

MODELO MATEMÁTICO PARA ESTIMAR ÁREA FOLIAR EN ÁRBOLES DEL BOSQUE TROPICAL SECO EN EL CARIBE COLOMBIANO

MATHEMATICAL MODEL TO ESTIMATE THE LEAF AREA OF THE TROPICAL DRY FOREST TREES IN THE COLOMBIAN CARIBBEAN

Yadis Álvarez, Esteban Álvarez, Jonathan Cano y Diego Suescún

RESUMEN

El área foliar es un rasgo funcional que tiene relación con el crecimiento de las plantas y el conocimiento de sus patrones de variación es importante para muchos estudios en ecología. En este trabajo, se seleccionaron 13 especies de árboles que han sido registradas en el bosque seco del Caribe colombiano. De un individuo de cada especie se recolectaron al menos 15 hojas para medir su área (AF), el largo (L) y el ancho (A). La relación entre el AF y las dimensiones L y A como variables predictoras, se analizó para cada especie mediante regresión lineal con las variables transformadas logarítmicamente, para seleccionar el de mejor ajuste estadístico. Adicionalmente, los datos fueron agrupados en siete categorías (hojas compuestas, simples, con área mayor o menor de 50 cm², mayor o menor de 100 cm² y total) para elaborar modelos que pudieran servir para estimar el AF de otras especies no consideradas en la muestra. Se encontró que existe una relación lineal positiva entre los logaritmos del AF y del producto de L*A, tanto para las especies como para las categorías de especies. Los errores de predicción (EP%) de todos los modelos fueron en general menores al $\pm 1\%$, mostrando que son adecuados para estimar el AF para cada especie o categorías de especies. Particularmente el modelo lineal para todas las especies $\ln(AF) = -1,80 + 0,967 \ln(L*A)$ ($r^2 = 99,5\%$, $p < 0.001$) muestra que es adecuado para realizar una estimación del AF de cualquiera de las especies de bosque tropical seco.

PALABRAS CLAVE: Área foliar, ecuaciones alométricas, modelos, bosque seco tropical.

ABSTRACT

The leaf area (LA) is a main functional trait and it is related with the plant development. Understanding their variation is important for many studies in plant ecology. We chose 13 species that occur in Caribbean tropical dry forests in Colombia. From one tree of each species were collected at least 15 leaves to measure their area (LA), length (L) and width (W). We analyzed the relationship between LA and L and W dimensions and select the best statistic adjustment. These variables were transformed logarithmically. In this case, LA was the dependent variable and L and W are explanatory variables. We classified the data in seven categories based on leaf characteristics (compound leaves, simple, with area greater or lesser than 50 cm² and, with area greater or lesser than 100 cm²) to develop models that could be used to estimate the LA of other species not included in the sample. It showed a strongly linear relationship between LA logarithms and the L*A product, for the species as well as these categories of species. The prediction error (EP %, from Spanish) from all models were, in general, inferior to $\pm 1\%$. Thus, these are adequate to estimate LA for each species or any category. In a particular way, the lineal model for all the species shows higher estimation of the LA to dry forest species analyzed. Generally, errors are lower or close to 10% which can be considered acceptable in statistics terms according to other allometric studies. Finally, this model: $\ln(AF) = -1,80 + 0,967 \ln(L*A)$ ($r^2 = 99,5\%$, $p < 0.001$) is appropriate to calculate leaf area for dry tropical forest species without using destructive methods.

KEY WORDS: Foliar area, allometric equations, models, dry forest.



INTRODUCCIÓN

El tamaño de las hojas o área foliar es un rasgo funcional extremadamente plástico que varía grandemente entre géneros, especies, individuos de una misma especie e incluso dentro de un mismo individuo. Sin embargo, a pesar de esta enorme variación se han detectado asociaciones significativas del AF con variables ambientales (Givnish, 1987) y con otros rasgos funcionales importantes como la densidad de la madera (Malhado et al., 2009). El área foliar (AF) es un indicador que permite entender la capacidad de las plantas para interceptar la luz y realizar la fotosíntesis (Falster y Westoby, 2003), la economía del intercambio de gases y de vapor de agua (Givnish, 1984), la reducción del estrés por calor durante períodos de radiación intensa, la estabilidad mecánica (Westoby et al., 2002) y la defensa contra los herbívoros (Moles y Westoby, 2000). El tamaño de la hoja tiene relación con el crecimiento de las plantas (Poorter y Remkes, 1990) y el conocimiento de sus patrones de variación y determinantes ambientales es importante para entender la adaptación de las plantas al cambio climático (Buswell et al., 2011) particularmente en el bosque tropical seco (Markesteyn et al., 2007).

En Colombia, el bosque tropical seco ha sido clasificado como el ecosistema con mayor peligro de extinción, aunque los registros sobre la extensión de los remanentes bien conservados son inciertos con valores entre el 1-10% de su área total original (Etter, 1993; IDEAM et al., 2007; Ruiz y Fandiño, 2009). De tal manera, es necesario adelantar acciones de restauración en grandes escala mediante la recuperación de áreas degradadas y el manejo de vegetación secundaria (Vieira y Scariot, 2011), para lo cual se requiere información sobre los rasgos funcionales y su relación con las tasas de crecimiento y sobrevivencia de las especies que actualmente existen en los diferentes tipos de vegetación del Caribe (Álvarez y Cogollo, 2011; Álvarez et al., 2012).

