

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

“Diversidad y almacenamiento de carbono, en dos sitios con diferente grado de intensificación de uso de suelo de Nicaragua”

Tesis sometida a consideración de la División de Educación y el Programa de Posgrado como requisito para optar por el grado de

MAGISTER SCIENTIAE
en Agroforestería y Agricultura Sostenible

Por

Caicedo Albán Willan Javier


TURRIALBA, COSTA RICA

2016


Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

MAGISTER SCIENTIAE EN AGROFORESTERÍA Y AGRICULTURA SOSTENIBLE


FIRMANTES:



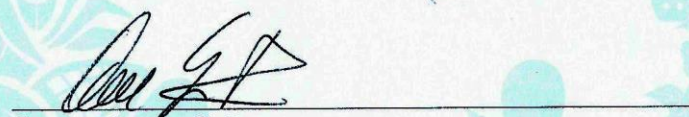
Jenny Ordoñez, Ph.D.
Directora de tesis




Bryan Finegan, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



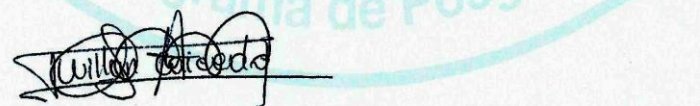
Miguel Cifuentes J., Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Geovana Carpeño, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Francisco Jiménez, Dr. Sc.
Decano Programa de Posgrado



Willan Caicedo Albán
Candidato

DEDICATORIA

*A DIOS que ha derramado bendiciones, amor y sabiduría en mí,
y por ser el guía de mi vida.*

*A mi madre Lida por toda su fortaleza, paciencia y sabiduría
para siempre salir adelante.*

*A mi padre Willan por todo su apoyo incondicional,
y las palabras justas cuando más lo necesito.*

*A mis hermanos Daniela y Paulo para que sigan sus sueños y metas
acá una meta mía que es triunfo también de uds.*

*A mis sobrinas “princesas” Camila y Sofía por llenar mi corazón
de felicidad y amor infinito.*

*A Carlos Caicedo y familia quienes impulsaron
que yo iniciara esta aventura.*

*A mi adorable familia que son el motor de mis sueños y metas
A todos uds con infinito amor gracias por formar parte de mi vida.*

*A Faby por convertirse en mi persona favorita, por atreverse a caminar conmigo
por su incondicionalidad, por todo su amor.*

AGRADECIMIENTOS

A Dios que me llenó de sabiduría para tomar las mejores decisiones y poder llegar a culminar con una meta académica más en mi vida.

Al ICRAF por la beca de estudios de maestría y financiamiento de la investigación.

A todos los profesores, personal administrativo de la Escuela de Posgrado de CATIE y el personal de la biblioteca Orton por todo el apoyo en estos dos años.

A la directora de tesis por compartir su conocimiento con paciencia y sobre todo por su extraordinaria calidad humana.

A los miembros del comité de tesis por sus oportunas sugerencias y apoyo a la investigación.

Al equipo de la unidad de bioestadística de CATIE por su gran colaboración.

A las familias agricultoras nicaragüenses de EL Tuma – La Dalia y Waslala que compartieron su tiempo, experiencias y alimentos.

A los asistentes de campo Ing. Nelson Quintero, Sr. Alcides Quintero y Ing. Rafael Trujillo por su entusiasmo para trabajar.

A los compañeros de las promociones 2013 - 2014 y 2014 – 2015 del CATIE por el intercambio cultural y la amistad brindada los cuales llenaron de momentos maravillosos durante todo este proceso.

A mis compañeros y amigos Freddy Amores, Samuel Oblitas y Victoria Espinoza por su apoyo en campo y por formar parte del cumplimiento de esta meta.

CONTENIDO

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
CONTENIDO	V
ÍNDICE DE CUADROS.....	VIII
ÍNDICE DE FIGURAS.....	IX
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS.....	X
RESUMEN	XI
ABSTRACT.....	XII
CAPÍTULO I	1
1. Introducción	1
1.1. Objetivos.....	2
1.1.1. Objetivo general	2
1.1.2. Objetivos específicos.....	3
1.2. Preguntas de investigación e hipótesis	3
2. Revisión de literatura	4
1.2. La diversidad biológica en paisajes agrícolas.....	4
2.1.1. Importancia de la diversidad de árboles	5
2.1.2. Medición de diversidad	5
2.1.3. Composición y estructura de la diversidad arbórea	6
2.1.4. Riqueza y estimadores de diversidad	6
2.2. Almacenamiento de carbono	7
2.2.1. Almacenamiento de carbono en los árboles	7
2.2.2. Métodos para la estimación de carbono en la biomasa leñosa.....	8
2.3. Diversidad de especies y almacenamiento de carbono sobre el suelo.....	9
2.4. Caracterización de las fincas y usos de suelo en el área del estudio	10
3. Resultados	11
4. Conclusiones	12
CAPÍTULO II	18
Artículo I: Diversidad taxonómica del componente leñoso en diferentes usos de suelo en dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola de Nicaragua.....	18

Resumen.....	18
1. Introducción.....	19
2. Materiales y métodos.....	21
2.1. Ubicación y descripción de los sitios de estudio.....	21
2.1.1. Definición de los usos de suelo agrícola incluidos en el estudio.....	23
2.2. Selección de parcelas y estrategia de muestreo.....	23
2.3. Colección de datos de campo.....	25
2.4. Análisis de los datos.....	25
2.4.1. Métricas de diversidad.....	25
2.4.2. Análisis de varianza y comparación de medias.....	28
3. Resultados.....	28
3.1. Composición de especies por uso de suelo y por sitio.....	29
3.1.1. Índice de valor de importancia (IVI).....	29
3.1.2. Similitud en composición entre sitios y usos de suelo.....	31
3.2. Riqueza y densidad de especies por sitio y uso de suelo.....	32
3.3. Diferencias en diversidad y densidad del componente leñoso.....	35
3.3.1. Curvas de rango abundancia.....	35
4. Discusión.....	39
4.1. Diferencias en patrones de composición y diversidad por sitio.....	39
4.2. Diferencias en patrones de composición y diversidad a por uso de suelo.....	41
5. Conclusiones.....	47
6. Agradecimientos.....	48
CAPÍTULO III.....	53
Artículo II: Relación entre carbono almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra, la riqueza de especies y la abundancia de individuos de diferentes usos de suelo en dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola de Nicaragua.....	53
RESUMEN.....	53
1. Introducción.....	54
2. Materiales y métodos.....	55
2.1. Sitios de estudio y usos de suelo.....	55
2.2. Selección de parcelas y estrategia de muestreo.....	56
2.3. Colección de datos de campo.....	56
2.4. Estimación de biomasa aérea y C almacenado.....	57

2.5.	Riqueza de especies	59
2.6.	Análisis de varianza y comparación de medias	59
2.7.	Análisis correlación	60
3.	Resultados	61
3.1.	Almacenamiento de C en biomasa aérea	61
3.2.	Riqueza por uso de suelo y por sitio.....	63
3.3.	Relación de C almacenado y diversidad por uso de suelo.....	63
3.4.	Relación de C almacenado y diversidad por sitio.....	65
4.	Discusión.....	66
4.1.	Diferencias de almacenamiento de C en biomasa aérea por uso de suelo.....	66
4.2.	Diferencias de almacenamiento de C en biomasa aérea por sitio.....	69
4.3.	Relación C almacenado y diversidad en la biomasa aérea por usos de suelo	70
5.	Conclusiones	71
6.	Agradecimientos	71
8.	Anexos	76

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Características de las áreas de estudio en los municipios de El Tuma –La Dalia y Waslala.	22
Cuadro 2. Porcentajes de área muestreada en parcelas de los usos de suelo: CC = cacao; CF = Café; GB; granos básicos y PA = pastura, estudiados en los municipios de El Tuma –La Dalia y Waslala.	24
Cuadro 3. Resultados generales del N° de parcelas, área muestreada (ha), N° de individuos, N° especies, N° de géneros y N° de familias, encontradas en los usos de suelo agrícola estudiados en los municipios de El Tuma –La Dalia y Waslala.....	29
Cuadro 4. Valores del Índice Bray-Curtis y número de especies compartidas entre usos de suelo estudiados: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios en los dos sitios de estudio en Nicaragua.....	32
Cuadro 5. Resultados de pruebas de hipótesis F – valor y P - valor de los efectos de uso de suelo, sitio y área muestreada sobre la variable de riqueza (ha) e índices de diversidad (H' =índice Shannon; D' =índice Simpson) de especies leñosas en dos sitios de Nicaragua.....	36
Cuadro 6. Resultados de pruebas de hipótesis F – valor y P – valor de los efectos de uso de suelo, sitio y área muestreada sobre las variables riqueza las variables densidad (individuos ha^{-1}) y área basal ($m^2 ha^{-1}$) de especies leñosas en dos sitios de Nicaragua.	38
Cuadro 7. Ecuaciones alométricas para estimar la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) de los usos de suelo agrícola en la Región Central y Región Autónoma en la Costa Caribe Norte de Nicaragua.	58
Cuadro 8. Medias generales para las variables de área muestreada (ha), N° individuos y estimación de C almacenado (Mg C) en la biomasa aérea del dosel de sombra por parcela en los usos de suelo agrícola estudiados en los municipios de El Tuma –La Dalia y Waslala.	61
Cuadro 9. Áreas por tipo de cobertura de los usos de suelo (ha) y medias de C almacenado (Mg C) en la biomasa aérea por ha y total en los municipios de El Tuma –La Dalia y Waslala.	62
Cuadro 10. Resultado de prueba de hipótesis para la variable C almacenado ($Mg ha^{-1}$) en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas), en diferentes usos de suelo agrícola en la Región Central y Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua.	62
Cuadro 11. Comparación del C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra en los usos de suelo: SAF cacao; SAF Café y SAF pastura en Nicaragua con otros estudios en sistemas agroforestales.....	67
Cuadro 12. Ranking de los usos de suelo: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura y PT = patios en Nicaragua para las variables riqueza de especies, abundancia de individuos y C almacenado.....	71

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica de las fincas que participaron en el estudio en los municipios de El Tuma - La Dalia y Waslala.	22
Figura 2. Valores relativos del Índice de Valor de Importancia (IVI) de las diez especies con mayor peso ecológico en los dos municipios de estudio El Tuma – La Dalia y Waslala.	30
Figura 3. Valores relativos del Índice de Valor de Importancia (IVI) de las diez especies más importantes para cada uso de suelo estudiado: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios, en Nicaragua. a) En El Tuma – La Dalia y b) en Waslala.	31
Figura 4. Curvas de rarefacción (a) y acumulación de especie-área (b) en dos sitios de Nicaragua (en 344 parcelas).	33
Figura 5. Curvas de rarefacción y acumulación de especie por área en diferentes usos de suelo agrícola (por parcela de muestreo en los dos sitios). Riqueza y densidad de especies con base al número de individuos muestreados (derecha) y al área de muestreo (izquierda) tanto en el Municipio de El Tuma - La Dalia (en la parte superior a y b) y en el Municipio de Waslala (en la parte inferior c y d). Las barras de error indican la desviación estándar.	34
Figura 6. Curvas de rango – abundancia para cada uso de suelo estudiado: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios. a) En El Tuma – La Dalia y b) en Waslala. Nombres de las 6 especies más abundantes considerando todos los usos de suelo en orden decreciente.	35
Figura 7. Medias marginales para las variables: a) Riqueza de especies (ha^{-1}); b) Índice H' , y c) Índice D' del componente leñoso en cada uso de suelo: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios, en los dos sitios de estudio en Nicaragua. Las barras de error indican \pm error estándar.	37
Figura 8. Medias marginales para las variables: a) Densidad de especies leñosas (individuos ha^{-1}) y b) área basal ($m^2 ha^{-1}$) del componente leñoso en cada uso de suelo: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios, en los dos sitios de estudio en Nicaragua. Las barras de error indican \pm error estándar.	38
Figura 9. El C almacenado en la biomasa aérea del componente leñoso (árboles y palmas) en cada uso de suelo: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios en Nicaragua. Las barras de error indican \pm error estándar.	63
Figura 10. Modelo de sendero sobre el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) para los usos de suelo; CV; CF y PT. Las flechas indican la relación entre variables y el sentido indica la dirección de la relación; los números sobre las líneas son los coeficientes de correlación parcial; p-valor abund.= es el p-valor- para la variable abundancia de individuos; p-valor S'^2 = es el p-valor para la variable riqueza de especies.	64
Figura 11. Modelo de sendero sobre el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) para los usos de suelo; CC; GB y PA. Las flechas indican la relación entre variables y el sentido indica la dirección de la relación; los números sobre las líneas son los coeficientes de correlación parcial; p-valor abund.= es el p-valor para la variable abundancia de individuos; p-valor S'^2 = es el p-valor para la variable riqueza de especies.	65

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

°C: grados celcius
C: carbono
CBD: Convención de la Diversidad Biológica
CO₂: dióxido de carbono
DAP: diámetro a la altura del pecho
FC: fracción de carbono
GE: gravedad específica
GEI: gas de efecto invernadero
H: altura total
ha: hectáreas
hab/km²: habitantes por kilómetro cuadrado
INITER: Instituto Nicaragüense de estudios Territoriales
IPCC: Intergovernmental Panel on Climate Change
IVI: índice de valor de importancia
kg ha⁻¹: kilogramos por hectárea
m: metro
m²: metros cuadrados
MDL: Mecanismos de desarrollo limpio
Mg C: megagramo de carbono
Pg C: petagram de carbono
SAF: sistemas agroforestales
UNEP: Programa de Naciones Unidas para el Medio Ambiente
UNFCCC: Panel de Convención sobre Cambio Climático de las Naciones Unidas

RESUMEN

La deforestación y su consecuente fragmentación del paisaje, para la implementación de sistemas convencionales de producción agrícola, ha sido una causa determinante de problemas globales: pérdida de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos que brinda, y el cambio climático. En paisajes agrícolas, la deforestación y el incremento en la intensificación de los sistemas de producción reducen la diversidad de especies y además liberan cantidades significativas de dióxido de carbono (CO_2), gas de efecto invernadero (GEI) que contribuye al cambio de la temperatura y los patrones de precipitación a nivel mundial. Sin embargo, en los paisajes agrícolas, es también común encontrar distintos usos de suelo con presencia de cobertura arbórea como árboles dispersos en potreros y árboles presentes en áreas agrícolas (denominado sistemas agroforestales). Estos sistemas podrían constituir una estrategia viable para producir alimento y al mismo tiempo mantener diversidad de árboles, contribuir a la conservación de la fauna asociada y almacenaje de carbono. El presente trabajo tuvo el objetivo el evaluar la variación en diversidad taxonómica, el carbono epigeo almacenado en el componente leñoso y la relación existente ambas variables en diferentes usos del suelo de dos sitios con diferente estado de desarrollo agrícola El Tuma - La Dalia y Waslala, Nicaragua. En cada sitio, se seleccionaron 45 fincas y se muestrearon seis usos de suelo predominantes: plantaciones de café (CF), plantaciones de cacao (CC), cercas vivas (CV), granos básicos (GB), pasturas (PA) y patios (PT). Se registraron individuos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 9.9 cm y árboles de ≥ 4.8 cm de DAP para el género *Citrus*. La diversidad se midió considerando componentes de diversidad alfa y beta. Se usaron métricas que expresan la composición de especies, el número de especies y la abundancia relativa de individuos. El C almacenado fue estimado de la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmeras) mediante ecuaciones alométricas. Se muestrearon 171.6 ha en un total de 344 parcelas. Se registró un total de 16 579 individuos de 235 especies leñosas, repartidas en 54 familias y 160 géneros. La composición y la riqueza a nivel de paisaje es diferente tanto por sitios como por usos de suelo. La similitud florística entre los dos sitios del estudio fue del 60%, reportando 144 especies compartidas. Hubo superioridad de riqueza de especies a nivel de paisaje en Waslala sobre El Tuma – La Dalia. La riqueza de especies acumulada, la riqueza de especies por (ha) y diversidad por parcela se diferenció por uso de suelo en cada sitio, se evidenció un cambio en la importancia relativa de los usos de suelo para cada lugar. En La Dalia, los CF y las CV fueron más diversos y equitativos que en Waslala; pero el patrón cambió para los CC, PA y GB, que fueron más diversos y equitativos en Waslala que en la Dalia. Los patios no se diferencian en diversidad y equidad entre los dos sitios, mostrando niveles intermedios entre todos los usos de suelo. El C almacenado por hectárea se diferenció solo entre usos de suelo. Los CF tuvieron el mayor C almacenado en la biomasa aérea por ha^{-1} , sin diferenciarse de los CC y CV. Mientras que los GB presentaron el menor C almacenado en la biomasa aérea. Los PT y PA mostraron valores intermedios de C almacenado. Se evidencia la relación directa de la densidad y el área basal de los individuos con la biomasa y por ende el C almacenado. Los análisis de senderos para evaluar el efecto de la riqueza de especies y la abundancia de individuos sobre el C almacenado presentaron para todos los usos de suelo correlaciones significativas ($p < 0.05$). La

relación entre el C almacenado en la biomasa aérea y la riqueza de especies del dosel de sombra depende de los usos de suelo agrícola.

Palabras clave: sitios, usos de suelo agrícola, diferente desarrollo agrícola, diversidad de especies, C almacenado, relación C almacenado, riqueza de especies y abundancia de individuos.

ABSTRACT

Deforestation and consequent fragmentation of the landscape, for the implementation of conventional farming systems, has been a determining cause of global problems: the loss of biodiversity and ecosystem services provided and climate change. In agricultural landscapes, deforestation and increased intensification of production systems reduce the diversity of species and also release significant amounts of carbon dioxide (CO₂), a greenhouse gas (GEI) contributing to the change in temperature and precipitation patterns globally. However, in agricultural landscapes it is also common to find different land uses in the presence of tree cover as scattered trees in pastures and trees present in agricultural areas (called agroforestry systems). These systems could constitute a viable strategy to produce food while maintaining certain diversity of trees, contribute to the conservation of wildlife and associated carbon storage. This study aimed to evaluate i. the variation in taxonomic diversity and above ground carbon stored in the shade component of various agroforestry systems, and ii. assess the relationship between taxonomic diversity and C stocks for different land uses under agroforestry at two sites with different state of agricultural development. The chosen sites were: El Tuma - La Dalia and Waslala, in Nicaragua. At each site 45 farms were selected and six predominant land uses were sampled: coffee plantations (CF), cacao tree (CC), hedges (CV), basic grains (GB), pastures (PA) and home gardens (PT). Individuals with a diameter at breast height (DBH) ≥ 9.9 cm and ≥ 4.8 cm DBH trees in the case of *Citrus sp.* were recorded. We evaluated the components of alpha and beta diversity through various metrics such as abundance range curves (per land use), as well as importance value index and index of Bray-Curtis similarity in species composition (per site and land use). Rarefaction curves were used to assess accumulation of species at the landscape level. Also estimates of species richness per (ha) and Simpson and Shannon indexes at the plot level were used to analyze the diversity per land use and site. The aboveground biomass and stored C in the shade canopy (trees and palms) was estimated by allometric equations. We sampled 171.6 ha in 344 plots. A total of 16,579 individuals of 235 woody species (183 woody species were identified in El Tuma - La Dalia and 195 in Waslala) - spread over 160 genera and 54 families - were recorded. The composition and richness at the landscape level differed by sites and land use. The floristic similarity between the two study sites was 60%, having 144 shared species. There was higher species richness at the landscape in Waslala than in El Tuma - La Dalia. Accumulated species richness, species richness per (ha) and diversity at the plot level (Shannon, Simpson) differed only by land use at each site. Moreover these results showed a change in the relative importance of land use at each site. In La Dalia CF and CV were more diverse and equitable than in Waslala, but the pattern reversed for CC, PA and GB, which were more diverse and equitable in Waslala than in the Dalia. The home gardens do not differ in diversity and equity between the

two sites, showing intermediate levels among all land uses. The C stored per hectare differed only between land uses. The CF had the highest C stored in aboveground biomass ha^{-1} and was not different from CC and CV. While the GB had the lowest C stored in aboveground biomass. The PT and PA showed intermediate values of stored C. Density and basal area of individuals have a strong impact on biomass, and therefore the stored C. The path analysis for evaluating the effect of species richness and abundance of individuals on the stored C, showed significant correlations ($p < 0.05$) for all land uses. The relationship between the C stored in aboveground biomass and species richness of the shade canopy depended on land use.

Keywords: sites, agricultural land uses, different agricultural development, species diversity, stored C, C stored relationship, species richness and abundance of individuals.

CAPÍTULO I

1. Introducción

La deforestación y su consecuente fragmentación del paisaje, para la implementación de sistemas convencionales de producción agrícola, ha sido una causa determinante de la constante pérdida de los ecosistemas tropicales naturales, que contribuye a problemas globales: la pérdida de la diversidad y el cambio climático (Geist y Lambin 2002; Chacón *et al.* 2007). Al deforestar, además, se liberan importantes cantidades de dióxido de carbono (CO₂), el principal gas de efecto invernadero (GEI) en volumen atmosférico. Este contribuye al aumento del efecto invernadero y por consiguiente causa el cambio de la temperatura a nivel mundial. Se estima que las emisiones procedentes de cambios de uso de las tierras tropicales alcanzan 1.3 Pg C año⁻¹, frente a una absorción de 1.2 Pg C año⁻¹; un desequilibrio negativo de 0.1 Pg C año⁻¹ (Pan *et al.* 2011).

Las áreas de paisajes fragmentados con numerosos parches de bosque remanentes, sumidos en una matriz ganadera y agrícola que son producto de la deforestación han reducido las áreas de bosques, deterioran el hábitat natural e interrumpen la conectividad de los ecosistemas (Saunders *et al.* 1991; Kattan y Guariguata 2002; Chacón *et al.* 2007). En esta matriz agrícola, la reducción de cobertura arbórea y el mayor grado de intensificación en los sistemas de producción impactan directamente la diversidad de especies (Rojas Sanchez *et al.* 2012), reduciendo el número de las especies y la complejidad de la estructura de la vegetación en zonas de cultivos agrícolas (Lambin *et al.* 2001).

Sin embargo, en los paisajes agrícolas, es también común encontrar distintos usos de suelo con presencia de cobertura arbórea como bosques secundarios, árboles dispersos en potreros y árboles presentes en áreas agrícolas (denominado sistemas agroforestales) (Somarriba 1992; Schelhas 1996; Laurance 2001). Estos sistemas podrían constituir una estrategia viable para detener el avance de la frontera agrícola, manteniendo la diversidad de árboles y, simultáneamente, asegurando a largo plazo que el C esté siendo almacenado en esta biomasa vegetal (Somarriba 1992; Pandey 2002; Henry *et al.* 2009; Somarriba *et al.* 2013). Por ejemplo, en países tropicales los usos de suelos agroforestales podrían encajar dentro de un sistema de incentivos por pago de servicios ambientales ya que las cantidades de carbono almacenadas en la biomasa arriba del suelo pueden alcanzar valores entre 12 y 49 Mg ha⁻¹ (Albrecht y Kandji 2003; Somarriba *et al.* 2013)

Los intereses de contribuir esfuerzos para mantener la biodiversidad, lograr la mitigación del cambio climático, sumado a la necesidad de producción de alimentos y el logro del bienestar del ser humano en el paisaje agrícola, son temas prioritarios en las agendas de investigación actuales (FAO 2010; Diversitas 2006) y motivan el desarrollo de proyectos de investigación que brinden información científica sobre la capacidad de diversos tipos de usos de suelo con árboles para el mantenimiento de la diversidad y almacenamiento de carbono (Maza 2013).

Las problemáticas agropecuarias y forestales de Nicaragua están centradas en el avance de la frontera agrícola, liderada por la agricultura migratoria que amenaza las reservas de bosque de la zona atlántica del país (Orozco y López 2013). Tal vez como una respuesta a esta problemática, el Estado reconoce, en su política pública nacional del 03 de junio de 2008, el fomento e inclusión de los sistemas agroforestales, de manera que las fincas con vocación agropecuaria deben mantener al menos el 20% de sus tierras bajo cobertura forestal o sistemas agroforestales. Sin embargo, la mayor parte de la investigación científica de agroforestería en Nicaragua es fragmentada: se ha centrado solo en usos de suelo como cacao, café y ganadería (Orozco y López 2013) y muchas veces en una sola área temática. Además, según la literatura científica agroforestal disponible, se puede notar la falta de información de otros usos de suelo donde los árboles también son comunes: cultivos anuales, cercas vivas, patios (huertos caseros).

El presente estudio contribuye a mejorar el entendimiento de cómo los sistemas agroforestales (que son fomentados por la política nacional) contribuyen a la conservación de biodiversidad y la mitigación del cambio climático mediante el almacenamiento de C en la biomasa arbórea, pero con un enfoque que evalúa simultáneamente la agroforestería en diversos usos de suelo, en dos sitios con grados de intensificación agrícola contrastante. El estudio se desarrollará en la Región Central (La Dalia) y en la Región Autónoma de la Costa Caribe Norte (Waslala) de Nicaragua. La información generada busca demostrar a los productores los usos de suelo más eficientes para mantener la biodiversidad de árboles y almacenar carbono en sus fincas y consecuentemente proyectar a futuro la dinámica (pérdida o conservación) de la diversidad y existencias de carbono. Lo que permite a su vez influir en los medios de vida y los servicios ecosistémicos de los que son beneficiados los agricultores (Gibson *et al.* 2011; Ordóñez *et al.* 2014).

La tesis se divide en 3 capítulos: Capítulo I incluye la síntesis general de tesis acompañada de los objetivos, preguntas de investigación, revisión de literatura, principales resultados y conclusiones generales. Capítulo II comprende el artículo I de tesis “Diversidad taxonómica del componente leñoso en diferentes usos de suelo en dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola de Nicaragua”. Capítulo III contiene el artículo II de tesis “Relación entre C almacenado en la biomasa aérea y diversidad del dosel de sombra de diferentes usos de suelo en dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola de Nicaragua”. En los artículos, se cuenta con la ubicación y descripción de los sitios y usos de suelo estudiados de metodología de muestreo y análisis de variables, presentación de resultados, discusión y conclusiones.

1.1. Objetivos

1.1.1. Objetivo general

Evaluar los cambios en la diversidad taxonómica, el carbono epigeo almacenado en el componente leñoso (árboles y palmas) y la relación entre ambas variables en diferentes usos del suelo de dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola, en la Región Central y Región Autónoma de la Costa Caribe Norte de Nicaragua.

1.1.2. Objetivos específicos

- ✓ Evaluar la influencia del tipo de uso de suelo (granos básicos, cacao, café, pasturas, cercas vivas y patios) en la diversidad taxonómica y el carbono almacenado del componente leñoso.
- ✓ Evaluar las diferencias en diversidad taxonómica y carbono almacenado en el componente leñoso entre dos sitios con diferente estado de desarrollo agrícola.
- ✓ Analizar la relación entre diversidad taxonómica, abundancia de individuos y el carbono epigeo almacenado en usos de suelo agrícola de los dos sitios de estudio.

1.2. Preguntas de investigación e hipótesis

Diversidad taxonómica

- ✓ ¿Cómo los diferentes usos de suelo agrícola influyen sobre la diversidad taxonómica del componente leñoso en los dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola?
- ✓ Hipótesis: i) los usos de suelo agrícola con mayor complejidad de árboles y/o palmas presentarán mayor diversidad taxonómica y composición botánica del componente leñoso; ii) los sitios con menor desarrollo agrícola tendrán mayor diversidad taxonómica y composición botánica del componente leñoso.

Carbono almacenado

- ✓ ¿Cuáles son las diferencias en la cantidad de C almacenado (Mg C ha^{-1}) en la biomasa aérea (árboles y palmas) en los diferentes usos de suelo y en los dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola?
- ✓ Hipótesis: i) los usos de suelo agrícola con mayor complejidad de árboles y/o palmas almacenarán mayores cantidades de C en la biomasa aérea del componente leñoso; ii) un menor estado de desarrollo agrícola provoca mayor cantidad de C almacenado en la biomasa aérea.

Relación

- ✓ ¿Cuál es la relación entre el C almacenado, la diversidad taxonómica y la abundancia de individuos en los diferentes usos de suelo presentes en los dos sitios de estudio?
- ✓ Hipótesis: i) se espera que los usos de suelo más ricos en especies arbóreas presenten mayor diversidad de árboles y mayor almacenamiento de C, en consecuencia, se espera una relación positiva entre la diversidad y el C almacenado.

2. Revisión de literatura

1.2. La diversidad biológica en paisajes agrícolas

La biodiversidad o diversidad biológica es la variabilidad entre los organismos vivientes, incluyendo los organismos terrestres, marinos y acuáticos, así como los complejos ecológicos de los que forman parte. Los organismos vivientes comprenden diferentes escalas biológicas, desde la variabilidad en el contenido genético de los individuos y las poblaciones, el conjunto de especies que integran grupos funcionales y comunidades completas, hasta el conjunto de comunidades de un paisaje o región (UNEP 1992; Harper y Hawksworth 1994; Moreno 2001). Además la biodiversidad es un indicador del estado de conservación, integridad y estabilidad ecológica de los ecosistemas (Feinsinger 2001; Carreño 2006).

Para esta investigación, se define a la diversidad como el número, la abundancia y la variedad de especies de plantas en la unidad de estudio (Magurran 2004). Según la escala espacial, la diversidad puede ser expresada como alfa, cuando se habla de riqueza de especies de un mismo hábitat homogéneo; diversidad beta que es a escala intermedia y refleja el recambio de especies entre unidades de comparación (hábitat) en mismo paisaje; y la diversidad gamma, que es la riqueza de especies del conjunto de hábitats que integran un paisaje (Moreno 2001; Magurran 2004).

Los bosques primarios tropicales no tienen sustitutos cuando se habla de mantener y conservar la mayor cantidad de biodiversidad de plantas en ecosistemas terrestres y son estos bosques los que cada vez están más amenazados por los cambios de uso del suelo impulsados por los humanos (Gibson *et al.* 2011). Estudios recientes concluyen que el incremento en la demanda de alimentos para lograr el bienestar humano a nivel mundial ejercerá cada vez mayor presión sobre la tierra agrícola en los países en desarrollo; países en donde se encuentran las áreas más ricas en biodiversidad del planeta. Estas mismas áreas que deben estar compartidas con la gente aumentan el conflicto entre la conservación de la biodiversidad y la producción agrícola. Conflictos que imposibilitan sostener el desarrollo natural y preservar el bienestar humano global (Garza *et al.* 2012; Baudron y Giller 2014).

Como alternativas para aminorar los conflictos se proponen 2 modelos que buscan aumentar la producción agrícola y al mismo tiempo reducir al mínimo las consecuencias negativas para la biodiversidad: a) incrementar la intensificación de la producción sin aumentar el tamaño de la finca, producir en unas zonas y establecer reservas de conservación en otras zonas; b) utilizar sistemas agroforestales (SAF) como modelos para aumentar la producción agrícola, que reduzcan al mínimo las consecuencias negativas para la biodiversidad: preservando y compartiendo la tierra, sirviendo como opciones potenciales de conservación y protección de los árboles en ecosistemas complejos, buscando la interacción del árbol, cultivo o animales y utilizando los recursos naturales de forma inteligente para alcanzar la sostenibilidad del medio ambiente (FAO 2010; Garza *et al.* 2012; Baudron y Giller 2014; Cerda *et al.* 2014).

Los sistemas de producción que cuentan con ecosistemas complejos (varios estratos de vegetación de diversas especies vegetales) en distintos usos de suelo a escala de la finca ayudan a mantener especies adicionales (alta riqueza), incluso en fincas que se encuentran a grandes distancias de fragmentos remanentes de bosque (Díaz *et al.* 2003). Por lo contrario, la intensificación de los sistemas de producción mediante ecosistemas homogéneos y simples (monocultivos) con periodos corto de cultivo es una de las principales causas que impacta negativamente a la biodiversidad de especies, debido a que va degradando la cobertura vegetal y reduce en el número de especies animales y vegetales nativas de la zona de cultivos (Odum 1997; Lambin *et al.* 2001; Scales y Marsden 2008).

2.1.1. Importancia de la diversidad de árboles

Los sistemas de producción que combinan agricultura y/o producción pecuaria con el componente arbóreo, sean especies nativas o exóticas que se denominan generalmente “agroforestería” no eran considerados en el pasado como elementos importantes para la conservación de árboles (Scales y Marsden 2008; Dawson *et al.* 2013). Sin embargo, son valiosos por formar parte de tres mecanismos: i) los árboles (nativos) plantados o retenidos por los productores en las áreas de cultivos pueden ser reservorios cercanos a las áreas con mayor biodiversidad de árboles; ii) los árboles en paisajes agrícolas son una fuente alternativa de productos para evitar la extracción de estos de los bosques, además de actuar como corredores de conexión entre fragmentos boscosos favoreciendo a la conservación *in situ* y iii) los árboles plantados (exóticos) en las áreas de los cultivos por mayor interés de los productores pueden ser considerados como bancos de semillas en campo, manteniendo los genes de árboles en ubicaciones fuera de las usuales (conservación *ex situ*) (Dawson *et al.* 2013).

Por otra parte, se ha reconocido que un cierto nivel de diversidad de árboles a escala del paisaje tiene relación con la mayoría de los servicios ecosistémicos (beneficios que proporcionan los ecosistemas a los seres humanos) importantes como: servicios de apoyo (producción primaria, ciclos de nutrientes y formación del suelo), servicios de provisión (madera, agua fresca y recursos genéticos etc.) y servicios regulatorios (regulación del clima, de la calidad del aire y del agua) entre otros (Beer *et al.* 2003; Harvey *et al.* 2006; Cardinale *et al.* 2011; Ordóñez *et al.* 2014).

Además, los árboles en suelos agrícolas proveen una diversa gama de nichos ecológicos (hábitat) y alimentos para animales y plantas (diversidad asociada). Aves, murciélagos, mamíferos silvestres, entre otros, anidan, se refugian, se alimentan y descansan en los árboles (Harvey 2000). Algunas especies de fauna silvestre favorecen a la conservación de la biodiversidad y a la multiplicación de plantas, debido a que varios animales al alimentarse de frutas y semillas y desplazarse a diferentes lugares (fragmentos de bosque y campos agrícolas) aumentan las posibilidades de dispersión (Herrera y García 2009).

2.1.2. Medición de diversidad

Se ha desarrollado una gran cantidad de parámetros para medir la biodiversidad como un indicador del estado y cambios de los sistemas ecológicos, con aplicabilidad práctica para fines

de conservación, manejo y monitoreo ambiental (Feinsinger 2001; Spellerberg 2005). Los métodos para medir y evaluar la diversidad de las comunidades o hábitat en los paisajes según la escala espacial están basados en tres niveles alfa (α), beta (β) y gamma (γ) (Moreno 2001).

Gran parte de los métodos que se proponen para medir la biodiversidad de especies en los ecosistemas se basan principalmente en la diversidad existente dentro de las comunidades (α). La biodiversidad se analiza en los diferentes componentes que esta tiene: a) el número de especies presentes en un hábitat expresada por la riqueza de especies; b) la distribución proporcional de individuos por cada especie que muestra la estructura de la comunidad y está relacionada con el valor de importancia de cada especie; y c) la composición de las especies y sus importancias relativas dentro de la comunidad (Moreno 2001).

