en la dominancia del TFP 5 (Leguminosas y otras), el cual tiene los más altos contenidos de N y P y esta dominado por los géneros *Inga* y *Pentaclethra*. Estas diferencias significativas fueron solo para el tratamiento de BSEC, en el cual solamente el 16% del área basal total y el 19% de la biomasa son aportados por el TFP mencionado. Esto se debe en parte a la menor abundancia de la especie dominante de los bosques que es *Pentaclethra*, la cual es la que más individuos tiene en todos los bosque de la zona y alcanza dominancias en área basal del 30% (Ramos-Bendaña y Finegan 2007). La falta de este TFP puede tener implicaciones funcionales en cuanto a la dinámica del N, el cual es fundamental durante la sucesión secundaria (Vitousek *et al.* 1989).

La mayoría de estudios de dinámica sucesional de bosques secundarios se han centrado en aspectos estructurales y las características funcionales no se han explorado a fondo (Guariguata y Ostertag 2002). Así, el hecho de que en algunos TFP's no existan diferencias significativas puede ser un indicador de que las funciones ligadas a estos grupos ya se están cumpliendo en estos bosques en sucesión, ya que desde el punto de vista funcional un bosque podría recuperar algunas funciones mucho antes de recuperar atributos florísticos similares a bosques sin perturbaciones (Guariguata y Ostertag 2002).

En cuanto a las implicaciones de estas diferencias dentro del TFP5 es de resaltar que el aporte de este grupo en cuanto a ciclaje de nutrientes podría ser superior que el resto de TFP's por sus altos contenidos foliares de N y P, pero se debe tener en cuenta también la cantidad de hojarasca que las especies de este TFP aportan al suelo. Sin embargo, la influencia de las

especies de este TFP solo se puede reconocer realizando las pruebas necesarias bajo condiciones controladas y en la actualidad este tipo de estudios no existen para la zona.

El TFP2 también presentó diferencias significativas entre los tratamientos en cuanto a dominancia en área basal, el BSEC y el BSAF fueron los que presentaron menos área basal y biomasa para este TFP que esta compuesto por especies demandantes de luz y con características adquisitivas en el marco general de las estrategias de las plantas (Westoby 1998). Por el contrario, los bosques intervenidos BCAFS y BCAF presentaron una mayor presencia de estas especies. La presencia de este tipo de especies esta asociada a claros en el bosque, puesto que especies representativas del grupo como *C. insignis*, *C. spathulata*, *C. pleiostemona*, *J. copaia*, *P. bicolor* y *S. recordiana*, logran desarrollarse como adultos y aumentar su crecimiento en áreas disturbadas (Budowski 1965, Finegan *et al.* 1999).

Parece que el BSEC tiene un nivel de perturbación menor al que se esperaría debido a su estado de recuperación, las especies del TFP2 ya han cumplido su etapa de sucesión, esto esta acorde con la edad de estos bosques que oscila entre 20-30 años (Chazdon *et al.* 2007) y las observaciones de Finegan (1996) que destaca la presencia de géneros como *Inga*, *Jacaranda*, *Laetia*, *Simarouba* y *Vochysia* en los bosques estudiados y la falta de dominancia de especies del TFP2. También se suma a esto que en la zona de estudio se ha demostrado que en las zonas donde se han cortado bosques no se observa dominancia de las especies típicas pioneras para nuestro caso TFP2, sino que por el contrario dominan especies de los géneros *Vochysia*, *Casearia*, *Laetia* y *Simaruba*, las cuales se resaltan también como dependientes de luz (Guariguata 1999), y en el presente estudio pertenecen a los TFP3 y TFP4. Al mismo tiempo, los bosques sin intervención tienen una baja presencia de estas especies por lo que se asume que en el área de las tres repeticiones de este tratamiento se han presentado algunas perturbaciones naturales como caídas de árboles o ramas, de ahí la igualdad estadística de la dominancia de este TFP.