La medición directa del AF generalmente requiere de métodos destructivos para la cosecha de un gran número de hojas, a menudo consume mucho tiempo

y puede requerir instrumentación costosa (Antunes et al. 2008). Recientemente se han desarrollado otros métodos basados en la modelación matemática de la relación entre las dimensiones de la hoja, largo y ancho y su área foliar. Este método es cada vez más utilizado ya que constituye una forma barata, rápida, fiable y no destructiva de medir el tamaño de las hojas (Williams y Martinson, 2003; Zhang et al. 2011). En este trabajo se seleccionaron 13 especies presentes o dominantes en los bosques secos de Sudamérica y Centroamérica con el objetivo de evaluar la relación entre las dimensiones de sus hojas, AF, L y A y responder si es posible o no estimar el AF con base en medidas de su L y A y si existen diferencias o no en esta relación entre diferentes categorías de tamaño del AF y finalmente, para construir un modelo general para estimar al área foliar de nuevas especies teniendo en cuenta criterios de calidad y precisión estadística.

METODOLOGÍA

Las especies seleccionadas

Se seleccionaron 13 especies de los árboles de la colección viva del Jardín Botánico de Medellín (www.botanicomedellin.org) registradas en el bosque seco tropical (Tabla 1) y que representan un amplio ámbito de variación en tamaños y tipos de hoja. Doce de las especies son nativas de los bosques secos de Sudamérica o de la cuenca del Caribe y se registran con frecuencia en Colombia de acuerdo a la literatura (ver referencias en Tabla 1). Adicionalmente, se seleccionó una especie introducida, *Tectona grandis*, utilizada frecuentemente en plantaciones forestales en regiones tropicales con clima estacional (Murphy y Lugo, 1986). De un individuo adulto por especie se seleccionaron y cortaron al menos 15 hojas maduras (excepto para *T. grandis* con 11) de diferentes partes de la copa de tal manera que se incluyeran hojas con plena exposición a la radiación solar y hojas en la sombra con el fin de captar la variación del rasgo funcional (Tabla 1). En el caso de hojas compuestas, la unidad de medición fueron los folíolos ya que son funcionalmente equivalente a las hojas simples (Markesteyn et al., 2007).



Tabla 1. Listado de especies con el nombre específico y el común, el tipo de hoja y número de hojas recolectadas de cada especie para el estudio y fuente bibliográfica que referencia a cada una de ellas en el bosque seco tropical.

N	Especie	Nombre común	Familia	Tipo de hoja	No. de hojas	Fuente
1	<i>Acacia farnesiana</i>	Cachitos de toro	LEGUMINOSAE	Compuesta	26	1
2	<i>Calophyllum calaba</i>	Santa maría	CALOPHYLLACEAE	Simple	45	3
3	<i>Cedrela odorata</i>	Cedro	MELIACEAE	Compuesta	26	4
4	<i>Ceiba pentandra</i>	Ceiba	MALVACEAE	Compuesta	27	2, 7
5	<i>Chrysophyllum cainito</i>	Caimito	SAPOTACEAE	Simple	22	7
6	<i>Eugenia sp.</i>	Guayabo	MYRTACEAE	Simple	35	-
7	<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Brasileto	LEGUMINOSAE	Compuesta	25	7, 6
8	<i>Hura crepitans</i>	Tronador	EUPHORBIACEAE	Simple	34	2, 4
9	<i>Melicoccus bijugatus</i>	Mamoncillo	SAPINDACEAE	Compuesta	28	2, 8
10	<i>Senna spectabilis</i>	Casia	LEGUMINOSAE	Compuesta	16	4
11	<i>Swietenia macrophylla</i>	Caoba	MELIACEAE	Compuesta	23	5
12	<i>Tectona grandis</i>	Teca	VERBENACEAE	Simple	11	5, 9
13	<i>Triplaris americana</i>	Varasanta	POLYGONACEAE	Simple	76	2

Fuente: (1) Khurana y Singh (2001); (2) Linares-Palomino (2002); (3) Loranger et al. (2003); (4) Mendoza et al. (2006); (5) Murphy y Lugo (1986); (6) Olivares Pérez et al. (2011); (7) Pérez-Ruiz et al. (2010); (8) Ruiz Linares y Fandiño Orozco (2007); (9) Saha (2001).

Medición de las dimensiones de las hojas

Las hojas extraídas fueron escaneadas en alta resolución (800 pdi) y convertidas a formato digital raster con el programa Quantum GIS (www.qgis.org). Para la medición del largo (L), ancho (A) y área foliar (AF)

se seleccionó una banda de la imagen en una escala de grises con poca variación que tendiera a negro para un obtener una mejor precisión en la obtención de la información. Después, se procede a vectorizar y calcular el área de cada una de las hojas, así como su longitud y anchos máximos en forma perpendicular (Figura 1).

