

ANGELA GIOCONDA JAIMES CORONADO

**PATRONES DE DIVERSIDAD, ESTRUCTURA Y STOCK DE CARBONO EN LOS
BOSQUES SECOS DE COLOMBIA: CONTRIBUCIONES PARA LA
RESTAURACIÓN DE ESTOS ECOSISTEMAS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Sebastião Venâncio Martins

VIÇOSA - MINAS GERAIS

2020

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade Federal de
Viçosa - Campus Viçosa

T

J25p
2020

Jaimes Coronado, Angela Gioconda, 1991-
Patrones de diversidad, estructura y stock de carbono en los
bosques secos de Colombia : contribuciones para la restauración
funcional de estos ecosistemas / Angela Gioconda Jaimes Coronado. -
Viçosa, MG, 2020.

93 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui apêndices.

Orientador: Sebastião Venâncio Martins.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Biodiversidade florestal. 2. Microclimatologia florestal.
3. Fitogeografia. 4. Estrutura do solo. 5. Solos - Efeito do carbono.
I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Engenharia
Florestal. Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal. II. Título.

CDD 22. ed. 634.9

ANGELA GIOCONDA JAIMES CORONADO

**PATRONES DE DIVERSIDAD, ESTRUCTURA Y STOCK DE CARBONO EN LOS
BOSQUES SECOS DE COLOMBIA: CONTRIBUCIONES PARA LA
RESTAURACIÓN DE ESTOS ECOSISTEMAS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 28 de setembro de 2020.

Assentimento:



Angela Gioconda Jaimes Coronado
Autora



Sebastião Venâncio Martins
Orientador

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus pelo dom da vida.

À minha mãe Socorro Coronado Roa pelo seu esforço, apoio para eu conseguir voar até esta vitória. Suas sábias palavras sempre serão a força que eu necessito.

A toda minha família, em especial meus irmãos Judy e Jaime, meu padrasto Guillermo pelas valiosas colaborações ao longo deste caminho.

Ao meu companheiro e parceiro Arthur pelo apoio incondicional, força e carinho com que abraçou meu sonho. E a família brasileira Araújo Silva que me acolheu com grande amor e respeito.

Aos professores do Departamento de Engenharia Florestal - DEF com os que tive o privilégio de compartilhar e aprender. Em especial, ao professor e orientador, Sebastião Venâncio Martins, pela oportunidade e confiança depositada, por ter abraçado minha ideia e acreditado em minha capacidade.

Ao Doutor Pedro Manuel Villa, pelos conhecimentos transmitidos, paciência, tempo e dedicação, sendo fundamental para a concretização deste trabalho.

Aos funcionários do DEF, em especial Alexandre e Dilson, por sempre estarem dispostos a ajudar na resolução das pendências ao longo deste caminho.

Aos membros do Laboratório de Restauração Florestal - LARF, companheiros e amigos pela parceria de sempre. E a todos amigos Brasileiros e estrangeiros que fizeram essa experiência inesquecível.

À Universidade Federal de Viçosa, que me proporcionou a realização de um grande objetivo da minha vida.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos, primordial nesta caminhada.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

BIOGRAFIA

Angela Gioconda Jaimes Coronado, filha de Socorro Coronado Roa, nasceu em 15 de outubro de 1991, em Málaga, Santander, Colômbia. Em 2012, iniciou o curso de Engenharia Florestal, na Universidad Industrial de Santander – Colômbia. Durante a graduação realizou Intercâmbio Acadêmico Internacional no Laboratório de Restauração Florestal, na Universidade Federal de Viçosa, durante cinco meses, e finalizou o curso de Engenharia Florestal em setembro de 2017.

Em 2018, iniciou seus estudos no curso de Mestrado em Ciência Florestal, Universidade Federal de Viçosa, no Laboratório de Restauração Florestal, submetendo-se à defesa da dissertação para obtenção do título de *Magister Scientiae* em setembro de 2020.

RESUMEN

CORONADO, Angela Gioconda Jaimes, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, setembro de 2020. **Patrones de diversidad, estructura y stock de carbono en los bosques secos de Colombia: contribuciones para la restauración de estos ecosistemas.** Orientador: Sebastião Venâncio Martins.

El bosque seco Tropical (bs-T) es el ecosistema más degradado de Colombia, principalmente por la influencia de factores antropogénicos. Sin embargo, la decisión de llevar a cabo una restauración eficaz en un ecosistema altamente degradado depende del conocimiento científico de la ecología. Además, los estudios ecológicos de las relaciones entre patrones de comportamiento proporcionan información sobre el estado real de la biodiversidad. Así, el objetivo principal de esta investigación fue obtener relaciones de los patrones de diversidad, estructura y stock de carbono en comunidades arbóreas en el bs-T de Colombia, como un aporte a la restauración funcional de estos ecosistemas. La investigación fue dividida en tres capítulos, el primero describió la distribución geográfica y los patrones fitogeográficos de los fragmentos en el bs-T de Colombia, el segundo evaluó los efectos del factor abiótico (déficit hídrico climatológico), atributos taxonómicos (composición de especies y riqueza) y atributos estructurales (densidad de la madera y diámetro máximo del árbol) sobre el carbono almacenado en la biomasa aérea en el bs-T de Colombia y el tercero analizó la relación entre la estructura y la riqueza de los árboles con el almacenamiento de carbono en el suelo en el bs-T de Colombia. Fue utilizada una base de datos que recopila información sobre la composición florística en el bs-T Colombiano, y bases de datos globales para la construcción de una nueva base de datos, con información sobre patrones ecológicos a lo largo de un gradiente latitudinal. Se usaron diferentes métodos estadísticos y tipos de modelos para probar las relaciones ecológicas. Este estudio mostró la distribución fitogeográfica del bs-T, describió la variabilidad florística e identificamos las especies de alto valor ecológico en un lugar determinado. Los resultados fitogeográficos, demostraron que existe una alta variación florística en los diferentes taxones (familia, género y especie), y de su abundancia y riqueza a nivel local y regional. Los patrones fitogeográficos observados en este estudio son fundamentales para identificar los sitios prioritarios para conservación y restauración de un ecosistema que ha sido fuertemente fragmentado. Se encontró relaciones macroecológicas donde la distancia geográfica y déficit hídrico climatológico influyen en las diferencias de la riqueza y composición de especies arbóreas. El diámetro de árbol (DBHmax), es el principal

predictor en el incremento del almacenamiento de carbono. Además, contribuimos en el conocimiento de las relaciones funcionales entre diversidad-biomasa en el bs-T, donde el carbono estuvo mejor representado en los sitios con mayor riqueza de especies. Por tanto, la variabilidad del carbono depende de la estructura de la biodiversidad y ésta a su vez está determinada por el estado de conservación en el que se encuentran los bosques secos secundarios. Además, tan solo el 1.05% de las especies controlaron más de la mitad (50.12%) del almacenamiento de carbono en los bosques secos de Colombia. Finalmente buscamos aportar al conocimiento funcional basado en el almacenamiento de carbono en los bosques secos de Colombia, para que sean creadas estrategias de restauración cada vez más adecuadas con las necesidades del ecosistema y que contribuyan en los esfuerzos globales de mitigación del cambio climático.

Palabras-clave: Diversidad. Gradientes climáticos. Fitogeográfico, Estructura, Carbono sobre el suelo.

ABSTRACT

CORONADO, Angela Gioconda Jaimes, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, September, 2020. **Patterns of diversity, structure and carbon stock in dry forests of Colombia: contribution to the functional restoration of these ecosystems.** Adviser: Sebastião Venâncio Martins.

The dry tropical forest (bs-T) is the most degraded ecosystem in Colombia, mainly due to the influence of anthropogenic factors. However, the decision to carry out an effective restoration in a highly degraded ecosystem depends on scientific knowledge of ecology. Furthermore, ecological studies of the relationships between behavior patterns provide information on the real state of biodiversity. Thus, the main objective of this research was to obtain relations of the patterns of diversity, structure and carbon stock in tree communities in the bs-T of Colombia, as a contribution to the functional restoration of these ecosystems. The research was divided into three chapters, the first described the geographic distribution and phytogeographic patterns of the fragments in Colombia's fs-T, the second evaluated the effects of the abiotic factor (climatological water deficit), taxonomic attributes (species composition and richness) and structural attributes (wood density and maximum tree diameter) on carbon stored in aerial biomass in Colombia's fs-T and the third analyzed the relationship between tree structure and wealth with carbon storage on the ground at Colombia's fs-T. A database was used that gathers information on the floristic composition in Colombia's bs-T, and global databases for the construction of a new database, with information on ecological patterns along a latitudinal gradient. Different statistical methods and types of models to test ecological relationships. This study showed phytogeographic distribution of the bs-T, described the floristic variability and identified the species of high ecological value in a given location. The phytogeographic results showed that there is a high floristic variation in the different taxa (family, genus and species), and of their abundance and richness at the local and regional level. The phytogeographic patterns observed in this study are fundamental to identify the priority sites for conservation and restoration of an ecosystem that has been strongly fragmented. Macroecological relationships were found where geographic distance and climatological water deficit influence differences in the richness and composition of tree species. The tree diameter (DBHmax) is the main predictor of the increase in carbon storage. In addition, we contribute to the knowledge of the functional relationships between diversity-biomass in the bs-T, where carbon was better represented in the sites with

the highest species richness. Therefore, the variability of carbon depends on the structure of biodiversity and this in turn is determined by the state of conservation in which the secondary dry forests are found. Furthermore, only 1.05% of the species controlled more than half (50.12%) of the carbon storage in the dry forests of Colombia. Finally, we seek to contribute to the functional knowledge based on carbon storage in the dry forests of Colombia, so that restoration strategies are created more and more adapted to the needs of the ecosystem and that contribute to global efforts to mitigate climate change.

Keywords: Diversity. Climate gradients. Phytogeographic. Structure Aboveground carbon stock.

SUMÁRIO

INTRODUCCIÓN GENERAL	10
CAPÍTULO 1: Bosque seco tropical de Colombia: Distribución geográfica y patrones fitogeográficos.	17
CAPÍTULO 2: Patrones de diversidad, estructura y stock de biomasa en comunidades arbóreas a lo largo de un gradiente climático en el bosque seco tropical de Colombia	36
CAPÍTULO 3: Relación entre la estructura y riqueza de especies arbóreas con el almacenamiento de carbono sobre el suelo en bosques secos de Colombia: relevancia de especies Hiperdominantes	59
CONCLUSIONES GENERALES	87
APÉNDICES	88

INTRODUCCIÓN GENERAL

El bosque neotropical tiene la mayor diversidad de especies vegetales del mundo (Gentry, 1982; Balslev et al. 1998), abriga entre 90,000 a 110,000 (37%) especies de plantas (Antonelly y Sanmartín, 2011) distribuidas desde el centro de México hacia el sur de Brasil, incluyendo Centroamérica, las islas del Caribe y casi toda Sudamérica (Murphy y Lugo, 1986; Conservancy, 2005; Antonelly y Sanmartín, 2011). En esta región se encuentra el bosque seco Tropical (bs-T) (Sánchez-Azofeifa et al. 2005), el 51% en Sudamérica, el 39% en Norte y Centroamérica y el 9% en las islas del Caribe (Miles et al. 2006). En Colombia, bs-T representa el 6.5% de la extensión del bioma en el continente americano (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010), que tenía una extensión de 88829 km², pero el 92% ya se ha transformado en pastos, cultivos y áreas urbanas (González-Martínez et al. 2018), provocando que actualmente solo el 8% (7200 km²) de bs-T original persiste en forma de mosaicos (García et al. 2014), este es el hogar de 2600 especies de plantas, 83 de las cuales endémicas (Pizano et al. 2014). Por lo tanto, bs-T es el ecosistema más amenazado y de mayor prioridad para la conservación de Colombia (Forero-Median y Joppa, 2010; Pizano et al. 2014). Sin embargo, los estudios sobre la ecología de los bosques secos en Colombia aún son limitados, principalmente para evaluar y explicar la relación entre la diversidad y el funcionamiento del ecosistema (por ejemplo, las reservas de carbono) sobre gradientes climáticos, lo que definiría criterios de conservación adecuados.

El bosque seco tropical tiende a ser resiliente en términos de estructura (Derroire et al. 2016), riqueza y composición (Quesada et al. 2009; Lebrija-Terejos et al. 2010; Derroire et al. 2016), lo cual ocurre durante la sucesión secundaria (Vargas, 2015; Derroire et al. 2016). Estos bosques tropicales tienen serios problemas de degradación y fragmentación, modelando el paisaje y convirtiéndolo en extensiones de diferentes tamaños, con zonas de bordes y árboles aislados, dentro de matrices agrícolas (Suárez-R y Vargas-R, 2019), situaciones que conducen a la pérdida de biodiversidad y servicios ambientales esenciales, como el almacenamiento de carbono (Wang et al. 2011; Fauset et al. 2015; Poorter et al. 2015; Zhang y Chen, 2015). Por lo tanto, es prioritaria la restauración ecológica del bs-T, enfocada a incrementar la conectividad de los elementos del paisaje, permitiendo la recuperación de los servicios ambientales que ofrece (Armenteras y Vargas, 2016) y adaptando los proyectos de restauración forestal a los diferentes tipos de condiciones ambientales, locales y regionales, lo

que puede contribuir o interferir en el avance del proceso de restauración ecológica (Martins, 2018).

Existen evidencias suficientes que han mostrado cómo la distribución de diferentes bosques tropicales está determinada por la influencia del clima (Neves et al. 2015; Poorter et al. 2015; Power et al. 2016; Asner et al. 2017; Bennett et al. 2020). Además de los cambios notables en los patrones de diversidad, estructura y reservas de carbono a lo largo de gradientes climáticos (Oliveira-Filho y Fontes, 2000; Fauset et al. 2015; Poorter et al. 2015; Chazdon et al. 2016; Rozendal et al. 2019; Zhu et al. 2019). Por lo tanto, comprender los efectos de los factores ambientales (por ejemplo, el gradiente climático) tienen una relación entre la diversidad de especies de árboles y el funcionamiento del ecosistema es uno de los temas de actualidad en la ecología forestal (Zhu et al. 2019; Poorter et al. 2017). En este sentido, ha sido evidente que la variabilidad climática induce cambios en la estructura de las comunidades de árboles (por ejemplo, diámetro, altura, densidad de la madera), diversidad taxonómica (por ejemplo, riqueza y composición de especies) y en el funcionamiento del ecosistema (Poorter et al. 2016; 2017; Phillips et al. 2019; Rozendal et al. 2019) Sin embargo, la relación entre riqueza y composición florística (Cuesta et al. 2012; Copete et al. 2019; Cupertino-Eisenlohr et al. 2020) y estructura (Gurardin et al. 2014; Fauset et al. 2015) con las reservas de carbono como una función importante del ecosistema en los bosques secos de Colombia ha sido poco estudiado.

Estudios recientes han resaltado la importancia de relacionar la función del ecosistema con la riqueza de especies arbóreas en varios bosques tropicales y han demostrado que algunas especies dominantes tienen una mayor contribución en diferentes procesos (Fauset et al. 2015; Staggemeier et al. 2017). Por ejemplo, estudios llevados a cabo en la cuenca del Amazonas han demostrado que una pequeña cantidad de especies de árboles (~ 1% del total de especies en la región ~15000 especies de árboles) contribuyen de manera desproporcionada a la reserva de biomasa aérea, aproximadamente el 50% del carbono total (Ter Steege et al. 2013; Fauset et al. 2015). Estas especies se consideran hiperdominantes de biomasa (Bastin et al. 2015; Fauset et al. 2015), y el fenómeno de influencia desproporcionada de un pequeño número de especies en el funcionamiento del ecosistema se denominó hiperdominancia (por ejemplo, Bastin et al. 2015; Staggemeier et al. 2017; Rodrigues et al. 2019). Sin embargo, se sabe poco sobre los efectos de los factores ambientales (por ejemplo, el clima) en la distribución de especies hiperdominantes y el almacenamiento de carbono en los bosques secos de Colombia.

En este contexto, el objetivo general de esta investigación es evaluar los patrones de diversidad, estructura y stock de carbono en las comunidades arbóreas del bosque seco de Colombia. Para ello, se abordarán las siguientes preguntas: (i) ¿cuál es la distribución geográfica y los patrones fitogeográficos en el bosque seco de Colombia? (ii) cómo varían los efectos del factor abiótico (déficit climatológico de agua), atributos taxonómicos (composición y riqueza de especies) y atributos estructurales (densidad de madera y diámetro máximo de árbol) sobre el carbono almacenado en la biomasa aérea en el bs-T de Colombia? (iii) ¿Cuál es la relación entre la estructura y la riqueza de los árboles con las reservas de carbono sobre el suelo? y (iv) ¿Cuál es el patrón de distribución de las especies arbóreas hiperdominantes? En este sentido, a través de estudios ecológicos sobre las relaciones entre patrones de comportamiento ecosistémico a lo largo de gradientes climáticos, permitieron obtener información específica sobre el estado real de la diversidad, estructura y stock de carbono. Esto auxilia y contribuye al conocimiento a escalas regionales y locales de potenciales sitios prioritarios para la conservación y protección de los bosques secos en Colombia, ya que estos estudios son clave para la planificación sostenible de proyectos de restauración.

REFERENCIAS

- Antonelli, A., e Sanmartín, I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, 60(2),403-414.
- Armenteras, D., e Vargas, O. 2015. Patrones del paisaje y escenarios de restauración: Acercando escalas. *Acta Biologica colombiana*, 21(1),229-239.
- Asner, Gregory P. et al. 2017. Airborne laser-guided imaging spectroscopy to map forest trait diversity and guide conservation. *Science*, 355(6323),385–389
- Balslev, Henrik et al. 1998. Species count of vascular plants in 1-hectare of humid lowland forest in Amazonian Ecuador. En In F. Dallmeier and JA Comiskey (eds.). *Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Carribean: Research and Monitoring. Man and the Biosphere Series, Vol. 21.* Unesco and the Parthenon Publishing Group. Carnforth, Lancashire, Uk. 591-600.
- Bastin, J.F. et al. 2015. Seeing Central African forests through their largest trees. *Scientific reports*, 5,13156.

- Bennett, A. C., 2020. Penman, T. D., Arndt, S. K., Roxburgh, S. H., & Bennett, L. T. Climate more important than soils for predicting forest biomass at the continental scale. *Ecography*.
- Chazdon, Robin L. et al. 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances*, 2 (5), e1501639.
- Conservancy, 2005. *The Nature. Evaluación ecoregional del Gran Chaco Americano*. Wildlife Conservation Society-Bolivia, Buenos Aires. 28.
- Copete, Juan Carlos et al. 2019. Diversity of palm communities in the biogeographic Chocó and its relation with precipitation. *Caldasia*, 41(2), 358-369.
- Cuesta, Francisco et al. 2012. Biodiversidad y cambio climático en los Andes tropicales- Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación. *Red Gloria-Andes*, Lima-Quito, 180.
- Cupertino-Eisenlohr, M.A., Oliveira-Filho, A.T., Simon, M.F. 2020. Patterns of variation in tree composition and richness in Neotropical Non-Flooded Evergreen Forests. *Applied Vegetation Science*. 1402-2001. Doi: 10.1111/avsc.12522
- Derroire, Géraldine et al. 2016. Resilience of tropical dry forests a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession, *Oikos*, 125(10),1386-1397.
- Fauset, Sophie. et al. 2015. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature communications*, 6, 2015; 6857.
- Flórez, Mónica P., e Raz, Lauren. 2019. Estructura poblacional y patrón espacial de *Brosimum alicastrum* en el bosque seco de la región Caribe de Colombia. *Caldasia*, 41(1),152-164. <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v41n1.71307>
- Forero-Medina, G., e Joppa, L. 2010. Representation of global and national conservation priorities by Colombia's protected area network. *PLoS One*, 5(10), e13210.
- García, H., Corzo, G., Isaacs, P., e Etter, A. 2014. Distribución y estado actual de los remanentes del bioma de bosque seco tropical en Colombia: insumos para su gestión. *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de Investigación en Recursos Biológicos

- Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. En: Pizano C. y H. García (eds.), capítulo 8, 229–51.
- Gentry, Alwyn H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. Springer, Boston, MA. *Evolutionary biology*, 1-84.
- Giraldo-Cañas, D. 2001. Relaciones fitogeográficas de las sierras y afloramientos rocosos de la Guayana colombiana: un estudio preliminar. *Revista chilena de historia natural*, 74(2), 353-364.
- Girardin, Cécile A.J. et al. 2014. Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecology & Diversity*, 7 (1-2), 161-171.
- González-Martínez, Roy. et al. 2018. Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. *Environmental Research Letters*, 13(10), 045007.
- Lebrija-Terejos, E. et al. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(4), 267-275.
- Martins, S.V. 2018. Alternative Forest Restoration Techniques. In: Viana, H. *New Perspectives in Forest Science*. IntechOpen, 7, 131-148. Acceso em: 22 de novembro de 2019. Disponível em: <https://www.intechopen.com/books/new-perspectives-in-forest-science/alternative-forest-restoration-techniques>
- Miles, Lera. et al. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal Biogeography*, 33(3), 491-505.
- Murphy, Peter G., e Lugo, Ariel E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics*, 17(1), 67-88.
- Neves, D.M. et al. 2015. Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. *Journal of Biogeography*, 42(8), 1566-1576.
- Oliveira-Filho, A.T., e Fontes, M.A.L. 1999. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32(4b), 793-810.

- Phillips OL. et al. 2019. Species Matter: Wood Density Influences Tropical Forest Biomass at Multiple Scales. *Surveys in Geophysics*, 1-23.
- Pizano, C. et al. 2014. Las plantas de los bosques secos de Colombia. El bosque seco tropical en Colombia. Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá. Colombia, En: Pizano C. y H. García (eds.), capítulo 2, 48-93.
- Poorter L. et al. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11),1314-1328.
- Poorter L. et al. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530, 211-217.
- Portillo-Quintero, C., e Sánchez-Azofeifa, A. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biol. Conservation*, 143(1)144-155.
- Power, MJ. et al. 2016. Fire, climate and vegetation linkages in the Bolivian Chiquitano seasonally dry tropical forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1696), 20150165.
- Quesada, Mauricio et al. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 1014-1024.
- Rodrigues, A.C., Villa, P.M., Neri, A.V. 2019. Fine-scale topography shape richness, community composition, stem and biomass hyperdominant species in Brazilian Atlantic forest. *Ecological Indicators*, 102(4), 208-217.
- Rozendaal, D.M.A. et al. 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science advances*, 5(3), 3-114.
- Sánchez-Azofeifa, G.A. et al. 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica*. 37(4), 477-485.
- Staggemeier, V.G., Cazetta, E., Morellato, L.P.C. 2017. Hyperdominance in fruit production in the Brazilian Atlantic rain forest: the functional role of plants in sustaining frugivores. *Biotropica*, 49(1), 71–82.

- Suárez-R, S., e Vargas-R, O. 2019. Composición florística y relaciones ecológicas de las especies de borde, parches y árboles aislados de un bosque seco tropical en Colombia. Implicaciones para su restauración ecológica. *Caldasia*, 41(1), 28-41.
- Ter Steege, H. et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156), 1243092.
- Wang, W., Lei, X., Ma, Z., Kneeshaw, D.D., Peng, C. 2011. Positive relationship between aboveground carbon stocks and structural diversity in sprucedominated forest stands in New Brunswick, Canada. *Forest Science*, 57(6), 506-515
- Zhang, Y., e Chen, H.Y.H. 2015. Individual size inequality links forest diversity and above-ground biom-ass. *Journal of Ecology*. 103(5),1245-1252.
- Zhu, Zhi-Xin. et al. 2019. Tree abundance, richness, and phylogenetic diversity along an elevation gradient in the tropical forest of Diaoluo Mountain in Hainan, China. *Acta Oecologica*, 101,103481.

CAPÍTULO 1: Bosque seco tropical de Colombia: Distribución geográfica y patrones fitogeográficos.

Resumen

El bosque seco tropical es el ecosistema más degradado en Colombia, principalmente por la influencia de factores antropogénicos. Por lo tanto, estudios fitogeográficos son cada vez más importantes para establecer criterios de conservación y restauración. En este sentido, se describió la distribución geográfica y los patrones fitogeográficos de fragmentos del bosque seco tropical en Colombia. Se seleccionó nueve sitios de estudio distribuidos a lo largo del territorio. Fue realizado un análisis de importancia relativo basado en la abundancia de todos los individuos con diámetro ($DAP \geq 0.3$ cm), mediante la identificación de la composición florística de los taxones familia, género y especie. Asimismo, se actualizó el sistema de clasificación para APG IV (2016). En total se registraron 14004 individuos pertenecientes a 46 familias, 138 géneros y 248 especies. Se cuantificó en número de individuos y especies los grupos taxonómicos de familia y género, de acuerdo con su localización se describió la variabilidad florística presente entre los sitios. La identificación de especies de alto valor ecológico en determinado sitio geográfico y la determinación de su abundancia, permitió describir importantes patrones florísticos y ecológicos que son considerados para la conservación de este ecosistema. Existe un orden de importancia entre taxones y entre sitios, que podría deberse al recambio florístico comúnmente encontrado en el Neotrópico. Este estudio permitió identificar especies con características específicas importantes para la gestión integrada de conservación y restauración ecológica de bosques secos de Colombia, desde una escala local y regional.

Palabras clave: abundancia, dominancia, composición y diversidad florística, importancia ecológica, riqueza.

INTRODUCCIÓN

El bosque seco tropical que incluye el bosque de sabana, bosque tropical de tierras bajas y el bosque montano (Pennington et al. 2009), se encuentran distribuidos desde el noreste de México hasta el norte de Argentina y del suroeste de Brasil, definidos en 23 núcleos florísticos con más de 20 % de especies únicas (Linares-Palomino et al. 2011). Es el ecosistema tropical más perturbado (Sánchez-Azofeifa et al. 2005), estimándose que queda un poco más de un millón de kilómetros cuadrados de cobertura forestal a nivel mundial, dividido en pequeños fragmentos aislados y degradados (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010). Su principal amenaza es la actividad agrícola, ya que sus áreas de suelos fértiles permiten el cultivo intensivo durante varios años y posteriormente son abandonadas por la reducción de su productividad (Santos et al. 2017). Esto, ha transformado el paisaje del bosque seco tropical, convirtiéndolo en fragmentos de diferentes tamaños, con zonas de bordes y árboles aislados, dentro de matrices agropecuarias (Suárez-Ramírez y Vargas-Ríos 2019) acelerando los procesos de erosión del suelo y pérdida de la biodiversidad (Pizano et al. 2014).

El bosque seco tropical de Colombia está entre los ecosistemas más degradados, fragmentados y menos conocidos a escala del Neotrópico (Melo et al. 2019). Estos bosques en su mayoría son secundarios que corresponde entre un 21% al 63% de la superficie total de bosque seco tropical, mientras que menos del 7% corresponde a bosques maduros (González-Martínez et al. 2018). Además, las comunidades de árboles de este tipo de bosque presentan diferentes tipos de sucesión secundaria que son derivadas de perturbaciones naturales y antropogénicas (Mendoza-Cifuentes 1999). Entre las especies que colonizan inmediatamente después de la perturbación, se encuentran las pioneras exigentes de luz y con ciclos de vida cortos entre 10 y 15 años, y que definen etapas iniciales de sucesión secundaria (González-Martínez et al. 2018, Melo et al. 2019). Mientras tanto las especies pioneras intermedias (20 – 30 años) determinan etapas intermedias de sucesión, y posteriormente las especies con ciclos de vida larga tienden a dominar el dosel, lo que permite el reclutamiento de especies tolerantes a la sombra comúnmente encontradas en las etapas de sucesión tardía y en los bosques maduros (González-Martínez et al. 2018, Melo et al. 2019).