El TFP2 es de importancia para la dinámica a corto plazo de nutrientes y su presencia o ausencia determina y regula los procesos de descomposición de la hojarasca en las primeras etapas de la sucesión secundaria, el aporte y dinámica de nutrientes va a depender de la cantidad y la calidad de de las hojas producto del recambio (Guariguata y Ostertag 2002). Este

es un tema que se puede abordar prontamente con la caracterización foliar aportada en el presente estudio, correlacionándolo con tasas de descomposición y factores edáficos, los cuales son los que determinan en gran parte las trayectorias de la sucesión (Guariguata y Ostertag 2002).

La ausencia de las palmas en el bosque secundario y su dominancia en los otros tratamientos debe tener implicaciones en la dinámica de nutrientes de los bosques, ya que por sus propiedades foliares como bajo contenido de nutrientes y alta resistencia foliar a la tensión (Fernández-Méndez *et al.* en prep), su baja tasa de descomposición de hojarasca (Clark y Clark 1991) y su alta abundancia en los bosques estudiados (Ramos-Bendaña y Finegan 2007) crean una disyuntiva entre calidad y cantidad de hojarasca, lo cual plantea la necesidad de conocer en los bosques de estudio cual es el papel de la permanencia de el tipo de hojarasca que aportan las palmas.

5.4.2 Índices de diversidad funcional

FAD2 y FD son índices que dependen directamente del número de especies y no tiene en cuenta la composición de cada comunidad estudiada (Walker 1999, Ricotta 2005), es decir depende únicamente del número de especies y sus rasgos. Así, a mayor número de especies el índice se incrementa, aquí se calcularon FAD2 y FD con base en la caracterización de rasgos de 93 especies dominantes, por lo que se observa que a mayor número de especies dominantes en cada comunidad mayor es FAD2 y FD. Petchey y Gaston (2002) demostraron en pasturas que el índice FD depende del número de especies, para nuestro caso la curva FD vs. número de especies muestra las mismas tendencias directamente proporcionales de los experimentos en pasturas.

El cálculo de curvas de acumulación de especies es muy común en el estudio de la diversidad taxonómica, el número de especies depende del número de individuos y del área evaluada. y según el tipo de ecosistema alcanza un valor asintótico a determinado número de árboles o área determinada (Berry 2004). Con base en este principio y la relación FD y número de especies se recalculó FD mediante el aumento del área muestreada y la consiguiente aparición de nuevas especies hasta alcanzar el valor máximo de la presencia de especies dominantes en las 22 parcelas existente en la zona de estudio. Wright (1996) destaca que para el caso de los

bosques tropicales la diversidad de especies aumenta directamente su productividad primaria y la estabilidad, pero a su vez por la amplia diversidad y respuesta de las especies forestales a los diferentes gradientes ambientales hace que exista un comportamiento asintótico de la diversidad frente al funcionamiento de los bosques, lo que plantea un concepto de redundancia funcional entre especies. Estos conceptos en la actualidad para bosques son completamente hipotéticos y para el estudio actual no comprobamos esta hipótesis de redundancia.

Al usar la acumulación de especies como medida recíproca del funcionamiento ecosistémico representado en el índice FD, no se obtuvo una tendencia contundente hacia un valor asintótico con respecto a la presencia de especies dominantes. Se puede decir que FD de especies dominantes puede aumentar para los bosques estudiados cuando el tipo de bosque tenga más de 76 especies por hectárea, pero el valor de FD no dependerá solamente del número de especies sino de las diferencias entre los rasgos de estas especies. Los estudios de Petchey (2002, 2006) no encuentran un valor asintótico de FD, a medida que aumentan la riqueza de especies, estos muestran un valor máximo de 40 especies para los sitios de pasturas estudiados.

La tendencia encontrada para el índice FD refleja que el ecosistema no llega a un punto donde las características (valores de los rasgos) de muchas especies sean iguales, lo que hace que las distancias ecológicas (Walker 1999) sigan aumentando, y no se anulen, por lo que el índice FD tiende a seguir aumentando. Las implicaciones de no haber encontrado el valor asintótico que refleje una redundancia funcional, nos lleva a concluir que no sabemos cuál sería el valor mínimo de especies para conservar un valor de FD estable. Por consiguiente, queda planteada la redundancia funcional como una hipótesis que no ha sido probada para bosques neotropicales, quedando mucho por explorar de su influencia sobre los procesos y cómo podría esta usarse como indicador del grado de estabilidad y productividad mínima de los ecosistemas boscosos y los servicios ecosistémicos que estos brindan.

