

DENSIDAD BÁSICA DEL FUSTE DE ÁRBOLES DEL BOSQUE SECO EN LA COSTA CARIBE DE COLOMBIA

STEM BASIC DENSITY OF DRY FORESTS TREES IN THE COLOMBIAN CARIBBEAN COAST

Esteban Álvarez, Doris Benítez, César Velásquez y Álvaro Cogollo

RESUMEN

Se presenta información de densidad básica del tallo (incluyendo madera y corteza) de 125 especies de árboles del bosque seco tropical en la costa Caribe de Colombia. La distribución de frecuencias de las especies se ajustó a una distribución normal, con el 75 % de los valores de densidad entre 0,4 a 0,8 g/cm³. La clase más frecuente fue de 0,5 a 0,6 g/cm³ con el 17,6 % de las especies y 17,7 % del total de individuos. El promedio (más o menos desviación estándar: 0,597 ± 0,18) de la densidad de la madera está dentro del rango reportado para bosques similares en el neotrópico. Adicionalmente, se encontró una gran variación entre especies de acuerdo con los reportes de otros trabajos. Estos datos son los primeros publicados para la región y pueden servir de referencia para una gran variedad de estudios sobre la estructura y dinámica de los bosques del Caribe.

PALABRAS CLAVE: Madera, densidad básica, especies arbóreas, bosque seco tropical, región Caribe

ABSTRACT

The basic stem density (included wood and bark) information taken from 125 species of trees of the Colombian tropical dry forest of the Caribbean coast was shown. The distribution of the species frequencies was adjusted to a normal distribution, with a 75 % of the values of density between 0,4 and 0,8 g/cm³. The most frequent type, with 17,6 % of the species and 17,7 % of the trees' total, was estimated between 0,5 and 0,6 g/cm³. The average (approximated standard variation: 0,597 ± 0,18) of the wood's density belongs to the range reported previously for similar forests in the Neotropical region. Additionally, a great variation between species was spotted, according to other reports. This data represents, for the region, its first published information and can be reference for a wide number of studies focus on the structure and dynamic of the Caribbean forests.

KEY WORDS: Wood, density, tree species, tropical dry forest, Caribbean region

INTRODUCCIÓN

La deforestación y la degradación de los bosques tropicales representan entre el 15-35 % de las emisiones de carbono que se consideran causantes del cambio climático (Houghton, 2005). Actualmente, y dentro del marco de las negociaciones internacionales de cambio climático, se plantean nuevas opciones para contribuir a la reducción de emisiones por deforestación y degradación en países en desarrollo (denominadas

REDD), que a la vez pueden generar importantes beneficios para la conservación de los bosques de los países en desarrollo (Ortega-P et al. 2010).

Un desafío clave para la implementación exitosa de los mecanismos que se enfocan en reducir las emisiones por deforestación, es la estimación confiable de la biomasa aérea (BA) de los bosques tropicales. Para ello, se requiere entender la variabilidad espacial en la estructura del bosque, las relaciones diámetro-altura de

los árboles y la densidad de la madera (Maniatis et al. 2011). En particular, la densidad básica de la madera (Dm de aquí en adelante) es un rasgo funcional que se expresa como el peso seco de una sección leñosa de una planta (tallo, raíz, ramas, etc.) dividido por el volumen de la misma sección cuando se encuentra saturado de agua y es expresado normalmente en g/cm^3 o en kg/m^3 (Cornelissen et al. 2003, Nogueira et al. 2008, ASTM 2011). En general, existe una gran variabilidad de la Dm entre familias, géneros, especies, individuos de una misma especie e incluso dentro de un mismo individuo, dependiendo de factores ambientales y de la edad de los árboles (Wieman y Williamson 1989).

Desde hace décadas, la densidad de la madera ha sido un tema central en el desarrollo de técnicas de utilización y procesamiento de las maderas tropicales debido a su relación con la resistencia, durabilidad y belleza de los productos finales (Simpson y Sago 1991). Recientemente, se ha demostrado la importancia de esta variable para los estudios de la ecología de las especies y comunidades de plantas de los bosques tropicales. Por ejemplo, la densidad de la madera está relacionada con características ecológicas de las especies de árboles como la mortalidad (Kraft et al. 2010, Muller-Landau 2004, Osunkoya et al. 2007), las tasas de crecimiento (King et al. 2006, Suzuki 1999, Wright et al. 2003) y la capacidad de almacenamiento de carbono (Chave et al. 2005). Adicionalmente, la densidad de la madera afecta significativamente las propiedades hidráulicas de los árboles, en particular la capacidad de almacenamiento y transporte de agua en troncos y ramas (Stratton et al. 2000; Scholz et al. 2007; Meinzer et al. 2008), los valores mínimos del potencial hídrico foliar (Bucci et al. 2004), y la resistencia a la sequía (Markestijn et al. 2011). Todas estas evidencias muestran que la Dm es una variable de importancia fundamental en los estudios sobre la ecofisiología de los bosques secos (Larjavaara y Muller-Landau 2010) y para la estimación confiable de su contenido de carbono (Baker et al. 2004, Chave et al. 2005, Nogueira et al. 2007, Álvarez et al. 2012a).

Desde comienzos de la década pasada el Jardín Botánico de Medellín (JBMED), en colaboración con un gran número de investigadores y organizaciones locales y nacionales (Fundación Ecoparque Los Besotes, Proyecto Titi, Reserva Sanguaré, Reserva Kalashe, Parques Nacionales, Fundación CONVIDA, Interconexión Eléctrica S.A., CARDIQUE, entre otras), han trabajado en algunos remanentes de bosque seco de la costa

Caribe de Colombia; a la fecha cuenta con 11 parcelas permanentes para el monitoreo de la vegetación, distribuidas ampliamente en la región (Álvarez et al. 2012b). Actualmente, estas parcelas son parte de un estudio sobre la dinámica del bosque a escala de Colombia; además, generarán la información que se requiere sobre rasgos funcionales que, como la densidad de la madera, contribuyen a lograr mejores estimaciones del contenido de carbono, a entender la dinámica de las poblaciones de árboles (Álvarez y Cogollo 2011) y a cuantificar los servicios ecosistémicos del bosque (Álvarez 2012, Baraloto et al. 2010).

En este trabajo se registran valores de densidad básica del tallo (incluyendo madera y corteza) para 125 especies de árboles encontrados frecuentemente en los bosques secos de la costa Caribe. Se analizan las diferencias intra e interespecíficas y la relación entre los valores observados y los reportados en la literatura para los mismos taxa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Se tomaron muestras de madera del tronco de 520 árboles (con un diámetro mínimo de 10 cm) derribados durante la tala de árboles ocasionada por la construcción de proyectos de transmisión de energía en la costa Caribe entre 2001 y 2006. Los sitios de muestreo estuvieron distribuidos en varias localidades en los departamentos de Atlántico, Bolívar, Cesar y Magdalena (Tabla 1). De cada árbol luego de derribado se extrajo una muestra de madera a 1.3 mts de altura de la base del tronco, aproximadamente. Cada muestra consistió de una pieza de forma rectangular en ortoedro, de aproximadamente 5 cm de ancho, 3 cm de alto y de longitud variable dependiendo del diámetro del árbol, pero incluyendo una sección completa desde el centro a la corteza del tronco (Figura 1). Cada muestra fue rotulada y guardada en una bolsa plástica sellada para evitar la pérdida de humedad. Para la identificación de las especies se recolectaron muestras botánicas con el fin de su posterior identificación en los herbarios del Jardín Botánico de Cartagena (JBGP) y del Jardín Botánico de Medellín (JBMED). Los géneros y especies de angiospermas se presentan en las familias de acuerdo con las recomendaciones del Grupo de Filogenia de Angiospermas (APG 2009) y consultadas en Plant List (<http://www.theplantlist.org/>).