El bosque seco tropical de Colombia posee una distribución geográfica definida, entre el Caribe con bosques húmedos circundantes como en el piedemonte de la Sierra Nevada de

Santa Marta, hasta la Cordillera de Los Andes y en el Magdalena Medio (Instituto Alexander Von Humboldt-IAvH 1998; Linares-Palomino 2011, García et al. 2014). En este sentido, estos bosques se encuentran divididos en seis regiones biogeográficas, la región Caribe, NorAndina, Patía, Valle del Cauca, Valle del Magdalena y los Llanos (Pizano et al. 2017). En su mayor parte estos bosques están ubicados en la región Caribe (71 %), seguido por el Valle del Magdalena (21 %), el Valle del Cauca (7 %) y la región NorAndina (1 %) (García et al. 2014), con marcadas diferencias climáticas (Pennington et al. 2009, DRYFLOR et al. 2016, González-Martínez et al. 2018) y una composición florística muy variable (Fernández-Méndez et al. 2013, Pizano et al. 2014). Previos estudios han reportado que las diferencias de los patrones fitogeográficos entre los bosques secos tropicales de Colombia, es debido principalmente a la sequía estacional (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010, Santos et al. 2017, Pizano et al. 2017), especialmente en los valles interandinos donde la precipitación puede cambiar radicalmente en cortas distancias geográficas (Pennington et al. 2009). Estos bosques, se caracterizan por poseer una pronunciada estacionalidad de precipitación con al menos tres o cuatro meses de sequía (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010, Pizano et al. 2017). De esta forma, por lo menos el 50 % de las especies vegetales del bosque seco tropical de Colombia son tolerantes a la sequía (Sánchez-Azofeifa et al. 2005) en donde las plantas presentan características estructurales, funcionales y fisiológicas específicas para tolerar y evitar el déficit hídrico (Murphy y Lugo 1986). Por lo tanto, estos bosques comprenden un conjunto de grupos florísticos y especies únicas adaptadas a estas condiciones climáticas, donde también albergan una alta riqueza y variación de la composición florística (Fernández-Méndez et al. 2013).

El bosque seco tropical de Colombia es considerado de alto valor estratégico para la conservación de la biodiversidad y servicios ecosistémicos (Pizano et al. 2017, Cueva et al. 2019). Por este motivo, debido a su importancia ecológica, se ha presentado un incremento en el estudio y monitoreo de este ecosistema a nivel regional (IAvH 2013, Pizano et al. 2014, García-Martínez et al. 2017, Ballesteros-Correa et al. 2019) y local (García-Martínez et al. 2017, Norden et al. 2018, Melo et al. 2019, Suárez-Ramírez y Vargas-Ríos 2019). Sin embargo, la baja representación del bosque seco tropical en el Sistema Nacional Colombiano de Áreas Protegidas (SINAP) y la escasa información a escala nacional sobre patrones de biodiversidad han generado fuertes limitaciones para establecer estrategias para su conservación y restauración ecológica (Bocanegra-González et al. 2019).

Los estudios de los patrones de distribución y extensión geográfica del bosque seco tropical de Colombia han permitido iniciar los procesos de recolección de datos y monitoreo en el país. Este proceso es liderado por el Instituto Alexander von Humboldt (IAvH), y con la participación de diferentes actores, buscan conocer las relaciones fitogeográficas entre las especies de plantas (Pizano et al. 2017). Sin embargo, todavía es necesario seguir evaluando patrones de distribución geográfica principalmente en relación con sus características fitosociológicas. Esta información ecológica, puede contribuir con la identificación de áreas prioritarias de conservación (Sánchez-Azofeifa et al. 2005). Por esta razón, el objetivo de este estudio es describir la distribución geográfica y los patrones fitogeográficos de fragmentos del bosque seco tropical en Colombia. Esta caracterización organiza el comportamiento de taxones en determinado local, para evaluar posibles relaciones florísticas entre sitios y regiones distantes.

MÉTODOS

Área de estudio. El bosque seco tropical de Colombia está presente en regiones cálidas (0-1000 m de altitud), a una temperatura promedio > 24 °C, con precipitaciones anuales entre 700-2000 mm (Sánchez-Azofeifa et al. 2005, Pizano et al. 2017), en áreas relativamente planas con suelos de fertilidad intermedia y pH moderado, con baja pérdida de nutrientes por lixiviación y en etapas sucesionales intermedias (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010). Así mismo, se destaca que son pocos los remanentes existentes de bosque seco tropical que presenten condiciones de bosque maduro, es decir que en estructura y composición de especies sean semejantes a las condiciones originales (IAvH 1998). Según la clasificación de Holdridge (1967) el tipo de vegetación es bosque seco tropical.

De acuerdo con Pizano et al. (2014, 2017), la división del bosque seco tropical de Colombia por regiones biogeográficas permitió observar una a mayor representatividad de registros botánicos en la región Caribe y Valle del Cauca, seguidas del Valle del Magdalena y en menor proporción en los Llanos, NorAndina y Patía. En estas regiones, fueron seleccionados nueve sitios de estudio distribuidos así: tres en la región Caribe, tres en Valle del Cauca, dos en Valle del Magdalena y una en la región NorAndina. Estos sitios, corresponden a bosques secundarios y están localizadas en los departamentos de Antioquia, Bolívar, La Guajira, Magdalena, Risaralda, Santander, Tolima y Valle del Cauca (Figura 1).

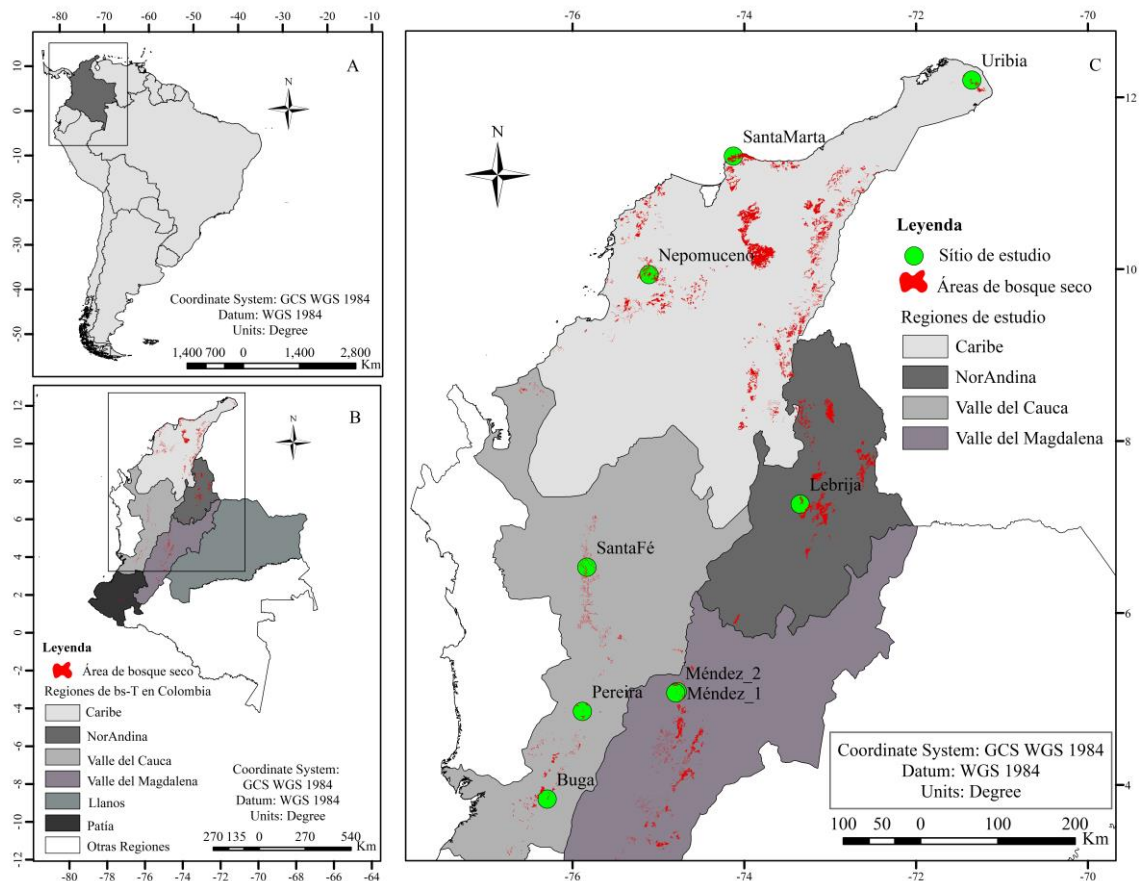


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de estudio. A: Colombia en Suramérica. B: Área de bosque seco tropical en Colombia por regiones biogeográficas (Pizano et al. 2014). C: Distribución espacial de los nueve sitios de estudio en su región biogeográfica.

Banco de datos. Según Pizano et al. (2017), el 95% del bosque seco tropical se encuentra en tierras privadas y solo un 5% está protegido y conservado por el del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP). Por lo tanto, los nueve sitios de estudio se ubicaron dentro de Áreas de propiedad privada, Parques Nacionales Naturales, Parques Naturales Regionales y Santuarios de Flora y Fauna. En cada sitio seleccionado se encontró una parcela de 1.0 ha, a excepción del sitio Lebrija que contiene tres parcelas de 0.1 ha (Tabla 1). Estas hacen parte de la red de parcelas permanentes establecidas para el monitoreo del bosque seco tropical y lideradas por el Instituto Humboldt desde el 2013 <https://sibcolombia.net>.

Tabla 1. Principales características de los sitios estudiados

Región Biogeográfica	Dep.	Sitio	Coordenadas	Pp (mm)	Altitud (m)		Unidad de Conservación
					Mínima	Máxima	
	La Guajira	Uribia	12°11'56"N 71°21'2"O	601	142	275	Parque Nacional Natural Macuira
Caribe	Magdalena	SantaMarta	11°18'50"N 74°7'39"O	771	0	25	Parque Nacional Natural Tayrona
	Bolívar	Nepomuceno	9°56'12"N 75°6'35"O	1476	365	380	Santuario de Flora y Fauna Los Colorados
Valle del Cauca	Antioquia	SantaFé	6°31'57"N 75°49'56"O	1075	550	550	Estación Cotove
	Risaralda	Pereira	4°51'18"N 75°53'2"O	1952	1179	1183	Finca Alejandría
	Valle del Cauca	Buga	3°50'7.18"N 76°17'41"O	1418	980	1150	Parque Natural Regional El Vínculo
Valle del Magdalena	Tolima	Méndez_1	5°5'7.60"N 74°46'53"O	1499	250	420	Finca el Cardonal
	Tolima	Mendez_2	5°4'14"N 74°47'54"O	1499	250	313	Finca el Cardonal
NorAndina	Santander	Lebrija	7°16'0.02"N 73°21'0.47"O	1206	212	237	Predio los planes

Dep: departamento, nombre del sitio, coordenadas geográficas, Pp: precipitación en mm (Promedio 1981-2010 Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM), altitud en metros (máxima y mínima) y unidades de conservación.

En el 2013 el IAvH, creó la Infraestructura Institucional de Datos e Información (I2D), que contiene conjuntos de datos con información sobre registros biológicos. Estos datos se encuentran en el Catalogador de Información Biológica del Instituto Humboldt (CEIBA). Consultado 18 junio 2019. Disponible en <http://i2d.humboldt.org.co/ceiba/>. El cual usa la herramienta para la Publicación Integrada de Datos (IPT - por sus siglas en inglés) que es desarrollada por Global Biodiversity Information Facility (GBIF) y facilita el acceso y publicación de datos e información, sobre la diversidad del país.

Mediante una revisión en la I2D, sobre datos de la composición florística y estructura del bosque seco en Colombia, fueron seleccionadas nueve sitios distribuidos a lo largo del territorio y distantes geográficamente para tener una mayor representatividad entre las unidades de muestreo (Tabla S1), este estudio incluyó sitios dentro de la región, Caribe (Uribia, SantaMarta y Nepomuceno), Valle del Cauca (SantaFé, Pereira y Buga), Valle del Magdalena (Méndez_1 y Méndez_2) y NorAndina (Lebrija) (ver figura 1). Para estos sitios, se seleccionaron todos los individuos con diámetro ($DAP \geq 0.3$ cm) y altura ($H = 1.0$ m); Además, fue renovado el sistema de clasificación para APG IV (2016) en Tropicos y Missouri

Botanical Garden. Consultado 19 octubre 2019. Disponible en: <http://www.tropicos.org/> y <https://www.missouribotanicalgarden.org/> Finalmente fue producida una base de datos con información actualizada. Mediante el uso de tablas dinámicas, se calculó a nivel regional y local (por sitios) la abundancia y riqueza para los taxones familia, género y especie.

RESULTADOS

En los nueve sitios estudiados de bosque seco tropical de Colombia, se registraron 14004 individuos pertenecientes a 46 familias, 138 géneros y 248 especies. La composición florística de los individuos mostró un patrón de distribución contrastante en cuanto al número de individuos, familias, géneros y especies en cada región biogeográfica y parcela (Tabla 2).

Tabla 2. Composición florística de los nueve sitios estudio en el bosque seco tropical de Colombia.

Región Biogeográfica	Sitio	Número de Individuos	Número de Familias	Número de Géneros	Número de Especies
Caribe	Uribe	598	15	23	30
	SantaMarta	1416	18	41	45
	Nepomuceno	2300	37	75	83
Valle del Cauca	SantaFé	994	14	20	23
	Pereira	1428	26	57	63
	Buga	1677	19	33	38
Valle del Magdalena	Méndez_1	2995	25	41	55
	Méndez_2	2090	22	31	41
NorAndina	Lebrija	506	14	16	17

La distribución geográfica de las familias varió considerablemente entre los sitios, por ejemplo, la familia Fabaceae estuvo mejor representada en las parcelas Uribe, SantaMarta, Nepomuceno (pertenecientes a la región Caribe), Méndez_1 y Méndez_2 (Valle del Magdalena), se observó en menor proporción su representatividad en SantaFé, Pereira y Buga (Valle del Cauca). Por otro lado, la familia Meliaceae se destacó en Mendez_1 y la familia Rubiaceae fue la única presente en todas las parcelas. En total se identificó 46 familias botánicas entre las principales: Fabaceae (1996 individuos - 44 especies), Meliaceae (1911 - 7), Moraceae (873 - 14), Rutaceae (823 - 13), Sapindaceae (774 - 6), Myrtaceae (773 - 9) Annonaceae (659 - 8), Polygonaceae (615- 7), Anacardiaceae (481- 4), y Rubiaceae (425 -

16). Esta variabilidad en cuanto al número de individuos (abundancia) y número de especies (riqueza) mostró que la familia Fabaceae ocupó el primer lugar en términos de abundancia y riqueza, el segundo estuvo compartido por las familias Meliaceae en abundancia y Rubiaceae en riqueza. En tercer lugar, tanto en abundancia como en riqueza se encontró la familia Moraceae, y en el cuarto lugar en abundancia lo ocupó la familia Rutaceae y en riqueza la familia Euphorbiaceae. (figura 2).

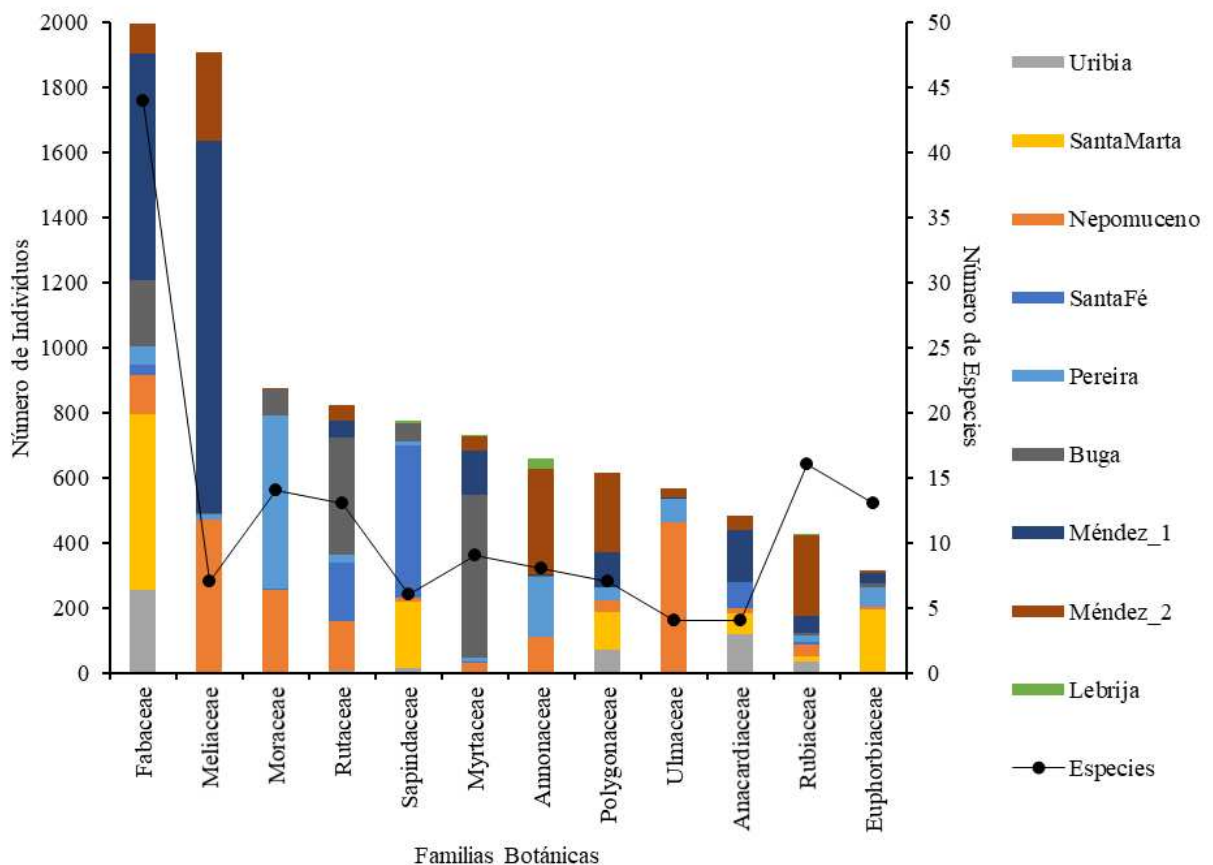


Figura 2. Número de individuos por familia en cada sitio de estudio y número de especies por familia.

La distribución fitogeográfica en cuanto a géneros se mostró principalmente dominada en Méndez_1 por los géneros *Casearia*, *Trichilia*, *Machaerium* y *Cordia* y en Méndez_2 por los géneros *Oxandra* y *Coccoloba*. Mientras que, en Buga fueron encontrados mayoritariamente los géneros *Eugenia* y *Zanthoxylum*, en SantaFé por el género *Melicoccus*, en SantaMarta por *Croton*. Finalmente, el género *Ampelocera* estuvo mejor representado en Nepomuceno. En total fueron encontrados 138 géneros de 14004 individuos. Entre los géneros con el mayor número de individuos se encontró *Trichilia* (1893 individuos), *Eugenia* (715), *Melicoccus* (688), *Oxandra* (616), *Coccoloba* (588), *Ampelocera* (568), *Machaerium*

(564), *Zanthoxylum* (470), *Astronium* (451), *Vismia* (391), *Pterocarpus* (390), *Brosimum* (388), *Aspidosperma* (369), *Gustavia* (332) y *Pouteira* (303). El mayor número de especies se presentó en los géneros: *Zanthoxylum* (9 especies), *Cordia* (6), *Eugenia* (6), *Casearia* (6), *Croton* (5), *Machaerium* (5), *Buchosia* (5), *Trichilia* (5) y *Coccoloba* (5) (figura 3).

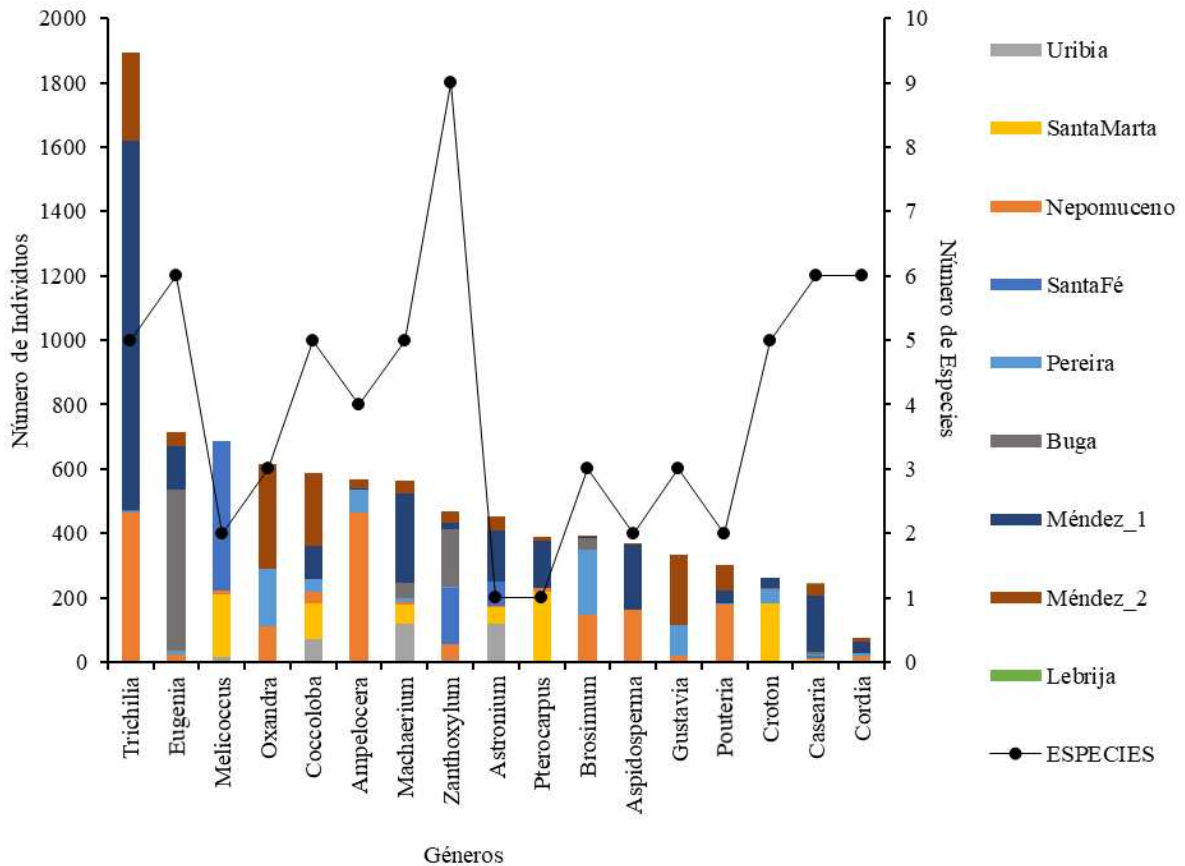


Figura 3. Número de individuos por género en cada sitio de estudio y número de especies por género.

Las especies presentan marcadas variaciones en el número de individuos entre sitios. La mayor abundancia se presentó en los sitios Méndez_1 y Méndez_2 (en el Valle del Magdalena), seguida en Uribia, SantaMarta y Nepomuceno (Caribe), luego SantaFé, Pereira y Buga (Valle del Cauca) y por último la región NorAndina en Lebrija que presentó la menor abundancia. En las nueve parcelas se identificó 248 especies distribuidas en 14.004 individuos. El mayor número de individuos estuvo representado por las especies *Trichilia oligofoliolata* (M.E. Morales.) (790), *Eugenia pocera* (Sw) Poir. (598), *Melicoccus bijugatus* (Jacq.) (558), *Astronium graveolens* (Jacq.) (451), *Aspidosperma polyneuron* (Müll. Arg.) (366), *Machaerium capote* (Triana ex Dugand.) (271) y *Brosimum alicastrum* (Sw.) (235). Entre las especies con menor número de individuos se encontró: *Bursera simaruba* (L.) Sarg.

(125), *Guazuma ulmifolia* (Lam.) (93), *Platymiscium pinnatum* (Jacq.) Dugand. (81), *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (43), *Hura crepitans* (L.) (18), *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (12), *Maclura tinctoria* (L.) D. Don ex Steud. (12), *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn (8), *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. (4), entre otras (figura 4).

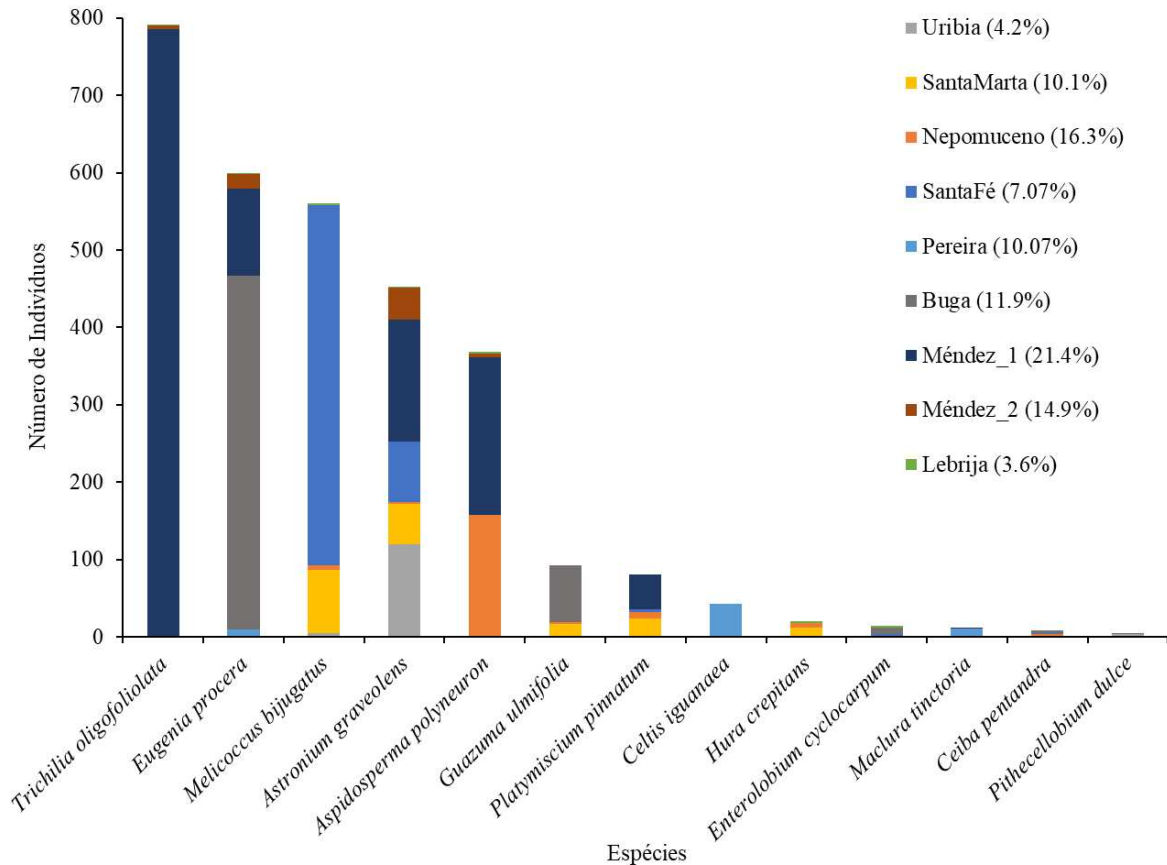


Figura 4. Número y porcentaje del total de individuos de las principales especies encontradas en los nueve sitios de estudio.

DISCUSIÓN

La composición florística en cuanto al número de familias, géneros y especies se muestra semejante a los estudios realizados en núcleos florísticos del bosque seco en el Neotrópico (Gentry 1995, Linares-Palomino et al. 2011, DRYFLOR et al. 2016) y Colombia (IAvH 2013, Pizano et al. 2014, García-Martínez et al. 2017, Norden et al. 2018, Melo et al. 2019). La variación en la composición florística de este tipo de bosque está explicada por su alto intercambio de especies (DRYFLOR et al. 2016, Linares-Palomino et al. 2011) y el endemismo regional, debido a las diferencias significativas de gradientes ambientales a escala relativamente pequeña (Pennington et al. 2009, Pizano et al. 2014).