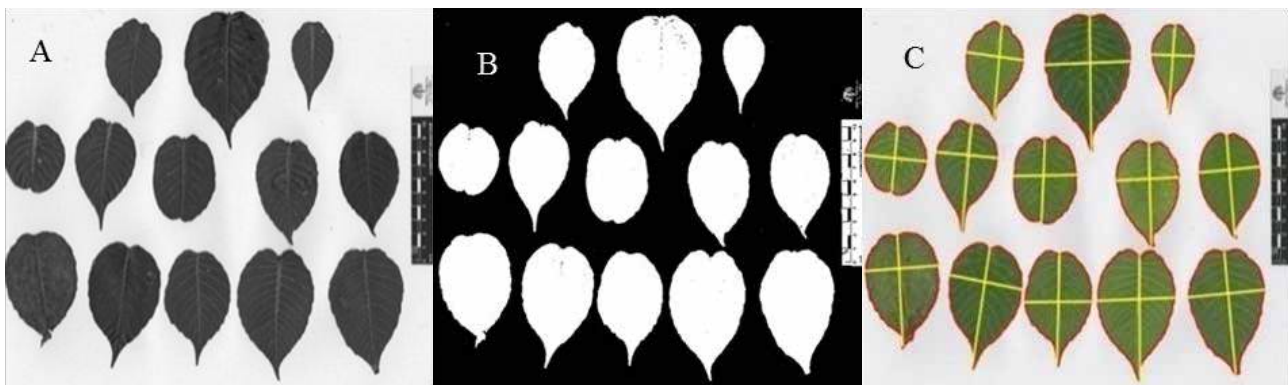


Figura 1. A, Imagen escaneada en alta resolución en escala de grises; B, Imagen digitalizada con la escala; C, ejes para medir el largo (L) y ancho (A) de las hojas (C).

Elaboración de los modelos

La relación entre el AF (como variable dependiente) y las dimensiones L y A (como variables independientes) se analizó con varios modelos para seleccionar el de mejor ajuste. Inicialmente se desarrollaron ecuaciones para cada una de las especies y posteriormente los datos fueron agrupados en siete categorías para evaluar si los modelos multi-especies permiten una estimación precisa que pueda ser utilizada en forma general para predecir el AF de especies diferentes a las incluidas en este análisis. Los grupos fueron: (1) todas las especies agrupadas, (2) especies con hojas simples y (3) especies con hojas compuestas, (4) especies con $AF < 50 \text{ cm}^2$ y (5) $AF > 50 \text{ cm}^2$, (6) especies con $AF < 100 \text{ cm}^2$ y (7) especies con $AF > 100 \text{ cm}^2$.

Antes de la calibración de los modelos, se evaluó la normalidad de los datos y construyeron gráficos de dispersión entre el AF y las variables independientes (L, A y $L \cdot A$) para observar si la relación entre las variables era lineal. Debido a que las variables mostraron una distribución diferente de la normal los datos fueron transformados para el análisis usando su logaritmo natural. Este método es recomendado para estudios alométricos puesto que al tiempo que induce normalidad en los datos genera también homogeneidad en la varianza, dos de los prerequisites fundamentales del análisis de regresión lineal (Sprugel, 1983; Sokal y Rohlf, 1995; Graybill, 2000; Kerkhoff y Enquist, 2009). De tal manera, el modelo lineal para calibrar las ecuaciones por especie y por categoría se expresa como:

$$\ln(AF) = c + \infty \ln(L \cdot A) \quad (1)$$

Donde \ln = logaritmo natural, AF = área foliar en cm^2 , c y ∞ = coeficientes del modelo, L = largo de la hoja en cm, A = ancho de la hoja en cm.

Debido a que la transformación logarítmica de las variables introduce una desviación sistemática en las predicciones, algunos autores como Sprugel (1983) recomiendan calcular un factor de corrección (FC):

$$FC = \exp(EER^2/2) \quad (2)$$

Donde FC = factor de corrección, \exp = función exponencial, EER = error estándar de los residuales.

Para cada una de las ecuaciones desarrolladas (por especie y por categorías de especie) se presentan estadísticos que muestran el ajuste de los datos al modelo lineal incluyendo el error estándar de los coeficientes (EEC) y su nivel de significancia (p), el error estándar de los residuales (EER) y el estadístico R-cuadrado ajustado por los grados de libertad (r^2_{Aj}) que indica el porcentaje de variación de la variable dependiente (AF) que es explicado por la variable independiente ($L \cdot A$) (Sokal y Rohlf, 1995). Adicionalmente, se calculó la desviación promedio o error de predicción (EP%) de los datos estimados de AF en relación con los observados mediante la siguiente ecuación:

$$EP\% = (100/N) \sum_{i=1}^N (AF_{est} - AF_{obs}) / AF_{obs} \quad (3)$$

Donde: EP = error promedio de las estimaciones en %, N = número de observaciones, AF_{est} = área foliar estimada por el modelo, AF_{obs} = área foliar observada.

RESULTADOS

Características de las hojas de las especies seleccionadas

El AF promedio varía ampliamente en una proporción de miles entre *A. farnesiana* y *T. grandis*, dentro de las cuáles se encuentra igualmente una gran variación, como lo indican la desviación estándar (DesvEst cm^2) y el coeficiente de variación (CV%). Similarmente, la forma de la hoja varía desde que tienden a una forma circular (baja relación L/A en *H. crepitans*) hasta una forma lanceolada (alta relación L/A en *C. pentandra*), pero también con una variación alta, pero menor que en el caso del AF. En la Tabla 2, se presenta una síntesis de la variación en el tamaño y la forma de la hoja.



Tabla 2. Características de las hojas de las especies seleccionadas, se indica las dimensiones del área y la relación entre largo (L) y ancho (A). Se muestran los valores promedio (Prom), mínimo (Mín), máximo (Máx), desviación estándar (DesvEst) y coeficiente de variación (CV%).