Tabla 1. Localización aproximada de los sitios de colección de las muestras para la medición de la específica de la madera.

Departamento	Municipio	Latitud N	Longitud O
Atlántico	Barranquilla	10,935	-74,940
Atlántico	Juan de Acosta	10,796	-75,028
Atlántico	Tocagua	10,663	-75,176
Bolívar	Bayunca	10,526	-75,411
Bolívar	Santa Catalina	10,630	-75,230
Cesar	Curumaní	9,215	-73,601
Cesar	El Copey	10,153	-73,933
Cesar	Valledupar	10,201	-73,433
Cesar	Valledupar	10,093	-73,826
Magdalena	Algarrobo	10,197	-74,175
Magdalena	Pivijay	10,393	-74,402

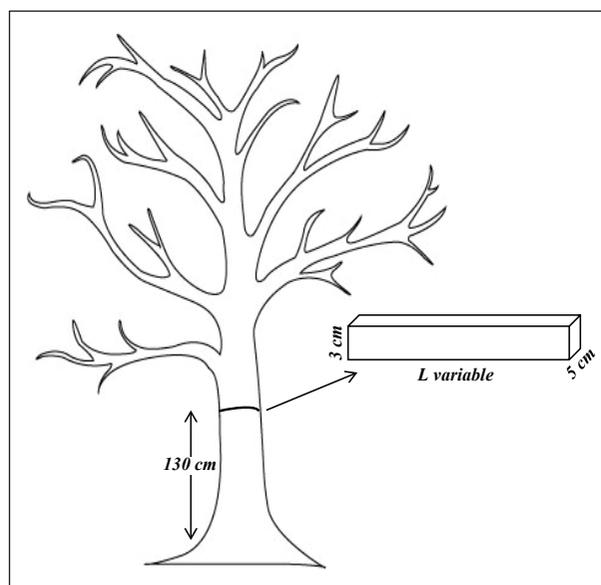


Figura 1. Sitio de extracción de la muestra en forma de ortoedro de cada árbol, aproximadamente a 1,3 mts desde el suelo. Cada pieza tenía longitud variable dependiendo del diámetro del árbol.

Medición de la densidad básica de la madera

De cada muestra húmeda se tomaron varias medidas del largo, ancho y alto (al menos tres por cada dimensión) para estimar el volumen mediante la fórmula del ortoedro (Volumen = largo*ancho*alto). Posteriormente fueron secadas a 100°C durante 76 horas continuas (Williamson y Wiemann 2010), tiempo suficiente para que el 90 % de las muestras alcanzaran peso constante; el 10 % de

las muestras restantes fue dejado en el horno otras 48 horas adicionales. La densidad básica de cada muestra, incluyendo madera y corteza (D_m) se obtuvo dividiendo el peso seco por el respectivo volumen geométrico de cada muestra. Se incluyó la corteza en los análisis ya que muchos estudios muestran que el peso de la corteza puede representar una proporción importante del volumen y peso total del tallo (Nygard y Elfving 2000, Pérez Cordero y Kanninen 2003) e ignorarla puede producir errores en la medición de la densidad básica, especialmente cuando se utiliza como una de las variables predictoras en ecuaciones para estimar la biomasa de árboles tropicales (Nogueira et al. 2008).

En algunos casos la forma de las muestras fue visiblemente irregular, y para evitar errores significativos en el cálculo en la D_m , estas fueron rehidratadas en el laboratorio para medir su volumen con el método de desplazamiento de agua (V_d) (Olesen 1971). Esto se hizo para 28 muestras o 5.4 % del total. El error en la estimación del volumen $EEV = V_d - V_g / V_g * 100$ para las muestras irregulares estuvo entre 2 % y 11 % (Promedio 5.2 ± 3.4 %) y no produjo diferencias significativas en la D_m obtenida con los dos métodos.

Análisis de los datos

Se determinaron las densidades promedio por especie (en g/cm^3) y se compararon con otros estudios similares para bosque seco. Adicionalmente, se efectuó un análisis de la relación entre los valores medidos en este estudio (observados) y los reportados en la literatura (inferidos),

especialmente con la Base de Datos Global de Densidad de la Madera (Global Wood Density Database – DRYAD, <http://datadryad.org/repo/handle/10255/dryad.235>; Chave et al. 2009). Concretamente, se estudió la relación entre: (A) la Dm de las 68 especies compartidas entre este estudio y las reportadas en DRYAD; (B) entre el promedio de Dm para 82 géneros reportados en DRYAD que tenían 114 especies en este estudio de la costa Caribe; y (C), finalmente entre el promedio de Dm para 36 familias reportadas en DRYAD con la Dm de 124 especies dentro de las mismas familias evaluadas en este estudio. Esto, con el fin de evaluar la incertidumbre de utilizar valores de Dm de DRYAD en relación con la medición directa de la Dm, como lo recomiendan algunos autores para la estimación de la biomasa de árboles tropicales en casos en los cuales no se tiene información local de Dm (Baker et al. 2004, Chave et al. 2005).

RESULTADOS

Se registró la Dm (incluyendo corteza) de la base del fuste para un total de 125 especies, 93 géneros y 36 familias. Los datos están resumidos en la Figura 2 de acuerdo con el número de especies por clase de densidad. El Anexo 1 presenta las especies con su respectivo promedio de densidad básica de la madera, su desviación estándar (en g/cm^3) para especies con tres o más individuos, y el número de individuos utilizado para el cálculo. La

distribución de frecuencia de las especies fue simétrica y se ajustó a una distribución normal (Shapiro-Wilk test, $p = 0.114$). La Dm promedio fue de 0.596 ± 0.176 . La mediana fue de 0.595 g/cm^3 , con valores extremos entre 0.18 g/cm^3 para *Pseudobombax septenatum* (Malvaceae) y 0.968 g/cm^3 para *Amyris sylvatica* (Rutaceae). El 41 % de las especies tienen Dm entre $0.5\text{-}0.7 \text{ g/cm}^3$ y el 75 % entre $0.5\text{-}0.8 \text{ g/cm}^3$. Las familias más representadas en la muestra fueron Fabaceae (27 especies), Malvaceae (11 especies), Salicaceae (7 especies), y Apocynaceae, Moraceae, Rubiaceae y Brassicaceae (estas cuatro con seis especies cada una). Los géneros más representados fueron Casearia (6 especies), Capparis y Tabebuia (4 especies) Pachira, Caesalpinia, Brosimum y Cordia (3 especies cada uno).

