

Artículo 1. Identificación de tipos funcionales de plantas y su relación con sistemas agroforestales de Centroamérica

Resumen

Los sistemas agroforestales en Centroamérica se caracterizan por tener gran diversidad de especies que proporcionan una amplia gama de servicios ecosistémicos. En este trabajo se evaluó la diversidad funcional de los sistemas agroforestales relacionada a la provisión de servicios ecosistémicos como ciclaje de nutrientes y captura y almacenamiento de carbono. La investigación se realizó con datos provenientes de inventarios forestales de cuatro sistemas agroforestales (café, cacao, árboles en pasturas y cercas vivas) presentes en 6 países de Centroamérica (Belice, Costa Rica, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Panamá). Además, se utilizó la base de datos de rasgos funcionales *Agroforestry Tree Functional Traits*, compilada de fuentes publicadas y no publicadas. De esta base se identificó un conjunto de rasgos funcionales que permitió obtener una matriz de datos lo más completa posible y que a su vez contenía las especies de mayor abundancia en sistemas agroforestales en Centroamérica; posteriormente, con los rasgos funcionales seleccionados: área foliar específica ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$), contenido de nitrógeno (mg g^{-1}), fósforo foliar (mg g^{-1}); altura máxima (m), densidad específica de madera (g cm^{-3}), peso de mil semillas (g), fenología foliar (deciduos y perennifolios) y síndrome de dispersión (anemocoria, autocoria, hidrocora, endozoocoria y exozoocoria). Se identificaron seis grupos funcionales de plantas, uno de palmas y cinco de árboles. Considerando el vector de medias multivariado del conjunto de rasgos, los tipos funcionales fueron denominados como conservativas, conservativas de estratos altos, adquisitivas netas, adquisitivas de porte bajo, adquisitivas intermedias y palmas. Posteriormente se evaluó la presencia de los tipos funcionales de plantas en cada sistema agroforestal estudiado por país. Los resultados obtenidos indican que grupos de especies conservativas y palmas están presentes en los sistemas con cacao en Belice, Honduras y Costa Rica, y el SAF con café en Honduras y Nicaragua. Las especies conservativas de estrato alto y adquisitivas netas están asociadas al SAF con cacao en Panamá y Nicaragua y a árboles en pasturas en Costa Rica y Belice. Las especies adquisitivas de porte bajo están presentes en los SAF con cacao en Guatemala, en las cercas vivas en Honduras, Panamá y en los árboles en pasturas en Honduras y Panamá. El grupo de especies adquisitivas intermedias se asocia a cercas vivas en Nicaragua y Costa Rica, a árboles en pasturas en Nicaragua y a café en Costa Rica.

Palabras claves: Diversidad funcional, procesos ecosistémicos y análisis multivariado.

Abstract

Agroforestry systems (AFS) in Central America are characterized by a large variety of species which provide a wide range of ecosystem services. We evaluated the functional diversity of AFS related to the provision of ecosystem services such as nutrient cycling as well as carbon sequestration and stock. The research was carried out using databases from forest inventories of four AFS (coffee, cocoa, silvopastoral systems and living fences) in Belize, Costa Rica, Guatemala, Honduras, Nicaragua and Panama. In addition to this, the compiled information of published and unpublished sources of plant functional traits was also used, this data base allowed to identify a set of functional traits to obtain a data matrix as complete as possible which also contained the species of greater abundance in AFS in Central America. Then, with the selected functional traits as specific leaf area ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$), leaf nitrogen (mg g^{-1}) and foliar phosphorus amount (mg g^{-1}); maximum height (m), density of wood (mg g^{-1}), weight thousand seeds (g), foliar phenology (deciduous and evergreen) and dispersion syndrome (anemochory, autochory, hydrochory, endozoochory and exozoochory). Six functional groups of plants were identified; one of palms and five of trees species. Considering the multivariate vector of the set of traits, the functional types were denominated i) conservative, ii) conservative of high strata, iii) net acquisitive, iv) acquisitive of low size, v) intermediate acquisitive and vi) palms. After this, the presence of the functional types of plants in each AFS by country was evaluated. The results indicate that groups of conservative species and palms are present in systems with cocoa in Belize, Honduras and Costa Rica, and AFS with coffee in Honduras and Nicaragua. Conservative high strata and net acquisitive species are associated with AFS with cocoa in Panama and Nicaragua and with silvopastoral systems in Costa Rica and Belize. Acquisitive low strata species are present in the AFS with cocoa cacao in Guatemala, in living fences in Honduras and Panama. Silvopastoral systems are present in Honduras and Panama. The group of intermediary species are associated with living fences in Nicaragua and Costa Rica, silvopastoral systems in Nicaragua and coffee in Costa Rica.

Keywords: Functional diversity, ecosystem processes, multivariate analysis.

1. Introducción

La degradación de ecosistemas ha traído una disminución en su capacidad de brindar servicios ecosistémicos (MEA 2005). Este deterioro ecológico ha sido provocado, principalmente, por la disminución de la superficie forestal en el mundo (FAO 2015a), debido al crecimiento acelerado de la población y el avance de la frontera agrícola, entre otros (MEA 2005). Teniendo en cuenta este escenario de disminución de los bosques naturales, y con el fin de promover la conservación de los recursos naturales y la provisión de servicios ecosistémicos, es necesario considerar alternativas de restauración más rápidas. Los sistemas agroforestales son una excelente alternativa ya que el componente arbóreo juega un papel esencial en la provisión de una amplia gama de bienes y servicios (FAO 2015b) y, en el ámbito del desarrollo sostenible, permite combinar sus tres objetivos: viabilidad económica, equidad social y sustentabilidad ambiental, satisfaciendo de manera integral las necesidades de las familias productoras (Vos et ál. 2015). Por ello es importante evaluar los servicios ecosistémicos en sistemas agroforestales a partir del

enfoque funcional, especialmente en la región centroamericana donde cubren entre el 27 y el 50% del istmo (Somarriba et ál. 2012).

El enfoque funcional es fundamental ya que permite establecer las relaciones causales entre las rasgos morfológicos y fisiológicos de las especies dominantes y su papel funcional en el entorno (Hooper et ál. 2005) y los procesos y servicios ecosistémicos que brindan (Díaz y Cabido 2001; Petchey y Gaston 2007). Este enfoque está basado en la medición y evaluación de rasgos funcionales. Según Cornelissen et ál. (2003) estos rasgos son caracteres que determinan cómo los organismos responden al ambiente e impactan procesos ecológicos. Por ello se usan como aproximaciones para comprender y explicar la relación de una especie con su entorno biótico y abiótico y sus impactos en procesos ecológicos. El análisis de rasgos es una herramienta clave en la conformación de tipos funcionales (TPF) ya que permite el agrupamiento de las especies que comparten similares respuestas ante factores ambientales (rasgos respuestas), o similares efectos sobre el funcionamiento del ecosistema (rasgos efectos) (Lavorel y Garnier 2002).

En el presente artículo se estudian las especies arbóreas dominantes de sistemas agroforestales con café, cacao, árboles en pasturas y cercas vivas presentes en la región centroamericana. Estas especies han sido caracterizadas a través de rasgos foliares, del tallo, vegetativos y regenerativos como insumo para la aplicación del enfoque de tipos funcionales de plantas, con el objetivo de encontrar una agrupación funcional de las especies arbóreas presentes en los SAF; además pretende evaluar la presencia de los tipos funcionales en cada uno de los sistemas en estudio y en cada país.

2. Metodología

2.1. Área de estudio

Este estudio se realizó con datos de seis países centroamericanos (Belice, Costa Rica, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Panamá) (Figura 2). El área que ocupan estos países es de 501 720 km², de los cuales según la FAO (2010), 38% es dedicado a la agricultura (20 millones de hectáreas aproximadamente). En esta extensión el grado de participación de los árboles en las actividades agropecuarias es considerable; según Ammour et ál. (2012) cerca de 9,2 millones de hectáreas se encuentran bajo sistemas silvopastoriles, 0,7 bajo café y 20 000 ha en cacao, principalmente en Costa Rica, Nicaragua, Honduras y Guatemala. Las cifras anteriores revelan la importancia de los SAF en la región centroamericana.