Para entender las variaciones en la diversidad, por respuesta a factores ambientales o antrópicos, es necesario cuantificar tanto el número de especies como su representatividad e identidad en el hábitat (Moreno 2001; Díaz *et al.* 2003). Las metodologías para evaluar la diversidad de especies se describen en las secciones siguientes:

2.1.3. Composición y estructura de la diversidad arbórea

✓ **Índice de valor de importancia (IVI):** este índice permite identificar las especies de plantas de mayor importancia ecológica en los usos de suelo (Curtis y McIntosh 1950). Conjuga en un único parámetro la abundancia total, abundancia específica, abundancia relativa, la frecuencia, frecuencia relativa, área basal y dominancia relativa de las especies.

✓ **Índice de diversidad beta:** ayuda a medir el cambio de especies entre dos hábitat. El índice se encuentra basado en proporciones o diferencias. Puede evaluarse a partir de datos cualitativos (presencia ausencia de especies) mediante índices de similitud. No existe un método más apropiado para medir diversidad, por lo que se buscan los métodos que brinden mayor aproximación y sean los más usualmente utilizados para poder comparar los resultados (Moreno 2001; Magurran 2004). Uno de ellos es el índice Bray-Curtis, que es el índice de similitud/disimilitud a nivel beta que expresa la semejanza de dos hábitat con base en las especies existentes y la abundancia proporcional.

2.1.4. Riqueza y estimadores de diversidad

✓ **La riqueza específica (S):** es una de las maneras más sencillas y de extenso uso para medir, estimar y caracterizar la biodiversidad. Es entendida como el número de especies en un lugar determinado (Magurran 2004). Se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de ellas en el ecosistema. La forma ideal de medir la riqueza específica es contar con un censo que permita conocer el número total de especies (S) presentes en una comunidad (Moreno 2001; Colwell y Coddington 1994).

✓ **Extrapolación de curvas de rarefacción y acumulación de especies:** se construye una con base en el número de individuos, con el propósito de comparar la riqueza de especies, y otra con base en el área de muestreo, para comparar la densidad de especies por unidad de área (Kindt *et al.* 2008). Curvas utilizadas para hacer comparaciones de números de especies entre comunidades o sitios cuando el tamaño de las muestras no es el mismo (Baev y Penev 1995). Debido al diferente número de transectos dentro de cada uso de suelo estudiado. Las curvas toman en cuenta el efecto de la abundancia y el esfuerzo de muestreo sobre las medidas de riqueza de especies (Delgado y Finegan 1999; Gotelli y Colwell 2001; Pincheira-Ulbrich *et al.* 2008).

✓ **Índices de diversidad alfa:** ayudan a medir la estructura mediante la abundancia proporcional de las especies. Son medidas heterogéneas que combinan la riqueza y los componentes de equidad de la diversidad en un valor numérico (Moreno 2001). Los índices más utilizados son el de Shannon (H') y el de Simpson (D'). El índice H' expresa el grado de equidad en la abundancia de especies. Mide la incertidumbre en predecir a qué especie pertenece un individuo al sacarlo de una muestra, y es sensible a los cambios en riqueza (Baev y Penev 1995; Magurran 2004). Por su parte, el índice D' enfatiza la dominancia como opuesto a la riqueza. Indica la probabilidad de que al sacar dos individuos de una misma muestra estos sean de una misma especie (Magurran 2004). Muestra sensibilidad a los cambios en la abundancia de especies (Moreno 2001).

✓ **Curvas de rango-abundancia:** Permiten comparar gráficamente la riqueza de especies (número de puntos), sus abundancias relativas, la forma de las curvas (equitatividad) y la secuencia de cada una de las especies que componen la comunidad sin perder su identidad (Feinsinger 2001).

2.2. Almacenamiento de carbono

El dióxido de carbono (CO_2) es el gas de efecto invernadero (GEI) que más contribuye al calentamiento global (IPCC 2007; Solomon 2007). La forma de minimizar sus efectos y evitar que mayores cantidades de este gas sean liberadas a la atmósfera, es reducir las emisiones a causa de la actividad humana y tratar de almacenarlo en los componentes principales de los ecosistemas de la tierra; por ejemplo, en la biomasa vegetal a través de la fotosíntesis y en el componente suelo a través de la acumulación de materia orgánica (Paustian *et al.* 2000; Ávila *et al.* 2001; Poveda *et al.* 2013).

2.2.1. Almacenamiento de carbono en los árboles

El almacenamiento de carbono en la biomasa de los árboles presentes en los sistemas agroforestales son alternativas de los Mecanismos de Desarrollo Limpio (MDL), que son instrumentos del Protocolo de Kyoto para reducir las emisiones globales de GEI (IPCC 2007; Somarriba *et al.* 2008). En la actualidad, además se cuenta con iniciativas como la propuesta de Reducción de Emisiones de la Deforestación y Degradación de los Bosques (REDD+), que es un

mecanismo global propuesto por el Panel de Convención sobre Cambio Climático de las Naciones Unidas (UNFCCC por sus siglas en inglés). Propuesta que busca reconocer y proveer incentivos positivos a los países en vías de desarrollo para que reduzcan las emisiones de GEI por la deforestación y degradación de los bosques, conserven los almacenes de C forestal, realicen una gestión sostenible de los bosques y aumenten las reservas forestales de C (Miles y Dickson 2010).

En la región tropical las condiciones de temperatura, la radiación solar y la humedad favorecen a altas tasas de crecimiento arbóreo y por lo tanto mayores tasas de fijación de carbono atmosférico en biomasa aérea del componente leñoso y en los suelos (Beer *et al.* 2003; Somarriba *et al.* 2008; Maza 2013). Así, con un adecuado manejo de los sistemas agroforestales (i.e. sistemas de producción que combinan agricultura y/o producción pecuaria con el componente arbóreo, sean nativos o exóticos) se tiene el potencial para recuperar y revertir la pérdida de carbono emitido a la atmósfera por la tala de los bosques naturales (Montagnini y Nair 2004). El potencial de los sistemas agroforestales para almacenar el C en biomasa arriba del suelo se estima entre 12 y 49 Mg ha⁻¹ (Albrecht y Kandji 2003; Somarriba *et al.* 2013).

Pandey (2002) y Somarriba (1992) afirman que los sistemas agroforestales muestran una interacción positiva entre los cultivos y los árboles para sostener y diversificar la productividad y mejorar la sostenibilidad ecológica de la tierra, mientras que simultáneamente el carbono está siendo secuestrado en esta biomasa vegetal. Además, los sistemas agroforestales tienen dos beneficios principales para conservar carbono: i) almacenamiento directo de C a corto (décadas) y a mediano plazo (siglos) en los árboles y en el suelo y ii) reducción indirecta de la emisión de los GEI y, por consiguiente, disminución de la temperatura de la atmósfera causada por la deforestación y consecuente fragmentación del paisaje (Kürsten y Burschel 1993; Dixon 1995; Pandey 2002).

2.2.2. Métodos para la estimación de carbono en la biomasa leñosa

La biomasa en los componentes vegetales, tanto arbóreos como arbustivos, puede ser calculada mediante el uso de métodos directos destructivos o indirectos no destructivos (Salas y Infante 2006). Los métodos directos pueden llegar a ser de alto costo y muy demorados, pero son necesarios y de primordial importancia para calibrar ecuaciones alométricas utilizadas por los métodos indirectos (Watzlawick *et al.* 2001).

Los métodos indirectos son utilizados generalmente cuando la disponibilidad de recursos y tiempo es limitada, cuando existen árboles de grandes dimensiones y en casos que no se requiere o no existe la posibilidad de cortar o talar árboles (González Zárate 2008). La estimación tanto de la biomasa aérea como el C almacenado en las especies individuales es posible mediante mediciones como diámetro a la altura del pecho (DAP), la altura total (H), y la densidad de la madera o la gravedad específica (GE) del componente arbóreo (Brown 1997). Los modelos alométricos están basados en relaciones matemáticas entre parámetros independientes y relativamente fáciles de medir, como el DAP y H, para estimar la biomasa de una manera no

destructiva y extrapolable a situaciones de crecimientos similares, aprovechando la alta correlación del DAP con la biomasa aérea de los árboles (Montero y Montagnini 2006; Maza 2013).

En la actualidad, se cuenta con varias ecuaciones alométricas para estimar la biomasa del componente arbóreo, pero para situaciones de crecimientos continuos y similares de los individuos (Montero y Montagnini 2006). Sin embargo, en sistemas agroforestales, donde las especies arbóreas son periódicamente manejadas mediante podas, no se puede asumir altas correlaciones entre el DAP y la biomasa aérea; ya que el crecimiento de los árboles no es similar y, por lo tanto, las estimaciones de biomasa aérea pueden ser erróneas. En los casos en donde no existe correlación entre el DAP con la biomasa aérea de los árboles, se opta primero por estimar la biomasa de cada individuo mediante el cálculo del volumen del cilindro de los fustes. Los valores del volumen del cilindro se multiplican por la densidad de la madera de la especie a la que corresponda y finalmente por un factor de expansión de biomasa (FEB), que es estimado con base en el tamaño de la copa del árbol observada en el campo.

Usualmente, para la estimación de carbono en la biomasa leñosa tanto de ecosistemas forestales como en SAFs, se aprovecha la estrecha relación entre la biomasa y el contenido de carbono en la vegetación que es de 2:1 (Polzot 2004). La mayoría de los investigadores estiman el contenido de carbono con una constante del 50% de la biomasa (Brown 1997; Montagnini y Nair 2004). En otros casos, hay autores que han utilizado una fracción de carbono de 45% (Woodwell *et al.* 1978). Así el factor de conversión generalmente se ubica dentro de un rango de 45 a 50 %. Sin embargo, la mejor propuesta es determinar el contenido de carbono directamente a nivel del laboratorio, quemando las muestras en un analizador del carbono (Kraenzel *et al.* 2003).

2.3. Diversidad de especies y almacenamiento de carbono sobre el suelo

Una mayor diversidad de especies de plantas asegura mayor estabilidad de los sistemas de producción, lo que promueve mantener a largo plazo el C almacenado en la biomasa vegetal en un medio ambiente fluctuante (Bunker *et al.* 2005; Henry *et al.* 2009; Somarriba *et al.* 2013). En bosques tropicales, la composición de especies y su identidad además de la manera de cómo estas se extinguen puede provocar gran variabilidad en rasgos funcionales (diversidad funcional) del conjunto de especies disponibles en un ecosistema, lo que a su vez puede influir en la cantidad de C almacenado en los diferentes ecosistemas terrestres, debido a la dependencia de los rasgos funcionales con la composición e identidad de especies (Bunker *et al.* 2005; Henry *et al.* 2009).

A pesar de conocer que la cantidad de C almacenado en el suelo es mucho mayor al carbono almacenado en la biomasa aérea (Somarriba *et al.* 2008; Poveda *et al.* 2013); la biodiversidad sobre el suelo juega un papel importante en el ámbito de secuestro de C bajo el suelo, a través de la hojarasca producida y fijada como materia orgánica, el volumen de raíces de las diferentes especies y el control de la erosión del suelo (Dixon 1995; Henry *et al.* 2009). Tanto la biodiversidad como el C almacenado son funciones ambientales importantes y complementarias de los agroecosistemas (Henry *et al.* 2009). En el pasado, la creación de incentivos económicos por el secuestro y el almacenamiento de C en la mayoría de los casos impactó negativamente a la

biodiversidad de plantas, cuando se hablaba de programas de aforestación y reforestación, mostrando incompatibilidad entre acuerdos internacionales como son el UNFCCC y Convención de la Diversidad Biológica (CBD); (Caparros y Jacquemont 2003). Sin embargo, actualmente iniciativas como el Mecanismo de Desarrollo Limpio (MDL) y la propuesta de Reducción de Emisiones de la Deforestación y Degradación de los Bosques (REDD+), sí mencionan explícitamente que las actividades de secuestro y almacenamiento de C deben ser compatibles con la conservación de la biodiversidad.

Si bien existe a nivel global una correlación positiva entre los estimados de C terrestre y de biodiversidad (Strassburg *et al.* 2010). Aun no está claro cómo el tema de biodiversidad será incluido dentro de REDD+, ni el grado de conservación que alcanzará la biodiversidad a largo plazo (Miles y Kapos 2008). El tema de C y biodiversidad, considerados en forma conjunta, no lleva a que la conservación de uno implique necesariamente la conservación del otro. Existe entonces una preocupación de que la priorización de acciones en ecosistemas ricos en C intensifique las presiones sobre ecosistemas relativamente pobres en C, que sin embargo contienen niveles iguales, superiores o únicos de biodiversidad (Miles y Kapos 2008). Entonces la mejor tasa de pago o incentivos por servicios ambientales debería asegurar ganar en los dos escenarios; tanto a nivel de diversidad de plantas como en el almacenamiento de C en los ecosistemas terrestres (Henry *et al.* 2009).

2.4. Caracterización de las fincas y usos de suelo en el área del estudio

El estudio fue realizado en los municipios de El Tuma - La Dalia (en la Región Central) y Waslala, (en la Región Autónoma de la Costa Caribe Norte) en Nicaragua. Estudios previos en estas áreas han mostrado que estos dos sitios ejemplifican dos zonas con diferente estado de desarrollo agrícola: zonas de minifundio y potencialmente mayor intensificación (cultivos anuales y cultivos comerciales) con larga historia de uso agrícola en la Dalia, vs. zonas de estado intermedio de historia de uso agrícola (agricultura más reciente) donde las pasturas coexisten con prácticas de reforestación y agroforestación en Waslala (Leguía *et al.* 2014).

El área promedio de las fincas en Nicaragua disminuye desde el sitio con menor densidad poblacional y más lejana a los mercados; desde Waslala hacia La Dalia. Así, la zona de La Dalia presenta un área promedio de fincas de 4.73 ha, mientras que Waslala presenta un área promedio de 13.41 ha por finca (Leguía *et al.* 2014). Los usos de suelo predominantes en cada uno de estos sitios responden a las siguientes características:

✓ Región Central (La Dalia): áreas húmedas, donde predominan fincas muy pequeñas y medianas de alta diversificación. Producción de granos básicos en áreas pequeñas (áreas promedio de 1.7 ha), seguido de cultivos comerciales café (áreas promedio de 1.45 ha) y pasturas en áreas pequeñas que en promedio son de 6.35 ha; (Leguía *et al.* 2014).

✓ Región Autónoma de la Costa Caribe Norte (Waslala): áreas húmedas, donde prevalecen los cacaotales, las pasturas y áreas con diferentes estados de regeneración de árboles y agro-forestación (Orozco y López 2013). La producción de granos básicos en áreas más

grandes (en promedio 2.97 ha) es ligeramente superior que en la Dalia, seguido de cultivos comerciales cacao (áreas promedio de 1.46 ha) y las pasturas con áreas promedio de 18.11 ha). Las parcelas productivas de este sitio tienen agricultura más reciente con mayor predominancia de árboles dentro de las fincas (Leguía *et al.* 2014).

El componente arbóreo en las fincas de Nicaragua es un elemento común en los sistemas productivos. Los usos de suelo con presencia de árboles en estas áreas pueden ser de hasta 11. Los dos sitios ejemplifican dos zonas de la gradiente de intensificación de usos de suelo agrícola en donde se pretende visualizar los cambios en la cobertura arbórea (Leguía *et al.* 2014). Los usos de suelo que tienen mayor proporción de árboles son los patios, cercas vivas y las pasturas. En la Dalia los agricultores favorecen las especies de árboles frutales (aguacate, cítricos, mango etc.), mientras que en Waslala favorecen las especies maderables como laurel y cedro (Orozco y López 2013; Leguía *et al.* 2014).

Los granos básicos en las áreas de estudio ocupan áreas relativamente pequeñas y se encuentran presentes en un 90% del total de los hogares. Los cultivos comerciales se reportan en un 33% de los hogares, también ocupan áreas pequeñas y se incrementan sus áreas de cultivo desde Waslala a La Dalia. Las pasturas son el principal uso de suelo agrícola (60% de los hogares) en Waslala, respondiendo a un patrón de reducción del área cuando las fincas son más pequeñas como el caso de La Dalia (Leguía *et al.* 2014).

3. Resultados

El primer artículo se enfoca en identificar y analizar la diversidad taxonómica y composición florística del componente leñoso en diferentes usos de suelo en dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola de Nicaragua. Los principales resultados encontrados se describen a continuación:

- ✓ Se muestrearon 171.6 (ha) en un total de 344 parcelas. Se registró un total de 16 579 individuos de 235 especies leñosas (183 especies leñosas fueron identificadas en El Tuma - La Dalia y 195 en Waslala), repartidas en 54 familias y 160 géneros.
- ✓ La similitud florística entre los dos sitios de estudio fue del 60%, reportando 144 especies compartidas. La similitud entre usos de suelo según los valores de índice Bray –Curtis varió entre 32% a 58%. Las CV fue el uso de suelo más disimilar en comparación a los otros usos de suelo estudiados. Los PT comparten alrededor del 44% de las especies con el CC y el CF, y solo entre el 33-36% con GB y PA.
- ✓ Existe superioridad de riqueza de especies acumulada en Waslala sobre El Tuma – La Dalia. La riqueza de especies acumulada por uso de suelo se diferenció en cada sitio. En El Tuma – La Dalia, los CF y PT presentan mayor riqueza que el resto de usos de suelo; las CV, PA y GB no se diferenciaron entre sí. En Waslala, la mayor riqueza de especies se encontró en los PT y CC, seguidos de los PA y GB, que fueron iguales pero superiores a la riqueza de especies en los CF. La riqueza de especies más baja fue reportada en las CV.

- ✓ Los resultados demostraron diferencias por uso de suelo agrícola estudiado para las variables riqueza de especies (ha) y los índices de diversidad H' y D' por parcela. En La Dalia los CF y las CV fueron más diversos y equitativos que en Waslala, pero el patrón cambió para los CC, PA y GB, que fueron más diversos y equitativos en Waslala que en la Dalia. Los patios no se diferencian en diversidad y equidad entre los dos sitios, mostrando niveles intermedios entre todos los usos de suelo.
- ✓ La densidad de individuos y el área basal se diferenciaron por uso de suelo y presentaron similares patrones. Los CF tienen la mayor densidad y área basal seguidos de las CV, mientras que los GB presentaron las menores densidades. El CC, PT, y PA mostraron valores intermedios de densidad de individuos.

El segundo artículo cuantificó la cantidad de C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) y se analizó cuál es la relación entre el C almacenado, la riqueza de especies y la abundancia de individuos en los diferentes usos de suelo presentes en los dos sitios de estudio:

- ✓ El C almacenado por hectárea se diferenció entre usos de suelo. Los CF tuvieron el mayor C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra por ha^{-1} , sin diferenciarse de los CC y CV. Mientras que los GB presentaron el menor C almacenado en la biomasa aérea. Los PT y PA mostraron valores intermedios de C almacenado.
- ✓ Los análisis de senderos para evaluar el efecto de la riqueza de especies y la abundancia de individuos sobre el C almacenado, presentó para todos los usos de suelo correlaciones significativas ($p < 0.05$).
- ✓ La importancia de la diversidad vs. la abundancia de árboles sobre el C almacenado en la biomasa aérea varió por uso de suelo. En los CC, GB y PA, la riqueza de especies reveló mayor efecto sobre el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra. Mientras que en los CV, CF y PT, la abundancia de individuos mostró mayor efecto sobre el C almacenado en la biomasa aérea en comparación con el efecto mostrado por la riqueza de especies. En los PT la riqueza de especies ejerció influencia directa negativa (-0.08) sobre el C almacenado lo que asevera que en los patios el C almacenado está casi completamente determinado por efecto de la abundancia de individuos.

4. Conclusiones

- ✓ La composición y la riqueza a nivel de paisaje es diferente tanto por sitios como por usos de suelo.
- ✓ La riqueza de especies por ha y diversidad por parcela solo se diferenció por uso de suelo, evidenciando un cambio en la importancia relativa de los usos de suelo en cada sitio.
- ✓ Se mostró que la abundancia de individuos tiene un efecto más determinante sobre el C almacenado en la biomasa aérea que la diversidad.
- ✓ El C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra incrementó con la complejidad arbórea de los sistemas agrícolas estudiados.

- ✓ La capacidad de almacenar C en sistemas agroforestales es similar en dos sitios con diferente grado de desarrollo agrícola.
- ✓ Se evidencia la relación directa de la densidad y el área basal de los individuos con la biomasa y por ende el C almacenado.
- ✓ La relación entre el C almacenado en la biomasa aérea y la diversidad del dosel de sombra depende de los usos de suelo agrícola.

5. Literatura Citada

- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2007. Climate change 2007-the physical science basis: Mitigation of climate change report of the IPCC. Cambridge University Press. 4.
- United Nations Environmental Program (UNEP) (1992. Convention on Biological Diversity, Environmental Law and Institutions Program Activity Centre, Nairobi.
- Albrecht, A; Kandji, ST. 2003. Carbon sequestration in tropical agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 991:15-27.
- Ávila, G; Jiménez, F; Beer, J; Gómez, M; Ibrahim, M. 2001. Almacenamiento, fijación de carbono y valoración de servicios ambientales en sistemas agroforestales en Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 830:32-35.
- Baev, PV; Penev, LD. 1995. BIODIV: Program for Calculating Biological Diversity Parameters, Similarity, Niche Overlap, and Cluster Analysis: Version 5.1. Pensoft.
- Baudron, F; Giller, KE. 2014. Agriculture and nature: Trouble and strife? *Biological Conservation* 170:232-245.
- Beer, J; Harvey, C; Ibrahim, M; Harmand, JM; Somarriba, E; Jiménez, F. 2003. Servicios ambientales de los sistemas agroforestales. *Agroforestería en las Américas* 1037-38:80-87.
- Brown, S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. Food & Agriculture Org.
- Bunker, DE; DeClerck, F; Bradford, JC; Colwell, RK; Perfecto, I; Phillips, OL; Sankaran, M; Naeem, S. 2005. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science* 310:1029-1031.
- Cardinale, BJ; Matulich, KL; Hooper, DU; Byrnes, JE; Duffy, E; Gamfeldt, L; Balvanera, P; O'Connor, MI; Gonzalez, A. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American journal of botany* 98:572-592.
- Carreño, IG. 2006. Evaluación de los cafetales bajo sombra y fragmentos de bosque adyacentes como hábitats para conservar la diversidad de los helechos en el Estado de Veracruz, México. Maestría en Ciencias. Veracruz, Mexico Instituto de Ecología A.C. 120 p.
- Cerda, R; Deheuvels, O; Calvache, D; Niehaus, L; Saenz, 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. *Agroforestry systems*:1-25.
- Colwell, RK; Coddington, JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 345:101-118.
- Curtis, JT; McIntosh, RP. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31:434-455.
- Chacón, M; Harvey, C; Delgado, D. 2007. Diversidad arbórea y almacenamiento de carbono en un paisaje fragmentado del bosque húmedo de la zona atlántica de Costa Rica. *Recursos naturales y Ambiente* 51-52:19-32. Consultado 17 oct., 2014.
- Dawson, IK; Guariguata, MR; Loo, J; Weber, JC; Lengkeek, A; Bush, D; Cornelius, J; Guarino, L; Kindt, R; Orwa, C. 2013. What is the relevance of smallholders' agroforestry systems for conserving tropical tree species and genetic diversity in circa situm, in situ and ex situ settings? *Biodiversity and conservation* 22:301-324.
- Delgado, D; Finegan, B. 1999. Biodiversidad vegetal en bosques manejados. *Revista Forestal Centroamericana* 25:14-20.

- Díaz, M; Pulido, FJ; Marañón, T. 2003. Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas adeshados. *Revista Ecosistemas* 123: Consultado 17 oct., 2014. Disponible en <http://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/229>
- Diversitas. 2006. *Diversitas Annual Report 2005: Integrating Biodiversity Science for Human Well-being*, France.
- Dixon, K. 1995. Agroforestry systems: sources of sinks of greenhouse gases? *Agroforestry Systems* 31:99-116.
- Food and agriculture organization of the united nations (FAO) (2010. *Releases Global Forest Resources Assessment. The final report of FRA*. Roma, Italia, FAO-Forestry Paper 381
- Feinsinger, P. 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, Island Press.
- Garza, HN; Santiago, AS; Santiago, MÁM; Lindemann, HV; Olvera, MAP. 2012. Diversity of useful species and agroforestry systems. *Legal information* 2015:04-03. Consultado 14 sep, 2015. Disponible en http://www.chapingo.mx/revistas/en/forestales/contenido.php?id_articulo=1282&id_revisitas=3
- Geist, HJ; Lambin, EF. 2002. Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical Deforestation Tropical forests are disappearing as the result of many pressures, both local and regional, acting in various combinations in different geographical locations. *BioScience* 522:143-150.
- Gibson, L; Lee, TM; Koh, LP; Brook, BW; Gardner, TA; Barlow, J; Peres, CA; Bradshaw, CJ; Laurance, WF; Lovejoy, TE. 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 4787369:378-381.
- González Zárate, M. 2008. Estimación de la biomasa aérea y la captura de carbono en regeneración natural de *Pinus masiminoi* HE Moore, *Pinus oocarpa* var. *ochoterenai* Mtz, y *Quercus* sp. en el norte del estado de Chiapas, México. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 154 p.
- Gotelli, NJ; Colwell, RK. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 44:379-391.
- Harper, JL; Hawksworth, DL. 1994. Biodiversity: measurement and estimation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 3451311:5-12.
- Harvey, CA. 2000. Colonization of agricultural windbreaks by forest trees: effects of connectivity and remnant trees. *Ecological Applications* 106:1762-1773.
- Harvey, CA; Alpízar, F; Madrigal, R. 2006. Mejores prácticas de manejo para asegurar la provisión de servicios ecológicos en sistemas agrícolas y forestales en América Latina.
- Henry, M; Tittonell, P; Manlay, R; Bernoux, M; Albrecht, A; Vanlauwe, B. 2009. Biodiversity, carbon stocks and sequestration potential in aboveground biomass in smallholder farming systems of western Kenya. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 1291:238-252.
- Herrera, JM; García, D. 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 1421:149-158.
- Kattan, G; Guariguata, M. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. *Ecología y conservación de bosques neotropicales* 1:561-582.
- Kindt, R; Kalinganire, A; Larwanou, M; Belem, M; Dakouo, JM; Bayala, J; Kairé, M. 2008. Species accumulation within land use and tree diameter categories in Burkina Faso, Mali, Niger and Senegal. *Biodiversity and conservation* 178:1883-1905.
- Kraenzel, M; Castillo, A; Moore, T; Potvin, C. 2003. Carbon storage of harvest-age teak (*Tectona grandis*) plantations, Panama. *Forest Ecology and Management* 1731:213-225.

- Kürsten, E; Burschel, P. 1993. CO₂-mitigation by agroforestry. *Terrestrial Biospheric Carbon Fluxes Quantification of Sinks and Sources of CO₂*:533-544.
- Lambin, EF; Turner, BL; Geist, HJ; Agbola, SB; Angelsen, A; Bruce, JW; Coomes, OT; Dirzo, R; Fischer, G; Folke, C. 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global environmental change* 114:261-269.
- Laurance, WF. 2001. Fragmentation and plant communities. Lessons from Amazonia, the ecology and conservation of a fragmented forest:158-167.
- Leguía, E; Rapidel, B; Somarriba, E; Ordoñez, JC. 2014. Resumen línea base CCAFS a nivel de hogar en Nicaragua y Costa Rica: Fase de diagnóstico del estudio "Contribución de la diversidad arbórea a los medios de vida para la adaptación y la mitigación al cambio climático".
- Magurran, A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd, Oxford. 248 p.
- Maza, O. 2013. Influencia del uso de la tierra con cultivos de cacao, chakras y bosque primario, sobre la diversidad, almacenamiento de carbono y productividad en la Reserva de la Biosfera Sumaco, Ecuador. Turrialba, Costa Rica,
- Miles, L; Kapos, V. 2008. Reducing greenhouse gas emissions from deforestation and forest degradation: global land-use implications. *Science* 3205882:1454-1455.
- Miles, L; Dickson, B. 2010. REDD-plus y la biodiversidad: oportunidades y retos. *Unasylva: revista internacional de silvicultura e industrias forestales* 236:56-63.
- Montagnini, F; Nair, P. 2004. Carbon sequestration: an underexploited environmental benefit of agroforestry systems. *Agroforestry systems* 611-3:281-295.
- Montero, M; Montagnini, F. 2006. Modelos alométricos para la estimación de biomasa de diez especies nativas en plantaciones en la región Atlántica de Costa Rica. *Recursos naturales y Ambiente* 45:118-125.
- Moreno, CE. 2001. *Manual de métodos para medir la biodiversidad*. M&T – Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España, 84 p.
- Odum, EP. 1997. *Ecology: a bridge between science and society*. Sinauer Associates Incorporated.
- Ordoñez, JC; Luedeling, E; Kindt, R; Tata, HL; Harja, D; Jamnadass, R; van Noordwijk, M. 2014. Constraints and opportunities for tree diversity management along the forest transition curve to achieve multifunctional agriculture. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 6:54-60.
- Orozco, L; López, A. 2013. *Evolución, aplicación y futuro de la agroforestería en Nicaragua*.
- Pan, Y; Birdsey, RA; Fang, J; Houghton, R; Kauppi, PE; Kurz, WA; Phillips, OL; Shvidenko, A; Lewis, SL; Canadell, JG. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 3336045:988-993.
- Pandey, DN. 2002. Carbon sequestration in agroforestry systems. *Climate Policy* 24:367-377.
- Paustian, K; Six, J; Elliott, E; Hunt, H. 2000. Management options for reducing CO₂ emissions from agricultural soils. *Biogeochemistry* 481:147-163.
- Pincheira-Ulbrich, J; Rau, J; Hauenstein, E. 2008. Diversidad de árboles y arbustos en fragmentos de bosque nativo en el sur de Chile. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 77:321-326. Consultado 17 oct., 2014. Disponible en http://revistaphyton.fund-romuloraggio.org.ar/vol77/PINCHEIRA-ULBRICH_J_JR_RAU_E_HAUENSTEIN.pdf
- Polzot, CL. 2004. Carbon storage in coffee agroecosystems of southern Costa Rica: Potential applications for the Clean Development Mechanism. Faculty of Environmental Studies in partial fulfillment of the requirements for the degree of Master in Environmental Studies, York University, Toronto, Ontario, Canada.

- Poveda, V; Orozco, L; Medina, C; Cerda, R; López, A. 2013. Almacenamiento de carbono en sistemas agroforestales de cacao en Waslala, Nicaragua.
- Rojas Sanchez, A; Hartman Ulloa, K; Marques, RA. 2012. El impacto de la producción de café sobre la biodiversidad, la transformación del paisaje y las especies exóticas invasoras. *Ambiente y Desarrollo* 1630:93-104.
- Salas, J; Infante, A. 2006. Producción primaria neta aérea en algunos ecosistemas y estimaciones de biomasa en plantaciones forestales. *Revista Forestal Latinoamericana*, Julio-Diciembre, año 2140:47-70.
- Saunders, DA; Hobbs, RJ; Margules, CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 51:18-32.
- Scales, BR; Marsden, SJ. 2008. Biodiversity in small-scale tropical agroforests: a review of species richness and abundance shifts and the factors influencing them. *Environmental conservation* 3502:160-172.
- Schelhas, J. 1996. *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press.
- Solomon, S. 2007. *Climate change 2007-the physical science basis: Working group I contribution to the fourth assessment report of the IPCC*. Cambridge University Press.
- Somarriba, E. 1992. Revisiting the past: an essay on agroforestry definition. *Agroforestry systems* 193:233-240.
- Somarriba, E; Andrade, J; Segura, M; Villalobos, M; Andrade, H; Segura, M; Somarriba, E; Villalobos, M; Somarriba, E; Trivelato, M. 2008. How to fix atmospheric carbon in Bribri and Cabécar farms (Talamanca, Costa Rica), certify and sell it to bring additional income to farmers. *Agroforestería en las Américas (CATIE)*. 2008 46:81-88.
- Somarriba, E; Cerda, R; Orozco, L; Cifuentes, M; Dávila, H; Espin, T; Mavisoy, H; Ávila, G; Alvarado, E; Poveda, V. 2013. Carbon stocks and cocoa yields in agroforestry systems of Central America. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 173:46-57.
- Spellerberg, IF. 2005. *Monitoring ecological change*. Cambridge University Press.
- Strassburg, BB; Kelly, A; Balmford, A; Davies, RG; Gibbs, HK; Lovett, A; Miles, L; Orme, CDL; Price, J; Turner, RK. 2010. Global congruence of carbon storage and biodiversity in terrestrial ecosystems. *Conservation Letters* 32:98-105.
- Watzlawick, L; Sanquetta, CR; de Mello, A; Arce, J. 2001. Ecuaciones de biomasa aérea en plantaciones de *Araucaria angustifolia* en el sur del estado de Paraná, Brasil. Universidad Federal del Paraná. Brasil: Consultado 19 oct., 2014. Disponible en http://www.uach.cl/procarbono/pdf/simposio_carbono/41_Watzlawick.PDF
- Woodwell, GM; Whittaker, R; Reiners, W; Likens, GE; Delwiche, C; Botkin, D. 1978. The biota and the world carbon budget. *Science* 1994325:141-146.

CAPÍTULO II

Artículo I: Diversidad taxonómica del componente leñoso en diferentes usos de suelo en dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola de Nicaragua.