Especie	Area foliar (cm ²)					Forma foliar L(cm)/A(cm)				
	Prom	Mín	Máx	DesvEst	CV%	Prom	Mín	Máx	DesvEst	CV%
<i>Acacia farnesiana</i>	0,2	0,1	0,3	0,1	40,2	1,8	0,8	3,0	0,6	32,8
<i>Calophyllum calaba</i>	40,7	5,6	72,0	18,0	44,2	1,9	1,5	2,4	0,2	13,0
<i>Cedrela odorata</i>	11,9	6,2	18,4	3,9	33,0	3,7	2,3	4,8	0,7	20,2
<i>Ceiba pentandra</i>	20,4	8,2	35,7	8,8	42,9	4,5	3,5	6,6	0,9	19,7
<i>Chrysophyllum cainito</i>	50,0	12,8	82,0	17,9	35,9	2,1	1,3	2,6	0,3	15,6
<i>Eugenia sp.</i>	1,6	0,3	4,2	1,0	63,7	2,5	2,0	2,9	0,3	10,1
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	1,8	0,2	7,9	1,7	93,3	1,6	0,7	2,1	0,5	27,9
<i>Hura crepitans</i>	24,3	5,4	61,1	13,7	56,4	1,4	0,8	2,0	0,2	16,5
<i>Melicoccus bijugatus</i>	33,2	10,9	62,2	15,8	47,7	2,1	1,7	2,4	0,2	7,5
<i>Senna spectabilis</i>	8,0	2,3	18,3	5,8	73,5	1,5	0,6	2,3	0,8	52,9
<i>Swietenia macrophylla</i>	41,0	6,4	66,9	20,0	48,9	2,0	1,3	2,5	0,3	16,4
<i>Tectona grandis</i>	561,8	120,0	1124,8	391,8	69,7	1,8	1,5	2,2	0,2	13,5
<i>Triplaris americana</i>	79,8	4,4	385,0	78,1	97,8	2,5	1,7	4,0	0,4	17,0
Total general	48,1	0,1	1124,8	116,3	241,6	2,3	0,6	6,6	0,9	39,8

Construcción y validación de los modelos

Se encontró una relación lineal positiva entre los logaritmos del área foliar y el producto del largo por el ancho de las hojas (Figura 2). Para las trece especies y las siete categorías, la variable independiente (L*A) explicó significativamente ($p < 0.001$) la variación

en el área foliar con r^2 cercanos al 100% (Tabla 3). Todos los valores de las pendientes (α) fueron altamente significativos, pero en algunas especies (*A. farnesiana*, *H. brasiletto*, *M. bijugatus*) y categorías de tamaño ($AF > 100 \text{ cm}^2$ y $AF > 50 \text{ cm}^2$), los interceptos no aportaron significativamente a los modelos (ns , $p > 0.05$).



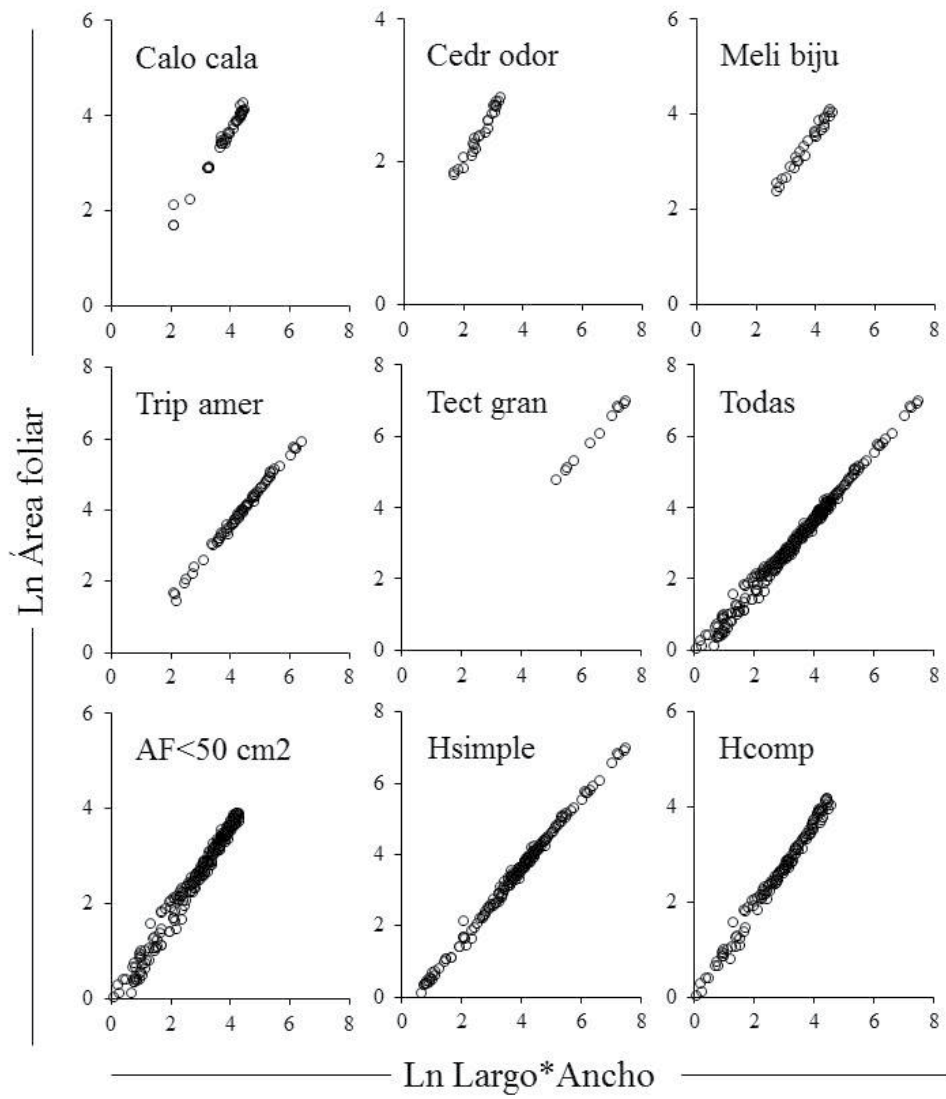


Figura 2. Relación entre los logaritmos naturales del área foliar (AF) y el producto del largo (L) por el ancho (A) de las hojas para algunas de las especies y categorías de algunas especies consideradas en este estudio. Los estadísticos de cada modelo se presentan en la Tabla 3.