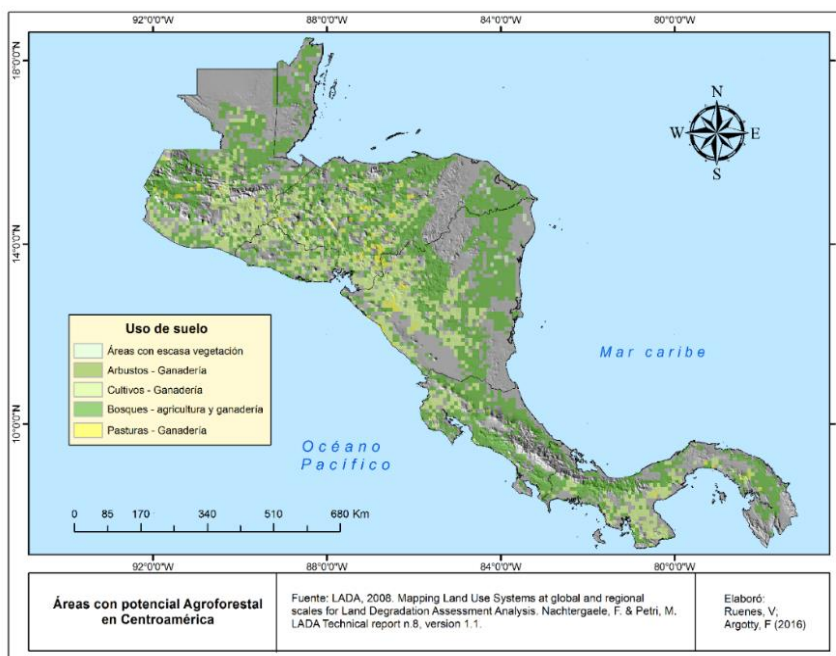


Figura 2. Áreas con potencial agroforestal en Centroamérica.

En Centroamérica el principal uso de suelo en cuanto a cobertura corresponde a las tierras con uso agropecuario. El 63% de la actividad agropecuaria se encuentra ubicada en cuatro de los grandes ecosistemas: húmedo subtropical (18%), húmedo tropical (17%), húmedo subtropical caliente (17%) y seco tropical (11%) (Gutiérrez y Frenkel 2003).

2.2. Bases de datos

Para el desarrollo del presente trabajo se utilizaron metadatos provenientes de dos bases. La primera de ellas es una compilación de inventarios forestales en cuatro tipos de SAF en Centroamérica: cerca vivas, café, cacao y árboles dispersos en potreros. Esta base es compilada por ICRAF y CATIE a partir de los datos disponibles de grandes proyectos de investigación y tesis llevadas a cabo por CATIE en la región. La segunda base de datos (*Agroforestry Tree Functional Traits*) contiene información de rasgos funcionales; también es compilada por ICRAF y CATIE a partir de fuentes secundarias y datos de investigaciones realizadas en CATIE. Ambas bases se encuentran en proceso de publicación.

Los inventarios forestales mencionados anteriormente fueron realizados en Belice, Costa Rica, Guatemala, Honduras, Nicaragua, y Panamá. En la base inicial de los inventarios se identificaron 535 especies de las cuales se seleccionaron un total de 189 que representaban el 90% de la abundancia por país y SAF. A partir de esta lista se estructuró la base *Agroforestry Tree Functional Traits* utilizando el software Microsoft Access 2013, para la cual se buscó la información de rasgos funcionales clasificados en siete grupos (toda la planta, requerimientos ambientales, rasgos de la hoja, fenología y reproducción, semillas y frutos, y rasgos de madera). La mayor parte de la información sobre estos rasgos proviene de una revisión de literatura exhaustiva (Anexo 1), que fue completada por medio de metadatos de diferentes fuentes

bibliográficas como la base de datos de rasgos funcionales de plantas *TRY* (Kattge et ál. 2011) y bases de datos de rasgos funcionales de diferentes estudios de maestría realizados en CATIE. La medición de los rasgos en estos estudios se realizó de acuerdo a protocolos estándares como los de Cornelissen et ál. (2003) y Pérez-Harguindeguy et ál. (2013).

Posteriormente, para las especies más abundantes de los SAF a las cuales no se les encontró información de rasgos foliares en la literatura (Anexo 2), se realizó un muestreo en campo para la medición de estos rasgos (área foliar específica, contenido de materia seca, fuerza tensil foliar y contenido de nitrógeno y fósforo). La colección, procesamiento y medición de los rasgos se realizó siguiendo los protocolos de Cornelissen et ál. (2003) y Pérez-Harguindeguy et ál. (2013). El muestreo se realizó en algunos sistemas agroforestales presentes en el cantón de Turrialba, Cartago, Costa Rica.

2.3. Elección de especies y rasgos funcionales de los sistemas agroforestales

De la lista de 189 especies con la cual se construyó *Agroforestry Tree Functional Traits*, se seleccionaron 162 especies que corresponden a las que tienen la mayor frecuencia relativa en cada uno de los SAF por país; estas especies representan más del 80% de la abundancia por parcela. De acuerdo con el índice de masa de Grime (1998), las especies más abundantes son las que influyen en mayor proporción sobre los procesos ecosistémicos (Walker et ál. 1999; Cornelissen et ál. 2003; Díaz et ál. 2006).

Por otra parte, las 162 especies seleccionadas fueron las que contenían la mayor cantidad de información de rasgos funcionales en la base *Agroforestry Tree Functional Traits*. Los rasgos seleccionados fueron el área foliar específica, el contenido de nitrógeno y fósforo foliar, altura máxima, densidad de madera, peso de mil semillas, fenología foliar y síndrome de dispersión (Cuadro 2). Estos rasgos han sido usados por diferentes autores para la evaluación de las propiedades y provisión de servicios ecosistémicos, principalmente la regulación del clima a través de la captura y almacenamiento de carbono (Cornelissen et ál. 2003; Diaz et ál. 2007; Bouroncle y Finegan 2011), fertilidad del suelo a través de descomposición (Lorenzo et ál. 2014), ciclado de nutrientes y acumulación de materia orgánica (Cornelissen et ál. 2003) y provisión de madera y combustible para las necesidades básicas de las comunidades.

Cuadro 2. Lista de rasgos funcionales propuestos para el estudio de la diversidad funcional en sistemas agroforestales de Centroamérica

Grupos de rasgo	Rasgo	Abreviatura	Unidades – categorías
Vegetativos	Altura máxima	H	(m)
	Fenología foliar	FF	Deciduo y perennifolio
Tallo	Densidad de madera	DM	(cm ³ g ⁻¹)
Foliales	Área específica foliar	SLA	(cm ² g ⁻¹)
	Contenido de nitrógeno foliar	LNC	(mg g ⁻¹)
	Contenido de fósforo foliar	LPC	(mg g ⁻¹)
Regenerativos	Masa de mil semillas	WTS	(g)
	Síndrome de dispersión	SD	Anemocoria, autocoria, hidrocoria, endozoocoria y exozoocoria

2.4. Identificación de tipos funcionales de plantas

Para identificar los tipos funcionales de plantas (TFP) se utilizaron seis rasgos cuantitativos (altura máxima, densidad de madera, área foliar específica, contenido de nitrógeno y fósforo foliar y peso de mil semillas) y dos rasgos cualitativos (mecanismo de dispersión de la semilla y fenología foliar). Los TFP fueron construidos por medio de análisis de conglomerados jerárquicos usando el método de Ward (1963). Los rasgos cualitativos fueron transformados a variables binarias (*dummy*) para poder analizarlos junto a los rasgos cualitativos. Se utilizó la medida de similaridad de Gower (1971) que combina la distancia Euclídea para los datos cualitativos y el índice de similaridad de Jaccard (1908) para los rasgos cuantitativos binarizados. La medida de distancia utilizada para el análisis de conglomerados se calculó como la raíz cuadrada de 1 menos la similaridad de Gower.

Para decidir la cantidad de grupos a considerar se usó como punto de corte en el dendrograma obtenido a partir del análisis de conglomerados, el criterio del 30% de la distancia máxima. Para evaluar la significancia de cada una de las variables cuantitativas en los grupos formados con este criterio se utilizó un análisis de la varianza (ANOVA) y la prueba LSD Fisher para comparar entre medias de los grupos.

En el caso de las variables cualitativas, su significancia en la formación de grupos fue analizada usando tablas de contingencia de cada categoría de la variable cualitativa con los grupos formados. Para visualizar conjuntamente las frecuencias de cada categoría en cada TFP se construyeron gráficos biplot obtenidos a partir de un análisis de correspondencias múltiples. Por último, los TFP obtenidos fueron caracterizados usando estadística descriptiva. En el caso de las variables cuantitativas se utilizó la media y para las variables cualitativas las frecuencias relativas.

Posteriormente se calcularon las frecuencias de aparición de cada TFP, en cada uno de los SAF. Se realizaron análisis multivariados de varianza para evaluar las diferencias entre vectores medios de frecuencia de cada TFP en las distintos SAF. Para visualizar estas relaciones se utilizó

un análisis de componentes principales donde las variables fueron las frecuencias de los TPF clasificados por SAF; a partir de este análisis se construyó un gráfico biplot (Gabriel 1971). Todos los análisis fueron realizados con el Software InfoStat versión 2016 (Di Rienzo et ál. 2016).