La riqueza de TFP's estuvo correlacionada linealmente con los dos índices de diversidad funcional FAD2 y FD; los dos tuvieron la misma correlación con el número de TFP's presentes en cada parcela. Al igual las dos medidas estuvieron altamente correlacionadas entre sí, lo que muestra que indistintamente las dos medidas pueden ser usadas encontrando

resultados similares. Las medidas de diversidad funcional FAD2 y FD, son recíprocas de las medidas tradicionales de riqueza y equidad de especies (Ricotta 2005). Por lo que se deben tomar índices que incluyan las abundancias y pesos de los rasgos de las especies para profundizar en la medición de DF en bosques tropicales. Y por otro lado se concluye que ante ecosistemas ampliamente diversos como los bosques tropicales, se debe buscar la caracterización de más especies que las evaluadas aquí para poder inferir aún más en el funcionamiento de los bosques con base en la DF.

Las mejores medidas de diversidad funcional serán las que combinen la caracterización de rasgos de las especies y las abundancias de estas en una comunidad (Ricotta 2005). En el presente estudio se abordó esta problemática mediante el análisis multivariado de la composición de los grupos funcionales y mostró una dimensión más amplia de la funcionalidad de los tratamientos estudiados, al presentar más en detalle la dimensión y posibles implicaciones de los TFP complementando la medida de la riqueza de TFP's.

Los modelos teóricos y experimentales sugieren que la diversidad de especies (Purvis y Hector 2000) y más aún la diversidad funcional (Díaz y Cabido 2001) aumentan la productividad de los ecosistemas, pero todos estos supuestos se dan bajo condiciones controladas, como el experimento de Naeem (1996) en el que se probó el aumento de la productividad primaria neta con el aumento de el número de especies. Sin embargo en observaciones de campo las tendencias no son claras y en ocasiones contradictorias (Naeem 2002)

Tilman (1997) demostró que el número de especies aumenta el número de grupos funcionales en un ecosistema en un experimento a través de 289 parcelas de pasturas donde la riqueza de especies y a su vez la riqueza de grupos funcionales aumentaron el contenido de biomasa. Este experimento alcanza un valor máximo de 35 especies y cuando se utilizan los grupos funcionales el experimento toma como base seis TFP's, los resultados encontrados acá están acordes con estos postulados por la correlación encontrada entre riqueza de TFP's y la biomasa total por parcela.

La biomasa aumenta con el número de grupos funcionales presentes en experimentos controlados realizados en pasturas (Tilman 1997, Petchey y Gaston 2002). Estas

investigaciones se han logrado realizar mediante manipulación de factores biofísicos y establecimiento de parcelas con presencia de unos TFP's y ausencia de otros. Se han utilizado grupos identificados *a priori* como las leguminosas y plantas C3 o C4. Cuando se abordó la relación TFP's y la biomasa en los bosques de estudio, al correlacionar la biomasa con el número de TFP's en cada parcela, se presenta una tendencia positiva pero no es clara y tiene un coeficiente de correlación bajo. No se encontraron patrones contundentes ya que son múltiples los factores influyentes que están por encima de la riqueza de especies y de TFP's los que han determinado la productividad de estos bosques, destacándose para los presentes estudio la historia de perturbación. Esto mismo lo resaltan Loreau *et al.* (2001), afirmando que son múltiples las dimensiones de factores biofísicos y que sus interacciones son las que modelan la productividad de un ecosistema.