La familia Fabaceae, es la más representativa en términos de composición florística, es caracterizada por ser dominante en los bosques secos neotropicales (Gentry 1995, Pennington et al. 2009, Linares-Palomino et al. 2011) y predominante en los bosques secos de Colombia (IAvH 1998, Mendoza-Cifuentes 1999, Marulanda et al. 2003, Pizano et al. 2014, Suárez-Ramírez y Vargas-Ríos 2019). Esta familia, además de ser reconocida por mayor importancia ecológica (Vega 2020), ocupa el primer lugar en el índice de valor de importancia en los bosques secos tropicales (Ballesteros-Correa et al. 2019). En este estudio también representa el mayor número de individuos y especies, por lo que es considerado como el grupo taxonómico más importante de este ecosistema (Linares-Palomino et al. 2011). La presencia de esta familia indica la existencia de bosque secundario en regeneración (Gentry 1995, IAvH 1998, Mendoza-Cifuentes 1999, Marulanda et al. 2003), debido a su capacidad de colonización, fácil propagación, altas tasas de crecimiento y alta capacidad de fijar nitrógeno, dominan diferentes etapas de sucesión de los bosques secos en algunas regiones (Caribe, Valle del Cauca y del Magdalena). Así mismo, esta familia ha sido considerada clave por los diferentes servicios ecosistémicos proporcionados, además de su alto potencial para la restauración (Vargas y Ramírez 2014). Las características de esta familia están mejor representadas en las parcelas de la región Caribe 45.8%, Valle del Magdalena 39.5% y en menor proporción en la región Valle del Cauca 14.7%, debido a la abundancia de sus individuos (44) (figura 2). En segundo lugar, es interesante como la familia Meliaceae particularmente mejor representada por el género *Trichilia* (Mendoza-Cifuentes 1999), presenta una mayor abundancia de individuos (1911), pero contiene menor riqueza de especies (7) en comparación con las demás familias (figura 2). Debido al gran número de individuos principalmente en la región Valle del Magdalena (74.4%) y menor representada en la región Caribe (24.5%). La familia Meliaceae probablemente sea endémica de estas regiones (IAvH 1998).

Según Mendoza-Cifuentes (1999), la familia Rubiaceae se encuentra mejor representada en los bosques secos de la región Caribe. Sin embargo, esta representatividad de sus individuos varía entre los sitios analizados. Por ejemplo, en la región del Valle del Magdalena (Méndez_1 y Méndez_2) es donde mejor se encuentra representada esta familia (70.6%) y en menor parte en la región Caribe (Uribia, SantaMarta y Nepomuceno) (20.5%). Es importante destacar que la familia Rubiaceae se caracteriza por ser la única presente en los nueve sitios estudiados y aunque es la más rica en especies (16), no es representativa en cuanto a abundancia (425) (figura 2). Por lo que se mantienen los patrones de composición

florística del bosque seco en términos de riqueza propuestos por Gentry (1995) y Pizano et al. (2014).

Por otro lado, siguiendo con el orden de importancia de las familias identificadas, la familia Myrtaceae, se presenta como una de las dominantes en bosques secundarios del bosque seco tropical (Lemos y González 2015), lo que demuestra su potencial para la regeneración natural. Esta familia se encuentra mejor representada en la región de Valle del Cauca (70.4%) donde son encontrados los bosques secos de mayor elevación desde 550 hasta 1183 m de altitud (cuadro 1), y en menor proporción (4.4%) por los de baja elevación de 0 a 380 m de altitud, pertenecientes a los bosques secos de la región Caribe. Según, Cueva et al. (2019), similares resultados son encontrados en los bosques secos del Ecuador, respecto a la dominancia de esta familia en tierras altas.

En general, las familias aquí reportadas han sido registradas como dominantes en el bosque seco tropical (Gentry 1995, Mendoza-Cifuentes 1999), donde estas familias se muestran con una alta consistencia taxonómica, con una composición florística característica de este tipo de ecosistemas en el Neotrópico (Ballesteros-Correa et al. 2019), existiendo una diferencia en cuanto al valor de importancia de las familias presentes del bosque seco tropical (Pizano et al. 2014, Lemos y González 2015, Suarez-Ramírez y Vargas-Ríos 2019), debido a diferencias en el muestreo, tamaño de las coberturas, estructura del bosque y presiones antropogénicas (Pizano et al. 2017).

En cuanto a los géneros identificados un total de ocho (*Trichilia*, *Eugenia*, *Melicocus*, *Oxandra*, *Coccoloba*, *Ampelocera*, *Machearium*, y *Zanthoxylum*) representan el 43.6 % de la abundancia y los géneros (*Zanthoxylum*, *Eugenia*, *Casearia*, *Cordia*, *Bunchosia*, *Trichilia*, *Coccoloba*, *Machearium*, *Croton* y *Ampelocera*) constituyen el 22.6 % de la riqueza de géneros a lo largo de las nueve parcelas estudiadas. Éstos, se encuentran distribuidos principalmente en las parcelas Méndez_1 y Méndez_2, Buga y SantaFé, Nepomuceno y SantaMarta de las regiones Valle del Magdalena, del Cauca y Caribe respectivamente. Según Marulanda et al. (2003), encontró similares resultados en cuanto a la dominancia de géneros en estas regiones. Además, de que estos géneros son comúnmente encontrados en el bosque seco del neotrópico, donde casi todos poseen especies pioneras intermedias, con gran potencial para restauración (Vargas y Ramírez 2014). Sin embargo, tanto la abundancia (56.4%) como la riqueza (77.4 %) restante, se encuentra distribuida entre los demás géneros.

Esto ocurre debido a la existencia de géneros representados por una sola especie (Suárez-Ramírez y Vargas-Ríos 2019) y ocupan los primeros lugares en diversidad (Vega, 2020).

La riqueza del género *Zanthoxylum*, se debe a que sus especies son típicas del bosque seco, este género es comúnmente encontrado en la región del Valle del Cauca donde se estima que el 80% de las especies de esta región encuentran amenazadas nacional o regionalmente, especialmente por la deforestación, degradación del hábitat, sobreexplotación y pérdida de dispersores (Pizano et al. 2014), lo que explica la razón por la cual este género mismo siendo el más diverso (9 especies) en los nueve sitios está poco representado (470 individuos) (figura 3).

Por otra parte, el género *Trichilia* es el más abundante en los bosques secos tropicales de Colombia estudiados, tiene 1893 individuos en cinco especies. Dado que este género posee especies raras a escala biogeográfica, pero donde se establecen se tornan abundantes (Mendoza-Cifeuntes 1999). Según IAvH 1998 y Suárez-Ramírez y Vargas-Ríos 2019, encontraron que el género *trichilia* se muestra dominante en el departamento del Tolima, Colombia (IAvH 1998, Suárez-Ramírez y Vargas-Ríos 2019), algo semejante ocurre con los resultados aquí obtenidos donde este género está mejor representado en la región del Valle del Magdalena (75.1%) específicamente en Méndez_1 y Méndez_2. Los géneros *Ampelocera* y *Croton* son lo que mejor representan la región Caribe (81.5% y 69.2%) respectivamente. El género *Croton*, se caracteriza por crecer en sitios abiertos, siempre cerca de parches o bordes, representan una etapa muy temprana de la sucesión y luego permiten el establecimiento de otras especies (Suárez-Ramírez y Vargas-Ríos 2019). Los dos géneros son normalmente encontrados en la vegetación típica de la región Caribe (Pizano et al. 2014).

Las especies mejor representadas en los nueve sitios constituyen (62.4%) más de la mitad de los individuos identificados y se encuentran en su mayoría distribuidas en las regiones Caribe, Valle del Cauca y del Magdalena. Esto sucede al recambio de especies que se presenta dentro y entre las regiones del bosque seco de Colombia (González-Martínez et al. 2018). Esta distribución de los individuos por especies en los nueve sitios muestra que la región del Valle del Magdalena, entre Méndez_1 (21.4%) y Méndez_2 (14.9%) es la región más relevante en términos de abundancia y presencia de especies de alto valor ecológico para el bosque seco tropical. Probablemente, porque esta región posee una mayor fertilidad del suelo y alta variación en las precipitaciones durante la estación seca (González-Martínez et al. 2018), evidentemente condiciones que podrían favorecer la dominancia de especies como

Trichilia oligofoliolata (786 individuos) que ocupa el 5.6% del total de los individuos y se encuentra en esta región, específicamente en Méndez_1. Esta especie es caracterizada como endémica de la región del norte del Tolima, donde solamente se ha colectado (IAvH 1998). Cabe resaltar que otras especies también identificadas en esta región, por ejemplo: *M. capote* normalmente es encontrada dominante de este tipo de bosques (IAvH 1998, Mendoza-Cifuentes 1999), *Astronium graveolens* también dominante, es reconocida generalmente como especie tardía y pionera (Melo et al. 2019), se caracteriza por establecerse después de la primera etapa de la sucesión, resistiendo así condiciones adversas a la matriz que se encuentre (Suárez-Ramírez y Vargas-Ríos 2019) y es utilizada en procesos de restauración, cercas vivas y sombra para cultivos (Vega, 2020).

La variación florística entre regiones y sitios se debe al alto recambio de especies existente en los bosques secos del Neotrópico (DRYFLOR et al. 2016, Linares-Palomino et al. 2011), similares resultados son observados entre las parcelas estudiadas de bosque seco tropical de Colombia. Esta distribución de las especies está representada entre otras por: *Eugenia procera* segunda especie más abundante del estudio presenta el mayor número de individuos (458) en Buga, distribuida específicamente entre las regiones Valle del Cauca y del Magdalena. Estas dos regiones de bosque seco tropical son catalogadas como las más fragmentadas de Colombia, debido a la alta incidencia antrópica (Pizano et al. 2017). Como consecuencia esta especie es frecuentemente encontrada en los bordes de parches boscosos (Suárez-Ramírez y Vargas-Ríos 2019).

El tercer lugar en abundancia es ocupado por la especie *Melicoccus bijugatus*, mejor representada en SantaFé (Valle del Cauca) con 466 individuos (figura 4). Esta especie es comúnmente encontrada en esta formación vegetal, donde es importante para la producción y comercialización de su fruto (IAvH 1998). Sin embargo, otros estudios han demostrado la dominancia de esta especie en la región Caribe (Pizano et al. 2014). Por otra parte, en la región del Valle del Magdalena (Méndez_1 y Méndez_2) la especie *Aspidosperma polyneuron* representada por 203 y 5 individuos respectivamente (figura 4), evidencia un desequilibrio poblacional entre sitios geográficamente próximos como Méndez_1 y Méndez_2. Esto podría ser causa de la explotación de esta especie, ya que se encuentra incluida dentro de la categoría de amenaza En Peligro (EN) (IAvH 1998). Tal como sucede con otras especies como *Enterolobium cyclocarpum* y *Hura crepitans*, también identificadas en este estudio. Éstas han sido explotadas por décadas debido a que se caracterizan por tener una madera muy fina (Pizano et al. 2014).

Los patrones fitogeográficos encontrados en este tipo de bosque poseen intrínsecamente funciones ecosistémicas desarrolladas por las especies. Por ejemplo: *Brosimum alicastrum* es señalada como especie indicadora de bosques poco intervenidos, con alta abundancia y caracterizado por ubicarse en fuertes pendientes (Pizano et al. 2014), *Platymiscium pinnatum*, y *Pithecellobium dulce* generalmente son especies presentes en parches de estructura abierta y pueden convertirse en núcleos de regeneración (García-Martínez et al. 2017) y otras han sufrido un fuerte impacto en la diversidad genética como la *Ceiba pentandra*, (Bocanegra-González et al. 2019). De la misma forma, existen algunas especies que ocurren en varios tipos de bosques como *Maclura tinctoria*, donde es reconocida como especie extendida (ecológicamente versátil), mientras que las especies generalistas como *Guazuma ulmifolia*, generalmente crece en los bosques secos Neotropicales (Linares y Palomino 20;11). Además, debido al alto nivel de degradación y fragmentación la presencia de algunas especies es dominante en las áreas que son mayormente perturbadas, tal es el caso de *Celtis iguanaea*, donde hace parte del paisaje (DRYFLOR et al. 2016). Por otro lado, estas especies están dominando diferentes estratos como *Brusera simaruba* caracterizada por tener un dosel alto, hace presencia en etapas de sucesión avanzada (Fernández-Méndez et al. 2013), *Guazuma ulmifolia*, se presenta en estados sucesionales tempranos e intermedios y *Astronium graveolens* en los estados tardíos y/o emergentes, esta última es encontrada en áreas potenciales a ser conservadas (Melo et al. 2019).

Por último, es importante mencionar que entre las especies del bosque seco tropical es común la presencia de especies raras (Norden et al. 2018), las cuales poseen un menor número de individuos (Murphy y Lugo 1986). Ya que, múltiples factores hacen que este ecosistema modele su composición florística por cambios naturales y antropogénicos. Como se ha planteado, por lo general las especies encontradas en estos bosques han desarrollado estrategias fisiológicas (Pennington et al. 2009), que les permite adaptarse para tolerar altas temperaturas y evitar largos periodos de déficit hídrico como por ejemplo la pérdida de hojas (IAvH 1998). Y la fragmentación acelerada en los últimos años ha incrementado notablemente la pérdida de hábitat y especies en este ecosistema (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010). Un ejemplo de ello según Pizano et al. (2014), donde muestra que en total de 1.544 especies vegetales (árboles, arbustos, lianas y cactus) del bosque seco tropical de Colombia, 54 especies son endémicas y 36 de estas se encuentran bajo algún grado de amenaza. Entonces, podría inferirse que la perturbación es un determinante clave la composición florística en los bosques secos de Colombia (González-Martínez et al. 2018).

Razón por la cual, es necesario entender los patrones de abundancia y distribución de las especies para la identificación de las áreas prioritarias para la conservación del ecosistema (Norden et al. 2018).

CONCLUSIÓN

Los resultados del estudio evidencian marcados patrones fitogeográficos del bosque seco tropical de Colombia. Se muestra que existe una alta variación florística en los diferentes taxones (familia, género y especie), y de su abundancia y riqueza a nivel local y regional. La región del Valle del Magdalena con tan solo dos sitios tiene la mayor representatividad en términos florísticos debido a la abundancia y presencia de especies de alto valor ecológico, seguida por la región Caribe y Valle del Cauca. En el último lugar encontramos la región NorAndina con baja representatividad considerando que solo fue monitoreado un sitio dada la disponibilidad de datos en esta región y menor número de individuos a diferencia de los demás sitios de muestreo. Los patrones fitogeográficos observados en este estudio son fundamentales para identificar los sitios prioritarios para conservación y restauración de un ecosistema que ha sido fuertemente fragmentado.

AGRADECIMIENTOS

El Consejo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq), por la concesión de la bolsa de estudios número 134458 y por apoyar el desarrollo investigativo. Al Instituto Alexander von Humboldt (IAvH), por hacer pública y disponible la información de composición florística y datos estructurales de las parcelas aquí utilizadas, ya que esto finalmente permite investigar la dinámica del bosque seco en Colombia.

REFERENCIAS

- Ballesteros-Correa J, L Morelo-García, J Pérez-Torres. 2019. Composition and vegetal structure of fragments of dry tropical forest in landscapes of extensive livestock farming under silvopastoral and conventional management in Córdoba, Colombia. *Caldasia* 41(1): 224-234.
- Bocanegra-González KT, E Thomas, ML Guillemin, C Alcázar-Caicedo, LG Moscoso-Higueta, MA Gonzalez, DD Carvalho. 2019. Diversity and genetic structure of four keystone trees species of the Colombian Dry Tropical Forest. *Caldasia* 41(1): 78-91.

- Cueva E, D Lozano, C Yaguana. 2019. Efecto de la gradiente altitudinal sobre la composición florística, estructura y biomasa arbórea del bosque seco andino, Loja, Ecuador. *Bosque* 40(3): 365-378.
- DRYFLOR, K Banda-R, A Delgado-Salinas, KG Dexter KG, R Linares-Palomino, A Oliveira-Filho, D Prado, M Pullan, C Quintana, R Riina, GMM. Rodríguez, J Weintritt, P Acevedo-Rodríguez, J Adarve, E Álvarez, AB Aranguren, JC Arteaga, G Aymard, A Castaño, et al. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353(6306): 1383-1387.
- Fernández-Méndez F, O Melo, E Alvarez, U Perez, A Lozano. 2013. Status of Knowledge, Conservation, and Management of Tropical Dry Forest in the Magdalena River Valley, Colombia. In Sánchez-Azofeifa A, JS Power, GW Fernandes, M Quesada eds. Tropical Dry Forest in the America: ecology, conservation and management. Boca Raton, United States. CRC PRESS. p. 35-54.
- García H, G Corzo, P Isaacs, A Etter. 2014. Distribución y estado actual de los remanentes del bioma de bosque seco tropical en Colombia: insumos para su gestión. In Pizano C, H García eds. El bosque seco tropical en Colombia. Bogotá, Colombia. IAvH. p. 229–251.
- García-Martínez S, JD Mercado-Gómez. 2017. Diversidad de briófitos en fragmentos de bosque seco tropical, Montes de María, Sucre, Colombia. *Revista mexicana de biodiversidad* 88(4): 824-831.
- Gentry AH. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. In Stephen HB, HA Mooney eds. Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge, Reino Unido. Cambridge University Press. p. 146–194.
- González-Martínez R, H García, P Isaacs, H Cuadros, R López-Camacho, N Rodríguez, K Pérez, F Mijares, A Castaño-Naranjo, R Jurado, Á Idárraga-Piedrahíta, A Rojas, H Vergara, C Pizano. 2018. Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. *Environmental Research Letters* 13 (4): 045007
- Holdridge LR. 1967. Life Zone Ecology. In Holdridge LR ed. Life Zone Ecology. San Jose, Costa Rica. Tropical Science Center. p. 7-139.
- IAvH (Instituto Alexander von Humboldt, CO). 1998. El Bosque Seco Tropical (Bs-T) en Colombia. Programa de Inventario de la Biodiversidad. Grupo de Exploraciones y Monitoreo Ambiental GEMA. Bogotá, Colombia. IAvH. Consultado 16 feb. 2020.

- Disponible en <http://media.utp.edu.co/cieblog/archivos/bosque-seco-tropical/el-bosque-seco-tropical-en-colombia.pdf>
- IAvH (Instituto Alexander von Humboldt, CO). 2013. Plantas Vasculares que se han reportado en los Bosques Secos de Colombia, 1174 registros, aportados por: González. M, (Contacto del recurso, Creador del recurso, Proveedor de metadatos). Consultado el 13 agosto 2019. Disponible en <http://doi.org/10.15472/j2zpi7>
- Lemos, VL, AMT González. 2015. Estructura y composición vegetal de un bosque seco tropical en regeneración en Bataclán (Cali, Colombia). *Colombia Forestal* 18(1): 71-85.
- Linares-Palomino R, AT Oliveira-Filho, RT Pennington. 2011 Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. In Drizo R, HS Young, HA Mooney, G Ceballos eds. Seasonally dry tropical forests. Washington DC, United States. Island Press. p. 3-21.
- Marulanda A, P Uribe, M Velásquez, A Montoya, A Idárraga, MC López, L López. 2003. Estructura y composición de la vegetación de un fragmento de bosque seco en San Sabastián, Magdalena (Colombia). *Actualidades Biológicas* 25(78): 17-30.
- Melo O, JA Quiroga-C, HY Roa-R, F Fernandez-M. 2019. Estructura de fragmentos de bosque seco tropical en el sur del departamento del Tolima, Colombia. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural* 23(1): 31-51.
- Mendoza-Cifuentes H. 1999. Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical en la región Caribe y el Valle del río Magdalena, Colombia. *Caldasia* 21(1): 70-94.
- Murphy PG, AE Lugo. 1986. Annual review of ecology and systematics. In Felsenstein J, PW Frank, FC James, RF Johnston, CD Michener, DM Raup, HHJR Shugart, BB Simpson eds. Ecology of tropical dry forest. Palo Alto-California, United States. Jstor. p. 67-88.
- Norden N, R González, A Avella, A Castaño, C Castellanos-Castro, B Cuadrao B, R Franke, E Hernández, A Idagarrá, R López, D Naranjo, C Pizano, S Rodríguez-Buritica, B Salgado-Negret, MN Umaña, H García. 2018. Las plantas raras del bosque seco: Patrones de abundancia y distribución de las especies e implicaciones para su gestión. In Moreno LA, GI Andrade, MF Gómez eds. Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia. Bogotá DC, Colombia. Biodiversidad. p. 29.
- Pennington RT, M Lavin, A Oliveira-Filho. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40(1): 437-457.

- Pizano C, R González, MF González, F Castro-Lima, R López, N Rodríguez, W Devia. 2014. Las plantas de los bosques secos de Colombia. *In* Pizano C, H García eds. El bosque seco tropical en Colombia. Bogotá, Colombia. IAvH. p. 49-93.
- Pizano C, R González-M., A Hernández-Jaramillo, H García. 2017. Agenda de investigación y monitoreo en bosques secos de Colombia (2013-2015): fortaleciendo redes de colaboración para su gestión integral en el territorio. *Biodiversidad en la Práctica* 2(1): 87-121.
- Portillo-Quintero C, A Sánchez-Azofeifa. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143(1): 144-155.
- Sánchez-Azofeifa, GA, M Quesada, JP Rodríguez, JM Nassar, KE Stoner, A Castillo, T Garvin, EL Zent, JC Calvo-Alvarado, MER Kalacska, L Fajardo, JA Gamon, P Cuevas-Reyes. 2005. Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica* 37(4): 477-485.
- Santos PF, PO Garcia, RM Santos, JD Morel, MH Benício, DM Apgaua, DY Tng. 2017. Cambios temporales en la estructura y riqueza de la comunidad arbórea en un bosque tropical estacionalmente seco en Minas Gerais, sudeste de Brasil. *Bosque* 38(3): 535-543.
- Suárez-Ramírez S, O Vargas-Ríos. 2019. Composición florística y relaciones ecológicas de las especies de borde, parches y árboles aislados de un bosque seco tropical en Colombia: Implicaciones para su restauración ecológica. *Caldasia* 41(1): 28-41.
- Vargas W, W Ramírez. 2014. Lineamientos generales para la restauración del Bosque Seco en Colombia. *In* Pizano C, H García eds. El bosque seco tropical en Colombia. Bogotá, Colombia. IAvH. p. 253-292
- Vega RR. 2020. Diversidad florística del bosque seco tropical en las subregiones bajo y medio Sinú, Córdoba, Colombia. *Biología Tropical* 68(1): 167-179.

CAPÍTULO 2: Patrones de diversidad, estructura y stock de biomasa en comunidades arbóreas a lo largo de un gradiente climático en el bosque seco tropical de Colombia

Resumen

Estudios sobre relaciones biodiversidad – funcionamiento ecosistémico en los bosques secos son poco realizados. Sin duda alguna, es prioritario conocer esta relación debido a la necesidad de restaurar funcionalmente este ecosistema. Por esta razón, el objetivo fue evaluar los efectos del factor abiótico (Déficit hídrico climatológico), atributos taxonómicos (riqueza y composición de especies leñosas), y estructurales (densidad de la madera y diámetro máximo del árbol) sobre el carbono almacenado en la biomasa aérea del bosque seco de Colombia. Utilizamos bancos de datos con información de la composición florística, datos globales sobre el clima y la densidad de la madera. Evaluamos las relaciones ecológicas con métodos estadísticos y modelos mixtos. Evaluamos las relaciones Especie – Ambiente mediante la partición de varianza y modelamos los efectos principales sobre el carbono en la biomasa aérea. Los sitios de estudio (8 sitios) los consideramos como un efecto aleatorio en todos los modelos. Encontramos relaciones macroecológicas donde la distancia geográfica y déficit hídrico climatológico influyen en las diferencias de la riqueza y composición de especies arbóreas. El diámetro de árbol (DBHmax), es el principal predictor en el incremento del almacenamiento de carbono, más allá de los atributos taxonómicos como la riqueza de especies y atributos abióticos como el clima. Esto expone la importancia del conocimiento de los atributos del bosque y se presenta como herramienta de inclusión para el manejo, conservación y restauración del bosque seco desde la perspectiva de función ecosistémica.

Palabras clave: diversidad funcional, funcionamiento ecosistémico, rasgos funcionales.

INTRODUCCIÓN

Recientemente existe un fuerte debate sobre los mecanismos detrás de las relaciones biodiversidad – funcionamiento ecosistémico (BEF) en diferentes bosques del mundo (Adler et al. 2011; Cavanaugh et al. 2014; Poorter et al. 2017). En este sentido, ha sido demostrado que la pérdida de biodiversidad podría tener consecuencias negativas para el funcionamiento del ecosistema, y en consecuencia generando también una pérdida de servicios ecosistémicos (Cardinale et al. 2011). Una mejor comprensión de esta relación es fundamental para recuperar, mantener y conservar las funciones del ecosistema forestal, como, por ejemplo, el almacenamiento de carbono en la biomasa aérea (Ouyang et al. 2019). El estudio de esta relación BEF en bosques tropicales durante las últimas décadas, se ha enfocado principalmente en explicar cómo la diversidad de rasgos funcionales y la composición de comunidades arbóreas determinan simultáneamente el almacenamiento de biomasa aérea (Ali y Mattsson 2017; Poorter et al. 2017; Villa et al. 2020). La relevancia de este proceso ecosistémico se debe a que los bosques tropicales tienen una importante contribución en el ciclo global del carbono (Pan et al. 2011; Poorter et al. 2015) y almacenan más de la mitad de la reserva total de carbono atmosférico en su biomasa (Álvarez-Dávila et al. 2017), cumpliendo un papel fundamental en la regulación climática del planeta (Bonan, 2008). Aunque los acuerdos ambientales internacionales exigen la protección y restauración de los bosques, generalmente solo se considera la extensión en términos de cobertura vegetal, mientras que se ignora la calidad del bosque (Hansen et al. 2020). Por esta razón, mejorar la comprensión sobre BEF a través de gradientes ambientales y de cambios en el uso de la tierra, ayudaría a definir las estrategias de conservación y restauración de los bosques tropicales amenazados o degradados (Cavanaugh et al. 2014).

Los rasgos funcionales de las especies árboles cambian entre tipos de bosques tropicales dada la variabilidad de las condiciones ambientales que tienen efectos sobre la diversidad y composición de las comunidades vegetales y el funcionamiento de los ecosistemas (Poorter et al. 2017). Por este motivo, los bosques tropicales poseen una estructura comunitaria geográficamente distinta, por lo que existe una amplia variación funcional entre especies de árboles debido a la variabilidad de sus rasgos funcionales, dentro de los hábitats y a lo largo de gradientes ambientales (Powers et al. 2018). Por ejemplo, los bosques secos tropicales poseen una marcada estacionalidad en las precipitaciones y déficit hídrico, lo que determina importantes variaciones en sus rasgos funcionales (densidad de la

madera, altura y diámetro de los árboles), y en consecuencia sobre la relación BEF (González-Martínez et al. 2019; Poorter et al. 2019). Sin embargo, así como ocurre en los bosques secos de África, está sin resolverse como la magnitud y distribución de las existencias de carbono sobre el suelo (AGC) en estos paisajes heterogéneos, se relacionan con los patrones en la estructura de la vegetación, la diversidad y composición de especies arbóreas (McNicol et al. 2018).

La mayor parte de estudios sobre la relación biodiversidad – biomasa provienen de evaluaciones en los bosques Neotropicales (Chisholm et al. 2013; Poorter et al. 2015; Sullivan et al. 2017), donde la distancia espacial juega un papel importante en la variación de la composición florística (Abbas et al. 2019; Cupertino-Eisenlohr et al. 2020). Los resultados han demostrado un apoyo mixto para esta relación en los bosques tropicales a diferentes escalas (Cavanaugh et al. 2014), debido a que funcionalmente especies diferentes pueden estar jugando papeles equivalentes en los procesos de los ecosistemas (Lohbeck et al. 2016; Poorter et al. 2017). En los bosques tropicales esta relación ha sido explicada por patrones relacionados con la composición de especies (Ali y Mattsson. 2017), diversidad (Chisholm et al. 2013), estructura (Fotis et al. 2017; McNicol et al. 2018; Ali et al. 2019), variabilidad climática (Pan et al. 2013; Poorter et al. 2017), suelos (Bennett et al. 2020). Por otro lado, los rasgos funcionales mediante relaciones positivas o negativas han explicado la variabilidad de la biomasa sobre el suelo en bosques tropicales (Ali et al. 2019; Poorter et al. 2017). El ejemplo más reciente de esta relación (biodiversidad-biomasa), muestra que el clima es el predictor más fuerte de AGB y los suelos pueden actuar indirectamente sobre la distribución de AGB a través de su efecto sobre factores bióticos (Bennett et al. 2020). Sin embargo, aún no se conoce en los bosques secos tropicales como estos patrones se relacionan y cuáles serían los efectos de ellos sobre el carbono almacenado en la biomasa aérea. Estas respuestas contribuirían desde un enfoque mutuamente beneficioso en el trabajo de conservación y recuperación de este ecosistema.