4. Resultados

La cantidad de información obtenida a partir de la revisión de literatura y el muestreo en campo de los rasgos funcionales para cada una de las especies fue diferente. Los rasgos funcionales vegetativos con mayor información fueron la forma de crecimiento, la altura máxima de la planta y la fenología foliar; de los rasgos foliares el tipo de hoja, el área específica foliar, los contenidos de nitrógeno y fósforo foliar; de los rasgos regenerativos el tipo de fruto, el síndrome de dispersión, almacenamiento y peso de mil semillas; y, de los rasgos del tallo, la densidad de madera fue el rasgo con mayor porcentaje de información (Cuadro 3).

Cuadro 3. Porcentaje de información obtenida para cada rasgo funcional de las 189 especies presentes en SAF de Centroamérica

Grupo de rasgos funcionales	Rasgos funcionales	% del número de especies con información de cada rasgo
Vegetativos	Fenología de la hoja	83
	Forma de crecimiento	95
	Altura máxima	91
	Forma de copa	86
	Tasa de crecimiento	49
	Espinas	80
	Fijación de nitrógeno	70
	Tipo de raíz	17
	Micorrizas de la raíz	60
Foliares	Tipo de hoja	87
	Grosor de la hoja	23
	Fuerza tensil	34
	Contenido de fósforo	52
	Contenido de nitrógeno	57
	Contenido de materia seca	32
	Área foliar específica	63
Regenerativos	Almacenamiento de la semilla	73
	Propagación	61
	Dispersión	76
	Capacidad de rebrote	23
	Dormancia	69
	Tipo de fruto	87
	Peso de mil semillas	68
	Tipo de polinización	12
Tallo	Densidad específica de la madera	89
	Color de la madera	52
	Grano	41
	Distinción entre albura y duramen	37
	Resistencia al ataque de patógenos	36

Clasificación funcional

De las 187 especies incluidas en el inventario, 162 tenían la información más completa de los rasgos funcionales cuantitativos y cualitativos seleccionados. A su vez, estas 162 especies representaron el 80% de las abundancias de las 2 546 parcelas presente en cada uno de los sistemas agroforestales en estudio.

El análisis de conglomerados jerárquicos elaborado usando el método Ward y la medida de similitud de Gower considerando los ocho rasgos funcionales seleccionados (altura máxima, densidad de madera, área foliar específica, contenido de nitrógeno y fósforo foliar, peso de mil semillas, mecanismo de dispersión de la semilla y fenología foliar), de las 162 especies permitió determinar cinco tipos funcionales de plantas (Figura 3). El TFP 1 está conformado por 52 especies, el TFP2 por 23 especies, el TFP3 por 33 especies, el TFP4 por 17 y el TFP5 por 32 especies.

Las palmas fueron consideradas como un grupo funcional *a priori*, debido a que estas difieren fisionómica, fisiológica y funcionalmente de las especies arbóreas en estudio, ya que pertenecen a una línea evolutiva diferente. El crecimiento del tallo es monopoidal y no poseen crecimiento secundario; las características foliares son otro aspecto importante que separa a las palmas de las especies arbóreas (Jones 1995).

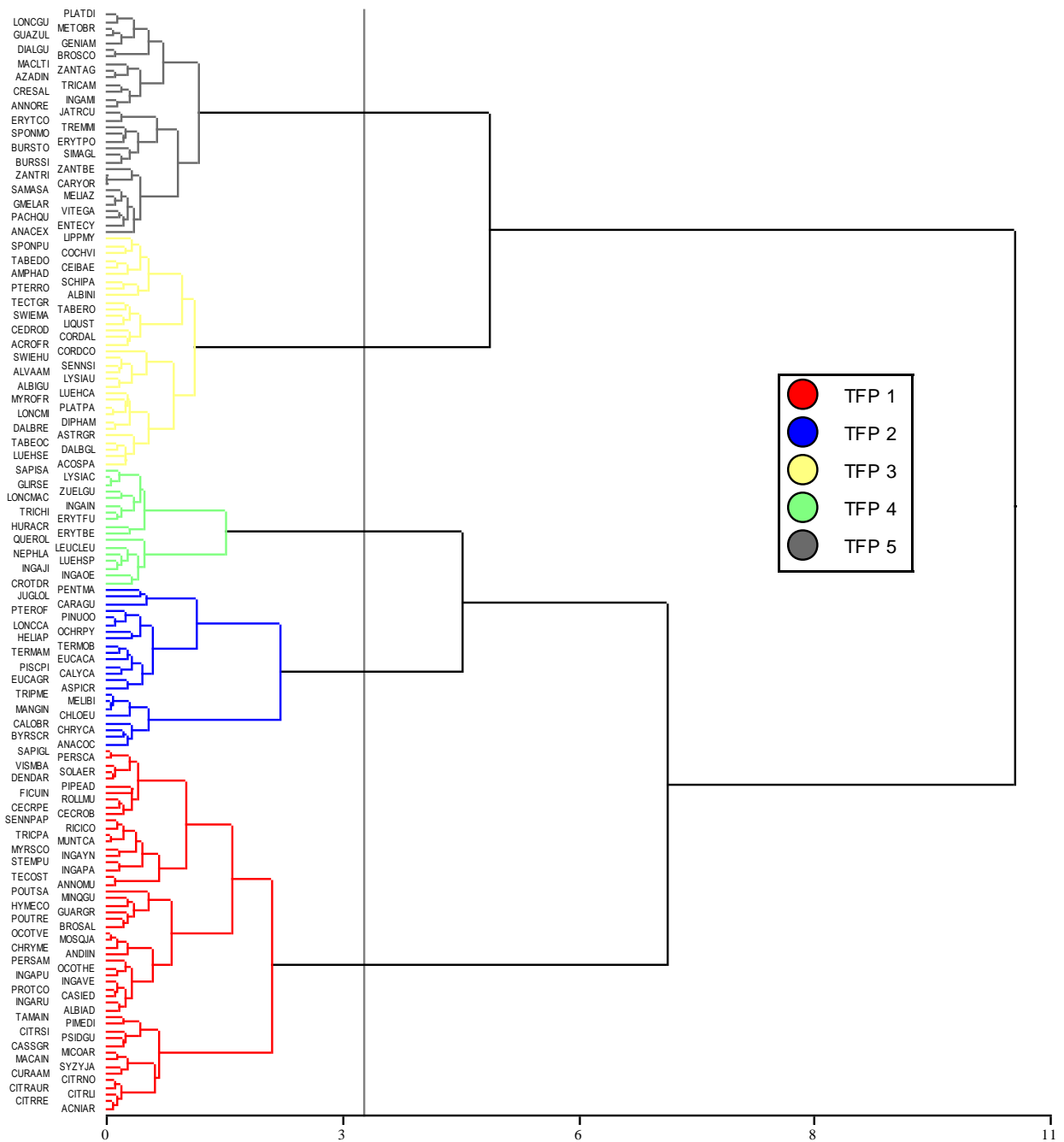


Figura 3. Dendrograma obtenido por medio de un análisis de conglomerados jerárquicos (similitud de Gower transformada a distancia y método de Ward), usando seis rasgos cuantitativos (área foliar específica, contenido de nitrógeno y fósforo foliar, densidad de madera, altura máxima y peso semillas) y dos rasgos cualitativos (mecanismo de dispersión de la semilla y fenología foliar) de 162 especies presentes en SAF de Centroamérica. Nombre científico de las especies para cada código en el Anexo 3.

El ANOVA para determinar diferencias entre los grupos funcionales usando los rasgos SLA, LNC, LPC, DM, H y WTS, permitió encontrar diferencias significativas entre los grupos considerando los rasgos, contenido de fósforo foliar ($p=0,0372$) y altura máxima de la planta ($p=0,0001$) usando la prueba de LSD Fisher (Cuadro 4). A continuación, se describen las características generales de cada uno de los cinco TFP:

El **TFP 1** es el de menor área foliar específica, menor contenido de nitrógeno y fósforo foliar y menor altura; posee las máximas densidades de madera y un alto peso de mil semillas. Por lo anterior, este grupo de especies podría denominarse como *conservativas netas*

En el **TFP 2** las especies tienen los contenidos de nitrógeno foliar bajos y valores intermedios en los rasgos de contenidos de fósforo y áreas foliares específicas. Este grupo funcional posee el peso de mil semillas más alto y las mayores alturas; por ello, podría denominarse como *conservativas de estrato alto*.

