

BALANCE DE CARBONO EN UN BOSQUE NOVEDOSO DE *Castilla elastica*: RESULTADOS PRELIMINARES

Ariel E. Lugo¹, Jéssica Fonseca da Silva^{2, 3} y Alejandra María Sáez Uribe^{3, 4}

¹Instituto Internacional de Dasonomía Tropical

Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América
Jardín Botánico Sur, 1201 Calle Ceiba, Río Piedras, Puerto Rico 00926-1115

²Departamento de Biología de la Universidad de Puerto Rico, Río Piedras, Puerto Rico

³Alianza para el Aprendizaje de Ciencias y Matemáticas

Universidad de Puerto Rico, Río Piedras, Puerto Rico

⁴Escuela Superior Vocacional Pablo Colón Berdecía, Barranquitas, Puerto Rico

RESUMEN

Durante los días 17 y 18 de junio del 2008, un bosque de *Castilla elastica* ubicado en El Tallonal, Municipio de Arecibo, se comportó como un sumidero de carbono. La tasa de fotosíntesis neta del bosque varió entre 14.28 (especies nativas) y 21.96 (*C. elastica*) g C m⁻² día⁻¹ y la respiración de hojas, suelo y tallos varió entre 13.76 (especies nativas) y 16.88 (*C. elastica*) g C m⁻² día⁻¹. La acumulación neta de carbono en el bosque varió entre 0.52 (especies nativas) y 5.08 (*C. elastica*) g C m⁻² día⁻¹. Estos valores pueden cambiar significativamente durante días con bajas tasas de fotosíntesis y dependiendo de cómo varíen las tasas de respiración en el suelo y los tallos.

ABSTRACT

During June 17 and 18, 2008, a *Castilla elastica* forest located in El Tallonal, municipality of Arecibo, functioned as a carbon sink. The net photosynthetic rate ranged from 14.28 (native species) and 21.96 (*C. elastica*) g C m⁻¹ day⁻¹ and respiration of leaves, stems, and soil varied from 13.76 (native species) and 16.88 (*C. elastica*) g C m⁻¹ day⁻¹. The net accumulation of carbon in the forest ranged from 0.52 (native species) and 5.08 (*C. elastica*) g C m⁻¹ day⁻¹. These values may change significantly during days with low rates of photosynthesis and depending on how respiration rates in soil and stems vary.

INTRODUCCIÓN

La civilización actual depende del uso de combustibles fósiles para mantener toda la actividad humana, incluso la economía global. Desde los comienzos de la revolución industrial que conservadoramente se estima en el año 1750, el uso de los combustibles fósiles ha aumentado rápidamente, lo que permitió los avances tecnológicos a los cuales estamos acostumbrados. El uso de combustibles fósiles requiere su quema u oxidación, lo cual genera energía y bióxido de carbono (CO₂), entre otros gases y productos de combustión. El CO₂ y otros gases diatómicos

(H₂O, CH₄, etc.) en la atmósfera se conocen como gases de invernadero porque absorben calor (radiación infraroja emitida por la corteza terrestre) y contribuyen al calentamiento global. La emisión antropogénica de CO₂ a la atmósfera, tanto por la quema de combustibles fósiles como la quema y descomposición de los bosques a causa de la deforestación, ha causado que la concentración de este gas aumente de 280 ppm en el 1750 a 379 ppm en el 2005 y que continúe aumentando a razón de 1.9 ppm año⁻¹ (IPCC 2007)¹. Los océanos y la

¹En junio del 2010 la concentración de CO₂ en la atmósfera era de 392 ppm (<http://co2now.org>).

vegetación remueven la diferencia entre el CO_2 producido por la civilización (en el 2005 fue 7.2 Gt) y lo que se acumula en la atmósfera. Por ejemplo, se estima que los bosques del mundo remueven 3.67 Gt netas de CO_2 anualmente (Fahey *et al.* 2010).

La capacidad de la vegetación para remover CO_2 de la atmósfera no está muy bien establecida y los ecólogos debaten sobre la magnitud de estos flujos. El comportamiento de los bosques tropicales es una de las incertidumbres en el debate científico. La falta de información es particularmente severa para los bosques tropicales maduros y los bosques novedosos *sensu* Hobbs *et al.* (2006). Los bosques novedosos son bosques secundarios dominados por especies introducidas que se han establecido naturalmente en áreas degradadas por la actividad humana y luego abandonadas. Obtener información sobre el balance de carbono de los bosques novedosos es importante particularmente en los trópicos donde este tipo de bosque secundario aumenta en importancia a consecuencia de los efectos antropogénicos (Lugo 2009). Los estudios del balance de carbono de los bosques en Puerto Rico se han enfocado en bosques nativos maduros como el bosque de tabonuco (Odum 1970, Harris 2006) y el bosque seco de Guánica (Lugo *et al.* 1978).

Este estudio tuvo como objetivo medir las tasas de fotosíntesis neta y respiración nocturna en un bosque novedoso de *Castilla elastica* con el propósito de establecer su balance de carbono. El estudio es preliminar ya que está basado en medidas a corto plazo. Sin embargo, representa un primer esfuerzo en explorar la capacidad de remoción de CO_2 atmosférico de los bosques novedosos de Puerto Rico.

LUGAR DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en El Tallonal, una reserva natural en el carso del norte, municipio de Arecibo (18°24'27" N y 66°43'53" O). El sitio fue un valle ubicado en la zona de vida subtropical húmeda a una elevación de 122 m sobre el nivel del mar (Foto 1). La temperatura anual promedio

es de 25.5 °C y la lluvia anual promedio es de 1295 mm. Las especies dominantes y su valor de importancia en el bosque eran *C. elastica* (especie naturalizada) con un valor de importancia de 57 por ciento y *Guarea guidonia* (especie nativa) con un valor de importancia de 15 por ciento. El bosque de 50 años tenía 27 especies por 0.3 ha, 43 m² ha⁻¹ de área basal, 1024 árboles ha⁻¹, 20 m de altura y 203 Mg ha⁻¹ en biomasa aérea (Fonseca da Silva 2010).

