

## Artículo 2. Evaluación de la diversidad funcional de los principales sistemas agroforestales de Centroamérica

### Resumen

El presente artículo compara los diferentes componentes de la diversidad funcional de los sistemas agroforestales con café, cacao, cercas vivas y árboles en pastura de la región centroamericana. La evaluación de la diversidad funcional se realizó mediante el cálculo de índices multivariados: riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve), divergencia funcional multirasgo (FDiv), dispersión funcional (FDis) y la media ponderada de la comunidad (CWM), ponderados por el número de individuos. Los índices fueron calculados a partir de los rasgos área foliar específica ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ), contenido de nitrógeno ( $\text{mg g}^{-1}$ ) y fósforo foliar ( $\text{mg g}^{-1}$ ), altura máxima (m), densidad específica de madera ( $\text{g cm}^{-3}$ ) de especies dominantes en los sistemas agroforestales en estudio. Con los resultados obtenidos por las estimaciones de los índices de diversidad funcional, se evidenció que la mayor diversidad funcional corresponde a los sistemas agroforestales con café en Costa Rica, cacao en Belice y árboles en pasturas en Panamá; mientras que los sistemas agroforestales con cercas vivas presentan menor diversidad funcional. Por su parte, los resultados del cálculo de las medias ponderadas de la comunidad mostraron que los sistemas agroforestales con cacao son los que poseen las mayores densidades de madera, por tanto, este sistema podría tener un alto potencial para el almacenamiento y captura de carbono; por su parte los sistemas agroforestales con altos valores en sus rasgos foliares, como café en Costa Rica, cacao en Panamá y cercas vivas y árboles en pasturas en Belice, pueden generar aportes importantes a la conservación de los suelos a través del ciclado de nutrientes. Los resultados anteriores son un aporte importante al desarrollo y promoción de la implementación de sistemas agroforestales como alternativas de uso del suelo que ofrecen varios servicios ecosistémicos a la región centroamericana.

**Palabras claves:** Índices de diversidad funcional, medias ponderadas de la comunidad, componentes principales.

### Abstract

This research compares the different components of the functional diversity of agroforestry systems (AFS) with coffee, cocoa, living fences and silvopastoral systems in the Central American region. The evaluation of the functional diversity was made by calculating multivariate indexes: functional evenness (Fve), divergence (FDiv), dispersion (FDis), richness (FRic) and community weighted mean (CWM) weighted by the number of individuals. The indexes were calculated from a specific leaf area ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ), leaf nitrogen ( $\text{mg g}^{-1}$ ) and phosphorus amount ( $\text{mg g}^{-1}$ ), also a maximum height (m) and specific wood density ( $\text{g cm}^{-3}$ ) of dominant species in the studied AFS. With the results obtained by the estimates of functional diversity indexes, it was evidenced that the greatest functional diversity corresponds to agroforestry systems with coffee in Costa Rica, cocoa in Belize and silvopastoral systems in Panama, while AFS with living fences have less functional diversity. On the other side, the results from the calculation of the weighted average of the community,

showed that the AFS with cocoa are those which have the highest densities of wood. Therefore, this system could have a high potential for carbon sequestration and stock. Besides, AFS with high values in their foliar characteristics, such as coffee in Costa Rica, cocoa in Panama and living fences and trees in pastures in Belize, can generate important contributions to the conservation of the soils through the cycling of nutrients. The previous results are an important contribution to the development and promotion of the implementation of AFS as alternatives of land use that offer several ecosystem services in Central America.

**Keywords:** Diversity functional indexes, community weighted meanmain components.

## 1. Introducción

El análisis de la diversidad funcional presenta un crecimiento continuo; y recientemente ha sido aplicado en estudios ecológicos de comunidades vegetales, principalmente, en el análisis de los patrones de biodiversidad y su influencia en los procesos y servicios ecosistémicos (SE) (Tilman et ál. 1997; Hooper y Vitousek 1998; Garnier et ál. 2004; Díaz et ál. 2007), así como en sus respuestas a factores ambientales (Lavorel y Garnier 2002). Cada vez hay más evidencia empírica de que la diversidad funcional, y no la identidad taxonómica de las especies, es la clave para entender la relación entre la diversidad, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Tilman et ál. 1997; Hooper et ál. 2005; McGill et ál. 2006). Esto quiere decir que el funcionamiento ecosistémicos no depende del número de especies en sí mismo, si no de los rasgos funcionales de las especies presentes en un ecosistema (Naeem et ál. 1994, Hooper y Vitousek 1997, Díaz y Cabido 2001). De esta manera, los tipos y rango de esos rasgos son los que determinan el papel que desempeña un individuo en determinada función dentro de los procesos que se dan en un ecosistema (Chapin III et ál. 2000; Díaz y Cabido 2001). Por ejemplo, la productividad, el ciclo de nutrientes y almacenamiento, el secuestro de carbono y la estabilidad ante perturbaciones (Ricotta 2005).

Debido a la necesidad de conocer el funcionamiento de los ecosistemas, en los últimos años se han realizado importantes esfuerzos en la creación de métodos que permitan medir la diversidad funcional *per se* en una escala continua; como consecuencia se han propuesto un número creciente de índices para cuantificar sus diversos aspectos (Córdova y Zambrano 2015). Existen alrededor de 18 índices de diversidad funcional, los cuales difieren en propiedades matemáticas, en las características que capturan, en su énfasis en medidas de dispersión o de tendencia central, en la consideración de un solo rasgo o múltiples rasgos y la inclusión o no de las abundancias de los valores de los caracteres (Casanoves et ál. 2011a).

Si bien es cierto que la selección de los índices a calcular depende del objetivo del estudio, algunos autores afirman que las relaciones entre diversidad funcional, propiedades y servicios ecosistémicos no pueden ser resumidas en un solo índice, sino que deben estudiarse a través de múltiples dimensiones (Villéger et ál. 2008; Laliberté y Legendre 2010). Por su parte, Ricotta (2005) y Pakeman (2011) argumentan que las mejores medidas de diversidad funcional serán las que combinen múltiples rasgos de las especies y las abundancias de estas en una comunidad. Entre

las aproximaciones más conocidas, y por tanto más usadas para describir la diversidad funcional para un rasgo se encuentra la media ponderada de la comunidad (CWM) (Díaz et ál. 2007; Lavorel et ál. 2008) y para varios rasgos los índices multivariados: riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve), divergencia funcional multirasgo (FDiv), propuestos por Villéger et ál. (2008) y dispersión funcional (FDis) (Laliberté y Legendre 2010).

En las últimas décadas los sistemas agroforestales (SAF), han tomado gran auge dada su capacidad de incrementar múltiples servicios ecosistémicos (SE) (FAO 2015), respecto a los sistemas tradicionales. Es por ello que algunos autores han reconocido la importancia de los SAF como una alternativa para proveer SE como la producción de madera, frutas o forrajes, la regulación del microclima, aporte y ciclaje de nutrientes, secuestro y almacenamiento de carbono, provisión de hábitat y alimento para la fauna silvestre, conectividad del paisaje, aumentando los ingresos del productor por el aprovechamiento de productos maderables y no maderables, entre otros (Súarez y Somarriba 2002; Andrade y Ibrahim 2003; De Sousa et ál. 2015, Montagnini et ál. 2015). La verdadera necesidad de profundizar en el conocimiento de la diversidad funcional radica no sólo en su papel clave en el funcionamiento de los ecosistemas, sino también en su relación directa con el mantenimiento de la calidad de vida de las sociedades humanas (Díaz et ál. 2007).