Tabla 3. Resultados de los modelos lineales para todas las especies y categorías de especies.

Especie/Grupo de especies	N	Coeficientes del Modelo			EEC	r ² Aj	EER	EP %	FC
		Símbolo	Valor	Sig					
1. <i>Acacia farnesiana</i>	25	c	0,043	ns	0,033	99,3	0,036	0,10	1,001
		α	1,072	***	0,018				
2. <i>Calophyllum calaba</i>	45	c	-0,197	*	0,077	98,2	0,085	-0,37	1,004
		α	0,981	***	0,02				
3. <i>Cedrela odorata</i>	26	c	0,629	***	0,069	96,6	0,064	-0,3	1,002
		α	0,703	***	0,026				
4. <i>Ceiba pentandra</i>	27	c	0,330	***	0,07	98,2	0,062	-0,31	1,002
		α	0,820	***	0,022				
5. <i>Chrysophyllum cainito</i>	22	c	-0,205	*	0,085	99,6	0,042	0,03	1,001
		α	0,978	***	0,021				
6. <i>Eugenia sp.</i>	35	c	-0,406	***	0,017	99,0	0,072	0,4	1,003
		α	0,993	***	0,017				
7. <i>Haematoxylum brasiletto</i>	25	c	-0,026	ns	0,034	97,3	0,164	-1,49	1,014
		α	1,071	***	0,037				
8. <i>Hura crepitans</i>	34	c	-0,541	***	0,113	96,9	0,104	-0,04	1,005
		α	1,045	***	0,033				
9. <i>Melicoccus bijugatus</i>	28	c	0,096	ns	0,1	97,6	0,083	-0,27	1,003
		α	0,887	***	0,027				
10. <i>Senna spectabilis</i>	16	c	-0,218	***	0,067	98,6	0,090	0,17	1,004
		α	1,000	***	0,031				
11. <i>Swietenia macrophylla</i>	23	c	-0,329	***	0,038	99,8	0,032	-0,15	1,001
		α	1,024	***	0,01				
12. <i>Tectona grandis</i>	11	c	-0,265	*	0,113	99,7	0,048	-0,37	1,001
		α	0,976	***	0,017				
13. <i>Triplaris americana</i>	76	c	-0,464	***	0,034	99,6	0,063	0,98	1,002
		α	1,023	***	0,008				
14. Todas	394	c	-0,180	***	0,012	99,5	0,134	1,80	1,009
		α	0,967	***	0,003				
15. Hoja compuesta	145	c	-0,017	ns	0,023	99,0	0,129	-0,83	1,008
		α	0,932	***	0,008				
16. Hoja simple	249	c	-0,258	***	0,012	99,7	0,11	-1,07	1,006
		α	0,978	***	0,003				
17. AF > 100 cm ²	29	c	-0,045	ns	0,073	99,5	0,051	1,88	1,001
		α	0,945	***	0,012				
18. AF < 100 cm ²	365	c	-0,180	**	0,013	99,4	0,139	0,84	1,010
		α	0,966	***	0,004				
19. AF > 50 cm ²	97	c	-0,075	ns	0,042	99,2	0,066	-1,24	1,002
		α	0,948	***	0,008				
20. AF < 50 cm ²	297	c	-0,179	***	0,014	99,3	0,150	-0,36	1,011
		α	0,964	***	0,005				

Nota: los análisis estadísticos son significativos al 95% de intervalo de confianza. ***p < 0,001; **p < 0,01; *p < 0,05; y no significante ns p > 0,05. N = número de hojas por. AF = Área Foliar (cm²). FC = Factor de corrección. El intercepto de cada modelo es c y la pendiente α. EEE = error estándar de los coeficiente. EER = error estándar de los residuales. EP% = error de predicción del modelo. Todos los modelos fueron altamente significativos con p < 0,001.



En todos los casos, el Factor de Corrección fue muy bajo (entre el 0.001% y 0.140%) indicando que el error generado por la transformación logarítmica de las variables no es importante en el caso de la estimación del AF. Similarmente los errores de predicción (EP%) de todos los modelos fueron en general menores al $\pm 1\%$, mostrando que son adecuados para estimar el AF para cada especie o categorías de especies. Particularmente, el modelo para todas las especies muestra que es adecuado para realizar una estimación del AF de cualquiera de las especies de bosque seco tropical.