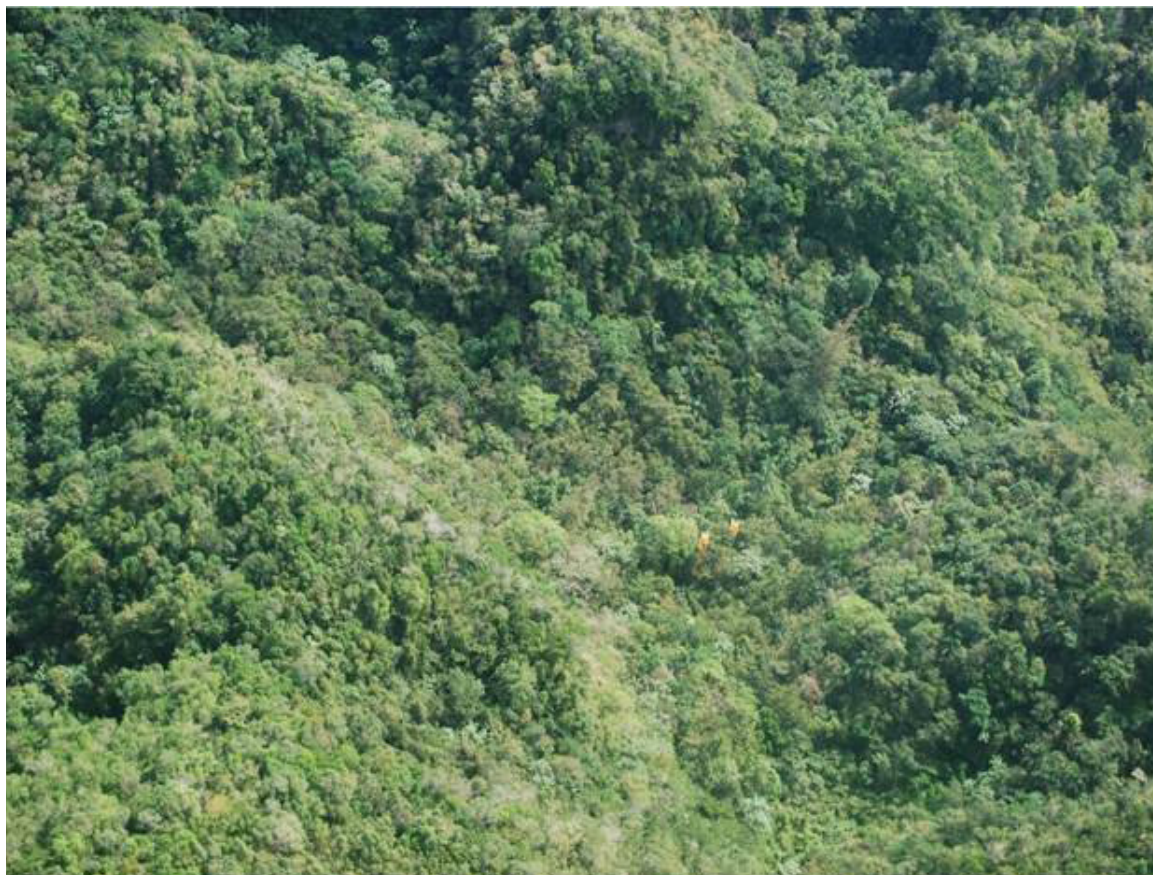
MÉTODOS

Árboles y Brinzales

Se midió el intercambio gaseoso (CO_2 y H_2O) de hojas de especies nativas (12) e introducidas (2) a tres alturas del bosque: dosel superior (sobre 16 m de altura), sub-dosel (2 a 16 m de altura) y sotobosque (menor a 2 m de altura). Las medidas se llevaron a cabo durante los días 17 al 20, 23 y 24 de junio del 2008. En este informe preliminar sólo utilizamos los datos del intercambio de CO_2 durante el 17 y 18 de junio. Durante esos dos días llevamos a cabo 488 mediciones instantáneas (Tabla 1) en el dosel (200), subdosel (246) y el sotobosque (42).

El acceso al dosel y sub-dosel se obtuvo por medio de dos torres de 26 m de alto ubicadas en el bosque (Foto 1). Las mediciones de intercambio gaseoso se llevaron a cabo cada tres horas durante las 24 horas del día, comenzando en el tope del dosel y bajando sistemáticamente por la torre hasta llegar al sotobosque. Al comienzo del estudio se seleccionaron hojas maduras de distintas especies ubicadas a distintas alturas en el bosque. Estas hojas se marcaron, numeraron, e identificaron y se utilizaron para medirles el intercambio gaseoso con dos medidores de intercambio gaseoso, uno para cada torre (ADC-LCA-2 y ADC LC *pro+*; Foto 2a). Con ambos instrumentos se utilizó un sistema abierto. Al final del estudio las hojas se coleccionaron y se transportaron al laboratorio donde se les midió el ancho, largo y área. Luego estas hojas se procesaron para análisis químico. En este trabajo sólo reportamos los resultados de las medidas de fotosíntesis neta y respiración nocturna de las hojas seleccionadas. Los resultados se reportan en mmol m⁻² superficie foliar s⁻¹ basado en

Foto 1. Foto del dosel del bosque de *Castilla elastica* en El Tallonal tomada desde el aire por Samuel Moya (piloto) y María Rivera (fotógrafa). Las dos torres utilizadas en el estudio se ven ubicadas en un valle entre los mogotes.



la diferencia en concentración de CO_2 del aire a la entrada y a la salida de la cámara donde se ubica la hoja. Esa diferencia multiplicada por el flujo del aire (mL s^{-1}) y dividida por el área de la hoja estima la fotosíntesis neta (cuando la concentración de CO_2 es menor al salir de la cámara) o la respiración (cuando la concentración de CO_2 es más alta al salir de la cámara).

Suelo

El intercambio gaseoso del suelo se estudió con un sistema diseñado para ese propósito (*Automated Soil CO_2 Flux System* LI-8100A). El sistema consta de una cámara circular con una parte fija y otra movable. La parte fija es de metal con un diámetro de 30 cm que se ubica en el suelo sin alterar su

estructura y manteniendo la hojarasca en su sitio. La cámara fija queda con su superficie metálica superior nivelada con la superficie del suelo. La parte movable es una tapa que automáticamente se ubica sobre el metal de la cámara fija por intervalos cortos cuando se mide la respiración. El resto del tiempo la tapa de la cámara se retrae dejando el suelo expuesto (Foto 2b). La respiración del suelo se estimó con dos diurnas: 17-18 y 19-20 de junio del 2008. Durante la primera diurna se utilizaron intervalos de 3 horas para las mediciones y durante la segunda se midió cada hora. La cámara se instaló una semana antes de la medición para minimizar el impacto de ésta al momento de llevar a cabo las medidas. Durante el tiempo en que la cámara cubre el suelo y la hojarasca, el equipo mide la concentración de CO_2 a la entrada y salida

Foto 2. Equipos utilizados para medir el intercambio gaseoso de hojas (a) y del suelo (b) en El Tallonal, Arecibo, Puerto Rico. Las fotos las tomó Jéssica Fonseca da Silva y María M. Rivera.



de la cámara. La diferencia en concentración, multiplicada por el flujo de aire y dividido por el área de la cámara es un estimado de la respiración del suelo en $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Índice de Área Foliar