CATIE, Escuela de Posgrado, ICRAF; Cartago, Turrialba, 30501, Costa Rica

Resumen

En los últimos años una gran cantidad de investigaciones han encontrado evidencia de que la continua pérdida de biodiversidad está afectando el funcionamiento de los ecosistemas, lo que se traduce en la disminución de servicios ecosistémicos claves para la vida. Por este motivo, analizar la biodiversidad se convierte en un tema prioritario en aras de garantizar la necesidad de producción de alimentos y el logro del bienestar del ser humano. Este trabajo de investigación se ha enfocado en determinar la diversidad y la composición del componente leñoso (árboles y palmas) en El Tuma - La Dalia y Waslala, Nicaragua; dos sitios que ejemplifican diferente estado de desarrollo agrícola. En cada sitio, se seleccionaron 45 fincas y se muestrearon los seis usos de suelo predominantes en estas zonas: plantaciones de café (CF), plantaciones de cacao (CC), cercas vivas (CV), granos básicos (GB), pasturas (PA) y patios (PT). Se midieron árboles con un DAP ≥ 9.9 cm y para árboles del género *Citrus* se tomaron en cuenta los individuos con diámetros ≥ 4.8 cm. Fueron evaluados los componentes de diversidad alfa y beta. Se usaron métricas que expresan la composición de especies, el número de especies y la abundancia relativa de individuos. Se muestrearon 171.6 ha en un total de 344 parcelas. Se registró un total de 16 579 individuos de 235 especies leñosas (183 especies leñosas fueron identificadas en El Tuma - La Dalia y 195 en Waslala), repartidas en 54 familias y 160 géneros. Las 10 especies leñosas con mayor valor del IVI representaron el 46% en El Tuma-La Dalia y el 40% en Waslala de la estructura leñosa. La similitud florística entre los dos sitios de estudio fue del 60%, reportando 144 especies compartidas. La similitud entre usos de suelo según los valores de índice Bray - Curtis varió entre 32% a 58%. Las CV fueron el uso de suelo más disimilar en comparación a los otros usos de suelo estudiados. Los PT comparten alrededor del 44% de las especies con el CC y el CF, y solo entre el 33-36% con GB y PA. Hubo superioridad de riqueza de especies acumulada en Waslala sobre El Tuma - La Dalia, mientras que la densidad de especies (por área muestreada) no se diferenció en los dos sitios de estudio. Hubo diferencias de riqueza y densidad de especies acumulada por uso de suelo en cada sitio. En El Tuma - La Dalia, los CF y PT presentan mayor riqueza que el resto de usos de suelo; las CV, PA y GB no se diferenciaron entre sí. La densidad de especies fue mayor nuevamente en CF y PT; la densidad en GB fue igual a la de PA, pero ambas fueron mucho más bajas en comparación con los otros dos usos de suelo agrícola mencionados. En Waslala, la mayor riqueza de especies se encontró en los PT y CC, seguidos de los PA y GB, que fueron iguales pero superiores a la riqueza de especies en los CF. La riqueza de especies más baja fue reportada en las CV. La mayor densidad de especies en Waslala se mostró en los CC, PT y CF, densidad de especies en GB fue la más baja, seguida de las PA. La densidad

de especies en las CV de los dos sitios mostró su alto potencial de acumulación de especies en áreas muy pequeñas. Los resultados demostraron diferencias por uso de suelo agrícola estudiado para las variables riqueza de especies por ha y los índices de diversidad H' y D' por parcela. Se evidenció además interacción entre usos de suelo agrícola y sitios estudiados. En La Dalia, los CF y las CV fueron más diversos y equitativos que en Waslala, pero el patrón cambió para los CC, PA y GB, que fueron más diversos y equitativos en Waslala que en la Dalia. Los patios no se diferencian en diversidad y equidad entre los dos sitios, mostrando niveles intermedios entre todos los usos de suelo. La densidad de individuos y el área basal se diferenciaron por uso de suelo y presentaron similares patrones. Los CF tienen la mayor densidad y área basal seguidos de las CV, mientras que los GB presentaron las menores densidades. El CC, PT, y PA mostraron valores intermedios de densidad de individuos. La composición y la riqueza a nivel de paisaje es diferente tanto por sitios como por usos de suelo, mientras que la riqueza de especies por ha y diversidad por parcela solo se diferenció por uso de suelo, evidenciando un cambio en la importancia relativa de los usos de suelo en cada sitio.

Palabras clave: sitios, usos de suelo agrícola, diferente desarrollo agrícola, composición florística, riqueza y diversidad de especies leñosas.

1. Introducción

La deforestación y su consecuente fragmentación del paisaje actúan de manera negativa sobre la biodiversidad, debido a que reducen y deterioran el hábitat natural e interrumpen la conectividad (Chacón *et al.* 2007), afectando negativamente el número y la complejidad de las poblaciones de especies vegetales y animales en zonas de cultivos agrícolas (Saunders *et al.* 1991; Lambin *et al.* 2001; Kattan y Guariguata 2002). Se espera que un mínimo nivel de diversidad sea necesario para mantener los servicios ecosistémicos importantes (Cardinale *et al.* 2011; Reyers *et al.* 2012). Los sistemas agroforestales (i.e. sistemas de producción que combinan agricultura y/o producción pecuaria con el componente arbóreo, sean nativos o exóticos, como parte del sistema productivo) pueden contribuir a mantener la diversidad de especies y en algunos casos características biológicas y ambientales similares a la vegetación original (Nair 1993; Scales y Marsden 2008). La diversidad de los árboles en sistemas agroforestales también es importante para mantener los servicios ecosistémicos de apoyo (producción primaria, ciclos de nutrientes y formación del suelo), servicios de provisión (madera, agua fresca y recursos genéticos etc.) y servicios regulatorios (regulación del clima, de la calidad del aire y del agua), entre otros (Beer *et al.* 2003; Harvey *et al.* 2006; Ordóñez *et al.* 2014).

Los sistemas agroforestales pueden contribuir a la conservación de especies arbóreas a través de tres funciones: i) los árboles (nativos) plantados o retenidos por los productores en las áreas de cultivos pueden ser reservorios de especies de árboles cercanos a las áreas con mayor biodiversidad de árboles, conservación *circa situm* (Dawson *et al.* 2013); ii) los árboles en paisajes agrícolas son fuente alternativa de producto para reducir y evitar la extracción de productos de los bosques naturales y funcionan como corredores de conexión entre fragmentos

boscosos, favoreciendo a la conservación *in situ* (Scales y Marsden 2008; Dawson *et al.* 2013); y iii) los árboles plantados (exóticos) en las áreas de los cultivos por mayor interés de los productores pueden ser considerados como bancos de semillas en campo, manteniendo el flujo de genes de árboles en ubicaciones fuera de las usuales, conservación *ex situ* (Mcneely y Schroth 2006; Dawson *et al.* 2013).

Las problemáticas agropecuarias y forestales de Nicaragua están centradas en el avance de la frontera agrícola, liderada por la agricultura migratoria que amenazan las reservas de bosque de la zona atlántica del país (Orozco y López 2013). Tal vez como una respuesta a esta problemática, el Estado reconoce en su política pública nacional del 03 de junio 2008 el fomento e inclusión de los sistemas agroforestales, de manera que las fincas con vocación agropecuaria deben mantener al menos el 20% de sus tierras bajo cobertura forestal o sistemas agroforestales (Orozco y López 2013). Además, datos de INAFOR (2009) indican que los sistemas agroforestales en Nicaragua se extienden alrededor de 2 099 127 ha (16.15% de la superficie total del país), distribuidos en ganadería extensiva con árboles (1 583 992 ha), cultivos anuales con árboles (190 341 ha), café con árboles (152 543 ha), sistemas silvopastoriles intensivos (90 380 ha), huertos caseros (55 589 ha), plantaciones de frutales (13 602 ha) y cacao (12 781 ha).

La investigación debe dar la evidencia que sustente la voluntad política y la realidad de los productores sobre cómo estas importantes áreas bajo sistemas agroforestales contribuyen a la conservación de biodiversidad y el mantenimiento de servicios ecosistémicos. Sin embargo, la mayor parte de la investigación científica de agroforestería en Nicaragua es fragmentada: se ha centrado solo en usos de suelo como cacao, café y ganadería (Orozco y López 2013) y muchas veces en una sola área temática.

Por ejemplo, investigaciones en cacaotales enfocadas en existencia de especies de árboles y el manejo del dosel de sombra (Almendárez *et al.* 2013; Silva 2015); composición florística y estructura de la vegetación leñosa (Matey *et al.* 2013); contribución de los sistemas de cacao a los ingresos familiares y el consumo interno (Orozco y Deheuvels 2007; Cerda *et al.* 2014); investigaciones en cafetales orientadas a tipologías y manejo de los sistemas cafetaleros (Bonilla y Somarriba 2000; López *et al.* 2003; Zúñiga *et al.* 2004); cuantificación del C almacenado en biomasa aérea de café con sombra (Medina *et al.* 2010; Pinargote Chang 2014) y beneficios familiares y conservación de la biodiversidad arbórea (Mendez *et al.* 2010; Pinargote Chang 2014); investigaciones en sistemas ganaderos orientadas a regeneración natural de árboles y arbustos en potreros (Esquivel *et al.* 2009); composición, diversidad e importancia socioeconómica de la cobertura arbórea en paisajes fragmentados por ganadería (Sánchez *et al.* 2004; Sánchez *et al.* 2012) y caracterización y productividad de sistemas silvopastoriles (Casasola *et al.* 2001; Betancourt *et al.* 2005). Todos los estudios antes mencionados se enfocan en el uso de suelo a escala de parcela o paisaje, pero ninguno mira a otros usos de la finca como unidad de estudio. Además, según la literatura científica agroforestal disponible se puede notar la falta de información de otros usos de suelo donde los árboles también son comunes: cultivos anuales, cercas vivas, patios (huertos caseros).

El presente estudio contribuye a mejorar el entendimiento de cómo los sistemas agroforestales (que son fomentados por la política nacional) contribuyen a la conservación de la diversidad arbórea, pero con un enfoque que evalúa simultáneamente la agroforestería en diversos usos de suelo, como componentes de una unidad productiva. Además considerando que los sistemas productivos dependen fuertemente del contexto biofísico y socio económico, este estudio evalúa la diversidad taxonómica del componente leñoso presente en diferentes usos del suelo, en dos sitios con diferente historial agrícola, tomando en cuenta que las fincas en El Tuma – La Dalia responden a una media de 27 años de ser establecidas para uso agrícola en comparación con las fincas de Waslala que tienen una media 18 años de ser establecidas para uso agrícola (Oblitas 2016, en publicación)

El estudio espera responder a las preguntas: i) ¿Cómo los diferentes usos de suelo agrícola estudiados influyen en la composición del componente leñoso?, ii) ¿Cómo la riqueza de especies acumulada varía entre los usos de suelo agrícola estudiados?, iii) ¿Cómo los diferentes usos de suelo agrícola repercuten sobre la riqueza y la equidad de especies de árboles a nivel de parcelas?, iv) ¿Cómo el diferente estado de desarrollo agrícola influyen en la composición del componente leñoso en los dos sitios de estudio?, v) ¿Cómo la riqueza de especies acumulada varía entre los dos sitios estudiados? y vi) ¿Cómo el diferente estado de desarrollo agrícola repercute sobre la riqueza y la equidad de especies de árboles en los dos sitios estudiados a nivel de parcelas?

Este estudio provee información estandarizada para seis usos de suelo con árboles más predominantes en los sitios estudiados, incluyendo la composición y diversidad del componente leñoso y cómo esta diversidad está relacionada al almacenamiento de carbono. Los resultados estarán disponibles para los productores, grupos de discusión, instituciones particulares o gubernamentales que están a cargo de la toma de decisiones para reducir la vulnerabilidad y aumentar beneficios de estos sistemas productivos en Nicaragua.

2. Materiales y métodos

2.1. Ubicación y descripción de los sitios de estudio

El estudio fue realizado en dos sitios que ejemplifican dos zonas con diferente estado de desarrollo agrícola. Zonas de minifundio y potencialmente mayor intensificación (cultivos anuales y cultivos comerciales) con larga historia de uso agrícola en el municipio de El Tuma - La Dalia, en Matagalpa, y zonas de estado intermedio de historia de uso agrícola (agricultura más reciente). Donde las pasturas arboladas han reemplazado mayormente un área cubierta por bosques, coexistiendo los sistemas de producción de granos básicos en Waslala, en la *Región Autónoma* de la Costa Caribe Norte (Leguía *et al.* 2014). Los dos municipios están localizados en la parte central - noroeste de Nicaragua (figura 1).

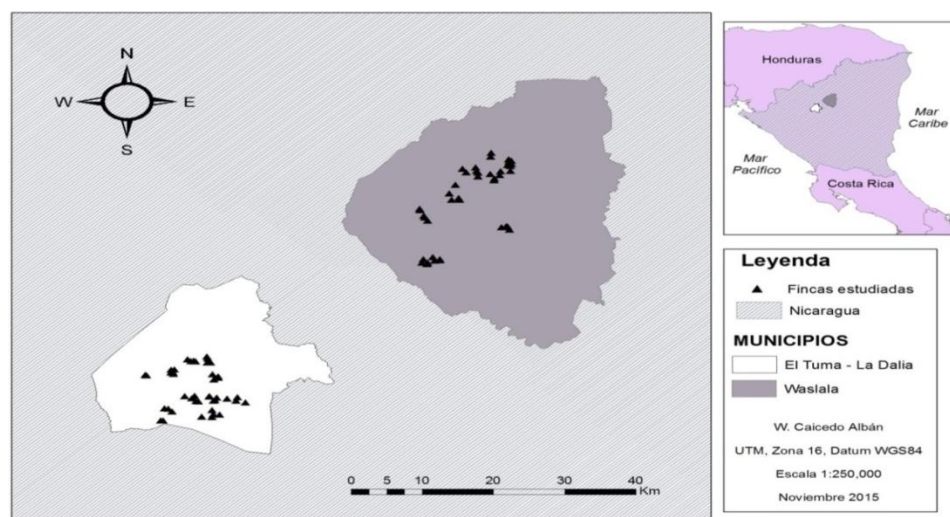


Figura 1. Ubicación geográfica de las fincas que participaron en el estudio en los municipios de El Tuma - La Dalia y Waslala.

La densidad poblacional en La Dalia alcanza 86,93 hab/km², mientras que en Waslala solo es de 37,1 hab/km² (INIDE 2014). Las características de clima, altitud y áreas del estudio se diferenciaron en los dos sitios (cuadro 1). Los municipios de El Tuma – La Dalia y Waslala cubren 652 y 1330 km², respectivamente. En los dos sitios predominan terrenos montañosos accidentados con muchas elevaciones y en menor proporción áreas planas (INETER 2014).

Cuadro 1. Características de las áreas de estudio en los municipios de El Tuma –La Dalia y Waslala.

Característica	El Tuma - La Dalia	Waslala
Rangos de temperatura (°C)	22 – 24	25 – 26
Rangos de precipitación anual (mm)	2000 – 2500	> 2500
Rangos altitudinales* (msnm)	330 - 679	211 – 708
Número de comunidades	9	9
Número de fincas muestreadas	45	45
Promedio (rango) de tamaño de finca* (ha)	10.0 (0.5 - 102.0)	11.0 (0.7- 78.0)
Promedio (rango) edad de las fincas (años)	27 (2 - 75)	18 (3 – 45)
Área total muestreada (ha)	77.3	94.3

* De las fincas evaluadas

Los suelos en El Tuma - La Dalia responden al orden de los molisoles, ultisoles y alfisoles mientras que en Waslala dominan en mayor proporción los ultisoles y alfisoles. Los dos sitios se caracterizan por tener una fertilidad aparente de media a alta, textura franco arcillosa a arcillosa con drenaje moderado, pH ácido (5.8 a 6.2). De acuerdo con la litología, los suelos se desarrollaron a partir de rocas volcánicas básicas (basaltos y andesitas) por rocas sedimentarias y sedimentos aluviales (MAGFOR 2010).

El área promedio de las fincas en Nicaragua disminuye desde el sitio con menor densidad poblacional y más lejana a los mercados; en este caso desde Waslala hacia El Tuma - La Dalia (Leguía *et al.* 2014). Los principales usos de suelo en los dos sitios son granos básicos y patios asociados a charrales; varios cultivos de autoconsumo como plátano, tubérculos, vegetales y frutas; cafetales, cacaotales; otros cultivos comerciales como caña y achiote; pastizales (que pueden tener árboles o no) y diferentes tipos de bosques secundarios. De estos, los usos de suelo que más comúnmente tienen árboles y en los que se centra este estudio son los granos básicos, patios, cafetales, cacaotales, cercas vivas y pasturas.

Si bien los usos de suelo que tienen mayor proporción de árboles son los patios y cercas vivas, existen variaciones que van de acuerdo al cambio en la importancia del uso de suelo en las diferentes fincas y sitios (Leguía *et al.* 2014). En El Tuma – La Dalia donde hay pocas pasturas y prevalecen los cafetales, los árboles predominan en patios, cercas vivas y café. En contraste, en Waslala, donde prevalecen los cacaotales (Orozco y López 2013), las pasturas y producción de granos básicos en áreas más grandes, donde los árboles predominan en comparación a estos mismos usos de suelo en El Tuma – La Dalia (Leguía *et al.* 2014).

2.1.1. Definición de los usos de suelo agrícola incluidos en el estudio

Se seleccionaron seis usos de suelo agrícola predominantes en las fincas de las áreas muestreadas: plantaciones de café (CF), plantaciones de cacao (CC), cercas vivas (CV), granos básicos (GB), pasturas (PA) y patios (PT). Usos de suelo que responden según Somarriba (1992) a la siguiente caracterización: los CF y CC fueron considerados cultivos comerciales. Típicamente sus productos están orientados a un mercado y hay árboles y/o palmas asociados que proveen sombra, madera, leña o fruta. Las CV contienen un conjunto de árboles y/o palmas, plantadas o reclutadas de la regeneración natural distribuidos a lo largo de una línea paralela de longitud variable, que cumplen objetivos definidos por el productor. Los GB incluyeron maíz, frijol, arroz y/o sorgo asociados a árboles, y/o palmas en una misma área. Las PA en asociación con árboles y animales fueron pasturas naturales y/o mejoradas en sistemas ganaderos intensivos o extensivos. Los PT fueron las áreas alrededor de la casa donde los productores cultivan y cuidan los vegetales, frutas y animales menores.

2.2. Selección de parcelas y estrategia de muestreo

Se estudiaron 90 fincas representativas de los dos municipios. De las cuales 70 fincas fueron seleccionadas al azar a partir de la lista de información de hogares que pertenecieron al estudio de línea base Cambio Climático, la Agricultura y la Seguridad Alimentaria (CCAFA) a nivel de Nicaragua (Leguía *et al.* 2014), y 20 fincas fueron seleccionadas al azar desde listas de asociaciones de productores agropecuarios en cada sitio de estudio. En cada finca, se muestrearon los seis usos de suelo incluidos en el estudio. A cada uso de suelo en cada una de las fincas se le denominó “parcela”, se muestreó un total de 344 parcelas (cuadro 3). Debido a que no todas las fincas contaban con todos los usos de suelo que incluyeron en el estudio.

Para los usos de suelo CF, CC, PA y GB el muestreo se realizó mediante transectos de 2000 m² (100x20m) ubicados al azar en cada parcela. La distribución de los transectos se realizó dividiendo el área total de la parcela en secciones. El número de secciones fue igual al número de transectos a muestrear (en cada una de las secciones creadas se estableció un transecto al azar).

El número de transectos de muestreo en campo para los usos de suelo CF, CC, PA y GB fue definido con base en pruebas de campo e información previa del estudio de Pinargote Chang (2014). Cuando el área total declarada por el productor ocupada por la parcela fue ≤ 2 ha, se colocó el número de transectos necesarios para cubrir al menos el 50% del área total. Cuando el área total fue > 2 ha, se muestreó un máximo de 5 transectos por uso de suelo. En el caso particular de las parcelas de PA, dadas sus grandes extensiones (> 10 ha) se establecieron 15 transectos.

La ubicación y dirección de cada uno de los transectos en campo fue establecido al azar con la ayuda de la función Ran# (número al azar) de una calculadora científica. Primero, se definió el ancho (eje X) y largo (eje Y) aproximado de las secciones dentro de cada parcela de uso agrícola en metros. Seguido a esto, se escogieron dos números al azar, que se multiplicaron por las dimensiones (ancho y largo) de cada sección. La multiplicación otorgó valores tanto para el eje X como para el eje Y de la sección. La unión de los puntos (XY) indicó el sitio inicial de la ubicación del transecto. La dirección del transecto se basó en similar proceso, un nuevo número al azar fue solicitado en la calculadora. El número obtenido fue multiplicado por 360. El valor resultante fue tomado como grados de medida desde el punto cardinal Norte, en sentido horario de 0° a 360°. Los grados obtenidos indicaron la dirección de cada uno de los transectos.

De las 195 parcelas en los usos de suelo CF, CC, PA y GB, 64 parcelas medían menos de 2ha y se muestreó más del 50% del área total de la parcela; 75 parcelas medían entre 0.5 ha a 3.8 ha y se muestreó entre el 25 a 50% del área total; finalmente 56 parcelas medían entre 1 a 70 ha y se muestreó menos del 25% del área total (cuadro 2). En algunas parcelas menores a 2 ha, no fue posible muestrear el 50% como se había planificado debido a la forma de estas y accidentes geográficos que presentaron.

Cuadro 2. Porcentajes de área muestreada en parcelas de los usos de suelo: CC = cacao; CF = Café; GB; granos básicos y PA = pastura, estudiados en los municipios de El Tuma –La Dalia y Waslala.

Porcentaje de área muestreada	Nº parcelas	Tamaño de las parcelas (ha) M \pm DE
< 25	56	10.5 \pm 13.09
$\geq 25 \leq 50$	75	1.7 \pm 0.98
> 50	64	0.8 \pm 0.46

M: media; DE: desviación estándar.

Para los PT, se realizaron censos completos por ser áreas relativamente pequeñas. En el caso de las CV, por su distribución espacial lineal, se realizó una adaptación del método de muestreo propuesto por Detlefsen *et al.* (2012), por medio de segmentos (que son secciones de una plantación lineal a cuyos lados se mantiene constantes dos usos colindantes de tierra) de 200 m² (líneas 100x2m) no necesariamente continuos. Se inventariaron las especies que estaban a un metro a cada lado de la línea de CV área (denominada como ronda) que es donde los productores realizan todas las actividades de manejo y limpieza de la CV.

2.3. Colección de datos de campo

En cada transecto se registraron los individuos (árboles y palmas) con un DAP ≥ 9.9 cm. Sin embargo, para árboles del género *Citrus* se tomaron en cuenta los individuos con diámetros ≥ 4.8 cm, dado su hábito de crecimiento (árboles adultos pero de fustes delgados) e importancia para los productores. Cada individuo fue identificado en campo con su nombre local (cuando se desconocía el nombre científico del individuo inventariado) y/o científico (con la ayuda de un profesional forestal con experiencia en inventarios forestales nacionales en la zona de estudio). Para especies de difícil identificación, se realizaron colectas de material vegetativo; las cuales fueron enviadas al Herbario de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, UNAN-León, para su posterior identificación taxonómica.

Además, en cada individuo se midió también el diámetro a la altura del pecho (DAP, medido a 1.30 m del suelo). Cuando se presentaron varios ejes, se midió cada tronco independientemente y se calculó el diámetro cuadrático medio ($DCM = \sqrt{\sum DAP/n^2}$) por individuo (Snowdon *et al.* 2002). Para árboles del género *Citrus* muy ramificados por debajo de 1.30 m del suelo, los diámetros fueron tomados a 0.30 m sobre el suelo. El DAP se utilizó para calcular el área basal en m² ($g = \pi/4 * DAP^2$).

2.4. Análisis de los datos

2.4.1. Métricas de diversidad

Para este estudio, se definió a la diversidad como el número, abundancia y variedad de especies de plantas en cada uso de suelo en estudio (Magurran 2004). La diversidad se midió considerando componentes de diversidad alfa y beta. La primera mide la diversidad en una muestra, punto o sitio concretos y la segunda mide el grado de cambio de la composición específica de un lugar a otro (Moreno 2001; Magurran 2004). Se usaron métricas que expresan la composición de especies (las especies presentes y su abundancia), el número de especies (riqueza de especies) y la abundancia relativa de individuos (índices que expresan el grado de equidad y dominancia de especies).

Ambos componentes de la diversidad, alfa y beta, fueron evaluados en términos de composición, número de las especies y abundancia de individuos. Se usaron el índice de valor de importancia y el índice de similitud de Bray –Curtis para analizar la composición de las especies por sitio y uso de suelo con información a nivel de usos de suelo. También, se elaboraron curvas de rarefacción y acumulación de especies para analizar la riqueza y la densidad de especies a

nivel de paisaje por sitio y uso de suelo con información a nivel de las parcelas. Además se elaboraron curvas de rango abundancia por sitio y uso de suelo con información a nivel de usos de suelo. Finalmente la riqueza de especies por ha e índices de Shannon (H') y Simpson (D') para analizar la diversidad y equidad por sitio y uso de suelo con información a nivel de parcelas.

2.4.1.1. Composición de especies y recambio a nivel de paisaje

La composición de especies por uso de suelo se evaluó mediante el cálculo el índice de valor de importancia (IVI; ecuación 1), con lo cual se determinaron las especies con mayor importancia ecológica en cada uno de los usos de suelo y por cada sitio en estudio, conjugando en un solo parámetro la abundancia, dominancia y frecuencia relativa de las especies (Curtis y McIntosh 1950). El cálculo de las variables necesarias para estimar el IVI se hizo en Microsoft Excel (2010).

$$IVI \text{ especie} = A \% i + D \% i + F \% i \text{ (ecuación 1)}$$

Dónde:

- $A \% i$ = abundancia relativa de especie i.
- $D \% i$ = dominancia relativa de la especie i.
- $F \% i$ = Frecuencia relativa de la especie i.

El recambio o similitud de especies entre sitios y usos de suelo se evaluó utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis (ecuación 2). Este índice de similitud/disimilitud a nivel beta expresa la semejanza de dos hábitats con base en las especies existentes y a la abundancia proporcional de estas en cada uso de suelo estudiado (Moreno 2001; Magurran 2004). El índice Bray-Curtis se estimó utilizando el software EstimateS versión 9.1.0 (Colwell 2007).

$$\text{Bray - Curtis} = \text{Iscuant} = \frac{2pN}{aN+bN} \text{ (ecuación 2)}$$

Dónde:

- aN = número total de individuos en el sitio A.
- bN = número total de individuos en el sitio B
- pN = sumatoria de la abundancia más baja de cada una de las especies compartidas entre ambos sitios.

2.4.1.2. Riqueza y densidad de especies

La riqueza fue expresada como el número de especies acumuladas presentes en cada uso de suelo, tomando como unidad mínima las parcelas. La comparación de la riqueza y la densidad de especies por sitio y uso de suelo se realizó usando curvas de rarefacción con base en el número de individuos (Magurran y McGill 2011) y curvas de acumulación de especie por área (Gotelli y Colwell 2011). Fue posible hacer la comparación entre usos de suelo al escoger un punto de corte

que estandarizó esfuerzos de muestreo tanto en área (15 ha) como en número de individuos (1200 individuos). Este procedimiento hizo válida las comparaciones de riqueza y densidad de especies cuando el tamaño de las muestras no fue el mismo (Gotelli y Colwell 2001). Las curvas de acumulación se calcularon con el paquete *vegan* de R - Rdevelopment Core Team 2008, (Oksanen *et al.* 2013), del programa estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.* 2013).

2.4.1.3. Métrica e Índices de riqueza y diversidad de especies

Para evaluar la diversidad de especies por uso de suelo se elaboró curvas de rango-abundancia, las cuales permiten comparar gráficamente la riqueza de especies (número de puntos), sus abundancias relativas y la estructura de la comunidad (equitatividad) con base en la forma de la curva. La curva se graficó calculando el logaritmo (base 10) de la proporción de cada especie y estos datos se ordenaron desde la especie más abundante a la menos abundante (Feinsinger 2001). Las curvas de rango abundancia se hizo en Microsoft Excel (2010).

Para conocer la equidad y la dominancia de las especies registradas a nivel de la diversidad alfa, se calcularon los índices de diversidad Shannon (H'), (ecuación 3) que miden la incertidumbre en predecir a qué especie pertenece un individuo al sacarlo de una muestra “expresando el grado de equidad” (Magurran 2004). Los valores inferiores a 1.5 se consideran bajos y valores superiores a 3.5 son altos (Magurran 1988). Este índice es sensible a los cambios en riqueza (Baev y Penev 1995). También se usó el índice de Simpson (D'), (ecuación 4), que mide la probabilidad de que al sacar dos individuos de una misma muestra estos sean de una misma especie (expresa dominancia como opuesto a la riqueza). Los valores para este índice oscilan entre cero y uno. Los valores más cercanos a cero indican que la comunidad es más diversa (Magurran 2004). Este índice muestra sensibilidad a los cambios en la abundancia de especies (Moreno 2001). Los índices de diversidad H' y D' se estimaron con el paquete *vegan* de R - Rdevelopment Core Team 2008, (Oksanen *et al.* 2013) en el programa estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.* 2013).

La riqueza de especies por parcela, a nivel alfa, es una de las maneras más sencillas y de extenso uso para medir, estimar y caracterizar la biodiversidad (Magurran 2004). Se basa únicamente en el número de especies presentes en un área determinada, sin tomar en cuenta el valor de importancia de ellas en el ecosistema (Moreno 2001).

$$\text{Shannon} = H' = \sum p_i \ln(p_i) \text{ (ecuación 3)}$$

$$\text{Simpson} = D' = \frac{1}{\sum p_i^2} \text{ (ecuación 4)}$$

Dónde:

p_i = es la proporción de número de individuos por especie en relación al total de individuos.

2.4.2. Análisis de varianza y comparación de medias

Para evaluar las diferencias entre los sitios y usos de suelo agrícola de estudio para la diversidad alfa (riqueza por hectárea, H' y D') y composición del componente leñoso (densidad y área basal), se realizaron análisis univariados de varianza con modelos lineales generales y mixtos. Para ello, se declaró como efectos fijos los usos de suelo y los sitios, como efectos aleatorios a la variable cruzada entre sitio y al número de finca (debido a que las observaciones de los usos de suelo fueron dentro de cada finca), y como covariable el área de muestreo por parcela de uso de suelo. La densidad, el área basal y la riqueza de especies una vez corrido el modelo se estimó por hectárea. La estimación fue por medio del modelo estadístico utilizado, el mismo que hace múltiples regresiones de las cuales saca un valor estandarizado por hectárea, asumiendo la variabilidad y no linealidad de los datos como lo haría una extrapolación normal.

Como los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas no se cumplieron, se realizaron las siguientes transformaciones: para el incumplimiento de la normalidad se transformó únicamente la variable D' a logaritmo natural para el análisis y los resultados se presentaron en las unidades originales.

La falta de homogeneidad de varianza (debido a que la dispersión de los datos no fue la misma en cada uso de suelo evaluado) se corrigió utilizando modelos con varianzas residuales heterogéneas, mediante el uso de funciones de varianza admitidas (Balzarini *et al.* 2008). Las funciones de varianza admitidas que presentaron los valores más bajos de AIC (criterio de información de Akaike) y BIC (criterio de información bayesiano) y por lo cual fueron seleccionadas: i) la función de varianza admitida potencia “varPower”, utilizada cuando la varianza de la covariable puede tener valores de 0 (Zuur *et al.* 2009), para las variables H' , densidad y área basal; ii) la función de varianza admitida potencia corrida por una constante “varConstPower”, estructura de varianza que trabaja en algunos casos mejor que “varPower”, cuando la varianza de la covariable tiene valores cercanos a 0 (Zuur *et al.* 2009), para las variables de riqueza por hectárea y D' . Para los dos casos el criterio de agrupamiento fue la variable cruzada entre sitio y número de finca como efecto aleatorio.

Cuando se encontraron diferencias estadísticas ($\alpha = 0.05$) se utilizó la prueba LSD (diferencia mínima de significancia) de Fisher, para hacer todas las comparaciones con la diferencia mínima significativa. Razones por las cuales tiene mayor potencia (menor error tipo II) y mejor contraste de hipótesis. Todos los análisis y gráficos se elaboraron en el *software* Infostat (Di Rienzo *et al.* 2013).

3. Resultados

En las 90 fincas estudiadas, el número total de individuos inventariados fue de 16 579, registrándose entre todos los usos de suelo 235 especies leñosas. Cuarenta y tres individuos (0.25% del total de individuos inventariados) no pudieron ser identificados ni muestreados debido a la gran altura de sus ramas. Todas las especies leñosas inventariadas fueron representadas en 54

familias y 160 géneros. Un total de 183 especies leñosas fueron identificadas en El Tuma - La Dalia y 195 en Waslala con algunas diferencias por uso de suelo (cuadro 3).

Las familias botánicas más importantes (73% del total de individuos inventariados) en los dos sitios de estudio según el criterio de número de individuos, fueron Fabaceae (32%), Boraginaceae (13%), Malvaceae (9%), Anacardiaceae (7%), Bignoniaceae (6%) y Rutaceae (6%). Las familias con mayor número de especies fueron: Fabaceae (57); Rutaceae (15); Malvaceae (13); Moraceae (11); Myrtaceae (10); y Anacardiaceae, Meliaceae, Euphorbiaceae, con 7 especies cada una. De las especies registradas, solamente dos especies de árboles, *Cedrela odorata* y *Swietenia macrophylla*, figuran en la lista de especies amenazadas dentro de la categoría global vulnerable (VU A1cd+2cd) de la Unión para la Conservación Mundial (UICN).

Cuadro 3. Resultados generales del N° de parcelas, área muestreada (ha), N° de individuos, N° especies, N° de géneros y N° de familias, encontradas en los usos de suelo agrícola estudiados en los municipios de El Tuma –La Dalia y Waslala.

Municipio	Uso de suelo	N° parcelas	Área (ha) muestreada	N° individuos	N° especies	N° géneros	N° familias
El Tuma - La Dalia	CC	4	1.60	169	35	32	17
	CF	30	15.60	2759	140	106	38
	CV	41	1.46	1509	94	74	35
	GB	37	23.18	885	83	65	31
	PA	30	28.11	1556	101	78	32
	PT *	41	7.35	1206	122	86	36
Waslala	CC	27	15.83	1824	126	100	39
	CF	11	7.60	1082	92	71	31
	CV	32	1.07	1266	74	57	24
	GB	26	17.00	615	84	67	25
	PA	30	44.20	2809	129	94	37
	PT *	35	8.68	899	108	82	32

CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pasturas; PT = patios; * = censos.

3.1. Composición de especies por uso de suelo y por sitio

3.1.1. Índice de valor de importancia (IVI)

Las 5 especies con mayor importancia ecológica (IVI) en los dos sitios (figura 2), fueron *Cordia alliodora*, *Erythrina fusca*, *Mangifera indica*, *Guazuma ulmifolia* y *Platymiscium dimorphandrum*. Hubo algunas diferencias dentro de cada sitio; por ejemplo, en El Tuma - La Dalia, las 5 especies más importantes coinciden con las 5 especies más importantes, en los dos sitios. Mientras que en Waslala otras 3 especies *Senna siamea*, *Inga oerstediana*, y *Tabebuia rosea* integraron las 5 especies más importantes junto a *Cordia alliodora* y *Mangifera indica*.

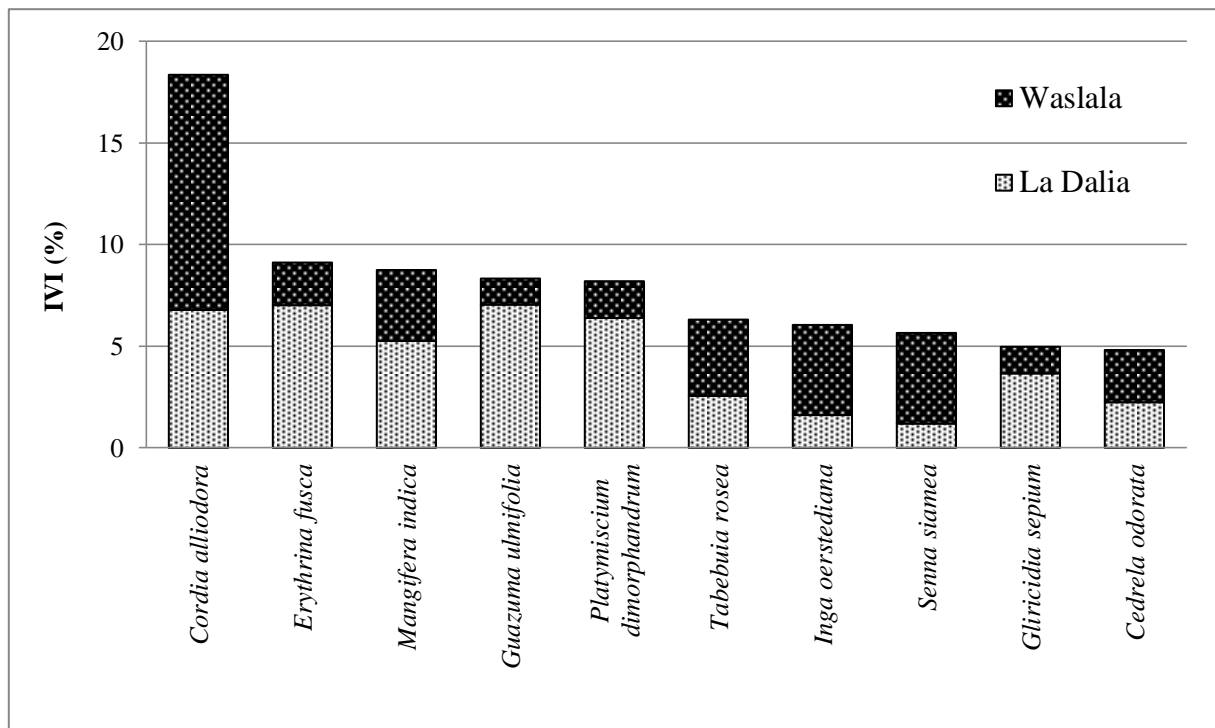


Figura 2. Valores relativos del Índice de Valor de Importancia (IVI) de las diez especies con mayor peso ecológico en los dos municipios de estudio El Tuma – La Dalia y Waslala.