El análisis de regresión lineal, muestra que los valores de Dm extraídos de la Base de Datos Global de Densidad de la Madera - DRYAD (<http://datadryad.org/repo/handle/10255/dryad.235>; Chave et al. 2009) explican el 82 % ($n = 71$ especies compartidas, $p < 0.001$) de la variación en la Dm medida en este estudio cuando se utiliza la Dm en las especies en DRYAD, el 70 % ($n = 114$ especies con género compartido, $p < 0.001$) cuando se utiliza el promedio de géneros en DRYAD, y el 37 % ($n = 124$ especies con familia compartida $p < 0.001$) cuando se utiliza el promedio para las familias en DRYAD (Figura 3).

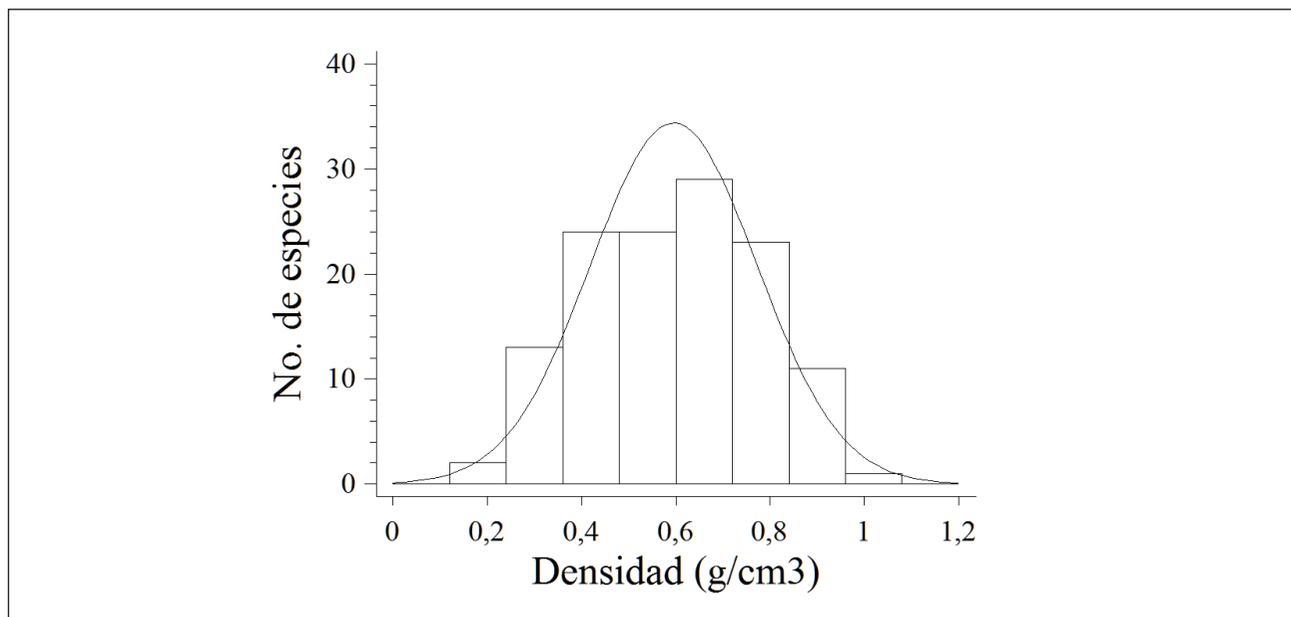


Figura 2. Distribución de frecuencias del número de especies por clase de densidad básica de la madera para 125 especies del bosque seco tropical en Colombia.

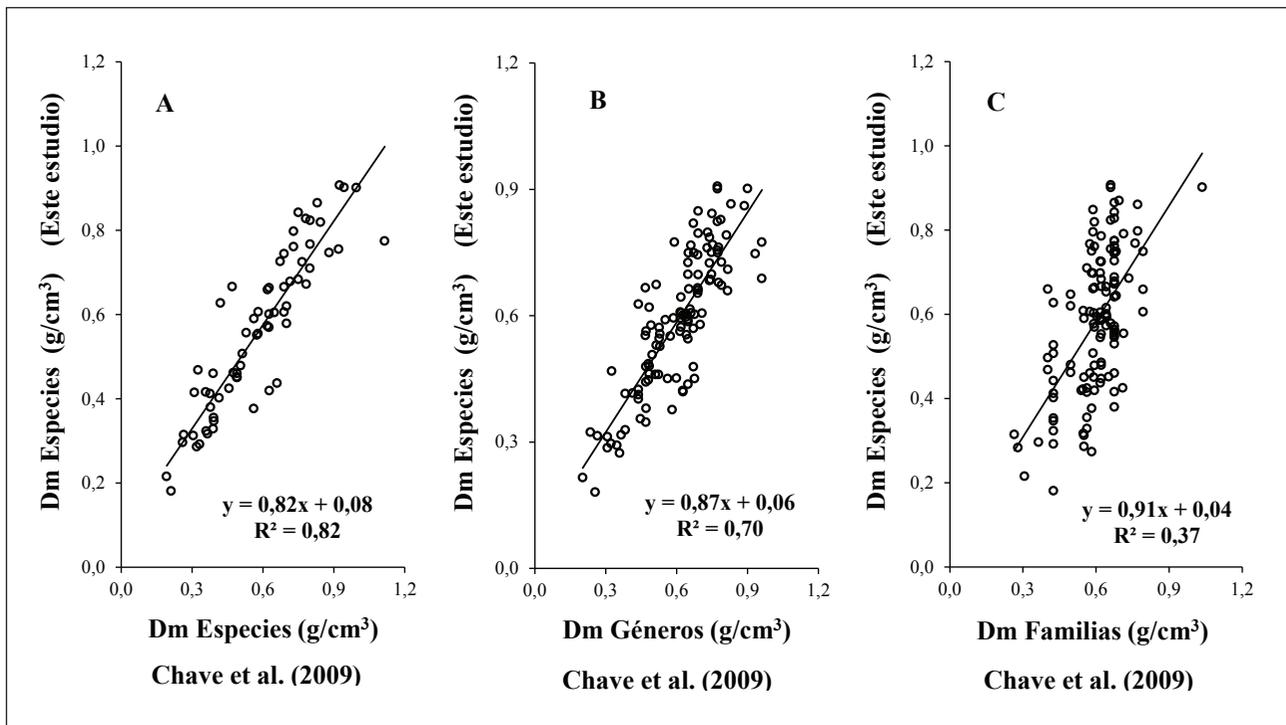


Figura 3. Relación entre los valores de densidad de la madera (Dm) publicados en la literatura (Global Wood Density Database - DRYAD, <http://datadryad.org/repo/handle/10255/dryad.235>, Chave et al. 2009) para especies, géneros y familias de árboles del bosque seco y la densidad de la madera medida en este estudio. (A) Relación entre la Dm de especies compartidas entre la base de datos DRYAD y este estudio, $n = 71$. (B) Relación entre la Dm reportada para géneros en la base de datos DRYAD y las especies del mismo género en este estudio, $n = 114$. (C) Relación entre la Dm reportada para familias en la base de datos DRYAD y las especies de la misma familia en este estudio, $n = 124$. Todas las relaciones fueron significativas al 95 % de nivel de confianza.