La tendencia encontrada acá es opuesta al estudio de Bulla, citado por Naeem (2002), que evaluó la biomasa y la diversidad de varios sitios en una sabana, encontrando una relación negativa entre número de especies de plantas y biomasa. Para el caso de los bosques de estudio, los factores físicos que influyen sobre el establecimiento y diversidad de individuos, especies y/o grupos se consideraron como uniformes en todas las parcelas. Factores como temperatura, viento y humedad son relativamente constantes para la zona de estudio, pero los factores bióticos como dispersión, polinización, germinación de semillas, mortalidad y reclutamiento se ven afectados por todas las interacciones del ambiente físico y las propiedades de cada especie. Esto hace que sea una fuente más de variación dentro y entre tratamientos que será parte del error experimental, la cual no permitió mostrar más claramente la influencia de la dimensión de riqueza de especies y de TFP's en el estado actual de la productividad de los tratamientos.

Esta tendencia entre riqueza de TFP's y biomasa se observa a través del gradiente de perturbación propuesto en los cuatro tratamientos, el BSEC obtuvo la menor valor de DF al igual que la biomasa de estos bosques es la menor de todos los tratamientos. El BSAF es el que mayor biomasa contiene y los dos niveles de intervención para aprovechamiento de madera presentan valores fluctuantes en DF y biomasa, por lo que estas fluctuaciones son atribuidas a todas las fuentes de variación nombradas anteriormente sumadas a las

interacciones con la perturbación antrópica, la cuales se manifiestan en la composición de los TFP's y estos a su vez influyen en la cantidad de biomasa.

5.5 Conclusiones

- La riqueza de TFP's y sus abundancias relativas son un indicador del potencial del aporte en los procesos ecosistémicos de la alta diversidad de especies leñosas que están presentes en los bosques tropicales. Procesos como la productividad representada en la biomasa de estos bosques son altamente influenciados por las características que cada TFP identificado posee, este potencial del enfoque funcional puede ser profundizado en la medida que se caractericen rasgos de toda la gama de especies forestales existentes en la zona de estudio.
- Los índices de DF que no tienen en cuenta las abundancias y los pesos del número de especies dentro de los grupos, pueden subestimar la DF de los bosques, por lo que su aplicación debe tener en cuenta todas las interacciones propuestas para este tipo de ecosistemas y no llegar a conclusiones erradas. Los valores de DF encontrados en el presente estudio son una mirada parcial del papel que juegan los bosques tropicales en procesos importantes a nivel global y regional como el ciclaje de nutrientes y la captura y almacenamiento de carbono.
- La mejor medida de DF utilizada en el presente estudio fue la composición de los grupos funcionales representada en las dominancias en área basal y biomasa con respecto al total de cada TFP en los tratamientos comparados. Ya que expreso más la variabilidad existente entre los diferentes tipos de bosque evaluados.
- Los índices de DF son de gran utilidad para explorar la redundancia funcional tomando como punto de partida un enfoque taxonómico, el cual es la base de estos índices. El desprendimiento de este enfoque debe ser sustentado en una evaluación *a posteriori*, pero teniendo en cuenta en los análisis el total de los grupos existentes en un ecosistema. No todas las medidas de DF reflejarán el potencial de los bosques en todos los procesos de interés, por lo que el conjunto de funciones del bosque deben ser evaluadas de forma

integral siempre conservando la visión ecosistémica que implican las generalizaciones en ecosistemas complejos como los bosques tropicales.

5.6 Recomendaciones

- Se debe continuar con la caracterización de rasgos de especies hasta llegar a la totalidad de la diversidad de especies de los bosques estudiados, esto con el fin de lograr determinar niveles superiores de redundancia funcional que permitan establecer mínimos de áreas de conservación acordes con factores de intervención y de dinámica del paisaje para la zona.
- Explorar el uso de otros índices que están surgiendo en la literatura de ecología funcional que tengan en cuenta la abundancia de especies, para lograr aproximaciones al papel de las especies en función de sus propiedades y dominancias con respecto a procesos ecosistémicos específicos de interés.
- Se pueden relacionar las medidas de DF con los servicios ecosistémicos que brindan en la actualidad los bosques estudiados a las poblaciones locales. Potencialmente el uso de especies como maderables se puede abordar como uno de los servicios que actualmente las comunidades y la sociedad de la zona captan directamente. Correlacionar el nivel de aprovechamiento de especies forestales y como este uso afecta procesos como captura y almacenamiento de carbono y estabilidad de los bosques, es un estudio en el que se puede incursionar a corto plazo, partiendo de los resultados presentados en esta investigación.