El valor de IVI por uso de suelo dentro de cada sitio (anexo 1) mostró que las 10 especies leñosas con mayor peso ecológico representaron el 46% en El Tuma-La Dalia y el 40% en Waslala de la estructura leñosa, (figura 3a y b). Las 10 especies de mayor IVI en cada sitio estaban presentes en por lo menos cuatro de los seis usos de suelo evaluados. Además, existieron usos de suelo en donde ciertas especies fueron más importantes ecológicamente que otras, debido a que no todas las especies estaban presentes de igual manera en todos los sistemas estudiados.

Por ejemplo, en El Tuma – La Dalia *E. fusca* y *Gliricidia sepium* fueron más importantes en las CV, *G. ulmifolia*, *P. dimorphandrum* y *C. alliodora* estuvieron presentes principalmente en las PA y GB, *M. indica* fue típica en los PT, mientras que en los CF se encontró un poco de todas las especies y mayormente *C. alliodora*. La *T. rosea*, *Lonchocarpus minimiflorus*, *Cedrela odorata* y *Persea americana* estuvieron presentes en todos los usos de suelo en menor número.

En Waslala, *S. siamea* y *Gmelina arborea* fueron predominantes en las CV, *C. alliodora*, *T. rosea*, *I. oerstediana* y *Spondias mombin* fueron características en las PA, *M. indica* y *S. siamea* fueron especies típicas en los PT, mientras que en los GB, CC y CF se encontró un poco de todas las especies y en mayor proporción *C. alliodora*. La *C. odorata*, *Spathodea campanulata* y *Citrus sinensis* se encontraron en todos los usos de suelo en pocas cantidades.

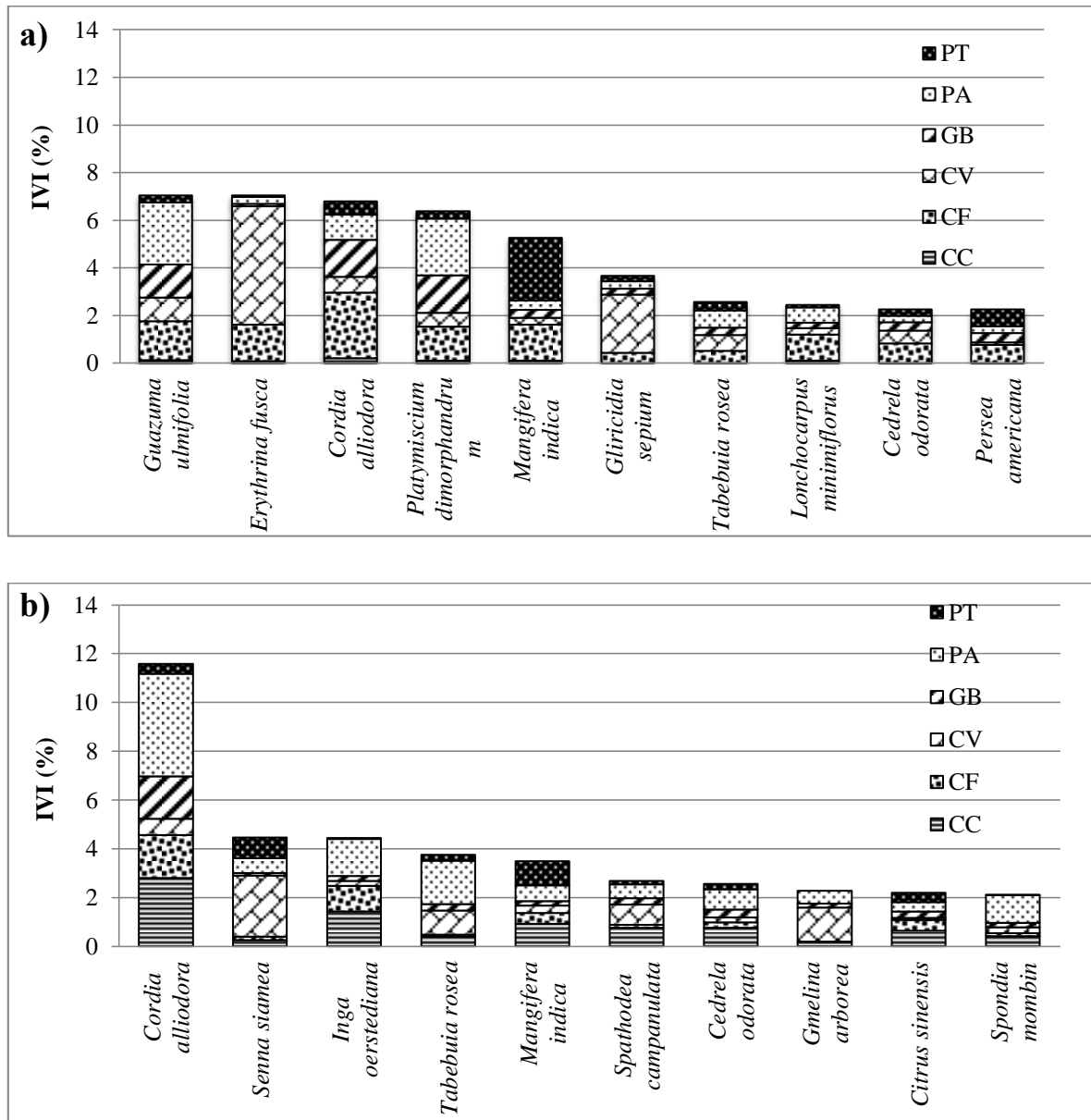


Figura 3. Valores relativos del Índice de Valor de Importancia (IVI) de las diez especies más importantes para cada uso de suelo estudiado: CC = cacao; CF = café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios, en Nicaragua. a) En El Tuma – La Dalia y b) en Waslala.

3.1.2. Similitud en composición entre sitios y usos de suelo

El índice de similitud Bray-Curtis, comparando los dos sitios de estudio, fue del 60% reportando 144 especies compartidas. Los índices Bray-Curtis para comparaciones entre usos de suelo (sin considerar el sitio) variaron entre 32-58% (cuadro 4). La CV fue el uso de suelo más disimilar (presenta el menor número de especies compartidas) con todos los otros usos de suelo. Los PT comparten alrededor del 44% de las especies con el CC y el CF, y solo entre el 33-36% con GB y PA.

Cuadro 4. Valores del Índice Bray-Curtis y número de especies compartidas entre usos de suelo estudiados: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios en los dos sitios de estudio en Nicaragua.

Uso de suelo	CC	CF	CV	GB	PA	PT
CC		102	84	88	107	93
CF	57.8		98	105	126	116
CV	32.6	32.2		90	101	85
GB	58.0	51.0	36.5		104	92
PA	48.1	56.7	37.0	49.8		109
PT	44.8	44.1	32.5	36.6	33.3	

Valores en negrita corresponden al índice de similitud Bray-Curtis y sus especies compartidas entre usos de suelo (en gris).

El análisis de similitud por uso de suelo dentro de cada sitio (anexo 2), mostró que en el Tuma – La Dalia el CC compartió el menor número de especies con el resto de usos de suelo (Bray-Curtis entre 12% - 18%). Los PT comparten un 44% de las especies con los CF y solo entre el 30% - 35% con las CV, GB y PA. En Waslala, los menores valores del índice se obtuvieron para las combinaciones entre CV (Bray-Curtis entre 20% - 30%) y PT (Bray-Curtis entre 28% - 36%) con el resto de usos de suelo estudiados. Los GB comparten entre un 46% - 47% con los CC y CF, y tan solo un 34% con las PA.

3.2. Riqueza y densidad de especies por sitio y uso de suelo

Las curvas de rarefacción y de acumulación de especies muestran una ligera superioridad de riqueza de especies en Waslala sobre El Tuma – La Dalia evaluada por número de individuos, mientras que la densidad de especies (especies por área muestreada) no se diferenció en los dos sitios de estudio (figura 4). Existieron diferencias marcadas de riqueza por individuos y densidad de especies acumulada por uso de suelo en cada sitio (figura 5). Además, las curvas de acumulación de especies por uso de suelo sugirieron que la mayor acumulación de especies no fue necesariamente efecto de una mayor área muestreada.

En El Tuma – La Dalia, los CF y PT fueron los usos de suelo que presentan mayor riqueza con relación al resto de usos de suelo estudiados (figura 5a). Las CV, PA y GB no se diferencian entre sí con respecto a la riqueza acumulada de especies. En términos de la densidad (especies/área), se observó que CF y PT nuevamente fueron los usos de suelo con la mayor densidad de especies acumulada (figura 5b). La densidad de especies en GB fue igual que la densidad de especies en PA, pero ambas fueron mucho más bajas en comparación con los otros dos usos de suelo agrícola. La poca presencia del cultivo CC en El Tuma - La Dalia no permitió tener un muestreo representativo para comparar este uso de suelo con el resto. Las CV mostraron potencial de acumulación especies (alta densidad de especies en áreas muy pequeñas). Dadas la

distribución lineal y las limitadas áreas de este uso de suelo, no fue posible alcanzar una curva de acumulación para este uso.

En Waslala, al comparar la riqueza de especies por uso de suelo (figura 5c), la mayor riqueza de especies fue registrada en los PT y CC, seguidos de los usos de suelo PA y GB, que fueron iguales entre sí con respecto a la riqueza acumulada pero superiores a la riqueza de especies en los CF. La riqueza de especies más baja fue reportada en las CV. La densidad de especies en Waslala mostró que los CC, PT y CF fueron los usos de suelo en donde se observó mayor densidad (figura 5d). La densidad de especies acumulada en GB fue la más baja seguida de las PA, en comparación a todos los otros usos de suelo agrícola. Las CV nuevamente mostraron su alto potencial de acumulación de especies en áreas muy pequeñas.

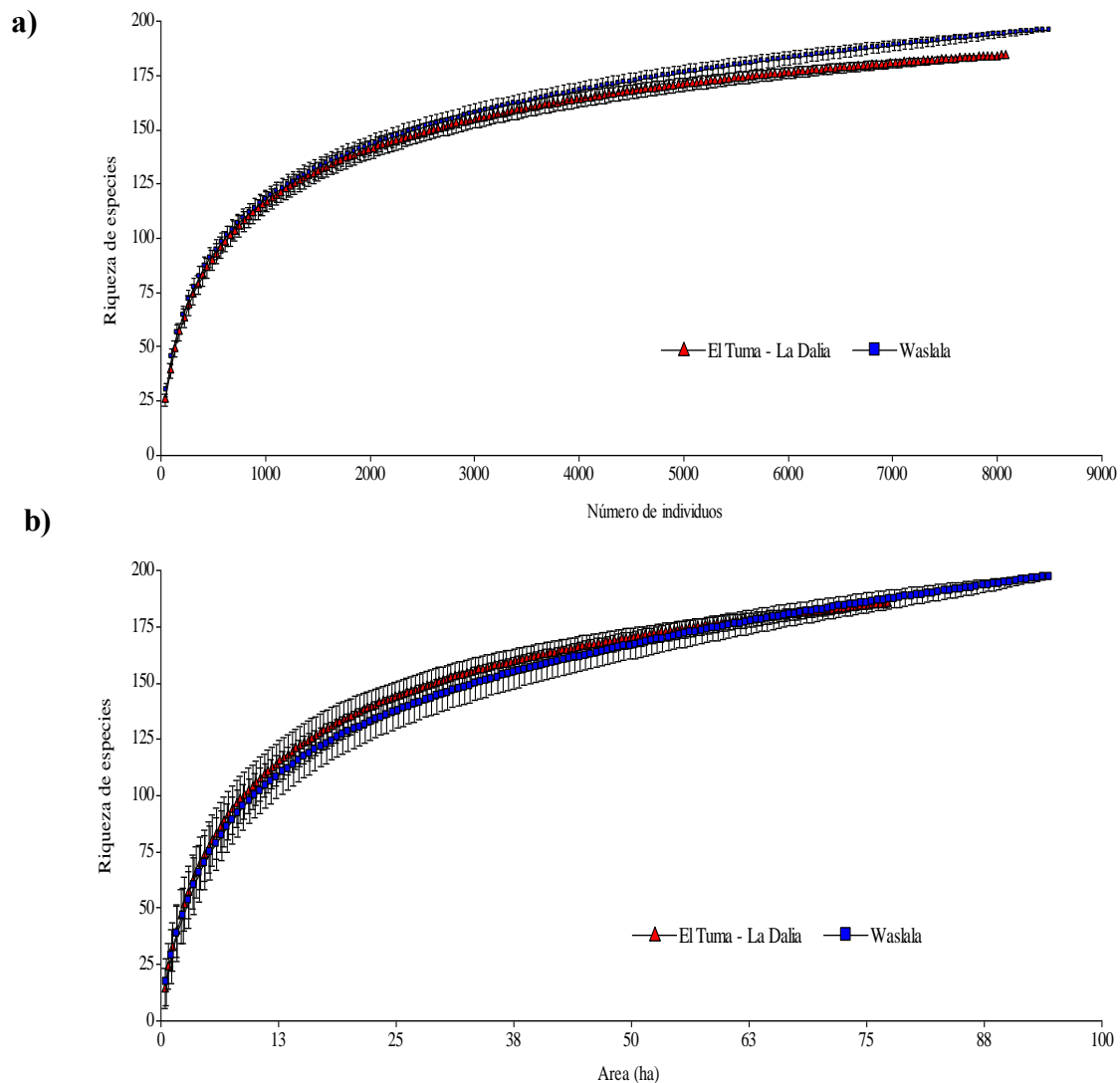


Figura 4. Curvas de rarefacción (a) y acumulación de especie-área (b) en dos sitios de Nicaragua (en 344 parcelas).

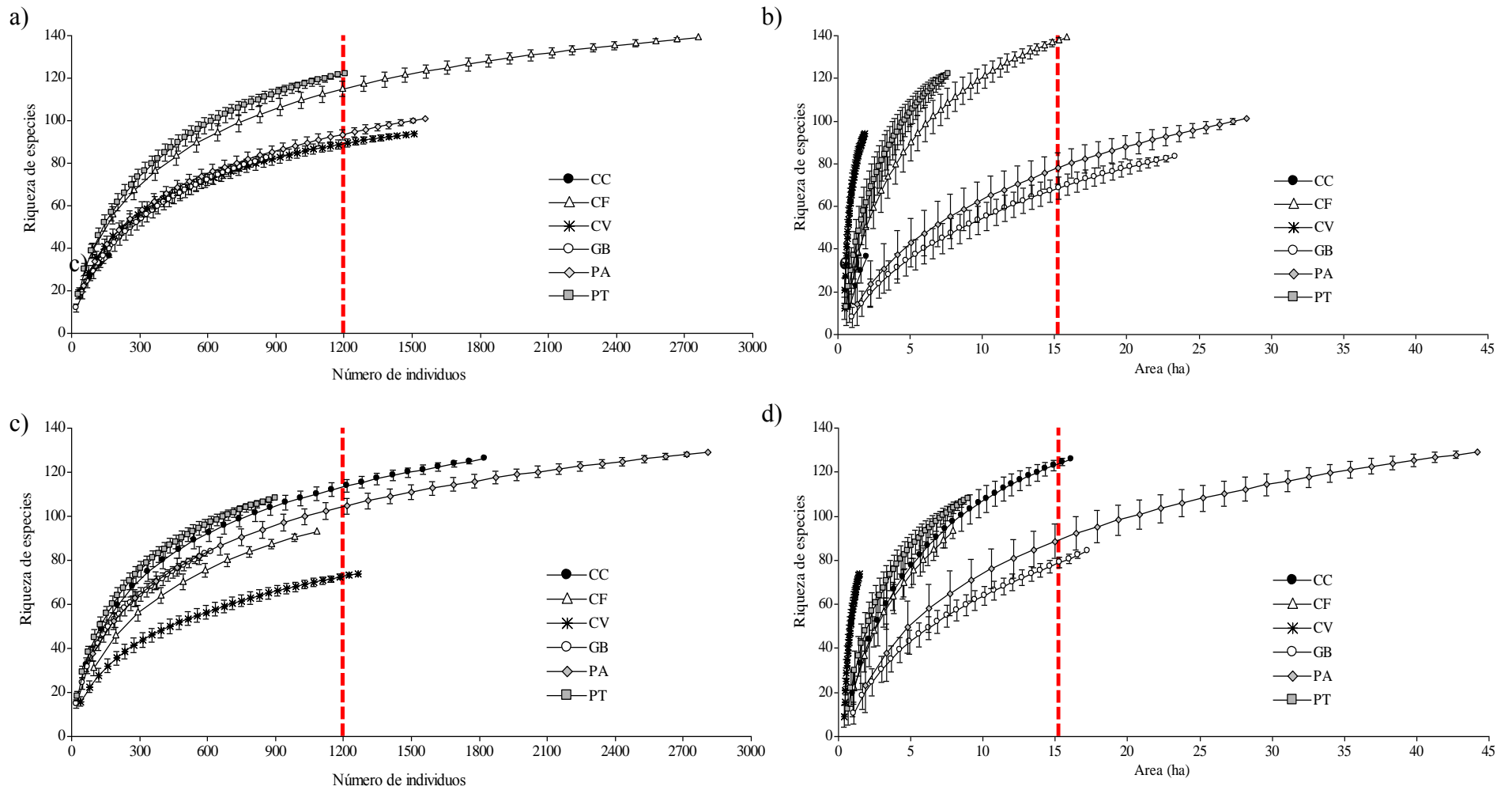


Figura 5. Curvas de rarefacción y acumulación de especie por área en diferentes usos de suelo agrícola (por parcela de muestreo en los dos sitios). Riqueza y la densidad de especies con base en el número de individuos muestreados (derecha) y al área de muestreo (izquierda) tanto en el Municipio de El Tuma - La Dalia (en la parte superior a y b) y en el Municipio de Waslala (en la parte inferior c y d). Las barras de error indican la desviación estándar.

3.3. Diferencias en diversidad y densidad del componente leñoso

3.3.1. Curvas de rango abundancia

La distribución de las curvas de rango abundancia (figura 6a y b) por uso de suelo agrícola muestran la presencia de pocas especies muy abundantes y muchas especies representadas por pocos individuos. Las 6 especies más abundantes en El Tuma – La Dalia y Waslala conformaron un 42% (3 412 individuos) y 40% (3 352 individuos), respectivamente, del total de individuos inventariados. El 15% en El Tuma – La Dalia y el 19% en Waslala de las especies inventariadas presentaron solo un individuo.

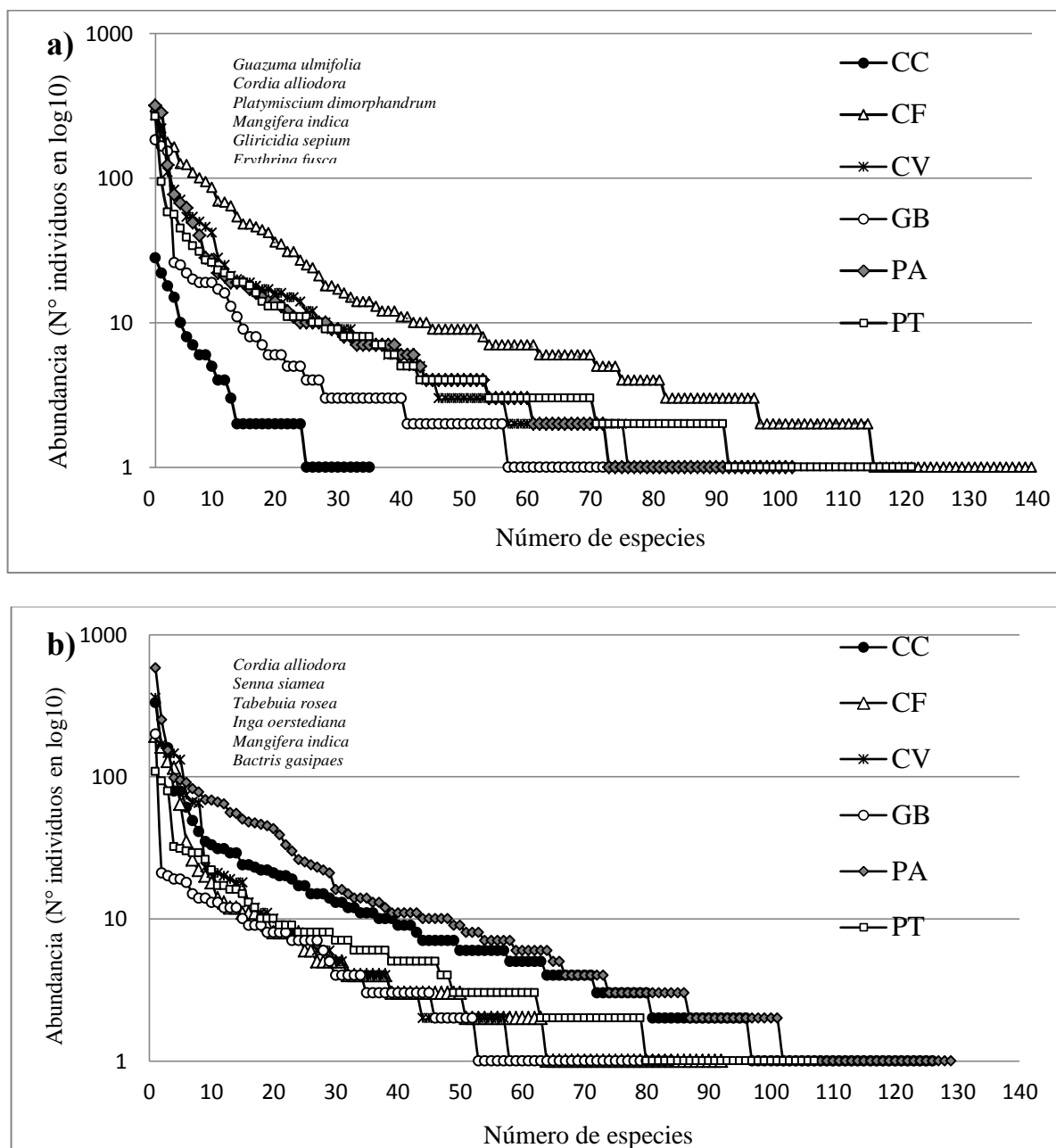


Figura 6. Curvas de rango – abundancia para cada uso de suelo estudiado: CC = cacao; CF = café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios. a) En El Tuma – La Dalia y b) en Waslala. Nombres de las 6 especies más abundantes considerando todos los usos de suelo en orden decreciente.

En El Tuma – La Dalia el uso de suelo más rico y equitativo en coherencia con la curva rango abundancia fue el CF, seguido de CV, PA y PT. Los GB y CC son los usos de suelo con riqueza de especies más baja y menos equitativas, por la mayor aproximación de la curva rango abundancia a una recta vertical. En Waslala los usos de suelo con mayor riqueza de especies y más equitativos fueron, en orden descendiente las PA, CC, PT, CF, CV y GB.

3.3.2. Riqueza y diversidad de especies por parcela

No se encontraron diferencias significativas entre sitios para riqueza de especies por hectárea y los índices de diversidad H' y D' a nivel alfa, pero sí se evidenció un fuerte efecto del uso de suelo después de tomar en cuenta los efectos del área de muestreo, como se esperaba (cuadro 5). En general, los CF fueron los sistemas con mayor riqueza y equidad en sus especies (mayores valores de H' y menores en D'); mientras que las PA y GB fueron los sistemas menos ricos y menos equitativos.

Se observó una interacción entre usos de suelo agrícola y sitios estudiados. La interacción reveló el cambio en importancia relativa de los usos de suelo dependiendo del sitio estudiado. Por ejemplo, en La Dalia los CF y las CV fueron más diversos y equitativos que en Waslala, pero el patrón se revirtió para CC, PA y GB, siendo estos 3 usos de suelo más diversos y equitativos en Waslala que en la Dalia. Los patios no se diferenciaron en diversidad ni uniformidad entre los dos sitios (figura 7) y tienen niveles intermedios de diversidad entre todos los usos de suelo (anexo 3).

Cuadro 5. Resultados de pruebas de hipótesis F – valor y P - valor de los efectos de uso de suelo, sitio y área muestreada sobre la variable de riqueza (ha) e índices de diversidad (H' =índice Shannon; D' =índice Simpson) de especies leñosas en dos sitios de Nicaragua.

Factores fijos	Riqueza		H'		D'	
	F - valor	P - valor	F - valor	P - valor	F - valor	P - valor
Usos de suelo	25.51	<0.0001	11.63	<0.0001	8.33	<0.0001
Sitio	1.27	0.2626	0.89	0.3468	0.04	0.8396
Área muestreada	171.42	<0.0001	70.68	<0.0001	23.09	<0.0001
Uso * Sitio	2.84	0.0162	4.13	0.0013	4.31	0.0009

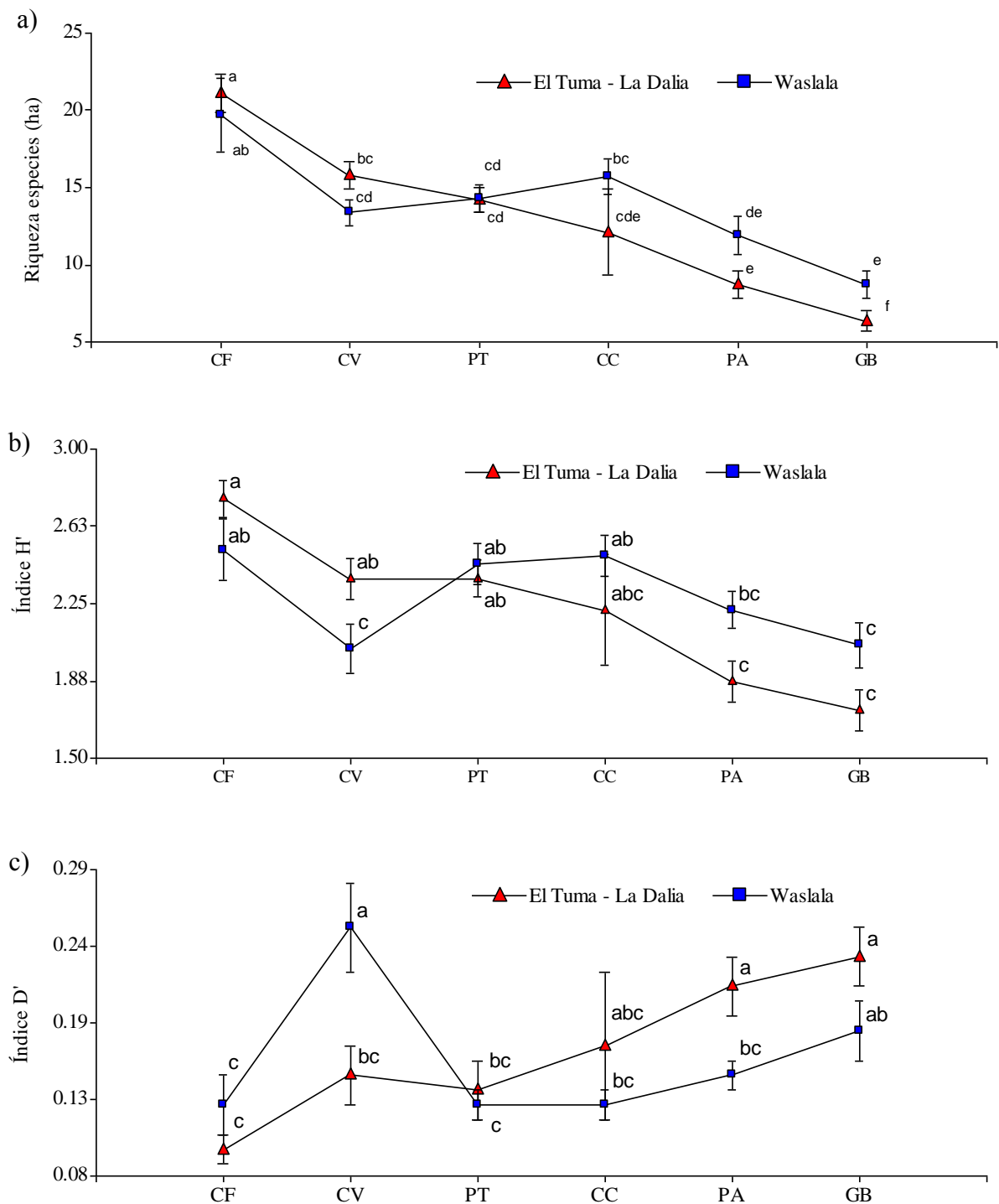


Figura 7. Medias marginales para las variables: a) Riqueza de especies (ha⁻¹); b) Índice H', y c) Índice D' del componente leñoso en cada uso de suelo: CC = cacao; CF = café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios, en los dos sitios de estudio en Nicaragua. Las barras de error indican \pm error estándar.

Para las variables densidad de individuos y área basal, no se encontraron diferencias significativas entre sitios, pero se evidenció un efecto del uso de suelo y el área de muestreo. La interacción entre uso de suelo y sitios no fue significativa para la densidad y área basal, aunque en el caso de área basal la probabilidad fue de $P=0.0547$ (marginalmente significativa, cuadro 6).

Cuadro 6. Resultados de pruebas de hipótesis F – valor y P – valor de los efectos de uso de suelo, sitio y área muestreada sobre las variables riqueza las variables densidad (individuos ha^{-1}) y área basal ($m^2 ha^{-1}$) de especies leñosas en dos sitios de Nicaragua.

Factores fijos	Densidad		Área basal	
	F - valor	P - valor	F - valor	P - valor
Usos de suelo	29.45	<0.0001	32.82	<0.0001
Sitio	0.22	0.637	0.63	0.4285
Área muestreada	138.56	<0.0001	124	<0.0001
Uso * Sitio	0.49	0.7849	2.2	0.0547

Los CF tienen la mayor densidad de individuos (figura 8a), seguidos de las CV, mientras que los GB presentaron las menores densidades. El CC, PT, y PA mostraron valores intermedios (anexo 4). Los patrones para el área basal (figura 8b) fueron muy similares a los de la densidad de árboles (valores más altos se presentaron en los usos de suelo más complejos), donde CF y CV presentaron los valores más altos, seguidos de CC, PT y PA. Nuevamente, GB presentó los valores más bajos de área basal.

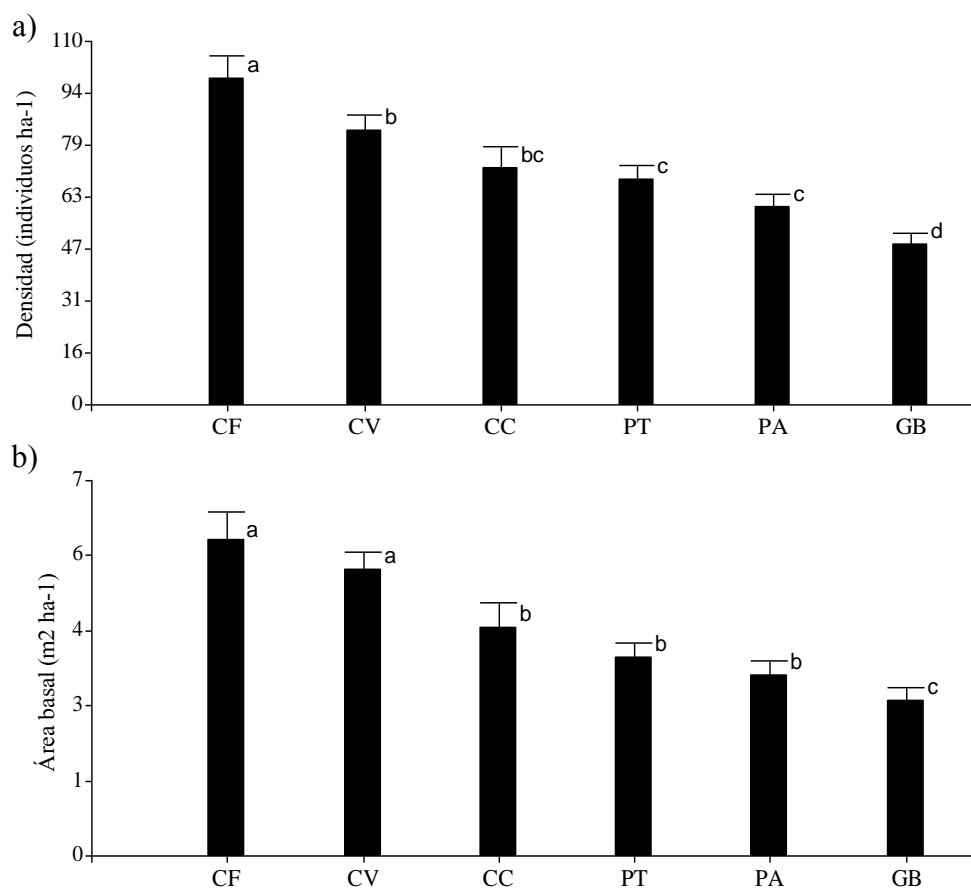


Figura 8. Medias marginales para las variables: a) Densidad de especies leñosas (individuos ha^{-1}) y b) área basal ($m^2 ha^{-1}$) del componente leñoso en cada uso de suelo: CC = cacao; CF = café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios, en los dos sitios de estudio en Nicaragua. Las barras de error indican \pm error estándar.

4. Discusión

En el presente estudio, se evaluó la diversidad taxonómica del componente leñoso (árboles y palmas) presente en dos sitios con diferente historial agrícola en diferentes usos del suelo agrícola, con el propósito de responder las preguntas: i) ¿Cómo los diferentes usos de suelo agrícola influyen en la composición de especies arbóreas en los sitios de estudio?, ii) ¿Cómo la riqueza acumulada de especies varía entre los usos de suelo agrícola estudiados en los dos sitios? y iii) ¿Cómo los diferentes usos de suelo agrícola repercuten sobre la riqueza por parcela y equidad de individuos en los dos sitios estudiados?. La diversidad del componente leñoso se evaluó a nivel de paisaje (composición y riqueza de especies acumulada) y a nivel de parcela (riqueza de especies por hectárea y equidad).

4.1. Diferencias en patrones de composición y diversidad por sitio

Se decidió incluir los efectos de sitio en este análisis porque posiblemente los sitios se encuentran en diferente estado de la curva de transición forestal, además de diferente acceso al mercado y desarrollo agrícola (Leguía *et al.* (2014), lo que podía tener impacto en la diversidad por sitio y tal vez también por uso de suelo.