Sin embargo, el potencial de brindar SE puede variar debido a la composición de sus atributos funcionales (Díaz y Cabido 2001). Debido a ello es importante evaluar la diversidad de los sistemas agroforestales a partir del enfoque funcional, especialmente en la región centroamericana donde el grado de participación de los árboles en las actividades agropecuarias es considerable. De acuerdo con Zomer et ál. (2014) en esta región, el área con cobertura de árboles mayor a 10% aumentó hasta convertirse en el 96% de todas las tierras agrícolas.

Esta investigación es la primera en estimar la diversidad funcional del componente de sombra en diversos sistemas agroforestales a lo largo de Centroamérica. Anteriormente solo se había realizado en sistemas de árboles en pasturas (Esquivel 2013). El presente estudio se enfoca en la evaluación de la diversidad funcional en SAF a lo largo de Centroamérica para visualizar su potencial relativo para proveer servicios ecosistémicos como el ciclaje de nutrientes y la captura de carbono con base en su diversidad funcional.

## **2. Metodología**

### **2.1. Bases de datos**

El desarrollo de esta investigación se llevó a cabo utilizando metadatos provenientes de dos bases de datos. La primera fue compilada de inventarios forestales de especies de sombra realizados en cuatro sistemas agroforestales (café, cacao, árboles en potreros y cercas vivas) en Belice, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá, compilada por ICRAF-CATIE a partir estudios que se han realizado en CATIE a través de proyectos de investigación y tesis. La segunda base (*Agroforestry Tree Functional Traits*), contiene información de los rasgos funcionales para

especies agroforestales; fue construida por ICRAF a partir de fuentes secundarias y datos de investigación realizadas en CATIE. Ambas bases se encuentran en proceso de publicación.

Las bases de datos de estos inventarios provienen de 12 fuentes, con un total de 33 autores que proporcionan información de 46 regiones y 328 localidades centroamericanas, para un total de 705 productores y 2 546 parcelas. En los metadatos iniciales de los inventarios forestales se identificaron 535 especies de las cuales se seleccionaron un total de 187 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 de Microsoft Access 2013; se buscó 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 por CATIE en la región.

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.

## **2.2. Elección de especies y parcelas**

De la base *Agroforestry Tree Functional Traits* se seleccionaron dos listas de especies: la primera con 94 especies las cuales contienen un vector completo de datos de rasgos funcionales (Anexo 4); con estas especies se calcularon los IDF. La segunda lista contiene 160 especies (Anexo 5), con las cuales se estimaron las medias ponderadas de la comunidad. Las especies seleccionadas representaron más del 80% de la abundancia en las parcelas seleccionadas. De acuerdo con el índice de masa (Grime 1998), estas especies influyen en mayor proporción sobre los procesos ecosistémicos (Walker et ál. 1999; Cornelissen et ál. 2003; Díaz et ál. 2006).

La selección de las parcelas apropiadas para ser incluidas en los análisis de los índices de diversidad funcional y taxonómica se realizó a través de tres filtros: El primero se hizo para las parcelas que, si bien contenían una de las especies abundantes en ellas, la mayor abundancia correspondía a una especie que no era de interés. El segundo filtro se realizó con el fin de identificar las parcelas que representarían el 80% de la abundancia de individuos identificados a nivel de nombre científico. Finalmente, el tercer filtro se hizo con el objetivo de identificar las parcelas con el 80% de abundancia de las especies de interés y que contenían la información completa de los rasgos seleccionados.

### **2.3. Elección de rasgos funcionales**

De la base *Agroforestry Tree Functional Traits* se seleccionaron cinco rasgos funcionales cuantitativos: el área específica foliar, el contenido de nitrógeno y fósforo foliar, la densidad específica de madera y la altura máxima de la planta. 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) y la fertilidad del suelo a través de descomposición, ciclado de nutrientes y acumulación de materia orgánica (Cornelissen et ál. 2003; Esquivel 2013).

### **2.4. Determinación de los índices de diversidad funcional**

Para la determinación de la diversidad funcional en los SAF bajo estudio en Centroamérica, se estimaron cuatro índices de diversidad funcional multidimensionales y multirasgos por parcela, ponderados por el número de individuos (abundancias). Los índices estimados fueron: riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve), divergencia funcional multirasgo (FDiv), propuestos por (Villéger et ál. 2008), y dispersión funcional (FDis) (Laliberté y Legendre 2010). Los valores de los rasgos fueron estandarizados previamente al cálculo de los índices multirasgos, debido a que estos poseen distintas unidades de medidas. Los índices fueron estimados en el programa FDiversity (Casanoves et ál. 2011b).

Debido a que el índice FEve requiere de al menos tres especies en cada parcela para poder calcular el árbol de recorrido mínimo (Villéger et ál. 2008) y en nuestro caso el 5,5% de las parcelas no cumplían con esta condición, fue necesario realizar una imputación de datos faltantes para estas parcelas. La imputación se realizó utilizando la técnica de descomposición en valor singular (SVD por sus siglas en inglés), usando la matriz de información de los cuatro índices multirasgos.

Posteriormente se determinó la asociación de los IDF con SAF y con cada país, a través de un análisis de componentes principales donde las variables que conformaban el vector multivariado fueron los IDF y se clasificaron por SAF-país. A partir de este análisis se construyó un gráfico biplot (Gabriel 1971). Luego se realizó un análisis de conglomerados para agrupar los SAF por país de acuerdo a sus IDF. La agrupación se realizó por medio del análisis de conglomerados jerárquicos usando el método de agrupamiento de Ward (1963) y la medida de distancia Euclídea. Para evaluar la significancia de los grupos conformados se utilizó un análisis multivariado (MANOVA) con las pruebas F aproximada de Wilks y la de comparación de vectores medios de Hotelling.

### **2.5. Estimación de las medias ponderadas de la comunidad**

La estimación de las medias ponderadas de la comunidad (conocida como CWM por sus siglas en inglés) (Garnier et ál. 2004), se realizó con una base de datos incompleta en rasgos de 160 especies, las cuales representan el 80% de la abundancia en 1 384 parcelas. La CWM se calculó

para cada uno de los rasgos seleccionados y se ponderó por la abundancia de las especies presentes en cada parcela perteneciente a un SAF y a un país.

Para evaluar la significancia de las medias ponderadas de la comunidad de los rasgos funcionales (SLA, LNC, LPC, H y DM), evaluados en cada combinación de sistema país, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) y la prueba de comparaciones DGC ( $p < 0,05$ ). Posteriormente se determinó la asociación de CWM de cada uno de los rasgos funcionales con cada combinación de SAF y país a través de un análisis de componentes principales, donde las variables fueron los CWM clasificados por SAF-país. A partir de este análisis se construyó un gráfico biplot (Gabriel 1971).