En este estudio, evaluamos los efectos de déficit hídrico climatológico, atributos taxonómicos (riqueza y composición de especies leñosas), y estructurales (densidad de la madera y diámetro máximo del árbol) sobre el carbono almacenado en la biomasa aérea del bosque seco de Colombia. Para ello específicamente establecimos las siguientes preguntas de investigación: 1. Existe alguna relación entre las diferencias de la riqueza y composición de especies arbóreas con la distancia geográfica y déficit hídrico climatológico en bosques secos

de Colombia distribuidos a lo largo de un gradiente latitudinal? 2. Cuáles son los efectos principales de los factores abióticos, taxonómicos y estructurales sobre la variación del carbono almacenado sobre suelo? 3. Cuáles son los efectos principales del déficit hídrico climatológico, atributos taxonómicos, y estructurales sobre la variación del carbono almacenado sobre el suelo en los bosques secos de Colombia? 3. Cuál es la contribución relativa del déficit hídrico climatológico, atributos taxonómicos y estructurales sobre la variación del carbono almacenado sobre suelo en bosques secos de Colombia?. Esperamos que estos resultados puedan contribuir en una medición más detallada de las funciones ecosistémicas presentes en el bosque seco de Colombia y guíe las directrices para la construcción de estrategias de conservación, recuperación y restauración de este ecosistema gravemente degradado.

MÉTODOS

Área de estudio. Aquí entendemos por bosque seco tropical aquellas regiones cálidas (0-1000 m de altitud), con temperatura promedio > 24 °C, y precipitaciones anuales entre 700-2000 mm (Sánchez-Azofeifa et al. 2005, Pizano et al. 2017). Son áreas relativamente planas con suelos de fertilidad intermedia y pH moderado, con baja pérdida de nutrientes por lixiviación y en etapas sucesionales intermedias (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). El bosque seco en Colombia se encuentra dividido en seis regiones biogeográficas en estados sucesionales recientes (rastrero y bosque secundario) (Pizano et al. 2017; González-Martínez y García et al. 2019). Los ocho sitios seleccionados, se encuentran distribuidos en tres las regiones biogeográficas, Caribe (3 parcelas), Valle del Cauca (3) y Valle del Magdalena (2), en los departamentos de Antioquia, Bolívar, La Guajira, Magdalena, Risaralda, Tolima y Valle del Cauca (Figura 1).

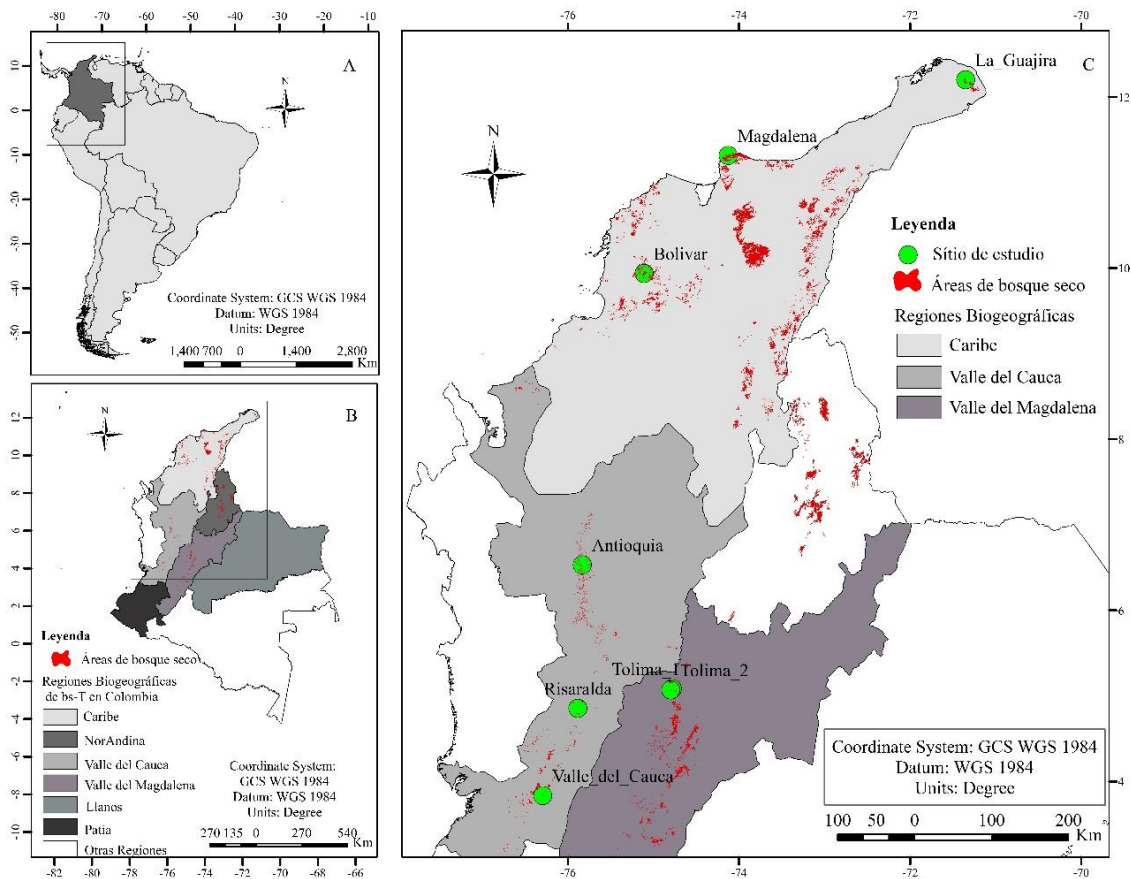


Figura 1. Mapa de distribución de los sitios de estudio. A: Colombia en América del Sur. B: Área de bosque seco tropical en Colombia por regiones biogeográficas (Pizano et al., 2014). C: distribución espacial de los ocho sitios de estudio SIB-Colombia <https://sibcolombia.net>.

Banco de datos. Usamos la red de datos sobre biodiversidad del Global Biodiversity Information Facility (GBIF), mediante el Sistema de Información de la Biodiversidad de SIB-Colombia <https://sibcolombia.net>. Este recurso, hace parte de la agenda de investigación para la gestión integrada del bosque seco en Colombia que es liderada por el Instituto Humboldt y diferentes actores gubernamentales desde el 2013, y facilita el acceso y publica datos e información, sobre la diversidad del país (Norden et al. 2020). De este recurso, seleccionamos ocho sitios donde se encuentran parcelas permanentes de 1 ha (100 x 100 m) (Tabla S1) e incluimos todos los individuos con diámetro (DAP \geq 5.00 cm) para los cuales fue renovado el sistema de clasificación para APG IV (2016) en Tropicos.org (2011).

La estructura de estos bosques muestra procesos de sucesión temprana donde los árboles de gran tamaño son escasos (Figura S1). Localizados dentro de diferentes áreas de conservación ya sea en áreas protegidas nacionales, regionales y locales. La precipitación corresponde al promedio entre los años 1981-2010 del Instituto de Hidrología, Meteorología y

Estudios Ambientales – IDEAM. El tipo de vegetación fue caracterizado según las características de fragmentos ya estudiados por otros autores (Tabla 1).

Tabla 1. Localización de los ocho sitios de estudio, en su región biogeográfica, departamento al que pertenece, área de conservación en donde se encuentra (SIB-Colombia <https://sibcolombia.net>).

Región Biogeográfica	Departamento	Sitio	Pp (mm)	Coordenadas	Área de Conservación
Caribe	La Guajira	Uribia	601	12°11'56"N 71°21'2"O	Parque Nacional Natural Macuira
	Magdalena	SantaMarta	771	11°18'50"N 74°7'39"O	Parque Nacional Natural Tayrona
	Bolívar	Nepomuceno	1476	9°56'12"N 75°6'35"O	Santuario de Flora y Fauna Los Colorados
Valle del Cauca	Antioquia	SantaFé	1075	6°31'57"N 75°49'56"O	Estación Cotove
	Risaralda	Pereira	1952	4°51'18"N 75°53'2"O	Finca Alejandría
	Valle del Cauca	Buga	1418	3°50'7.18"N 76°17'41"O	Parque Natural Regional El Vínculo
Valle del Magdalena	Tolima_1	Méndez_1	1499	5°5'7.60"N 74°46'53"O	Finca el Cardonal
	Tolima_2	Mendez_2	1499	5°4'14"N 74°47'54"O	Finca el Cardonal

Análisis de los datos

1. Atributos taxonómicos

Para comparar las diferencias en la composición florística entre los sitios, realizamos un análisis de Escalonamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) con la función “metaMDS” del paquete vegan (Oksanen et al. 2015). Esas diferencias fueron basadas en el índice similaridad de Jaccard (Clarke, 1993), mediante un análisis de variancia permutacional multivariado (PERMANOVA, 9999 permutaciones), que comparó las diferencias en la composición florística utilizando la función “adonis” del paquete vegan (Oksanen et al. 2015). Y para comparar la riqueza entre los sitios, construimos curvas de acumulación de especies con intervalos de confianza (95%), utilizando el paquete "iNext" (Hsieh et al. 2016). Realizamos ajustes de rarefacción y extrapolación cada 50 tallos (Colwell et al. 2012; Hsieh et al. 2016) debido a que el número de individuos puede variar sistemáticamente con la intensidad de uso de bosque, lo que puede sesgar las estimaciones de la diversidad de especies en parcelas con más individuos. Las extrapolaciones las realizamos considerando los datos de

presencia-ausencia (número de Hill de orden 0), y la extrapolación fue aproximadamente hasta dos veces el tamaño de la muestra observada (Colwell et al. 2012).

2. Atributos estructurales

Para obtener la densidad de la madera (WD) de todos los individuos a nivel de especie, usamos las medias de género o familia si no se disponía de información a nivel de especie, usando la base de datos DRYAD (<https://datadryad.org/stash/dataset/doi:10.5061/dryad.234>) (Zanne et al. 2009).

3. Estimación de carbono sobre el suelo (AGC)

Para cada árbol individual ≥ 5 cm de diámetro del tallo a la altura del pecho (DAP), calculamos el AGB utilizando la ecuación alométrica de Chave et al., (2014), la cual usa las variables diámetro medio (D), la densidad específica de la madera (ρ) y factor de estrés ambiental (E). Este último es una medida del estrés ambiental para cada sitio (recuperado de http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry.htm) (Chave et al. 2014).

(Información complementaria sobre los detalles de los cálculos de los atributos taxonómicos, estructurales y patrón de carbono en el Capítulo 3 de esta disertación).

4. Variable ambiental

Usamos el déficit hídrico climático (CWD), como variable ambiental para los ocho sitios evaluados en un periodo de tiempo de 39 años (1979 – 2018), para ello usamos el conjunto de datos globales de alta resolución TerraClimate, que contiene los datos mensuales para la variable seleccionada y promediamos a cada 10 años (recuperado de <http://www.climatologylab.org/terraclimate.html>). El CWD es calculado como la diferencia entre la evapotranspiración de referencia mensual y la evapotranspiración real (Abatzoglou et al. 2018) y representa la cantidad de agua perdida durante los meses secos (cuando la evapotranspiración excede la lluvia), este refleja con mayor precisión las condiciones de sequía que la precipitación anual total; por tanto, cuanto más negativo es su valor mayor estrés hídrico y los valores cercanos a cero no sufren estrés hídrico (Poorter et al. 2017).

5. Relaciones especie – Ambiente

Usamos pruebas de Mantel (basadas en 9,999 permutaciones) para evaluar las relaciones Especie - Ambiente de las unidades de muestreo dentro de cada región entre la matriz de distancia de composición de especies (basada en Jaccard), matriz de distancias geográficas (coordenadas geográficas) y matriz ambiental (CWD) entre regiones usando la función 'prueba de Mantel' en el paquete "ade4" (Dray et al. 2017). Una prueba de Mantel significativa indica que las distancias entre muestras en una matriz están correlacionadas con las distancias entre muestras en la otra matriz. Por lo tanto, a medida que aumenta la distancia entre muestras con respecto a una matriz, las distancias entre las mismas muestras también aumentan en la otra matriz (Dray et al. 2017). En este estudio, esperamos determinar si las diferencias en la composición de especies entre las muestras están correlacionadas, o más bien "covarían", con las diferencias de CWD entre las muestras o la distancia física entre las muestras.

6. Partición de varianza

Analizamos la contribución de distintos predictores (espacio y CWD) en la explicación de la variación de composición de especies mediante la evaluación de la partición de la varianza (Borcard et al. 1992; Legendre et al. 2001) con la función "varpart" del paquete vegan (Oksanen, 2018). Usamos la partición de variación para analizar la importancia relativa de la distancia geográfica (factor relacionado con la limitación de la dispersión), y CWD sobre la composición de especies. Para calcular la contribución de cada fracción (predictor), ajustamos modelos separados de RDA (Análisis discriminante redundante) para cada uno de los conjuntos de predictores usando la función "rda". Del paquete vegan, y se presentó en forma de diagrama de Venn (Peres-Neto et al. 2006; Legendre et al. 2011).

7. Modelos lineales de efectos mixtos

Usamos modelos lineales de efectos mixtos (LMM, con efectos aleatorios y fijos) para probar los efectos principales de múltiples predictores (taxonómicos, abióticos, estructurales) sobre el carbono en la biomasa aérea. Los predictores con efectos fijos (variables explicativas continuas) los agrupamos en tres categorías de atributos forestales, tales como atributos taxonómicos (es decir, riqueza de especies y el eje 1 del NMDS como proxy de la variabilidad de la composición de especies), atributos abióticos, es decir, CWD y atributos estructurales

(DAP máximo y densidad de la madera). Los sitios los consideramos como un efecto aleatorio (8 sitios) en todos los modelos. Probamos la distribución del error gaussiano (Figura. S2), y la normalidad fue confirmada por el gráfico QQ y la prueba de Shapiro-Wilk (Zuur et al. 2009; Crawley, 2013). Evaluamos la colinealidad entre las variables predictoras seleccionadas mediante el análisis de correlación de Pearson (Figura. S3). Todos los modelos se calcularon utilizando el paquete “lme4” (Bates et al. 2019) en la plataforma R (R Development Core Team, 2019).

Finalmente, comparamos el modelo más parsimonioso (modelo nulo) con todas las combinaciones ecológicamente significativas de variables fijas. Para ello aplicamos un enfoque de inferencia multimodelo con la función Dredge del paquete “MuMIn” (Barton, 2017), para evaluar los mejores modelos (LMM) probados. El ajuste general de todos los modelos fue utilizando el enfoque teórico de la información basado en el Criterio de Información de Akaike (AIC), considerando todos los modelos con $AIC < 2$ como igualmente plausibles (Burnham y Anderson, 2002, Burnham et al. 2011). También utilizamos las estimaciones de los coeficientes de los predictores para interpretar las estimaciones de los parámetros en una escala comparable utilizando el paquete “jtools” (Long, 2020). Para la ilustración de los gráficos en este estudio, usamos el paquete “ggplot2” (Hadley, 2015). Usamos el software R 3.6.0 (R Development Core Team, 2019), para todos los análisis estadísticos.

RESULTADOS

La matriz de distancias CWD tiene una fuerte relación con la matriz de disimilitud de especies (estadístico de Mantel R: 0.48, valor de $p = 1e-04$). En otras palabras, a medida que las muestras se vuelven más diferentes en términos de CWD, también se vuelven más diferentes en términos de composición de especies de plantas. Además, la matriz de disimilitud de especies tiene una relación significativa con la separación geográfica de las muestras (estadístico de Mantel R: 0.46, valor de $p = 1e-04$). Por lo tanto, a medida que las muestras se separaron físicamente, sus especies de plantas correspondientes fueron más diferentes. Los resultados muestran que la CWD está fuertemente correlacionada con la composición de especies (estadístico de Mantel r: 0.47, valor de $p = 1e-04$).

Estos resultados corroboran el resultado de la partición de la varianza, que presenta una mayor contribución relativa tanto de CWD (18%) como de distancia geográfica (31%) para explicar la variación de la composición de especies. Además, los efectos conjuntos

explican también una variación importante en la composición de especies (23%) a lo largo del gradiente latitudinal. Por el contrario, estos predictores explican de forma independiente una baja variación en la riqueza de especies (Figura 2).

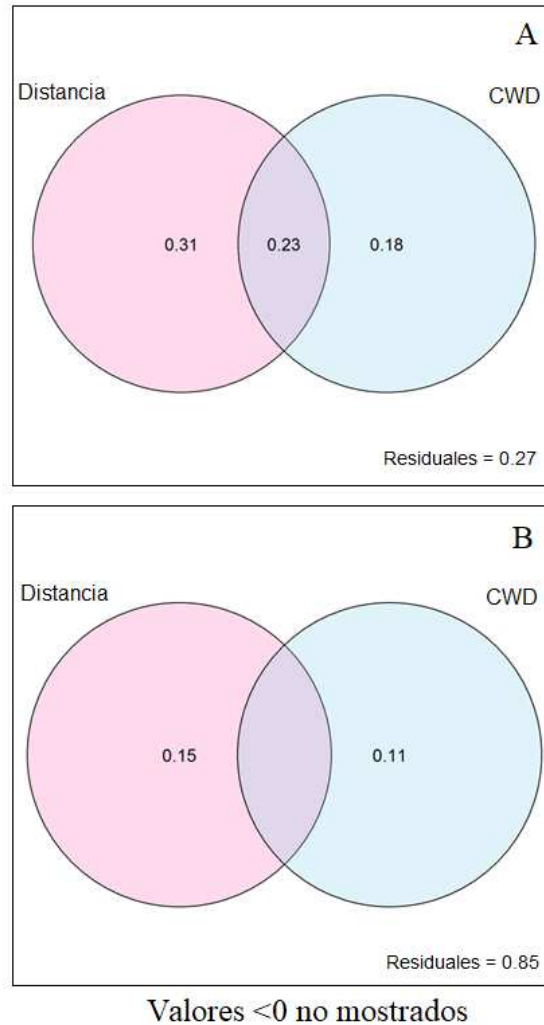


Figura 2. Diagrama de Venn para la partición de varianza sobre la contribución independiente y compartida de los conjuntos de predictores (distancia geográfica y CWD que explican la composición florística (A), y riqueza (B)).

Los modelos lineales de efectos mixtos mostraron que la variación en el carbono sobre el suelo se explica principalmente por el DBHmax. Así, de acuerdo con los mejores modelos ($\Delta AIC = 2$), el DAP tuvo el efecto positivo más fuerte en AGC (Figura 3, Est. = 7.07, $t = 8.66$, $p < 0.001$), una correlación significativa (Figura 4), y explicó el 99% de su variación.

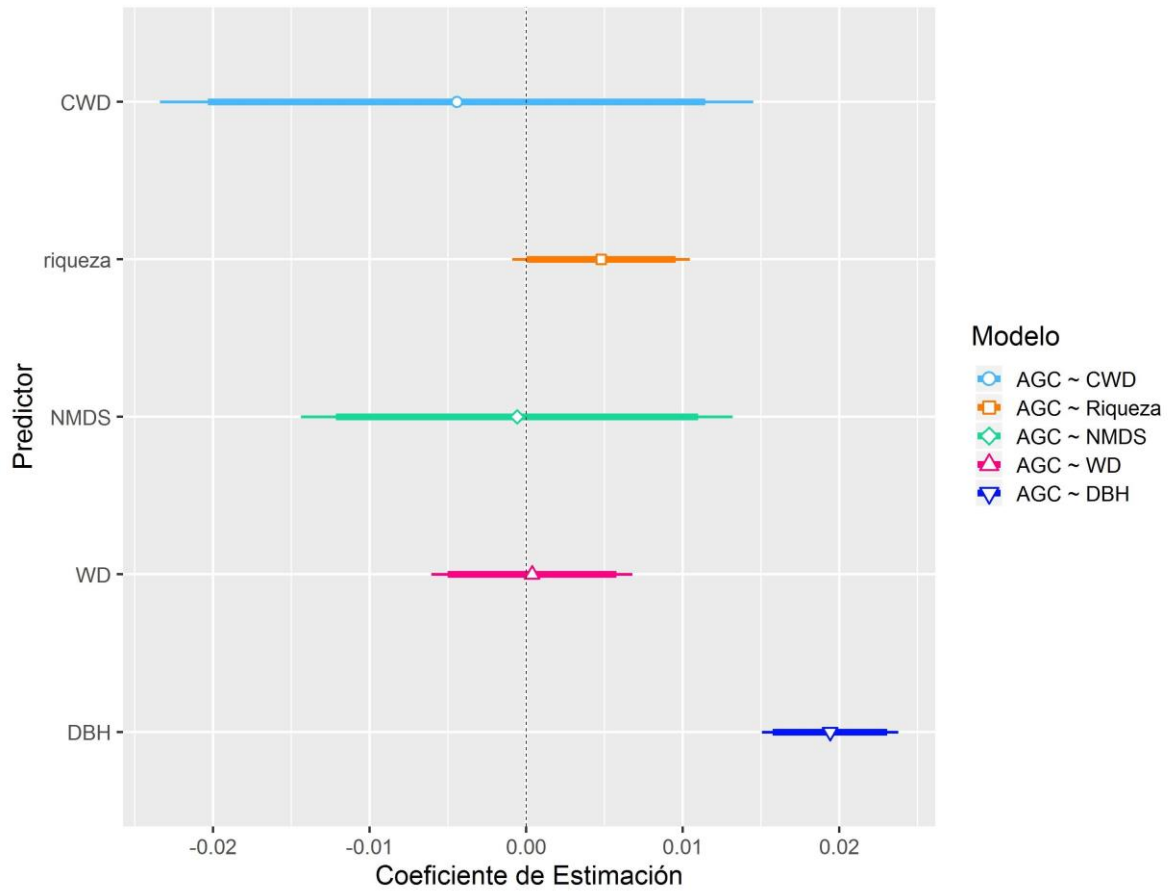


Figura 3. Coeficientes de regresión estandarizados de diferentes modelos lineales de efectos mixtos (LMM, con efectos aleatorios y fijos) para probar los principales efectos de los predictores sobre el carbono en la biomasa aérea (AGC). Los siguientes predictores se incluyen de acuerdo con los modelos principales: atributos taxonómicos, como la riqueza de especies y la variabilidad de la composición de la comunidad como NMDS1 (A), atributos abióticos déficit hídrico climatológico (CWD), y atributos estructurales como DBH máximo y densidad de la madera (WD). Se indican las estimaciones de los parámetros promediados (coeficientes de regresión estandarizados) de los predictores del modelo, los intervalos de confianza 95% y la importancia relativa de cada factor, expresada como el porcentaje de la varianza explicada.

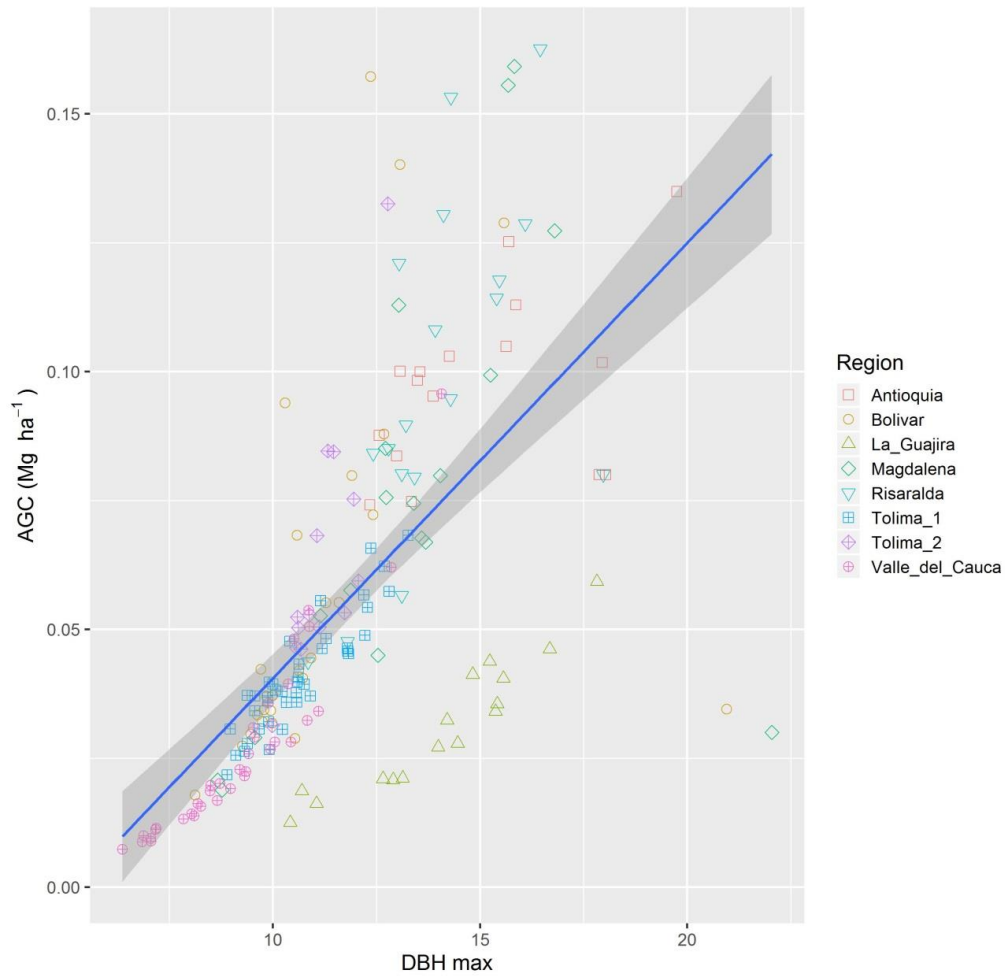


Figura 4. Relación entre el principal predictor (DBHmax) y carbono en la biomasa aérea (AGC). Se indica la distribución de esta relación de cada sitio estudiado.

DISCUSIÓN

Dado que los bosques tropicales tienen un valor ecológico distinto porque varían en composición de especies, estructura y función, lo que modifica la capacidad que estos tienen de sustentar la biodiversidad y almacenar carbono (Hansen et al. 2020). En este estudio comprobamos los efectos de los factores abióticos (Déficit hídrico climatológico), atributos taxonómicos (riqueza y composición de especies leñosas), y estructurales (densidad de la madera y diámetro máximo del árbol) sobre el carbono almacenado en la biomasa aérea del bosque seco de Colombia. Así mismo, conseguimos conocer cuál fue la contribución relativa de distintos predictores (espacio y CWD) en la explicación de la variación de composición y la riqueza de especies a lo largo de un gradiente latitudinal. Luego mostramos la variación del carbono sobre el suelo en los diferentes predictores evaluados y finalmente demostramos que

el diámetro máximo fue mejor predictor que explica la variación de almacenamiento de carbono sobre el suelo en los bosques secos de Colombia.

Nuestros análisis de correlación de la composición florística y la riqueza revelan que, la distancia geográfica y déficit hídrico climatológico contribuyen juntamente con el 23% de la variación de la composición florística. Mientras que, la baja variación de la riqueza de especies con respecto a los predictores (espacio y CWD) es decir, el 85% de esta última correlación, podría estar siendo explicada por otros factores en los bosques secos tropicales de Colombia. Es posible que esto se debe a la alta rotación de especies entre y dentro de las regiones del bosque seco tropical en Colombia (González-Martínez et al. 2019). Lo que indica un papel importante en la limitación de la dispersión (Knappová et al. 2017), ya que las plantas tienen una dispersión limitada de acuerdo sus síndromes específicos (D'Amen et al. 2018). Estos dos efectos en conjunto se ven favorecidos en los bosques secos estudiados debido a la predominancia de semillas ortodoxas (aquellas con la capacidad de germinar cuando las condiciones ambientales son propicias) como en los bosques secos del departamento del Tolima donde la gran cantidad de especies pueden conformar un banco de semillas durable (Muñoz y Parrado-Rosselli, 2020). Mientras tanto, el hecho de que la variación de la composición florística se relacione más significativamente con la distancia geográfica (31% de la variación total), que con las diferencias del déficit hídrico climatológico (18%). Por lo tanto, esta distancia espacial también podría promover la disimilitud de rasgos funcionales entre sitios, esto confirma procesos neutrales y basados en nichos (Dalmolin et al. 2019). Concluimos que, el ambiente y el espacio están "seleccionando" la composición de especies de árboles en los bosques secos estudiados en Colombia.