A nivel de paisaje y en términos de composición, los sitios difieren en la importancia de las especies más dominantes (figura 2), pero la similitud evaluada por Bray-Curtis (60% entre sitios) muestra que hay muchas especies compartidas con variación en abundancia de estas. Un ejemplo claro de esto fue que las 10 especies con mayor importancia ecológica (del total de individuos inventariados en el estudio) estaban presentes en los dos sitios. Las especies que dominan las áreas agrícolas de estos dos sitios son especies de homogenización biótica (especies que viven en muchos lugares y tolerar diferentes condiciones ambientales) que se adaptan bien en áreas abiertas y perturbadas como las agrícolas (Sánchez *et al.* 2004), como *C. alliodora*, *E. fusca*, *M. indica*, *G. ulmifolia*, *P. dimorphandrum*, *T. rosea*, *S. siamea* e *I. oerstediana*.

La dominancia de estas especies posiblemente se debe a su alta capacidad de regeneración en áreas degradadas por uso agrícola (Sánchez *et al.* 2012; Esquivel *et al.* 2009), sus excelentes capacidades de dispersión (Esquivel *et al.* 2009) y en gran parte a la costumbre de los productores de mantener y sembrar estas especies arbóreas en sus fincas para proveer productos y servicios a la familia (Martínez Rayo 2003). Los agricultores retienen a la *C. alliodora*, *P. dimorphandrum* y *T. rosea* por sus fines maderables (Leiva Granados 2013), dejan la *G. ulmifolia* porque sirve como fuente de leña para sus casas y como forraje para el ganado, la *E. fusca* y *S. siamea* para establecer en cercas vivas, la *I. oerstediana* como sombra y asocio a cultivos comerciales de cacao y café (Pinargote Chang 2014; Silva 2015) y *M. indica* que es uno de los árboles importantes para los agricultores por proveer sombra y fruta (Orozco y López 2013).

En términos de riqueza de especies a nivel de paisaje (figura 5a), Waslala mostró ligeramente mayor riqueza que La Dalia, mientras que la densidad de especies (figura 5b) no se diferenció en los dos sitios de estudio. La menor riqueza de especies en el paisaje de El Tuma - La Dalia posiblemente se debe a una mayor intensificación y un largo historial de uso de suelo agrícola con cultivos anuales y cultivos comerciales que predominan en esta zona,

contrario al paisaje de Waslala que son zonas con menor historial agrícola en donde dominan las pasturas y los granos básicos arbolados que coexisten con prácticas de reforestación y agroforestación (Leguía *et al.* 2014).

Tomando en cuenta las diferencias en intensificación, el historial agrícola y la composición de uso de suelo predominantes en los dos paisajes, los resultados aseveran lo manifestado por Augusseau *et al.* (2006) en Burkina Faso. Allí también la riqueza de especies arbóreas disminuye con mayor intensificación y edad de las áreas de cultivos, como resultado de la selección de árboles por parte de los agricultores en estas áreas. En cambio, en el paisaje de Waslala, donde predominan las pasturas arboladas que podrían ser consideradas como barbechos viejos debido a las pocas actividades antrópicas realizadas (Kindt *et al.* 2008), se facilita la regeneración natural de las especies, dispersión de semillas de árboles cercanos, rebrote de los tocones y germinación o crecimiento de las semillas residuales en estas áreas (Augusseau *et al.* 2006), lo que se traduce posiblemente en una mayor riqueza de especies en este paisaje.

Además, los mayores valores de riqueza de especies acumulada en Waslala pueden deberse a la relación positiva entre área de muestreo y riqueza de especies, tomando en cuenta que una mayor área fue muestreada en Waslala que en El Tuma - La Dalia (cuadro 3).

En términos de riqueza de especies por hectárea, diversidad estimada con el índice H' y D' , densidad de individuos y área basal (estimados con los análisis de varianza) no se mostró diferencias entre los sitios, lo que sugiere que los sitios son similares en estos términos. El sitio modificó la importancia relativa de los usos de suelo. Posiblemente, este cambio en la importancia de los usos de suelo provoca que en estas variables no se pueda observar diferencias a nivel de los dos sitios. Debido a que los CF y CV son más ricos y equitativos en El Tuma - La Dalia que en Waslala, y el patrón se revirtió con los usos de suelo CC, PA y GB, siendo estos más ricos y más equitativos en Waslala que en El Tuma - La Dalia.

El que no exista diferencias en estas variables entre los dos sitios posiblemente se puede atribuir a que los árboles en las áreas agrícolas provienen de una combinación de manejo de los agricultores de las reservas naturales y la plantación activa de árboles (Ordoñez *et al.* 2014). Los dos sitios efectivamente podrían formar parte de una secuencia de procesos de cambio de cobertura arbórea definida como curva de transición forestal (Meyfroidt y Lambin 2011; Van Noordwijk *et al.* 2011).

Las parcelas de Waslala, probablemente, se encuentran pobladas de diversidad de especies arbóreas que han tolerado la deforestación y han sido protegidas de la regeneración natural (después de que las fincas se establecieron) por parte de los agricultores, tomando en cuenta que en este sitio la agricultura es más reciente. En cambio, las parcelas de El Tuma - La Dalia posiblemente se encuentran en el proceso de plantación activa de árboles según la demanda de los mercados y las necesidades y preferencias de los agricultores. Estas especies plantadas (exóticas) representan probablemente la riqueza y la diversidad de especies en este sitio.

Muy pocas especies con valor de conservación son consideradas prioritarias por los agricultores. Tan solo dos especies del total inventariados en los dos sitios forman parte de la

lista de especies amenazadas de la UICN. Estos resultados concuerdan con los encontrados por Méndez y Bacon (2005), quienes reportan una baja compatibilidad entre los árboles que son importantes para agricultores con aquéllos que tienen prioridad para la conservación global. La extinción de estas especies por la falta de concientización de los agricultores provocaría posiblemente cambios irreversibles de composición e identidad de ecosistemas. Estos cambios a su vez pueden alterar procesos ecológicos poniendo en riesgo la subsistencia de miles de especies y subespecies tanto animales como vegetales.

Esta investigación mostró que las especies dominantes en los dos sitios son especies de homogenización biótica, lo que sugiere posiblemente que ha existido reducción en la diversidad de las especies originales de estos sitios. Para evitar la mayor pérdida de especies leñosas originales en estos paisajes, se debería potencializar la riqueza de especies en los usos de suelo predominantes en cada sitio, además de manejar la regeneración natural como una estrategia para aumentar la cobertura arbórea en el agropaisaje protegiendo especies típicas de estos sitios (Sanchez *et al.* 2012). Además una labor importante para el logro de esta propuesta sería compartir y generar conocimiento sobre las potencialidades de uso y atributos positivos de las especies originales en cada sitio.

Tomando en cuenta que los agro-ecosistemas diversificados, como son los sistemas agroforestales estudiados, pueden ser elementos importantes en la conservación de especies arbóreas en usos de suelo agrícola, ya que pueden formar parte importante de los mecanismos de conservación: i) *in situ*, en donde los árboles en paisajes agrícolas son una fuente alternativa de productos para evitar la extracción de estos de los bosques, además de actuar como corredores de conexión entre fragmentos boscosos; ii) *ex situ* en donde los árboles plantados (exóticos) en las áreas de los cultivos por mayor interés de los productores pueden ser considerados como bancos de semillas en campo, manteniendo los genes de árboles en ubicaciones fuera de las usuales y iii) *circa situm* en donde los árboles nativos plantados o retenidos por los productores en las áreas de cultivos pueden ser reservorios cercanos a las áreas con mayor biodiversidad de árboles (Mcneely y Schroth 2006; Dawson et al. 2013).

4.2. Diferencias en patrones de composición y diversidad por uso de suelo

Se decidió incluir los efectos de los usos de suelo agrícola en este análisis porque se esperaba que la distinta complejidad arbórea, las diferentes prácticas agrícolas y el diferente propósito productivo de los usos de suelo agrícola puedan tener impacto sobre la diversidad del componente leñoso en cada uso de suelo estudiado.

A nivel de paisaje, los usos de suelo estudiados mostraron diferencias en términos de composición de especies. Posiblemente la diferente importancia relativa de los usos de suelo en cada uno de estos sitios influye en la distinta composición de especies por uso. Debido a que se notó que dependiendo del uso de suelo algunas especies fueron más importantes ecológicamente que otras.

La composición de especies varió con base en las diferentes prácticas de manejo agrícola y el propósito productivo de los usos de suelo; por ejemplo, en los dos sitios, las especies dominantes en los CC, CF, GB y PA (figura 3a y b), son de carácter maderable, producción de sombra y leña. Sin embargo, en El Tuma – La Dalia los PT dominan las especies frutales y

en las CV las especies más dominantes son especies de rápido crecimiento y de fácil propagación. Mientras que, en Waslala, las especies dominantes en los PT están dominadas por las especies frutales y productoras de leña y en las CV predominan las especies maderables y productoras de leña.

Los resultados encontrados en otros estudios mostraron que la mayor parte (8) de las 10 especies con mayor peso ecológico encontradas en El Tuma - La Dalia (figura 3a), coinciden con las especies predominantes encontradas por López *et al.* (2003) y Méndez y Bacon (2005) en sistemas agroforestales de CF en similares zonas de estudio. Las especies en común reportadas fueron: *G. ulmifolia*, *C. alliodora*, *M. indica*, *C. odorata* y *P. americana*. Además de coincidir con las especies en común halladas por Harvey *et al.* (2003), Esquivel *et al.* (2009) y Sanchez *et al.* (2012), al evaluar la diversidad de árboles en agropaisajes ganaderos, donde se mencionaron a las especies; *G. ulmifolia*, *Erythrina spp.*, *C. alliodora*, *G. sepium* y *T. rosea* como dominantes en estos paisajes.

De la misma manera, 7 de las 10 especies con mayor peso ecológico encontradas en Waslala (figura 3b) concuerdan con lo encontrado por Silva (2015) al evaluar los atributos deseables de los árboles en cacaotales, Orozco y Deheuvels (2007), Matey *et al.* (2013) al realizar un diagnóstico del aporte de los cacaotales a las familias y fincas en Nicaragua, mostrada en común a las especies: *P. americana*, *C. alliodora*, *Inga spp.*, *T. rosea*, *M. indica*, *C. odorata* y *Citrus spp.* También concuerda con las especies encontradas por Rivera y Sang (2013) al estudiar la eficiencia de las pasturas en el sector ganadero. Se afirmó encontrar en común a las especies; *C. alliodora*, *Inga oerstediana.*, *T. rosea*, *M. indica* y *S. mombin* en las fincas ganaderas del municipio de Waslala.

Los usos de suelo agrícolas estudiados presentaron un rango de similitud entre 32% a 52%, según lo expresó el índice Bray -Curtis, estos valores comparten gran porción del rango de 39% a 46% reportado por Scales y Marsden (2008), quienes revisaron los cambios de riqueza y abundancia de especies en agroforestería tropical a pequeña escala (entre distintos sistemas agroforestales y barbechos <5 años). Los porcentajes de similitud mostraron que hay un buen número de especies compartidas con variación en abundancia relativa de las mismas entre los usos de suelo estudiados.

La relativamente alta similitud de especies (48-58%) entre los usos de suelo CF, CC, GB y PA (cuadro 4), es debida posiblemente a que estos usos de suelo son sistemas en donde existen actividades de manejo (principalmente selección de especies) similares por parte de los agricultores. La similitud de estos usos de suelo estuvo más asociado a la riqueza y abundancia de especies que son mantenidas y sembradas por los agricultores en estas áreas, debido al aprecio de las características e importancia que pueden representar para ellos (Leiva Granados 2013), que por las especies que se desarrollan, concurren y se comparten de forma natural como causa de la regeneración natural (Williams y López 2008).

La similitud de la composición de especies entre los CC y CF con los PT (Bray-Curtis de 45%), posiblemente se debe a que estos sistemas agroforestales, aparte de las similares actividades de manejo y buena capacidad de tolerancia y adaptación a la asociación con árboles, comparten gran parte de las características y objetivos productivos dentro de cada

finca, con base en las preferencias del agricultor. En estos sistemas los agricultores buscan mayor variedad de especies arbóreas que provean mayor cantidad de productos y medios de vida para el consumo y venta lo que se traduce en mayores tasas de ingreso para las familias (Mendez *et al.* 2010; Orozco y López 2013; Cerda *et al.* 2014; Pinargote Chang 2014).

Las diferencias en la composición de especies (Bray-Curtis entre 36% a 33%) entre los PT con los GB y PA posiblemente se deben a los diferentes objetivos productivos de los GB y PA con relación a los productos generados en los PT. Las especies arbóreas en asociación con las PA y GB tienen características particulares como son producción de madera y leña. Además, se requiere principalmente que estas especies sean de copa pequeña por la limitada tolerancia de las pasturas y los cultivos anuales a la sombra que los árboles ejercen. Lo que reitera lo manifestado por Montagnini *et al.* (2003), las características de crecimiento de los árboles (tipos de doseles de sombra) y el valor económico de la madera son factores predominantes sobre las preferencias de las especies utilizadas en los sistemas ganaderos. Lo anterior mencionado se puede deducir que un menor número y variedad de especies son seleccionadas como favorables por los agricultores para la asociación con los usos de suelo PA y GB.

Las mayores disimilitudes encontradas entre CV con el resto de usos de suelo estudiados, probablemente fueron respuesta del diferente diseño, prácticas de manejo y propósito de este uso con relación al resto de usos de suelo estudiados. Las CV, más en Waslala que en El Tuma – La Dalia, cumplen objetivos específicos dentro de las fincas lo que posiblemente provoca que se requiera menor composición de especies. Este uso de suelo es más pobre debido a que son en mayor parte impactados por las actividades de manejo por parte de los agricultores con podas frecuentes, evitando que exista regeneración natural de especies. Además, por efecto de las mismas podas, es difícil que exista especies arbóreas totalmente desarrollados (maduros y adultos) que promuevan la propagación de individuos en estas mismas áreas (Sanchez *et al.* 2012).

La diferente importancia relativa de los usos de suelo en los sitios influye sobre la riqueza y densidad de especies acumuladas en los paisajes. La mayor riqueza de especies acumulada en PT y CF a nivel de paisaje en El Tuma - La Dalia, indica que existe gran riqueza de especies arbóreas asociada a estos usos de suelo. Existe mayor riqueza de especies que se encuentran distribuidas en diferentes parcelas dentro del paisaje (mayor acumulación de especies a mayor parcelas muestreadas). Posiblemente, estas especies son producto de la plantación activa de árboles por parte de los agricultores; ya que se trata de usos de suelo con mayor manejo y prácticas agrícolas. La menor riqueza de especies acumulada en los GB y PA en este sitio posiblemente se debe a que los agricultores en estos usos de suelo seleccionan un mismo grupo de especies (árboles con características específicas) para asociarlos a estos cultivos; además de una mayor intensificación y presión ganadera que repercute negativamente con la riqueza de especies arbóreas. La poca representatividad de parcelas de CC en El Tuma - La Dalia hace menos válida la comparación de la riqueza de especies de este uso de suelo con los otros usos estudiados en este sitio.

En Waslala, los PT y CC presentaron la mayor riqueza especies acumulada a nivel de paisaje lo que sugiere que estos usos de suelo están comúnmente más asociados a una mayor

variedad de especies. Las ligeras diferencias de riqueza acumulada de las PA y GB con relación a los usos anteriores, posiblemente se debe a que en este sitio tanto en las PA como los GB predominan mayor cantidad de árboles (Leguía *et al.* 2014), lo que posiblemente se traduce en una mayor riqueza de especies. La riqueza de especies acumulada por los CF en este sitio solo fue superior a la riqueza de las CV, lo que probablemente se debe a la poca presencia de este uso de suelo en Waslala haciendo menos válida la comparación de la riqueza de especies con los otros usos estudiados en este sitio.

En el caso particular de las CV de los dos sitios, la baja riqueza de especies acumulada a nivel de paisaje, más en Waslala que en El Tuma - La Dalia, posiblemente se debe a los reducidos objetivos por las cuales son establecidas estas cercas en las fincas. Harvey *et al.* (2003) y Ibrahim *et al.* (2007) manifiestan que las CV a escalas de finca y paisaje muestran potencial de acumulación de riqueza de especies en paisajes agrícolas a lo largo de América Central. Sin embargo, la poca representatividad de este uso de suelo a nivel de las fincas y a nivel de los paisajes agrícolas debido a las pequeñas áreas en las que son establecidas (cuando se las compara con las áreas ocupadas por los otros usos de suelo agrícola), sumado a las prácticas de manejo (podas frecuentes evitando el crecimiento y la producción de semillas de las especies), no permite que este uso de suelo sea considerado de mayor importancia cuando se habla de mantener y conservar la riqueza y diversidad de árboles (Muscheler y Bonnemann 1997). Posiblemente por estos motivos hasta la actualidad las plantaciones en línea (cercas vivas, cortinas rompe vientos y linderos) no forman parte del Inventario Nacional Forestal de Nicaragua como sí lo forman otros sistemas agrícolas arbolados (Orozco y López 2013).

Lamentablemente, los estudios en donde se compare la riqueza acumulada en diferentes usos de suelo agrícola son escasos, por lo que se dificulta la comparación de los resultados obtenidos con el de otras investigaciones. Uno de los pocos estudios encontrados es el de Kindt *et al.* (2008), que comparó la diversidad de árboles (mediante curvas de acumulación de especies), en diferentes usos de suelos de Burkina Faso, Mali, Níger y Senegal, encontrando menores valores de diversidad para los usos de suelo GB (mijo y sorgo) y PA al ser comparados con otros cultivos comerciales en asociación con árboles (tabaco y algodón) y reservas forestales.

En términos de riqueza por parcela (ha) y diversidad estimada con el índice H' y D' , a pesar de las diferentes importancias relativas de los usos de suelo en los dos sitios, se pudo observar que en general la mayor riqueza y diversidad de especies a nivel de parcela se encontró en los CF, PT y CC, con relación al resto de usos de suelo estudiados a excepción de las CV. Las parcelas de CV mostraron alta riqueza y equidad de especies más en El Tuma - La Dalia que en Waslala.

La mayor riqueza y diversidad de especies a nivel de parcela en los CC, CF y PT, posiblemente se deben a que estos usos de suelo en Nicaragua son policultivos con altos niveles de agrobiodiversidad. Usos de suelo que incluyen árboles que proveen fruta, madera, sombra, medicina y leña entre otros (Orozco y López 2013; De Souza *et al.* 2012; Mendez *et al.* 2010; Blanckaert *et al.* 2004; y Méndez *et al.* 2001). Además, gracias a las prácticas de manejo selección y protección de árboles por los agricultores y la regeneración natural que se da en estas áreas, la diversidad de árboles es mayor posiblemente porque la diversidad es

recuperada. Tal como sugiere Augusseau *et al.* (2006), la diversidad de árboles puede ser recuperada mediante los mecanismos de dispersión de semillas de árboles maduros, rebrote de los tocones y germinación o crecimiento de las semillas residuales en áreas de cultivos.

Contrariamente, la menor riqueza y diversidad de especies leñosas encontrada en los GB y PA en los dos sitios al compararlos con el resto de sistemas, posiblemente se debe a lo manifestado por Augusseau *et al.* (2006) y Scales y Marsden (2008), la diversidad de árboles es menor en áreas con mayor intensificación agrícola (producción de cultivos con pocos árboles usando técnicas como arado y uso de agroquímicos). Además Benton *et al.* (2003) y Kindt *et al.* (2008), aseveran que la diversidad de especies es menor en áreas que han sido manejadas con cultivos específicos por mayor tiempo, con periodos de descanso más cortos entre cada ciclo de cultivo, manejo y prácticas que son características de las áreas de GB de los sitios en estudio.

Los menores valores de riqueza y diversidad en PA posiblemente se deben al manejo inapropiado del pastoreo (alta presión ganadera). Pasturas en donde se evita la regeneración y desarrollo de nuevas especies arbóreas. Además de la fuerte selección de un mismo número de especies de árboles para las pasturas por parte de los productores (Esquivel *et al.* 2009). Patrones similares de riqueza de especies se mostraron en estudio realizado por Henry *et al.* (2009), quienes encontraron que los PT son significativamente más diversos que los PA y GB.

Por otra parte, la riqueza y la diversidad de especies en CV a nivel de parcela en los dos sitios se diferenciaron ampliamente en el presente estudio. Debido posiblemente a lo mencionado por Harvey *et al.* (2004); Harvey *et al.* (2005) y Ibrahim *et al.* (2007), la riqueza y diversidad de las CV está fuertemente influida por los objetivos específicos que cumple la CV en la finca, objetivos que son definidos por el productor. En El Tuma – La Dalia, las CV posiblemente son manejadas con propósitos más diversos como: delimitar las fincas, proveer fruta, sombra y leña (Chacon y Harvey 2006), conservar los suelos, ser fuentes de biomasa para elaboración de abonos verdes, tener propósitos ornamentales, medicina (Beer *et al.* 2000), y otorgar madera (De Sousa *et al.* 2015). Por lo anterior, se puede deducir una mayor riqueza y diversidad de árboles en estas áreas debido a los múltiples objetivos que estas cumplen.

En Waslala, donde predominan las áreas para pasturas, las CV tienen que contener características particulares (cercas fuertes y altas) para cumplir propósitos como: delimitar las fincas, proteger los campos agrícolas de los animales (Harvey *et al.* 2003; Love *et al.* 2009), proveer forraje, brindar sombra y dividir las pasturas (Ibrahim *et al.* 2007). Posiblemente esto se traduce en una menor diversidad de especies, debido a que existe la selección de tan solo algunos tipos de árboles que cumplen con estos propósitos (Harvey *et al.* 2005; Harvey *et al.* 2011).

En términos de densidad de individuos por hectárea y área basal, se mostró diferencias por uso de suelo. La densidad de especies leñosas fue mayor conforme incrementa la complejidad de los usos de suelo estudiados (figura 8a). En concordancia con los patrones y los valores similares revisados por Orozco y López (2013), en análisis de cobertura y productividad de los sistemas agroforestales en Nicaragua. Donde se aseveran que la densidad

de árboles en sistemas agroforestales varía de 44 árboles ha⁻¹ en cultivos anuales (GB) hasta 131 árboles ha⁻¹ en cafetales (CF). Mientras que los PT, CC y PA presentan valores intermedios 118, 81 y 71 árboles ha⁻¹, respectivamente. Los menores valores de densidad encontrados en los GB concuerdan con lo manifestado por Gray (2005), en análisis del efecto de la intensificación de la agricultura en Burkina Faso, en donde se demostró que la densidad de árboles fue menor cuando los campos fueron cultivados por más tiempo con un mismo cultivo y también cuando un gran porcentaje de la zona estaba bajo la tracción animal.

Por otro lado, la densidad de árboles en CV y CF es respuesta a la siembra de árboles a muy altas densidades por parte de los agricultores. A pesar de esto, estas densidades son inferiores a las encontradas por Harvey *et al.* (2003) en CV de fincas ganaderas de Belén, Rivas y Matiguas, Matagalpa, en donde se reportó densidades de 148 y 203 árboles ha⁻¹ respectivamente. Las mayores densidades que posiblemente responden a las estrategias de manejo requeridas para el control de los animales (cercas vivas densas).

Los patrones obtenidos para el área basal en los diferentes usos de suelo (figura 8b), son similares a los patrones encontrados por Orozco y López (2013). Ellos hallaron que el área basal en sistemas agroforestales de Nicaragua varía de 2.66 m² ha⁻¹ en cultivos anuales (GB) hasta 9.64m² ha⁻¹ en cafetales (CF). Mientras que los PT, PA y CC presentan valores intermedios 7.22, 3.37 y 3.22m² ha⁻¹, respectivamente.

Los resultados obtenidos en el presente estudio son robustos ya que se ha podido ratificar y comparar información con estudios previos como el de Leguía *et al.* (2014) y Orozco y López (2013). Sin embargo, no fue posible determinar qué porcentaje de estas especies leñosas encontradas en cada uso de suelo y sitio de estudio pertenecen a la flora original, dado que no existe información florística de los bosques y los barbechos en esta investigación. Se dificulta inferir acertadamente la pérdida o la conservación de la diversidad del componente leñoso en los sitios y usos de suelo de Nicaragua estudiados.

Esta investigación mostró que los usos de suelo con mayores prácticas de manejo agrícola como los CF y CC tienen una mayor riqueza y alta diversidad de especies por parcela. Sin embargo, cuando se habla de riqueza acumulada a nivel de paisaje se encuentran por debajo de los PT. Esto significa que los agricultores en los usos de suelo manejados dejan alta riqueza y diversidad para una misma variedad de especies. Razones por las cuales las curvas de acumulación de especies no muestran superioridad con relación a los PT. La alta riqueza de especies en los PT y la gran similitud en el recambio de especies de estos con los usos de suelo CF y CC, pueden ser la mejor opción cuando se busca complementariedad de diversidad a nivel de paisaje. Estas propiedades de los PT los apuntan como principales áreas de resguardo de la diversidad a nivel de la finca y de los paisajes agrícolas.

El estudio mostró que las CV de El Tuma - La Dalia a nivel de parcela son áreas potenciales para mantener alta riqueza y diversidad de especies. Promover este tipo de CV, podría ayudar significativamente a que estas áreas sirvan como fuente de semillas para la regeneración de especies, proporcionen hábitat y alimento a muchas especies dispersoras de semillas, además contribuir a la conectividad de los parches boscosos inmersos en la matriz agrícola.

Los resultados obtenidos en el presente estudio son un importante aporte de información científica de diversidad del componente leñoso, a nivel de paisaje y de parcela en usos de suelo agroforestal predominantes en dos sitios con diferentes escenarios de intensificación e historial agrícola, que forman parte de la curva de transición forestal que amenazan las reservas de bosque de la zona atlántica de Nicaragua.

5. Conclusiones

✓ A nivel de sitio, se puede concluir que en los dos sitios se diferenciaron las especies ecológicamente más importantes. Sin embargo, existe similitud en la composición de especies a nivel general debido a que comparten una gran mayoría de especies y patrones de abundancia similares. Las especies que dominan las áreas agrícolas de estos dos sitios son especies de homogenización biótica que se adaptan bien en áreas abiertas y perturbadas como son las de uso agrícola.

✓ La riqueza de especies acumulada se diferenció en los dos sitios: en Waslala fue ligeramente mayor que La Dalia. Por otra parte, la riqueza, diversidad, densidad de individuos y área basal estimada por parcela no se diferenció entre los sitios.

✓ A nivel de uso de suelo agrícola, se puede concluir que hay diferencias en la composición de especies dependiendo del uso de suelo agrícola. Algunas especies fueron más importantes ecológicamente que otras en los diferentes usos de suelo estudiados. Las CV fue el uso más disimilar en comparación a los demás estudiados. Los PT son más parecidos en composición y abundancia de especies con los CC y el CF, y menos parecidos con los GB y PA.

✓ La riqueza y densidad de especies acumulada a nivel de paisaje estuvo diferenciada por uso de suelo y varió según la importancia relativa de los usos en cada sitio. En El Tuma – La Dalia los CF y PT presentan mayor riqueza que el resto de usos de suelo. Las CV, PA y GB no se diferenciaron entre sí. En Waslala, la mayor riqueza de especies se encontró en los PT y CC; seguidos de los usos de suelo PA y GB que fueron iguales pero superiores a la riqueza de especies en los CF. La riqueza de especies más baja fue reportada en las CV.

✓ A nivel de parcelas en La Dalia los CF y las CV fueron más diversos y equitativos que en Waslala, pero el patrón cambió para los CC, PA y GB, que fueron más diversos y equitativos en Waslala que en La Dalia. Los patios no se diferencian entre los dos sitios mostrando niveles intermedios de riqueza y equidad de especies entre todos los usos de suelo. La densidad de individuos y el área basal se diferenció por uso de suelo. Las dos variables presentaron similares patrones. Los CF tienen la mayor densidad y área basal seguidos de las CV, mientras que los GB presentaron las menores densidades. El CC, PT, y PA mostraron valores intermedios.

6. Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por el programa CGIAR de bosques árboles y agroforestería (FTA por sus siglas en inglés), y se ha llevado a cabo dentro del paisaje centinela Nicaragua Honduras (<http://www.paisajecentinela.org/NicaraguaHonduras/el-paisaje-centinela-nicaragua-honduras/>). Al ICRAF/CATIE a su personal por su colaboración y por haber hecho posible esta publicación. Se agradece también a los productores de El Tuma – La Dalia y Waslala por su excelente disposición y acogida para trabajar en sus fincas.

7. Literatura Citada

- Almendarez, E; Orozco, L; López, A. 2013. Existencias de especies maderables y frutales en fincas de Waslala, Nicaragua.
- Augusseau, X; Nikiéma, P; Torquebiau, E. 2006. Tree biodiversity, land dynamics and farmers' strategies on the agricultural frontier of southwestern Burkina Faso. *Biodiversity & Conservation* 152:613-630.
- Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M; Casanoves, F; Di Rienzo, J; Robledo, C. 2008. Manual del Usuario, Editorial Brujas, Córdoba, Argentina. Regresión con variables auxiliares (dummies):136-141.
- Beer, J; Méndez III, VE; Faustino, J. 2000. Plantación de árboles en línea. Bib. Orton IICA/CATIE.
- Beer, J; Harvey, C; Ibrahim, M; Harmand, JM; Somarriba, E; Jiménez, F. 2003. Servicios ambientales de los sistemas agroforestales. *Agroforestería en las Américas* 1037-38:80-87.
- Benton, TG; Vickery, JA; Wilson, JD. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 184:182-188.
- Betancourt, K; Ibrahim, M; Villanueva, C; Vargas, B. 2005. Caracterización del manejo productivo de sistemas lecheros en la cuenca del río Bulbul de Matiguás, Matagalpa, Nicaragua. *Livestock Research for Rural Development* 1780:
- Bonilla, G; Somarriba, E. 2000. Tipologías cafetaleras del Pacífico de Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* 726:27-29.
- Cardinale, BJ; Matulich, KL; Hooper, DU; Byrnes, JE; Duffy, E; Gamfeldt, L; Balvanera, P; O'Connor, MI; Gonzalez, A. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American journal of botany* 983:572-592.
- Casasola, F; Ibrahim, M; Harvey, C; Kleinn, C. 2001. Caracterización y productividad de sistemas silvopastoriles tradicionales en Moropotenté, Estelí, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* 830:17-20.
- Cerda, R; Deheuvels, O; Calvache, D; Niehaus, L; Saenz, 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. *Agroforestry systems*:1-25.
- Colwell, R. 2007. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 9.1.0. Guía del usuario y aplicación disponible. Consultado 10 nov, 2014. Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS/>
- Curtis, JT; McIntosh, RP. 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 313:434-455.
- Chacon, M; Harvey, CA. 2006. Live fences and landscape connectivity in a neotropical agricultural landscape. *Agroforestry systems* 681:15-26.

- Chacón, M; Harvey, C; Delgado, D. 2007. Diversidad arbórea y almacenamiento de carbono en un paisaje fragmentado del bosque húmedo de la zona atlántica de Costa Rica. *Recursos naturales y Ambiente* 51-52:19-32. Consultado 17 oct., 2014.
- Dawson, IK; Guariguata, MR; Loo, J; Weber, JC; Lengkeek, A; Bush, D; Cornelius, J; Guarino, L; Kindt, R; Orwa, C. 2013. What is the relevance of smallholders' agroforestry systems for conserving tropical tree species and genetic diversity in circa situm, in situ and ex situ settings? A review. *Biodiversity and conservation* 22:301-324.
- De Sousa, KF; Detlefsen, G; De Melo Virginio Filho, E; Tobar, D; Casanoves, F. 2015. Timber yield from smallholder agroforestry systems in Nicaragua and Honduras. *Agroforestry systems*:1-12.
- Detlefsen, G; Marmillod, D; Scheelje, M; Ibrahim, M. 2012. Protocolo para la instalación de parcelas permanentes de medición de la producción maderable en sistemas agroforestales de Centroamérica. Manual técnico 107:
- Di Rienzo, J; Casanoves, F; Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C. 2013. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina: Consultado 10 nov., 2014. Disponible en <http://www.infostat.com.ar/index.php?mod=page&id=34>
- Esquivel, MJ; Harvey, CA; Finegan, B; Casanoves, F; Skarpe, C; Nieuwenhuys, A. 2009. Regeneración natural de árboles y arbustos en potreros activos de Nicaragua.
- Gotelli, NJ; Colwell, RK. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- _____. 2011. Estimating species richness. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment* 12:39-54.
- Gray, LC. 2005. What kind of intensification? Agricultural practice, soil fertility and socioeconomic differentiation in rural Burkina Faso. *The geographical journal* 171:70-82.
- Harvey, CA; Villanueva, C; Villacís, J; Chacón, M; Muñoz, D; López, M; Ibrahim, M; Gomez, R; Taylor, R; Martínez, J. 2003. Contribución de las cercas vivas a la productividad e integridad ecológica de los paisajes agrícolas en América Central. *Agroforestería en las Américas* 1039-40:30-39.
- 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.
- Harvey, CA; Villanueva, C; Villacís, J; Chacón, M; Muñoz, D; López, M; Ibrahim, M; Gómez, R; Taylor, R; Martínez, J. 2005. Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 111:200-230.
- Harvey, CA; Alpízar, F; Madrigal, R. 2006. Mejores prácticas de manejo para asegurar la provisión de servicios ecológicos en sistemas agrícolas y forestales en América Latina.
- Harvey, CA; Villanueva, C; Esquivel, H; Gómez, R; Ibrahim, M; Lopez, M; Martinez, J; Munoz, D; Restrepo, C; Saénz, JC. 2011. Conservation value of dispersed tree cover threatened by pasture management. *Forest Ecology and Management* 261:1664-1674.
- Henry, M; Tittonell, P; Manlay, R; Bernoux, M; Albrecht, A; Vanlauwe, B. 2009. Biodiversity, carbon stocks and sequestration potential in aboveground biomass in smallholder farming systems of western Kenya. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 129:238-252.
- Ibrahim, M; Villanueva, C; Casasola, F. 2007. Sistemas silvopastoriles como una herramienta para el mejoramiento de la productividad y rehabilitación ecológica de paisajes ganaderos en Centro América.