### **3. Resultados**

#### **Índices de diversidad funcional (IDF)**

El análisis de componentes principales para los IDF y su asociación con la combinación SAF y país, explicó el 87,6% de la varianza (Figura 8). El CP1 (eje X), explicó el 67,5% de la variabilidad; en este eje se observan tres patrones: en el primero se puede ver que las cercas vivas son las que presentan la menor diversidad; en el segundo se observa una diversidad funcional intermedia asociada a los árboles en pasturas de todos los países, a excepción de PA, que presentó una alta diversidad funcional; el tercer patrón mostró una alta diversidad en los SAF con café, cacao y árboles en pasturas en CR, BZ y PA respectivamente. Por su parte, el CP2 explicó el 18,1% de la variabilidad; en este eje se observa que el SAF con café presentó una alta variación de la DF en los tres países evaluados: en CR la DF es alta especialmente en riqueza funcional, en NI la DF en general es intermedia y en HN es muy baja. En el SAF con cacao también se observó una alta variación, que es baja en HN, PA y CR; e intermedia en HN y NI.

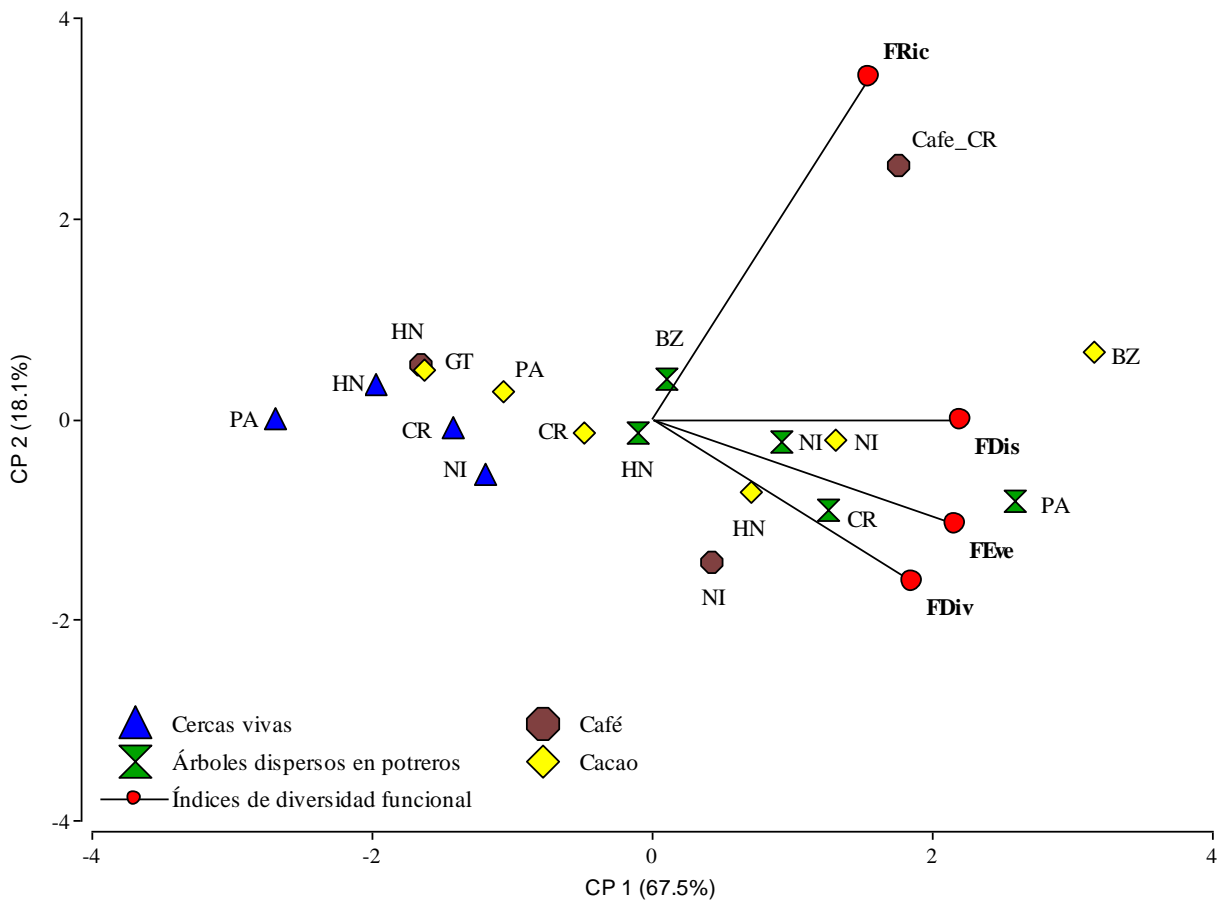


Figura 8. Biplot obtenido mediante el análisis de componentes principales con los IDF (*FRic*= riqueza funcional, *FEve*= equidad funcional, *FDiv*= divergencia funcional multirasgo (*FDiv*) y *FDis*= dispersión funcional) en los SAF y los países (*CR*=Costa Rica, *GT*=Guatemala, *HN*=Honduras, *NI*=Nicaragua, *PA*=Panamá).

El análisis de conglomerados jerárquicos considerando los cuatro IDF multivariados permitió agrupar los sistemas agroforestales por país en tres grupos (Figura 9). El grupo uno se caracteriza por agrupar el SAF con cacao de Nicaragua, Honduras y Costa Rica; el SAF de árboles en pasturas de Nicaragua, Costa Rica, Honduras y Belice; y el SAF con café de Nicaragua. El grupo dos está conformado por los SAF con café en Costa Rica, el de cacao en Nicaragua y el de árboles en pastura en Panamá. El grupo tres agrupó las cercas vivas de Panamá, Nicaragua, Costa Rica y Honduras y el cacao de Panamá y Guatemala.