El Índice de Área Foliar se estimó a distintas alturas del bosque con un ceptómetro (*Accu PAR linear PAR.LAI ceptometer*, modelo PAR-80), que utiliza el coeficiente de extinción de la luz fotosintéticamente activa (bandas entre 400 y 700 nanómetros) para calcular el área foliar por unidad de área de terreno ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$). El método requiere medidas simultáneas por encima del dosel del bosque (a 25 m) y dentro del bosque para estimar la extinción de luz. Cada medida está basada en 80 determinaciones independientes por el ceptómetro de 80 cm de largo. Medimos la extinción de la luz en dos transectos verticales (uno en cada torre a intervalos de 2 m) y 16 puntos en dos transectos horizontales terreros a intervalos de 2 m entre las dos torres. En cada punto tomamos ocho medidas siguiendo sistemáticamente los puntos cardinales cada 45 grados y calculamos el promedio. En total obtuvimos 40 valores de extinción de luz. Para estimar el Índice de Área Foliar se utilizó la siguiente relación:

$$-\text{Ln}(Q_1/Q_0)/0.67$$

donde Q_1 y Q_0 son las medidas de luz en el sitio del estimado y el tope del bosque, respectivamente, Ln es el logaritmo natural y 0.67 es el coeficiente de extinción de luz, estimado por Holwerda (2005) basado en medidas en Malasia y el Amazonas. Los estudios originales estimaron el coeficiente de extinción de luz utilizando determinaciones empíricas de Índices de Área Foliar, lo que corrige por la intercepción de luz por las superficies leñosas del bosque.

Estimados de Tasas Instantáneas de Intercambio Gaseoso

Las medidas instantáneas de intercambio gaseoso se organizaron de acuerdo a la hora y fecha cuando se tomaron y se dividieron en dos grupos: las de las especies introducidas (fundamentalmente

C. elastica) y las de las especies nativas. Los datos se depuraron eliminando aquellos con valores extremos y fuera de lo normal en términos de la relación con la conductancia estomática y la incidencia de luz. Datos depurados de cada grupo de especies y todos los días de muestreo se agruparon por hora de muestreo y se obtuvo el promedio y error estándar de la tasa instantánea de intercambio gaseoso. Para explorar diferencias en los promedios, utilizamos la prueba de t para dos muestras con varianzas diferentes utilizando $p < .05$.

Balance de Carbono

Para estimar el balance de carbono construimos curvas diurnas de fotosíntesis neta (F) y respiración nocturna (R) para las hojas del dosel y subdosel y dos curvas diurnas de respiración del suelo. Las diurnas de las hojas del dosel y sub-dosel se construyeron con el promedio de las tasas instantáneas agregadas cada tres horas. Para convertir esas tasas por unidad de área foliar a unidad de terreno (m^2), las multiplicamos por el Índice de Área Foliar correspondiente a cada nivel vertical del bosque (dosel y subdosel). Como el Índice de Área Foliar no discrimina entre especies nativas e introducidas, decidimos estimar cuatro balances de carbono, o sea, para cada torre se calcularon dos balances de carbono, uno para *C. elastica* y otro para especies nativas. Este enfoque resulta en un rango de valores donde cada estimado asume la dominancia total de cada grupo de especies. Las medidas instantáneas de la respiración del suelo tomadas durante las dos diurnas fueron integradas para estimar la respiración durante 24 horas. Luego calculamos el promedio entre los dos días para uso en el balance de carbono. Para estimar la contribución del sotobosque se extrapoló el promedio de las tasas de F y R medidas en el estudio a 24 horas y se multiplicaron por el Índice de Área Foliar correspondiente.

El balance de carbono se obtiene de la diferencia entre la F total (suma de la F neta del dosel, subdosel y sotobosque) y la R total (suma de la R del suelo, dosel, subdosel, sotobosque y los tallos). Estas sumas requieren conocimiento de la cantidad absoluta de carbono que se fijó durante el

día y la que cada componente del bosque emitió a la atmósfera durante la noche ó por 24 horas en el caso del suelo y los tallos. Para lograrlo, se integraron las curvas diurnas por unidad de área de terreno. También estimamos el cociente F/R con y sin la respiración del suelo y los tallos. Este cociente es un índice del balance de carbono. Cuando el índice es >1 la fijación de carbono es mayor a su retorno a la atmósfera, si el cociente es igual a 1, los flujos de carbono entre el bosque y la atmósfera están balanceados y si es <1 , entonces la emisión de carbono a la atmósfera por R es mayor a su fijación por F.

Los resultados de este estudio se expresan en $\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ superficie estudiada s^{-1} y al final, al estimar el balance de carbono de todo el bosque, los datos se convierten primero a unidades de moles $\text{CO}_2 \text{ m}^{-2}$ de terreno día^{-1} y luego a unidades de g C m^{-2} de terreno día^{-1} utilizando la proporción de C (12 g) en un mol de CO_2 (44 g).

RESULTADOS

Las condiciones ambientales en El Tallonal durante los dos días de estudio fueron similares en términos de la temperatura del aire (Fig. 1a), radiación fotosintéticamente activa (Fig. 1b) y velocidad del viento (Fig. 1c). La diferencia diurna en temperatura fue de casi 12°C el 17 y casi 10°C el 18 de junio. Los dos días fueron soleados, particularmente temprano en la tarde. La velocidad del viento fue más alta temprano en la tarde y cero durante las noches.

Las tasas instantáneas de fotosíntesis neta fueron más altas en las hojas del dosel (Fig. 2) comparadas con las del sub-dosel (Fig. 3) y el sotobosque (Tabla 2 y 3). En las tres posiciones del bosque *C. elastica* exhibió tasas de fotosíntesis neta superiores a las especies nativas (Tablas 2 y 3). Además, la radiación fotosintéticamente activa promedio fue más alta en las medidas de *C. elastica* comparado con las especies nativas excepto en el dosel donde la diferencia no fue significativa (Tabla 2).

La variación en las tasas de fotosíntesis neta, reflejada en el error estándar de las Figuras 2 y 3, fue más alta en las hojas de especies nativas, donde se incluyeron hasta 8 especies (Tabla 1), que en *C. elastica*. La respiración nocturna de las hojas alcanzó tasas bajas comparada con la fotosíntesis diurna y hubo una tendencia a que las tasas de respiración temprano en la noche fuesen superiores a las tasas antes del amanecer. En promedio, las especies nativas exhibieron tasas menores de respiración nocturna que *C. elastica* en el dosel, pero la diferencia no fue significativa en el subdosel (Tabla 2). La respiración nocturna promedio de *C. elastica* fue más alta en el dosel que el subdosel (Tabla 2, $p = .02$), mientras que no hubo tal diferencia entre especies nativas en el dosel y subdosel ($p = .71$).

La respiración del suelo tuvo una variación diurna con tasas mayores durante la noche (Fig. 4). Además, los valores obtenidos entre junio 19 y 20 ($1.00 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) fueron más altos que los valores obtenidos entre junio 18 y 19 ($0.72 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), aunque el patrón diurno fue similar con tasas más altas temprano en la noche.