El **TFP 3** es el de mayor área foliar específica y mayor contenido de fósforo foliar, con un alto valor de nitrógeno y menor peso de mil semillas; se denominan como *adquisitivas netas*.

El **TFP 4** posee los contenidos de nitrógeno más altos, áreas foliar específicas y contenido de fósforo intermedios; además las especies en este grupo tienen densidades de madera intermedias y altos pesos de mil semillas y tienen especies con bajas alturas. Por ello se denominan *adquisitivas de porte bajo*.

En el **TFP 5** las especies contienen valores intermedios en sus rasgos foliares e intermedios en la altura máxima; poseen las densidades de madera más bajas y los pesos de mil semillas son altos. Son consideradas como especies *adquisitivas intermedias*.

Finalmente, se asignó como **TFP 6** al grupo conformado por las cinco especies de *palmas*, las cuales tienen los menores valores de rasgos foliares de N y P, alturas intermedias y altos valores en el peso de mil semillas.

Cuadro 4. Comparación de medias de área foliar específica (SLA), contenido de nitrógeno foliar (LCN), contenido de fósforo foliar (LPC), altura máxima (H), densidad de madera (DM) y peso de mil semillas (PMS) para los tipos funcionales de plantas de 162 especies presentes en SAF de Centroamérica usando ANOVA

TFP	SLA		LNC		LPC		H		DM		WTS			
	P= 0,1823	n	P= 0,2052	n	P= 0,0372**	n	P= 0,0001**	n	P= 0,2652	n	P= 0,0503	n		
1	13,17	40	23,04	33	1,04	A	31	19,47	A	52	0,60	50	2207,24	32
2	15,90	17	21,45	16	1,20	AB	12	32,65	C	23	0,57	23	4659,52	20
3	17,66	25	27,10	26	1,55	B	23	25,66	B	33	0,59	32	301,72	29
4	15,11	11	28,19	11	1,17	AB	10	20,37	AB	17	0,58	17	1037,25	13
5	15,75	25	25,68	23	1,28	AB	22	24,71	B	32	0,53	31	529,31	24

***Letras distintas indican diferencias significativas. Prueba LSD Fisher ($p < 0,05$)*

El análisis de componentes principales (ACP) se realizó con los rasgos funcionales cuantitativos de interés; los dos primeros ejes explican el 81,3% de la variabilidad (Figura 4). El primer componente principal explica el 45,1% de la variabilidad y separa los TFP adquisitivos asociados a valores elevados de SLA, LPC y LNC de los conservativos, asociados principalmente al alto peso de mil semillas. El componente principal dos separa las plantas con mayor altura de las de menor densidad de madera.

Los TFP más extremos son aquellos con altos valores de rasgos foliares y bajo peso de mil semillas (TFP3) y los TFP con bajas SLA, LPC y LNC y alto peso de mil semillas (TFP1 y TFP2). En el CP 1 se observa claramente una correlación negativa entre el PMS y el LNC.

El segundo componente principal explica el 36,2% de la varianza y separó los TFP con estratos altos y densidades de madera baja (TFP2) de los TFP con características contrastantes (TFP1 y TFP4). Es decir, el TFP1 (bajo SLA y LPC, menores alturas, LNC y PMS intermedias y altas densidades de madera), TFP2 (PSM altos, bajo LNC, SLA y LPC intermedios, densidades bajas y estrato alto), TFP3 (SLA, LPC y LNC altos, bajo PMS, alturas intermedias y bajas densidades de madera), TFP4 (alto LNC, SLA y LPC intermedios, bajo peso de la diáspora, altas densidades de madera y estrato bajo), TFP5 (valores de rasgos foliares y pesos de mil semillas intermedios, densidades de madera bajas y menores alturas).

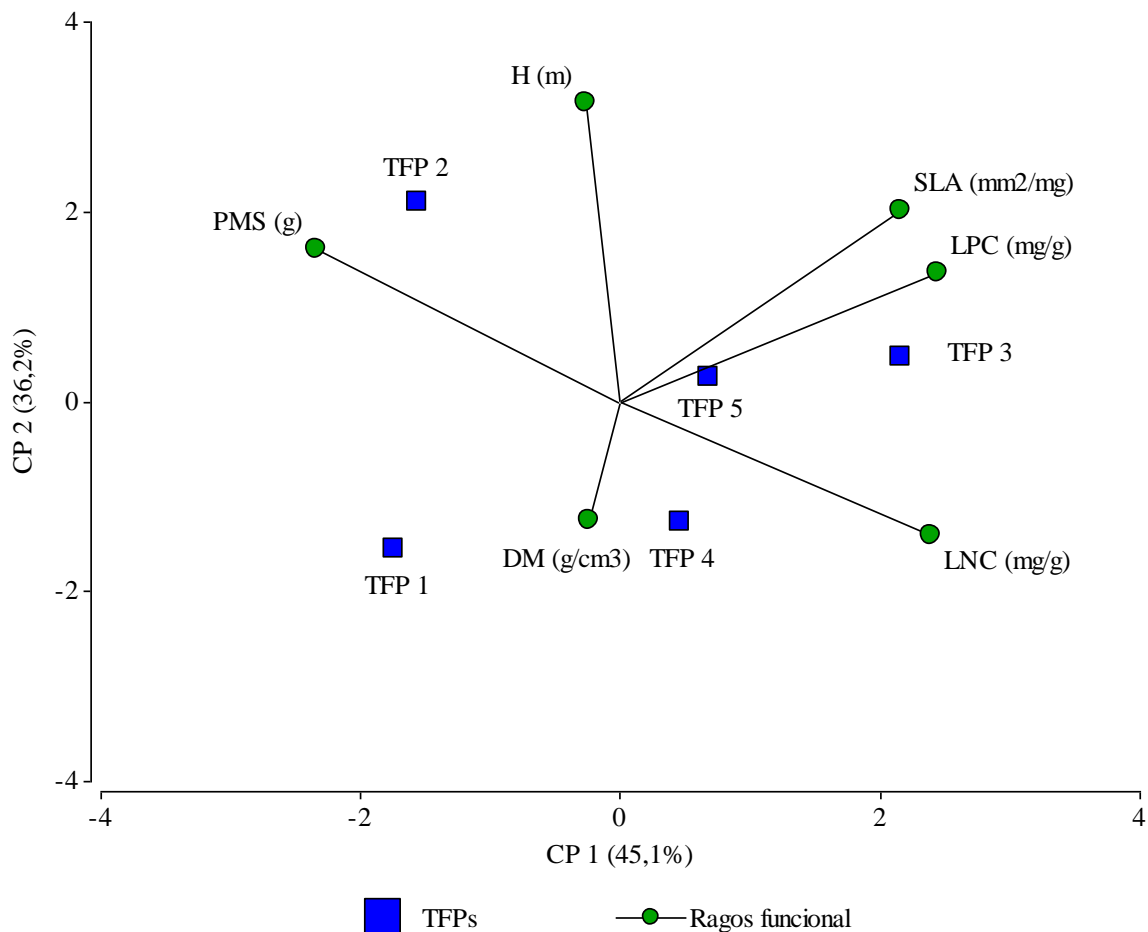


Figura 4. Biplot obtenido mediante el análisis de componentes principales con los rasgos cuantitativos (SLA= área foliar específica, LNC=contenido de nitrógeno foliar, LPC=contenido de fósforo foliar, DM=densidad de madera, H=altura máxima, PMS=peso de mil semillas) y los tipos funcionales de plantas de 162 especies presentes en SAF de Centroamérica.

El análisis de la tabla de contingencia para evaluar las proporciones de la variable síndrome de dispersión de la semilla y fenología foliar con TFP resultó ser significativa ($p < 0,0001$) en todos los casos (Cuadro 5). Los TFP 1 y TPF 2 tienen en su mayoría semillas que se dispersan en forma endozoocoria; en estos grupos las especies son deciduas. El TFP 3 está conformado mayormente por especie anemocorias y fenológicamente son especies deciduas. El TFP 4 se caracteriza por tener especies autocorias, de fenología foliar variada. En el TFP 5 las especies son deciduas y endozoocorias. Por último, el TFP 6, conformado por palmas, posee especies tanto deciduas como perennifolias, con dispersión de semillas variadas.