- Instituto Nacional Forestal (INAFOR). 2009. Resultados del Inventario Nacional Forestal Nicaragua, 2007 - 2008. Managua, Nicaragua, 232 p. Consultado 11 de oct., 2015. Disponible en <http://www.inafor.gob.ni/inventario/html/Resultados.html>
- Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales (INETER). 2014. Clasificación climática según Köppen. Managua, Nicaragua, Consultado 04 nov., 2014. Disponible en <http://servmet.ineter.gob.ni/Meteorologia/climadenicaragua.php>
- Instituto Nacional de Información y Desarrollo (INIDE). 2014. Cifras VIII Censo de Población y Vivienda. Managua, Nicaragua, Consultado 08 ago., 2015. Disponible en http://www.inide.gob.ni/censos2005/CifrasMun/tablas_cifras.htm
- Kattan, G; Guariguata, M. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. *Ecología y conservación de bosques neotropicales* 1:561-582.
- Kindt, R; Kalinganire, A; Larwanou, M; Belem, M; Dakouo, JM; Bayala, J; Kairé, M. 2008. Species accumulation within land use and tree diameter categories in Burkina Faso, Mali, Niger and Senegal. *Biodiversity and conservation* 17:1883-1905.
- Lambin, EF; Turner, BL; Geist, HJ; Agbola, SB; Angelsen, A; Bruce, JW; Coomes, OT; Dirzo, R; Fischer, G; Folke, C. 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global environmental change* 11:261-269.
- Leguía, E; Rapidel, B; Somarriba, E; Ordoñez, JC. 2014. Resumen línea base CCAFS a nivel de hogar en Nicaragua y Costa Rica: Fase de diagnóstico del estudio "Contribución de la diversidad arbórea a los medios de vida para la adaptación y la mitigación al cambio climático".
- Leiva Granados, ER. 2013. Efectos del marco político y legislativo en el aprovechamiento de la madera de sistemas agroforestales del Municipio de El Cuá, Nicaragua. Master Agroforestería Tropical. Turrialba, Costa Rica, CATIE.
- López, A; Orozco, L; Somarriba, E; Bonilla, G. 2003. Tipologías y manejo de fincas cafetaleras en los municipios de San Ramón y Matagalpa, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas (CATIE)* 1037-38:74-79.
- Love, B; Bork, E; Spaner, D. 2009. Tree seedling establishment in living fences: a low-cost agroforestry management practice for the tropics. *Agroforestry systems* 77:1-8.
- Ministerio Agropecuario y Forestal (MAGFOR) (2010. Compendio de mapas: Uso Potencial de la Tierra. Managua, Nicaragua, 148 p. 1a ed. Consultado 03 dic., 2014. Disponible en <http://www.magfor.gob.ni/descargas/publicaciones/mapas/CompendioMapas.pdf>
- Magurran, A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd, Oxford. 248 p.
- Magurran, AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey, Springer Science & Business Media. 200 p.
- Magurran, AE; McGill, BJ. 2011. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press Oxford.
- Martínez Rayo, J. 2003. Conocimiento local de productores ganaderos sobre cobertura arbórea en la parte baja de la cuenca del río Bulbul en Matiguas, Nicaragua. 9. *Jornadas Universitarias de Desarrollo Científico*. Estelí (Nicaragua). 1997.
- Matey, A; Zeledón, L; Orozco, L; Chavarría, F; López, A. 2013. Composición florística y estructura de cacaotales y parches de bosque en Waslala, Nicaragua.
- McNeely, JA; Schroth, G. 2006. Agroforestry and biodiversity conservation—traditional practices, present dynamics, and lessons for the future. *Biodiversity & Conservation* 15:549-554.
- Medina, C; Calero-González, C; Hurtado, H; Vivas-Soto, E. 2010. Cuantificación de carbono en la biomasa aérea de café (*Coffea arabica* L.) con sombra, en la Comarca Palo de Sombrero, Jinotega, Nicaragua. *La Calera* 9:28-34.
- Mendez, VE; Bacon, CM; Olson, M; Morris, KS; Shattuck, A. 2010. Agrobiodiversity and Shade Coffee Smallholder Livelihoods: A Review and Synthesis of Ten Years of Research in Central America*. *The Professional Geographer* 62:357-376.

- Méndez, VE; Bacon, C. 2005. Medios de vida y conservación de la biodiversidad arbórea: las experiencias de las cooperativas cafetaleras en El Salvador y Nicaragua. *LEISA Revista de Agroecología (Perú)* 204:27-30.
- Meyfroidt, P; Lambin, EF. 2011. Global forest transition: prospects for an end to deforestation.
- Montagnini, F; Ugalde, L; Navarro, C. 2003. Growth characteristics of some native tree species used in silvopastoral systems in the humid lowlands of Costa Rica. *Agroforestry systems* 592:163-170.
- Moreno, CE. 2001. Manual de métodos para medir la biodiversidad. M&T – Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España, 84 p.
- Muschler, R; Bonnemann, A. 1997. Potentials and limitations of agroforestry for changing land-use in the tropics: experiences from Central America. *Forest Ecology and Management* 911:61-73.
- Nair, PR. 1993. An introduction to agroforestry. Springer.
- Oblitas, S. 2016. Variación de la intensidad agroecológica en fincas agropecuarias en dos sitios con diferentes contextos socioeconómicos en Nicaragua. *Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE*.
- Oksanen, J; Blanchet, F; Kindt, R; Legendre, P; O'Hara, R; Simpson, G; Solymos, P; Stevens, M; Wagner, H. 2013. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-7.
- Ordóñez, JC; Luedeling, E; Kindt, R; Tata, HL; Harja, D; Jamnadass, R; van Noordwijk, M. 2014. Constraints and opportunities for tree diversity management along the forest transition curve to achieve multifunctional agriculture. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 6:54-60.
- Orozco, L; Deheuvels, O. 2007. El cacao en Centroamérica: resultados del diagnóstico de familias, fincas y cacaotales. Informe final de diagnóstico, Proyecto Cacao Centroamérica. Turrialba, Costa Rica, CATIE:
- Orozco, L; López, A. 2013. Evolución, aplicación y futuro de la agroforestería en Nicaragua.
- Pinargote Chang, M. 2014. Almacenamiento de carbono y beneficios familiares obtenidos de cafetales en fincas de pequeños productores de Nicaragua. *Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE*.
- Reyers, B; Polasky, S; Tallis, H; Mooney, HA; Larigauderie, A. 2012. Finding common ground for biodiversity and ecosystem services. *BioScience* 625:503-507.
- Sánchez, D; Hervey, CA; Grijalva, A; Medina, A; Vílchez, S; Hernández, B. 2012. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua.
- Sánchez, D; López, M; Medina, A; Gómez, R; Harvey, CA; Vílchez, S; Hernández, B; López, F; Joya, M; Sinclair, FL. 2004. Ecological and socioeconomic importance of tree cover in a fragmented landscape of dry forest in Belen, rivas, Nicaragua.
- Scales, BR; Marsden, SJ. 2008. Biodiversity in small-scale tropical agroforests: a review of species richness and abundance shifts and the factors influencing them. *Environmental conservation* 3502:160-172.
- Silva, C. 2015. Conocimiento local sobre los atributos deseables de los árboles y el manejo del dosel de sombra en los cacaotales de Waslala, Nicaragua.
- Snowdon, P; Keith, H; Raison, RJ. 2002. Protocol for sampling tree and stand biomass. Australian Greenhouse Office Parkes, ACT.
- Van Noordwijk, M; Hoang, M; Neufeldt, H; Öborn, I; Yatich, T. 2011. How trees and people can co-adapt to climate change.
- Williams, G; López, A. 2008. Estructura y diversidad de la vegetación leñosa. Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación, RH Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehlreter (eds.). Instituto de Ecología, AC e Instituto Nacional de Ecología (INE-Semarnat), México, DF:55-68.

- Zúñiga, C; Somarriba, E; Sánchez, V. 2004. Tipologías cafetaleras de la Reserva Natural Miraflor-Moropotente, Estelí, Nicaragua. Coffee typologies in the Miraflor-Moropotente Nature Reserve, Estelí, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas (CATIE)*. 2004.(41-42:105-111.
- Zuur, A; Ieno, EN; Walker, N; Saveliev, AA; Smith, GM. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer Science & Business Media.

CAPÍTULO III

Artículo II: Relación entre carbono almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra, la riqueza de especies y la abundancia de individuos de diferentes usos de suelo en dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola de Nicaragua.

CATIE, Escuela de Posgrado, ICRAF; Cartago, Turrialba, 30501, Costa Rica

RESUMEN

Almacenar carbono (C) en los árboles presentes en sistemas agroforestales puede contribuir a mitigar las concentraciones de CO₂ en la atmósfera y simultáneamente mantener mayor agrobiodiversidad de estos árboles puede garantizar la estabilidad de este C almacenado en los ecosistemas terrestres. El objetivo del estudio fue evaluar el C almacenado y su relación con riqueza de especies del dosel de sombra (árboles y palmas) y la abundancia de individuos en dos sitios con diferente estado de desarrollo agrícola El Tuma - La Dalia y Waslala, Nicaragua. En cada sitio, se seleccionaron 45 fincas y se muestrearon seis usos de suelo predominantes: plantaciones de café (CF), plantaciones de cacao (CC), cercas vivas (CV), granos básicos (GB), pasturas (PA) y patios (PT). Se registraron individuos con un DAP ≥ 9.9 cm y árboles de ≥ 4.8 cm para el género *Citrus*. El C almacenado fue estimado de la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmeras) mediante ecuaciones alométricas, la riqueza fue el número de especies presentes en cada parcela y la abundancia el número total de individuos por parcela. Se muestrearon 171.6 ha representadas por 344 parcelas, en ellas se registró un total de 16 579 individuos. El C almacenado por hectárea, no mostró diferencias significativas entre sitios, pero sí entre usos de suelo. Los CF tuvieron el mayor C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra por ha⁻¹, sin diferenciarse de los CC y CV. Mientras que los GB presentaron el menor C almacenado en la biomasa aérea. Los PT y PA mostraron valores intermedios de C almacenado. La riqueza de especies (estimador de diversidad), tampoco mostró diferencias entre sitios, pero sí entre uso de suelo. Los CF fueron los usos de suelo con más especies, mientras que PA y GB fueron los usos de suelo menos ricos. Las CV, PT y CC revelaron valores intermedios de riqueza de especies. Los análisis de senderos para evaluar el efecto de la riqueza de especies y la abundancia de individuos sobre el C almacenado presentaron para todos los usos de suelo correlaciones significativas ($p < 0.05$). La importancia de la diversidad vs. la abundancia de árboles sobre el C almacenado en la biomasa aérea varió por uso de suelo. En los CC, GB y PA, la riqueza de especies reveló mayor efecto sobre el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra. Mientras que en los CV, CF y PT la abundancia de individuos mostró mayor efecto sobre el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra en comparación con el efecto mostrado por la riqueza de especies. En los PT, la riqueza de especies ejerció influencia directa negativa (-0.08) sobre el C almacenado. Esto asevera que, en los patios, el C almacenado está casi completamente determinado por efecto de la abundancia de individuos. Tanto en La Dalia como en Waslala se mostró que la abundancia de individuos tiene un efecto más determinante sobre el C almacenado en la biomasa aérea que la riqueza de especies. En general, el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra incrementó con la complejidad arbórea de los sistemas agrícolas estudiados. La capacidad de almacenar C en sistemas agroforestales es similar en

dos sitios con diferente grado de desarrollo agrícola. Se evidencia la relación directa de la densidad y el área basal de los individuos con la biomasa y por ende el C almacenado. La relación entre el C almacenado en la biomasa aérea y la diversidad del dosel de sombra depende de los usos de suelo agrícola. Existe un mayor efecto de la abundancia de individuos sobre el C almacenado.

Palabras clave: sitios, usos de suelo agrícola, diferente desarrollo agrícola, relación C almacenado y diversidad de especies leñosas.

1. Introducción

Las estimaciones de las emisiones de gas de efecto invernadero (GEI) reportadas por la FAO en el 2014 muestran que las emisiones de la agricultura y la silvicultura se han casi duplicado en los últimos cincuenta años (Tubiello *et al.* 2014). Las emisiones por fuentes provenientes de la agricultura y la silvicultura son de aproximadamente 8.8 mil millones de toneladas de dióxido de carbono (CO₂) equivalente en el 2010, frente a una absorción mundial por los mismos sumideros de 2 mil millones de toneladas de CO₂ equivalente; conocidos estos valores, las emisiones se podrían aumentar en un 30 por ciento adicional para el 2050, si no se lleva a cabo mayores esfuerzos para reducirlos (Tubiello *et al.* 2014; FAO 2014).

La creciente deforestación debido al cambio de uso de suelo liberan importantes cantidades de CO₂, el principal GEI en volumen atmosférico (Solomon 2007), que contribuye al aumento de la temperatura a nivel mundial (IPCC 2007). La forma de evitar que mayores cantidades de este gas sean liberados a la atmósfera es reducir las emisiones a causa de la actividad humana y tratar de almacenar lo ya emitido en los componentes principales de los ecosistemas de la tierra; por ejemplo, en la biomasa vegetal a través de la fotosíntesis (Paustian *et al.* 2000; Ávila *et al.* 2001; Poveda *et al.* 2013).

Los bosques son el principal sumidero terrestre de CO₂ atmosférico (Tubiello *et al.* 2014; Dixon 1995); pero también puede almacenarse cantidades importantes de carbono en la biomasa de los árboles presentes en los sistemas agroforestales (i.e. sistemas de producción que combinan agricultura y/o producción pecuaria con el componente arbóreo, sean nativos o exóticos), lo que puede convertir a estos sistemas en alternativas parte de los Mecanismos de Desarrollo Limpio (MDL) del Protocolo de Kyoto para reducir la emisión global de GEI (IPCC 2007; Somarriba *et al.* 2008; Shibu 2009). Además, los sistemas agroforestales pueden constituir una estrategia viable para detener el avance de la frontera agrícola, manteniendo la diversidad de árboles y simultáneamente asegurar la estabilidad de los sistemas de producción, lo que promueve conservar a largo plazo el C almacenado en la biomasa vegetal (Pandey 2002; Bunker *et al.* 2005; Henry *et al.* 2009; Somarriba *et al.* 2013).

Los sistemas agroforestales aparte de mantener la diversidad de especies también contribuyen al almacenamiento de C en biomasa arriba del suelo que potencialmente se estima entre 12 y 49 Mg ha⁻¹ (Albrecht y Kandji 2003; Somarriba *et al.* 2013). El interés de contribuir esfuerzos simultáneos para la conservación de la biodiversidad y la mitigación del cambio climático, sumados a la necesidad de producción de alimentos y el logro del bienestar del ser humano en el paisaje agrícola (Diversitas 2006) han motivado la necesidad de comprender las relaciones entre varios servicios ecosistémicos para entender mejor sinergias y

trade-offs. Una interacción de interés particular es la relación entre la diversidad vegetal y el C almacenado (Schulze 2006; Henry *et al.* 2009).

La mayor parte de la investigación científica sobre *stocks* de C y la relación de este con la biodiversidad de la comunidad arbórea en sistemas agroforestales de Nicaragua es fragmentada: se ha centrado solo en usos de suelo como cacao, café y ganadería (Orozco y López 2013), y muchas veces en una sola área temática. Estudios enfocados en el uso de suelo a escala de parcela o paisaje, pero ninguno mira a otros usos de la finca como unidad de estudio. Además, existen vacíos de información de otros usos de suelo donde los árboles también son comunes: cultivos anuales, cercas vivas, patios (huertos caseros).

Por ejemplo, varios estudios se han enfocado en entender la relación entre la diversidad, la producción de biomasa o el C almacenado con plantas herbáceas (Olf y Ritchie 1998; Balvanera *et al.* 2006; Tilman *et al.* 2006; Cardinale *et al.* 2007; Tilman *et al.* 2012), pero menos han estudiado esta relación con árboles y bosques (Bunker *et al.* 2005; Chacón *et al.* 2007; Paquette y Messier 2011; Zhang *et al.* 2012; Finegan *et al.* 2015) y mucho menos en árboles fuera de los bosques en sistemas intervenidos por los humanos.

El presente estudio evalúa el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) y la relación de este con la diversidad de especies presentes en diferentes usos del suelo en dos sitios con diferente historial agrícola, tomando en cuenta que las fincas en El Tuma – La Dalia responden a una media de 27 años de ser establecidas para uso agrícola en comparación con las fincas de Waslala que tienen una media de 18 años de ser establecidas para uso agrícola (Oblitas 2016, en publicación)

Se espera responder a las preguntas: i) ¿Cuáles son las diferencias en la cantidad de C almacenado (Mg C ha^{-1}) en la biomasa aérea en los diferentes usos de suelo. ii) ¿Cuál es la relación entre el C almacenado, la diversidad taxonómica y la abundancia de individuos en los diferentes usos de suelo agrícola estudiados? iii) ¿Cuáles son las diferencias en la cantidad de C almacenado (Mg C ha^{-1}) en la biomasa aérea en los dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola? y vi) ¿Cuál es la relación entre el C almacenado, la diversidad taxonómica y la abundancia de individuos en los dos sitios de estudio?

Este estudio provee información estandarizada sobre C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra, estimadores de diversidad y cómo esta diversidad está relacionada con el almacenamiento de C, para seis usos de suelo con árboles en dos sitios contrastantes. La información generada puede ser utilizada para mejorar el diseño de estrategias que contribuyan a incrementar almacenamiento de C y conservación de diversidad, favoreciendo la reducción de la vulnerabilidad y aumentando los beneficios ecosistémicos de los sistemas productivos agroforestales.

2. Materiales y métodos

2.1. Sitios de estudio y usos de suelo

El estudio fue realizado en dos sitios con diferente estado de desarrollo agrícola: zonas de minifundio y potencialmente mayor intensificación (cultivos anuales y cultivos comerciales)

con larga historia de uso agrícola en el municipio de El Tuma - La Dalia y zonas de estado intermedio de historia de uso agrícola (agricultura más reciente) donde las pasturas arboladas han reemplazado mayormente un área cubierta por bosques, y coexisten con sistemas de producción de granos básicos, en Waslala (Leguía *et al.* 2014). Los dos sitios están localizados en la parte central - noroeste de Nicaragua (figura 1). Para mayor detalle sobre la descripción de los sitios, revisar artículo I de Caicedo (2016).

Se muestrearon los usos de suelo agrícola café (CF), cacao (CC), cerca viva (CV), granos básicos (GB), pasturas (PA) y patios (PT), según la clasificación de Somarriba (1992). Los CF y CC son cultivos comerciales, típicamente sus productos orientados a un mercado se encuentran asociados a árboles y/o palmas que proveen sombra, madera, leña o fruta. Las CV fueron el conjunto de árboles y/o palmas, plantados o reclutados de la regeneración natural distribuidas a lo largo de una línea paralela de longitud variable, que cumplen objetivos definidos por el productor.

Los GB incluyeron maíz, frijol, arroz y/o sorgo asociados a árboles y/o palmas en una misma área. Las PA en asociación con árboles y animales fueron pasturas naturales y/o mejoradas en sistemas ganaderos intensivos o extensivos. Los PT fueron las áreas alrededor de la casa donde los productores cultivan y cuidan los vegetales, frutas y animales menores.

2.2. Selección de parcelas y estrategia de muestreo

Se seleccionaron 90 fincas para el estudio (45 en cada sitio de estudio), donde se muestrearon los 6 usos de suelo considerados en el estudio y presentes en estas fincas. A cada uso de suelo en cada finca se lo denominó “parcela”. Se muestreó un total de 344 parcelas (cuadro 3). Para los usos de suelo CF, CC, PA y GB el muestreo se realizó mediante transectos de 2000 m² (100x20m) ubicados al azar en cada parcela de uso de suelo. Se colocó el número de transectos necesarios para cubrir al menos el 50% del área total. En algunas parcelas menores a 2 ha, no fue posible muestrear el 50% como se había planificado debido a la forma de las mismas y accidentes geográficos que presentaron. Cuando el área total fue > 2ha, se muestreó un número máximo de 5 transectos por uso de suelo.

En el caso particular de PA, dada sus grandes extensiones (área total > 10ha), el número de transectos se extendió hasta 15. En el caso de PT, se realizaron censos completos y en el caso de las CV se efectuó una adaptación del método propuesto por (Detlefsen *et al.* 2012) para muestreo por medio de segmentos (que son secciones de una plantación lineal a cuyos lados se mantiene constantes dos usos colindantes de tierra), de 200 m² (líneas 100x2m). La selección y las estrategias de muestreo en cada parcela de uso de suelo agrícola empleado fue el mismo al descrito en el artículo I de Caicedo (2016).

2.3. Colección de datos de campo

En cada transecto, se registraron los individuos (árboles y palmas) con un DAP \geq 9.9 cm. Sin embargo, para árboles del género *Citrus* se tomaron en cuenta los individuos con DAP \geq 4.8 cm, dado su hábito de crecimiento (árboles adultos, pero de fustes delgados) e importancia para los productores. Cada individuo fue identificado en campo con su nombre local (cuando se desconocía el nombre científico del individuo inventariado) y/o científico (con la ayuda de un profesional forestal con experiencia en inventarios forestales nacionales en la zona de

estudio). Para especies de difícil identificación se realizaron colectas de material, las cuales fueron enviadas al Herbario de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, UNAN-León, para su posterior identificación taxonómica.

Además, en cada individuo, se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP), a 1.30 m del suelo; la altura comercial del fuste (Hc), desde el suelo hasta la altura aprovechable; y altura total de los individuos (H), desde el suelo hasta el ápice. Cuando se presentaron varios ejes, se midió cada tronco independientemente y luego se calculó el diámetro cuadrático medio ($DCM = \sqrt{\sum DAP_n^2}$) por individuo (Snowdon *et al.* 2002). Para árboles del género *Citrus* que fueron muy ramificados por debajo de 1.30 m del suelo, los diámetros fueron tomados a 0.30 m sobre suelo. El DAP se utilizó para calcular área basal en m^2 ($g = \pi/4 * DAP^2$) y estimar la biomasa aérea (kg) por medio de ecuaciones alométricas (cuadro 7).

También se determinó un factor de expansión de biomasa (FEB, ecuación 4), en los individuos que han sido sometidos a un manejo drástico de podas. Este factor fue asignado según lo observado en campo y se basó en la relación volumétrica entre la copa del árbol y el fuste. Tomando en cuenta que la biomasa del fuste fue 1 la biomasa de la copa estimada tomo valores menores a 1. La biomasa total por individuo es la suma de la biomasa del fuste y copa.

$$FEB = \frac{\text{biomasa total}}{\text{biomasa fuste}} \text{ (ecuación 4)}$$

2.4. Estimación de biomasa aérea y C almacenado

El C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) fue estimado mediante ecuaciones alométricas. Para seleccionar las ecuaciones más apropiadas por especie se tomó en cuenta parámetros como país, región y ecosistema de vida donde se desarrolló la ecuación, según lo sugerido por Gamarra *et al.* (2015). La búsqueda se realizó en artículos científicos de la plataforma de ecuaciones alométricas forestales GlobAllome Tree (FAO, CIRAD y UNITUS 2015). Se buscó ecuaciones lo más específicas según los parámetros indicados anteriormente, para cada especie.

Se priorizó la búsqueda de ecuaciones alométricas para las especies leñosas más representativas encontradas a nivel del estudio con base en el área basal y para las especies que presentaron $DAP \geq 100$ cm (tratando de minimizar el error de estimación de biomasa). Se logró encontrar y seleccionar ecuaciones para las especies que conformaron el 61% del total de área basal de los individuos inventariados. Estas ecuaciones requirieron el uso de las variables DAP (cm) y altura total (H). Para el resto de especies (39%) se utilizó ecuaciones alométricas generales distinguiendo entre ellas a la generada para especies de bosque húmedo tropical (Brown y Iverson 1992), para árboles frutales en sistemas agroforestales (Andrade *et al.* 2008) y para palmas (Frangi y Lugo 1985) (cuadro 7).

Cuadro 7. Ecuaciones alométricas para estimar la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) de los usos de suelo agrícola en la Región Central y Región Autónoma en la Costa Caribe Norte de Nicaragua.

Especies o tipo de plantas	Ecuación	R ² ajustado	Fuente
<i>Platymiscium dimorphandrum</i>			
<i>Inga oerstediana</i>	$B = 10^{(-0.9578 + 2.3408 * (\text{Log}_{10}(\text{DAP})))}$	0.95	Suárez Pascua (2002)
<i>Lonchocarpus sp</i>			
<i>Albizia adinocephala</i>			
<i>Guazuma ulmifolia</i>			
<i>Tabebuia rosea</i>	$B = 10^{(-2.18062 + 0.08012 * (\text{DAP}) - 0.0006244 * (\text{DAP}^2))} * 1000$	0.94	Ruiz (2002)
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>			
<i>Cassia grandis</i>			
<i>Samanea saman</i>			
<i>Ficus sp</i>			
<i>Astronium graveolens</i>	$B = 10^{(-4.00692 + 2.51389 * \text{Log}_{10}(\text{DAP}))} * 1000$	0.98	Arreaga (2002)
<i>Cecropia peltata</i>			
<i>Swietenia macrophylla</i>			
<i>Dialium guianense</i>			
<i>Spondiamombin</i>	$B = -$		
<i>Terminalia oblonga</i>	$0.0058 + 0.000032 * ((\text{DAP})^2 * \text{H}) * 1000$	0.91	Moraes (2001)
<i>Brossimunalicastrum</i>			
<i>Nectandra purpurea</i>			
<i>Cordia alliodora</i>	$B = 10^{(-0.755 + 2.072 * \text{Log}_{10}(\text{DAP}))}$	0.95	
<i>Juglans olanchana</i>	$B = 10^{(-1.417 + 2.755 * \text{Log}_{10}(\text{DAP}))}$	0.97	Segura <i>et al.</i> (2006)
<i>Inga sp</i>	$B = 10^{(-0.559 + 2.067 * \text{Log}_{10}(\text{DAP}))}$	0.97	
Árboles frutales en SAFs	$B = 10^{(-1.11 + 2.64 * \text{Log}_{10}(\text{DAP}))}$	0.95	Andrade <i>et al.</i> (2008)
<i>Cedrela odorata</i>	$B = 1.631 + 0.017 * ((\text{DAP}^2) * \text{H})$	0.98	Cole y Ewel (2006)
<i>Bactris gasipaes</i>	$B = 0.74 * \text{H}^2$	-	Szott <i>et al.</i> (1993)
Palmas	$B = 4.5 + 7.7 * \text{H}$	-	Frangi y Lugo (1985)
<i>Trophis racemosa</i>	$B = 10^{(-3.89391 + 2.40215 * \text{Log}_{10}(\text{DAP}))} * 1000$	0.96	Aguilar Mendoza (2002)
Otros árboles	$B = (21.3 - 6.95 * (\text{DAP}) + 0.74 * (\text{DAP}^2))$	>0.85	Brown y Iverson (1992)

B = biomasa (kg); DAP = diámetro del tallo (cm) a la altura del pecho (1.3 m); Log₁₀ = logaritmo de base 10; H = altura total (m).

En los individuos que han sido manejados con intensivas podas, la biomasa aérea se determinó multiplicando el volumen del cilindro de los fustes (VOL, ecuación 5, en m³), la densidad de la madera (DM) y el FEB determinado previamente en campo. Tanto VOL como DM fueron calculados en Microsoft Excel (2010). El cálculo de VOL se realizó para cada uno de los individuos podados en el inventario y se expresó en metros cúbicos. El factor de forma

utilizado en esta ecuación fue de 0.81 que es la sugerida por Prodan (1997), para fustes que están en un rango de 2 a 4 m de altura.

$$VOL = g \times Hc \times f \text{ (ecuación 5)}$$

Dónde:

g = fue el área basal del árbol (m²)

Hc = fue la altura comercial (m)

f = fue el factor de forma

El valor de la DM utilizado en el presente estudio fue de 0.59 g cm³, que responde al promedio de la DM de todas las familias de individuos encontrados podados en campo (Chave *et al.* 2006). El C epigeo almacenado se calculó como el producto de la biomasa estimada de cada individuo por la fracción de carbono (FC) en la especie. La FC en el biomasa seca utilizada fue 0.47 (IPCC 2007).

2.5. Riqueza de especies

La riqueza de especies fue expresada como el número de especies presentes en cada uso de suelo tomando como unidad mínima las parcelas por uso de suelo. La riqueza de especies es una de las maneras más sencillas y de extenso uso para medir, estimar y caracterizar la biodiversidad (Magurran 2004). Esta métrica se basa únicamente en el número de especies presentes en un área determinada, sin tomar en cuenta la abundancia de ellas en el ecosistema (Moreno 2001).

2.6. Análisis de varianza y comparación de medias

Para evaluar las diferencias entre los sitios y los usos de suelo agrícola de estudio para las variables de C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) y riqueza de especies por parcela, se realizaron análisis univariados de varianza con modelos lineales generales y mixtos. Para ello se declaró como efectos fijos los usos de suelo y los sitios, efectos aleatorios a la variable cruzada entre sitio y número de finca (debido a que las observaciones de los usos de suelo fueron dentro de cada finca) y como covariable el área de muestreo por parcela de uso de suelo (debido al diferente número de transectos por parcela muestreados). Los resultados de las dos variables se estimaron por ha. La estimación se la realiza por medio del modelo estadístico el mismo que hace múltiples regresiones de las cuales saca un valor estandarizado por ha. El modelo asume la variabilidad y la no linealidad de los datos como lo haría una extrapolación normal.

En cada modelo se evaluaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas mediante los gráficos de residuos y los valores predichos. La falta de homogeneidad de varianza (debido a que la dispersión de los datos no fue la misma en cada uso de suelo evaluado) se corrigió utilizando modelos con varianzas residuales heterogéneas, mediante el uso de funciones de varianza admitidas (Balzarini *et al.* 2008). La función de varianza admitida que presentó valores más bajos de AIC (criterio de información de Akaike) y BIC (criterio de información bayesiano) y por lo cual se seleccionaron fueron: i) la función de

varianza admitida potencia corrida por una constante “varConstPower”, cuando la varianza de la covariable tiene valores cercanos a 0 (Zuur *et al.* 2009), para la variable de riqueza por parcela. El criterio de agrupamiento fue la variable cruzada entre sitio y número de finca como efecto aleatorio; ii) la función de varianza estructura “varIdent”, utilizada para reformular la estructura de la varianza con diferente propagación por estrato (Zuur *et al.* 2009), para la variable C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra. El criterio de agrupamiento fue el uso de suelo.

Cuando se encontraron diferencias estadísticas ($\alpha = 0.05$) se utilizó la prueba LSD (diferencia mínima de significancia) de Fisher, para hacer todas las comparaciones con la diferencia mínima significativa. Razones por las cuales tiene mayor potencia (menor error tipo II) y mejor contraste de hipótesis. Todos los análisis y gráficos se elaboraron en el *software* Infostat (Di Rienzo *et al.* 2013).

2.7. Análisis correlación

En los datos por parcela (la unidad de muestreo del análisis), fue evidente una fuerte relación entre la abundancia, la diversidad y el C almacenado. Por ello, y dado que la relación entre riqueza y área no es lineal (y por lo tanto difícil de extrapolar a un área determinada), para evaluar la correlación entre C almacenado y la diversidad del dosel de sombra (medidos a nivel de parcela), fue necesario aislar los efectos parciales de la abundancia y la riqueza sobre el C almacenado a través de un análisis de sendero (*path analysis*). El análisis de senderos permite descomponer la correlación entre dos variables en una suma del efecto directo y los efectos indirectos vía otras variables independientes del sistema de correlaciones (Balzarini *et al.* 2008).

Se realizó un análisis particionado por uso de suelo (dados los claros efectos de uso de suelo sobre la diversidad y C almacenado, Caicedo 2015 y este estudio) y otro por sitio. Se declaró como variable dependiente al C almacenado en la biomasa aérea y como variables predictoras a la abundancia de individuos y la riqueza de especies. Para el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, se transformó las tres variables a logaritmo natural (debido a la distribución no simétrica de los valores)(Pérez *et al.* 2013). Los análisis de sendero se elaboraron en el *software* Infostat (Di Rienzo *et al.* 2013). Los análisis por uso de suelo y sitio cumplen con los requerimientos mínimos del tamaño de la muestra recomendados para este tipo de análisis, el mismo que debe ser superior a 20 observaciones por variable (Kline 2005).

Los resultados del análisis detallan todos los coeficientes *path* estandarizados de los efectos directos e indirectos por cada una de las variables independientes. Con los valores de coeficientes *path* estandarizados, se calculó el efecto de la variable abundancia de individuos sobre la riqueza de especies en cada uno de los análisis realizados (Balzarini *et al.* 2008; Pérez *et al.* 2013). Para una mejor comprensión e interpretación de los resultados del análisis de sendero, se usó diagramas que responden a las siguientes convenciones: i) la relación entre variables se indica por una flecha, cuyo sentido indica la dirección de la relación, ii) cada flecha presenta un coeficiente *path* que indica la magnitud del efecto y iii) la magnitud de los efectos indirectos se estiman al multiplicar los coeficientes *path* existentes a lo largo de la línea casual entre dos variables relacionadas (Pérez *et al.* 2013).

3. Resultados

El número total de individuos inventariados fue de 16 579, registrándose entre todos los usos de suelo 235 especies leñosas. Se estimó el C total almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra por uso de suelo muestreado en El Tuma - La Dalia y Waslala (anexo 5), en donde se muestra que los sistemas más muestreados (GB y PA) no siempre reportan el mayor C total almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra. Las mayores cantidades de C almacenado se reportan en los sistemas con doseles de sombra más complejos (cuadro 8).

Cuadro 8. Medias generales para las variables de área muestreada (ha), N° individuos y estimación de C almacenado (Mg C) en la biomasa aérea del dosel de sombra por parcela en los usos de suelo agrícola estudiados en los municipios de El Tuma –La Dalia y Waslala.

Municipio	Uso de suelo	N° parcelas	Área muestreada	N° individuos	Rango de variación de DAP (min - máx)	C almacenado (Mg C)
El Tuma - La Dalia	CC	4	0.40 (0.20 - 1.00)	42.25 (13 - 94)	9.91 - 116.84	11.1 (2.5 - 28.7)
	CF	30	0.52 (0.20 - 1.00)	91.97 (12 - 216)	5.84 - 279.40	20.0 (3.0 - 84.3)
	CV	41	0.04 (0.01 - 0.09)	36.80 (9 - 114)	9.90 - 215.90	11.0 (0.8 - 35.1)
	GB	37	0.63 (0.18 - 1.00)	23.92 (1 - 98)	4.83 - 160.02	3.4 (0.1 - 15.9)
	PA	30	0.94 (0.11 - 3.00)	51.87 (3 - 227)	6.86 - 228.60	8.7 (0.1 - 41.7)
	PT	41	0.18 (0.03 - 0.62)	29.41 (1 - 142)	5.00 - 153.70	4.8 (0.01 - 20.2)
Waslala	CC	27	0.59 (0.07 - 1.00)	67.56 (3 - 171)	4.80 - 165.10	13.7 (0.5 - 50.4)
	CF	11	0.69 (0.20 - 1.00)	98.36 (26 - 212)	4.80 - 152.40	14.9 (5.5 - 26.7)
	CV	32	0.03 (0.01 - 0.10)	39.56 (6 - 162)	9.90 - 152.40	6.6 (0.1 - 22.2)
	GB	26	0.65 (0.20 - 1.00)	23.65 (5 - 53)	5.10 - 153.20	4.1 (0.1 - 17.1)
	PA	30	1.47 (0.20 - 3.00)	93.63 (11 - 303)	5.30 - 130.00	13.5 (0.8 - 34.7)
	PT	35	0.25 (0.02 - 1.49)	25.69 (4 - 75)	5.00 - 76.20	2.8 (0.1 - 9.8)

CC = cacao; CF = café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pasturas; PT = patios; mín = mínimo; máx = máximo; los valores en paréntesis muestran el rango de variación de las variables por parcela.

3.1. Almacenamiento de C en biomasa aérea

A pesar de la mayor densidad de C que tienen los bosques, a nivel de paisaje existe potencial de almacenamiento de C en la biomasa arbórea en los usos de suelo agrícolas predominantes en los paisajes de los dos sitios de estudio. Utilizando las densidades de C almacenado para los usos de suelo agrícola en el presente estudio, se encontró, con base en las áreas de cobertura de bosque, tierras agrícolas y pasturas (ICRAF y CATIE 2015), que de los 3 595.825 MgC·ha⁻¹ almacenados en ambos paisajes, el 32% está en El Tuma-La Dalia. Una proporción similar (31%) se encuentra almacenado en tierras agrícolas y pastos (cuadro 9). Las tierras agrícolas (sin las pasturas) pueden almacenar alrededor del 3% del C total almacenado en la biomasa aérea en el paisaje de los dos municipios.