Estudios en los bosques secos de Brasil hasta Argentina, Paraguay y Bolivia, predicen que las variables ambientales (en particular la temperatura) son los factores más importantes que afectan la variación en la composición de especies (Neves et al. 2015), esto debido a que los bosques secos se caracterizan por una fuerte estacionalidad climática (Portillo-Quintero y Sanchez-Azofeifa, 2010). Sin embargo, en los bosques secos de Colombia esta variabilidad puede estar explicada, tanto por la distancia entre los bosques estudiados como por la alta degradación del ecosistema, dificultando así los procesos de dispersión se realicen naturalmente ya que, la principal estrategia de dispersión es la Zoocora (Galindo-Rodríguez et al. 2017; Muñoz y Parrado-Rosselli, 2020). Con la fragmentación de este ecosistema y

muchas veces inmerso en matrices agropecuarias impide que los animales transportan las semillas y así contribuir en los procesos de dispersión (Muñoz y Parrado-Rosselli, 2020). Esto explica la alta diversidad beta entre áreas separadas de bosques (Pennington et al. 2009), las limitaciones de dispersión y alto endemismo regional como resultado de la fragmentación (Neves et al. 2015).

El modelo lineal mixto, muestra las relaciones de los factores abióticos, atributos taxonómicos y estructurales con la biomasa aérea en los bosques secundarios secos de Colombia revelaron que, el carbono almacenado sobre el suelo tuvo una relación significativa positiva principalmente con el DBHmax seguidamente, con la riqueza de especies (aunque débil), de manera neutral con el NMDS y WD y en menor medida con el CDW. La relación positiva del atributo estructural DBHmax, juega un papel importante en el incremento del almacenamiento de carbono. Este resultado indica una dominancia funcional ya que este predictor es conocido como rasgo dominante que impulsa el funcionamiento ecosistémico (Cavanaugh et al. 2014). Por lo tanto, esta relación apoya un efecto de selección, donde los rasgos dominantes impulsan el funcionamiento ecosistémico (Cavanaugh et al. 2014; Villa et al. 2020). Aunque, la densidad de la madera tuvo una relación neutra, similar a otros estudios donde no se han encontrado una relación general entre la densidad de la madera y la biomasa (Stegen et al. 2009). Aunque, ha sido evidente también que la densidad de la madera es el mejor predictor de incrementos de diámetro individual para especies de árboles tropicales (Poorter et al. 2019; Raymundo et al. 2019). Estudios similares han demostrado que estos dos predictores tienen un efecto positivo en la biomasa aérea, aunque muy variable su importancia relativa entre diferentes tipos de bosques (Cavanaugh et al. 2014; Poorter et al. 2017; Ali et al. 2019; Rodrigues et al. 2019; Villa et al. 2020).

Algunos estudios han demostrado que la biomasa sobre el suelo aumenta con la riqueza de especies (Chisholm et al. 2013; Poorter et al. 2015; Poorter et al. 2017). Por ejemplo, una asociación positiva entre la riqueza de especies con el almacenamiento de carbono sobre el suelo, después de que se tiene en cuenta la dominancia funcional, indica complementariedad de nicho, debido a la capacidad de una mayor diversidad de especies (y sus rasgos funcionales) para utilizar de manera más eficiente un conjunto de recursos limitantes (Cavanaugh et al. 2014; Ali et al. 2019). Sin embargo, estas relaciones débiles indican que los efectos de la diversidad en los bosques tropicales pueden depender de la escala (Sullivan et al. 2017), o podría deberse a la redundancia de especies cuando las

especies tienen la misma importancia relativa sobre una misma función ecosistémica (Poorter et al. 2015; Lohbeck et al. 2016). Por otro lado, la relación nula entre la composición de las especies (NMSD) con la biomasa, puede estar relacionado con la contribución relativa de la distancia geográfica (31%), ya que estos sitios geográficamente distantes, con altos niveles de fragmentación, sufren grandes presiones antropogénicas (González-Martínez et al. 2018) que transforman la cobertura (por ej. tala selectiva) (Blackie et al. 2014), podrían subestimar las mediciones o en su defecto estabilizar las ganancias de biomasa. Por lo tanto, los rasgos de las especies dominantes y la composición estructural y funcional del bosque, junto con el histórico de perturbaciones probablemente pueden tener una influencia considerable en la distribución de AGB (Bennett et al. 2020).

Aunque, diversos estudios han encontrado que el clima afecta fuertemente la distribución y el almacenamiento de carbono en los bosques a escala global (Pan et al. 2013) y es el predictor de AGB más fuerte a escala continental en los bosques australianos (Bennett et al. 2020), nuestro modelo considera una relación negativa entre los atributos abióticos (CWD) con la biomasa aérea en los bosques secos de Colombia. Esta diferencia puede estar asociada entre otros factores por, las altas tasas de deforestación que pueden aumentar la severidad del clima regional, reduciendo la probabilidad de establecimiento de plantas y su persistencia en parches de bosque (González-Martínez et al. 2019). Por lo tanto, podríamos deducir que el clima actúa como un efecto indirecto en las contribuciones de biomasa sobre el suelo, ya que, las condiciones ambientales pueden afectar el crecimiento de los árboles al influir en la disponibilidad de recursos (Poorter et al. 2015; Sullivan et al. 2017). Además, según Cavanaugh et al. (2014), la relación directa entre las variables climáticas / ambientales y las existencias estimadas de carbono sobre el suelo puede anularse por las limitaciones en la precisión ya sea, por las estaciones de biomasa como por los datos climáticos.

La correlación significativa positiva más fuerte del DBHmax con el carbono almacenado en la biomasa aérea la biomasa con el diámetro máximo, explicada por la variación de la biomasa a lo largo del gradiente latitudinal, expone la importancia del conocimiento de los atributos del bosque para el funcionamiento de bosque seco en Colombia. Esto es similar a los resultados encontrados por Cavanaugh et al. (2014), entre el del DBHmax con el carbono almacenado, donde las características de los árboles dominantes en una parcela (específicamente su diámetro potencial máximo) influyen en el almacenamiento de carbono sobre el suelo en bosques maduros. Esto sugiere, que las actividades de

restauración y rehabilitación forestal deben ir más allá de la manipulación de la diversidad y estructura de la comunidad arbórea, porque las funciones del ecosistema de diferentes especies también pueden determinar una restauración funcional (Villa et al. 2020). Por tanto, es posible seleccionar especies arbóreas de acuerdo con sus rasgos funcionales, que podrían jugar un papel fundamental en la provisión de servicios ecosistémicos (Ali y Mattsson, 2017) y así realizar un manejo más eficiente de las actividades de restauración en los bosques secos.

Finalmente, nuestros resultados demuestran que estas relaciones positivas entre la biodiversidad (específicamente por DBHmax) y el funcionamiento del ecosistema en una escala amplia. Esto demuestra la importancia de los rasgos funcionales para explicar el funcionamiento del ecosistema más allá de la identidad taxonómica (Villa et al. 2020). Sin embargo, así como ocurre en los bosques tropicales húmedos de la Amazonia, la mayoría de estos bosques no tienen protección formal y, dadas las tasas recientes de pérdida, corren un riesgo considerable (Hansen et al. 2020). Sugerimos la importancia de conocer la identidad taxonómica, características y ubicación de las especies que contribuyen en grandes proporciones en la biomasa aérea, para no correr el riesgo de perderlas a causa de la degradación, lo que podría afectar significativamente la conservación de carbono en la biomasa aérea en este ecosistema.

CONCLUSIÓN

Esta investigación demostró que la variabilidad de la composición de especies arbóreas está explicada en mayor proporción por la distancia geográfica que por el déficit hídrico climatológico. Sin embargo, estos predictores no explican las diferencias de la riqueza de especies en bosques secos de Colombia distribuidos lo largo de un gradiente latitudinal. Cuando se analizan los efectos de diferentes predictores sobre la variación del carbono almacenado sobre el suelo, se observó que existe una relación positiva significativa con DBHmax. Este atributo estructural puede ser tan importante como la identidad taxonómica. Con esto, aportamos para el conocimiento de una medición más detallada de los mecanismos detrás de las relaciones entre la diversidad – carbono en el bosque seco de Colombia. Esto expone la importancia del conocimiento de los atributos del bosque y se presenta como herramienta de inclusión para el manejo, conservación y restauración del bosque seco desde una perspectiva de función ecosistémica.

REFERENCIAS

- Abatzoglou, J. T., Dobrowski, S. Z., Parks, S. A., & Hegewisch, K. C. 2018. TerraClimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958–2015. *Scientific data*, 5, 170191.
- Abbas, S., Nichol, J. E., Zhang, J., & Fischer, G. A. 2019. The accumulation of species and recovery of species composition along a 70-year succession in a tropical secondary forest. *Ecological Indicators*, 106, 105524.
- Adler, P.B., Seabloom, E.W., Borer, E.T. et al. 2011. Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science*, 333, 1750–1753.
- Ali, A., & Mattsson, E. 2017. Disentangling the effects of species diversity, and intraspecific and interspecific tree size variation on aboveground biomass in dry zone homegarden agroforestry systems. *Science of the Total Environment*, 598, 38-48.
- Ali, A., Lin, S. L., He, J. K., Kong, F. M., Yu, J. H., & Jiang, H. S. 2019. Big-sized trees overrule remaining trees' attributes and species richness as determinants of aboveground biomass in tropical forests. *Global Change Biology*, 25(8), 2810-2824.
- Álvarez-Dávila E, Cayuela L, González-Caro S, Aldana AM, Stevenson PR, Phillips O, et al. 2017. Forest biomass density across large climate gradients in northern South America is related to water availability but not with temperature. *PLoS ONE* 12(3): e0171072. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171072>
- APG - Angiosperm Phylogeny Group IV, 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.* 181, 1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Barton, K., 2017. ‘MuMIn’: Multi-Model Inference. R package version 1.40.0. <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>. (15 June 2020, date last accessed).
- Bates, D., Maechler, M., Ben Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendieck, G., Green, P., Fox, J. 2019. ‘lme4’: Linear Mixed-Effects Models using ‘Eigen’ and S4. R package version 1.1-21 <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>. (25 June 2019, date last accessed).
- Bennett, A. C., Penman, T. D., Arndt, S. K., Roxburgh, S. H., & Bennett, L. T. 2020. Climate more important than soils for predicting forest biomass at the continental scale. *Ecography*.

- Blackie, R., Baldauf, C., Gautier, D., Gumbo, D., Kassa, H., Parthasarathy, N.,... Sunderland, T. 2014. Bosques secos tropicales: estado del conocimiento mundial y recomendaciones para futuras investigaciones. Bogor, Indonesia: CIFOR.
- Bonan, G. B. 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climatefits of forests. *Science*, 320, 1444– 1449.
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*. 73: 1045–1055.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. New York, Springer.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., Huyvaert, K.P., 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol*, 65:23–35.
- Cardinale, B. J., Matulich, K. L., Hooper, D. U., Byrnes, J. E., Duffy, E., Gamfeldt, L., ... & Gonzalez, A. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American journal of botany*, 98(3), 572-592.
- Cavanaugh, K. C., Gosnell, J. S., Davis, S. L., Ahumada, J., Boundja, P., Clark, D. B., ... & Sheil, D. 2014. Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic diversity and functional dominance on a global scale. *Global Ecology and Biogeography*, 23(5), 563-573.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Péliissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob.Change Biol*, 20, 3177–3190
- Chisholm, R. A., Muller-Landau, H. C., Abdul Rahman, K., Bebbber, D. P., Bin, Y., Bohlman, S. A., ... & Cao, H. 2013. Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology*, 101(5), 1214-1224.
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol*, 18, 117–143

- Colwell, R.K., Chao, A., Gotelli, N.J., Lin, S.Y., Mao, C.X., Chazdon, R.L., Longino, J.T., 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J. Plant Ecol*, 5, 3–21
- Crawley, M.J., 2012. *The R Book*, second ed. Wiley, London.
- Cupertino-Eisenlohr, M.A., Oliveira-Filho, A.T., Simon, M.F. 2020. Patterns of variation in tree composition and richness in Neotropical Non-Flooded Evergreen Forests. *Applied Vegetation Science*. 1402-2001. Doi: 10.1111/avsc.12522
- Dalmolin, D.A., Tozetti, A.M., Ramos-Pereira, M.J. 2019 Taxonomic and functional anuran beta diversity of a subtropical metacommunity respond differentially to environmental and spatial predictors. *PloS one*, 14.11: e0214902.
- D'Amen, M., Mod, H. K., Gotelli, N. J., & Guisan, A. 2018. Disentangling biotic interactions, environmental filters, and dispersal limitation as drivers of species co-occurrence. *Ecography*, 41(8), 1233-1244.
- Dray, S., 2017. “adea4” package: Analysis of ecological data, exploratory and euclidean methods in environmental sciences. <http://CRAN.R-project.org/package=adea4>. RStudio package version 1.0.14.
- Fotis, A. T., Murphy, S. J., Ricart, R. D., Krishnadas, M., Whitacre, J., Wenzel, J. W., ... & Comita, L. S. 2017. Above-ground biomass is driven by mass-ratio effects and stand structural attributes in a temperate deciduous forest. *Journal of Ecology*, 106(2), 561-570.
- Galindo-Rodriguez, C., & Roa-Fuentes, L. L. 2017. Seed desiccation tolerance and dispersal in tropical dry forests in Colombia: Implications for ecological restoration. *Forest Ecology and Management*, 404, 289-293.
- González-Martínez, R., García, H., Isaacs, P., Cuadros, H., López-Camacho, R., Rodríguez, N., ... & Idárraga-Piedrahíta, Á. 2018. Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. *Environmental Research Letters*, 13(4), 045007.
- González-Martínez, R., Norden, N., Posada, J. M., Pizano, C., García, H., Idárraga-Piedrahita, Á., ... & Castaño-Naranjo, A. 2019. Climate severity and land-cover transformation determine plant community attributes in Colombian dry forests. *Biotropica*, 51(6), 826-837.

- González-Martínez R y García, H. 2019. El bosque seco de Colombia en cifras. Bosque seco
García, H. y R. González-M., R. (eds). Colombia: Biodiversidad y gestión. Instituto de
Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C.,
Colombia. 32 p.
- Hadley, W., 2015. R ggplot2 package: An implementation of the grammar of graphics.
<http://ggplot2.org>, <https://github.com/hadley/ggplot2>.
- Hansen, A. J., Burns, P., Ervin, J., Goetz, S. J., Hansen, M., Venter, O., ... & Pillay, R. 2020.
A policy-driven framework for conserving the best of Earth's remaining moist tropical
forests. *Nature Ecology & Evolution*, 1-8.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A. 2016. iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species
diversity. R package version 2.0.12.
<https://cran.rproject.org/web/packages/iNEXT/iNEXT.pdf>.
- Knappová, J., Hemrová, L., Knapp, M., Münzbergová, Z. 2017. Establishment limitation may
be more important than species dispersal: insights from dry grasslands and oldfields. *J.
Veg. Sci*, 28, 34–42. <https://doi.org/10.1111/jvs.12462>.
- Legendre, P. & Gallagher, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination
of species data. *Oecologia*, 129, 271–280.
- Legendre, P., Oksanen, J. & ter Braak, C.J.F. 2011. Testing the significance of canonical axes
in redundancy analysis. *Methods Ecol. Evol.* 2, 269–277.
- Lohbeck, M., Bongers, F., Martinez-Ramos, M., Poorter, L. 2016. The importance of
biodiversity and dominance for multiple ecosystem functions in a human-modified
tropical landscape. *Ecology* 97, 2772-2779. <https://doi.org/10.1002/ecy.1499>
- Long, J.A. 2020. “jtools” package: Analysis and Presentation of Social Scientific Data.
<https://cran.r-project.org/web/packages/jtools/index.html>
- McNicol, I. M., Ryan, C. M., Dexter, K. G., Ball, S. M., & Williams, M. 2018. Aboveground
carbon storage and its links to stand structure, tree diversity and floristic composition in
south-eastern Tanzania. *Ecosystems*, 21(4), 740-754.
- Muñoz, M.C. Y Parrado-Rosselli, A. 2020. Frutos y semillas del bosque seco. En: Moreno, L.
A. & Andrade, G. I. (Eds.). Biodiversidad 2019. Estado y tendencias de la biodiversidad
continental de Colombia. Bogotá, D. C., Colombia: Instituto de Investigación de
Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 92p.

- Neves, D. M., Dexter, K. G., Pennington, R. T., Bueno, M. L., & Oliveira Filho, A. T. 2015. Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. *Journal of Biogeography*, 42(8), 1566-1576.
- Norden, N., González-Martínez, R., Avella-M, A., Salgado-Negret, B., Alcázar, C., Rodríguez-Buriticá, S., ... & Cuadros, H. 2020. Building a socio-ecological monitoring platform for the comprehensive management of tropical dry forests. *Plants, People, Planet*.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G, Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, E. 2018. 'Vegan': Community Ecology Package. R package version 2.4-6. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf> (16 June 2020, date last accessed).
- Oksanen, Jari. 2018. "Vegano: una introducción a la ordenación". URL <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vignettes/introvegan.pdf> 8. 19.
- Ouyang, S., Xiang, W., Wang, X., Xiao, W., Chen, L., Li, S., ... & Lei, P. 2019. Effects of stand age, richness and density on productivity in subtropical forests in China. *Journal of Ecology*, 107(5), 2266-2277.
- Pan Y, Birdsey RA, Phillips OL, Jackson RB. 2013. The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 44: 593±622.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., ... Hayes, D. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988–993.
- Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 437-457.
- Peres-Neto P, Legendre P, Dray S, Borcard D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87(10): 2614–2625. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0394-0_3 PMID: 17089669
- Pizano, C., González, R., Hernández-Jaramillo, A., & García, H. 2017. Agenda de investigación y monitoreo en bosques secos de Colombia (2013-2015): fortaleciendo redes de colaboración para su gestión integral en el territorio. *Biodiversidad en la Práctica*, 2(1), 87-121.

- Pizano, C., R. González, M. F. González, F. Castro-Lima, R. López, N. Rodríguez, A. Idárraga-Piedrahíta, W. Vargas, H. Vergara-Varela, A. Castaño-Naranjo, W. Devia, A. Rojas, H. Cuadros y J. L. Toro. 2014. Las plantas de los bosques secos de Colombia. En C. Pizano & H. García (Eds.), *El Bosque Seco Tropical en Colombia* (pp. 48–93). Bogotá D.C: Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt
- Poorter, L., van der Sande, M. T., Arets, E. J., Ascarrunz, N., Enquist, B. J., Finegan, B., ... & Muñoz, R. 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global ecology and biogeography*, 26(12), 1423-1434.
- Poorter, L., van der Sande, M. T., Thompson, J., Arets, E. J. M. M., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, J., Peña-Claros, M. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 1314– 1328. <https://doi-org.ez35.periodicos.capes.gov.br/10.1111/geb.12364>
- Poorter, L., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., et al. 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nat. Ecol. Evol.* 3, 928-934. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>
- Portillo-Quintero, C.A., Y Sánchez-Azofeifa, G.A. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological conservation*, 143(1), 144-155.
- Powers, J. S., Feng, X., Sanchez-Azofeifa, A., & Medvigy, D. 2018. Focus on tropical dry forest ecosystems and ecosystem services in the face of global change. *Environmental Research Letters*, 13(9), 090201
- R Development Core Team, 2019. R version 3.6.0. In. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raymundo, D. et al. 2019. Shifting species and functional diversity due to abrupt changes in water availability in tropical dry forests." *Journal of Ecology*, 107.1, 253-264.
- Rodrigues, A. C., Villa, P. M., & Neri, A. V. 2019. Fine-scale topography shape richness, community composition, stem and biomass hyperdominant species in Brazilian Atlantic forest. *Ecological Indicators*, 102, 208-217.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodríguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., ... & Fajardo, L. 2005. Research priorities for Neotropical dry forests 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(4), 477-485.

- Stegen, J.C., Swenson, N.G., Valencia, R., Enquist, B.J. & Thompson, J. 2009. Above-ground forest biomass is not consistently related to wood density in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 617–625.
- Sullivan MJ et al., 2017. Diversity and Carbon storage across the tropical forest biome. *Sci Rep* 6(39102):1–12. doi:10.1038/srep39102.
- Villa, P. M., Ali, A., Martins, S. V., de Oliveira Neto, S. N., Rodrigues, A. C., Teshome, M., ... & Gastauer, M. 2020. Stand structural attributes and functional trait composition overrule the effects of functional divergence on aboveground biomass during Amazon forest succession. *Forest Ecology and Management*, 477, 118481.
- Zanne, Amy E. et al. 2009. Datos de: Hacia un espectro mundial de economía de la madera, v5, Dryad, Dataset, <https://doi.org/10.5061/dryad.234>
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.

CAPÍTULO 3: Relación entre la estructura y riqueza de especies arbóreas con el almacenamiento de carbono sobre el suelo en bosques secos de Colombia: relevancia de especies Hiperdominantes

Resumen

El interés entre las relaciones estructurales y riqueza de especies con la función ecosistémica tiene gran relevancia en estudios ecológicos, con el propósito de conservar y manejar de manera más eficiente los remanentes de bosques secos. Este estudio tuvo el objetivo de analizar la relación entre la estructura y riqueza de árboles con el almacenamiento de carbono sobre el suelo del bosque seco tropical de Colombia. Utilizamos bancos de datos con informaciones de la composición florística, datos globales sobre el clima y la densidad de la madera, para calcular mediante la ecuación alométrica pantropical, el conjunto de datos de la biomasa aérea de árboles individuales. El NMDS comprobó las diferencias en la composición florística, mientras que las curvas de rarefacción y extrapolación indicó diferentes la riqueza de especies entre los sitios, lo que puede estar influenciado por el estado de conservación. El carbono acumulado sobre suelo en los bosques secos varía entre 24.8Mg ha^{-1} y 260.9Mg ha^{-1} . Estos valores son mayores a los encontrados en otros bosques, por lo que, estaría contribuyendo positivamente con la recuperación y conservación de reservas de carbono. Aunque, encontramos que el carbono estuvo mejor representado en los sitios con mayor riqueza de especies y pocas especies (3.5%) controlaron más de la mitad (50.1%) del almacenamiento de carbono en los bosques secos. Entendemos, que la diversidad funcional es tan importante como la diversidad taxonómica, por lo que se requieren acciones para que las estrategias de restauración cada vez sean más adecuadas con las necesidades del ecosistema y así contribuir en los esfuerzos globales de mitigación del cambio climático.

Palabras clave: Biomasa, degradación, diversidad, conservación.

INTRODUCCIÓN

Los bosques cubren en promedio el 30% de la superficie de la tierra, almacenando alrededor del 45% del carbono terrestre (Bonan 2008) y juegan un papel importante en el ciclo global del carbono (Bonan 2008; Mitchard et al. 2018). El bosque tropical almacena en la biomasa vegetal el 56% del *stock* mundial de carbono (Pan et al. 2011), siendo mayor cantidad de carbono que los bosques templados y boreales, los cuales solo cubren entre el 7 a 10% de la superficie terrestre, y almacenan el 25% del carbono por encima y por debajo del suelo (Bonan 2008). En promedio 42% de la cobertura vegetal en los trópicos pertenece a bosques secos tropicales (Miles et al. 2006), distribuido en casi todos los continentes (Sánchez-Azofeifa et al. 2005); sin embargo, se encuentra altamente amenazado (90%), resultado en gran medida de la actividad humana (Miles et al. 2006). El bosque seco tropical, es considerado como uno de los principales hotspot para conservación (De Sousa et al. 2009), pero es el ecosistema menos estudiado, más perturbado y poco conservado (Quesada y Stoner 2004, Dirzo et al. 2011, Poorter et al. 2015). En este sentido, la deforestación ha convertido bosques primarios en bosques secundarios en regeneración (Chazdon-R 2012), generando pérdidas de biodiversidad con efectos negativos su funcionamiento, principalmente en la captura y almacenamiento de carbono (Fauset et al. 2015. Poorter et al. 2015). Por este motivo, es importante cuantificar y reducir la incertidumbre en nuestras estimaciones de almacenamiento de carbono y su distribución entre especies de árboles, para respaldar las iniciativas de secuestro de carbono destinadas a mitigar la degradación, restaurar y conservar su biodiversidad.

Los bosques tropicales albergan 96% de las especies arbóreas del mundo (Poorter et al. 2015) por lo que juegan un papel importante en el ciclo global del carbono, de acuerdo con su estructura, funcionamiento y diversidad (Lindenmayer et al. 2012). Entre los atributos estructurales principales de los árboles de bosques tropicales se han identificado la altura, por eso la relevancia de árboles de gran tamaño (Bastin et al. 2015), ya que estos fijan gran parte de las reservas de carbono dentro de su biomasa aérea (AGB) (Chave et al. 2001; Bastin et al. 2018). Además, árboles de mayor tamaño acumulan más carbono en comparación a la mayor parte de individuos de toda la comunidad (Stephenson et al. 2014; Bastin et al. 2015; Ali et al. 2019). Por ejemplo, se ha encontrado en 120 sitios pantropicales que los árboles con un diámetro a la altura de pecho ≥ 70 cm, almacenan casi el 70% de la variación de AGB (Slik et al. 2013). De esta forma, la producción de biomasa está altamente concentrada en pocas

especies (Bastin et al. 2015; Ter Steege et al. 2013). Por otro lado, en los bosques de la Amazonía en promedio el 0.9% del total de especies de árboles, son responsables del 50% del AGB regional (Fauset et al. 2015). Estas especies son llamadas “hiperdominantes de biomasa” (Fauset et al. 2015) y el 1.4% de las 16,000 especies arbóreas de este bosque, representan la mitad de la abundancia regional, es decir “hiperdominantes de tallo” (Ter Steege et al. 2013). Por tanto, identificar las especies que componen estos bosques es clave para comprender su estructura y funcionamiento, especialmente para entender las variaciones en el almacenamiento de carbono (Hinsley et al. 2014; Bastin et al. 2015).

La deforestación y la degradación de los bosques tropicales representan aproximadamente el 15% de las emisiones antropogénicas globales de carbono (Houghton 2005). En Colombia, por ejemplo, el bosque seco cubría nueve millones de hectáreas, originalmente solo queda el 8% (García et al. 2014) y solo un 5 % de su cobertura actual se encuentra protegida bajo alguna figura de conservación del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (Sinap) (Pizano et al. 2017). Se estima que su superficie en total está ocupada por bosques primarios (36%), secundarios (42.6%) y bosques tardíos (21.5%) (González-Martínez y García 2019), está constituido en casi un 70% por estados sucesionales recientes, producto de la transformación antrópica (Pizano et al. 2017). Es el ecosistema más degradado, fragmentado, menos conocido (Pizano et al. 2014; Melo et al. 2019) y de máxima prioridad para la conservación (Fernández-Méndez et al. 2014; González-Martínez et al. 2018). Razón por la cual, en los últimos años plataformas de monitoreo sobre su biodiversidad se han establecido para gestionar las decisiones y estrategias adecuadas en la conservación, manejo y restauración del bosque seco (Pizano et al. 2017; González-Martínez y García 2019; Norden et al. 2020). Sin embargo, poco se conoce sobre los cambios en los rasgos funcionales relacionados con el almacenamiento de carbono en los bosques secos de Colombia (Triana-D et al. 2019). Cabe destacar que, los bosques tropicales pueden tener cualquier combinación de diversidad de árboles y reservas de carbono, por lo que requieren una consideración explícita para gestionar el carbono tropical y la biodiversidad allí existente (Sullivan et al. 2017). Algunos estudios, han demostrado que la mayor evidencia sobre esta relación funcional biomasa-diversidad se encuentra en los bosques tropicales (Chisholm et al. 2013; Sullivan et al. 2017; de Souza et al. 2019), pero aún no está claro de como estos patrones de diversidad se comportan en los bosques tropicales secos.