El Índice de Área Foliar varió vertical y horizontalmente (Fig. 5). En las medidas terreras, el índice varió entre 6 y casi $9 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$. En las torres los valores a nivel del suelo coinciden con los valores terreros, aunque alrededor de la Torre I el Índice fue más bajo a lo observado alrededor de la Torre II. En ambas torres, el Índice de Área Foliar fue más alto en el subdosel que en el dosel.

DISCUSIÓN

Los resultados de éste estudio revelaron diferencias en las tasas de intercambio gaseoso promedio entre las especies nativas y *C. elastica* (Tablas 2 y 3). Aunque *C. elastica* siempre exhibió tasas de fotosíntesis neta más altas que las especies nativas, es evidente que sus hojas están ubicadas en lugares con más iluminación comparado con los lugares donde se encuentran las hojas de las especies nativas. Aparentemente

FIGURA 1. Diurnas de la temperatura del aire (a), radiación fotosintéticamente activa (b) y velocidad del viento (c) en El Tallonal, Arecibo, Puerto Rico. Los puntos sólidos representan valores para junio 17 y los puntos abiertos son para junio 18, 2008. Los datos son de la estación meteorológica El Tallonal.

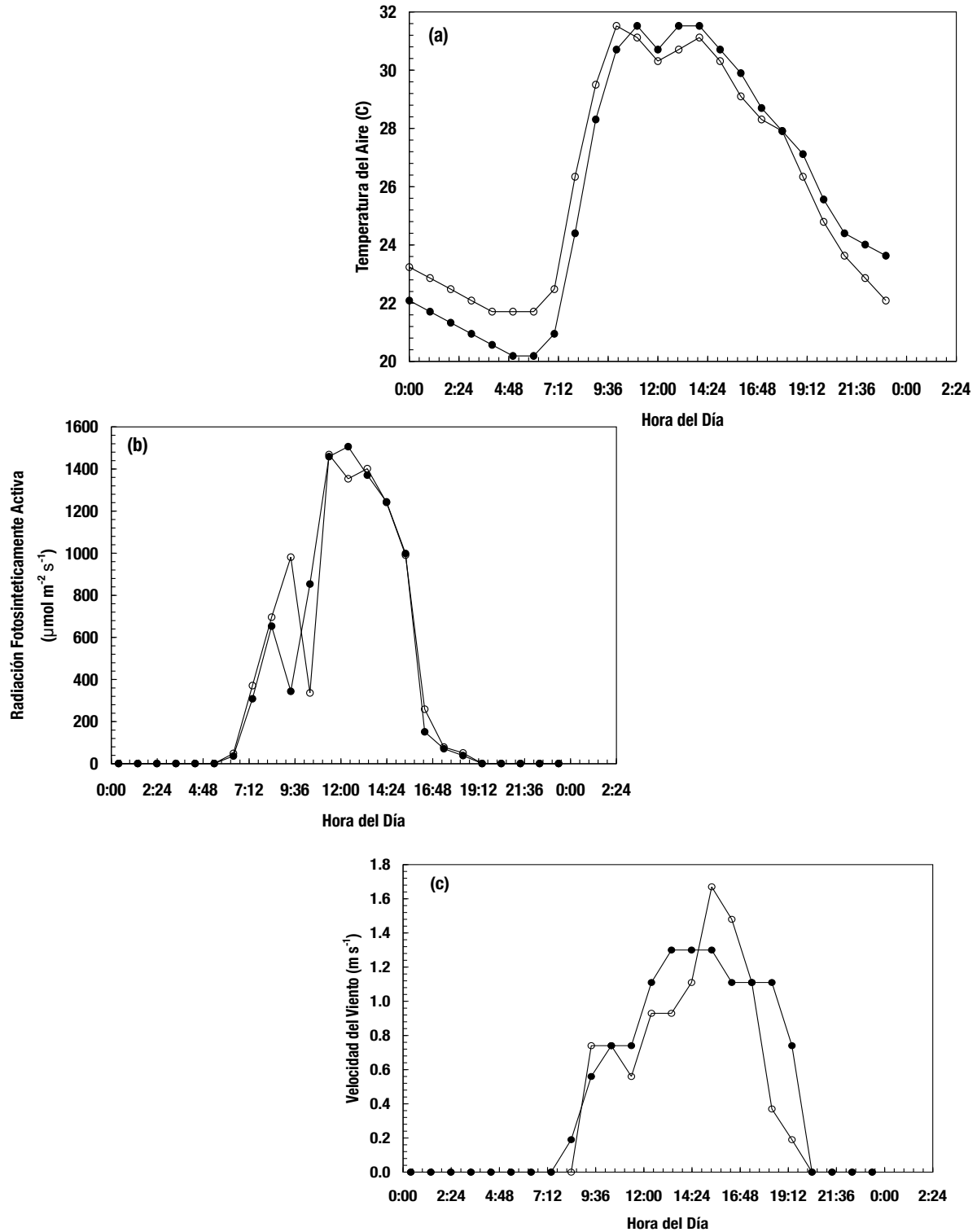


FIGURA 2. Intercambio neto promedio de CO_2 (puntos sólidos) en hojas de *Castilla elastica* (a) y especies nativas (b) en el dosel de un bosque de *C. elastica* en El Tallonal, Arecibo, Puerto Rico. Los puntos abiertos representan las medidas de radiación fotosintéticamente activa. Las líneas verticales son el error estándar del promedio (n varió entre 3 y 10 para *C. elastica*, y entre 3 y 6 para las especies nativas). Los valores positivos representan la fotosíntesis neta y los negativos la respiración nocturna y están reportados por unidad de área foliar por segundo.