DISCUSIÓN

Limitaciones de la muestra

Idealmente, las muestras para medir la Dm de una especie deberían considerar la variación intraespecífica relacionada con su ontogenia o con el efecto de variables ambientales (Patiño et al. 2009). Además, muchos estudios reportan que la Dm varía radialmente del centro a la corteza del tronco y en diferentes puntos del fuste y las ramas (Henry et al. 2010, Nogueira et al. 2008, Sarmiento et al. 2011). En este sentido, la representatividad de la muestra es un aspecto importante en el estudio de este rasgo funcional, pero pocas veces es considerado.

Dejando de lado las diferencias potenciales entre individuos de una misma especie, una estimación precisa en la Dm a escala del árbol requiere en teoría tomar muestras de diferentes partes del fuste y ramas, considerando, además, su variación radial. Es evidente que este muestreo, aunque deseable, tiene desventajas ya

que requiere de mucho tiempo y de la tala de los árboles, siendo inviable técnica, económica y ambientalmente en la mayoría de los casos. En consecuencia, solo pocos trabajos han sido realizados incluyendo toda la variación reportada para la Dm (Henry et al. 2010, Nogueira et al., 2005, 2008, Álvarez 1993).

Históricamente las muestras de madera para estimar la densidad básica de las especies de árboles han sido tomadas como discos o secciones transversales de la parte inferior del tronco. Más recientemente se ha popularizado el uso de herramientas como el “barreno de incremento” (o *increment borer* en inglés) que permite obtener una muestra en forma de cilindro entre 5-12 mm de diámetro de longitud variable dependiendo del diámetro y la dureza del árbol (Williamson y Wiemann, 2010, pero ver también Grissino-Mayer 2010). Ambas aproximaciones tienen ventajas y desventajas. Por ejemplo, el disco es representativo de la variación radial de la Dm de la madera en el sitio donde se toma, pero para su obtención se requiere destruir el árbol (Nogueira et al. 2008). Por su parte, el cilindro obtenido

con barreno no requiere sacrificar el árbol, pero la muestra es demasiado pequeña en comparación con el disco y en muchos estudios no se tiene en cuenta la variación radial de Dm para efectos de corregir el sesgo (Williamson y Wiemann, 2010). Pese a sus limitaciones estos tipos de muestra son los más usados en los estudios de Dm de los árboles tropicales, asumiendo que son representativos de la Dm del árbol (Nogueira et al. 2008).

En nuestro caso, la muestra utilizada en forma de ortoedro tiene ventajas sobre las tomadas con barreno, ya que permite tener un volumen de muestra mucho mayor (por ejemplo, 300 cm³ para un árbol de 40 cm de diámetro) que la del barreno (16 cm³ para un árbol del mismo diámetro, tomada con barreno de 10 mm de diámetro) y cubre toda la variación radial, algo difícil de lograr con el barreno en especies con alta Dm (> 0,7 g/cm³, de acuerdo con observaciones personales). También tiene ventajas con respecto a las muestras de “disco completo”, ya que facilita el trabajo de recolección en campo, su transporte y procesamiento; pero desventajas como que es menos representativa de la variación radial en Dm que el disco, y asume que esta variación no es importante, similar a las muestras con barreno. Para evaluar posibles errores en la estimación de la Dm con las muestras en forma de ortoedro, se comparó el promedio obtenido para 20 individuos (de cuatro especies: *Tabebuia chrysantha*, *Caesalpinia coriaria*, *Astronium graveolens* y *Trichilia martiana*; ver Anexo 1) de los cuales se tenían también muestras de disco completo. Un análisis de varianza mostró que la Dm promedio obtenida con el disco (0,698 ± 0,159) no fue diferente de la obtenida con el ortoedro (0,706 ± 0,174) (F = 0,03, gl = 37, p = 0,87). Adicionalmente, un análisis de regresión lineal mostró que la Dm del ortoedro explica el 98 % de la variación de la Dm obtenida con los disco. De tal manera, mediante la ecuación $Dm_{disco} = 0,893 * Dm_{ortoedro} + 0,066$ (n = 38, p < 0,001) es posible corregir los valores de Dm presentados en el Anexo 1, pero dado el nivel del error en la estimación (< 1 %) no se considera necesario.

Cuantificar las diferencias en la estimación de la Dm para la base del fuste en relación con la Dm del árbol no es posible por el momento para los árboles del Caribe, pero de acuerdo con evidencias de algunos estudios en otras regiones como la Amazonia, se puede considerar pequeña. Por ejemplo, Nogueira et al. (2005) reportan

que la Dm a la altura del pecho (DAP) está fuertemente relacionada ($r^2 = 0,93$, p < 0,001) con la densidad básica del tronco. Adicionalmente, Álvarez (1993) muestra que la Dm de los árboles (calculada como un promedio ponderado de la Dm del tallo y ramas) está fuertemente correlacionada con la densidad observada en la base del tallo ($r^2 = 0,93$; p < 0,00001). Otros estudios, como el de Sarmiento et al. (2011) muestran también que la Dm de ramas y fuste están relacionados ($r^2 = 0,47$, p < 0,001). Todos estos trabajos indican que una muestra tomada en cualquier parte del árbol puede ser representativa de todo el árbol y permiten concluir que los valores de Dm reportados en este estudio para los árboles del Caribe colombiano son adecuados.

Comparación con otros estudios

El valor promedio de densidad básica de la madera encontrado en este estudio (0,601 g/cm³) es más bajo que los reportados previamente por Chave et al. (2006) para los bosques secos del neotrópico (0,645 g/cm³). En el caso particular de Centro y Suramérica los valores fueron de 0,717 y 0,695 g/cm³ respectivamente, que junto con la Dm de la Mata Atlántica (0,701 g/cm³), corresponden a las más altas densidades promedio reportadas a escala de regiones dentro del neotrópico. De acuerdo con diversos autores, los altos valores para el bosque seco son consistentes con el hecho de que especies con alta densidad de la madera tienen mayor capacidad de resistencia a la sequía (Hacke et al. 2001, Markesteijn et al. 2011).

Un resultado similar de baja densidad promedio para el bosque seco en Colombia fue reportado recientemente por Álvarez et al. (2012a). Estos autores reportaron un promedio de 0,534 g/cm³, significativamente inferior a los promedios de Chave et al. (2006) y explicaron las diferencias como debidas al estado de perturbación y degradación de los bosques estudiados. En Colombia, el bosque seco ha sido clasificado como el ecosistema en mayor peligro de extinción, aunque los reportes sobre la extensión de los remanentes bien conservados son inciertos, con valores entre el 1-10 % de su área total original (Etter 1998, IDEAM et al. 2007, Ruiz y Fandiño 2009); por esta razón, es posible que gran parte de las especies del bosque maduro hayan sido en el pasado aprovechadas y que la muestra de Álvarez et al. (2012a) esté sobre representada por especies pioneras de más rápido crecimiento.

