

# Uso de rasgos funcionales de plantas como estimadores de carbono almacenado en biomasa aérea

## Use of functional characteristics of plants as estimator of carbon stored in the aerial biomass

### *O uso de características funcionais das plantas como estimativas de carbono armazenado na biomassa aérea*

**Carmen Rosa Montes-Pulido**

Ingeniera forestal; Especialista en economía del ambiente y de los recursos naturales; Magister en evaluación en educación.

Universidad Nacional Abierta y a Distancia (UNAD); Escuela de Ciencias Agrícolas, Pecuarias y del Medio Ambiente (ECAPMA), Bogotá, Colombia

carmen.montes@unad.edu.co

### Resumen

Los métodos utilizados para estimar carbono en ecosistemas tropicales se han fundamentado en el conocimiento de la biomasa aérea seca de los árboles. Ello implica altos costos de extracción y un impacto negativo sobre el ecosistema estudiado. Una posible alternativa a este método es el uso de rasgos funcionales de plantas. En esta investigación se realiza una revisión de publicaciones adelantadas en la aplicación de diversidad funcional a la estimación de carbono almacenado en bosques. Inicialmente se presenta un marco teórico sobre rasgos funcionales, seguido de un análisis sobre cuáles de ellos están asociados con la estimación de carbono. Se identifican los índices de diversidad empleados en los estudios y se concluye planteando estudios futuros relacionados con diversidad funcional y carbono almacenado en bosques.

**Palabras clave:** ecosistemas tropicales, carbono almacenado en bosques, rasgos funcionales de las plantas.

### Abstract

The methods used to estimate the carbon in tropical ecosystems have been based on the knowledge of the dry aerial biomass of trees. This implies high expenses of extraction and a negative impact over the studied ecosystem. A possible alternative to this method is the use of functional characteristics of plants. In this research a revision of advanced publications in this application of functional diversity to the estimation of carbon stored in forests is made. Initially a theoretical framework about the functional characteristics is presented, followed by an analysis about which of them are associated with carbon estimation. There were identified the diversity index used in the studies and it is concluded formulating future studies related with functional diversity and carbon stored in forests.

**Key-words:** tropical ecosystems, carbon stored in forests, functional characteristics of plants.

### Resumo



Os métodos utilizados para estimar o carbono em ecossistemas tropicais têm sido baseados no conhecimento da biomassa seca das árvores. Isso envolve altos custos de extração e um impacto negativo sobre o ecossistema estudado. Uma alternativa possível para este método consiste na utilização das características funcionais de plantas. Em esta pesquisa é feita uma revisão conduzida para a aplicação da diversidade funcional para a estimativa de carbono armazenado nas florestas. Inicialmente é levada a cabo um quadro teórico no

bre as características funcionais seguida de uma análise de quais os que estão associados com a estimativa de carbono. Identificaram-se índices de diversidade usados nos estudos e conclui-se propondo estudos futuros relacionados a diversidade funcional e carbono armazenado nas florestas.

**Palavras-chave:** ecossistemas tropicais, carbono armazenado nas florestas, traços funcionais das plantas.

## Introducción

Menos de la mitad de las emisiones de carbono de origen antrópico están acumuladas en la atmósfera debido a que gran cantidad del flujo neto se almacena en océanos y en los continentes (Le Quéré *et al.*, 2012). El sumidero de carbono en la tierra se ha doblado desde 1960, alcanzando 26 petagramos de carbono en la última década (Phillips & Lewis, 2013). Sin embargo, la ubicación y el motor de este gran sumidero terrestre es resultado principalmente de mediciones atmosféricas (Ciais *et al.*, 2013). Producto de inventarios forestales se conoce que cerca de  $2.4 \pm 0.4$  Pg de carbono por año se almacenan en los bosques del planeta (Pan *et al.*, 2011). Gran parte de este sumidero se encuentra en los bosques tropicales poco intervenidos (Phillips & Lewis, 2013). Sin embargo, se desconoce la participación cuantitativa del flujo neto de carbono, de los diferentes ecosistemas que integran el trópico. Para incorporar el carbono secuestrado como un objetivo de manejo del bosque es necesario cuantificar el carbono almacenado en las diferentes partes del árbol. Los métodos utilizados para estimar carbono en ecosistemas tropicales se han fundamentado en el conocimiento de la biomasa aérea seca de los árboles (Brown, 1997; Chave *et al.*, 2005) Ello implica altos costos de extracción y un impacto negativo sobre el ecosistema estudiado.