No obstante, es importante analizar de qué manera los modelos generales predicen con precisión el AF de las especies y las categorías. Como se muestra en la Tabla 4, en general los modelos por categorías presentan bajos errores totales de predicción (EP%) del AF cuando se considera todo el conjunto de datos (ámbito entre 0,37% para AF > 50 y 8,75% para hojas compuestas). Sin embargo, cuando se observa el EP% para cada conjunto

de datos en particular aparece una tendencia general a que todos los modelos presentan los mayores EP% para *Eugenia* sp. y para *H. brasiletto*. Con excepción de estas dos especies, los errores son menores o cercanos al 10% los cuáles se consideran aceptables en términos estadísticos de acuerdo con otros estudios de alometría, por ejemplo los que relacionan la biomasa de los árboles con su diámetro (Chave et al., 2005). Adicionalmente, si se compara el EP% de *Eugenia* sp. con su coeficiente de variación (CV% en la Tabla 3) aquel es mucho menor (24,4% vs 63,7%) lo cual indica que la predicción se encuentra dentro de límites estadísticamente aceptables. De hecho, el modelo ajustado con el producto del L*A de las hojas como variable independiente para el total de especies (Figura 3A) tiene el 96.7% de las estimaciones del AF dentro de los límites de confianza de las predicciones, presenta mejor ajuste estadístico ($r^2 = 99,5\%$) y menores errores estándar de los residuales (EER = 0,13) en comparación con los modelos ajustados con una sola de las dimensiones (Figura 3. B y C).

Tabla 4. Error en la estimación con los modelos alométricos generales (EP%, ecuación 3) del área foliar (AF) con respecto al área foliar observada para las especies y categorías de especies (modelos 14 a 20 en Tabla 3). El sombreado indica el EP% de cada modelo para el conjunto de datos con el que fue calibrado.

Tipo Hoja/Especie	Promedio Área Observada	EP% (Error en la estimación del AF) con Modelos generales						
		Total	Hoja compuesta	Hoja simple	AF > 100 cm ²	AF < 100 cm ²	AF > 50 cm ²	AF < 50 cm ²
Hoja compuesta	20,03	-5,39	1,64	-9,99	1,45	-5,39	-6,66	-5,82
Hoja simple	64,52	5,99	12,88	1,21	12,97	5,98	4,46	5,41
AF > 100 cm ²	331,66	0,31	-3,50	-0,99	0,25	0,24	-2,02	-1,13
AF < 100 cm ²	25,62	1,92	9,72	-3,06	9,41	1,92	0,56	1,47
AF > 50 cm ²	143,31	-0,51	-0,94	-2,92	1,64	-0,55	-2,52	-1,63
AF < 50 cm ²	17,06	2,55	11,91	-2,91	11,05	2,57	1,31	2,23
<i>Acacia farnesiana</i>	0,17	-2,52	21,92	-11,90	15,23	-2,41	-2,47	-1,59
<i>Calophyllum calaba</i>	40,68	-2,64	0,50	-6,15	1,79	-2,66	-4,29	-3,42
<i>Cedrela odorata</i>	11,91	-11,20	-4,47	-15,59	-4,67	-11,19	-12,37	-11,58
<i>Ceiba pentandra</i>	20,39	-3,09	2,16	-7,25	2,69	-3,10	-4,55	-3,68
<i>Chrysophyllum cainito</i>	50,02	-1,34	0,75	-4,56	2,44	-1,36	-3,10	-2,22
<i>Eugenia</i> sp.	1,64	24,49	43,12	15,74	39,43	24,56	23,59	24,71
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	1,81	-13,86	0,94	-20,43	-2,34	-13,81	-14,34	-13,56
<i>Hura crepitans</i>	24,33	11,47	16,74	6,93	17,62	11,46	9,73	10,72
<i>Melicoccus bijugatus</i>	33,15	3,33	6,98	-0,51	8,23	3,30	1,60	2,52
<i>Senna spectabilis</i>	7,96	-1,63	8,02	-7,13	6,99	-1,61	-2,75	-1,87
<i>Swietenia macrophylla</i>	40,99	-5,56	-2,25	-9,05	-1,09	-5,58	-7,14	-6,30
<i>Tectona grandis</i>	561,79	3,24	-2,62	2,58	1,88	3,15	0,66	1,57
<i>Triplaris americana</i>	79,81	5,54	7,23	2,28	9,22	5,50	3,60	4,53
Total	48,14	1,80	8,75	-2,91	8,73	1,80	0,37	1,28