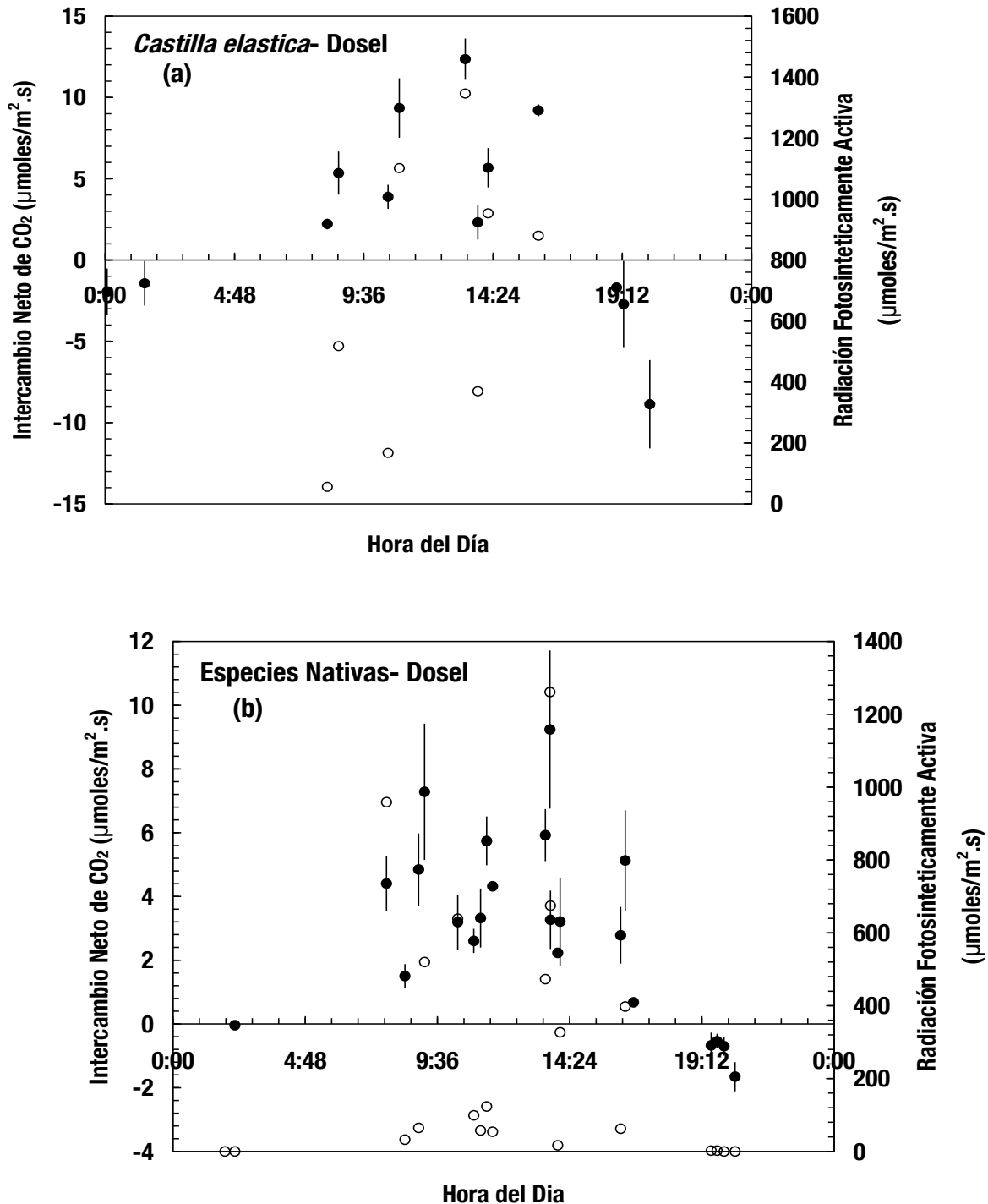


FIGURA 3. Intercambio neto promedio de CO_2 (puntos sólidos) en hojas de *Castilla elastica* (a) y especies nativas (b) en el subdosel de un bosque de *C. elastica* en El Tallonal, Arecibo, Puerto Rico. Los puntos abiertos representan las medidas de radiación fotosintéticamente activa. Las líneas verticales son el error estándar del promedio (n varió entre 2 y 16 para *C. elastica*, y entre 2 y 7 para las especies nativas). Los valores positivos representan la fotosíntesis neta y los negativos la respiración nocturna y están reportados por unidad de área foliar por segundo.

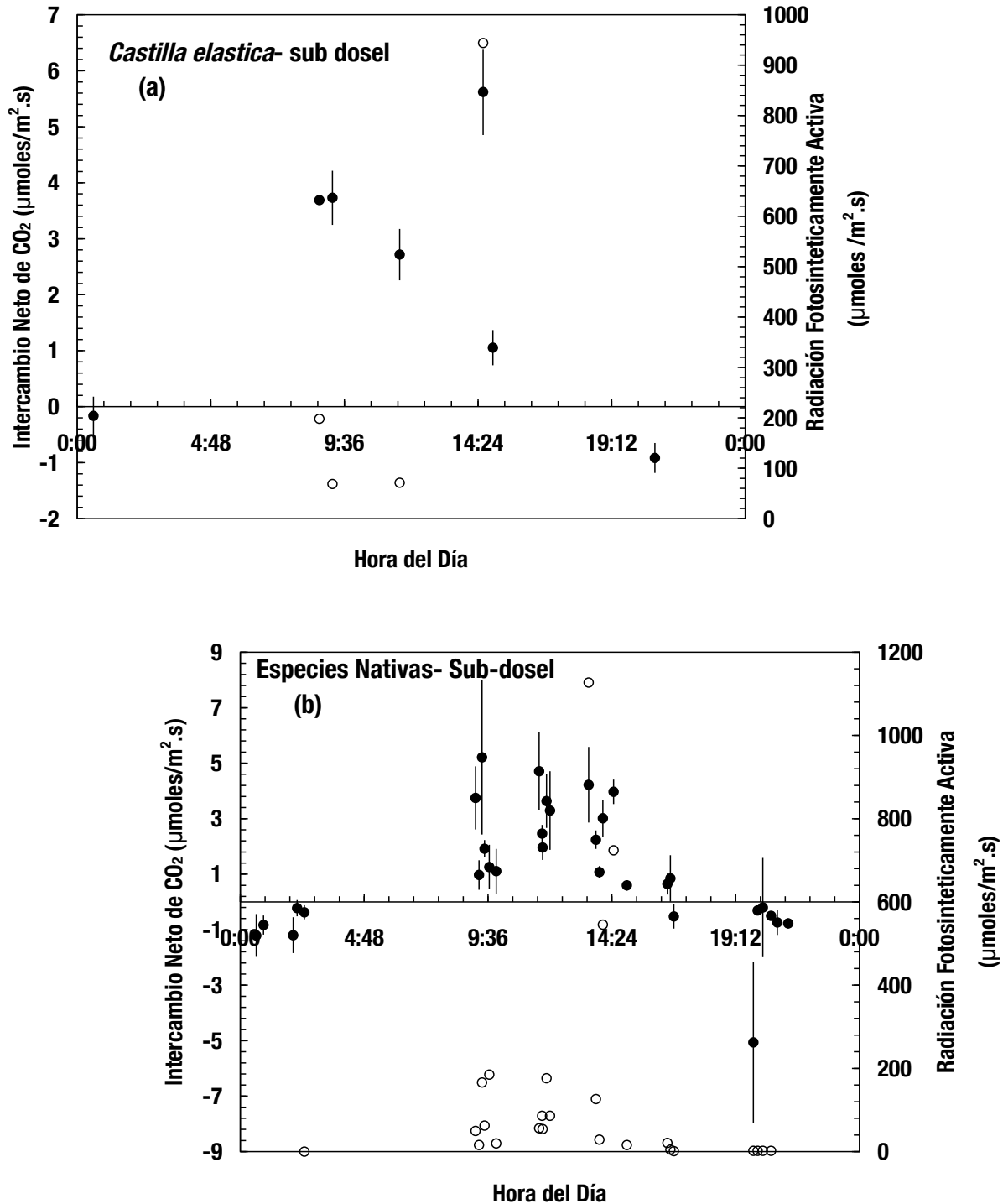


TABLA 1. Número de medidas instantáneas de intercambio gaseoso, por especie, posición en el bosque y fecha correspondiente al 2008. *Castilla elastica* y *Spathodea campanulata* son las únicas especies introducidas en la lista, el resto son especies nativas.