Una posible alternativa a la situación planteada es recurrir a los métodos planteados por la

ecología funcional. Esta estudia la respuesta de las especies a las variaciones ambientales y su efecto en los procesos del ecosistema (Díaz & Cabido, 2001). Las propiedades emergentes de la vegetación resultan del comportamiento colectivo de los individuos, como la altura promedio del dosel, el área foliar, las tasas de producción de biomasa y la densidad de plantas en la vegetación (Falster, Brännström, Dieckmann & Westoby, 2011). La producción autótrofa y la estructura vertical de la vegetación constituyen la esencia de la biodiversidad terrestre para el abastecimiento de alimento, adaptación al microclima y creación de hábitat. Mediante el cambio en la concentración de carbono en la atmósfera la vegetación incide en el clima global en el largo plazo (Shukla & Mintz, 1982; Bonan, 2008). La intención es responder a preguntas referidas a la manera cómo se coordinan los rasgos funcionales dentro de los individuos, qué mecanismos determinan el ensamblaje comunitario o la forma en la que se afectan el funcionamiento de ecosistemas. En este marco, los rasgos funcionales permiten capturar las interacciones entre organismos y su ambiente biótico y abiótico y dar una perspectiva funcional para el estudio de controles sobre la biodiversidad. Se entiende por rasgo, "una característica morfológica, ecofisiológica, bioquímica o fenológica medible individualmente, desde célula hasta organismo, sin referencia al ambiente o a otro nivel de organización"



(Violle *et al* 2007; De Bello, Lavergne, Meynard, Lepš & Thuiller, 2010). Dichas características permiten comprender los posibles efectos de la diversidad de plantas terrestres sobre procesos ecosistémicos como el almacenamiento de carbono (Diaz *et al*, 2003; Mooney & Mace, 2009).

Para identificar los organismos o grupos de organismos que controlan estos procesos se requiere definir características claves y mecanismos por los cuales estos organismos afectan propiedades del ecosistema (Grime 2001, Eviner & Chapin, 2003; Hooper *et al.*, 2005; Luck *et al.*, 2009). Se han identificado rasgos funcionales por los cuales especies y grupos de especies afectan procesos ecosistémicos como el almacenamiento de carbono. Durante la última década se han realizado estudios que indagan por los rasgos de planta funcionalmente relevantes en la predicción de carbono almacenado en bosques. Estos han proporcionado un marco para mejorar estimaciones de carbono (Baker *et al.*, 2004), conocer el efecto de la diversidad en la productividad del árbol (Paquette & Messier, 2011), orientar estrategias de restauración de bosques que incrementen el carbono almacenado y su diversidad funcional (Pichancourt, Firn, Chadès. & Martin, 2014). En este artículo se pretende dar respuesta a las siguientes preguntas: 1) ¿cuáles son los rasgos funcionales de plantas relevantes en la estimación de carbono almacenado en bosques? 2) ¿Qué índices de diversidad funcional tienen mayor uso en la estimación de carbono almacenado en bosques? 3) ¿Qué nuevas investigaciones relacionadas con diversidad funcional se pueden derivar de carbono almacenado en bosques?

## Métodos

Para responder a las tres preguntas planteadas se revisaron cinco bases de datos: *Scopus EBSCO*, *Science direct*, *Springerlink* y *Wiley online library*, utilizando como palabras clave: *Forest carbon storage and functional diversity*, *forest carbón storage and fuctional traits* y *net primary productivity*

*and functional trait*. De esta primera búsqueda resultaron 25 artículos. Para el análisis se privilegiaron 17, que arrojaron resultados relacionados con bosques.