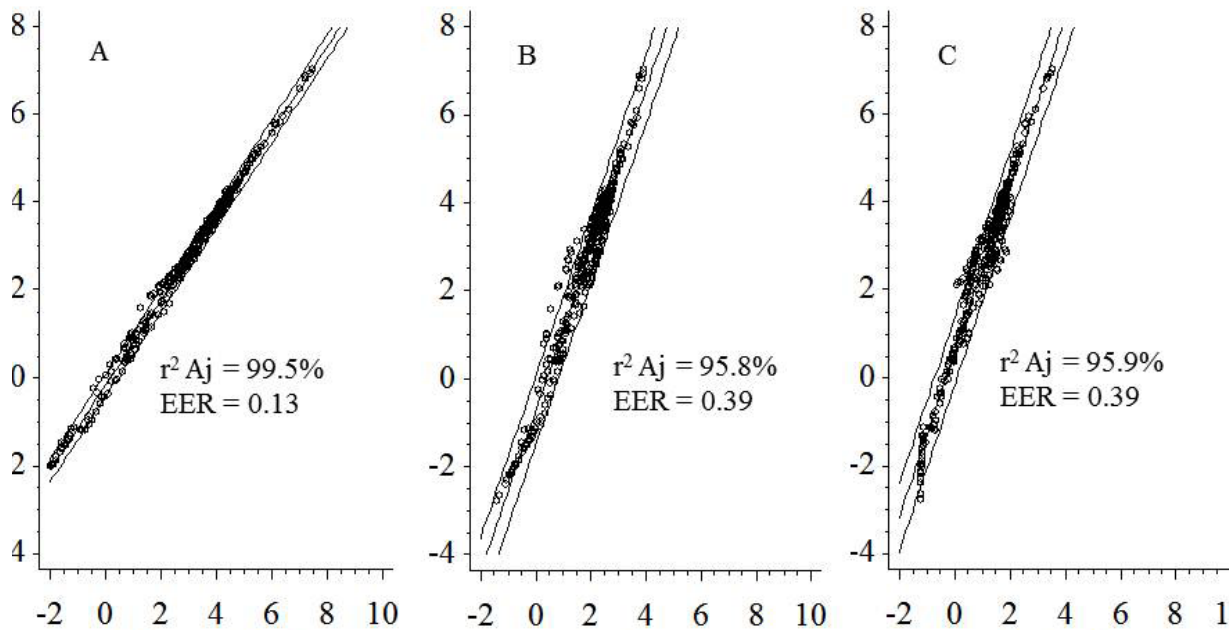


Figura 3. Modelos alométricos generales para trece especies de bosque seco tropical considerando: (A) el producto del largo*ancho como variable predictora y (B y C) una sola de las dimensiones de la hoja como variable predictora. La grafica muestra la regresión del modelo ajustado y los límites de predicción al 95% de nivel de probabilidad. Los tres modelos fueron altamente significativos ($p < 0.001$). Las unidades de área foliar (AF) en cm^2 y del largo y ancho en cm. Se presenta el error estándar de los residuales (EER).

DISCUSIÓN

Se calibraron modelos lineales simples para predecir al área foliar de 13 especies del bosque seco tropical a partir del largo y el ancho de las hojas. En general, todos los modelos presentan altos coeficientes de determinación r^2 tanto para las especies individuales como para las diferentes categorías de tamaño de la hoja. En este caso, los errores estándar, que permiten calcular a su vez el porcentaje de desviación de las estimaciones (Chave et al., 2005), pueden ser utilizado como criterio para seleccionar los modelos.

En diferentes estudios se registra que los modelos que incluyen sólo una variable (L ó A) son apropiados siempre y cuando sean calibrados para una sola especie; en algunos casos los mejores modelos utilizan únicamente el largo de la hoja (Galindo y Clavijo, 2007) pero en otros se encontró que fue el ancho de la hoja, la variable que explicó mejor la variación en el AF (Williams y Martinson, 2003). Estas ecuaciones tienen la ventaja que disminuyen el tiempo de trabajo ya que requieren sólo de una medición de las dimensiones. Un resultado similar fue encontrado en el presente estudio

con el ancho de la hoja como mejor predictor del AF en cuatro especies (*A. farnesiana*, *C. odorata*, *C. cainito* y *T. americana*) y el largo en las demás (resultados no presentados).

No obstante, el objetivo principal fue desarrollar modelos mixtos que pudieran ser utilizados para estimar el AF de nuevas especies de interés en futuros estudios y las diferencias encontradas en la forma de las hojas (Tabla 2) no permitieron la construcción de buenos modelos cuando se considera solo una de las dimensiones como variable predictora, similar a lo registrado por Serdar y Demirsoy (2006). Los modelos con una sola variable, considerando todo el conjunto de datos (Figura 3B y 3C), tuvieron menores ajustes ($r^2 = 96\%$ en ambos casos) mientras que los errores estándar de los residuales (EER) se triplicaron (0.39 en ambos casos) en relación con el modelo general que incluyó el producto del largo por el ancho de la hoja (Figura 3A). En la Figura 3, se observa también que ambos modelos presentan límites de predicción mayores que el modelo con ambas dimensiones.

Se concluye que todos los modelos mixtos (14 a 20, en la Tabla 3) son adecuados para estimar el

área foliar de especies que no fueron incluidas en el presente muestreo y la decisión de cuál de ellos usar dependerá de la precisión que cada autor quiera darle a sus resultados, teniendo en cuenta además que los Factores de Corrección no son importantes en el caso de la estimación del área foliar. La modelación por tipos de hojas (simples o compuestas) y por categorías de tamaño (mayor o menor de 50 cm² o 100 cm²) requiere trabajo adicional y en este sentido el modelo "Total" (con el número 14 en la Tabla 3) puede ser el mejor en la mayoría de los casos.

AGRADECIMIENTOS

A dos revisores anónimos por sus observaciones constructivas para mejorar el artículo. Este artículo es un producto del proyecto "Dinámica del Bosque Tropical: crecimiento y tasas de fijación de carbono en un gradiente ambiental complejo en Colombia" cofinanciado por Colciencias y el Jardín Botánico de Medellín (JBMED), mediante el contrato No. 393 del 2012 y por el Convenio JBMED-Universidad de Leeds 2010.

BIBLIOGRAFÍA

Álvarez, E. y A. Cogollo. 2011. Herramientas para la restauración del bosque seco en el Caribe colombiano: identificando grupos funcionales de árboles y sus tasas de crecimiento. En: Quintero, J. F. y S.M. Estrada (Eds). Memorias I Encuentro Regional de Investigadores en Ciencias de la Vida – Sinergia Caribe 31 de Octubre al 4 de Noviembre de 2011. ISBN: 978-958-746-040-7. Editorial de la Universidad del Magdalena, Santa Marta: p. 33.

Antunes, W.C, M.F. Pompelli, D.M. Carretero y F.M. Da Matta. 2008. Allometric models for non-destructive leaf area estimation in coffee (*Coffea arabica* and *Coffea canephora*). *Annals of Applied Biology* 153 (1): 33-40.