Cuadro 5. Frecuencias absolutas expresadas como porcentaje para la asociación entre tipos funcionales de plantas y las categorías de síndrome de dispersión de la semilla y fenología foliar de 162 especies presentes en SAF de Centroamérica

Rasgos cualitativos	Categorías	TFP1	TFP2	TFP3	TFP4	TFP5	TFP6	n	p-valor
Síndrome de dispersión semilla	Anemocoria	1	0	30	0	0	0	31	
	Autocoria	0	0	0	17	0	1	18	
	Hidrocoria	0	2	0	0	0	3	5	<0,0001
	Endozoocoria	41	19	0	0	28	0	88	
	Exozoocoria	0	0	1	0	0	1	2	
Fenología foliar	Deciduos	0	0	33	8	31	0	46	
	Perennes	51	23	0	7	0	5	54	<0,0001

El biplot obtenido mediante un análisis de correspondencias múltiples permitió visualizar las asociaciones de los rasgos categóricos con los diferentes TFP (Figura 5). El eje 1, con una inercia de 75%, sugiere la separación de fenología foliar y las categorías hidrocorias, endozoocoria y exozoocoria de las anemocoria. Sobre este eje se observa que el TFP 1 se asocia fuertemente al extremo negativo, es decir, está conformado por especies de semillas hidrocorias y perennifolias. El TFP 2 también se encuentra sobre el extremo negativo y se caracteriza por contener especies perennifolias con semillas dispersadas por animales; en el extremo positivo del eje, el TFP 3 está conformado por especies deciduas con dispersión anemocoria. El TFP 5 es el grupo que está más cerca del origen indicando, tiene características intermedias en sus rasgos cualitativos. Por su parte el Eje 2, con una inercia de 69%, permite la separación de las especies autocorias de las demás; este mecanismo de dispersión se asocia con el TFP 4, que a su vez posee especies tanto deciduas como perennifolias.

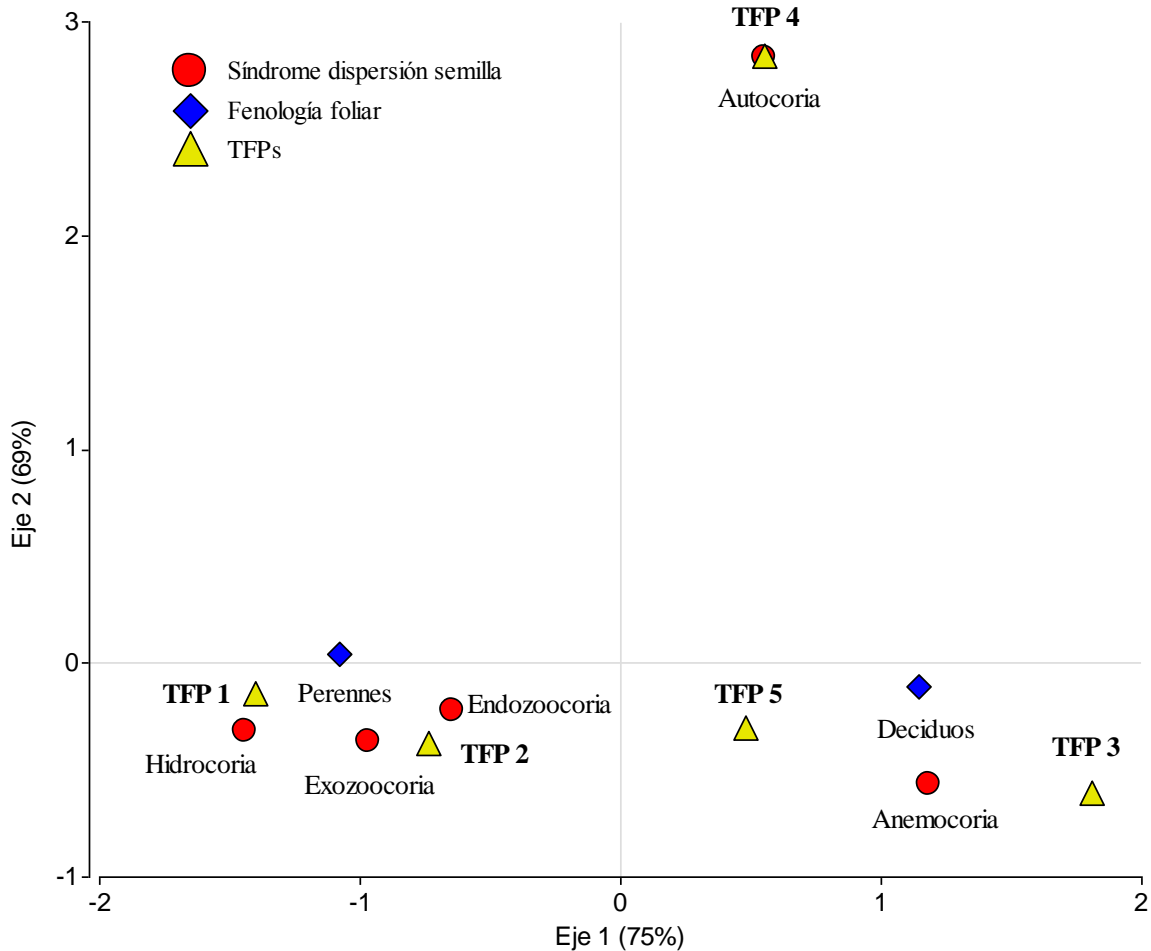


Figura 5. Biplot obtenido del análisis de correspondencia múltiples entre los rasgos fenología foliar (perennifolio y deciduo) y mecanismos de dispersión de semilla (autocoria, endozoocoria, exozoocoria, hidrocoria y anemocoria) y los TFP de 162 especies presentes en SAF de Centroamérica.

Comparación de los distintos SAF en los distintos países usando los TFP

Debido a que las parcelas de los SAF en los países tenían diferente tamaño se calculó, con base en los individuos por parcela, el porcentaje de cada grupo funcional en cada una de las parcelas. Con esta información se realizaron análisis de varianza multivariados para evaluar el efecto de país y de sistema agroforestal. Se encontraron diferencias significativas entre vectores medios entre países (prueba de Wilks, $p=0,0001$) y entre SAF (prueba de Wilks, $p=0,0001$).

La prueba de comparación de vectores mediados DGC multivariada (Valdano y Di Rienzo 2007), permitió diferenciar cuatro grupos de países. El primer, está conformado por Nicaragua (NI) y Costa Rica (CR); el segundo está representado por Honduras (HN) y Belice (BZ); los grupos tres y cuatro están conformado por Guatemala (GT) y Panamá (PA) respectivamente (Cuadro 6, Figura 6a). En el caso de los sistemas agroforestales, se diferenciaron cuatro grupos cada uno de los cuales representa un sistema agroforestal (Cuadro 7, Figura 6b).

Cuadro 6. MANOVA para las proporciones de los TFP por cada país y prueba de comparación de vectores medios DGC (Valdano y Di Rienzo 2007)

País	TFP 1	TFP 2	TFP 3	TFP 4	TFP 5	TFP 6	n	
Panamá	3,57	3,85	44,99	3,92	5,79	9,94	149	A
Guatemala	7,52	9,90	9,56	19,02	9,87	2,58	218	B
Belice	1,49	0,46	4,67	0,66	2,13	0,48	163	C
Honduras	3,38	1,93	7,77	7,12	2,08	2,25	453	C
Costa Rica	6,23	4,93	19,57	9,57	16,64	3,02	491	D
Nicaragua	3,92	1,42	13,39	4,17	14,25	0,84	581	D

Medias con una letra igual no son significativamente diferentes ($p>0,05$)

Cuadro 7. MANOVA para las proporciones de los TFP por cada sistema agroforestal y prueba de comparación de vectores medios DGC (Valdano y Di Rienzo 2007)

Sistema agroforestal	TFP 1	TFP 2	TFP 3	TFP 4	TFP 5	TFP 6	n	
Cercas vivas	0,63	0,73	4,27	15,66	20,37	0,03	317	A
Café	2,10	2,65	4,84	1,63	1,98	0,01	332	B
Cacao	5,26	3,99	14,99	8,36	3,82	4,33	975	C
Árboles en pastura	7,56	4,49	29,89	3,56	23,00	2,04	431	D

Medias con una letra igual no son significativamente diferentes ($p>0,05$)

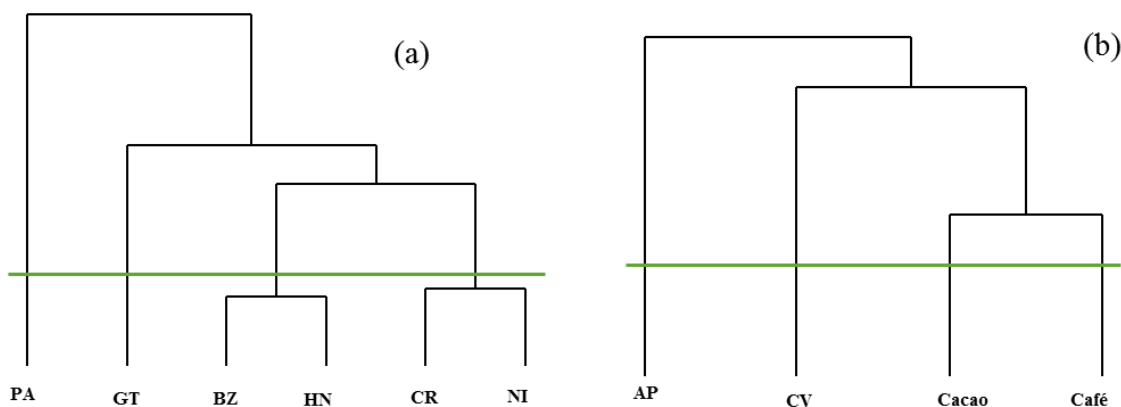


Figura 6. Dendrogramas mostrando los grupos formados con la prueba DGC multivariada ($p<0,005$), método Ward, distancia Euclidea, para los países (a) y para los sistemas agroforestales (b)