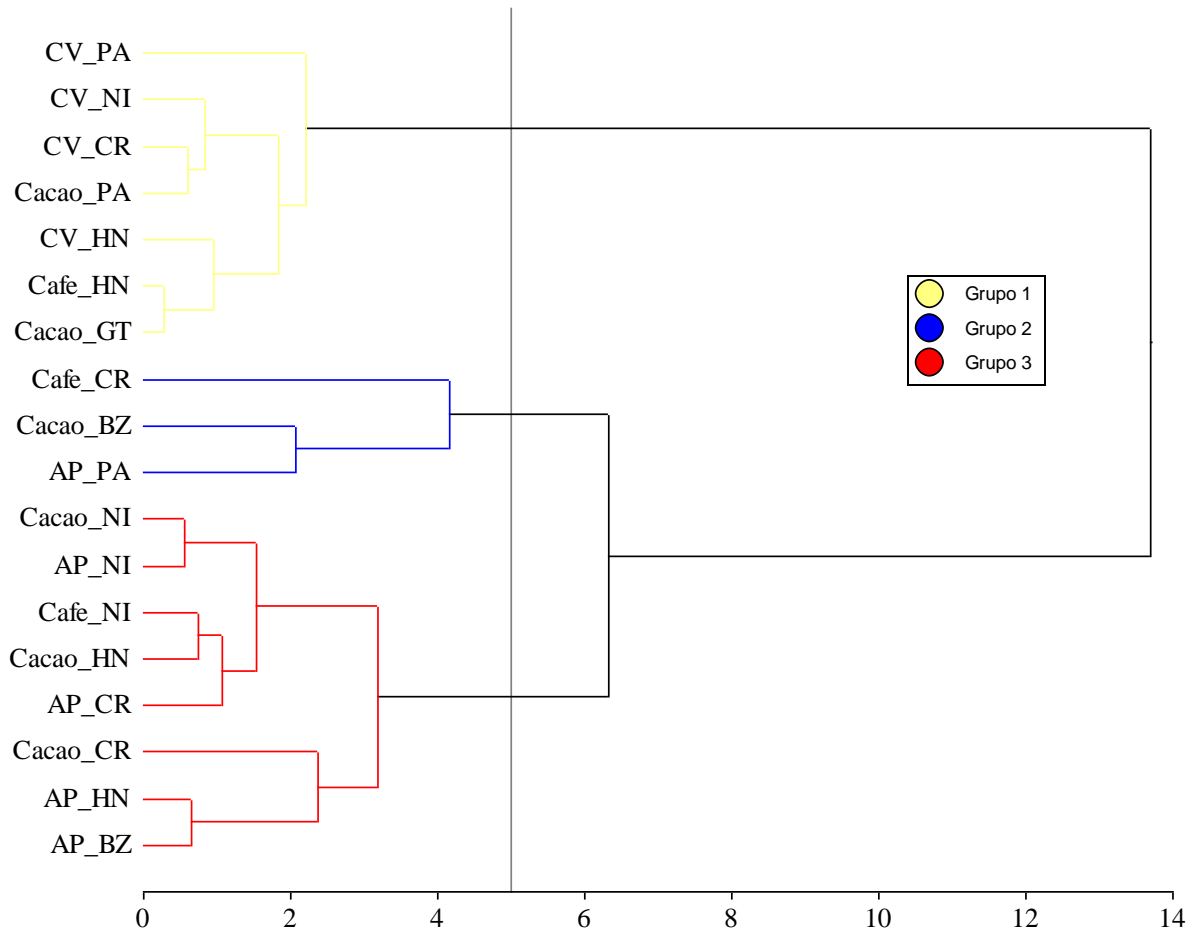


Figura 9. Dendrograma obtenido por medio de un análisis de conglomerados jerárquicos (distancia Euclídea y método de Ward) usando los IDF ( $FRic$ = riqueza funcional,  $FRic$ = riqueza,  $FEve$ = equidad funcional,  $FDiv$ = divergencia funcional multirasgo ( $FDiv$ ) y  $FDis$ = dispersión funcional).

El MANOVA realizado para determinar diferencias entre los grupos conformados a partir de los índices multirasgos  $FRis$ ,  $FEve$ ,  $FDis$  y  $FDiv$  permitió encontrar diferencias significativas ( $p=0,0001$ ) entre los tres grupos formados (Cuadro 9). El grupo uno, donde se agrupa la mayoría de las cercas vivas, posee valores bajos de riqueza, equidad, divergencia y dispersión funcional; el grupo dos se caracteriza por tener alta diversidad y el tres por tener valores intermedios.



*Cuadro 9. MANOVA para las proporciones de los TFP por país y prueba de comparación de vectores medios de Hotelling*

<b>Grupo</b>	<b>FRic</b>	<b>FEve</b>	<b>FDiv</b>	<b>FDis</b>	<b>n</b>	
1	1,13	0,40	0,58	0,65	500	A
2	2,86	0,61	0,57	1,27	31	B
3	1,19	0,60	0,70	1,08	468	C

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

### **Medias ponderadas de la comunidad**

En el ANOVA realizado para comparar los efectos de los SAF y países, permitió encontrar diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre las CWM de los rasgos funcionales SLA, LNC, LPC, H y DM (Cuadro 10). La CWM del área foliar específica presentó mayor valor en los SAF con café en Costa Rica; en el caso de las cercas vivas en este país, el valor fue intermedio; en las demás combinaciones de SAF y país los valores fueron estadísticamente iguales y de menor valor.

En el caso de las CWM del contenido de nitrógeno foliar, los SAF con mayores valores fueron las CV en PA y HN, café en NI y CR y cacao en PA y GT. El SAF con cacao presentó el menor valor del LNC. Los valores más altos de las medias ponderadas del contenido de fósforo foliar se presentan en las CV en BZ, cacao en PA y los AP en BZ; los valores más bajos son los de las CV en HN, CR; café en CR y cacao en GT y BZ.

Finalmente, se observó que los valores más altos de las CWM de la altura máxima corresponden a los árboles en pasturas y cercas vivas en BZ. Mientras que los valores mínimos se observaron en CV en PA y HN y cacao en GT. Finalmente, el SAF con cacao se destacó por presentar las mayores densidades de madera, especialmente en GT, seguido por el cacao en HN y PA. Las especies arbóreas presentes en los SAF con café en CR presentaron las densidades específicas más bajas.

Cuadro 10. Medias ponderadas de la comunidad, E.E y letras indicando medias iguales (DGC,  $p < 0,05$ ) para los rasgos funcionales evaluados en cada combinación de SAF y país

SAF_País	SLA	LNC	LPC	H	DM
AP_BZ	12,72 ± 11,94 C	26,44 ± 25,02 B	1,68 ± 1,60 A	33,98 ± 32,44 A	0,76 ± 0,72 C
AP_CR	11,53 ± 11,01 C	24,97 ± 24,01 B	1,38 ± 1,32 C	25,28 ± 24,22 C	0,82 ± 0,80 C
AP_HN	12,26 ± 10,94 C	22,57 ± 20,17 C	1,18 ± 1,04 D	26,40 ± 23,86 C	0,75 ± 0,69 C
AP_NI	11,83 ± 11,37 C	25,30 ± 24,46 B	1,34 ± 1,30 C	27,19 ± 26,27 C	0,78 ± 0,76 C
AP_PA	15,77 ± 11,49 C	25,86 ± 18,06 C	1,53 ± 1,07 C	29,61 ± 20,99 C	0,75 ± 0,55 C
Cacao_BZ	10,27 ± 7,79 C	15,78 ± 11,28 D	1,02 ± 0,76 D	26,93 ± 21,95 C	0,84 ± 0,72 C
Cacao_CR	12,15 ± 9,43 C	26,81 ± 21,87 B	1,48 ± 1,20 C	27,47 ± 22,01 C	0,87 ± 0,75 C
Cacao_GT	12,14 ± 11,66 C	29,09 ± 28,23 A	1,13 ± 1,07 D	19,20 ± 18,24 D	1,00 ± 0,98 A
Cacao_HN	11,45 ± 10,99 C	25,72 ± 24,90 B	1,31 ± 1,27 C	24,69 ± 23,77 C	0,90 ± 0,88 B
Cacao_NI	11,92 ± 11,26 C	24,83 ± 23,63 B	1,39 ± 1,33 C	26,13 ± 24,81 C	0,80 ± 0,78 C
Cacao_PA	11,52 ± 10,68 C	28,39 ± 26,85 A	1,81 ± 1,73 A	31,02 ± 29,32 B	0,91 ± 0,87 B
Café_CR	18,67 ± 17,53 A	30,23 ± 28,15 A	1,21 ± 1,09 D	29,23 ± 27,01 C	0,58 ± 0,54 D
Café_HN	12,59 ± 11,89 C	26,87 ± 25,59 B	1,50 ± 1,42 B	30,40 ± 28,98 B	0,75 ± 0,71 C
Café_NI	13,27 ± 12,61 C	28,28 ± 27,08 A	1,53 ± 1,47 B	26,54 ± 25,22 C	0,76 ± 0,74 C
CV_BZ	14,96 ± 8,90 C	30,13 ± 19,11 B	2,17 ± 1,53 A	46,16 ± 33,96 A	0,82 ± 0,54 C
CV_CR	16,12 ± 15,66 B	21,30 ± 20,48 C	1,18 ± 1,14 D	27,54 ± 26,62 C	0,59 ± 0,57 D
CV_HN	12,97 ± 11,89 C	30,13 ± 28,15 A	1,25 ± 1,13 D	20,65 ± 18,45 D	0,86 ± 0,82 C
CV_NI	13,39 ± 12,73 C	24,71 ± 23,49 B	1,32 ± 1,24 C	28,09 ± 26,79 C	0,69 ± 0,67 C
CV_PA	12,81 ± 11,29 C	30,77 ± 28,01 A	1,33 ± 1,17 C	19,41 ± 16,45 D	0,77 ± 0,71 C