Cuadro 9. Áreas por tipo de cobertura de los usos de suelo (ha) y medias de C almacenado (Mg C) en la biomasa aérea por ha y total en los municipios de El Tuma –La Dalia y Waslala.

El Tuma - La Dalia	Áreas/ha	Media (Mg C/ha)	Media (Mg C/total almacenado)
Bosque	17772.84	42.8	760678
Tierras agrícolas	5413.05	10.49	56783
Pasto	41323.5	7.72	319017
Total	64509		1136478
Waslala			
Bosque	40370.04	42.8	1727838
Tierras agrícolas	5723.19	10.49	60036
Pasto	86978.34	7.72	671473
Total	133072		2459347

Para la variable C almacenado por ha en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas), no se encontró diferencias significativas entre sitios, pero se evidenció un efecto del uso de suelo y el área de muestreo. La interacción entre uso de suelo y sitios no fue significativa para el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra (cuadro 10).

Cuadro 10. Resultado de prueba de hipótesis para la variable C almacenado (Mg ha^{-1}) en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas), en diferentes usos de suelo agrícola en la Región Central y Región Autónoma del Atlántico Norte de Nicaragua.

Factores fijos	C almacenado	
	F - valor	P - valor
Sitio	2	0.1613
Usos de suelo	15.59	<0.0001
Área muestreada	129.87	<0.0001
Uso * Sitio	1.08	0.3712

Los CF tuvieron el mayor C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra por ha^{-1} (figura 9), sin diferenciarse estadísticamente de los CC y CV, mientras que los GB presentaron el menor C almacenado en la biomasa aérea. Los PT y PA mostraron valores intermedios (anexo 6).

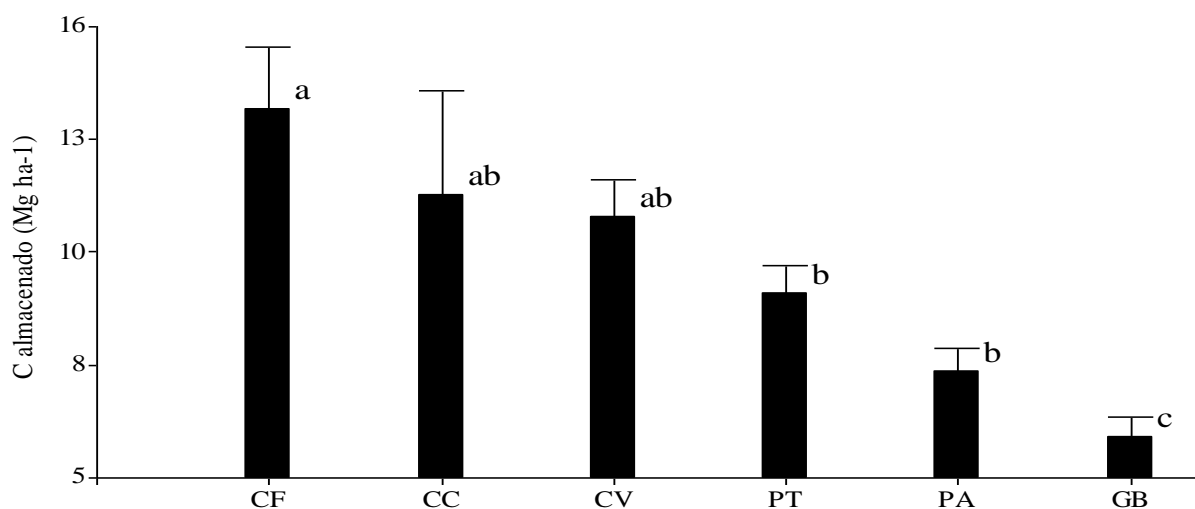


Figura 9. El C almacenado en la biomasa aérea del componente leñoso (árboles y palmas) en cada uso de suelo: CC = cacao; CF = café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios en Nicaragua. Las barras de error indican \pm error estándar.

3.2. Riqueza por uso de suelo y por sitio

El estimador de diversidad utilizado en este artículo fue la riqueza de especies a nivel alfa, la variable no mostró diferencias significativas entre sitios, pero sí se evidenció un fuerte efecto del uso de suelo después de tomar en cuenta los efectos del área de muestreo. Se observó una interacción entre usos de suelo agrícola y sitios estudiados, que reveló el cambio de importancia relativa de los usos de suelo dependiendo del sitio estudiado (artículo I de Caicedo 2015). En general, los CF fueron los usos de suelo con más especies mientras que las PA y GB fueron los menos ricos. Las CV, PT y CC mostraron valores intermedios de riqueza.

3.3. Relación de C almacenado y diversidad por uso de suelo

Los análisis de senderos para evaluar el efecto de la riqueza de especies y la abundancia de individuos sobre el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra presentaron para todos los usos de suelo correlaciones significativa ($p < 0.05$). Sin embargo, la importancia de la diversidad vs. la abundancia de árboles sobre el C almacenado en la biomasa aérea varió por uso de suelo. En todos los usos de suelo, existió un efecto fuerte de la abundancia sobre la riqueza (> 0.71).

Los análisis de sendero también permitieron visualizar los efectos directos (e indirectos) de la riqueza y la abundancia sobre el C almacenado. Por ejemplo, en los usos de suelo CV, CF y PT, la abundancia de individuos mostró mayor efecto sobre el C almacenado en la biomasa aérea en comparación con el efecto presentado por la riqueza de especies (figura 10). En caso particular de los PT, la riqueza de especies ejerció influencia directa negativa (-0.08) sobre el C almacenado en la biomasa aérea, por lo que se puede aseverar que en los patios el C almacenado está casi completamente determinado por efecto de la abundancia de individuos.

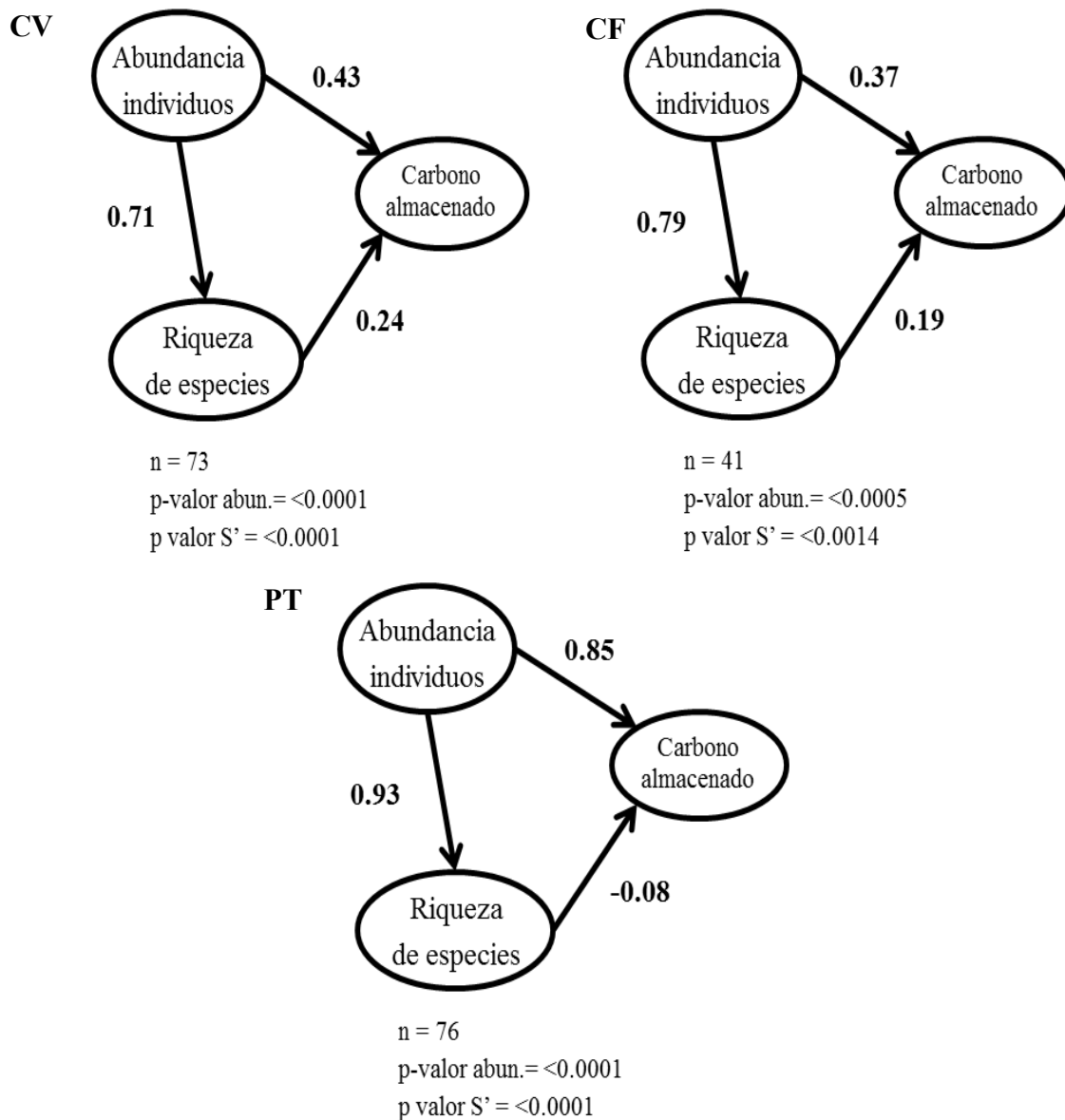


Figura 10. Modelo de sendero sobre el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) para los usos de suelo; CV; CF y PT. Las flechas indican la relación entre variables y el sentido indica la dirección de la relación; los números sobre las líneas son los coeficientes de correlación parcial; p-valor abund.= es el p-valor- para la variable abundancia de individuos; p-valor S'= es el p-valor para la variable riqueza de especies.

Para los usos de suelo CC, GB y PA, la riqueza de especies reveló mayor efecto sobre el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra que la abundancia de individuos. Aunque en el caso de las PA el efecto de la abundancia solo fue ligeramente mayor que el de la riqueza sobre el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra (figura 11).

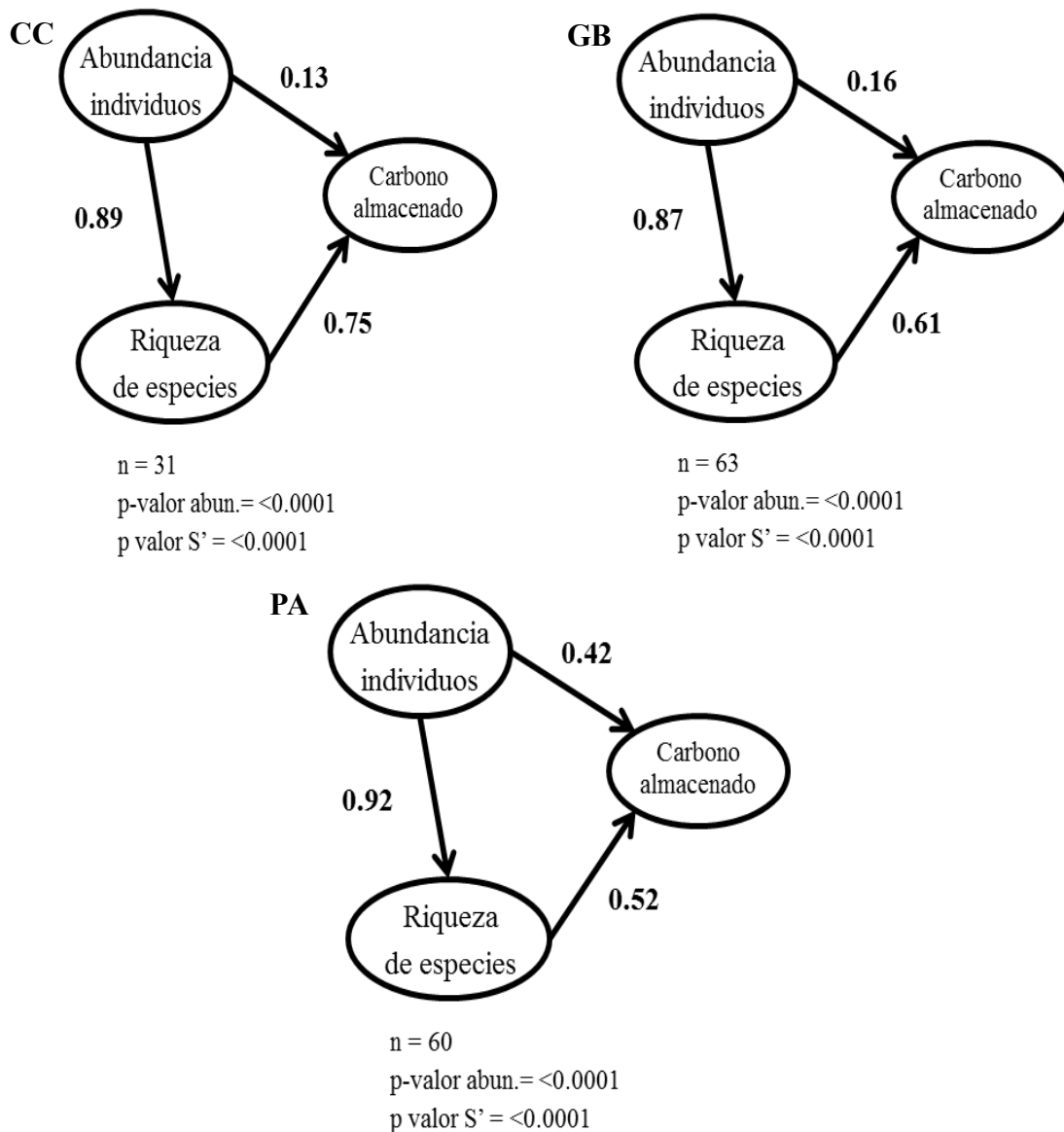


Figura 11. Modelo de sendero sobre el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) para los usos de suelo; CC; GB y PA. Las flechas indican la relación entre variables y el sentido indica la dirección de la relación; los números sobre las líneas son los coeficientes de correlación parcial; p-valor abund.= es el p-valor para la variable abundancia de individuos; p-valor S'= es el p-valor para la variable riqueza de especies.

3.4. Relación de C almacenado y diversidad por sitio

El análisis de sendero por sitio, tanto en La Dalia como en Waslala, mostró que la abundancia de individuos tiene un efecto más determinante sobre el C almacenado en la biomasa aérea (anexo 7) que la diversidad. Sin embargo, como los patrones entre uso de suelo son tan divergentes no se discutirán los resultados de sitio en el resto del artículo II.

4. Discusión

En el presente estudio se evaluó el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) y la relación de este con la diversidad de especies arbóreas presentes en dos sitios con diferente historial de uso agrícola, con el propósito de responder las preguntas: i) ¿Cuáles son las diferencias en la cantidad de C almacenado (Mg C ha^{-1}) en la biomasa aérea en los diferentes usos de suelo y en los dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola? ii) ¿Cuál es la relación entre el C almacenado, la diversidad taxonómica y la abundancia de individuos en los diferentes usos de suelo agrícola presentes en los dos sitios de estudio?

4.1. Diferencias de almacenamiento de C en biomasa aérea por uso de suelo

Se confirmó la distinta complejidad arbórea, las diferentes prácticas agrícolas y el diferente propósito productivo de cada uso de suelo agrícola influyen sobre el C almacenado en la biomasa aérea (cuadro 9). El C almacenado en la biomasa aérea fue mayor conforme incrementó la complejidad de los sistemas, en concordancia a lo manifestado por Albrecht y Kandji (2003). Las mayores cantidades de C almacenado fueron encontradas en los CF, CC y CV, en contraste con los PT, PA y GB, se evidencia la relación directa de la densidad y el área basal de los individuos con la biomasa y por ende el C almacenado (Chacón y Harvey 2013; Chacón *et al.* 2007).

El C almacenado en la biomasa aérea para los CF (cuadro 11) fue similar al encontrado por Suárez (2002) y Medina *et al.* (2010); pero inferiores a los valores reportados por Pinargote Chang (2014). De igual manera, los valores hallados para los CC fueron similares a los señalados por Poveda *et al.* (2013); pero inferiores a los valores reportados por Somarriba *et al.* (2013). Por otro lado, los valores de C almacenado obtenidos para PA, fueron similares a los obtenidos por Ibrahim *et al.* (2013) y menores a los reportados por Ruiz *et al.* (2004). Las diferencias encontradas posiblemente se deben al diferente manejo agrícola realizado en los cultivos (el mismo que varía con la edad o ciclo productivo), a la diferente densidad de individuos por ha y a la diferente especie y tamaño de individuos que están asociados a estos cultivos.

Los menores valores encontrados de C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra en los CF y CC con relación a los reportados por Pinargote Chang (2014) y Somarriba *et al.* (2013), posiblemente se debe a la mayor densidad de individuos por ha que se reportan tanto en dichos estudios en donde se obtuvieron 205 individuos ha^{-1} y 134 individuos ha^{-1} respectivamente. Además estas diferencias se pueden deber a que los intereses productivos de los agricultores son muy variados. Por ejemplo, algunos productores permiten el establecimiento de los árboles de ciertas especies porque producen frutos para las aves, otros se plantan o seleccionan de la regeneración natural para proveer una combinación de productos y servicios, incluyendo fruta, fibra, hábitat para fauna, mejorar la fertilidad del suelo, conservar suelos y agua, fijar carbono y proveer varios otros servicios ambientales, reducir gastos en efectivo o minimizar el riesgo financiero, entre otros (Somarriba *et al.* 2004; Harvey *et al.* 2006).

Cuadro 11. Comparación del C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra en los usos de suelo: SAF cacao; SAF Café y SAF pastura en Nicaragua con otros estudios en sistemas agroforestales.

Sistema	C almacenado (Mg ha ⁻¹)	DAP (cm)	Área de transectos muestreo (ha)	Área total Muestreada (ha)	Ubicación en Nicaragua	Referencia
SAF Cacao	11.75	≥ 9.9	0.2	17.4	La Dalia, Waslala	Este estudio
SAF- Cacao en producción	12.6	≥ 10	0.1	2.5	Waslala	1
SAF- Cacao en producción	33.1	≥ 10	0.1	3.6	Waslala	2
SAF- Café	13.72	≥ 9.9	0.2	23.2	La Dalia, Waslala	Este estudio
SAF – Café en producción	19.6	≥ 5	censo	26.2	El Cua, El Tuma - La Dalia, Jinotega y Rancho Grande	3
SAF- Café en producción	10.95	≥ 10	0.025	13.87	Jinotega	4
SAF- Café (joven con sombra diversificada)	13.7	≥ 5	0.1	1	Yasica Sur	5
SAF- Café (productivo con sombra diversificada)	16.1	≥ 5	0.1	4.3		
SAF- Pasturas	7.72	≥ 9.9	0.2	72.3	La Dalia, Waslala	Este estudio
SAF - Pasturas nativas	8.2	≥ 5	0.3	2.1	Matiguas	6
SAF - Pasturas mejoradas	12.5	≥ 5	0.1	3.4	Matiguas	7

1 (Poveda *et al.* 2013); 2 (Somarriba *et al* 2013); 3 (Pinoargote Chang 2014); 4 (Medina *et al* 2010); 5 (Suárez 2002); 6 (Ibrahim *et al* 2013); 7 (Ruiz *et al* 2004).

Albrecht y Kandji (2003) y Montagnini y Nair (2004) mencionan que además de la densidad de individuos, el C almacenado en el componente arbóreo de los sistemas agroforestales está influido fuertemente por el tamaño de los árboles y las prácticas de manejo. Sin embargo, los mayores valores de C almacenado en los CF, CV, CC y PT encontrados responden a una mayor densidad de individuos, ya que la mayor frecuencia de árboles en estos usos de suelo fue de diámetros pequeños (anexo 8). Por otro lado, en los GB y PA, a pesar de que tuvieron una mayor frecuencia de árboles de diámetros más grandes, el C almacenado fue menor a los usos anteriores debido a la menor densidad de individuos en estos usos. Además, el menor C almacenado en los GB y PA posiblemente se debe a las diferentes prácticas de manejo en cada uso de suelo. En los GB y PA existe una mayor intensificación agrícola producción de cultivos con pocos árboles (por la limitada tolerancia de las pasturas y los cultivos anuales a la sombra que los árboles ejercen) con relación al resto de usos de suelo (Augusseau *et al.* 2006; Scales y Marsden 2008). Son áreas que han sido manejadas con cultivos específicos por mayor tiempo, con periodos de descanso más cortos entre cada ciclo de cultivo o más ciclos de pastoreos en menor tiempo (alta presión ganadera), en donde se evita la regeneración y desarrollo de nuevos individuos (Benton *et al.* 2003; Esquivel *et al.* 2009)

El menor C almacenado en los GB y PA posiblemente también se debe a que en estos usos de suelo se presentaron gran cantidad de individuos podados por los agricultores o ramoneados por los animales con relación al total de individuos inventariados (anexo 9) por uso de suelo. El C almacenado en los individuos podados fue menor a los estimados con las ecuaciones alométricas debido a que son resultado de la menor biomasa que conformaba el individuo, ya que solo se toma en cuenta la biomasa del fuste para la estimación de C almacenado.

Los GB y PT muestran menor potencial para almacenar C, tanto por el lugar donde están distribuidas estas parcelas como por la limitada extensión que ocupan a nivel de paisaje. Sin embargo, es posible incrementar la capacidad de C almacenado en sistemas agroforestales mediante prácticas de manejo adecuadas en donde, por ejemplo, se equilibre la producción y la sombra potencial que los cultivos toleran (Montagnini y Nair 2004 y Somarriba *et al.* 2013), o se promueva el mantenimiento de sistemas agroforestales con largos periodos de rotación que almacenen C en la biomasa de las plantas en productos como madera de larga duración (Albrecht y Kandji 2003).

Los CC y los CF son los usos de suelo de mayor potencial, cuando se habla de las reservas de C almacenado en los SAF estudiados, por la densidad y arreglo de los individuos en pequeñas áreas. Sería interesantemente también tomar en cuenta los atributos de C almacenado en las CV ya que con los resultados mostrados (almacenamiento de gran cantidad de C en áreas pequeñas) estas serían alternativas viables que contribuyen a la mitigación del cambio climático, razones para que las plantaciones en línea (cercas vivas, cortinas rompe vientos y linderos) formen parte del Inventario Nacional Forestal de Nicaragua. Plantaciones que hasta la actualidad no han sido consideradas en el levantamiento de la información a nivel agroforestal (Orozco y López 2013).

Se debería promover el mantenimiento o el aumento de la densidad de árboles en las PA mediante la regeneración natural y la siembra de estos, ya que es el uso de suelo que ocupa áreas mayores al 60% con relación a las otras coberturas de uso de suelo a nivel del paisaje, pero no tienen un aporte importante cuando se habla de C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra. Una de las alternativas que permita lograr el aumento de árboles en las pasturas es tomar en cuenta el sistema óptimo de asociación de árboles con las pasturas. Se requiere consideraciones relacionadas con el grado en que el agricultor puede obtener beneficios del componente arbóreo, (madera, leña) sin comprometer el rendimiento de la pastura.

La definición de lo que es óptimo para el agricultor depende de las diferentes categorías de los árboles (principalmente por el tipo de sombra que ejercen) y el tipo de pastura en asociación (nativa o mejorada). En donde diferentes combinaciones podrían dar resultados óptimos de productividad de las pasturas siempre y cuando la cobertura arbórea sea menor al 30% (Betancourt *et al.* 2003; Betancourt *et al.* 2005; Ibrahim *et al.* 2006). Estudios de cobertura de sombra de los árboles en potreros sobre la disponibilidad de pasturas realizados por Aystas Villega (2014) y Garmendez *et al.* (2007), reportaron densidades de 65 a 115 individuos por ha con los cuales se han obtenido producciones óptimas de pasturas con coberturas de sombra que van desde 10 y 28% respectivamente. La media de individuos por ha reportada en el presente estudio (65 individuos por ha) corrobora la factibilidad de promover esfuerzos para el aumento de árboles en las pasturas.

Además para el aumento de los árboles en las pasturas se debería impulsar la creación de políticas y estrategias de mitigación al cambio climático (Chacón y Harvey 2013; Chacón *et al.* 2007), por medio de buenos diseños de pagos por servicios de los ecosistemas mediante la implementación de sistemas silvopastoriles que sean económicamente factibles para los finqueros (Kelsey *et al.* 2008).

4.2. Diferencias de almacenamiento de C en biomasa aérea por sitio

Se esperaba que los sitios representaran un diferente estado de desarrollo agrícola (posiblemente ligado a una curva de transición forestal). La curva de transición forestal es la secuencia de procesos de cambio de cobertura arbórea, que inicia con la pérdida paulatina de la cobertura de árboles por procesos de degradación del bosque y deforestación, hasta pasar a procesos de degradación seguidos de etapas de recuperación donde los árboles presentes en los usos de suelo agrícola son producto de la protección de la regeneración natural y el establecimiento deliberado de árboles (Meyfroidt y Lambin 2011; Van Noordwijk *et al.* 2011). Esta secuencia de procesos influiría en el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra porque existe variación de la proporción de árboles a lo largo de la curva de transición.

Se esperaba que en Waslala, siendo un paisaje menos desarrollado agrícolamente, hubiera mayor proporción de árboles remanentes en los usos de suelo. Por ende, Waslala debe tener mayor C almacenado que en la Dalia que tiene una mayor intensificación (con menor proporción de árboles) fruto de un largo historial de uso de suelo agrícola. Sin embargo, en términos de C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra en áreas agrícolas, no hubo diferencias entre los dos sitios estudiados (cuadro 10), es decir la cantidad de C

almacenado en sistemas agroforestales fue similar en dos sitios con un grado diferente de desarrollo agrícola. Posiblemente esto se debe a que a pesar de que los paisajes se encuentran en diferente estado de historial agrícola las prácticas de manejo y la cultura de sembrar árboles asociados a los cultivos puede ser el factor de mayor influencia sobre el C que se almacena en los distintos usos de suelo.

Pese a que cerca del 70% de todo el carbono almacenado a nivel de paisaje se encuentra en los bosques, las tierras agrícolas y los pastos con árboles juegan un papel importante en el balance de carbono del área de estudio. Por un lado, las prácticas de manejo con árboles aseguran la permanencia de una proporción importante (22%) del carbono total de la biomasa aérea. Por otro, son un indicativo del potencial de restauración o de secuestro adicional que estos paisajes tienen. En el caso hipotético de reconvertirse estas áreas a bosques, se estaría quintuplicando la cantidad de C almacenado a nivel de paisaje. A un precio base de \$5/MgC·ha⁻¹, esto podría representar, bajo supuestos óptimos, poco más de \$26 millones en términos de fijación de carbono en las poco menos de 20000 ha bajo estudio. Si bien es cierto estos son estimados macro muy preliminares, ayudan a ilustrar el potencial de fijación y almacenamiento de carbono presente en la región. Estudios y análisis posteriores ayudarían a establecer una línea base y el potencial más definitivo de un proyecto de mitigación al cambio climático.

4.3. Relación C almacenado y diversidad en la biomasa aérea por usos de suelo

Se decidió analizar la relación del C almacenado, la diversidad taxonómica y la abundancia de individuos porque se notó que la relación dependía del uso de suelo estudiado. Se esperaba que la diferente riqueza y composición de especies en los diferentes usos de suelo influiría en el C almacenado en la biomasa aérea (Bunker *et al.* 2005). Se creyó que los usos de suelo más ricos en especies arbóreas, aparte de contribuir a la mayor diversificación de productos (para la venta o consumo), también fueran los usos de suelo en los que se almacene mayor cantidad de C, constituyéndose en una alternativa de ganar o ganar para los agricultores.

Los resultados mostraron que existe relación entre las tres variables analizadas. Los análisis de senderos por uso de suelo indicaron un efecto multicausal de la riqueza de especies y abundancia de individuos sobre el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra.

En las CV, CF y PT la abundancia de individuos mostró mayor efecto sobre el C almacenado en la biomasa aérea. Estos usos de suelo a su vez presentan mayor riqueza por parcela (cuadro 12). El mayor efecto de la abundancia de individuos sobre el C almacenado en CV, CF y PT, posiblemente se debe a que al ser usos de suelo muy manejados los agricultores tengan alta abundancia de un grupo reducido de especies (y muchas especies con pocos individuos, sistemas no equitativos), en donde es más probable que el C almacenado está más influenciado por la abundancia de individuos, asumiéndose una riqueza más o menos constante en las parcelas de los sitios estudiados.

En los CC, GB y PA, en contraste, la riqueza de especies mostró mayor efecto sobre el C almacenado en la biomasa aérea. Estos usos tienen menor riqueza total de especies por parcela en comparación a los anteriores (cuadro 12). Este efecto posiblemente se debe a que los

individuos que están en estas parcelas, ya sea porque los agricultores las retienen o por la tolerancia de estos a las prácticas de manejo (podas o ramoneo de los animales) responden a un variado número de especies (no hay la plantación de un mismo número de especies ya que son menos manejados), en donde cada especie que esté presente en estos usos de suelo aporta también a incrementos en el C almacenado, razones por las cuales probablemente la riqueza de especies tiene un mayor efecto sobre el C almacenado.

Cuadro 12. Ranking de los usos de suelo: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura y PT = patios en Nicaragua para las variables riqueza de especies, abundancia de individuos y C almacenado.

Usos de suelo	Riqueza/ha	Abundancia/ind.	C almacenado/ha
CF	1 (-)	1 (+)	1
CV	2 (-)	2 (+)	2
PT	3 (-)	4 (+)	4
CC	4 (+)	3 (-)	3
PA	5 (+)	5 (-)	5
GB	6 (+)	6 (-)	6

El signo en paréntesis muestra el efecto de la variable predictora.

5. Conclusiones

✓ El C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra incrementó con la complejidad de los sistemas. Se evidencia la relación directa de la densidad y el área basal de los individuos con la biomasa y por ende el C almacenado.

✓ Por otro lado, la relación entre el C almacenado en la biomasa aérea y la diversidad del dosel de sombra depende de los usos de suelo agrícola estudiados. Existe un mayor efecto de la abundancia de individuos sobre el C almacenado cuando los usos de suelo agrícola muestran alta abundancia para un grupo reducido de especies y muchas especies con pocos individuos.

✓ Además, se concluye que la capacidad de almacenar C en sistemas agroforestales es similar en dos sitios con diferente grado de desarrollo agrícola.

6. Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por el programa CGIAR de bosques árboles y agroforestería (FTA por sus siglas en inglés), y se ha llevado a cabo dentro del paisaje centinela Nicaragua Honduras (<http://www.paisajecentinela.org/NicaraguaHonduras/el-paisaje-centinela-nicaragua-honduras/>). Al ICRAF/CATIE a su personal por su colaboración y por haber hecho posible esta publicación. Se agradece también a los productores de El Tuma – La Dalia y Waslala por su excelente disposición y acogida para trabajar en sus fincas.

7. Literatura Citada

- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2007. Climate change 2007-the physical science basis: Mitigation of climate change report of the IPCC. Cambridge University Press. 4.
- Aguilar, A; Guharay, F. 2002. Como realizar un diagnóstico productivo en nuestro cafetal.
- Albrecht, A; Kandji, ST. 2003. Carbon sequestration in tropical agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 99:15-27.
- Andrade, H; Segura, M; Somarriba, E; Villalobos, M. 2008. Valoración biofísica y financiera de la fijación de carbono por uso del suelo en fincas cacaoteras indígenas de Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 46:45-50.
- Arreaga, W. 2002. Almacenamiento del carbono en bosques con manejo forestal sostenible en la Reserva de Biosfera Maya, Petén, Guatemala. Tesis Msc. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 86 p.
- Ávila, G; Jiménez, F; Beer, J; Gómez, M; Ibrahim, M. 2001. Almacenamiento, fijación de carbono y valoración de servicios ambientales en sistemas agroforestales en Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 830:32-35.
- Balvanera, P; Pfisterer, AB; Buchmann, N; He, JS; Nakashizuka, T; Raffaelli, D; Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 910:1146-1156.
- Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M; Casanoves, F; Di Rienzo, J; Robledo, C. 2008. Manual del Usuario, Editorial Brujas, Córdoba, Argentina. Regresión con variables auxiliares (dummies):136-141.
- Betancourt, K; Ibrahim, M; Harvey, C; Vargas, B. 2003. Efecto de la cobertura arbórea sobre el comportamiento animal en fincas ganaderas de doble propósito en Matiguás, Matagalpa, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* 1039-40:47-51.
- Betancourt, K; Ibrahim, M; Villanueva, C; Vargas, B. 2005. Caracterización del manejo productivo de sistemas lecheros en la cuenca del río Bulbul de Matiguás, Matagalpa, Nicaragua. *Livestock Research for Rural Development* 1780:
- Brown, S; Iverson, LR. 1992. Aboveground biomass estimates for tropical moist forests *World Res* 43:366-383.
- Bunker, DE; DeClerck, F; Bradford, JC; Colwell, RK; Perfecto, I; Phillips, OL; Sankaran, M; Naeem, S. 2005. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science* 3105750:1029-1031.
- Caicedo, W. 2016. Diversidad taxonómica y composición del componente leñoso en diferentes usos de suelo en dos sitios con distinto estado de desarrollo agrícola de Nicaragua. Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE.
- Cardinale, BJ; Wright, JP; Cadotte, MW; Carroll, IT; Hector, A; Srivastava, DS; Loreau, M; Weis, JJ. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 10446:18123-18128.
- Cole, T; Ewel, JJ. 2006. Allometric equations for four valuable tropical tree species. *Forest Ecology and Management* 2291:351-360.
- Chacón, M; Harvey, C; Delgado, D. 2007. Diversidad arbórea y almacenamiento de carbono en un paisaje fragmentado del bosque húmedo de la zona atlántica de Costa Rica. *Recursos naturales y Ambiente* 51-52:19-32. Consultado 17 oct., 2014.
- 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.
- Detlefsen, G; Marmillod, D; Scheelje, M; Ibrahim, M. 2012. Protocolo para la instalación de parcelas permanentes de medición de la producción maderable en sistemas agroforestales de Centroamérica. Manual técnico 107:

- Di Rienzo, J; Casanoves, F; Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C. 2013. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina: Consultado 10 nov., 2014. Disponible en <http://www.infostat.com.ar/index.php?mod=page&id=34>
- Diversitas. 2006. Diversitas Annual Report 2005: Integrating Biodiversity Science for Human Well-being, France.
- Organización de las Naciones Unidas para la agricultura y la Alimentación (FAO), Consorcio de Centros Internacionales de Investigación Agraria (CIRAD), Universidad de la Tuscia (UNITUS). 2015. GlobAllomeTree: la plataforma internacional de ecuaciones alométricas forestales. Consultado 15 sep., 2015. Disponible en <http://www.globallometree.org/>.
- Frangi, JL; Lugo, AE. 1985. Ecosystem dynamics of a subtropical floodplain forest. *Ecological Monographs*:351-369.
- Gamarra, JGP; Carrillo, O; Cifuentes-Jara, M; Henry, M; Saint-André, L; Wayson, C; Zapata-Cuartas, M. 2015. Regional Technical Workshop Minding the gap: Scaling biomass allometric equations for National Forest Inventories in South and Central America. Sección 4: Proposing a decision tree to reduce model error in national biomass and volume assessments. Eds. C Miguel; H Matieu; G Javier; G Yolanda. Turrialba, Costa Rica, 84 p.
- Garmendez, BIJM; Madrigal, BLIS; Talavera, AN; Flores, MFGR. 2007. Caracterización de un Sistema Silvopastoril: Efecto de las Leñosas sobre el Pasto Estrella (*Cynodon nlemfluensis*) en la Finca “Los Tercios”, Municipio de Tipitapa, 2006.
- Harvey, CA; Alpizar, F; Madrigal, R. 2006. Mejores prácticas de manejo para asegurar la provisión de servicios ecológicos en sistemas agrícolas y forestales en América Latina.
- Henry, M; Tittonell, P; Manlay, R; Bernoux, M; Albrecht, A; Vanlauwe, B. 2009. Biodiversity, carbon stocks and sequestration potential in aboveground biomass in smallholder farming systems of western Kenya. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 1291:238-252.
- Ibrahim, M; Villanueva, C; Casasola, F; Rojas, J. 2006. Sistemas silbo pastoriles como una herramienta para el mejoramiento de la productividad y restauración de la integridad ecológica de paisajes ganaderos. *Pastos y Forrajes* 294:
- Ibrahim, M; Chacón, M; Cuartas, C; Naranjo, J; Ponce, G; Vega, P; Casasola, F; Rojas, J. 2013. Almacenamiento de carbono en el suelo y la biomasa arbórea en sistemas de usos de la tierra en paisajes ganaderos de Colombia, Costa Rica y Nicaragua.
- World Agroforestry Centre (ICRAF) y Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza (CATIE). 2015. Modelación histórica con escenarios de futuros de deforestación en la Región del Atlántico de la Costa del Caribe Norte de Nicaragua. Laboratorio de modelación del CATIE,
- Kelsey, J; Kousky, C; Sims, KR. 2008. Designing payments for ecosystem services: Lessons from previous experience with incentive-based mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 10528:9465-9470.
- Kline, RB. 2005. *Principles and Practice of Structural Equation Modeling*. 2005. New York, NY: Guilford:
- Leguía, E; Rapidel, B; Somarriba, E; Ordoñez, JC. 2014. Resumen línea base CCAFS a nivel de hogar en Nicaragua y Costa Rica: Fase de diagnóstico del estudio "Contribución de la diversidad arbórea a los medios de vida para la adaptación y la mitigación al cambio climático".
- Magurran, A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd, Oxford. 248 p.
- Moraes, C. 2001. Almacenamiento de carbono en bosques secundarios en el Municipio de San Carlos, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 116 p.
- Moreno, CE. 2001. *Manual de métodos para medir la biodiversidad*. M&T – Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España, 84 p.