El análisis de componentes principales se usó para explicar las relaciones entre TPF y los SAF de los distintos países. El biplot construido con los dos primeros componentes principales permitió explicar el 60,3% de la variabilidad total (Figura 7). El TFP1 y TFP6 se encuentran relacionados entre sí y a su vez ambos se asocian a los sistemas con cacao en Belice, Honduras y Costa Rica, y al SAF con café en Honduras y Nicaragua. El TFP2 tiene una abundancia baja en SAF por país y está altamente relacionado al TFP3; estos TPF están asociados al SAF con cacao en Panamá y Nicaragua y a árboles en pasturas en Costa Rica y Belice. El TFP4 está asociado al cacao en Guatemala, a las cercas vivas en Honduras y Panamá y, en menor medida, a los árboles

en pasturas en Honduras y Panamá. El TFP5 se asocia a cercas vivas en Nicaragua y Costa Rica, a árboles en pasturas en Nicaragua y a café en Costa Rica.

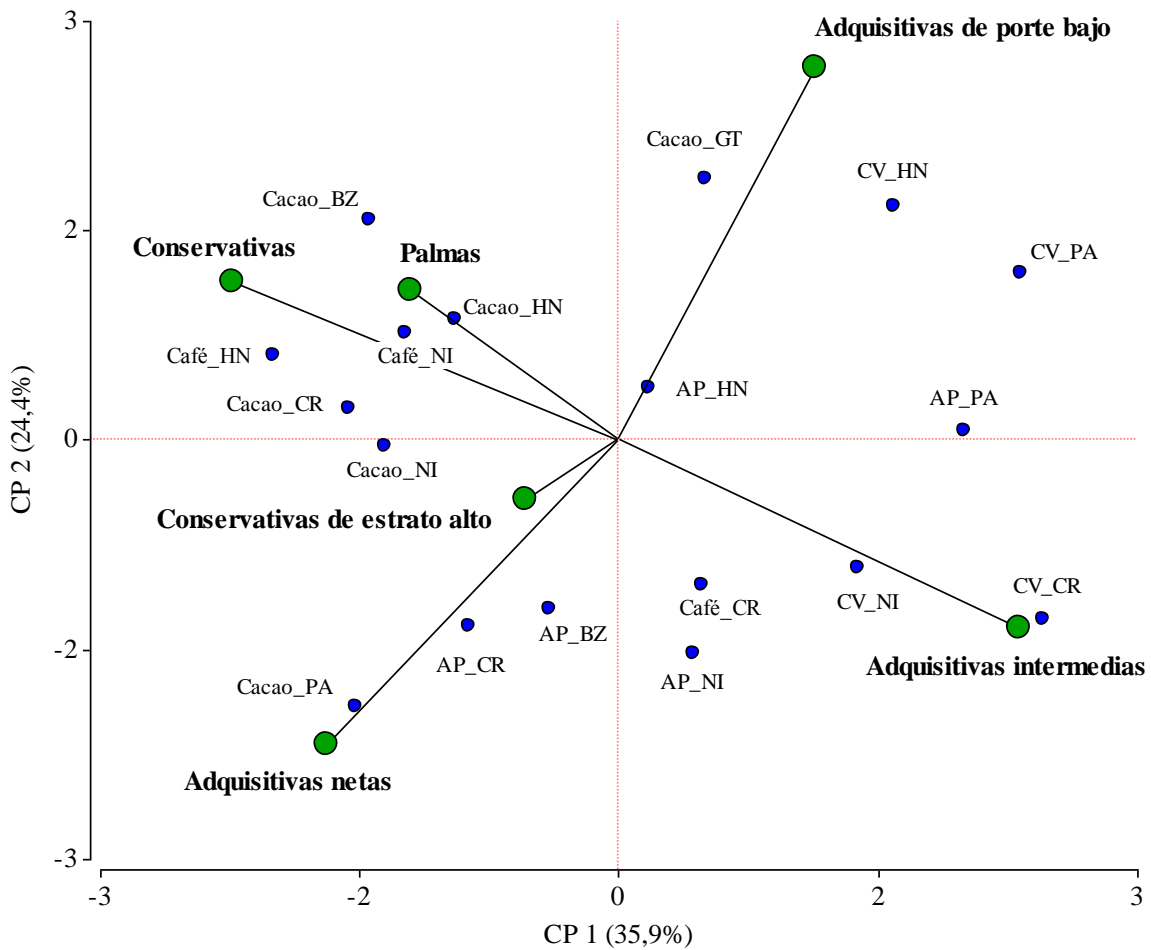


Figura 7. Biplot obtenido mediante el análisis de componentes principales usando las frecuencias relativas de cada TFP en los SAF de cada país (CR=Costa Rica, GT=Guatemala, HN=Honduras, NI=Nicaragua, PA=Panamá, AP= árboles en potreros y CV= cerca viva)

Se encontró una asociación significativa entre los tipos funcionales de plantas y los sistemas agroforestales por país (Chi cuadrado de Pearson, $p=0,0001$). Los TFP3, TFP4 y TFP5 son los más abundantes en los sistemas en estudio; los TFP1, TFP2 y TFP3 fueron los menos frecuentes (Cuadro 8).

En los SAF con árboles en pasturas los TFP más frecuentes fueron el TFP3 en Belice y Costa Rica y el TFP4 en Nicaragua y Panamá.

Todos los TFP fueron muy frecuentes en los sistemas agroforestales con cacao. El TFP1 fue el más frecuente en Belice, el TFP3 en Costa Rica y Panamá, el TFP4 en Guatemala, Honduras y Nicaragua y el TFP6, conformado por palmas, está muy asociado a este tipo de sistema y su mayor frecuencia es en Belice.

En los sistemas agroforestales con café los TFP más frecuentes fueron: el TF1 en Nicaragua, los TF2 y TF5 en Costa Rica, el TF3 en Honduras y Nicaragua. En el SAF con cercas vivas los TFP más frecuentes fueron el tres, cuatro y cinco. El TFP3 fue muy frecuente en Belice, el TFP4 en Costa Rica, Honduras y Panamá, y el TFP5 en Costa Rica, Nicaragua y Panamá.

Cuadro 8. Frecuencias relativas expresadas como porcentaje para la asociación entre tipos funcionales de plantas y los sistemas agroforestales por país en Centroamérica

SAF_final	Pais	TFP 1	TFP 2	TFP 3	TFP 4	TFP 5	TFP 6	Total
AP	BZ	12.13	5.83	53.11	6.14	22.78	0	100
AP	CR	15	8.49	47.85	2.98	19.93	5.75	100
AP	HN	10.73	17.66	23.37	29.3	18.3	0.64	100
AP	NI	5.34	1.79	38.1	3.03	51.6	0.15	100
AP	PA	7.84	3.92	15.69	11.76	60.78	0	100
Cacao	BZ	26.52	0	23.78	8.84	16.77	24.09	100
Cacao	CR	18.31	6.96	46.2	9.81	2.98	15.74	100
Cacao	GT	12.87	16.94	16.36	32.53	16.89	4.42	100
Cacao	HN	16	6.56	30.82	26.77	4.75	15.1	100
Cacao	NI	19.24	7.94	33.85	23.99	6.61	8.37	100
Cacao	PA	5.05	5.46	64.05	4.39	6.85	14.2	100
Cafe	CR	0.86	57.94	2.11	0.16	38.78	0.16	100
Cafe	HN	14.48	1.93	69.27	12.79	1.53	0	100
Cafe	NI	27.17	6.22	38.53	20.31	7.72	0.05	100
CV	BZ	0	10	80	0	10	0	100
CV	CR	1.14	1.6	7.22	41.04	48.93	0.07	100
CV	HN	4.84	2.81	9.69	62.6	20.06	0	100
CV	NI	1.69	1.89	21.98	13.2	61.23	0	100
CV	PA	0.72	1.09	10.51	43.84	42.75	1.09	100
Total		10.58	7.9	34.72	17.31	23.66	5.83	100

5. Discusión

Tipos funcionales de plantas, procesos ecológicos y servicios ecosistémicos

La conformación de TFP es un método con base en la clasificación de las especies en gremios, basada en la similitud de las características funcionales de las especies en la comunidad (Gitay et ál. 1996), permitiendo entender los efectos que estos tienen sobre los ecosistemas (Lavorel y Garnier 2002). Alguno de los estudios que han aplicado este enfoque son los realizados por Reich et ál. (1992), Díaz y Cabido (1997), Díaz et ál. (2002), Garnier et ál. (2004), Fernández (2007), Saldaña et ál. (2008), Bermeo (2010) y Villacís (2016). Estos autores se han centrado en encontrar equivalencias funcionales entre diferentes especies y en la identificación de especies potencialmente claves para la provisión de SE de los ecosistemas, utilizando un amplio conjunto de rasgos (crecimiento, vegetativos, regenerativos, fenológicos, fisiológicos, foliares y de tallo), considerados relevantes en determinar la estrategia ecológica de las plantas en el uso de los recursos en una amplia variedad de especies y ecosistemas.