## Resultados

### 1. Rasgos funcionales de plantas asociados a carbono almacenado

Diecisiete estudios identificaron con precisión un total de 12 rasgos significativos asociados a estimación de carbono almacenado (Figura 1). De dichos estudios hay doce con datos de bosque tropical y cinco de bosque no tropical. La altura máxima del árbol, la densidad de la madera, la concentración de nitrógeno y la masa foliar por aérea son los rasgos utilizados con mayor frecuencia, especialmente en investigaciones de biodiversidad y función del ecosistema (Ackerly & Cornwell, 2007; Chave *et al.*, 2009). Los dos primeros, son rasgos vinculados a alta inversión en estructura por unidad de biomasa, por lo tanto se plantea que tienen alta influencia en el almacenamiento de carbono (Baker *et al.*, 2004; Moles *et al.*, 2009; Wright *et al.*, 2010; Ruiz-Jaen & Potvin 2011; Rüger, Wirth, Wright & Condit, 2012; Iglesias, Barchuk & Grilli, 2012; Ziter, Bennett & González, 2013; Conti & Diaz, 2013; Ruiz Benito *et al.*, 2014; Finegan *et al.*, 2014). Valores altos de densidad de la madera y de altura incrementan la masa por individuo (Falster *et al.*, 2011). En el bosque amazónico se estimó que cerca del 40% de la variación regional de la biomasa aérea se debe a la diferencia en la densidad de la madera (Baker *et al.*, 2004). Los bosques más altos del planeta también contienen la mayor biomasa de carbono (Keith, Mackey & Lindenmayer, 2009). Los árboles más grandes almacenan en promedio el 25.1%, 39.1% y 44.5% de la biomasa aérea en Suramérica, Suroriente de Asia y África, respectivamente; No obstante éstos son escasos y representan solo el 1.5%, 2.4% y 3.8%, con diámetros a la altura del pecho mayor a 10 cm (Slik *et al.*, 2013) Se indica también que las grandes



plantas invierten más biomasa en forma de hojas. En efecto, rasgos como concentración de nitrógeno foliar, masa foliar por área, área foliar específica, vida útil de la hoja y capacidad fotosintética están asociados con el ingreso de carbono a través de la fotosíntesis (Herms & Mattson, 1992; Grime *et al.*, 1996, 1997; Díaz *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2004; Poorter & Garnier, 2007; Cornwell *et al.*, 2008; Poorter, Niinemets, Poorter, Wright & Villar, 2009; Paquette & Messier, 2011; Freschet, Aerts & Cornelissen, 2012; Roscher *et al.*, 2012; May, Giladi, Ristow, Ziv & Jeltsch, 2013; Swenson *et al.*, 2012; Gornish & Prather, 2014; Ruiz Benito *et al.*, 2014). No obstante en el caso del ecosistema semiárido no resultaron significativos dichos rasgos (Conti & Díaz, 2013). Los cuatro rasgos restantes, están asociados con fomentar la conectividad de hábitat en bosques fragmentados para incrementar el carbono almacenado (Ziter, Bennett & González, 2013). De otra parte la relación positiva entre fuerza para rasgar la hoja con carbono almacenado, puede estar asociada a modelos filogenéticos de anatomía de hojas y variaciones en la composición de especies de sitios muestreados (Díaz *et al.*, 2013). Sin embargo, se requiere mayor investigación sobre esta última relación (Finegan *et al.*, 2014).