El objetivo de este estudio fue analizar la relación entre la estructura y riqueza de árboles con el almacenamiento de carbono sobre el suelo del bosque seco tropical de

Colombia. Para ello, establecimos las siguientes preguntas de investigación: 1) ¿La riqueza de especies arbóreas determina un mayor número de especies dominantes de carbono? 2) ¿Cuál es la contribución relativa de las diferentes especies de árboles dentro de las comunidades forestales en el almacenamiento de carbono sobre el suelo entre diferentes bosques secos? Por lo tanto, predecimos que las especies más importantes basadas en el número de tallos (o abundancia) en las comunidades no serán las mismas que las hiperdominantes para AGC, considerando que las especies (y la composición de la comunidad arbórea) pueden diferir en su contribución relativa para el AGC, independientemente de su abundancia. Este es primer estudio en el bosque seco tropical de Colombia sobre la relación funcional entre la riqueza de árboles y el almacenamiento de carbono podría especificar cuáles especies están contribuyendo en mayor parte su funcionamiento y constituye una alternativa viable para unir esfuerzos en la conservación del ecosistema.

MÉTODOS

Área de estudio: Aquí entendemos por bosque seco tropical aquellas regiones cálidas (0-1000 m de altitud), con temperatura promedio $>24^{\circ}\text{C}$, y precipitaciones anuales entre 700-2000 mm (Sánchez-Azofeifa et al. 2005; Pizano et al. 2017). Son áreas relativamente planas con suelos de fertilidad intermedia y pH moderado, con baja pérdida de nutrientes por lixiviación y en etapas sucesionales intermedias (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010). El bosque seco en Colombia, en se encuentra dividido en seis regiones biogeográficas en estados sucesionales recientes (rastrojo y bosque secundario) (Pizano et al. 2017; González-Martínez y García 2019). Los ocho sitios seleccionados, se encuentran distribuidos en tres las regiones biogeográficas, Caribe (3 parcelas), Valle del Cauca (3) y Valle del Magdalena (2), en los departamentos de Antioquia, Bolívar, La Guajira, Magdalena, Risaralda, Tolima y Valle del Cauca (Figura 1).

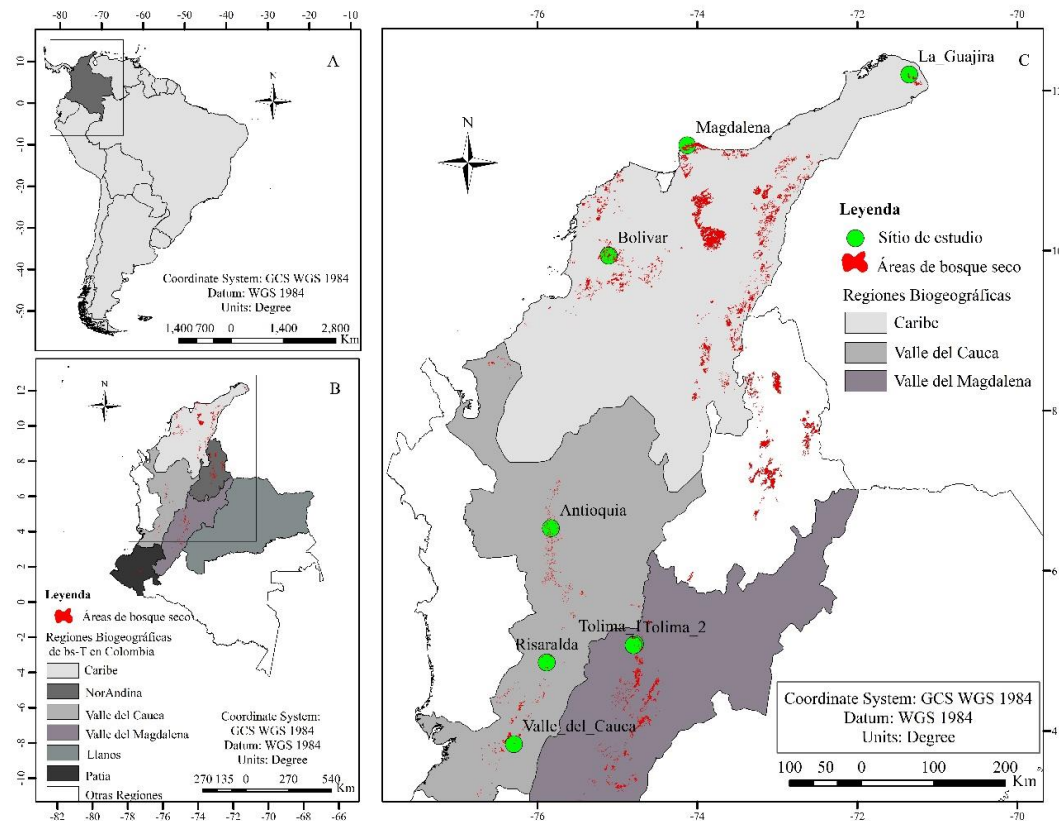


Figura 1. Mapa de distribución de los sitios de estudio. A: Colombia en América del Sur. B: Área de bosque seco tropical en Colombia por regiones biogeográficas (Pizano et al. 2014). C: distribución espacial de los ocho sitios de estudio SIB-Colombia <https://sibcolombia.net>.

Banco de datos: Usamos la red de datos sobre biodiversidad del Global Biodiversity Information Facility (GBIF), mediante el Sistema de Información de la Biodiversidad de SIB-Colombia <https://sibcolombia.net>. Este recurso, hace parte de la agenda de investigación para la gestión integrada del bosque seco en Colombia que es liderada por el Instituto Humboldt y diferentes actores gubernamentales desde el 2013, y facilita el acceso y publica datos e información, sobre la diversidad del país (Norden et al. 2020). De este recurso, seleccionamos ocho sitios donde se encuentran parcelas permanentes de 1 ha (100 x 100m) (Tabla S1) e incluimos todos los individuos con diámetro ($DAP \geq 5,00$ cm) para los cuales fue renovado el sistema de clasificación para APG IV (2016) en Tropicos.org (2011).

La estructura de estos bosques muestra procesos de sucesión temprana donde los árboles de gran tamaño son escasos (Figura S1). Localizados dentro de diferentes áreas de conservación ya sea en áreas protegidas nacionales, regionales y locales. El tipo de vegetación fue caracterizado según las características de fragmentos ya estudiados por otros autores (Tabla 1).

Tabla 1. Localización de los ocho sitios de estudio, en su región biogeográfica, departamento al que pertenece, área de conservación en donde se encuentra (SIB-Colombia <https://sibcolombia.net>) y tipo de vegetación /estados sucesionales.

Región Biogeográfica	Departamento	Sitio	Pp (mm)	Coordenadas	Área de Conservación
Caribe	La Guajira	Uribia	601	12°11'56"N 71°21'2"O	Parque Nacional Natural Macuira
	Magdalena	SantaMarta	771	11°18'50"N 74°7'39"O	Parque Nacional Natural Tayrona
	Bolívar	Nepomuceno	1476	9°56'12"N 75°6'35"O	Santuario de Flora y Fauna Los Colorados
Valle del Cauca	Antioquia	SantaFé	1075	6°31'57"N 75°49'56"O	Estación Cotove
	Risaralda	Pereira	1952	4°51'18"N 75°53'2"O	Finca Alejandría
	Valle del Cauca	Buga	1418	3°50'7.18"N 76°17'41"O	Parque Natural Regional El Vínculo
Valle del Magdalena	Tolima_1	Méndez_1	1499	5°5'7.60"N 74°46'53"O	Finca el Cardonal
	Tolima_2	Mendez_2	1499	5°4'14"N 74°47'54"O	Finca el Cardonal

Análisis de los datos

1. Composición florística y riqueza de especies

Para todos los análisis estadísticos usamos el software R 3.6.0 (R Core Team 2019). Mediante el método de Escalonamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) y la función “metaMDS” del paquete vegan (Oksanen et al. 2015), se analizaron las diferencias entre los sitios de muestreo en términos de composición florística basado en el índice de similaridad de Jaccard (Clarke 1993). Mediante un análisis de variancia permutacional multivariado (PERMANOVA, 9999 permutaciones), se compararon las diferencias en la composición florística utilizando la función “adonis” del paquete vegan (Oksanen et al. 2015).

Para comparar la riqueza de especies entre bosques se construyeron curvas de acumulación de especies con su respectivo intervalo de confianza (95%), haciendo ajustes de rarefacción y extrapolación cada 50 tallos para todos los bosques secos estudiados (Colwell et al. 2012; Hsieh et al. 2016). Aunque rarefacción fue de acuerdo con el paquete iNext. Este criterio fue debido a que el número de individuos puede variar sistemáticamente con la intensidad de uso de bosque, lo que puede sesgar las estimaciones de la diversidad de especies en parcelas con más individuos. Las extrapolaciones se realizaron considerando los datos de

presencia-ausencia (número de Hill de orden 0), y la extrapolación fue aproximadamente hasta dos veces el tamaño de la muestra observada (Colwell et al. 2012). Las curvas de rarefacción fueron realizadas utilizando el paquete "iNext" (Hsieh et al. 2016).

2. Estimación de biomasa aérea (AGB)

El conjunto de datos de la biomasa aérea de árboles individuales (AGB) en los ocho sitios estudiados, se calculó utilizando la ecuación alométrica pantropical de mejor ajuste (Chave et al. 2014) (1) para bosque seco tropical sin altura. Aunque los errores asociados con las ecuaciones alométricas pueden ser grandes (Chave et al. 2004), en general deberían conducir a una subestimación o sobreestimación bastante consistente de AGB dentro de los sitios (Chisholm et al. 2013). Fueron usadas las variables diámetro medio (D), la densidad específica de la madera (ρ) y factor de estrés ambiental (E) por sitio.

$$AGB = \exp[-1.803 - 0.976E + 0.976 \ln(\rho) + 2.673 \ln(D) - 0.0299 [\ln(D)]^2] \dots (1)$$

Donde: AGB = Stock de Biomasa Aérea,

ρ = Densidad de la Madera

D = Diámetro.

E = Factor de estrés ambiental,

La densidad específica de la madera se extrajo de la base de datos DRYAD (<https://datadryad.org/stash/dataset/doi:10.5061/dryad.234>) (Zanne et al. 2009) y fue registrada para todos los individuos a nivel de especie, usando las medias de género o familia si no se disponía de información a nivel de especie. Para el cálculo del factor de estrés ambiental por sitios se usó la compilación de cosecha de árboles pantropical de Chave et al. (2014) (2), esta ecuación usa la estacionalidad de la temperatura TS y la estacionalidad de la precipitación PS, estos datos de clima se obtuvieron del conjunto de datos WorldClim 2 (<http://www.worldclim.org/current>), para 1970 - 2000 con una resolución de 2.5 min (aproximadamente 5 km). Este recurso realiza interpolaciones entre las estaciones más próximas y obtiene 19 "variables bioclimáticas" derivadas de los valores mensuales de temperatura y precipitación para generar variables biológicamente más significativas (Fick y Hijmas 2017). Por otro lado, para el cálculo el déficit climático del agua CWD que hace referencia al agua perdida por el medio ambiente durante los meses secos, se usó la capa climática global de Chave et al. (2014) que promedia a largo plazo el CWD a una resolución

de 2.5 minutos de arco (http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry.htm). El software ArcGis 10.5 fue usado para realizar la extracción de los datos.

$$E = 0.001[0.178 TS - 0.938CWD - 6.61PS] \dots (2)$$

Donde: TS = Estacionalidad de la Temperatura,

CWD = Déficit Climático del Agua

PS = Estacionalidad de la Precipitación.

Una vez el factor de estrés ambiental (E) que se estimó a partir de (2), se substituyó en (1) para estimar AGB para cada uno de los individuos.

3. Enfoque de Hiperdominancia

Asumiendo que la concentración de AGC de las diferentes partes de un árbol es del 50% de AGB (Losi et al. 2003) se estimó el carbono sobre el suelo para todos los individuos en los ocho sitios de estudio y mediante tablas dinámicas calculamos la abundancia de tallos y el AGC de cada especie. La abundancia de tallos a nivel de especie se calculó como el número total de tallos de una especie. El AGC a nivel de especie se calculó como la suma del AGC de todos los tallos de una especie (Fauset et al. 2015). Posteriormente, para cada especie realizamos los cálculos de acumulación, porcentaje y el porcentaje acumulado tanto para abundancia como para AGC. Después, separamos la información por sitios y ordenamos las especies en orden decreciente respecto al total de AGC acumulado por cada especie, los cálculos se realizaron utilizando Microsoft Excel.

Definimos aquellas especies que acumularon el 50% del total de AGC, son consideradas especies “hiperdominantes de biomasa” (Bastin et al. 2015; Fauset et al. 2015). Finalmente, construimos curvas de clasificación de especies basadas en la riqueza de las especies y el porcentaje de AGC acumulado en cada uno de los sitios estudiados, estas curvas se realizaron con el software R (<http://cran.r-project.org>).

RESULTADOS

Composición y riqueza de especies. El NMDS mostró diferencias significativas en la composición florística entre sitios estudiados (PERMANOVA $F_{7,175} = 24.96$, $p < 0.001$), los cuales están claramente separados en ocho grupos (Figura 2). En general las curvas de rarefacción y extrapolación muestran diferencias significativas de la riqueza entre algunos

sitios. En este sentido, la mayoría de los sitios presenta una riqueza acumulada observada que oscila entre 35 y 55 especies. Sin embargo, Bolívar y Risaralda presentan una notable diferencia con los mayores valores de riqueza, mientras que Antioquia presenta el mayor valor observado entre todos los sitios analizados. De esta forma, Antioquia es tres veces menor que Bolívar y dos veces menor que Risaralda, mientras que la riqueza de los demás sitios mantiene un patrón semejante sin diferencias significativas (Figura 3).

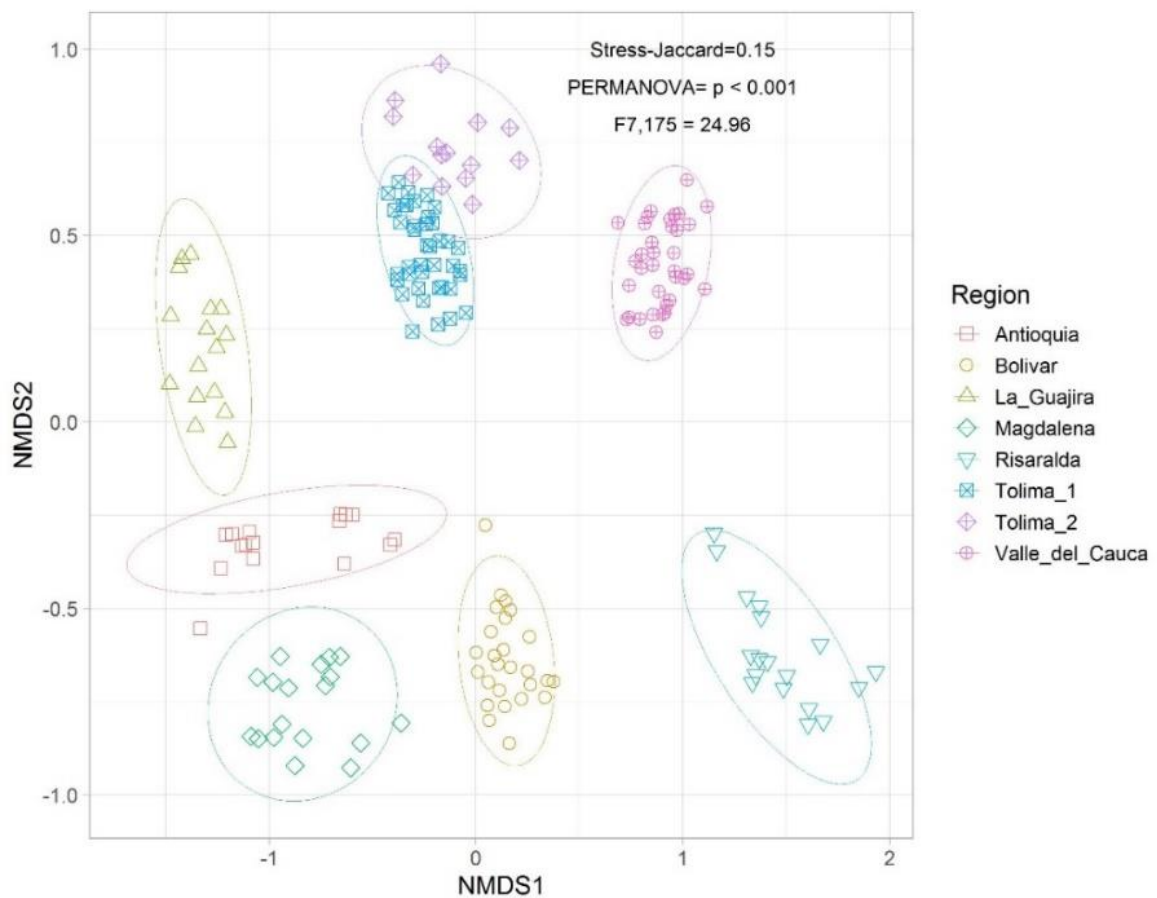


Figura 2. Distribución de la composición florística generado por el NMDS basado en el índice Jaccard. Matriz de presencia-ausencia de 286 especies, conforme su localización en los sitios de muestreo del bosque seco tropical en Colombia.

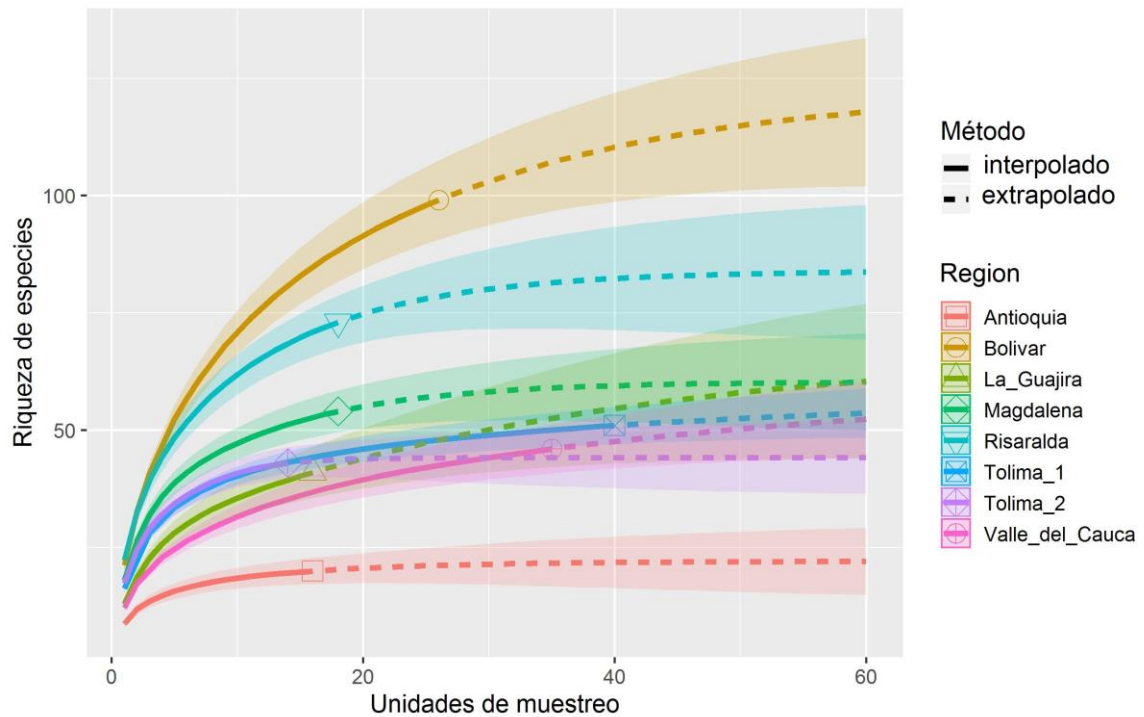


Figura 3. Curvas de rarefacción indicados valores observados (líneas continuas) y la curva de extrapolación indicados valores estimados (líneas discontinuas) de riqueza basado en el número de individuos.

Patrón de carbono sobre el suelo. El carbono almacenado en los ocho sitios de bosques secos analizados varió entre 24.8 Mg ha^{-1} en La_Guajira y 260.9 Mg ha^{-1} en Bolívar. Cuatro de los sitios (Bolívar, Risaralda, Antioquia y Magdalena) almacenaron por encima de 100 Mg ha^{-1} de AGC. Aunque los sitios Tolima_1 y Valle del Cauca contienen el mayor número de individuos (2003 y 1731) y mayor densidad de la madera (media = 1.4 y 1.5 g cm^3) con respecto a los demás sitios, acumularon bajos volúmenes de AGC (82.4 y 45.7 Mg ha^{-1}) respectivamente. La variabilidad de AGC entre los sitios no siempre aumentó en función del diámetro medio, por ejemplo: en La_Guajira los 792 individuos tienen en media 12.3 cm de diámetro, tan solo acumulan 24.8 Mg ha^{-1} de AGC en total y en Bolívar los 1306 individuos tienen en media 9.3 cm de diámetro almacenando la mayor cantidad de carbono de todo el estudio (Tabla 2).

Tabla 2. Descripción de los sitios de estudio para evaluar AGC. N = número de individuos. Valores medios y desviación estándar de D = Diámetro. AB= Área Basal. y ρ = Densidad de la madera. AGC = carbono sobre el suelo.

Departamento	Sitio	N	D (cm)	AB (m ² /ha)	ρ (g cm ³)	AGC (Mg ha ⁻¹)
Antioquia	SantaFé	786	12.64 ±12.64	22.7	0.77±0.22	129.99
Bolivar	Nepomuceno	1306	9.27±14.16	33.4	0.65±0.15	260.95
La_Guajira	Uribia	792	12.33±8.01	16.3	0.62±0.16	24.79
Magdalena	SantaMarta	872	10.58±15.52	28.8	0.65±0.18	101.17
Risaralda	Pereira	890	11.16±13.45	26.3	0.55±0.13	134.33
Tolima_1	Méndez_1	2003	9.44±6.14	23.8	1.38±0.10	82.42
Tolima_2	Méndez_2	717	9.54±8.06	10.7	0.64±0.09	45.53
Valle del Cauca	Buga	1731	8.24±5.67	15.6	1.50±0.14	45.70

Patrones de hiperdominancia de individuos y de carbono sobre el suelo. En los ocho sitios de estudio del bosque seco en Colombia, 9097 individuos fueron identificados y el 31.8% (2895 individuos) representan las 9 especies con una abundancia >200 individuos, es decir especies clasificadas como hiperdominantes de abundancia. Entre ellas, *Melicoccus bijugatus* Jacq. (472 individuos), *Astronium graveolens* Jacq. (413) y *Eugenia procera* (Sw.) Poir. (523) (Tabla 3). Además, los ocho sitios comparten en total 286 especies y únicamente tres especies (1.05%) se clasificaron como hiperdominantes de carbono (es decir aquellas especies que acumularon el 50% de AGC), ellas son *Trophis racemosa* (L.) Urb. (3 individuos), *Astronium graveolens* Jacq. (413) y *Melicoccus bijugatus* Jacq. (472). Estas tres últimas especies, representaron el 24.2% del AGC total acumulado de todas las especies (286) (Tabla 3, Figura 4). En el sitio Antioquia, solo una especie (*Melicoccus bijugatus*) se clasificó como hiperdominante en carbono (52.4% de AGC), entre las 20 especies allí representadas (Tabla 3, Figura 4). Esta especie también fue clasificada como hiperdominante de abundancia ya representó el 52.4% del total de la abundancia (786 individuos) en ese sitio (Tabla 3). En el sitio Bolívar, solamente una especie (*Trophis racemosa* (L.) Urb.) de las 99 allí identificadas, se clasificó como hiperdominante en carbono (67.1% de AGC) (Tabla 3, Figura 4). Esta especie con solo 3 individuos representa el 0.23% del total de la abundancia (1306 individuos) en ese sitio (Tabla 3). En los demás sitios no se encontraron especies hiperdominantes en carbono, es decir que acumularan en promedio el 50% de AGC (Tabla 3). Sin embargo, especies como *Astronium graveolens* Jacq, presente en seis de los sitios, se clasificó como hiperdominante en carbono, es decir que acumuló el 64.2% de AGC en total del estudio. Las

cinco especies más representativas en carbono acumulado de cada sitio fueron indicadas en orden de importancia (Tabla 3).

Tabla 3. Orden de importancia de las cinco especies más importantes en acumulación de carbono (AGC) y abundancia en los sitios de muestreo del bosque seco en Colombia.

	Abun	Abun cumulated	% Abun	% Abun cumulated	AGC (Mg ha ⁻¹)	AGC (Mg ha ⁻¹) cumulated	% AGC	% AGC cumulated
Species Antioquia								
<i>Melicoccus bijugatus</i>	412	412	52.42	52.42	68.13	68.13	52.41	52.41
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	5	417	0.64	53.05	27.62	95.76	21.25	73.66
<i>Bursera simaruba</i>	41	458	5.22	58.27	16.85	112.61	12.96	86.63
<i>Astronium graveolens</i>	83	541	10.56	68.83	5.37	117.98	4.13	90.76
<i>Leucaena leucocephala</i>	39	580	4.96	73.79	3.74	121.72	2.88	93.64
Species Bolivar								
<i>Trophis racemosa</i>	3	3	0.23	0.23	175.04	175.04	67.08	67.08
<i>Ampelocera macphersonii</i>	227	230	17.38	17.61	10.49	185.53	4.02	71.10
<i>Sorocea sprucei</i>	55	285	4.21	21.82	10.20	195.73	3.91	75.01
<i>Platypodium sp</i>	4	289	0.31	22.13	6.74	202.47	2.58	77.59
<i>Uribea tamarindoides</i>	7	296	0.54	22.66	6.54	209.01	2.51	80.10
Species La_Guajira								
<i>Handroanthus billbergii</i>	228	228	28.79	28.79	7.23	7.23	29.17	29.17
<i>Machaerium arboreum</i>	104	332	13.13	41.92	4.69	11.92	18.90	48.06
<i>Astronium graveolens</i>	115	447	14.52	56.44	3.87	15.79	15.60	63.67
<i>Lonchocarpus pictus</i>	66	513	8.33	64.77	1.97	17.76	7.96	71.63
<i>Coccoloba sp</i>	39	552	4.92	69.70	1.45	19.21	5.86	77.49
Species Magdalena								
<i>Pseudobombax septenatum</i>	11	11	1.26	1.26	31.97	31.97	31.60	31.60
<i>Astronium graveolens</i>	48	59	5.50	6.77	13.44	45.41	13.28	44.88
<i>Pterocarpus rohrii</i>	180	239	20.64	27.41	11.89	57.30	11.75	56.63
<i>Melicoccus bijugatus</i>	55	294	6.31	33.72	8.19	65.49	8.10	64.73
<i>Pradosia colombiana</i>	37	331	4.24	37.96	5.47	70.96	5.41	70.13
Species Risaralda								
<i>Luehea seemannii</i>	8	8	0.90	0.90	56.22	56.22	41.85	41.85
<i>Brosimum alicastrum</i>	36	44	4.04	4.94	9.73	65.95	7.25	49.10
<i>Syagrus sancona</i>	52	96	5.84	10.79	6.58	72.54	4.90	54.00
<i>Ampelocera edentula</i>	41	137	4.61	15.39	6.11	78.64	4.55	58.54
<i>Clarisia biflora</i>	50	187	5.62	21.01	4.97	83.61	3.70	62.24
Species Tolima_1								
<i>Astronium graveolens</i>	151	151	7.54	7.54	16.65	16.65	20.20	20.20
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	154	305	7.69	15.23	13.05	29.70	15.83	36.03
<i>Machaerium capote</i>	124	429	6.19	21.42	6.54	36.24	7.94	43.97
<i>Pterocarpus sp</i>	116	545	5.79	27.21	6.00	42.24	7.29	51.26
<i>Trichilia oligofoliolata</i>	369	914	18.42	45.63	5.95	48.20	7.22	58.48
Species Tolima_2								
<i>Machaerium capote</i>	23	23	3.21	3.21	7.45	7.45	16.36	16.36

	Abun	Abun cumulated	% Abun	% Abun cumulated	AGC (Mg ha ⁻¹)	AGC (Mg ha ⁻¹) cumulated	% AGC	% AGC cumulated
<i>Oxandra espiptana</i>	84	107	11.72	14.92	5.49	12.93	12.05	28.41
<i>Astronium graveolens</i>	14	121	1.95	16.88	4.96	17.89	10.89	39.30
<i>Ocotea veraguensis</i>	28	149	3.91	20.78	2.33	20.22	5.12	44.41
<i>Trichilia pallida</i>	23	172	3.21	23.99	2.04	22.26	4.49	48.90
Species Valle del Cauca								
<i>Ocotea veraguensis</i>	125	125	7.22	7.22	4.38	4.38	9.58	9.58
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	8	133	0.46	7.68	4.00	8.38	8.75	18.34
<i>Guazuma ulmifolia</i>	74	207	4.27	11.96	3.84	12.22	8.41	26.74
<i>Eugenia procera</i>	458	665	26.46	38.42	3.58	15.80	7.84	34.58
<i>Pithecellobium lanceolatum</i>	119	784	6.87	45.29	3.38	19.18	7.39	41.97

Entre las cinco especies de cada sitio, se indican las especies hiperdominantes que acumulan más de 50% del total del carbono de toda la comunidad. Nombre de las especies por sitio, Abundancia, Abundancia acumulada, porcentaje de abundancia, porcentaje de abundancia acumulada, Carbono sobre el suelo (Mg ha⁻¹) acumulado, porcentaje de Carbono sobre el suelo y porcentaje acumulado de Carbono sobre el suelo.