Un elemento clave asociado a las estrategias ecológicas de las plantas es la captura, uso y distribución de recursos, dando lugar a dos estrategias claramente definidas: especies conservativas y adquisitivas (Wilson et ál. 1999, Díaz et ál. 2004). La primera, corresponde a especies de sucesión tardía, crecimiento lento, conservan recursos (Díaz et ál. 2004); poseen AFE baja, alta DM, hojas duras y pequeñas y bajo contenido de nutrientes (Kühner y Kleyer 2008). Las especies adquisitivas tienen AFE altas, altas DM, hojas blandas y grandes, y altos contenidos de nutrientes. En un mismo sitio pueden coexistir especies conservativas como adquisitivas, mostrando nichos similares a procesos de cambios en el ambiente y perturbación (Kühner y Kleyer 2008); mientras que las adquisitivas tienen una estrategia inversa.

En este trabajo se definieron seis TFP, cinco exclusivas para árboles a partir de un análisis de conglomerados jerárquico y uno de palmas definido *a priori*. El número de TFP a definir depende del objetivo de la clasificación y de la cantidad de especies consideradas, pero en la mayor parte de las aplicaciones, el número de grupos funcionales va entre cuatro y ocho (Pla et ál. 2012).

El TFP uno fue considerado **conservativo** y de acuerdo a sus rasgos posee bajas tasas fotosintéticas, lo que indica que las especies de este grupo dedican sus recursos a guardar reservas para invertirlas en el sostén del tallo y en las semillas; lo anterior se corrobora por la alta DM de las especies y el alto peso de mil semillas. Las características anteriores demuestran el alto potencial que tiene este grupo para la captura y almacenamiento de carbono (Díaz et ál. 2004) Dentro de las especies más representativas se encuentran *Persea americana* y *Pouteria sapota*.

El TFP **conservativo de estrato alto** también posee especies que dedican sus recursos para guardar reservas (por ejemplo, *Mangifera indica* y *Anacardium occidentales*), debido a sus características foliares: son perennifolias, con contenidos de N y F foliar más bajos y SLA bajas comparadas con los demás TFP; sus semillas pesadas son dispersadas por animales. La DM que presentan las especies de este grupo es más baja que las del TFP 1; esto puede ser producto de su mayor tasa de crecimiento para lograr mayor H (Santiago et ál. 2014).

El TFP **adquisitivo neto** tiene como especies más representativas a *Cedrela odorata*, *Cordia alliodora* y *Tabebuia rosea*, caracterizadas por tener las mayores áreas foliares específicas y mayores contenidos de fósforo y nitrógeno foliar. Esta característica convierte a las especies de este grupo muy importantes por su capacidad de aporte de N y P y hojarasca a los agrosistemas; este grupo de especies también es clave en el balance hídrico de los sistemas, ya que las características morfológicas de las hojas generan mayor transferencia hídrica bajo las copas de los árboles (Gómez 2014). Además, posee el menor peso de mil semillas; por ello el síndrome de dispersión es anemocoria, lo que favorece su propagación y rápida regeneración pues que sus semillas pueden transportarse a largas distancias y en numerosas cantidades (Santiago et ál. 2004).

El TFP **adquisitivo de porte bajo** es uno de los grupos más eficientes a nivel de ciclaje de nutrientes del suelo, debido al alto contenido de nitrógeno en las hojas de sus especies. En cuanto a los rasgos regenerativos, las especies tienen una gran capacidad de dispersión y regeneración, ya que poseen semillas muy pequeñas (Pérez-Harguindeguy et ál. 2013); son de porte bajo y

densidades intermedias comparadas con las especies de los demás grupos adquisitivos, por lo tanto, sus tasas de crecimiento son bajas. Dentro de las especies de mayor interés en este grupo se encuentran *Gliricidia sepium* y *Erythrina berteroana*.

El TFP **adquisitivo intermedio** está conformado por especies caducifolias y con valores intermedios en sus rasgos foliares (SLA, N foliar y P foliar) como *Bursera simaruba* y *Guazuma ulmiflora*. Las especies con estas características alcanzan una alta tasa fotosintética y al tener una menor SLA permanecen más tiempo fotosintetizando (Villar et ál. 2008). Estas propiedades hacen que el TFP tenga un alto potencial para el aporte de nutrientes al suelo por individuo (Wright et ál. 2005). En cuanto a las características del tallo las especies que pertenecen a este grupo posee densidades de maderas muy bajas y, debido al alto peso de las semillas, las semillas son dispersadas por animales (zoocoria).

Finalmente, el grupo de palmas representado por *Cocos nucifera*, *Acrocomia aculeata*, *Bactris gasipaes*, *Attalea cohune* y *Chamaedorea tepejilote*, se caracterizó por tener los menores contenidos de nutrientes en sus hojas y áreas foliares muy bajas. Estas características hacen que sus hojas tengan bajas tasas de descomposición (Clark y Clark 1991) lo cual tiene fuertes implicancias en el ciclado de nutrientes, como baja tasa de descomposición y bajo aporte al ciclado de nutrientes al suelo. No obstante, las hojas de las palmas son frecuentemente usadas para la elaboración de techos en construcciones rurales.

La densidad de madera de las especies de este grupo es en general más baja que los de especies arbóreas. Una característica particular del tallo de las palmas es que su densidad es mayor en la parte externa del fuste que en la interna (Rich 1987). Lo anterior revela la importancia de separar las palmas de las especies dicotiledóneas y ratifica las apreciaciones de Denslow (1996) y Fernández (2007), quienes, en la agrupación funcional con base en la revisión de estudios ecológicos de bosques tropicales, consideraron las palmas como un grupo *per se*. Un factor relevante del grupo de palmas es su valor ecológico reconocido por ser alimento de mamíferos y aves (Jones 1995), esto lo convierte en importante para la conservación.

6. Conclusiones

Los ocho rasgos funcionales seleccionados permitieron agrupar las especies dominantes de los principales sistemas agroforestales de Centroamérica en seis tipos funcionales de plantas: conservativas, conservativas de estratos altos, adquisitivas netas, adquisitivas de porte bajo, adquisitivas intermedias y palmas. Los rasgos funcionales que más incidieron en la formación de TFP fueron el contenido de fósforo foliar, la altura máxima, el síndrome de dispersión y la fenología foliar.

Se pudo determinar que la presencia y la importancia de cada uno de los tipos funcionales dependía tanto del SAF como del país. En la mayoría de los países los sistemas agroforestales con café y cacao se encuentran asociados a especies conservativas y palmas, a excepción del cacao en

Panamá y en Guatemala y el café en Costa Rica. Por su parte, las cercas vivas y los árboles en pasturas tienen alta frecuencia de especies adquisitivas.

Los resultados obtenidos en este estudio proporcionan conocimientos sobre la diversidad funcional que caracteriza los principales sistemas agroforestales de la región centroamericana y su posible potencial para la optimización de procesos ecológicos. Además, este estudio sirve como medida de análisis para el desarrollo de estrategias de conservación y manejo de la biodiversidad en sistemas de producción agrícola y la optimización de servicios ecosistémicos. Este tipo de estudios puede considerarse como la base de un proceso de planificación en la gestión de la importancia de los SAF.