La asociación entre las medias ponderadas de la comunidad con cada uno de los SAF en estudio se determinó a través de un biplot obtenido mediante un análisis de ACP, el cual explicó el 70,7% de la variabilidad (Figura 10). En este biplot se observa que el cacao es el SAF que tiene las mayores densidades de madera y las SLA más bajas; las alturas y los contenidos de nitrógeno y fósforo foliar son bajos en este sistema en la mayoría de los países, excepto Panamá. Las especies forestales presentes en las cercas vivas en Belice se caracterizan por tener altas concentraciones de fósforo y nitrógeno en sus hojas y áreas foliares específicas altas; además, son las especies con mayor altura y menor densidad de madera. En Costa Rica y Nicaragua este SAF presenta las mayores áreas foliares específicas, contenidos de nutrientes intermedios y densidades de madera bajas. Por su parte, las cercas vivas en Panamá y Honduras tienen bajos contenidos de nutrientes en sus hojas, son de porte pequeño y tienen densidades moderadamente altas.

El sistema agroforestal con café en Costa Rica tiene los valores más altos de las características foliares en estudio (SLA, LPC y LNC), las densidades de madera más bajas y las mayores alturas. En Nicaragua y Honduras los SAF con café se caracterizan por tener especies de porte mediano y DM y rasgos foliares intermedios. La estimación de medias ponderadas de los contenidos de nutrientes (N y P) presentan valores bajos en pasturas de Costa Rica, Nicaragua, Honduras y Panamá y bajas en las alturas máximas de las especies. En Belice, los árboles en pasturas tienen altos contenidos de nutrientes en sus hojas (N y P) y medias ponderadas altas de SLA; las alturas son también mayores. En general las densidades de la madera de este SAF en cada uno de los países son intermedias.

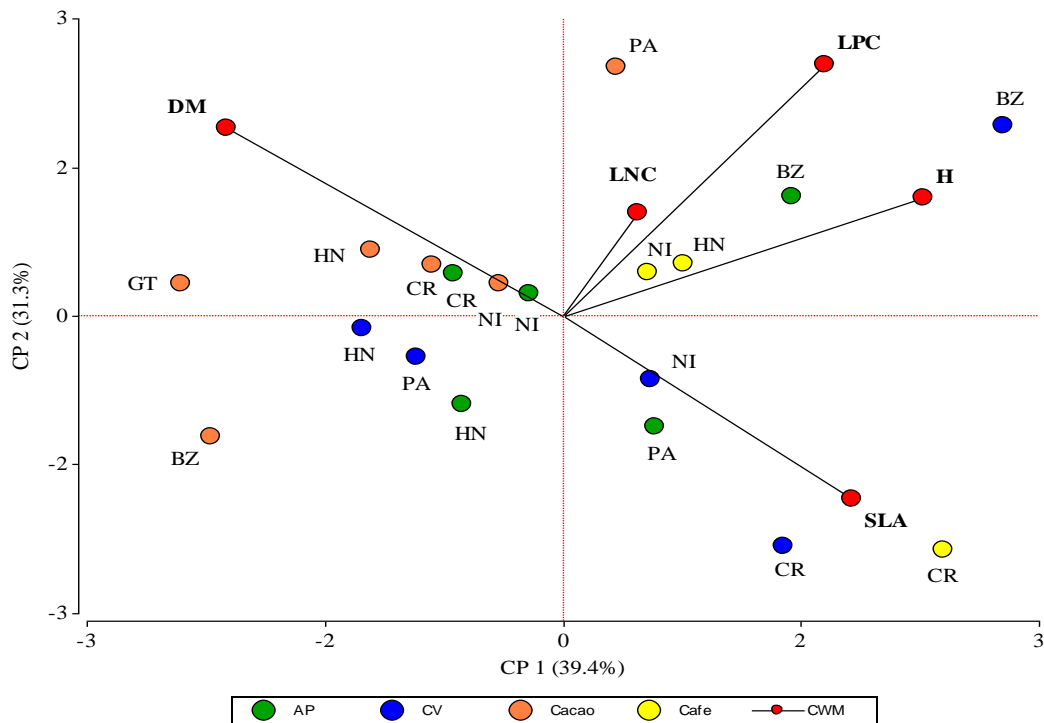


Figura 10. Análisis de componentes principales con las CWM=medias ponderadas de la comunidad de los rasgos funcionales (SLA= área foliar específica, LNC=contenido de nitrógeno foliar, LPC=contenido de fósforo foliar, DM=densidad de madera, H=altura máxima) y la combinación de SAF y país (CR=Costa Rica, BZ\_ Belice, GT=Guatemala, HN=Honduras, NI=Nicaragua, PA=Panamá).

#### 4. Discusión

##### *Tendencias de la diversidad funcional en los principales sistemas agroforestales de Centroamérica*

Los resultados obtenidos en las estimaciones de los IDF de los sistemas agroforestales de café y cacao indican que la diversidad funcional no depende del país. Sin embargo, los árboles en pastura (excepto Panamá) y las cercas vivas presentaron una diversidad funcional similar independiente del país donde son manejados.

Las CV, presentaron los menores índices que se justifican, por ejemplo, por la composición homogénea que este SAF tiende a presentar, lo que, desde el punto de vista del productor, reduce los costos de manejo (Beer et ál. 2012). Pese a lo anterior, las cercas vivas multiestrato (aquellas donde hay más de una especie manejada) tienen una contribución comprobada de generación de servicios ecosistémicos como disponibilidad de alimento y hábitat para la fauna (Medina et ál. (2007); Sáenz et ál. (2007); Tobar et ál. (2007); Vílchez et ál. (2014) y Martínez et ál. (2016). Además, Harvey et ál. (2004), Harvey et ál. (2005) y Ramírez et ál. (2011), reconocen el importante aporte de las CV en la estructura y conectividad de los paisajes. No obstante, su principal beneficio está relacionado con la productividad de los sistemas. De acuerdo con Camero et ál. (2001), las cercas vivas en la región centroamericana tienen un alto potencial para la producción de forraje para la alimentación animal, la cual puede variar entre 3,5 y 6,0 t km<sup>-1</sup> de materia seca. La provisión de madera es otro de los beneficios de las cercas vivas ya que proporciona ingresos adicionales provenientes de áreas poco utilizadas de la finca (Alonzo e Ibrahim 2001; Ibrahim y Pezo 2012; De Sousa et ál. 2015).