5.7 Bibliografía

- Berry, PE. 2002. Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. En: Ecología y conservación de bosques neotropicales. Guariguata M.R. y Kattan G.H. Edi. Ediciones LUR. 2002. p. 225-250.
- Bodowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15(1):40-42.
- Brown S; Gillespie AJ; Lugo. AE. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest Science* 35 (4):881-902.
- Carrera, F; Orozco, L; Sabogal, C. 1996. Manejo de un bosque muy húmedo de bajura Área de Demostración e Investigación Los Laureles de Corinto. En: *Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales Tropical*. Curso Intensivo Internacional Vol. 2. p. 1-11.
- CATIE. 1996. *Silvicultura y manejo de bosques naturales tropicales: curso intensivo internacional, material didáctico*. V2. Estudios de caso. CATIE. Turrialba, CR. 1996. 79 p.
- Chapin, FS. III; Zavaleta, ES; Eviner, VT; Naylor, R; Vitousek, PR; Reynolds, HL; Hooper, DU; Lavorel, S; Sala, OE; Hobbie, SE; Mack, MC; Díaz, S. 2000. Functional and societal consequences of changing biotic diversity. *Nature* 405:234-242.
- Chave, J; Muller-landau, HC; Baker, TR; Easdale, TA; Ter Steege, H; Webb, CO. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16(6):2356–2367.
- Chazdon, RL; Letcher, SG; van Breugel, M. Mart´inez-Ramos, M; Bongers, F; Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of Royal Society B*. 362:273–289.
- Clark, DB; Clark, DA. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79:447-457.
- Clark, DA; Clark, DB. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* 9(3):981-997.
- Colwell, RK. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from simples. Version 8. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.

- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; ter Steege, H; Morgan, HD; van der Heijden, MGA; Pausas, JG; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Delgado, D; Finegan, B; Zamora, N; Meir, P. 1997. Efectos del aprovechamiento y el tratamiento silvicultural en un bosque húmedo del noreste de Costa Rica. Serie Técnica. Informe Técnico No. 298. CATIE. Turrialba C.R. 55 p.
- Díaz, S; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change: a multiscale approach. *Journal of Vegetation Science* 8:463-474.
- _____ ; Cabido, M; Casanoves, F. 1999. Functional implications of traits-environment linkages in plant communities. *En: Weiher, E; Keddy, P. eds. Ecological Assembly Rules. Perspectives, Advances, Retreats. Cambridge. p. 338-362.*
- _____ ; Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11):646-654.
- _____ ; Noy-Meir, I; Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38:497-508.
- _____ ; Gurvich DE; Pérez HN; Cabido M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 37(1-2):135-140.
- _____ ; Hodgson, JG; Thompson, K; Cabido, M; Cornelissen, JHC; Jalili, A; Montserrat-Martí, G; Grime, JP; Zarrinkamar, F; Asri, Y; Band, SR; Basconcelo, S; Castro-Díez, P; Funes, G; Hamzehee, B; Khoshnevi, M; Pérez-Harguindeguy, N; Pérez-Rontomé, MC; Shirvany, FA; Vendramini, F; Yazdani, S; Abbas-Azimi, R; Bogaard, A; Boustani, S; Charles, M; Dehghan, M; de Torres-Espuny, L; Falczuk, V; Guerrero-Campo, J; Hynd, A; Jones, G; Kowsary, E; Kazemi-Saeed, F; Maestro-Martínez, M; Romo-Díez, A; Shaw, S; Siavash, B; Villar-Salvador, P; Zak, M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295-304.
- Díaz, S; Fargione, J; Stuart Chapin, FS. III; Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4(8): e277. DOI: 10.1371/journal.pbio.0040277
- Fernández-Méndez, F; Finegan, B; Casanoves, F. (en preparación). Tipos funcionales de árboles en bosques muy húmedos tropicales del norte de Costa Rica: Aporte de los rasgos foliares y de tallo. Tesis MSc. CATIE

- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management*. 47(1-4):295-322.
- _____. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends in ecology and evolution*. 11:119-124
- _____; Camacho, M. 1999. Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988-1996. *Forest Ecology and Management* 121:177-189
- _____; Camacho, M; Zamora N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121:159-176.
- Flores-Vindas, E; Obando-Vargas, G. 2003. Árboles del trópico húmedo. Importancia socioeconómica. Cartago. Editorial Tecnológica de Costa Rica. 2003. 922 p.
- Gotelli, N; Colwell, RK. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- Grime, JP; Thompson, K; Hunt, R; Hodgson, JG; Cornelissen, JHC; Rorison, IH; Hendry, G. AF; Ashenden, TW; Askew, AP; Band, S.R; Booth, RE; Bossard, CC; Campbell, BD; Cooper, JE. L; Davison, AW; Gupta, PL; Hall, W; Hand, DW; Hannah, MA; Hillier, SH; Hodgkinson, DJ; Jalili, A; Liu, Z; Mackey, JML; Matthews, N; Mowforth, MA; Neal, RJ; Reader, RJ; Reiling, K; Ross-Fraser, W; Spencer, RE; Sutton, F; Tasker, DE; Thorpe, PC; Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos* 79: 259-281.
- Guariguata, MR; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. Ecología y conservación de bosques neotropicales. En: Guariguata M.R. y Kattan G.H. Eds. Ediciones LUR. 2002. p. 225-250.
- _____. 1999. Early response of selected tree species to liberation thinning in a young secondary forest in northeastern Costa Rica. *Forest Ecology and Management*. 124:255-261.
- Haggar, JP; Ewel, JJ. 1997. Primary Productivity and Resource Partitioning in Model Tropical Ecosystems. *Ecology*. 78(4):1211-1221.
- Hooper, DU; Vitousek, PM. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277:1302-1305.
- _____; Solan, M; Symstad, A; Diaz, S; Gessner, MO; Buchmann, N; Degrange, V; Grime, JP; Hulot, F; Mermillod-Blondin F; Roy, J; Spehn, E; van Peer, L. 2002. Species

- diversity, functional diversity and ecosystem functioning. En: Biodiversity and Ecosystem functioning. Synthesis and perspectives. Loreau M; Naeem, S. y Inchausti P. Eds. Oxford. University Press. 2002. 283 p.
- InfoStat. 2007. Manual del Usuario. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas Argentina.
- Kohler, P; Ditzer, T; Huth, A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16:591-602.
- Loreau, M; Naeem, S; Inchausti, P; Bengtsson, J; Grime, JP; Hector, A; Hooper, DU; Huston, MA; Raffaelli, D; Schmid, B; Tilman, D; Wardle, DA. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294:804-808
- Lugo, AE. 1992. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. *Ecological Monographs* 62:1-41.
- Mason, NWH; MacGillivray, K; Steel, JB; Wilson, JB. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14:571-578
- Mata, R. 1997. Estudio detallado de suelos: áreas de demostración e investigación La Tirimbina, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Universidad de Costa Rica, Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA). 52 p.
- Naeem, S. 2002. Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology*. 83(6):1537-1552.
- _____; Haakenson, K; Thompson, LJ; Lawton, JH; Crawley, MJ. 1996. Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species. *Oikos* 76:259-264.
- _____; Thompson, LJ; Lawler, SP; Lawton, JH; Woodfin, R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-737.
- Petchey OL; Gaston, KJ. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5:402-411.
- _____. 2002. Calculating FD. Home. Visitada 05-06-2007. Disponible en: <http://owensplace.wetpaint.com/page/Calculating+FD>
- _____; Hector, A; Gaston, KJ. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85 (3):847-857.