Especie	Sotobosque	Subdosel		Dosel	
	junio 17	junio 17	junio 18	junio 17	junio 18
<i>Castilla elastica</i>	14	25	65	8	68
<i>Spathodea campanulata</i>	3	0	0	0	0
<i>Casearia guianensis</i>	2	5	20	0	0
<i>Ocotea leucoxylon</i>	13	0	0	5	28
<i>Guarea guidonia</i>	1	4	30	0	0
<i>Dendropanax arboreus</i>	1	0	0	0	0
<i>Miconia prasina</i>	5	0	0	0	0
<i>Quararibea turbinata</i>	1	0	0	0	0
<i>Ocotea floribundo</i>	0	0	0	7	55
<i>Casearia sylvestris</i>	0	9	0	0	0
<i>Chrysophyllum argenteum</i>	0	5	34	0	0
<i>Zanthoxylum martinicense</i>	0	4	40	3	26
<i>Famea occidentalis</i>	0	0	5	0	0
Total	40	52	194	23	177

las especies nativas están operando en los lugares más sombreados del bosque, particularmente en el sotobosque y subdosel. El promedio de todas las tasas instantáneas de respiración nocturna para *C. elastica* varió entre el dosel y el subdosel, siendo más alto cuando la tasa de fotosíntesis neta durante el día era más alta (en el dosel). Sin embargo, esa variación no ocurrió con las especies nativas quienes mantuvieron tasas de respiración

nocturna bajas y similares entre el dosel y subdosel (Tabla 2). A pesar de lo anterior, los valores promedios globales no son los que se utilizaron para estimar el balance de carbono sobre el período de 24 horas. El balance de carbono se basó en la integración de las curvas diurnas (Figs. 2 y 3) basadas en el promedio de las tasas de intercambio gaseoso durante períodos específicos del día.

TABLA 2. Tasas promedio de intercambio gaseoso en hojas de especies nativas y de *Castilla elastica* en el dosel y subdosel de un bosque de *C. elastica* en El Tallonal, Arecibo, Puerto Rico. La *p* corresponde a la comparación de las columnas con una prueba *t* para dos muestras con varianza disimilar. La radiación fotosintéticamente activa promedio (PAR, por sus siglas en inglés) sirve de referencia a los datos de fotosíntesis. El error estándar de los promedios seguido por el número de muestras está en paréntesis.

Parámetro	<i>Castilla elastica</i>	Nativas	p
Fotosíntesis neta en el dosel	6.10 (0.58, 55)	4.40 (0.35, 78)	.01
PAR dosel	617 (87, 55)	441 (63, 78)	.12
Fotosíntesis neta en el subdosel	4.07 (0.32, 60)	2.67 (0.27, 78)	.00
PAR subdosel	415 (73, 60)	185 (39, 88)	.01
Respiración nocturna en el dosel	-5.08 (1.70, 20)	-0.84 (0.27, 43)	.02
Respiración nocturna en el subdosel	-0.76 (0.47, 35)	-0.92 (0.25, 55)	.76

FIGURA 4. Diurnas de la respiración del suelo en un bosque de *Castilla elastica* en El Tallonal, Arecibo, Puerto Rico. Los triángulos sólidos representan la diurna del 17-18 y los puntos sólidos la del 19-20 de junio del 2008. Los puntos abiertos representan la incidencia de radiación fotosintéticamente activa durante el 19-20 de junio.

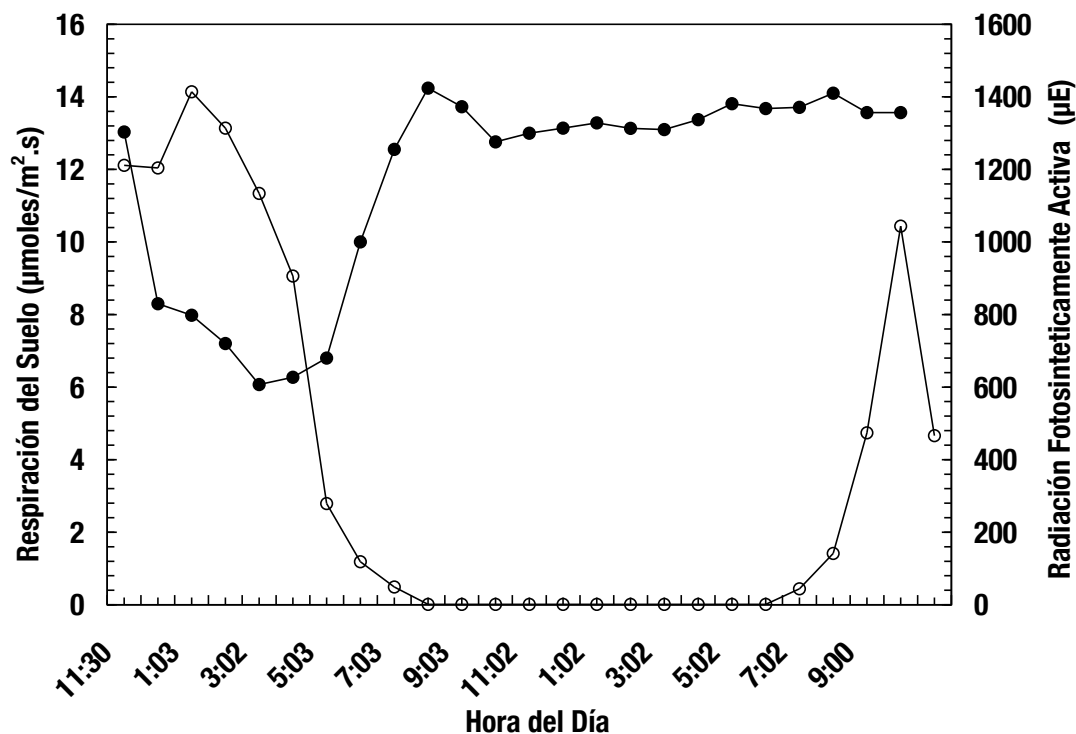


TABLA 3. Tasas de fotosíntesis neta y su error estándar en brinzales y plántulas en el sotobosque de un bosque de *Castilla elastica* en El Tallonal, Arecibo, Puerto Rico. El número de determinaciones es n. Los datos están expresados por unidad de área foliar. La radiación fotosintéticamente activa es PAR (por sus siglas en inglés). El error estándar de PAR está en paréntesis y el valor de n es igual al de las medidas de fotosíntesis. Las tasas de fotosíntesis son significativamente distintas ($p = .04$) al igual que la iluminación PAR ($p = .02$).