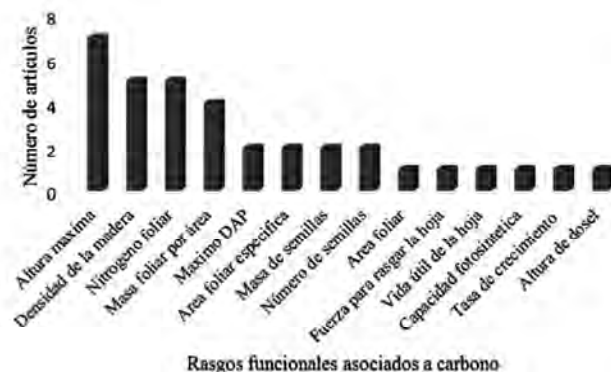


Figura 1. Rasgos funcionales asociados a carbono almacenado

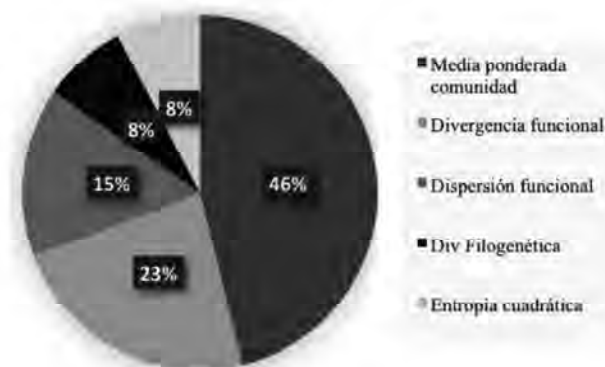
## 2. Índices de diversidad funcional utilizados en estudios de carbono almacenado

Para articular el servicio ecosistémico de almacenamiento de carbono con las propiedades de los

bosques, el 46% de las publicaciones revisadas utilizaron la media ponderada de los rasgos de la comunidad (Figura 2). Es decir, se asumió que para el ecosistema analizado las coberturas vegetales pueden ser descritas a través de la abundancia relativa de especies así como de los valores de los rasgos dominantes por especie (Díaz *et al.*, 2007). Por ejemplo, en bosque natural húmedo de Isla Barro Colorado, la dominancia funcional (CWM de altura máxima de tallo y masa foliar por área) explicó mejor la variación del carbono almacenado (Ruiz-Jaen & Potvin, 2011). El 23% de los artículos utilizó la divergencia funcional o varianza de los valores de un rasgo en escala logarítmica, ponderados por la abundancia de cada especie en la comunidad. Es el caso del ecosistema semiárido argentino donde la FDvar de altura del árbol y densidad de la madera resultaron mejores predictores de carbono (Conti & Díaz, 2013). El 15% trabajó la dispersión funcional (DF) o “distancia promedio de cada especie al centroide de la comunidad en el espacio de los rasgos, teniendo en cuenta la abundancia para el cálculo del centroide” (Casanoves, Pla & Di Rienzo, 2011). En Bosques fragmentados por agricultura, en Quebec, Canadá, la dispersión funcional (para masa de semillas, densidad de la madera y altura máxima de árbol) fue el predictor que explicó mejor el carbono almacenado en fragmentos manejados e interconectados de bosques (Ziter, Bennett & González, 2013). Así mismo, la dispersión funcional manifestó un efecto positivo, aunque no lineal, sobre el carbono almacenado en seis bosques españoles (Ruiz-Benito *et al.*, 2014). El 8% de las publicaciones utilizó la diversidad filogenética y la entropía cuadrática. La primera refiere la distancia entre especies funcionalmente similares y resultó el segundo índice mejor predictor de productividad de árboles, después de la dispersión funcional en bosques templados y boreales de Canadá (Paquette & Messier, 2011). En referencia a la entropía cuadrática (Rao Q) o distancia promedio entre pares de especies ponderada por abundancia relativa de especies (Casanoves, Pla & Di Rienzo, 2011), su variación de 11% fue explicada por la precipitación media en 59 parcelas de una



hectárea de América, África y Asia, como parte de un estudio que examinó las relaciones entre carbono almacenado, biodiversidad y factores ambientales (Cavanaugh *et al.*, 2014).