El SAF de árboles en pasturas en la mayoría de los países se caracterizó por presentar la mayor divergencia funcional y valores intermedios de riqueza, equidad y dispersión, a excepción de Panamá, donde la diversidad funcional fue alta. La alta divergencia funcional de este grupo fue determinada por las abundancias de las especies en el espacio de los rasgos (Villéger et ál. 2008). Lo anterior reflejó un alto grado de diferenciación de nicho en las especies dominantes; este patrón podría reducir la competencia e incrementar la magnitud de los procesos en el ecosistema como resultado de un uso más eficiente de los recursos (Mason et ál. 2005).

En nuestro estudio, el SAF con mayor abundancia de especies arbóreas fueron las pasturas, debido probablemente a que la mayoría de los árboles en potreros de la región centroamericana provienen de regeneración natural y, en una menor proporción, son plantados (Ibrahim y Pezo 2012). La permanencia de los árboles en las pasturas depende del interés del productor, ya sea para sombra del ganado, forraje o producción de madera entre otros (De Sousa et ál. 2015). Por lo anterior en la mayoría de los casos, las especies más frecuentes en las pasturas centroamericanas tienen características funcionales similares; por ejemplo, *C. alliodora*, *Guazuma ulmifolia* y *Enterolobium cyclocarpum* tienen áreas foliares específicas de 10,64 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>, 11,43 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup> y 11,78 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>, respectivamente y densidades de madera de 30 g cm<sup>-3</sup>, 26 g cm<sup>-3</sup> y 34,38 g cm<sup>-3</sup>. Esta similitud de rasgos funcionales de estas especies responde a la tendencia de la diversidad funcional de este SAF obtenida en nuestros resultados. Por su parte, los altos valores de los índices

de diversidad funcional en los AP de Panamá se deben a la alta variabilidad de los rasgos estudiados; las pasturas en Panamá están constituido por especies adquisitivas de porte bajo así como intermedias (Artículo 1).

Los sistemas agroforestales con mayor variación en cuanto a su diversidad funcional fueron el cacao y el café, lo cual evidencia que la diversificación de los SAF depende de factores sociales, culturales y económicos de los países. La alta diversidad funcional en el sistema agroforestal con café en Costa Rica y cacao en Belice, se debe a la presencia de especies con valores extremos de los rasgos funcionales (Pla et ál. 2012), Por ejemplo, en caso del café especies como *Cordia alliodora* tiene un área específica foliar de  $10,64 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$  y una densidad específica de la madera de  $0,62 \text{ g cm}^{-3}$ , mientras que *Erythrina poeppigiana* alcanza valores de  $20,76 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$  y  $0,31 \text{ g cm}^{-3}$ , respectivamente. En caso del SAF con cacao en Belice, la alta diversidad de rasgos se debe a la presencia de especies conservativas como *C. alliodora* y *Anacardium excelsum* y palmas como *Cocos nucifera* y *Attalea cohune* (Artículo 1).

Respecto a la alta equidad que presentan los SAF (café en Costa Rica y cacao en Belice), se puede inferir que las abundancias de las especies de los tres sistemas que conforman este grupo se distribuye equitativamente en el espacio funcional (Villéger et ál. 2008). Por su parte, la dispersión funcional de las especies de estos sistemas en el espacio de los rasgos fue alta, debido a que la distancia promedio de cada especie al centroide de la comunidad es mayor dentro del espacio de los rasgos en estudio (Laliberté y Legendre 2010).

#### ***Medias ponderadas de la comunidad de los rasgos asociados a la captura y almacenamiento de carbono y al ciclaje de nutrientes en el suelo***

La densidad de la madera puede relacionarse con diferentes servicios ecosistémicos, y principalmente, con el almacenamiento de carbono (Fearnside 1997; Chave et ál. 2006). Especies con maderas densas tienen la capacidad de almacenar más carbono debido a que invierten más recursos en la construcción de sus estructuras y brindan el servicio por más tiempo debido a su longevidad (Fearnside 1997; Pérez-Harguindeguy et ál. 2013). En nuestro estudio, los sistemas agroforestales con mayor potencial para proveer este servicio fueron los SAF con cacao en los seis países evaluados, ya que presentaron las mayores medias ponderadas de densidad de madera; en estos SAF se destacó la presencia de especies maderables (en su mayoría pioneros de larga vida) (Somarriba et ál. 2014) como *C. alliodora* ( $0,62 \text{ g cm}^{-3}$ ) y *C. odorata* ( $0,66 \text{ g cm}^{-3}$ ), y frutales como *Pouteria sapota* ( $0,90 \text{ g cm}^{-3}$ ) y *Mangifera indica* ( $0,57 \text{ g cm}^{-3}$ ).

Resultados similares fueron obtenidos en estudios realizados en SAF con *Theobroma cacao* en el Perú (Concha et ál. 2007) y en Costa Rica (Arce et ál. 2008), en los cuales se determinó su potencial para la captura de carbono. De acuerdo con Somarriba et ál. (2013), en Centroamérica los árboles maderables y frutales plantados en SAF con cacao almacenan el 65% de carbono superficial. Especies como *C. alliodora* y *C. odorata* han sido las más plantadas en los cacaotales de la región centroamericana (Suárez 2001; Niehaus 2011; Sáenz 2012; Cerda et ál. 2014) debido a su exitosa adaptabilidad a los ciclos agrícolas y a los múltiples beneficios que genera a los

agricultores, especialmente madera de alta calidad y altos rendimientos del cultivo (Gockowski y Sonwa 2008; Ruf 2011; Somarriba et ál. 2014).

Los rasgos foliares como el área foliar específica, los contenidos de nitrógeno y fósforo, y la altura máxima que pueden alcanzar las plantas, están relacionados positivamente con los procesos de ciclado de nutrientes en el suelo (Cornelissen et ál. 2003; Wright et ál. 2004; Celentano et ál. 2011; Lorenzo et ál. 2014 y Díaz et ál. 2016); es decir, que especies de porte alto, con gran área específica foliar y un alto contenido de nutrientes en sus hojas, son consideradas importantes en el proceso de ciclado de nutrientes. Teniendo en cuenta lo anterior, en Costa Rica los SAF con café y las cercas vivas tiene un alto potencial para proveer nutrientes al suelo, especialmente nitrógeno, debido a que las especies presentes en estos sistemas agroforestales, además de ser fijadoras de nitrógeno, tienen las mayores áreas foliar específicas, como es el caso de *Erythrina poeppigiana* con  $20,76 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$ , *Inga vera*  $15,17 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$  e *Inga pavoniana*  $18,60 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$ . Por tanto, estas especies tienen altas tasas fotosintéticas, una corta longevidad de la hoja y una baja inversión de carbono en compuestos secundarios importantes como taninos y ligninas (Wright et ál. 2004; Pérez-Harguindeguy et ál. 2013). De acuerdo con el estudio realizado por Imbach et ál. (1998), los árboles de *E. poeppigiana* presentes en el dosel de sombra en los cafetales en Costa Rica, han sido considerados como una práctica efectiva para la conservación de suelos, ya que reducen entre el 80 y 70% las pérdidas de suelo con respecto al cafetal sin sombra; gracias a la incorporación de nitrógeno al suelo a través de los nódulos de las raíces y a la producción de gran cantidad de follaje como mantillo que aumenta los contenidos de materia orgánica y disminuye la erosión del suelo, especialmente en laderas.