Grupo de Especies	Fotosíntesis ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Error Estándar (n)	PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
Introducidas	5.3	1.4 (17)	283 (102)
Nativas	2.2	0.5 (23)	14 (3)

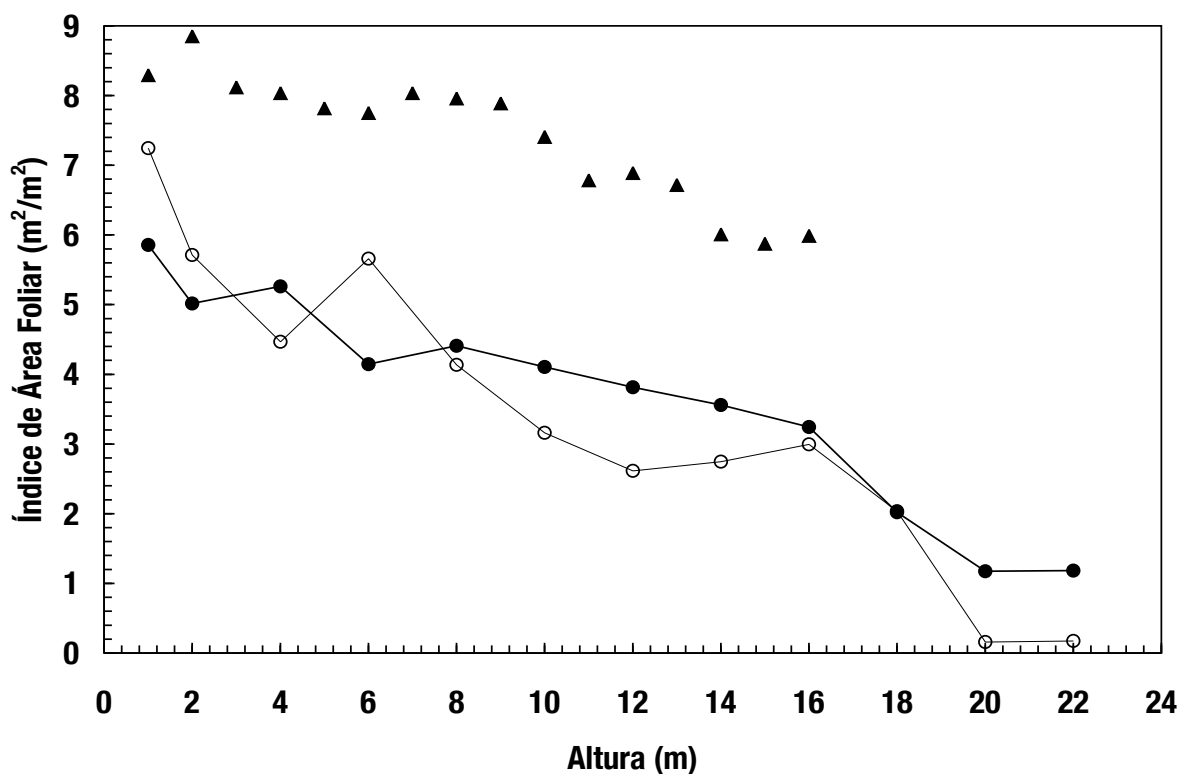
Las diferencias en los resultados de la integración de las curvas diurnas entre las especies nativas y *C. elastica* (Figs. 2 y 3) combinadas con la distribución de las hojas en el bosque (Fig. 5), resultaron en una fijación mayor de carbono por unidad de terreno de parte de *C. elastica* en comparación a las especies

nativas en ambas torres de observación (Tabla 4). Sin embargo, la respiración nocturna de *C. elastica* en el dosel fue mayor a la respiración nocturna de las especies nativas, y en el subdosel la diferencia se invirtió ya que las especies nativas exhibieron más respiración nocturna que *C. elastica*. Estas

TABLA 4. Estimado de los flujos de CO_2 en dos perfiles verticales en un bosque de *Castilla elastica* en El Tallonal, Arecibo, Puerto Rico. Los flujos son el fotosintético (F, valores positivos) y la respiración (R) con signo negativo. Cada columna es el producto del Índice de Área Foliar del dosel adyacente a cada torre de medición y la integración de una diurna de intercambio gaseoso promedio (basado en dos días de mediciones) para hojas de *C. elastica* y especies nativas. Los datos están reportados en moles de CO_2 m^{-2} de terreno día^{-1} .

Posición y flujo	Torre I		Torre II	
	<i>C. elastica</i>	Nativas	<i>C. elastica</i>	Nativas
Dosel-F	1.23	0.88	1.14	0.81
Subdosel-F	0.26	0.24	0.40	0.37
Sotobosque-F	0.16	0.07	0.29	0.12
Dosel-R	-0.31	-0.03	-0.29	-0.03
Subdosel-R	-0.03	-0.12	-0.05	-0.19
Sotobosque-R	-0.05	-0.03	-0.10	-0.06
Suelo-R	-0.86	-0.86	-0.86	-0.86

FIGURA 5. Variación vertical (puntos redondos) y horizontal (triángulos) del Índice de Área Foliar en un bosque de *Castilla elastica* en El Tallonal, Arecibo, Puerto Rico. Los puntos redondos sólidos corresponden a la Torre I y los abiertos a la Torre II. Los puntos del transecto horizontal se tomaron cada dos metros entre las dos torres.



diferencias se reflejaron en el cociente F/R para el dosel y subdosel del bosque. Basado en los datos de la Tabla 4, el cociente F/R para *C. elastica* fue de 3.9 y 8.4 para el dosel y subdosel, respectivamente. Los valores correspondientes para las especies nativas fueron 28.0 y 2.0. Claramente los árboles en el bosque de *C. elastica* acumularon más carbono por fotosíntesis del que devolvieron a la atmósfera por respiración nocturna. Más aún, la ventaja de *C. elastica* sobre las especies nativas del dosel en términos de sus tasas superiores de fotosíntesis neta desapareció en términos del balance neto diario ya que *C. elastica* tuvo tasas más altas de respiración nocturna. Sin embargo, los árboles de especies nativas en el subdosel respiraron más durante la noche que los árboles de *C. elastica* en el subdosel y eso redujo su cociente F/R.

Para estimar el balance de carbono para todo el bosque se requiere conocimiento de la respiración del suelo (Fig. 4) y la de los tallos que no se midió. Este balance lo presentamos en unidades de carbono (Tabla 5). En el caso específico del bosque de *C. elastica* la producción de CO₂ por los tallos podría ser alta debido a su alta masa y diámetro. Para estimar la respiración de los tallos, examinamos la literatura y encontramos que en Puerto Rico la respiración de los tallos es más alta en las tierras bajas que en la montaña, ya que el proceso es proporcional a la temperatura del aire (Harris *et al.* 2008). Para completar el cálculo de nuestro balance de carbono, utilizamos la respiración promedio de los tallos en cuatro bosque tropicales de tierras bajas ($1.28 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1} \pm 0.3$; Zach *et al.* 2010).