- _____ ; Gaston, KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741–758.
- Poorter, L; Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7):1733–1743
- Purvis, A; Hector, A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405:212-219.
- Quirós, D; Finegan, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica: definición de un plan operacional y resultados de su aplicación. CATIE, Serie técnica. Informe técnico No 225. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales, No 9. 25 p.
- _____ ; Finegan, B. 1996. Manejo en un bosque muy húmedo premontano, área de demostración e investigación La Tirimbina. En: Silvicultura y manejo de bosques naturales tropicales: curso intensivo internacional. Material didáctico. V.2 Estudios de caso. CATIE. Turrialba, C.R. 79 p.
- _____. 1998. Prescripción de un tratamiento silvicultural en un bosque primario intervenido de la zona atlántica de Costa Rica. *Manejo Forestal Tropical* No. 5. CATIE. 12 p.
- R Foundation for Statistical Computing. 2007. R versión 2.5.1 (2007-06-27). Disponible en: <http://www.r-project.org/>
- Ramos-Bendaña, ZS; Finegan, B. 2007. Red Ecológica de Conectividad Potencial. Estrategia para el manejo del paisaje en el Corredor Biológico San Juan-La Selva. *Recursos Naturales y Ambiente* 49:112-123.
- Ricotta, C. 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6:479-486
- Rosenfeld, JS. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98:156–162.
- Sabogal, C; Orozco VL; Artavia LM. 1991. Plan de manejo de un área experimental de bosque natural de la finca Los Laureles de Corinto, La Unión de Pococí. CATIE, Costa Rica. 16 p.
- Salgado-Negret, BE. 2007. Definición de tipos funcionales de especies arbóreas y caracterización de su respuesta a diferentes intensidades de perturbación en un bosque muy húmedo tropical mesoamericano. Tesis (Mag Sc). CATIE. Turrialba, CR. 151 p.
- Silver, WL; Brown, S; Lugo, A. 1996. Effects of Changes in Biodiversity on Ecosystem Function in Tropical Forests. *Conservation Biology*. 10(1):17-24.

- Tilman, D; Knops, J; Wedin, D; Reich, P; Ritchie, M; Siemann, E. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277:1300-1302.
- _____; Lehman, C. 2002. Biodiversity, composition, and ecosystem processes: theory and concepts. En: Kinzig, A.P; Pacala, W. y Tilman, D. Eds. *The functional consequences of biodiversity. Empirical progress and theoretical extensions*. Princenton University Press. Princenton, New Jersey. EU. 365 p.
- Tirimbina Rain Forest Center. 2007. Descripción física home page. (en línea). Sarapiquí, CR. Consultado octubre 22 de 2007. Disponible en: <http://www.tirimbina.org/about-us-physical.html>
- Vistousek, PM; Matson, PA; van Cleve, K. 1989. Nitrogen availability and nitrification during sucesion: primary, secondary, and old-fields seres. *Plant and Soil*. 115:229-239.
- 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.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199:213–227.
- Wright, IJ; Ackerly, DD. Bongers, F; Haras, KE; Ibarra-Manriquez, G; Martinez-Ramos, M; Mazer, SJ; Muller-Landau, HC; Paz, H; Pitman, NCA; Poorter, L; Silman, MR; Vriesendorp, CF; Webb, CO; Westoby, M; Wright, SO. 2007. Relationships Among Ecologically Important Dimensions of Plant Trait Variation in Seven Neotropical Forests. *Annals of Botany* 99: 1003–1015.
- _____; Reich, PB; Westoby, M; Ackerly, DD; Baruch, Z; Bongers, F; Cavender-Bares, J; Chapin, T; Cornelissen, JHC; Diemer, M; Flexas, J; Garnier, E; Groom,PK; Gulias, J; Hikosaka, K; Lamont, BB; Lee, T; Lee, W; Lusk, C; Midgley, JJ; Navas, ML; Niinemets, U; Oleksyn, J; Osada, N; Poorter, H; Poot, P; Prior, L; Pyankov, VI; Roumet, C; Thomas, SC; Tjoelker, MG; Veneklaas, MJ; Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.
- Wright, SP. 1996. Plant species diversity and ecosystem functioning in tropical forest. En: Orians, G.H, Dirzo, R. and Cushman, J.H. Eds. *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests. Ecological studies*; V. 122. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. p. 11-28.

Ziltener, TPJ; Finegan, B; Sell, J; Koellner, T. En preparación. Long-term dynamics of biomass accumulation and carbon sequestration in neotropical secondary forest permanent sample plots