Por su parte, los SAF con cercas vivas y árboles en pasturas en Belice y los SAF con cacao en Panamá, poseen especies con altos contenidos de nutrientes en sus hojas. Por ejemplo, *G. sepium* tiene  $34,96 \text{ mg g}^{-1}$  y  $1,20 \text{ mg g}^{-1}$ , *C. odorata*  $27,23 \text{ mg g}^{-1}$  y  $2,20 \text{ mg g}^{-1}$ , *C. alliodora*  $31,06 \text{ mg g}^{-1}$  y  $1,99 \text{ mg g}^{-1}$  y *Enterolobium cyclocarpum*  $39,47 \text{ mg g}^{-1}$  de LNC y  $1,36 \text{ mg g}^{-1}$  de LPC, respectivamente. Lo anterior conlleva un mayor rendimiento en los procesos fotosintéticos y mayores tasas de descomposición de las hojas en el sistema; además, los altos contenidos de nutrientes foliares de estas especies son determinantes en el crecimiento de las plantas (Pérez-Harguindeguy et ál. 2013; Salgado 2015). Estos resultados validan los nuestros ya que estas especies son las que poseen las mayores medias ponderadas de alturas máximas (entre 45,6 y 32,44 m). Esta característica funcional también es clave en el proceso de ciclado de nutrientes.

## **5. Conclusiones**

La diversidad funcional de los principales sistemas agroforestales no depende del país, sino del tipo de sistema.

Los sistemas agroforestales con mayor variación en cuanto a su diversidad funcional fueron el cacao y el café, lo cual evidencia que la diversificación de los SAF depende de factores sociales, culturales y económicos de los países. Los sistemas agroforestales con cercas vivas y árboles dispersos en pasturas presentaron la menor diversidad funcional.

Los resultados de las CWM dan lineamientos para la valoración de los SAF considerando su provisión de servicios ecosistémicos en la región centroamericana.

Los sistemas agroforestales con mayor potencial para la provisión de captura y almacenamiento de carbono son los sistemas con cacao en Belice, Costa Rica, Guatemala, Honduras y Panamá ya que cuentan con especies con altas densidades de madera. Por su parte, el cacao en Panamá, árboles en pastura en Belice y café en Nicaragua y Honduras se destacan por tener gran potencial para optimizar el ciclado de nutrientes.

Los resultados anteriores son un aporte importante que permiten promover la implementación de sistemas agroforestales con una alternativa que permita incrementar los servicios ecosistémicos en la región centroamericana.

## 6. Referencias

- Alonzo, Y; Ibrahim, M. 2001. Potential of silvopastoral system for economic dairy production in Cayo, Belize and constraints for their adoption. In Ibrahim M. (ed). Silvopastoral systems for restoration of degraded tropical pasture ecosystems. International Symposium on Silvopastoral System (2001, San José, CR). Memorias. p. 465-470.
- Andrade, HJ; Ibrahim, M. 2003. ¿Cómo monitorear el secuestro de carbono en los sistemas silvopastoriles? *Agroforestería en las Américas* 1039(40):109-116.
- Arce, N; Ortiz, E; Villalobos, M; Cordero, S. 2008. Existencias de carbono en charrales y sistemas agroforestales de cacao y banano de fincas indígenas bribri y cabécar de Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* no. 46:30-33.
- Beer, J; Harvey, C; Ibrahim, M; Harmand, JM; Somarriba, E; Jiménez, F. 2003. Servicios ambientales de los sistemas agroforestales. *Agroforestería en las Américas* 10(37-38):80-87.
- 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.
- Camero, A; Ibrahim, M; Kass, M. 2001. Improving Rumen Fermentation and Milk Production with Legume-Tree Fodder in the Tropics. *Agroforestry Systems* 51:157-166.
- Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo JA. 2011a. Diversidad funcional y servicios ecosistémicos en: valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 2011. 84 p. (Serie técnica. Informe técnico/ CATIE; no.384).
- Casanoves, F; Pla, L y Di Rienzo, JA. 2011b. FDiversity: a softwar package for the integrated analysis of funcional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(3):233-237.
- Celentano, D; Zahaw, RA; Finegan, B; Casanoves, F; Ostertag, R; Cole, RJ; Holl, KD. 2011. Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto de diferentes modelos en la producción, acumulación y descomposición de hojarasca. *Biología Tropical* 59 (3). (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744).
- Cerda, R; Deheuvels, O; Calvache, D; Niehaus, L; Sáenz, Y; Kent, J; Vilchez, S, Villota, A; Martinez, C; Somarriba, E. 2014. Contribution of cocoa agroforestry systems to family income and domestic consumption: looking toward intensification. *Agrofor Syst* 88(6):957-981. doi: 10.1007/s10457-014-9691-8.
- Chapin III, FS; Zavaleta, ES; Eviner, VT; Naylor, RL; Vitousek, PM; Reynolds, HL; Hooper, DU; Lavorel, S; Sala, OE; Marck, M; Hobbie, SE; Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 4056783:234-242.
- Chave, J; Muller-Landau, HC; Baker, TR; Easdale, TA; Steege, Ht y Webb, CO. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications* 166:2356-2367.



- Concha, JY; Alegre, JC; Pocomucha, V. 2007. Determinación de las reservas de carbono en la biomasa aérea de sistemas agroforestales de *Theobroma cacao* L. en el departamento de San Martín, Perú. *Ecología Aplicada* 6(1-2), 75-82.
- Córdova-Tapia, F; Zambrano, L. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Revista Ecosistemas* 24(3):78-87.
- Cornelissen, J; Lavorel, S; Garnier, E; Diaz, S; Buchmann, N; Gurvich, D; Reich, P; Ter Steege, H; Morgan, H y 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.
- De Sousa, K; Detlefsen, G; De Melo, E; Filho, V; Tobar, D y Casanoves, F. 2015. Timber yield from smallholder agroforestry systems in Nicaragua and Honduras. *Agroforestry Systems* 90(2):207-218.
- 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; Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 48:1300-1305.
- 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.
- 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 y Gorné, L. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529(7585):167-171.
- 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>.
- Esquivel, MJ. 2013. Vegetative and dispersal functional niches of tree species in seasonal tropical pastures (No. Thesis E77pl). CATIE, Turrialba (Costa Rica) Bangor University, Bangor (Reino Unido).
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, Italia). 2015. Promoviendo la agroforestería en la agenda política – Una guía para tomadores de decisiones. Roma, Italia. 45p. (Documentos de trabajo en agroforestería, no. 1).
- Fearnside, PM. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 90:59-87.
- 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.
- Garnier, E; Cortez, J; Billès, G; Navas, M-L; Roumet, C; Debussche, M; Laurent, G; Blanchard, A; Aubry, D; Bellmann, A; Neill, C; Toussaint, J-P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9):2630-2637.
- Gockowski, J; Sonwa, D. 2008. Biodiversity and smallholder cocoa production systems in West Africa., Sustainable tree crop program, Working paper series 6 (Version January. International Institute of Tropical Agriculture (IITA), Accra, p 21
- Grime, J. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystem: immediate filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902-910
- Harvey, CA.; Villanueva, C; Villacís, J; Chacón, M; Muñoz, D; López, M; Ibrahim, M; Taylor, R; Martínez, JL; Navas, A; Sáenz, J; Sánchez, D; Medina, A; Vílchez, S; Hernández, B; Pérez, A; Ruiz, A; López, F; Lang, I; Kunth, L; Sinclair, FL. 2005. Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes in Central America. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 111:200-230.
- Harvey, CA; Tucker, NI; Estrada, A. 2004. Live fences, isolated trees, and windbreaks: tools for conserving biodiversity in fragmented tropical landscapes. *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington, DC, 261-289.
- Hooper, D; Vitousek, P. 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* 68:121–149.
- Hooper, DUF; Chapin, S; Ewel, JJ; Hector, A; Inchausti, P; Lavorel, S; Lawton, JH; Lodge, DM; Loreau, M; Naeem, S; Schmid, B; Setälä, H; Symstad, AJ; Vandermeer, J; Wardle, DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Ibrahim, M; Pezo, D. 2012. Producción de madera en sistemas agroforestales de Centroamérica. Detlefsen, G y Eduardo Somarriba, E (eds). Turrialba, Costa Rica, CATIE. 244 p. (Serie técnica. Manual técnico no. 109).
- Imbach, AC; Fassbender, HW; Beer, JW; Borel-Béguin, R; Bonnemann, A. 1989. Sistemas agroforestales de café (*Coffea arabica*) con laurel (*Cordia alliodora*) y café con poró (*Erythrina poeppigiana*) en Turrialba, Costa Rica. VI. Balances hídricos e ingreso con lluvia y lixiviación de elementos nutritivos. *Agroforestry systems of coffee with Cordia alliodora and coffee with Erythrina poeppigiana in Costa Rica. VI. Water balance and leaching of nutrients*. Turrialba 39(3):400-414.
- Kattge, J et ál. 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905–2935.
- Laliberté, E; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299-305.