Anexo 1. Listado de especies y densidad básica de la madera (Dm) en árboles de la costa Caribe de Colombia. N = número de árboles, Prom = Dm promedio, Desv = Desviación estándar.

FAMILIA/Especie	N	Dm (g/cm ³)		FAMILIA/Especie	N	Dm (g/cm ³)	
		Prom	Desv			Prom	Desv
ACANTHACEAE				<i>Capparis odorata</i>	2	0,697	-
<i>Bravaisia integerrima</i>	4	0,425	0,014	<i>Capparis odoratissima</i>	2	0,661	-
ANACARDIACEAE				<i>Capparis verrucosa</i>	8	0,848	0,034
<i>Anacardium excelsum</i>	3	0,355	0,025	<i>Crataeva tapia</i>	5	0,508	0,014
<i>Astronium graveolens</i>	25	0,710	0,081	<i>Morisonia americana</i>	2	0,910	-
<i>Spondias mombin</i>	3	0,329	0,015	BURSERACEAE			
<i>Spondias radlkoferi</i>	4	0,415	0,034	<i>Bursera graveolens</i>	3	0,286	0,011
ANNONACEAE				<i>Bursera simaruba</i>	3	0,312	0,055
<i>Oxandra panamensis</i>	6	0,698	0,027	<i>Protium aracouchini</i>	3	0,451	0,030
<i>Oxandra venezuelana</i>	4	0,750	0,035	CACTACEAE			
<i>Rollinia membranacea</i>	3	0,273	0,025	<i>Pereskia guamacho</i>	4	0,420	0,014
<i>Xylopiá aromática</i>	5	0,377	0,015	CARICACEAE			
APOCYNACEAE				<i>Jacaratia digitata</i>	3	0,315	0,042
<i>Aspidosperma album</i>	1	0,725	-	CELASTRACEAE			
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	9	0,735	0,027	<i>Maytenus verticillata</i>	3	0,686	0,029
<i>Rauvolfia tetraphylla</i>	6	0,447	0,016	CHRYSOBALANACEAE			
<i>Stemmadenia grandiflora</i>	3	0,479	0,012	<i>Hirtella americana</i>	7	0,749	0,026
<i>Tabernaemontana cymosa</i>	4	0,666	0,022	<i>Licania arborea</i>	8	0,659	0,045
<i>Tabernaemontana sananho</i>	3	0,553	0,015	<i>Parinari pachyphylla</i>	3	0,606	0,026
ARECACEAE				EUPHORBIACEAE			
<i>Acrocomia aculeata</i>	3	0,660	0,032	<i>Hura crepitans</i>	4	0,317	0,013
<i>Attalea butyracea</i>	3	0,468	0,021	<i>Mabea occidentalis</i>	5	0,608	0,019
<i>Sabal mauritiiformis</i>	3	0,497	0,027	FABACEAE			
BIGNONIACEAE				<i>Acacia macbridei</i>	4	0,749	0,028
<i>Crescentia cujete</i>	8	0,579	0,023	<i>Albizia carbonaria</i>	4	0,572	0,038
<i>Tabebuia billbergii</i>	7	0,755	0,025	<i>Albizia niopoides</i>	2	0,546	-
<i>Tabebuia chrysantha</i>	10	0,901	0,025	<i>Caesalpinia coriaria</i>	8	0,774	0,023
<i>Tabebuia ochracea</i>	3	0,823	0,047	<i>Caesalpinia ebano</i>	2	0,958	-
<i>Tabebuia serratifolia</i>	7	0,907	0,037	<i>Caesalpinia mollis</i>	4	0,689	0,046
BIXACEAE				<i>Cassia emarginata</i>	3	0,727	0,009
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	3	0,215	0,032	<i>Centropodium paraense</i>	2	0,923	-
BORAGINACEAE				<i>Copaifera canime</i>	3	0,563	0,042
<i>Bourreria cumanensis</i>	3	0,647	0,026	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	4	0,460	0,012
<i>Cordia alba</i>	3	0,480	0,027	<i>Gliricidia sepium</i>	9	0,557	0,022
<i>Cordia bicolor</i>	6	0,462	0,011	<i>Haematoxylum brasiletto</i>	1	0,747	-
<i>Cordia sebestena</i>	3	0,620	0,025	<i>Hymenaea courbaril</i>	2	0,828	-
BRASSICACEAE				<i>Inga vera</i>	6	0,551	0,036
<i>Capparis linearis</i>	4	0,796	0,034	<i>Machaerium capote</i>	3	0,774	0,039



Anexo 1. Continuación.

FAMILIA/Especie	N	Dm (g/cm ³)		FAMILIA/Especie	N	Dm (g/cm ³)	
		Prom	Desv			Prom	Desv
FABACEAE				<i>Eugenia patrisii</i>			
<i>Myrospermum frutescens</i>	1	0,865	-	<i>Guapira costaricana</i>	3	0,577	0,026
<i>Pithecellobium ligustrinum</i>	4	0,530	0,021	<i>Neea anisophylla</i>	7	0,603	0,009
<i>Pithecellobium roseum</i>	4	0,674	0,033	<i>Neea divaricata</i>	3	0,451	0,003
<i>Platymiscium darienense</i>	2	0,762	-	PHYLLANTHACEAE			
<i>Platymiscium pinnatum</i>	8	0,678	0,040	<i>Phyllanthus valleanus</i>	4	0,594	0,031
<i>Platypodium elegans</i>	5	0,842	0,035	POLYGONACEAE			
<i>Poeppigia procera</i>	3	0,744	0,018	<i>Coccoloba acuminata</i>	3	0,607	0,001
<i>Prosopis juliflora</i>	7	0,672	0,059	<i>Coccoloba padiformis</i>	5	0,767	0,027
<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	3	0,563	0,027	<i>Triplaris americana</i>	3	0,460	0,011
<i>Pterocarpus officinalis</i>	3	0,380	0,033	PRIMULACEAE			
<i>Samanea saman</i>	3	0,641	0,059	<i>Parathesis sinuata</i>	2	0,606	-
<i>Schizolobium parahyba</i>	3	0,416	0,055	RUBIACEAE			
HERNANDIACEAE				<i>Alseis mutisii</i>	4	0,597	0,037
<i>Gyrocarpus americanus</i>	3	0,283	0,036	<i>Faramea occidentalis</i>	3	0,573	0,029
LAMIACEAE				<i>Genipa americana</i>	6	0,601	0,033
<i>Vitex cymosa</i>	3	0,590	0,008	<i>Randia aculeata</i>	4	0,653	0,038
LECYTHIDACEAE				<i>Randia armata</i>	4	0,666	0,010
<i>Gustavia superba</i>	4	0,554	0,028	<i>Simira cordifolia</i>	4	0,615	0,031
<i>Lecythis minor</i>	6	0,791	0,025	RUTACEAE			
MALVACEAE				<i>Amyris sylvatica</i>	4	0,968	0,056
<i>Cavanillesia platanifolia</i>	2	0,324	-	<i>Zanthoxylum panamense</i>	3	0,452	0,046
<i>Ceiba pentandra</i>	3	0,292	0,022	SALICACEAE			
<i>Guazuma ulmifolia</i>	6	0,507	0,030	<i>Casearia aculeata</i>	4	0,437	0,013
<i>Pachira aquatica</i>	3	0,412	0,026	<i>Casearia arguta</i>	2	0,545	-
<i>Pachira quinata</i>	3	0,402	0,043	<i>Casearia coronata</i>	4	0,591	0,004
<i>Pachira sessilis</i>	4	0,627	0,019	<i>Casearia corymbosa</i>	5	0,586	0,021
<i>Pseudobombax septenatum</i>	3	0,181	0,042	<i>Casearia sylvestris</i>	1	0,726	-
<i>Sterculia apetala</i>	3	0,347	0,042	<i>Casearia tremula</i>	3	0,698	0,006
<i>Sterculia caribea</i>	4	0,442	0,030	<i>Laetia procera</i>	4	0,605	0,043
<i>Trichospermum galeottii</i>	3	0,354	0,014	SAPINDACEAE			
MELASTOMATAACEAE				<i>Melicoccus bijugatus</i>	3	0,870	0,003
<i>Miconia spicellata</i>	3	0,644	0,012	SAPOTACEAE			
MELIACEAE				<i>Manilkara sapota</i>	1	0,861	-
<i>Trichilia martiana</i>	5	0,422	0,047	<i>Pradosia cochlearia</i>	7	0,798	0,045
MORACEAE				ULMACEAE			
<i>Brosimum alicastrum</i>	4	0,570	0,035	<i>Ampelocera longissima</i>	1	0,749	-
<i>Brosimum guianense</i>	6	0,819	0,051	URTICACEAE			
<i>Brosimum utile</i>	4	0,479	0,006	<i>Cecropia obtusifolia</i>	3	0,296	0,013
<i>Helianthostylis sprucei</i>	7	0,419	0,012	VIOLACEAE			
<i>Helicostylis tomentosa</i>	3	0,664	0,006	<i>Leonia triandra</i>	3	0,594	0,036
<i>Maclura tinctoria</i>	8	0,761	0,016	ZYGOPHYLLACEAE			
MYRTACEAE				<i>Bulnesia arborea</i>	6	0,902	0,022