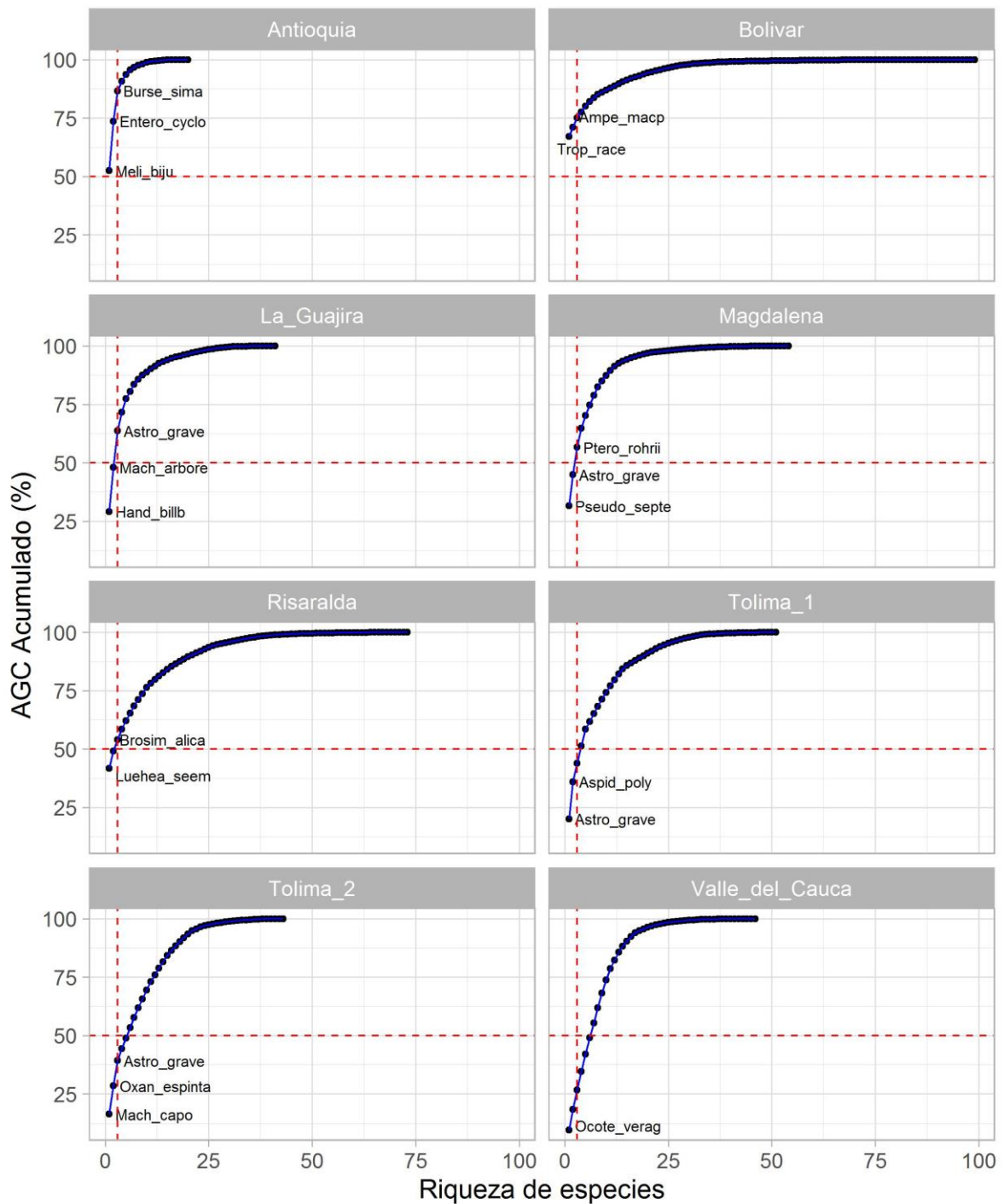


Figura 4. Especies de carbono acumuladas sobre el suelo dentro de ocho parcelas muestreadas en Colombia. Riqueza de las especies por sitio y carbono proporcional acumulativo a nivel de especie. La línea roja horizontal discontinua indica el límite de especies que acumulan hasta el 50% del carbono total en todos los sitios. Los nombres completos de las especies se encuentran la Tabla 3.

DISCUSIÓN

Composición y riqueza de especies. Los bosques secos tropicales estudiados poseen una alta variación de la composición florística a escala continental y regional. Por ejemplo, la variación de la composición florística entre los ocho sitios distribuidos en las regiones Caribe, valle del Magdalena y valle del Cauca, probablemente ocurre porque muchos de los relictos son bosques altamente fragmentados, poco conectados y dentro de matrices transformadas principalmente en actividades agropecuarias (Etter et al. 2016; Suarez-R y Vargas-R 2019). Además, existe una baja representatividad de áreas dentro de un sistema de áreas protegidas, se estima que, solo el 5% de la cobertura total de bosque seco se encuentra protegida bajo alguna figura de conservación (Pizano et al. 2017). En su mayoría son bosques secundarios (González-Martínez y García 2019), casi siempre dominados por estados iniciales de sucesión (Vargas 2015). Posiblemente el estado de conservación en el que se encuentre determinado fragmento juega un papel importante en la distribución de la composición florística de los sitios aquí estudiados.

Es este contexto la región Caribe, por ejemplo, posee la mayor cobertura de bosque seco (40.9%), con fragmentos de bosque más extensos y donde el 52.4% son bosques primarios, 41.8% bosques secundarios y un 5.8% bosques maduros (González-Martínez y García 2019). Además, en esta región se encuentran las principales áreas de protección del sistema de Parques Nacionales de Colombia, convirtiéndolos en los fragmentos de bosque seco más representativos y mejor conservados (García et al. 2014). Por otro lado, los bosques secos de la región Valle del Cauca ocupan una menor cobertura (5%), en su mayoría son bosques secundarios (67.6%), menos de la mitad bosques primarios (31.1%) y solo 1.4% son bosques maduros (González-Martínez y García 2019). En esta región se encuentra la más baja representatividad en un sistema de áreas protegidas (2.6%); por tanto, sus bosques menos conservados se encuentran en estado crítico de fragmentación (García et al. 2014). Estas diferencias en cuanto al estado de conservación, el grado de fragmentación y los estados sucesionales. Explicarían entre otras cosas las diferencias en la distribución de la composición florística entre los sitios pertenecientes a estas regiones (Tabla 1; Figura 2). El estado de conservación de los bosques secos del valle de la Magdalena no es muy diferente, en su mayoría son bosques secundarios poco protegidos (González-Martínez y García 2019; García et al. 2014). Sin embargo, en los bosques secos andinos de esta región es común encontrar afinidades florísticas entre los sitios adyacentes y vecinos (Linares – Palomino et al. 2011), tal como se manifestó entre los sitios Tolima_1 y Tolima_2 que, aunque presentaron diferencias

en la composición florística, comparten algunas especies en común dada su proximidad geográfica. Entender estas variaciones de la composición florística entre sitios es importante para evaluar los impactos generados y establecer estrategias de conservación y restauración.

Al evaluar la riqueza de especies encontramos un aumento asintótico entre la riqueza y el número de árboles muestreados en los bosques secos de Colombia. Este aumento asintótico también se encontró en los bosques tropicales de África (Bastin et al. 2015). En general, las curvas de rarefacción indican diferencias en riqueza de árboles respecto al número de individuos muestreados. Aunque, algunos sitios no mostraron diferencias significativas de la riqueza otros como Bolívar y Antioquia. Esta variabilidad de la riqueza también observada entre bosques de las regiones donde se encuentran estos sitios, esta correlacionada con características estructurales como el área basal y el número de árboles grandes, que a su vez dependen del grado de intervención del bosque (Mendoza-Cifuentes 1999). Por ejemplo, en la región Caribe los sitios Bolívar y Magdalena dentro de áreas protegidas (Tabla 1), presentan la mayor riqueza de especies (Figura 3), probablemente porque son bosques secundarios poco intervenidos (Mendoza-Cifuentes 1999). Caso contrario ocurre en la región del Valle del Cauca, donde hay una baja representación de áreas protegidas y los fragmentos de bosque se encuentran fuertemente antropizados (García et al. 2014) en esta región el sitio Antioquia, representa la menor riqueza de especies en todo el estudio, se ubica dentro de una estación experimental fuertemente Antropizado. La estación Cotové, posee diferentes usos de suelo desarrollando actividades agropecuarias por más de 40 años, lo que ha transformado sus ecosistemas originales (Agudelo et al. 2019) en bosques secundarios con árboles adultos producto de la regeneración natural, de donde se extraen ocasionalmente árboles para la construcción de cercas (Jiménez-Heredia et al. 2010). Por tanto, también se observaron diferencias entre las regiones que se encuentran con mejor estado de conservación, como lo es la región Caribe que acumula el 45.4% de la riqueza total y las regiones con bajo estado de conservación, como Valle del Cauca y Valle del Magdalena acumulan el 32.5% y 22.01% de riqueza respectivamente, y quizá la alta presencia de disturbios antropogénicos que estarían afectando la recuperación de la riqueza.

Además, la variación de la riqueza entre 20 y 99 especies encontrada en los ocho sitios estudiados, también podría deberse a que casi la mitad de las especies de plantas en los bosques secos de Colombia, son raras y la mayoría tienen un área de distribución restringida (Norden et al. 2018). En consecuencia, esto puede inducir un alto intercambio de especies entre estos bosques secos de Colombia (DRYFLOR et al 2016; González-Martínez et al.

2018). Entonces, el aumento de la riqueza de especies en los bosques tropicales se relaciona con la complejidad estructural y funcional (Chazdon-R 2012) una mayor riqueza de especies mejora la variación en los rasgos de especies que se encuentran en la comunidad, lo que lleva a una mayor captura de recursos ecosistémicos, tales como el almacenamiento de carbono (Fauset et al. 2015; McNicol et al. 2018).

Patrón de almacenamiento de carbono. Los bosques tropicales contienen más especies y biomasa que cualquier otro bioma de la Tierra (Esquivel-Muelbert et al. 2019), en media se ha estimado que los bosques tropicales de América del sur almacenan $122,4 \text{ Mg ha}^{-1}$ (Köhl et al. 2015) y que el bosque seco tropical puede almacenar entre 28 a 390 Mg ha^{-1} (Jaramillo et al. 2011). Nuestras estimaciones mostraron resultados similares en el almacenamiento de carbono sobre el suelo, que varía entre 24,79 a $260,96 \text{ Mg ha}^{-1}$ en los bosques secos de Colombia. Estos valores son mayores que las estimaciones de almacenamiento de carbono sobre el suelo, reportados para el bosque andino ($48,1 - 129,4 \text{ Mg ha}^{-1}$) (Segura-Madrigal et al. 2019) siendo este último de mayor cobertura, con más de la mitad de su área protegida y una amplia lista de especies (Armenteras et al. 2007). Además, la distribución del almacenamiento de carbono entre los bosques secos estudiados mostró que, los sitios dentro de algún sistema de protección almacenan el 52.4% de carbono y los sitios que se encuentran en tierras privadas almacenan el 47.6% de carbono. Esto demostraría que, aunque el bosque seco se encuentre en estado crítico de fragmentación, con baja representatividad en áreas de conservación y protección (tal solo 5%) y sea el ecosistema menos estudiado (Pizano et al. 2017), estaría contribuyendo positivamente con la recuperación y conservación de reservas de carbono. De esta forma, es necesario reevaluar los acuerdos ambientales internacionales que exigen la protección y restauración del bosque, en donde solo considera su extensión y se ignora la calidad del bosque (Hansen et al. 2020), como estrategia para conservar y establecer nuevas áreas que estarían brindando beneficios ecosistémicos y están sin ningún sistema de protección.

Por otro lado, un amplio rango de almacenamiento de carbono sobre el suelo se debe a que se incluyen estimaciones de bosques tempranos, secundarios y maduros (Becknell et al. 2012) y las diferencias estructurales entre ellos claramente influyen en el almacenamiento de carbono (Bradford y Murphy 2019; Ali et al. 2019). Por tanto, patrones estructurales como la densidad de árboles, área basal, el diámetro y la densidad de la madera, podrían explicar el aumento de AGC entre sitios (Fauset et al. 2015). Aquí encontramos que el bosque seco de

Colombia difícilmente mantiene este estándar en cuanto a número de individuos y densidad de la madera (Tabla 2).

Nuestros resultados mostraron que los bosques secundarios iniciales Tolima_1 y Valle del Cauca (Tabla 1) aunque con mayor número de árboles y densidad de la madera, tuvieron bajos volúmenes de AGC, en comparación con los bosques secundarios avanzados de Risaralda y Magdalena (Tabla 1) con menor número de árboles y densidad de la madera, pero con altos volúmenes de AGC (Tabla 2). Sin embargo, la variación de AGC de los sitios estudiados aumenta moderadamente entre aquellos con diámetro medio mayor y más fuerte entre aquellos sitios con área basal mayor (Tabla 2). Por ejemplo, el incremento de carbono acumulado sobre el suelo en el bosque secundario avanzado en Antioquia estuvo mejor explicado por la presencia de árboles de mayor diámetro (12.6 cm) de todo el conjunto de datos. Estas variaciones de AGC determinadas por el diámetro de los árboles grandes comúnmente ocurren en diferentes bosques del mundo (Lutz et al. 2018) y en los bosques tropicales de tierras bajas (Slik et al. 2013), donde el AGC de los árboles tropicales de mayor diámetro puede ser un buen indicador de la dinámica del AGC (Bastin et al. 2015). Ya que los árboles grandes influyen en la estructura, la dinámica y la diversidad de los bosques (Bradford y Murphy 2019). En términos generales el área basal fue el patrón que mejor pudo explicar la variabilidad de AGC, seguida del diámetro medio, ya que en todos los sitios (a excepción del sitio La Guajira) a medida que el área basal total de cada parcela aumenta también lo hizo el carbono acumulado sobre el suelo.

El diámetro similar entre La Guajira y Antioquia no significó un mismo acumulo de AGC, es decir igual diámetro menos carbono. Esta variación puede estar relacionada con el nivel de impacto al que han estado sometido los bosques a lo largo de su historia, lo que modificando su estructura (Mendoza-Cifuentes 1999) y aunque, La Guajira se encuentre dentro de un área de protección (Parque Nacional Natural Macuira, de la Alta Guajira), está inmerso dentro del resguardo indígena Wayúu. Por lo tanto, ésta es un área manejada bajo los criterios culturales de dicha etnia (ANLA 2018), donde se presentan disturbios antropogénicos (tala selectiva) que han impactado este ecosistema (Pizano et al. 2017). Comprender cómo, o si, los bosques gestionados se desvían de las predicciones, podría ayudar a caracterizar la degradación forestal (Baccini et al. 2017) en los bosques secos de Colombia.

Por otro lado, el hecho de que el sitio Bolívar, almacene mayor carbono sobre el suelo de todo el estudio (260.9 Mg ha⁻¹), puede deberse a una relación positiva entre riqueza-carbono, ya que este sitio posee la mayor riqueza de especies (99). Esta relación se debe a que

en los bosques la duplicación de la riqueza de especies corresponde en promedio 7% de aumento en la biomasa (Chisholm et al. 2013), también encontrada en el bosque Atlántico de Brasil (Rodríguez et al 2019). Esto no ocurrió de manera similar en los sitios como Antioquia (riqueza: 20; AGB acumulado: 129.9 Mg ha⁻¹) de menor riqueza y mayor carbono acumulado y Valle del Cauca (46; 45.7 Mg ha⁻¹) de mayor riqueza y menor carbono acumulado. Porque la relación entre riqueza de especies y función del ecosistema está motivada por el interés básico en comprender las comunidades ecológicas, para conservar y administrar de manera eficiente estos depósitos de carbono (Chisholm et al. 2013). Por tanto, este análisis de las relaciones estructura–funcionamiento en los bosques secos de Colombia, son un aporte importante para ser considerados en la gestión y políticas de conservación forestal.

Hiperdominancia. Nuestros resultados muestran una contribución desproporcionada de carbono en pocas especies, ya que solo tres especies (de las 286 registradas), fueron calificadas como hiperdominantes de carbono, es decir tan solo el 1.05% de las especies almacena cada una más del 50% de carbono sobre el suelo en los bosques secos de Colombia. Resultados también observados en los bosques tropicales del centro de África (Bastin et al. 2015), de la Amazonía (Ter Steege et al. 2013; Fauset et al. 2015) y del Atlántico brasileño (Rodríguez et al. 2019). Por otro lado, el 53.2 % del carbono total almacenado en los bosques secos de Colombia, se encuentra entre las especies: *Trophs racemosa*, *Astronium graveolens*, *Melicoccus bijugatus*, *Luehea seemannii*, *Pseudobombax septenatum*, *Machaerium capote*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Handroanthus billbergii*, *Bursera simaruba*, *Machaerium arboreum*, *Aspidosperma polyneuron*. De estas especies solo una *Astronium graveolens*, su contribución estuvo repartida en cinco de los ocho sitios estudiados (Tabla 3) y tanto su abundancia como el carbono acumulado varía de un sitio para otro. Indicando que esta especie posee una distribución y contribución de carbono más uniforme. El hecho de tener las demás especies presentes en tan solo uno o dos sitios indica que, la mayoría de las especies habitan este ecosistema son especialistas de hábitat, donde solo dominan uno o dos sitios, comportamiento comúnmente encontrado en los bosques tropicales (Ter Steege et al. 2013). Además, la dominancia representada por la abundancia de individuos en las especies identificadas no aportó significativamente en el almacenamiento de carbono sobre el suelo en los bosques secos de Colombia. Inclusive, las nueve especies clasificadas como hiperdominantes en tallo, es decir el 31.8% del total de individuos, solo almacenan en su conjunto el 25.3% del total de carbono sobre el suelo.

Estudios en los bosques tropicales han demostrado que la diversidad mejora el almacenamiento de carbono (Poorter et al. 2015). Por lo tanto, encontramos que la alta riqueza de especies en los sitios Bolívar y Risaralda, explica la presencia de especies hiperdominantes de carbono, aunque las especies no sean significativas en términos de abundancia. Dada la existencia de desajustes entre la abundancia y carbono acumulado en especies, producto de los rasgos de las especies (Fauset et al. 2015). El ejemplo más evidente ocurrió con la especie *Trophis racemosa*, ubicada en el sitio Bolívar, donde esta especie representa el 0.23% del total de la abundancia (1306 individuos) pero almacena más de la mitad (67.1%) del carbono sobre el suelo en este sitio. Entonces los rasgos de la especie, el diámetro máximo de DAP (415.4 cm) y la densidad de la madera (0.65 g/cm^3) explicarían porque *Trophis racemosa* puede aportar tanto carbono con pocos individuos. Este resultado, de hiperdominio arbóreo en pocas especies es similar al encontrado en los bosques Amazónicos (Ter Steege et al. 2013), donde la influencia desproporcionada en una pequeña fracción de especies con pocos individuos es notablemente fuerte para las funciones vitales del bosque en cuanto almacenamiento de carbono (Fauset et al. 2015). Entonces, la abundancia de algunas especies puede no ser importante, pero si su contribución relativa en el almacenamiento de carbono, lo que puede ser determinante a escala de todo el ecosistema.

Encontramos diferencias en cuanto a la contribución relativa de las especies de árboles dentro de los sitios estudiados en el almacenamiento de carbono. Por ejemplo: El sitio Risaralda el segundo con mayor riqueza de especies, el 0.90% de la abundancia de la especie *Luehea seemannii* almacena el 41.9% de carbono sobre el suelo; Los bosques secundarios del sitio Antioquia, que presentaron la menor riqueza de especies de todo el estudio, la presencia de una especie (*Melicoccus bijugatus*) dominó tanto abundancia (52,4%) como en carbono almacenado (52.4% AGC), es decir hiperdominante de tallo y de carbono. Y en un segundo lugar encontramos la especie *Enterolobium cyclocarpum*, la cual acumuló 21.3% de AGC, con tan solo el 0.6% de abundancia. Suponemos que, esto pudo ocurrir debido a la presencia de árboles adultos, como resultado una alta antropización (Estación Agraria Cotové) (Martínez-Bravo et al. 2013). De hecho, las presiones antropogénicas registradas a lo largo de la historia en las regiones estudiadas y especialmente en los sitios: La Guajira, Magdalena, Risaralda, Tolima_1, Tolima_2 y Valle del Cauca, pueden estar influenciando en el almacenamiento de carbono, ya que una sola especie no almacena más del 50% de AGC. Por tanto, se requiere la contribución de dos o más especies para que un sitio explique mejor el almacenamiento de carbono, como en La Guajira, donde fueron necesarias al menos tres

especies (*Handroanthus billbergii*, *Machaerium arboreum* y *Astronium graveolens*) para acumular 63.7% AGC (Tabla 3, Figura 4). Como resultado, la identificación de estas especies dominantes en carbono contribuye tanto en el conocimiento de sus aportes ecosistémicos, como en el potencial funcional de los bosques secos en Colombia.

Finalmente, de las 286 especies identificadas las 10 más abundantes en individuos tan solo acumulan el 25.2% de AGC y tan solo tres especies más abundantes en carbono almacena cada una más del 50% de carbono. Esto demuestra que, pocas especies contribuyen mucho y muchas contribuyen poco (Fauset et al. 2015) y, por lo tanto, el carbono en los bosques secos de Colombia se concentra en muy pocas especies. Este enfoque de hiperdominancia es de gran relevancia ya que, al identificar el nivel de contribución de las especies en las funciones del ecosistema, permite consecuentemente planificar las decisiones de gestión (Rodríguez et al 2019). Lo que es fundamental, porque muchos países aspiran a proteger los bosques para cumplir con los objetivos del clima y la biodiversidad, sin olvidar que estas estrategias de conservación (Sullivan et al. 2017). Entonces estas decisiones de gestión basadas en la conservación de un ecosistema altamente degradado deben ajustarse lo mejor posible de acuerdo con las necesidades de cada local para mantener una diversidad tanto taxonómica como funcional.

CONCLUSIÓN

Este estudio evidenció marcadas diferencias en la composición florística y la riqueza de especies debido a las características estructurales y funcionales presentes en este ecosistema. Por lo que, el sitio con mayor riqueza de especies arbóreas determinó un mayor número de especies dominantes de carbono y algunas especies particularmente abundantes no contribuyeron potencialmente en el almacenamiento de carbono. Entonces en los bosques secos de Colombia pocas especies controlaron más de la mitad del almacenamiento de carbono. Concordamos en que la diversidad e identidad taxonómica es tan importante como la diversidad funcional, teniendo en cuenta las funciones ecosistémicas dado que, el histórico y estado de conservación en el que se encuentran los bosques secos podrían estar determinando la variabilidad del carbono. En definitiva, es necesario no solo continuar conservando las áreas protegidas, aumentar su área y densidad poblacional, teniendo en cuenta las diferencias taxonómicas y ecológicas sino también las relaciones funcionales existentes en los bosques secos de Colombia.

REFERENCIAS

- Agudelo, E. M., Martínez-Bravo, C. M., & Mancera-Rodríguez, N. J. 2019. Ant assemblage composition and structure in different land uses in Santa Fe de Antioquia, Col. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica*, 22, 2.
- ANLA – Agencia Nacional de Licencias Ambientales. 2018. Reporte de Alertas Zona Hidrográfica Caribe – Guajira. Subdirección de Instrumentos Permisos y Trámites Ambientales. Consultado: 08/06/2020. Disponible en: <http://portal.anla.gov.co/reporte-alertas-zona-hidrografica-caribe-guajira>
- Ali, A., Lin, S.-L., He, J.-K., Kong, F.-M., Yu, J.-H., Jiang, H.-S., 2019. Big-sized trees overrule remaining trees' attributes and species richness as determinants of aboveground biomass in tropical forests. *Glob. Change Biol*, 25, 2810–2824.
- Armenteras, D., Cadena-V., C., Moreno, R.P. 2007. Evaluación del estado de los bosques de niebla y de la meta 2010 en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C., Colombia. 72 p.
- Baccini, A., Walker, W., Carvalho, L., Farina, M., Sulla-Menashe, D., & Houghton, R. A. 2017. Tropical forests are a net carbon source based on aboveground measurements of gain and loss. *Science*, 358, 230–234.
- Bastin, J. F., Barbier, N., Réjou-Méchain, M., Fayolle, A., Gourlet-Fleury, S., Maniatis, D., ... & Coutron, P. 2015. Seeing Central African forests through their largest trees. *Scientific reports*, 5(1), 1-8.
- Bastin, J. F., Rutishauser, E., Kellner, J. R., Saatchi, S., Pélissier, R., Hérault, B., ... & Poulsen, J. 2018. Pan-tropical prediction of forest structure from the largest trees. *Global ecology and biogeography*, 27(11), 1366-1383.
- Becknell, J. M., Kucek, L. K., & Powers, J. S. 2012. Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management*, 276, 88-95.
- Bonan, G. B. 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *science*, 320(5882), 1444-1449.
- Bradford, M., & Murphy, H. T. 2019. The importance of large-diameter trees in the wet tropical rainforests of Australia. *Plos one*, 14(5), e0208377.
- Carbonó, E., & García, H. 2010. La vegetación terrestre en la ensenada de Neguanje, parque nacional natural Tayrona (Magdalena, Colombia). *Caldasia*, 32(2).

- Cardona, A. M. A., Ardila, C. V., & De Ulloa, P. C. 2012. Estado de fragmentación del bosque seco de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 13(2).
- Colwell, R.K., Chao, A., Gotelli, N.J., Lin, S.Y., Mao, C.X., Chazdon, R.L., Longino, J.T., 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J. Plant Ecol*, 5, 3–21.
- Chave, J., Riera, B., Dubois, M.-A. & Riéra, B. 2001. Estimation of biomass in a neotropical forest of French Guiana: spatial and temporal variability. *J. Trop. Ecol*, 17, 79–96.
- Chave, J. et al. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12: 351–366.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Péliissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob.Change Biol.* 20, 3177–3190
- Chazdon, R. 2012. Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration. *Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi de Ciencias Naturais*, 7, 195-218.
- Chisholm, R. A., Muller-Landau, H. C., Abdul Rahman, K., Bebbber, D. P., Bin, Y., Bohlman, S. A., et al. 2013. Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology*, 101, 1214–1224
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18, 117–143.
- De Sousa, H., Contieri, W. A., & Malicia, L. C. 2009. Biomassa, fixação de carbono e estrutura da vegetação de cerrado em restauração aos seis anos, Assis–SP. Biomass, carbon fixation and structure of Cerrado vegetation in restoration at six years-old, Assis, SP. *Revista do Instituto Florestal*, 21(1): 73-78
- De Souza, F. C., Dexter, K. G., Phillips, O. L., Pennington, R. T., Neves, D., Sullivan, M. J., ... & Aragao, L. E. 2019. Evolutionary diversity is associated with wood productivity in Amazonian forests. *Nature ecology & evolution*, 3(12), 1754-1761.
- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. 2011. Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation. Island Press.pp. xi.
- DRYFLOR, K Banda-R, A Delgado-Salinas, KG Dexter KG, R Linares-Palomino, A Oliveira-Filho, D Prado, M Pullan, C Quintana, R Riina, GMM. Rodríguez., et al. 2016. Plant

- diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353(6306): 1383-1387. Consultado 4 oct. 2019. Disponible en <https://science.sciencemag.org/content/sci/353/6306/1383.full.pdf>
- Esquivel-Muelbert, A., Baker, T. R., Dexter, K. G., Lewis, S. L., Brien, R. J., Feldpausch, T. R., ... & Higuchi, N. 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change. *Global Change Biology*, 25(1), 39-56.
- Etter, A., Andrade, A., Amaya, P., & Arévalo, P. A. 2016. Lista Roja de los Ecosistemas Terrestres de Colombia. Ficha 206. En M. F. Gómez, L. A. Moreno, & G. I. Andrade (Eds.), *Biodiversidad 2015. Estado y Tendencias de la Biodiversidad Continental de Colombia*. Bogotá D. C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Fauset, S., Johnson, M. O., Gloor, M., Baker, T. R., Monteagudo, A., Brien, R. J., ... & Pitman, N. C. 2015. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature communications*, 6(1), 1-9.
- Fernández-Méndez F, Melo O, Alvarez E, Perez U y Lozano A. 2014. Bosques secos tropicales en las Américas: Ecología, Conservación y Manejo ed A Sánchez-Azofeifa, JS Powers, GW Fernandes y M Quesada (Boca Raton, FL: CRC Prensa) Estado del conocimiento, conservación y manejo del bosque seco tropical en el valle del río Magdalena, Colombia 35–54 pp
- Fick, S.E. & Hijmans, R.J. 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37 (12): 4302-4315.
- García H., G. Corzo, P. Isaacs y A. Etter. 2014. Distribución y estado actual de los remanentes del bioma de bosque seco tropical en Colombia: insumos para su gestión, capítulo 8. En: Pizano C. y H. García (eds.). 2014. *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- González-Martínez, R., García, H., Isaacs, P., Cuadros, H., López-Camacho, R., Rodríguez, N., et al. 2018. Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. *Environmental Research Letters*.
- González-Martínez R y García, H. 2019. El bosque seco de Colombia en cifras. *Bosque seco* García, H. y R. González-M., R. (eds). Colombia: Biodiversidad y gestión. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia. 32 p.