- Lavorel, S. Grigulis, K. McIntyre, S. Williams, N. S. Garden, D. Dorrough, J. Berman, S. Quétier, F. Thébault, A. Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field - methodology matters! *Functional Ecology* 22:134- 147.
- 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.
- 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. Disponible en doi: 10.1017/S0266467413000771.
- Martínez, A; DeClerck, F; Vierling, K; Leal, L; Vílchez, S; Avelino, J. Bird functional diversity supports pest control services in a Costa Rican coffee farm. (en línea). 2016. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 235:277-288. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2016.10.029>.
- Mason, NWH; Mouillot, D; Lee, WG; Wilson, B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118.
- McGill, BJ; Enquist, BJ; Weiher, E; Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178–185.
- Medina, A; Harvey, CA; Sánchez, D; Vílchez, S; Hernández, B. 2007. Bat diversity and movement in a Neotropical agricultural landscape. *Biotropica* 39(1):120–128.
- Montagnini, F; Somarriba, E; Murgueitio, E; Fassola, H; Eibl, B. 2015. *Sistemas agroforestales. Funciones productivas, socioeconómicas y ambientales*. Turrialba, Costa Rica, CATIE. Editorial CIPAV, Cali, Colombia. 454 p. (Serie técnica. Informe técnico, no. 402).
- Niehaus, L. 2011. Contribution of cacao (*Theobroma cacao*) agroforestry systems to the household economy of smallscale producers in Central America: the case of Bocas del Toro, Panama. Thesis, Norwegian University of Life Sciences, Oslo, p 76
- Pakeman, RJ. 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology* 99(5):1143-1151.
- 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 y Cornelissen, JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 613:167
- Pla, L; Casanoves, F; Di Rienzo, J. 2012. Functional diversity indices. *In Quantifying Functional Biodiversity* Netherlands, Springer. p. 27-51.
- Ramírez, LR; Casanoves, F; Harvey, CA; Chacón, M; Soto, G; DeClerck, F. 2011. Efecto de la diversidad arbórea y la distancia al bosque de los sistemas silvopastoriles sobre la

- conservación de aves residentes de Matiguás, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* 48:36-45.
- Reed, SC; Vitousek, PM; Cleveland, CC. 2011. Are patterns in nutrient limitation belowground consistent with those aboveground: results from a 4 million year chronosequence. *Biogeochemistry* 106(3):323-336.
- Ricotta, C. 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6(5):479-486.
- Ruf, FO. 2011. The myth of the complex cocoa agroforest: the case of Ghana. *Hum Ecol* 39:373-388.
- Sáenz, JC; Villatoro, F; Ibrahim, M; Fajardo, D; Pérez, M. 2007. Relación entre las comunidades de aves y la vegetación en agropaisajes dominados por la ganadería en Costa Rica, Nicaragua y Colombia. *Agroforestería en las Américas* 45:37-48.
- Sáenz, YI. 2012. Aporte del cacaotal en la economía familiar y nutrición familiar en Waslala, Nicaragua. Tesis MSc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 119 p.
- Salgado, B. 2015. Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. In *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 12-35.
- Somarriba, E; Cerda, R; Orozco, L; Cifuentes, M; Dávila, H; Espina, T; Mavisoy, H; Ávila, G; Alvarado, E; Poveda, V; Astorga, C; Say, E, Deheuvels, O. 2013. Carbon stocks and cocoa yields in agroforestry systems of Central America. *Agric Ecosyst Environ* 173:46-57.
- Somarriba, E; Suárez-Islas, A; Calero-Borge, W; Villota, A; Castillo, C; Vílchez, S; Deheuvels, Cerda, R. 2014. Cocoa-timber agroforestry systems: *Theobroma cacao*-*Cordia alliodora* in Central America. *Agroforestry Systems* 88(6):1001-1019.
- Suárez, A. 2001. Aprovechamiento sostenible de madera de *Cordia alliodora* y *Cedrela odorata* de regeneración natural en cacaotales y bananales de indígenas de Talamanca, Costa Rica. Thesis MSc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 74 p.
- Suárez, A; Somarriba, E. 2002. Aprovechamiento sostenible de madera de *Cordia alliodora* de regeneración natural en cacaotales y bananales de indígenas de Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* (35-36):50-54.
- Tilman, D; Knops, J; Wedin, D; Reich, P; Ritchie, M.; Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:1300-1302.
- Tobar, D; Ibrahim, M; Casasola, F. 2007. Diversidad de mariposas en un paisaje agropecuario del Pacífico Central de Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 45:58-65.
- Vílchez, S; CA, Harvey; F, Casanoves; Saenz, J; D, Sánchez; Medina, A; Hernández. 2014. Consistency in bird use of tree cover across agricultural landscapes. *Ecological Applications*. 24 (1) 158-168.

- Villéger, S; Mason, NW; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290-2301.
- 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.
- Wright, I; Reich, P; Westoby, M; Ackerly, D; Baruch, Z; Bongers, F; Bares, J; Chapin, T; Cornelissen, J; Diemer, M; Flexas, J; Eric Garnier, E; Groom, P; Gulias, J; Hikosaka, k; Lamont, B; Lee, T; Lee, W; Lusk, C; Midgley, J; Navas, M; Niinemets, U; Oleksyn, J; Osada, N; Poorter, H; Poot, P; Prior, L; Pyankov, V; Roumet, C; Thomas, S; Tjoelker, M; Veneklaas, E; Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428(6985):821-827.
- Zomer, RJ; Trabucco, A; Coe, R; Place, F; van Noordwijk M; Xu, JC. 2014. Trees on farms: an update and reanalysis of agroforestry's global extent and socio-ecological characteristics (en línea). Bogor, Indonesia, World Agroforestry Centre (ICRAF) Southeast Asia Regional Program. (Working Paper 179). Disponible en DOI: 10.5716/ WP14064.