No obstante, el hecho de que el promedio de las 125 especies de este estudio, que comprenden una porción significativa de las especies arbóreas reportadas para el bosque seco en Colombia, sea también significativamente menor que el promedio de Chave et al. (2005), lleva a explorar otras explicaciones alternas. En primer lugar, otros estudios en bosque seco reportan valores inferiores o similares a los de Colombia. Por ejemplo, Wiemann y Williamson (1989) reportaron un promedio de 0,395 (g/cm³) para 18 especies del bosque seco en Costa Rica. Otro estudio para la región Caribe, Brandeis et al. (2006) con base en una muestra de 30 árboles de 6 especies del bosque seco en Puerto Rico, reportan un valor de 0,608 ± 0,23 (rango de 0,879 y 0,310 g/cm³) mediante un muestreo que emulaba la distribución diamétrica del bosque a gran escala. Sin embargo, debido a la pequeña muestra empleada en estos estudios es difícil confirmar la representatividad de estos reportes sobre la baja densidad de la madera en bosques secos neotropicales.

Por el contrario, en el artículo de Chave et al. (2006) se encuentran evidencias de que los altos valores de Dm reportados por ellos pueden ser una sobrestimación generada por deficiencias en el muestreo. En efecto, la mayor proporción de los datos de Chave et al. (2006) para los bosques secos de Centroamérica provienen de un solo trabajo (Barajas-Morales 1987), quien solo tomó muestras de duramen de un individuo por especie. Adicionalmente, en el caso de los datos de Suramérica, una proporción importante de los datos de Chave et al. (2006) corresponden a los bosques estacionales de la Amazonia, publicados por Fearnside (1997) quien reportó altos valores promedio (0,666 g/cm³).

Posteriormente, Nogueira et al. (2007) adicionaron nuevos datos de Dm para los bosques estacionales de la Amazonia y el promedio de Fearnside (1997) se redujo hasta 0,602 (g/cm³). Otra porción importante de los datos de Chave et al. (2006) proviene de estudios realizados en Guyana, donde aparentemente la baja fertilidad de los suelos (junto con la sequía estacional) promueve muy bajas tasas de crecimiento y alta densidad de la madera (Ter Steege et al. 2006). Esto sugiere que posiblemente el alto valor promedio de Dm reportado por Chave et al. (2006) para el bosque seco se vea reducido a medida que se generen nuevos datos como los presentados en este estudio para el Caribe colombiano. Adicionalmente, otros autores (Larjavaara y Muller-Landau 2010) plantean nuevas hipótesis en relación con el valor adaptativo de la densidad de la madera, las cuales invitan a repensar la idea de que

una alta Dm es la mejor opción para que una especie se adapte a las condiciones del bosque seco (Hacke et al. 2001, Markesteijn et al. 2011).

Predicción de la densidad básica observada a partir de datos publicados

La relación encontrada en este estudio entre los valores inferidos (de la base de datos DRYAD, Chave et al. 2009) y los observados para la costa Caribe de Colombia, confirma los reportes previos de Mueller-Landau (2004) y Álvarez et al. (2012a); también validan la inclusión de los valores de Dm reportados por la literatura en las ecuaciones para estimar la biomasa de los árboles tropicales cuando no se tienen datos locales (por ejemplo, Feldpausch et al. 2012). No obstante, es importante tener en cuenta que la incertidumbre en la estimación de la biomasa aumenta progresivamente cuando se incluyen en las ecuaciones de biomasa los promedios de Dm para géneros y familias. Ya que estos niveles de incertidumbre aún no han sido evaluados, es importante desarrollar esfuerzos para cuantificarla. Adicionalmente, nuestros resultados están de acuerdo con estudios que muestran el alto grado de heredabilidad de la densidad de la madera (Cornelius 1994, Grattapaglia et al. 1996) y de cómo este rasgo funcional determina la respuesta de las especies a la variación en las condiciones ambientales (Patiño et al. 2009). Pese a que algunos estudios muestran que la densidad de la madera varía dentro de individuos de la misma especie en respuesta a las condiciones ambientales (Patiño et al. 2009), este rasgo funcional presenta un patrón muy distintivo de manera específica y es altamente consistente en los géneros (Baker et al. 2004), como lo demuestra Chave et al (2006) y otros estudios como el presente.