- Hansen, A.J., Burns, P., Ervin, J. et al. 2020. A policy-driven framework for conserving the best of Earth's remaining moist tropical forests. *Nat Ecol Evol*. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1274-7>
- Hinsley A, Entwistle A, Pio DV. 2014. ¿El éxito a largo plazo de REDD + también depende de la biodiversidad? *Oryx* 49 (2): 1–6. [en línea] URL: http://www.journals.cambridge.org/abstract_S0030605314000507 .
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A. et al. 2016. iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 2.0.12. <https://cran.rproject.org/web/packages/iNEXT/iNEXT.pdf>.
- Houghton, Richard A. 2005. "La deforestación tropical como fuente de emisiones de gases de efecto invernadero". *Deforestación tropical y cambio climático* 13.
- Jaramillo, V. J., Martínez-Yrizar, A., & Sanford, R. L. 2011. Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. Island Press, Washington, DC. In *Seasonally dry tropical forests*, 109-128.
- Jiménez-Heredia, Y., Martínez-Bravo, C. M., & Mancera-Rodríguez, N. J. 2010. Características físicas y químicas del suelo en diferentes sistemas de uso y manejo en el Centro agropecuario Cotové, Santa Fé de Antioquia. Colombia. *Rev. Suelos Ecuat*, 40, 176-188.
- Köhl, M. et al. 2015. Changes in forest production, biomass and carbon: Results from the 2015 UN FAO Global Forest Resource Assessment. *Forest Ecology and Management*, Amsterdam, v. 352, p. 21-34.
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A. T., & Pennington, R. T. 2011. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. Island Press, Washington, DC. In *Seasonally dry tropical forests*, pp. 3-21.
- Lindenmayer, DB, Laurance, WF & Franklin, JF. 2012. Global decline en grandes árboles viejos. *Ciencias*. 338, 1305-1306.
- Losi, C. J., Siccama, T. G., Condit, R., & Morales, J. E. 2003. Analysis of alternative methods for estimating carbon stock in young tropical plantations. *Forest Ecology and Management*, 184(1-3), 355-368.
- Lutz, J. A., Furniss, T. J., Johnson, D. J., Davies, S. J., Allen, D., Alonso, A., ... & Blomdahl, E. M. 2018. Global importance of large-diameter trees. *Global Ecology and Biogeography*, 27(7), 849-864.

- Martínez-Bravo, C. M., Mancera-Rodríguez, N. J., & Buitrago-Franco, G. 2013. Diversidad de aves en el Centro Agropecuario Cotové, Santa Fe de Antioquia, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 61(4), 1597-1617.
- Melo O, JA Quiroga-C, HY Roa-R, F Fernández-M. 2019. Estructura de fragmentos de bosque seco tropical en el sur del departamento del Tolima, Colombia. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural* 23(1): 31-51. Consultado 15 ene. 2020. Disponible en [http://boletincientifico.ucaldas.edu.co/downloads/Boletin\(23\)1_2.pdf](http://boletincientifico.ucaldas.edu.co/downloads/Boletin(23)1_2.pdf)
- Mendoza-Cifuentes., H. 1999. Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical en la región caribe y el valle del río magdalena, Colombia. *Caldasia*, 21(1), 70-94. Retrieved August 13, 2020, from www.jstor.org/stable/23641565
- McNicol, I. M., Ryan, C. M., Dexter, K. G., Ball, S. M., & Williams, M. 2018. Aboveground carbon storage and its links to stand structure, tree diversity and floristic composition in south-eastern Tanzania. *Ecosystems*, 21(4), 740-754.
- Miles, AC Newton, RS DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, JE Gordon. 2006. Una visión global del estado de conservación de los bosques secos tropicales. *Journal of Biogeography*, 33 (2006), págs. 491 – 505.
- Mitchard, E.T.A. 2018. The tropical forest carbon cycle and climate change. *Nature* 559, 527-534.
- Norden, N., González-M., R., Avella, A., Castaño, A., Castellanos-Castro, C., Cuadrao, B., Franke, R. et al. 2018. Las plantas raras del bosque seco: Patrones de abundancia y distribución de las especies e implicaciones para su gestión. En Moreno, L. A, Andrade, G. I. y Gómez, M.F. (Eds.). 2019. Biodiversidad 2018. Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá
- Norden, N., González-M, R., Avella-M, A., Salgado-Negret, B., Alcázar, C., Rodríguez-Buriticá, S., ... & Cuadros, H. 2020. Building a socio-ecological monitoring platform for the comprehensive management of tropical dry forests. *Plants, People, Planet*.
- Oksanen, Jari. 2015. "Vegano: una introducción a la ordenación". URL <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vignettes/introvegan.pdf> 8: 19.
- Pan, Y, R. A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips et al. 2011. "A large and persistent carbon sink in the world's forests", *Science*, núm. 333(6045), pp. 988-93; doi:10.1126/science.1201609.

- Pizano, C., R. González, M. F. González, F. Castro-Lima, R. López, N. Rodríguez, A. Idárraga-Piedrahíta, W. Vargas, H. Vergara-Varela, A. Castaño-Naranjo, W. Devia, A. Rojas, H. Cuadros y J. L. Toro. 2014. Las plantas de los bosques secos de Colombia. En C. Pizano & H. García (Eds.), *El Bosque Seco Tropical en Colombia* (pp. 48–93). Bogotá D.C.: Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Pizano, C., González, R., Hernández-Jaramillo, A., & García, H. 2017. Agenda de investigación y monitoreo en bosques secos de Colombia (2013-2015): fortaleciendo redes de colaboración para su gestión integral en el territorio. *Biodiversidad en la Práctica*, 2(1), 87-121.
- Poorter, L., van der Sande, M. T., Thompson, J., Arets, E. J., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, J., ... & Bongers, F. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1314-1328.
- Portillo-Quintero, C. A., & Sánchez-Azofeifa, G. A. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological conservation*, 143(1), 144-155.
- Quesada, M., y KE Stoner. 2004. Amenazas a la conservación del bosque seco tropical en Costa Rica. En GW Frankie, A. Mata y SB Vinson (Eds.). *Conservación de la biodiversidad en Costa Rica: El aprendizaje de las lecciones en un bosque seco estacional*, Prensa de la Universidad de California, Berkeley, California, 266 – 280.
- R Development Core Team, 2019. R version 3.6.0. In. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rodrigues, A. C., Villa, P. M., & Neri, A. V. 2019. Fine-scale topography shape richness, community composition, stem and biomass hyperdominant species in Brazilian Atlantic forest. *Ecological Indicators*, 102, 208-217.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., ... & Fajardo, L. 2005. Research priorities for Neotropical dry forests 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(4), 477-485.
- Segura Madrigal, M. A., Andrade Castañeda, H. J., & Mojica Sánchez, C. A. 2019. Estructura, composición florística y almacenamiento de carbono en bosques nativos del páramo de Anaimé, Tolima, Colombia. *Ciência Florestal*, 29(1), 157-168.
- Suárez-R, S., & Vargas-R, O. 2019. Composición florística y relaciones ecológicas de las especies de borde, parches y árboles aislados de un bosque seco tropical en Colombia. Implicaciones para su restauración ecológica. *caldasia*, 41(1), 28-41.

- Sullivan, M. J., Talbot, J., Lewis, S. L., Phillips, O. L., Qie, L., Begne, S. K., ... & Miles, L. 2017. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. *Scientific Reports*, 7(1), 1-12.
- Slik JWF, Paoli G, McGuire K, Amaral I, Barroso J, Bastian M, et al. 2013. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 22 (12): 1261 – 71. doi: 10.1111/geb.12092
- Stephenson, N.L., et al. 2014. La tasa de acumulación de carbono en los árboles aumenta continuamente con el tamaño del árbol. *Nature* 507, 90–93; 10.1038 / nature12914
- Torres, A. M., Adarve, J. B., Cárdenas, M., Vargas, J. A., Londoño, V., Rivera, K., ... & González, Á. M. 2012. Dinámica sucesional de un fragmento de bosque seco tropical del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 13(2).
- Ter Steege, H., Pitman, N. C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., ... & Monteagudo, A. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156).
- Triana-D, A., Sánchez, J., Avella-M, A., González-Melo, A., & Torres-R, F. 2019. Análisis funcional del secuestro de carbono en un bosque seco tropical interandino. *Caldasia*, 41(1), 179-193.
- Vargas W. 2015. Una breve descripción de la vegetación, con especial énfasis en las pioneras intermedias de los bosques secos de La Jagua, en la cuenca alta del río Magdalena en el Huila. Colombia. *For.* 18(1):47–70. doi: 10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2015.1.a 03
- Zanne, Amy E. et al. 2009, Datos de: Hacia un espectro mundial de economía de la madera, v5, Dryad, Dataset, <https://doi.org/10.5061/dryad.234>

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados del presente trabajo detallan sobre los patrones fitogeográficos en el bosque tropical seco de Colombia, por lo que se observa que existe una amplia variación florística en los diferentes taxones (familia, género y especie). Estos patrones fitogeográficos descritos por región y por sitio son fundamentales para identificar sitios prioritarios para la conservación y restauración de un ecosistema fuertemente fragmentado.

La evaluación de los predictores mostró que la variación del carbono almacenado sobre el suelo tiene un efecto positivo en cuanto al patrón estructural DBHmax. Buscamos aportar en el conocimiento de los mecanismos detrás de las relaciones funcionales entre la diversidad – biomasa en el bosque seco de Colombia. Ya que, este conocimiento de los atributos del bosque desde el punto de vista función ecosistémica, debe presentarse como una herramienta para el manejo, conservación y restauración del bosque seco.

Las diferencias en la composición florística y la riqueza de especies muestran que la variabilidad del carbono depende de la estructura de la biodiversidad y que a su vez está determinada por el estado de conservación del bosque. Por lo tanto, es necesario seguir conservando las áreas protegidas, aumentando su área y densidad poblacional, teniendo en cuenta las relaciones funcionales, especialmente en este ecosistema, donde pocas especies contribuyen potencialmente al almacenamiento de carbono.

Finalmente, insistimos en la importancia de conocer los atributos del bosque desde una perspectiva de función ecosistémica, como una herramienta fundamental para el manejo integrado de la conservación y restauración ecológica del bosque seco tropical, lo que contribuirá en los esfuerzos globales para mitigar el cambio climático.

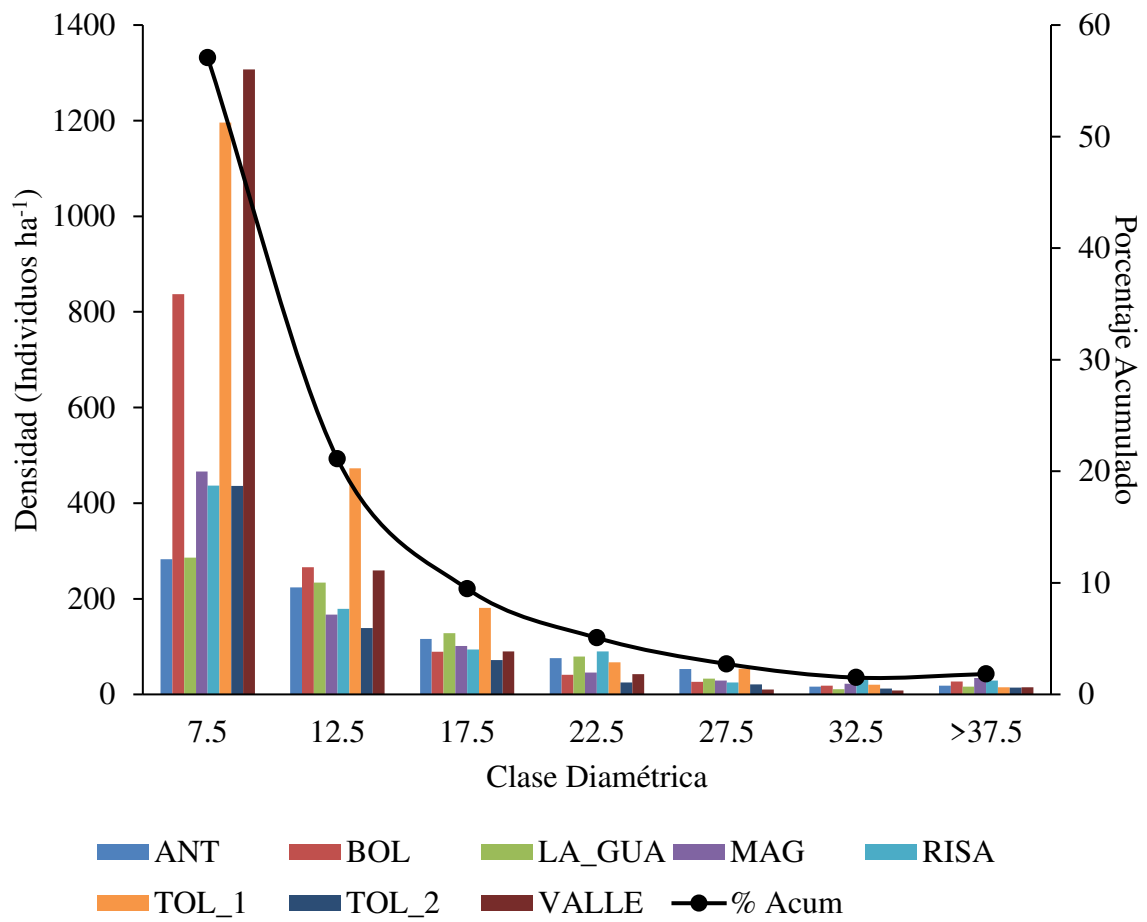
APÉNDICES

APÉNDICE A. Tabla Suplementar 1 (S1): Conjuntos de datos de las informaciones biológicas utilizadas en este estudio.

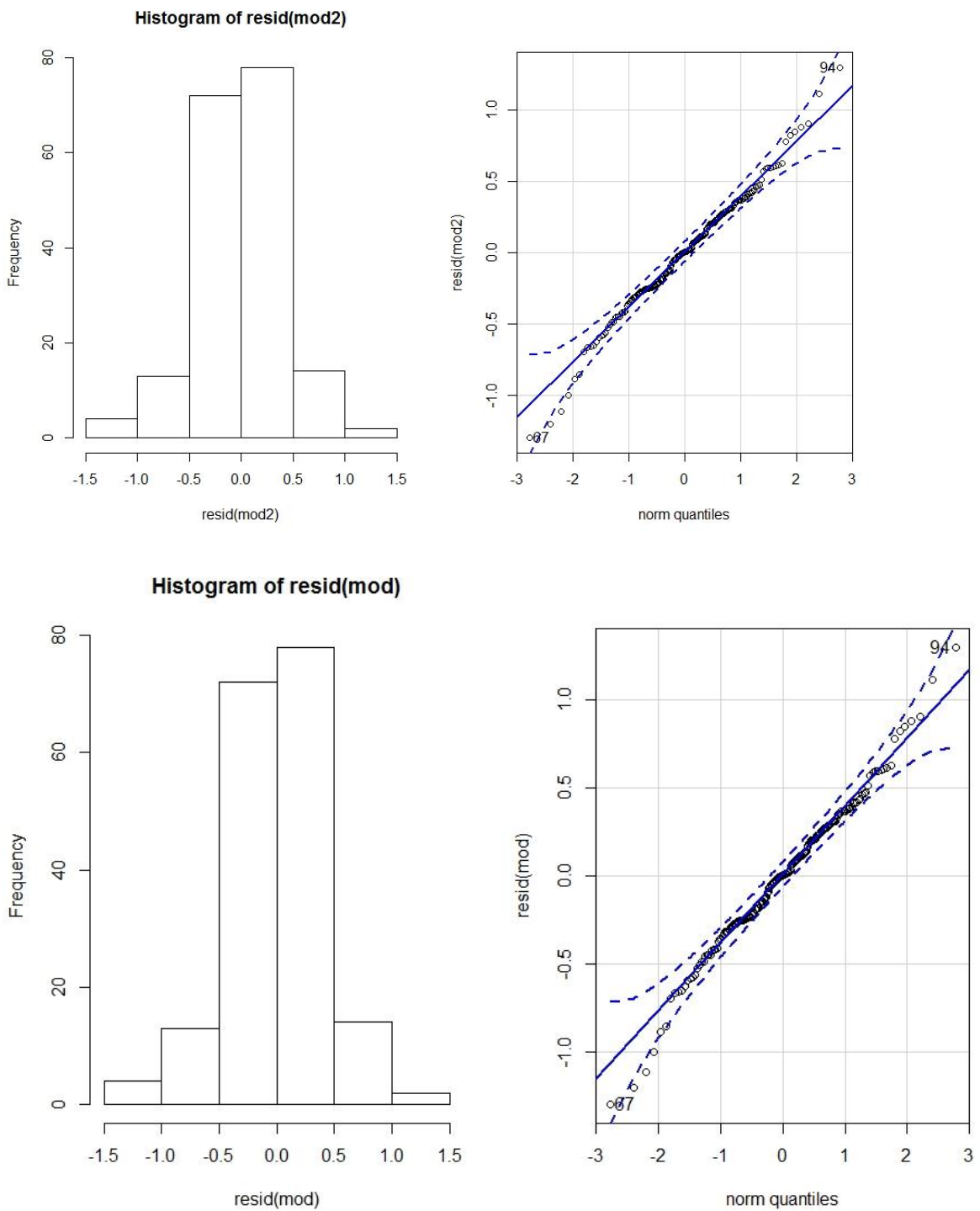
Sitio	Entidades de monitoreo
ANTIOQUIA (SantaFé)	<p>Universidad de Antioquia, Universidad Nacional de Medellín, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Corantioquia (2015). Composición florística y estructura de una parcela permanente en bosques secos tropicales del municipio de Santa Fe de Antioquia, Antioquia. 1353 registros, aportados por: González, R. (Contacto del recurso), Idarraga, A. (Creador del recurso), Quintana, A. (Proveedor de metadatos), Duque, A. (Punto de contacto). http://i2d.humboldt.org.co/ceiba/resource.do?r=rbb_santafedeantioquia_plantae_2015</p>
BOLIVAR (Nepomuceno)	<p>Parques Nacionales Naturales de Colombia, Fundación Ecosistemas Secos de Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (2014). Composición florística y estructura de una parcela permanente en bosques secos tropicales del Santuario de Flora y Fauna Los Colorados. 3165 registros, aportados por: Gonzáles, R. (Contacto del recurso), Rodríguez, G. (Creador del recurso), Andrade, V. (Proveedor de metadatos). http://i2d.humboldt.org.co/ceiba/resource.do?r=sffcolorados_magnoliopsida_2014</p>
LA_GUAJIRA (Uribia)	<p>Parques Nacionales Naturales de Colombia, Fundación Ecosistemas Secos de Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (2014). Composición florística y estructura de una parcela permanente en bosques secos tropicales del Parque Nacional Natural Macuira. 1015 registros, aportados por: Gonzáles, R. (Contacto del recurso), Rodríguez, G. (Creador del recurso), Hernández, D. (Proveedor de metadatos). http://i2d.humboldt.org.co/ceiba/resource.do?r=pnnmacuira_magnoliopsida_2014</p>

<p>MAGDALENA (SantaMarta)</p>	<p>Parques Nacionales Naturales de Colombia, Fundación Ecosistemas Secos de Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (2014). Composición florística y estructura de una parcela permanente en bosques secos tropicales del Parque Nacional Natural Tayrona. 2661 registros, aportados por: Gonzáles, R. (Contacto del recurso), Rodríguez, G. (Creador del recurso), Andrade, V. (Proveedor de metadatos). http://i2d.humboldt.org.co/ceiba/resource.do?r=pnntayrona_magnoliopsida_2014</p>
<p>RISARALDA (Pereira)</p>	<p>Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Universidad Tecnológica de Pereira (2014). Composición florística y estructura de una parcela permanente en bosques secos tropicales del municipio de Pereira, Risaralda. 1943 registros, aportados por: Gonzáles, R. (Contacto del recurso), Ruiz, D. (Creador del recurso), Quintana, A. (Proveedor de metadatos). Versión 9.0. http://i2d.humboldt.org.co/ceiba/resource.do?r=pereira_magnoliophyta_2014</p>
<p>SANTANDER (Lebrija)</p>	<p>Universidad Industrial de Santander & Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (2015). Composición florística y estructura de tres parcelas permanentes en diferentes estados sucesionales en transición de bosques húmedos tropicales con bosques secos tropicales del municipio de Lebrija, Santander. 781 registros, aportados por: García, H. (Contacto del recurso), Rodríguez, N. (Creador del recurso), García, D. (Proveedor de metadatos). Versión 8.0. http://i2d.humboldt.org.co/ceiba/resource.do?r=rrbb_lebrija_plantae_suc_2015</p>
<p>TOLIMA (Méndez_1 y Méndez_2)</p>	<p>Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Universidad Distrital Francisco José de Caldas (2014). Composición florística y estructura de dos parcelas permanentes en bosques secos tropicales del municipio de Méndez, Tolima. 6767 registros, aportados por: González, R. (Contacto del recurso, Proveedor de metadatos), López, R. (Creador del recurso), Nieto, J. (Proveedor de contenido). http://i2d.humboldt.org.co/ceiba/resource.do?r=parcelas_permanentes_en_bosques_secos_de_mendez_tolima</p>

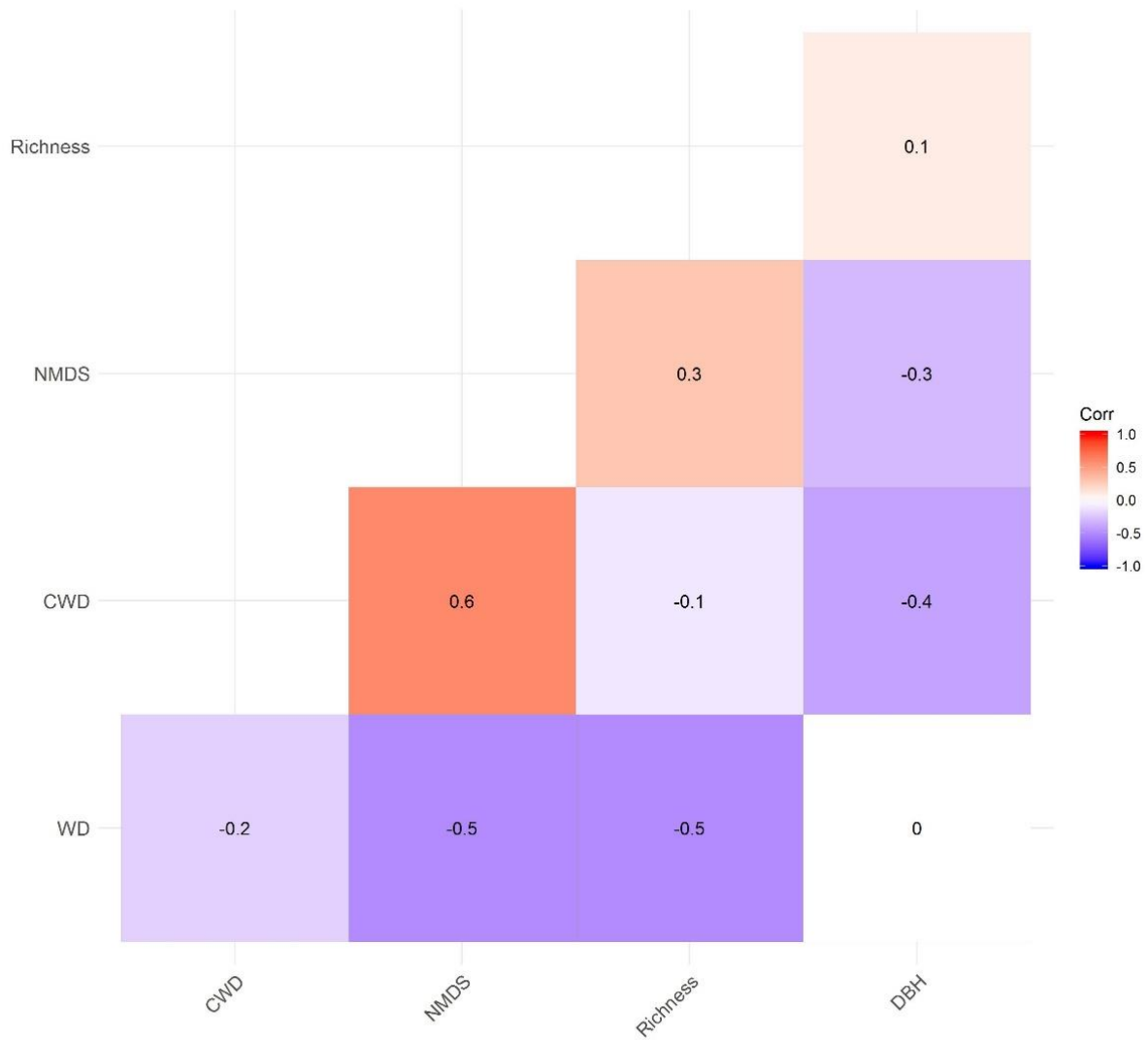
VALLE_DEL_CAUCA (Buga)	Universidad del Valle, Instituto para la Investigación y la Preservación del Patrimonio Cultural y Natural del Valle del Cauca, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (2015). Composición florística y estructura de una parcela permanente en bosques secos tropicales del Parque Natural Regional El Vinculo, Valle del Cauca (Segundo censo 2011), 1804 registros, aportados por: Gonzáles, R. (Contacto del recurso), Londoño Lemos, V. (Creador del recurso), Torres González, A. (Proveedor de metadatos). Vargas Figueroa, J. (Autor), Cárdenas Henao, M. (Autor), Rivera Hernández, K. (Autor), Home Ramírez, J. (Autor), Duque Palacio, O. (Autor), Adarve, J. (Autor). Versión 4.0. http://i2d.humboldt.org.co/ceiba/resource.do?r=univalle_elvinculo_2011
---------------------------	---



APÉNDICE B. Figura S1. Distribución de los árboles por categorías diamétricas.



APENDICE C. Figura S2. Ejemplo para probar la función de distribución y enlace más adecuada utilizando histograma y Q-Q considerando los mejores modelos con AIC <2.0 (es decir, modelo1 = AGB ~ CWM-WD, modelo2 = AGB ~ max DBH).



APENDICE D. Figura S3. Correlación de Pearson entre todas las variables individuales medidas en ocho parcelas. Para el análisis del factor abiótico (Déficit hídrico climatológico), atributos taxonómicos (riqueza de especies y variabilidad de la composición de la comunidad como NMDS1), y estructurales (densidad de la madera y diámetro máximo del árbol).