Buswell, J. M., A.T. Moles y S. Hartley. 2011. Is rapid evolution common in introduced plant species? *Journal of Ecology* 99: 214-224.

Chave, J., A. Andalo, S. Brown, M.A. Cairns, J.Q. Chambers, D. Eamus, H. Folster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J. Lescure, B.W. Nelson, H. Ogawa, H. Puig, B. Riera y T. Yamakura. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecología* 145: 87-99.

Etter, A. 1993. Diversidad ecosistémica en Colombia hoy. CEREC/Fundación Alejandro Ángel Escobar.

Falster, D. S. y M. Westoby. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* 158: 509-525.

Galindo, J.R. y J. Clavijo. 2007. Modelos alométricos para estimar el área de los folíolos de arveja (*Pisum sativum* L.). *Revista Corpoica – Ciencia y Tecnología Agropecuaria* 8 (1): 37-43.

Givnish, T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In: Medina E., H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (Eds). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Junk, La Haya: 51-84.

Givnish, T. J. 1987. Comparative studies of leaf form – assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106: 131-160.

Graybill, F.A. 2000. *Theory and Application of the Linear Model*. Pacific Grove, CA, E.E.U.U. Duxbury Press.

IDEAM, IGAC, IAvH, Invemar, I. Sinchi y IIAP. 2007. *Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia*. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico Jhon von Neumann, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives De Andrés e Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi. Bogotá, D. C, 276 p. + 37 hojas cartográficas.

Kerkhof, A. J. y B.J. Enquist. 2009. Multiplicative by nature: Why logarithmic transformation is necessary in allometry. *Journal of Theoretical Biology* 257: 519-521.

Khurana, E. y J. S. Sinh. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28 (1): 39-52.

Linares-Palomino R. 2002. A floristic and phytogeographic analysis of Peruvian seasonally dry tropical forests. MSc thesis. University of Edinburgh, Reino Unido 112 pp.

Loranger, G., J.F. Ponge y P. Lavelle. 2003. Callophylummcalaba. Humus forms in two secondary semi-evergreen tropical forests. *European Journal of Soil Science* 54 (1): 7-24.

Malhado, A. C., Y. Malhi, R.J. Whittaker, R.J. Ladle, H. terSteege, O.L Phillips, N. Butt, L.E.O.C. Aragao, C.A Quesada, A. Araujo-Murakami, L. Arroyo, J. Peacock, G. López-González, T.R. Baker, L.O. Anderson, S. Almeida, N. Higuchi, T.J. Killeen, A. Monteagudo, D. Neill, N. Pitman, A. Prieto, R.P. Salomao, R. Vásquez-Martínez y W.F. Laurance. 2009. Spatial trends in leaf size of Amazonian rainforest trees. *Biogeosciences* 6: 1563-1576.

- Markesteijn, L., L. Poorter y F. Bongers. 2007. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *American Journal of Botany* 94: 515-525.
- Mendoza, Z.A., R. Linares-Palomino y L.P. Kvist. 2006. Especies leñosas y formaciones vegetales en los bosques estacionalmente secos de Ecuador y Perú. *Arnaldoa* 13 (2): 324-350.
- Moles, A. T. y M. Westoby. 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos* 90: 517-524.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Olivares-Pérez, J., F. Avilés-Nova, B. Albarrán-Portillo, S. Rojas-Hernández y O.A. Castelán-Ortega. 2011. Identificación, usos y medición de leguminosas arbóreas forrajeras en ranchos ganaderos del sur del estado de México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 14: 739 -748.
- Pérez-Ruiz, E., J. Garatusa-Payan, C.J. Watts, J.C Rodríguez, E.A. Yépez y R.L. Scott 2010. Carbon dioxide and water vapour exchange in a tropical dry forest as influenced by the North American Monsoon System (NAMS). *Journal of Arid Environments* 74: 556-563.
- Poorter, H. y C. Remkes. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83: 553-559.
- Ruiz Linares, J. y M.C. Fandiño Orozco. 2007. Plantas leñosas del bosque seco tropical de la isla de Providencia Colombia, Caribe sur occidental. *Biota Colombiana* 8 (1): 87-98.
- Saha, S. 2001. Vegetation composition and structure of *Tectona grandis* (teak, Family Verbanaceae) plantations and dry deciduous forests in central India. *Forest Ecology and Management* 148 (1): 159-167.
- Serdar, Ü. y H. Demirsoy. 2006. Non-destructive leaf area estimation in chestnut. *Scientia Horticulturae* 108: 227-230.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry. The Principles and Practice of Statistic in Biological Research*, 3rd ed. W.H. Freeman and Co., Nueva York, 859 p.
- Sprugel, D.G. 1983. Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology* 64 (1): 209-210.
- Vieira, D. L. M. y A. Scariot. 2011. Principles of Natural Regeneration of Tropical Dry Forests for Restoration. *Restoration Ecology* 14 (1): 11-20.
- Westoby, M., D.S. Falster, A.T. Moles, P.A. Vesk y I.J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.
- Williams L. III. y T.E. Martinson. 2003. Nondestructive leaf area estimation of 'Niagara' and 'De Chaunac' grapevines. *Scientia Horticulturae* 98: 493-498.
- Zhang, L. y L. Pan. 2011. Allometric models for leaf area estimation across different leaf-age groups of evergreen broadleaved trees in a subtropical forest. *Photosynthetica* 49 (2): 219-226.

Fecha de Recepción: 26/06/2012
Fecha de Aceptación: 14/12/2012