CONCLUSIONES

Los resultados muestran que el promedio de la densidad de la madera de los árboles del bosque seco de la costa Caribe de Colombia, está dentro del rango registrado previamente para bosques similares en el neotrópico, aunque es más bajo que el promedio pantropical. Adicionalmente, se encontró una gran variación entre especies de acuerdo con los reportes de otros trabajos. Los valores de Dm reportados en la literatura para 71 de las especies de la costa Caribe, están altamente relacionados con la Dm observada en este estudio, indicando que pueden ser incorporados en modelos para tener mejores estimaciones de la biomasa de los bosques

de la región; no obstante, se deben tener precauciones cuando solo se tienen datos del género o familia, ya que la incertidumbre aumenta significativamente. Estos datos son los primeros publicados para la región, y pueden servir de referencia para una gran variedad de estudios sobre la estructura y dinámica de los bosques del Caribe. La densidad de la madera ha recibido poca atención de los ecólogos en Colombia, pero actualmente existe una gran cantidad de información que ha sido colectada por empresas forestales y universidades. Estos datos representan un recurso valioso para estudios ecológicos relacionados con el ciclo del carbono y la ecología funcional del bosque seco, y se deben desarrollar esfuerzos para compilarlos y ponerlos a disposición de la comunidad académica nacional e internacional.

AGRADECIMIENTOS

Este artículo es un producto del proyecto “Dinámica del bosque seco tropical: crecimiento y tasas de fijación de carbono en un gradiente ambiental complejo en Colombia”, cofinanciado por Colciencias y el Jardín Botánico de Medellín, mediante el contrato No. 393, año 2012, y el Convenio JBMED-Universidad de Leeds, 2011.

BIBLIOGRAFÍA

Álvarez, E. 1993. Diversidad, composición florística y biomasa de un bosque inundable (varzea) en la Amazonia colombiana. Tesis Magister en Biología, Área Ecología. Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. 330 pp.

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: 33 p.

Álvarez, E. 2012. Cuantificación y monitoreo de servicios ecosistémicos: la importancia de las parcelas permanentes de vegetación. En: Hurtado A., M. Santamaría y C. Matallana (eds). En prensa. Plan de Investigación y Monitoreo del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP). Avances construidos desde la Mesa de Investigación y Monitoreo entre 2009 y 2010. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 91 pp.

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

Álvarez, E., I. Mendoza, M. Pacheco, A. Cogollo, D. Benítez, T.D. Gutiérrez, O.C. Ramírez, J.C. Dib, A. Roldan, E. Carbonó, E. Zarza, L.A. Velásquez, M. Serna, C. Velásquez, Y. Álvarez, O. Jiménez y M. Martínez. 2012b. ¿Por qué implementar estudios de largo plazo en el Bosque Seco del Caribe colombiano? *Revista Intrópica* 7: 97-113.

Angiosperm Phylogeny Group – APG. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.

ASTM International. 2011. Standard test methods for specific gravity of wood and wood-based materials. ASTM D2395 - 07ae. Web page. [online] URL: <http://www.astm.org/Standards/D2395.htm>.

Baker, T.R., O.L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, T. Killeen, S.G. Laurance, W.F. Laurance, S.L. Lewis, J. Lloyd, A. Monteagudo, D.A. Neill, S. Patiño, N.C.A. Pitman, N. Silva y R. Vásquez Martínez. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10: 1-18.

Baraloto, C., C.E.T. Paine, S. Patiño, D. Bonal, B. Hérault y J. Chave. 2010. Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. *Functional Ecology* 24: 208-216.

Barajas-Morales, J. 1987. Wood specific gravity in species from two tropical forests in México. *IAWA Journal* 8: 143-148.

Brandeis, T.J., M. Delaney, B.R. Parresol y L. Royer. 2006. Development of equations for predicting Puerto Rican subtropical dry forest biomass and volume. *Forest Ecology Management* 233: 133-142.

Bucci, S.J., G. Goldstein, F.C. Meinzer, F.G. Scholz, A.C. Franco y M. Bustamante. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24: 891-899.

Chave, J., C. Andalo, S. Brown, M.A. Cairns, J.Q. Chambers, J.Q. Eamus, D. Fohlster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J.P. 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. *Oecologia* 145: 87-99.

Chave, J., H.C. Muller-Landau, T.R. Baker, T.A. Easdale y H. ter Steege, C.O. Webb. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16 (6): 2356-2367.

- Chave J., D. Coomes, S. Jansen, S.L. Lewis, N.G. Swenson y A.E. Zanne. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351-366.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. y Poorter, H. 2003. Handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cornelius, J. 1994. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 372-379.
- Etter, A. 1998. Mapa general de ecosistemas de Colombia (1:1.500.000). In: Chaves, M.E., N. Arango, (Eds.), Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, PNUMA and Ministerio de Medio Ambiente. 3 vol, Bogotá, Colombia.
- Feldpausch, T.R., J. Lloyd, S.L. Lewis, R.J. Brien, M. Gloor, A. Monteagudo, G. López-González, L. Banin, K. Abu Salim, K. Affum-Baffoe, M. Alexiades, S. Almeida, I. Amaral, A. Andrade, L.E.O.C. Aragão, A. Araujo Murakami, E.J.M.N. Arets, L. Arroyo, C.G.A. Aymard, T.T. Baker, O.S. Bánki, N.J. Berry, N. Cardozo, J. Chave, J.A. Comiskey, E. Álvarez, A. de Oliveira, A. Di Fiore, G. Djagbletey, T.F. Domingues, T.L. Erwin, P.M. Fearnside, M.B. França, M.A. Freitas, N. Higuchi, E. Honorio, Y. Iida, E. Jiménez, A.R. Kassim, T. Killeen, W.F. Laurance, J.C. Lovett, Y. Malhi, B.S. Marimon, B.H. Marimon-Junior, E. Lenza, A.R. Marshall, C. Mendoza, D.J. Metcalfe, E.T.A. Mitchard, D.A. Neill, B.W. Nelson, R. Nilus, E.M. Nogueira, A. Parada, K.S.H. Peh, A. Pena Cruz, M.C. Peñuela, N.C.A. Pitman, A. Prieto, C.A. Quesada, F. Ramírez F, H. Ramírez-Angulo, J.M. Reitsma, A. Rudas, G. Saiz, R.P. Salomão, M. Schwarz, N. Silva, J.E. Silva-Espejo, M. Silveira, Sonké, J. Stropp, H.E. Taedoumg, S. Tan, H. ter Steege, J. Terborgh, M. Torello-Raventos, G.M.F. van der Heijden, R. Vásquez, E. Vilanova, V.A. Vos, L. White, S. Willcock, H. Woell y O.L. Phillips. 2012. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, 9(8): 3381-3403.
- Fearnside, P. M. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 90: 59-87.
- Grattapaglia, D., F.L.G. Bertolucci, R. Penchel y R.R. Sederoff. 1996. Genetic mapping of quantitative trait loci controlling growth and wood quality traits in *Eucalyptus grandis* using a maternal half-sib family and RAPD markers. *Genetics* 144: 1205-1214.
- Grissino-Mayer, H.D. 2003. A manual and tutorial for the proper use of an increment borer. *Tree-Ring Research* 59(2): 63-79.
- Hacke, U. G., J. S. Sperry, W. T. Pockman, S. D. Davis y K. A. McCulloh. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457-461.
- Henry, M., A. Besnard, W. A. Asante, J. Eshun, S. Adu-Bredu, R. Valentini, M. Bernoux y L. Saint-André. 2010. Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. *Forest Ecology and Management* 260: 1375-1388.
- Houghton, R. 2005. Tropical deforestation as a source of greenhouse-gas emissions. In: "Tropical deforestation and climate change" (Moutinho P., Schwartzmann S. eds). IPAM, Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia, Belém, Pará, Brazil - Environmental Defense, Washington DC, USA.
- IDEAM, IGAC, IAvH, Invemar, Sinchi, IAP. 2007. Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia. Bogotá: IDEAM, IGAC, IAvH, Invemar, Sinchi, IAP.
- Kraft, N.J.B., M.R. Metz, R.S. Condit y J. Chave. 2010. The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest dataset. *New Phytologist* 188: 1124-1136.
- King, D.A., S.J. Davies, S. Tan y N.S.M.D. Noor. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94: 670-680.
- Larjavaara, M. y H.C. Muller-Landau. 2010. Rethinking the value of high wood density. *Functional Ecology*, 24 (4): 701-705.
- Maniatis, D., L. Saint André, M. Temmerman, Y. Malhi, y H. Beeckman, H. 2011. The potential of using xylarium wood samples for wood density calculations: a comparison of approaches for volume measurement. *iForest - Biogeosciences and Forestry* 4: 150-159.
- Markesteyn, L., L. Poorter, F. Bongers, H. Paz y L. Sack. 2011. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist* 191: 480-495.
- Meinzer, F.C., P.I. Campanello, J.C. Domec, M.G. Gatti, G. Goldstein, R. Villalobos-Vega y D.R. Woodruff. 2008. Constraints on physiological function associated with branch architecture and wood density in tropical forest trees. *Tree Physiology* 28: 1609-1617.
- Muller-Landau, H. C. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36: 20-32.
- Nogueira, E.M., B.W. Nelson y P.M. Fearnside. 2005. Wood density in dense forest in central Amazonia, Brazil. *Forest Ecology Management* 208: 261-286.