**Figura 2.** Índices de diversidad funcional utilizados en los estudios asociados a carbono almacenado.

## Conclusiones

Los rasgos funcionales que contribuyen a explicar mejor el almacenamiento de carbono en bosques, a partir de la biomasa aérea, son rasgos asociados al tallo: altura máxima y densidad de la madera.

De acuerdo con los índices de diversidad utilizados hay una tendencia positiva entre carbono almacenado en bosque natural y rasgos de tallo dominantes, por lo cual conservar árboles con gran tamaño potencial en estos espacios puede contribuir a incrementar el carbono almacenado. No obstante, se requiere realizar investigaciones experimentales en diferentes ecosistemas del trópico para confirmar lo mencionado.

Los rasgos de hoja no siempre resultan significativos en su relación con el secuestro de carbono, así que amerita desarrollar estudios investigativos en Colombia que incluyan climas contrastantes, diferentes grados de intervención antrópica y tipos de uso de suelo, para comprender la economía de hoja asociada al cambio climático.

## Agradecimientos

Agradezco a la Universidad Nacional Abierta y a Distancia por el tiempo otorgado para la realización de este artículo. A la Bióloga (PhD) Beatriz Salgado por las observaciones al mismo.

## Literatura citada

1. Ackerly, D. D. & Cornwell, W. K. (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecology letters*, 10(2), 135-145.
2. Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A. & Vásquez Martínez, R. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10(5), 545-562
3. Bonan, G.B. (2008) Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320, 1444–1449.
4. Brown, S. (1997). Estimating Biomass and Biomass Change of Tropical Forests: a Primer (FAO Forestry Paper-134), FAO, United Nations, Rome.
5. Casanoves, F., Pla, L. & Di Rienzo, J. A. (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Serie técnica, Informe técnico, 384.
6. Cavanaugh, K. C., Gosnell, J. S., Davis, S. L., Ahumada, J., Boundja, P., Clark, D. B. & Andelman, S. (2014). Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic diversity and functional dominance on a global scale. *Global Ecology and Biogeography*, 23(5), 563-573.
7. Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D. & Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99.
8. Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N.G. & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters* 12 :351-366.
9. Ciais, P., Sabine, C., Bala, G. *et al.* (2013) Carbon and other biogeochemical cycles. Ch. 6. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. (eds Stocker T, Dahe Q, Plattner G.-K) WMO/UNEP, Geneva.
10. Conti, G. & Díaz, S. (2013). Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101(1), 18-28.
11. Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O. & Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters*, 11(10), 1065-1071.