7. Referencias

- Ammour, T; Andrade, H; Beer, J; Detlefsen, G; Ibrahim, M; Kent, J; López, A; Ordoñez, Y; Orozco, L; Pezo, D. 2012. Producción de madera en sistemas agroforestales de Centroamérica. 246 p. (Serie Técnica. Manual Técnico no. 109).
- Bermeo, D. 2010. Determinación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs) en bosques secundarios de Corredor Biológico Volcánica Central Talamanca (CBVC-T) y su relación con variables bioclimáticas. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 114 p.
- Bouroncle, C; Finegan, B. 2011. Tree regeneration and understory woody plants show diverse responses to forest–pasture edges in Costa Rica. *Biotropica* 435:562-571.
- Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo. 2011. Diversidad funcional y servicios ecosistémicos en: valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 84 p. (Serie técnica. Informe técnico no.384).
- Chave, J; Muller-Landau, HC; Baker, TR; Easdale, TA; Steege, Ht; Webb, CO. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications* 166:2356-2367.
- Clark, DB; Clark, DA. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79:447-457.
- Clark, DB; Clark, DA. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79:447-457.
- Cornelissen, J; Lavorel, S; Garnier, E; Diaz, S; Buchmann, N; Gurvich, D; Reich, P; Ter Steege, H; Morgan, H; Van Der Heijden, M. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 514:335-380.
- Denslow, JS. 1987. Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18:431-451.
- Di Rienzo JA; Casanoves F; Balzarini MG; Gonzalez L; Tablada M; Robledo, CW. InfoStat versión 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Disponible en <http://www.infostat.com.ar>
- Díaz, S; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change: a multiscale approach. *Journal of Vegetation Science* 8:463-474.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 1611:646-655.
- Díaz, S; Fargione, J; Chapin, FS y Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 48:1300-1305.
- Díaz, S; Gurvich E; Pérez, HN; Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37(1-2):135-140.
- Diaz, S; Hodgson, J; Thompson, K; Cabido, M; Cornelissen, J; Jalili, A; Montserrat-Marti, G; Grime, J Zarrinkamar, F; Asri, Y. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 153:295-304.

- Díaz, S; Kattge, J; Cornelissen, JH; Wright, IJ; Lavorel, S; Dray, S; Reu, B; Kleyer, M; Wirth, C; Prentice, IC; Garnier, E; Bönsch, G; Westoby, M; Poorter, H; Reich, P; Moles, A; Dickie, J; Gilson, A; Zanne, A; Chave, J; Wright, J; Sheremet, S; Jactel, H; Baraloto, C; Cerabolini, B; Pierce, S; Shipley, B; Kirkup, D; Casanoves, F; Joswig, J; Günther, A; Falczuk, V; Rüger, N; Mahech, D; Gorné, L. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 5297585:167-171.
- Díaz, S; Lavorel, S; de Bello, F; Quétier, F; Grigulis, K; Robson, M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:20684-20689.
- FAO (Food and Agriculture Organization of The United Nations, Italy) 2010. Climate-Smart agriculture: policies, practice and financing for food security, adaptation and migration (en línea). Lipper, L (ed.). Rome, Italy. Disponible en: <http://www.fao.org/docrep/013/i1881e/i1881e00.pdf>
- FAO (Food and Agriculture Organization of The United Nations, Italy). 2015a. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015 ¿cómo están cambiando los bosques del mundo? (en línea). Rome, Italy. 56 p. Disponible en: <http://www.fao.org/3/a-i4808s.pdf>
- FAO (Food and Agriculture Organization of The United Nations, Italy). 2015b. Promoviendo la agroforestería en la agenda política – Una guía para tomadores de decisiones. Rome, Italy. 45 p. (Documentos de trabajo en agroforestería, no. 1).
- Fernández, F. 2007. Diversidad funcional de bosques muy húmedos tropicales en el noreste de Costa Rica a partir de rasgos foliares y densidad de la madera. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 114 p.
- Finegan, B; Peña-Claros, M; Oliveira, A; Ascarrunz, N; Bret-Harte, MS; Carreño-Rocabado, G & Licona, JC. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology* 103(1):191-201.
- Gabriel, KR. 1971. Biplot display of multivariate matrices with application to principal components analysis. *Biometrika* 58:453-467.
- Garnier, E; Cortez, J; Bille's, G; Navas, ML; Roumet, C; Debussche, M; Laurent, G; Blanchard, A; Aubry, D; Bellmann, A; Neill, C; Toussain, JP. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9):2630–2637.
- Gitay, H; Noble, IR; Connell, JH. 1999. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* 10:641-650.
- Gómez, M.; Rusch, J; Casals, G. M; DeClerck, P; Ibrahim, F.A; Casanoves, M; Jiménez, F. 2013. Efectos de los rasgos morfológicos y ecofisiológicos de árboles neotropicales en la transferencia de agua y nutrientes al suelo. *Agroforestería en las Américas* no. 50:69-75.
- Gower, JC. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27:857-874.
- Grime, J. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystem: immediate filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902-910.

- Gutiérrez, E; Frenkel, C. 2003. *Perspectivas de la biodiversidad en Centroamérica. Una primera aproximación al análisis de un tema prioritario*. San José, Costa Rica, Universidad de Costa Rica. 108p.
- Hooper, D U; Chapin III, F; Ewel, J; Hector, A; Inchausti, P; Lavorel, S; Lawton, J; Lodge, D; Loreau, M; Naeem, S. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Jaccard, P. 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bulletin Society Vaudoise Science Natural* 44:223-270.
- Jones, DL. 1995. *Palms Throughout the World*. Washington, D.C., Smithsonian Institution Press. 410 p.
- Kattge, J; *et ál.* 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905–2935.
- Kühner, A; Kleyer, M. 2008. A parsimonious combination of functional traits predicting plant response to disturbance and soil fertility. *Journal of Vegetation Science* 19(5):681-692.
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 165:545-556.
- Lavorel, S; Touzard, B; Lebreton, JD; Clement, B. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Ecológica* 19(3):227-240.
- Leishman, MR; Westoby, M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* 8(2):205-214.
- Lorenzo, L; Pérez-Harguindeguy, N; Casanoves, F; Adalardo Oliveira, A. 2014. Recovering from forest-to-pasture conversion: leaf decomposition rates in Central Amazonia, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 30: 93-96.
- MEA (Millenium Ecosystem Assessment). 2005. *Ecosystems and human well-being: Biodiversity Synthesis*. Washington, DC, Estados Unidos, World Resources Institute. 31 p.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, MS; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE; Urcelay, C; Veneklaas, EJ ; Reich, PB; Poorter, L; Wright, IJ; Ray, P; Enrico, L; Pausas, JG; de Vos, AC ; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, JG; Thompson, K; Morgan, HD; ter Steege, H; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, MV; Conti, G; Staver, AC; Aquino, S; Cornelissen, JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos* 116:1422-1426.
- Pla, L; Casanoves, F; Di Rienzo, J. 2012. Functional diversity indices. *Quantifying Functional Biodiversity*. Netherlands, Springer. p. 27-51.
- Reich, PB; Walters, MB; Ellsworth, DS. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological monographs* 62(3):365-392.
- Rich, PM. 1987. Mechanical Structure of the Stem of Arborescent Palms. *Botanical Gazette* 148(1):42-50.

- Saldaña, AA; Meavea, JA; Paz, H; Sánchez - Velásquez, L; Villaseñor, JL; Miguel Martínez-Ramos, M. 2008. Variation of functional traits in trees from a biogeographically complex Mexican cloud forest. *Science* 34:111-121.
- Valdano, S; Di Rienzo, J. 2007. Discovering meaningful groups in hierarchical cluster analysis. An extension to the multivariate case of a multiple comparison method based on cluster analysis (en línea). *Interstat poner el número del volumen (2)*. Disponible en <http://interstat.statjournals.net/YEAR/2007/abstracts/0704002.php>
- Villacís, J; Casanoves, F; Hang, S; Keesstra, S; Armas, C. 2016. Selection of forest species for the rehabilitation of disturbed soils in oil fields in the Ecuadorian Amazon. *Science of The Total Environment* 566:761-770.
- Vos, VA; Vaca, O; Cruz, A. 2015. *Sistemas agroforestales en la amazonía boliviana. Una valoración a sus múltiples funciones a partir de estudios de caso*. La Paz, Bolivia, CIPCA. 188 p. (Cuadernos de Investigación 82).
- Walker, B; Kinzig, A; Langridge, J. 1999. Original articles: plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2:95-113.
- Ward, JH. 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association* 58:236-244.
- Wilson, PJ; Thompson, K; Hodgsons, JG. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytology* 143:155-162.
- Wright, IJ; Reich, PB; Cornelissen, JHC; Falster, DS; Garnier, E; Hikosaka, K; Lamont, BB; Lee, W; Oleksyn, J; Osada, N; Poorter, H; Villar, R; Warton, DI; Westoby, M. 2005. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist* 166:485 –496.