- Nogueira, E.M., P.M. Fearnside, B.W. Nelson y M.B. Franca. 2007. Wood density in forests of Brazil's "arc of deforestation": Implications for biomass and flux of carbon from land-use change in Amazonia, *Forest Ecology and Management* 248, 119-135.
- Nogueira, E.M., P.M. Fearnside y B.W. Nelson. 2008. Normalization of wood density in biomass estimates of Amazon forests. *Forest Ecology and Management* 256: 990-996.
- Nygard, R. y B. Elfving. 2000. Stem basic density and bark proportion of 45 woody species in young savanna coppice forests in Burkina Faso. *Annals of Forest Science* 57: 43-153.
- Olesen, P.O. 1971. The water displacement method. A fast and accurate method of determining the green volume of wood samples. *Forest Tree Improvement* 3: 1-23.
- Ortega-P., S.C., A. García-Guerrero, C.A. Ruíz, J. Sabogal y J.D. Vargas (eds.). 2010. Deforestación Evitada. Una Guía REDD Colombia. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial; Conservación Internacional Colombia; Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF); The Nature Conservancy; Corporación Ecoversa; Fundación Natura; Agencia de Cooperación Americana (USAID); Patrimonio Natural - Fondo para la Biodiversidad y Áreas Protegidas y Fondo para la Acción Ambiental. Bogotá. 72 pp.
- Osunkoya, O.O., T.K., Sheng, N. Mahud, y N. Damit. 2007. Variation in wood density, wood water content, stem growth and mortality among twenty-seven tree species in a tropical rainforest on Borneo Island. *Austral Ecology* 32: 191-201.
- Patiño, S., J. Lloyd, R. Paiva, T. Baker, C. Quesada, L. Mercado, J. Schmerler, M. Schwarz, A.J.B. Santos, A. Aguilar, C.I. Czimczik, J. Gallo, V. Horna, E.J. Hoyos, E.M. Jimenez, W. Palomino, J. Peacock, A. Peña-Cruz, C. Sarmiento, A. Sota, J.D. Turriago, B. Villanueva, P. Vitzthum, E. Álvarez, L. Arroyo, C. Baraloto, D. Bonal, J. Chave, A.C.L. Costa, R. Herrera, N. Higuchi, T. Killeen, E. Leal, F. Luizão, P. Meir, A. Monteagudo, F. Neill, P. Núñez-Vargas, M.C. Peñuela, N. Pitman, N. Priante Filho, A. Prieto, S.N. Panfil, A. Rudas, R. Salomão, N. Silva, M. Silveira, S. Soares de Almeida, A. Torres-Lezama, R. Vásquez-Martínez, I. Vieira, Y. Malhi y O.L. Phillips. 2009. Branch xylem density variations across the Amazon Basin. *Biogeosciences* 6: 545-568.
- Pérez-Cordero, L.D. y M. Kanninen. 2003. Heartwood, sapwood and bark content, and wood dry density of young and mature teak (*Tectona grandis*) trees grown in Costa Rica. *Silva Fennica*. 37(1): 45-54.
- Ruiz-Linares, J. y M.C. Fandiño Orozco. 2009. Estado del bosque seco tropical e importancia relativa de su flora leñosa, islas de la Vieja Providencia y Santa Catalina, Colombia, Caribe suroccidental. *Rev. Academia Colombiana de Ciencias* 33 (126): 5-15.
- Scholz, F.G., S.J. Bucci, G. Goldstein, F.C. Meinzer, A.C. Franco. y F. Miralles-Wilhelm. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant Cell Environmental* 30: 236-248.
- Sarmiento, C., S. Patiño, T. Paine, J. Beauchene, A. Thibaut y C. Baraloto. 2011. Within-individual variation of trunk and branch xylem density in tropical trees. *American Journal of Botany* 98(1): 140-149.
- Simpson, W.T. y J.A. Sagoe. 1991. Relative drying times of 650 tropical woods. USA, Forest Service, Forest Products Laboratory. General Technical Report FPL-GTR-71.
- Stratton, L, G. Goldstein y F.C. Meinzer. 2000. Stem water storage and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant Cell Environmental* 23: 99-106.
- Suzuki, E. 1999. Diversity in specific gravity and water content of wood among Bornean tropical rain forest trees. *Ecological Research* 14: 211-224.
- Steege, H., N.C.A. Pitman, O.L. Phillips, J. Chave, D. Sabatier, A. Duque, J.M. Molino, M.F. Prévost, R. Spichiger, H. Castellanos, P. Von Hildebrand y R. Vásquez. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444-447.
- Wieman, M.C y G.B. Williamson. 1989. Wood specific gravity gradients in tropical dry and montane rain forest trees, *American Journal of Botany* 76 (6): 924-928.
- Wright, S.J., H.C. Muller-Landau, R. Condit y S.P. Hubbell. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84: 3174-3185.

Fecha de Recepción: 17/10/2012
Fecha de Aceptación: 26/04/2013

Para citar este artículo: Álvarez, E., D. Benítez, C. Velásquez y A. Cogollo. 2013. Densidad básica del fuste de árboles del bosque seco en la costa Caribe de Colombia. *Revista Intrópica* 8: 17 - 28