12. De Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C. N., Lepš, J. & Thuiller, W. (2010). The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science*, 21(5), 992-1000.
13. Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646-655.
14. Díaz, S., Symstad, A.J., Chapin, F.S. *et al.* (2003). Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends Ecol Evol* 18: 140-46.
15. Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C. & Jalili, A. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295-304
16. Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20684-20689.
17. Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M. & Pearse, W. D. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and evolution*, 3(9), 2958-2975.
18. Eviner, V.T. & Chapin F. S. (2003). Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:455-485
19. Falster, D. S., Brännström, Å., Dieckmann, U. & Westoby, M. (2011). Influence of four major plant traits on average height, leaf-area cover, net primary productivity, and biomass density in single-species forests: a theoretical investigation. *Journal of Ecology*, 99(1), 148-164.
20. Finegan, B., Peña-Claros, M., Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M. S., Carreño-Rocabado, G. & Poorter, L. (2014). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103(1), 191-201.
21. Freschet, G.T., Aerts, R. & Cornelissen, J.H.C. (2012). A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, 26, 56-65.
22. Gornish, E. S., & Prather, C. M. (2014). Foliar functional traits that predict plant biomass response to warming. *Journal of Vegetation Science*. 25(4), 919-927
23. Grime, J. P. (2001). Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. John Wiley & Sons Ltd. Chichester, West Sussex, England.
24. Grime, J.P., Cornelissen, J.H.C., Thompson, K. & Hodgson, J.G. (1996). Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos*, 77, 489-494
25. Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H. *et al.* (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 79, 259-281
26. Herms, D.A. & Mattson, W.J. (1992). The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67, 283-335.
27. Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. & Wardle, D. A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol Monogr* 75:3-35
28. Iglesias, M. D. R., Barchuk, A. & Grilli, M. P. (2012). Carbon storage, community structure and canopy cover: a comparison along a precipitation gradient. *Forest Ecology and Management*, 265, 218-229.
29. Keith, H., Mackey, B.G. & Lindenmayer, D.B. (2009) Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 106, 11635-11640
30. Le Quéré C, Andres RJ, Boden T *et al.* (2012). The global carbon budget 1959- 2011. *Earth System Science. Data Discussions*, 5, 1107 - 1157.
31. Luck GW, Harrington R, Harrison PA, Kremen C, Berry PM, Bugter R, Dawson TP, de Bello F, Díaz S, Feld CK, Haslett JR, Hering D, Kontogianni A, Lavorel S, Rounsevell M, Samways MJ, Sandin L, Settele J, Sykes MT, van den Hove S, Vandewalle M. & Zobel, M. (2009) Quantifying the contribution of organisms to the provision of ecosystem services. *Bioscience* 59:223-235
32. May, F., Giladi, I., Ristow, M., Ziv, Y. & Jeltsch, F. (2013). Plant functional traits and community assembly along interacting gradients of productivity and fragmentation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(6), 304-318.
33. Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.E., Pitman, A., Hemmings, F.A. & Leishman, M.R. (2009) Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 97, 923-932.
34. Mooney, H. & Mace, G. (2009). Biodiversity policy challenges. *Science*, 325: 1474-11474.
35. Paquette, A. & Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 170-180.
36. Pan, Y., Birdsey, R., Fang, J. *et al.* (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988- 992
37. Phillips, O. L. & Lewis, S. L. (2013). Evaluating the Tropical Forest Carbon Sink. *Global change biology*. 20(7), 2039-2041.
38. Poorter, H. & Garnier, E. (2007). The ecological significance of variation in relative growth rate and its components. *Functional Plant Ecology* (eds F. I. Pugnaire & F. Valladares), pp. 67-100. CRC Press, Boca Raton, FL, US
39. Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009) Causes & consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565-588

40. Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J. & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565-588.
41. Pichancourt, J. B., Firn, J., Chadès, I. & Martin, T. G. (2014). Growing biodiverse carbon-rich forests. *Global change biology*, 20(2), 382-393.
42. Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N. & Schulze, E. D. (2012). Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PLoS one*, 7(5), e36760.
43. Rüger, N., Wirth, C., Wright, S. J. & Condit, R. (2012). Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology*, 93(12), 2626-2636.
44. Ruiz-Jaen, M. C. & Potvin, C. (2011). Can we predict carbon stocks in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. *New Phytologist*, 189(4), 978-987.
45. Ruiz-Benito, P., Gómez-Aparicio, L., Paquette, A., Messier, C., Kattge, J., & Zavala, M. A. (2014). Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. *Global Ecology and Biogeography*, 23(3), 311-322.
46. Shukla, J. & Mintz, Y. (1982) Influence of land-surface evapotranspiration on the earth's climate. *Science*, 215, 1498-1501
47. Slik, J. W., Paoli, G., McGuire, K., Amaral, I., Barroso, J., Bastian, M., & Tang, J. (2013). Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global ecology and biogeography*, 22(12), 1261-1271.
48. Swenson, N. G., Erickson, D. L., Mi, X., Bourg, N. A., Forero-Montaña, J., Ge, X. & Kress, W. J. (2012). Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93(sp8), S112-S125.
49. Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.
50. Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F. & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.
51. Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N. J., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., & Zanne, A. E. (2010). Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91(12), 3664-3674.
52. Ziter, C., Bennett, E. M. & Gonzalez, A. (2013). Functional diversity and management mediate aboveground carbon stocks in small forest fragments. *Ecosphere* 4(7):85.