El bosque novedoso de *C. elastica* funcionó durante este estudio como un sumidero de carbono en los cuatro balances que estimamos (Tabla 5). La diferencia más grande entre la fotosíntesis y la respiración del bosque ocurrió con las tasas de *C. elastica* y las menores con las especies nativas. Sin embargo, la magnitud del sumidero basado en las tasas de las especies nativas ($0.52 \text{ a } 0.64 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) es considerable, aunque el cociente F/R de 1.04 está muy cerca del balance. Es posible que el bosque se comporte en balance o como un emisor neto de carbono cuando se reducen las

tasas de fotosíntesis neta por sequía o durante días nublados, y si las tasas de respiración en el suelo y los tallos se mantienen altas. Sin embargo, si las tasas de respiración disminuyen con la disminución de la fotosíntesis neta, entonces el balance entre F y R puede ser otro.

Las limitaciones de este estudio preliminar levantan varios puntos importantes para consideración en futuros estimados. Primero, la alta respiración del suelo es un elemento del estimado que amerita más trabajo. En nuestro estudio esta tasa varió entre $0.72 \text{ y } 1.00 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y es necesario averiguar si la respiración del suelo siempre se mantiene tan alta o si cambia estacionalmente, lo que claramente impactaría el cálculo del balance de carbono. Igualmente, hay que verificar con estudios más prolongados las diferencias observadas aquí en la respiración nocturna de plantas del dosel y subdosel y las diferencias entre especies nativas y *C. elastica* (Tabla 2). Las potenciales diferencias en la respiración de las hojas impactan directamente el cociente F/R en los árboles del bosque. Finalmente, es necesario estimar el Índice de Área Foliar en base a la contribución de cada especie para mejorar el estimado de los flujos del CO₂ y obtener medidas de la respiración de los tallos en este bosque para no depender de los estimados en otros bosques.

A pesar de las limitaciones de este estudio, los resultados en la Tabla 5 caen dentro de lo esperado en base a estudios en otros lugares. Por ejemplo, tres bosques templados en los Estados Unidos de América exhibieron un rango de variación entre cero y un sumidero de $1.17 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (Fahey *et al.* 2010). El valor alto correspondió a una plantación de 15 años. En una revisión más amplia del balance de carbono de bosques templados, boreales y tropicales Inatomi *et al.* (2010) reportaron rangos de variación en la remoción neta de carbono entre $0.02 \text{ y } 1.08 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, mayormente para bosques maduros. Nuestros valores basados en las tasas de *C. elastica* son más altos que los reportados por Inatomi *et al.* (2010) quizás por los atributos ecofisiológicos y edad del bosque de *C. elastica*. El bosque novedoso de *C. elastica*, por su ubicación

TABLA 5. Balance de carbono del bosque de *Castilla elastica* en El Tallonal, Arecibo, Puerto Rico. Los datos están reportados en g C m⁻² de terreno día⁻¹. El cociente F/R no conlleva unidades. Valores positivos representan la remoción de carbono de la atmósfera y los negativos la emisión de carbono a la atmósfera. Los datos de respiración incluyen un estimado de la respiración en los tallos (ver texto).

Flujo	Torre I		Torre II	
	<i>C. elastica</i>	Nativas	<i>C. elastica</i>	Nativas
Fotosíntesis	19.80	14.28	21.96	15.60
Respiración	-16.28	-13.76	-16.88	-14.96
Diferencia	3.52	0.52	5.08	0.64
F/R del bosque	1.22	1.04	1.30	1.04

tropical y carácter secundario, puede remover más carbono por unidad de terreno que los bosques templados y los bosques maduros.

AGRADECIMIENTOS

El estudio se llevó a cabo en la propiedad del Sr. Abel Vale, quien también ayudó en la instalación de las torres utilizadas para acceder el dosel del bosque. Carlos Estrada y Samuel Moya dirigieron la colección de datos del Índice de Área Foliar. Oscar Abelleira Martínez, Tana Wood y los estudiantes del campamento de verano ALACIMA ayudaron en la colección de los datos de intercambio gaseoso. Ernesto Medina revisó y mejoró el manuscrito y Mildred Alayón lo editó. Gracias a F.N. Scatena por la discusión sobre la determinación del Índice de Área Foliar. La investigación se hizo en colaboración con la Universidad de Puerto Rico.

LITERATURA CITADA

- Fahey, T.J., P.B. Woodbury, J.J. Battles, C.L. Goodale, S.P. Hamburg, S.V. Ollinger, y C.W. Woodall. 2010. Forest carbon storage: ecology, management, and policy. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8:245-252.
- Fonseca da Silva, J. 2010. Species composition, species diversity, and structure of novel *Castilla elastica* forests. Capítulo 1 de Tesis de Maestría. Departamento de Biología, Universidad de Puerto Rico, Río Piedras, PR.
- Harris, N.L. 2006. The carbon balance of a tropical forested ecosystem along an elevational gradient in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. Tesis Doctoral. State University of New York, Syracuse, NY.
- Harris, N.L., C.A.S. Hall, y A.E. Lugo. 2008. Estimates of species- and ecosystem-level respiration of woody stems along an elevational gradient in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Ecological Modelling* 216:253-264.
- Hobbs, R.J., S. Arico, J. Aronson, J.S. Baron, P. Bridgewater, V.A. Cramer, P.R. Epstein, J.J. Ewel, C.A. Klink, A.E. Lugo, D. Norton, D. Ojima, D.M. Richardson, E.W. Sanderson, F. Valladares, M. Vilá, R. Zamora, y M. Zobel. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15:1-7.
- Holwerda, F. 2005. Water and energy budgets of rain forests along an elevation gradient under maritime conditions. Tesis Doctoral. Vrije Universiteit, Amsterdam, The Netherlands.
- Inatomi, M., A. Ito, K. Ishijima, y S. Murayama. 2010. Greenhouse gas budget of a cool-temperate deciduous broad-leaved forest in Japan estimated using a process-based model. *Ecosystems* 13:472-483.
- IPCC. 2007. Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor, y H.L. Miller (editors)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Lugo, A.E. 2009. The emerging era of novel tropical forests. *Biotropica* 41:589-591.

- Lugo, A.E., J.A. González Liboy, B. Cintrón, y K. Dugger. 1978. Structure, productivity, and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 10:278-291.
- Odum, H.T. 1970. Summary: an emerging view of the ecological systems at El Verde. Pages 1191-1289 *en* H.T. Odum y R.F. Pigeon, editores. A tropical rain forest. National Technical Information Service, Springfield, VA.
- Zach, A., V. Horna, C. Leuschner, y R. Zimmermann. 2010. Patterns of wood carbon dioxide efflux across a 2,000-m elevation transect in an Andean moist forest. *Oecologia* 162:127-137.