- Oblitas, S. 2016. Variación de la intensidad agroecológica en fincas agropecuarias en dos sitios con diferentes contextos socioeconómicos en Nicaragua. Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE.
- Olf, H; Ritchie, ME. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 137:261-265.
- Orozco, L; López, A. 2013. Evolución, aplicación y futuro de la agroforestería en Nicaragua.
- Pandey, DN. 2002. Carbon sequestration in agroforestry systems. *Climate Policy* 24:367-377.
- Paquette, A; Messier, C. 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography* 201:170-180.
- Paustian, K; Six, J; Elliott, E; Hunt, H. 2000. Management options for reducing CO₂ emissions from agricultural soils. *Biogeochemistry* 481:147-163.
- Pérez, E; Medrano, LA; Rosas, JS. 2013. El Path Analysis: conceptos básicos y ejemplos de aplicación. *Revista Argentina de Ciencias del Comportamiento* 51:52-66.
- Pinargote Chang, M. 2014. Almacenamiento de carbono y beneficios familiares obtenidos de cafetales en fincas de pequeños productores de Nicaragua. Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE.
- Poveda, V; Orozco, L; Medina, C; Cerda, R; López, A. 2013. Almacenamiento de carbono en sistemas agroforestales de cacao en Waslala, Nicaragua.
- Prodan, M. 1997. Mensura forestal. Agroamerica.
- Ruiz, A; Ibrahim, M; Locatelli, B; Andrade, HJ; Beer, J. 2004. Fijación y almacenamiento de carbono en sistemas silvopastoriles y competitividad económica de fincas ganaderas en Matiguás, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* 41-42:16-21.
- Ruíz García, A. 2002. Fijación y almacenamiento de carbono en sistemas silvopastoriles y competitividad económica en Matiguás, Nicaragua.
- Schulze, E-D. 2006. Biological control of the terrestrial carbon sink. *Biogeosciences* 32:147-166.
- Segura, M; Kanninen, M; Suárez, D. 2006. Allometric models for estimating aboveground biomass of shade trees and coffee bushes grown together. *Agroforestry systems* 682:143-150.
- Shibu, J. 2009. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. *Agroforestry systems* 761:1-10.
- Snowdon, P; Keith, H; Raison, RJ. 2002. Protocol for sampling tree and stand biomass. Australian Greenhouse Office Parkes, ACT.
- Solomon, S. 2007. Climate change 2007-the physical science basis: Working group I contribution to the fourth assessment report of the IPCC. Cambridge University Press.
- Somarriba, E. 1992. Revisiting the past: an essay on agroforestry definition. *Agroforestry systems* 193:233-240.
- Somarriba, E; Domínguez, L; Harvey, C. 2004. ¿ Cómo evaluar y mejorar el dosel de sombra en cacaotales. *Agroforestería en las Américas* 4142:120-128.
- Somarriba, E; Andrade, J; Segura, M; Villalobos, M; Andrade, H; Segura, M; Somarriba, E; Villalobos, M; Somarriba, E; Trivelato, M. 2008. How to fix atmospheric carbon in Bribri and Cabécar farms (Talamanca, Costa Rica), certify and sell it to bring additional income to farmers. *Agroforestería en las Américas (CATIE)*. 2008 46:81-88.
- Somarriba, E; Cerda, R; Orozco, L; Cifuentes, M; Dávila, H; Espin, T; Mavisoy, H; Ávila, G; Alvarado, E; Poveda, V. 2013. Carbon stocks and cocoa yields in agroforestry systems of Central America. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 173:46-57.
- Suárez, D. 2002. Cuentificación y Valoración Económica del Servicio Ambiental Almacenamiento de Carbono en Sistemas Agroforestales de Café en la Comarca Yassica Sur, Matagalpa, Nicaragua. Tesis Msc. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 117 p.
- Szott, L; Arevalo, L; Pérez, J. 1993. Allometric relationships in pijuayo (*Bactris gasipaes* HBK). *In*, Universidad de Costa Rica

- Tilman, D; Hill, J; Lehman, C. 2006. Carbon-negative biofuels from low-input high-diversity grassland biomass. *Science* 3145805:1598-1600.
- Tilman, D; Reich, PB; Isbell, F. 2012. Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 10926:10394-10397.
- Tubiello, F; Salvatore, M; Golec, RC; Ferrara, A; Rossi, S; Biancalani, R; Federici, S; Jacobs, H; Flammini, A. 2014. Agriculture, Forestry and Other Land Use Emissions by Sources and Removals by Sinks. Statistics Division, Food and Agriculture Organization, Rome:
- Zhang, Y; Chen, HY; Reich, PB. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of ecology* 1003:742-749.
- Zuur, A; Ieno, EN; Walker, N; Saveliev, AA; Smith, GM. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer Science & Business Media.

8. Anexos

Anexo 1. Índice de Valor de Importancia (IVI) para las especies leñosas encontradas por uso de suelo en cada uno de sitios de estudio en Nicaragua.

Nº	Nombre de la especie	IVI CC	IVI CF	IVI CV	IVI GB	IVI PA	IVI PT	IVI TOTAL (%)
a) El Tuma - La Dalia								
1	Guazuma ulmifolia Lam.	0.116	1.634	0.994	1.400	2.600	0.292	7.035
2	Erythrina fusca Lour.	0.073	1.550	4.962	0.108	0.291	0.049	7.033
3	Cordia alliodora (Ruiz & Pav.) Cham.	0.199	2.754	0.664	1.556	1.065	0.553	6.792
4	Platymiscium dimorphandrum Donn. Sm.	0.093	1.443	0.570	1.581	2.376	0.323	6.386
5	Mangifera indica L.	0.103	1.517	0.291	0.314	0.412	2.631	5.268
6	Gliricidia sepium (Jacq.) Kunth ex Walp.	0.000	0.423	2.460	0.235	0.327	0.220	3.665
7	Tabebuia rosea (Bertol.) DC.	0.000	0.520	0.661	0.316	0.721	0.347	2.565
8	Lonchocarpus minimiflorus Donn. Sm.	0.112	1.094	0.259	0.222	0.657	0.092	2.436
9	Cedrela odorata L.	0.045	0.781	0.545	0.337	0.274	0.274	2.255
10	Persea americana Mill.	0.044	0.729	0.102	0.380	0.300	0.694	2.250
11	Psidium guajava L.	0.000	0.408	0.301	0.178	0.599	0.244	1.730
12	Citrus sinensis (L.) Osbeck	0.030	0.775	0.039	0.198	0.102	0.538	1.683
13	Inga oerstediana Benth. ex Seem.	0.000	1.051	0.129	0.110	0.168	0.158	1.616
14	Albizia adinocephala Britton & Rose ex Record	0.023	0.526	0.253	0.330	0.382	0.093	1.608
15	Ceiba pentandra (L.) Gaertn.	0.026	0.885	0.029	0.135	0.307	0.176	1.558
16	Bactris gasipaes Kunth	0.105	0.574	0.018	0.036	0.257	0.457	1.447
17	Nectandra purpurea (Ruiz & Pav.) Mez	0.046	0.435	0.392	0.059	0.331	0.166	1.430
18	Bursera simaruba (L.) Sarg.	0.000	0.130	1.006	0.060	0.078	0.100	1.375
19	Terminalia oblonga Engl. & Diels	0.320	0.672	0.166	0.020	0.144	0.051	1.373
20	Ficus trigonata L.	0.000	0.561	0.248	0.161	0.301	0.062	1.333
21	Senna siamea H.S. Irwin & Barneby	0.000	0.183	0.415	0.051	0.117	0.426	1.192
22	Theobroma cacao (Mill.) Bernoulli	0.000	0.836	0.000	0.045	0.030	0.147	1.057
23	Spondia mombin L.	0.063	0.266	0.257	0.181	0.143	0.112	1.022
24	Astronium graveolens Jacq.	0.035	0.474	0.154	0.021	0.189	0.125	0.999
25	Erythrina poeppigiana (Walp.) O.F. Cook	0.041	0.687	0.088	0.095	0.000	0.077	0.988
26	Cecropia peltata L.	0.057	0.450	0.042	0.173	0.215	0.040	0.976
27	Inga punctata J. León	0.149	0.545	0.046	0.039	0.050	0.118	0.947
28	Samanea saman (Jacq.) Merr.	0.000	0.020	0.266	0.148	0.250	0.202	0.888
29	Luehea seemannii Triana & Planch.	0.084	0.407	0.055	0.163	0.138	0.022	0.869
30	Byrsonima crassifolia Lunan ex Griseb.	0.000	0.230	0.000	0.045	0.129	0.457	0.861
31	Ficus cotinifolia Kunth	0.000	0.147	0.627	0.000	0.052	0.000	0.826
32	Enterolobium cyclocarpum (Jacq.) Griseb.	0.000	0.132	0.080	0.086	0.488	0.000	0.785
33	Cupania latifolia Kunth	0.024	0.369	0.141	0.061	0.114	0.059	0.769
34	Sapium macrocarpum Müll. Arg.	0.000	0.166	0.182	0.098	0.211	0.040	0.696
35	Cordia collococca L.	0.000	0.312	0.201	0.025	0.075	0.059	0.672
36	Erythrina berteroa Urb.	0.000	0.038	0.589	0.000	0.020	0.022	0.670
37	Juglans olanchana Standl. & L.O. Williams	0.000	0.436	0.118	0.029	0.039	0.046	0.668
38	Citrus reticulata Blanco	0.000	0.177	0.046	0.021	0.031	0.377	0.652
39	Calycophyllum candidissimum (Vahl) DC.	0.027	0.114	0.164	0.072	0.152	0.110	0.639
40	Inga vera Kunth	0.000	0.131	0.000	0.173	0.130	0.196	0.630

41	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	0.028	0.286	0.072	0.038	0.076	0.065	0.565
42	<i>Swietenia macrophylla</i> King	0.000	0.147	0.056	0.053	0.149	0.144	0.549
43	<i>Homalium racemosum</i> Jacq.	0.000	0.286	0.038	0.000	0.127	0.042	0.494
44	<i>Zanthoxylum kellermanii</i> P. Wilson	0.000	0.062	0.130	0.072	0.166	0.043	0.473
45	<i>Lonchocarpus heptaphyllus</i> (Poir.) DC.	0.000	0.131	0.037	0.020	0.285	0.000	0.472
46	<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Pittier	0.000	0.095	0.020	0.020	0.022	0.312	0.470
47	<i>Annona muricata</i> Vell.	0.000	0.039	0.056	0.058	0.019	0.287	0.459
48	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	0.000	0.222	0.161	0.027	0.047	0.000	0.456
49	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	0.044	0.362	0.000	0.049	0.000	0.000	0.455
50	<i>Dalbergia cubilquitzensis</i> (Donn. Sm.) Pittier	0.034	0.161	0.000	0.080	0.171	0.000	0.445
51	<i>Stemmadenia donnell smithii</i> (Rose ex Donn. Sm.) Woodson	0.000	0.116	0.249	0.000	0.045	0.033	0.442
52	<i>Ximenia americana</i> L.	0.000	0.096	0.097	0.032	0.036	0.176	0.437
53	<i>Pachira quinata</i> (Jacq.) W.S. Alverson	0.000	0.302	0.019	0.000	0.109	0.000	0.430
54	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	0.000	0.106	0.211	0.020	0.083	0.000	0.420
55	<i>Eucalyptus camaldulensis</i> Dehnh.	0.000	0.077	0.270	0.073	0.000	0.000	0.419
56	<i>Cocos nucifera</i> L.	0.000	0.054	0.000	0.000	0.000	0.331	0.385
57	<i>Melicoccus bijugatus</i> Jacq.	0.000	0.097	0.000	0.000	0.000	0.277	0.374
58	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	0.000	0.290	0.063	0.000	0.019	0.000	0.372
59	<i>Citrus lumia</i> Risso	0.000	0.100	0.000	0.038	0.088	0.140	0.366
60	<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	0.000	0.057	0.220	0.000	0.049	0.038	0.364
61	<i>Cassia grandis</i> L. f.	0.000	0.049	0.123	0.024	0.028	0.134	0.357
62	<i>Citrus limetta</i> Risso	0.000	0.118	0.000	0.037	0.019	0.176	0.349
63	<i>Guarea grandifolia</i> DC.	0.000	0.176	0.082	0.000	0.064	0.019	0.340
64	<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez	0.000	0.137	0.071	0.022	0.085	0.021	0.335
65	<i>Gmelina arborea</i> Roxb.	0.000	0.064	0.112	0.000	0.066	0.088	0.329
66	<i>Citrus maxima</i> (Burm.) Merr.	0.020	0.159	0.000	0.019	0.000	0.102	0.300
67	<i>Lippia myriocephala</i> Schltld. & Cham.	0.000	0.113	0.047	0.042	0.079	0.000	0.281
68	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn	0.000	0.098	0.042	0.000	0.000	0.137	0.277
69	<i>Schizolobium parahybum</i> (Vell.) S.F.Blake	0.000	0.152	0.061	0.020	0.043	0.000	0.276
70	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz. <i>Macrohasseltia macroterantha</i> Standl. & L.O. Williams	0.040	0.146	0.059	0.000	0.000	0.019	0.264
71		0.035	0.149	0.000	0.075	0.000	0.000	0.259
72	<i>Spathodea campanulata</i> P. Beauv.	0.000	0.065	0.063	0.057	0.026	0.045	0.257
73	<i>Syzygium malaccense</i> (L.) Merr. & L.M. Perry	0.000	0.040	0.000	0.019	0.000	0.188	0.247
74	<i>Inga sapindoides</i> Willd.	0.045	0.137	0.000	0.000	0.020	0.044	0.246
75	<i>Mabea occidentalis</i> Benth.	0.034	0.179	0.000	0.000	0.030	0.000	0.243
76	<i>Inga nobilis</i> Willd.	0.000	0.160	0.000	0.000	0.020	0.058	0.238
77	<i>Lacmellea panamensis</i> (Woodson) Markgr.	0.000	0.110	0.019	0.078	0.029	0.000	0.236
78	<i>Crescentia cujete</i> L.	0.000	0.000	0.019	0.000	0.046	0.166	0.230
79	<i>Castilla elastica</i> Sessé	0.062	0.138	0.022	0.000	0.000	0.000	0.222
80	<i>Inga spectabilis</i> (Vahl) Willd.	0.000	0.170	0.000	0.000	0.000	0.038	0.208
81	<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S. Irwin & Barneby	0.000	0.000	0.000	0.052	0.129	0.025	0.207
82	<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	0.033	0.085	0.000	0.000	0.088	0.000	0.205
83	<i>Myrcianthes fragrans</i> (Sw.) McVaugh <i>Triplaris melaenodendron</i> (Bertol.) Standl. & Steyerm.	0.000	0.063	0.089	0.000	0.049	0.000	0.201
84		0.000	0.058	0.037	0.019	0.078	0.000	0.192
85	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	0.020	0.044	0.042	0.032	0.031	0.020	0.189
86	<i>Mammea americana</i> L.	0.000	0.000	0.022	0.024	0.000	0.136	0.182

87	<i>Croton draco</i> Schltld. & Cham.	0.000	0.065	0.047	0.025	0.020	0.020	0.177
88	<i>Inga samanensis</i> L. Uribe	0.000	0.109	0.022	0.000	0.000	0.042	0.174
89	<i>Caesalpinia velutina</i> (Britton & Rose) Standl.	0.000	0.033	0.084	0.000	0.053	0.000	0.170
90	<i>Syzygium jambos</i> Duthie	0.026	0.098	0.000	0.000	0.000	0.045	0.169
91	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	0.000	0.096	0.000	0.000	0.024	0.046	0.165
92	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	0.000	0.000	0.079	0.064	0.000	0.020	0.163
93	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.	0.000	0.032	0.000	0.032	0.056	0.040	0.160
94	<i>Pseudobombax septenatum</i> (Jacq.) Dugand	0.000	0.078	0.000	0.028	0.051	0.000	0.157
95	<i>Yucca elephantipes</i> Regel	0.000	0.000	0.116	0.000	0.000	0.040	0.155
96	<i>Anacardium occidentale</i> L.	0.000	0.050	0.000	0.020	0.020	0.063	0.153
97	<i>Cordia gerascanthus</i> (P. Browne) Cham.	0.000	0.020	0.042	0.069	0.019	0.000	0.150
98	<i>Bixa orellana</i> L.	0.000	0.071	0.000	0.000	0.000	0.079	0.150
99	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	0.038	0.077	0.000	0.000	0.000	0.032	0.147
100	<i>Zanthoxylum monophyllum</i> (Lam.) P. Wilson	0.000	0.000	0.076	0.000	0.070	0.000	0.146
101	<i>Annona reticulata</i> L.	0.000	0.000	0.059	0.000	0.031	0.050	0.141
102	<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	0.000	0.118	0.000	0.000	0.019	0.000	0.137
103	<i>Cupania cinerea</i> Poepp.	0.000	0.019	0.025	0.026	0.000	0.062	0.133
104	<i>Ammannia coccinea</i> Pers.	0.000	0.061	0.046	0.000	0.019	0.000	0.125
105	<i>Lysiloma auritum</i> (Schltld.) Benth.	0.000	0.023	0.078	0.000	0.019	0.000	0.121
106	<i>Citrus limonia</i> (L.) Osbeck	0.000	0.019	0.000	0.039	0.000	0.057	0.115
107	<i>Artocarpus incisus</i> (Thunb.) L. f.	0.000	0.022	0.000	0.000	0.000	0.091	0.113
108	<i>Trichilia quadrijuga</i> Kunth	0.000	0.084	0.000	0.000	0.000	0.022	0.106
109	<i>Crescentia alata</i> Kunth	0.000	0.000	0.043	0.000	0.000	0.063	0.106
110	<i>Rehdera trinervis</i> (S.F. Blake) Moldenke <i>Anacardium excelsum</i> (Bertero & Balb. ex Kunth) Skeels.	0.000	0.050	0.000	0.000	0.024	0.032	0.105
111	<i>Thouinidium decandrum</i> (Bonpl.) Radlk.	0.000	0.103	0.000	0.000	0.000	0.000	0.103
112	<i>Thouinidium decandrum</i> (Bonpl.) Radlk.	0.000	0.020	0.000	0.000	0.045	0.037	0.102
113	<i>Inga edulis</i> Mart.	0.000	0.043	0.000	0.000	0.000	0.059	0.102
114	Desco_22 na	0.000	0.019	0.020	0.020	0.039	0.000	0.099
115	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	0.000	0.050	0.000	0.000	0.045	0.000	0.095
116	<i>Machaerium biovulatum</i> Micheli	0.000	0.050	0.000	0.019	0.025	0.000	0.094
117	<i>Ficus microcarpa</i> L. f.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.025	0.065	0.091
118	<i>Chrysophyllum cainito</i> A. DC.	0.000	0.000	0.000	0.031	0.000	0.058	0.090
119	<i>Citrus vulgaris</i> Risso	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.070	0.089
120	<i>Vitex gaumeri</i> Greenm.	0.000	0.045	0.000	0.000	0.043	0.000	0.088
121	<i>Stemmadenia obovata</i> K. Schum.	0.000	0.044	0.044	0.000	0.000	0.000	0.088
122	<i>Eucalyptus deglupta</i> Blume	0.000	0.000	0.037	0.024	0.000	0.022	0.084
123	<i>Morinda citrifolia</i> L.	0.000	0.019	0.000	0.025	0.000	0.038	0.082
124	<i>Citrus aurantifolia</i> Swingle	0.000	0.020	0.000	0.023	0.000	0.037	0.080
125	<i>Vernonia patens</i> Kunth	0.000	0.040	0.019	0.019	0.000	0.000	0.077
126	<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pav.	0.000	0.018	0.000	0.018	0.000	0.036	0.072
127	<i>Xylopia frutescens</i> Sieb. ex Presl	0.000	0.072	0.000	0.000	0.000	0.000	0.072
128	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	0.000	0.069	0.000	0.000	0.000	0.000	0.069
129	<i>Caesalpinia pulcherrima</i> (L.) Sw.	0.000	0.000	0.024	0.000	0.000	0.045	0.068
130	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.062	0.062
131	<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.	0.000	0.024	0.000	0.000	0.038	0.000	0.061
132	<i>Ficus insipida</i> Willd.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.036	0.022	0.059
133	<i>Cascabela ovata</i> (Cav.) Lippold	0.000	0.000	0.037	0.000	0.000	0.019	0.056

134	<i>Pinus maximinoi</i> H.E. Moore	0.000	0.034	0.000	0.000	0.000	0.022	0.056
135	<i>Azadirachta indica</i> A. Juss.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.056	0.056
136	<i>Dipteryx oleifera</i> Benth.	0.000	0.036	0.000	0.000	0.000	0.020	0.056
137	<i>Citharexylum costaricensis</i> Moldenke.	0.000	0.029	0.024	0.000	0.000	0.000	0.053
138	<i>Inga ruiziana</i> G. Don	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.047	0.047
139	<i>Inga hintonii</i> Sandwith	0.000	0.046	0.000	0.000	0.000	0.000	0.046
140	<i>Tamarindus indica</i> L.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.045	0.045
141	<i>Thevetia peruviana</i> (Pers.) K. Schum.	0.000	0.000	0.020	0.000	0.000	0.025	0.045
142	<i>Inga densiflora</i> J. León	0.000	0.025	0.000	0.000	0.000	0.019	0.044
143	<i>Pseudosamanea guachapele</i> (Kunth) Harms	0.000	0.044	0.000	0.000	0.000	0.000	0.044
144	<i>Citrus latifolia</i> Tanaka ex Q. Jiménez	0.000	0.025	0.000	0.000	0.000	0.019	0.044
145	<i>Melicoccus diversifolia</i> Juss.	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.024	0.043
146	<i>Cornutia lilacina</i> Moldenke	0.000	0.000	0.022	0.000	0.020	0.000	0.042
147	<i>Diospyros digyna</i> Jacq.	0.000	0.020	0.000	0.000	0.000	0.020	0.040
148	<i>Lonchocarpus phlebophyllus</i> Standl. & Steyerm.	0.000	0.019	0.000	0.000	0.021	0.000	0.040
149	<i>Tectona grandis</i> L. f. <i>Trichospermum grewiifolium</i> (A. Rich.) Kosterm.	0.000	0.020	0.000	0.000	0.000	0.019	0.040
150		0.000	0.020	0.000	0.000	0.000	0.019	0.039
151	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	0.000	0.038	0.000	0.000	0.000	0.000	0.038
152	<i>Piper aduncum</i> L.	0.000	0.000	0.019	0.000	0.019	0.000	0.038
153	<i>Scheelea rostrata</i> (Oerst.) Burret	0.000	0.030	0.000	0.000	0.000	0.000	0.030
154	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.	0.000	0.029	0.000	0.000	0.000	0.000	0.029
155	<i>Miconia trinervis</i> (Macfad.) Griseb.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.029	0.029
156	<i>Muntingia calabura</i> L.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.025	0.025
157	Desco_10 na	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.024	0.024
158	Desco_24 na	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.024	0.024
159	<i>Acosmium panamense</i> Benth.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.024	0.024
160	<i>Citrus jambhiri</i> Lush.	0.000	0.023	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023
161	<i>Prunus dulcis</i> (Mill.) D.A. Webb	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.023
162	<i>Casimiroa edulis</i> La Llave & Lex.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.000	0.023
163	<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	0.000	0.000	0.000	0.022	0.000	0.000	0.022
164	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.021	0.021
165	<i>Cupressus lusitanica</i> Mill.	0.000	0.000	0.000	0.020	0.000	0.000	0.020
166	<i>Acacia mangium</i> Willd.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.020	0.020
167	<i>Miconia chrysophylla</i> (Rich.) Urb.	0.000	0.000	0.020	0.000	0.000	0.000	0.020
168	<i>Ceratonia siliqua</i> L.	0.000	0.000	0.020	0.000	0.000	0.000	0.020
169	<i>Bauhinia divaricata</i> Lam.	0.000	0.000	0.020	0.000	0.000	0.000	0.020
170	<i>Hamelia panamensis</i> Standl.	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
171	<i>Tabebuia guayacan</i> (Seem.) Hemsl.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.000	0.019
172	<i>Cinnamomum zeylanicum</i> Breyn.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.019
173	<i>Croton reflexifolius</i> Kunth	0.000	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.019
174	<i>Inga grandis</i> T.D. Penn.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.019
175	<i>Bougainvillea glabra</i> Choisy.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.019
176	<i>Buddleja americana</i> L.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.000	0.019
177	<i>Xylosma intermedia</i> Griseb.	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
178	<i>Hasseltia floribunda</i> Kunth	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
179	Desco_21 na	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
180	<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019

181	<i>Acrocarpus fraxinifolius</i> Arn.	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
182	<i>Ardisia revoluta</i> Schtdl.	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
183	<i>Citrus medica</i> L.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.019
TOTAL								100

b) Waslala

N°	Nombre de la especie	IVI CC	IVI CF	IVI CV	IVI GB	IVI PA	IVI PT	IVI TOTAL (%)
1	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Cham.	2.795	1.771	0.665	1.740	4.203	0.395	11.568
2	<i>Senna siamea</i> H.S. Irwin & Barneby	0.246	0.154	2.511	0.086	0.607	0.863	4.467
3	<i>Inga oerstediana</i> Benth. ex Seem.	1.417	1.062	0.191	0.202	1.519	0.042	4.432
4	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	0.395	0.091	0.974	0.277	1.765	0.258	3.760
5	<i>Mangifera indica</i> L.	0.930	0.434	0.312	0.171	0.643	1.002	3.492
6	<i>Spathodea campanulata</i> P. Beauv.	0.766	0.124	0.811	0.271	0.567	0.147	2.686
7	<i>Cedrela odorata</i> L.	0.756	0.233	0.197	0.321	0.832	0.212	2.552
8	<i>Gmelina arborea</i> Roxb.	0.200	0.000	1.387	0.165	0.518	0.000	2.269
9	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	0.639	0.450	0.078	0.249	0.386	0.385	2.188
10	<i>Spondia mombin</i> L.	0.416	0.122	0.243	0.189	1.114	0.019	2.103
11	<i>Erythrina fusca</i> Lour.	0.231	0.131	1.271	0.028	0.289	0.150	2.101
12	<i>Lonchocarpus minimiflorus</i> Donn. Sm.	0.384	0.286	0.097	0.220	0.849	0.102	1.938
13	<i>Platymiscium dimorphandrum</i> Donn. Sm.	0.225	0.000	0.021	0.326	1.106	0.144	1.821
14	<i>Dalbergia cubilquitzensis</i> (Donn. Sm.) Pittier	0.328	0.185	0.135	0.215	0.881	0.040	1.784
15	<i>Inga punctata</i> J. León	0.512	0.948	0.059	0.000	0.133	0.115	1.767
16	<i>Psidium guajava</i> L.	0.206	0.079	0.169	0.119	0.783	0.341	1.698
17	<i>Persea americana</i> Mill.	0.439	0.184	0.102	0.123	0.276	0.422	1.546
18	<i>Bactris gasipaes</i> Kunth	0.848	0.162	0.018	0.106	0.070	0.192	1.397
19	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	0.443	0.555	0.000	0.085	0.249	0.019	1.352
20	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.	0.098	0.125	0.782	0.075	0.110	0.128	1.318
21	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	0.254	0.028	0.073	0.030	0.826	0.077	1.288
22	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	0.040	0.019	0.618	0.233	0.369	0.000	1.279
23	<i>Zanthoxylum kellermanii</i> P. Wilson	0.187	0.000	0.115	0.170	0.651	0.119	1.242
24	<i>Cocos nucifera</i> L.	0.018	0.090	0.000	0.000	0.053	1.014	1.176
25	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	0.138	0.023	0.021	0.245	0.644	0.046	1.118
26	<i>Terminalia oblonga</i> Engl. & Diels	0.345	0.177	0.067	0.195	0.239	0.071	1.094
27	<i>Piscidia carthagenensis</i> Jacq.	0.214	0.023	0.067	0.099	0.589	0.092	1.085
28	<i>Albizia adinocephala</i> Britton & Rose ex Record	0.222	0.084	0.039	0.203	0.478	0.040	1.067
29	<i>Theobroma cacao</i> (Mill.) Bernoulli	0.000	0.924	0.000	0.000	0.038	0.076	1.038
30	<i>Ficus trigonata</i> L.	0.453	0.019	0.201	0.085	0.275	0.000	1.033
31	<i>Morinda panamensis</i> Seem.	0.191	0.082	0.026	0.000	0.624	0.000	0.923
32	<i>Inga samanensis</i> L. Uribe	0.402	0.199	0.024	0.021	0.066	0.143	0.855
33	<i>Inga vera</i> Kunth	0.159	0.140	0.000	0.019	0.300	0.199	0.817
34	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	0.261	0.000	0.000	0.064	0.406	0.046	0.777
35	<i>Luehea seemannii</i> Triana & Planch.	0.328	0.000	0.045	0.064	0.316	0.021	0.775
36	<i>Cassia grandis</i> L. f.	0.064	0.000	0.127	0.000	0.340	0.226	0.757
37	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	0.299	0.131	0.040	0.088	0.156	0.000	0.715
38	<i>Calycophyllum candidissimum</i> (Vahl) DC.	0.099	0.000	0.039	0.115	0.421	0.019	0.694
39	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	0.121	0.169	0.040	0.063	0.280	0.000	0.674
40	<i>Eucalyptus camaldulensis</i> Dehnh.	0.046	0.024	0.278	0.000	0.131	0.187	0.665

41	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	0.210	0.000	0.019	0.134	0.287	0.000	0.650
42	<i>Citrus limonia</i> (L.) Osbeck	0.045	0.000	0.019	0.019	0.421	0.134	0.638
43	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn	0.275	0.085	0.038	0.027	0.063	0.090	0.579
44	<i>Nectandra purpurea</i> (Ruiz & Pav.) Mez	0.102	0.032	0.121	0.028	0.264	0.019	0.568
45	<i>Pachira quinata</i> (Jacq.) W.S. Alverson	0.188	0.049	0.130	0.000	0.197	0.000	0.565
46	<i>Cecropia peltata</i> L.	0.123	0.087	0.026	0.108	0.181	0.039	0.563
47	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	0.090	0.123	0.000	0.000	0.041	0.300	0.553
48	<i>Erythrina poeppigiana</i> (Walp.) O.F. Cook	0.225	0.021	0.136	0.052	0.096	0.000	0.530
49	<i>Guarea grandifolia</i> DC.	0.288	0.115	0.000	0.024	0.058	0.021	0.507
50	<i>Swietenia macrophylla</i> King	0.064	0.019	0.245	0.022	0.071	0.085	0.507
51	<i>Syzygium malaccense</i> (L.) Merr. & L.M. Perry	0.156	0.020	0.000	0.047	0.045	0.238	0.506
52	<i>Citrus limetta</i> Risso	0.037	0.020	0.038	0.000	0.238	0.145	0.479
53	<i>Cordia collococca</i> L.	0.206	0.087	0.021	0.021	0.082	0.061	0.478
54	<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez	0.154	0.069	0.019	0.137	0.047	0.044	0.470
55	<i>Samanea saman</i> (Jacq.) Merr.	0.092	0.038	0.019	0.000	0.149	0.165	0.464
56	<i>Citrus maxima</i> (Burm.) Merr. <i>Trichospermum grewiifolium</i> (A. Rich.) Kosterm.	0.136	0.057	0.020	0.020	0.108	0.105	0.447
57		0.110	0.000	0.000	0.080	0.143	0.089	0.422
58	<i>Inga ruiziana</i> G. Don	0.102	0.000	0.040	0.000	0.207	0.069	0.418
59	<i>Luehea speciosa</i> Willd.	0.053	0.026	0.025	0.050	0.254	0.000	0.407
60	<i>Castilla elastica</i> Sessé	0.154	0.089	0.038	0.021	0.086	0.000	0.387
61	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	0.205	0.095	0.020	0.000	0.057	0.000	0.377
62	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	0.117	0.000	0.019	0.053	0.129	0.051	0.369
63	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.	0.107	0.000	0.019	0.068	0.169	0.000	0.363
64	<i>Annona muricata</i> Vell.	0.019	0.031	0.072	0.000	0.029	0.211	0.362
65	<i>Schizolobium parahybum</i> (Vell.) S.F.Blake	0.062	0.000	0.066	0.026	0.189	0.019	0.362
66	<i>Avicennia bicolor</i> Standl.	0.266	0.088	0.000	0.000	0.000	0.000	0.354
67	<i>Lippia myriocephala</i> Schltld. & Cham.	0.062	0.044	0.000	0.070	0.135	0.038	0.349
68	<i>Inga sapindoides</i> Willd.	0.055	0.023	0.028	0.031	0.180	0.021	0.338
69	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	0.129	0.055	0.000	0.058	0.044	0.033	0.319
70	<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	0.052	0.073	0.000	0.163	0.026	0.000	0.314
71	<i>Erythrina berteroa</i> Urb.	0.079	0.056	0.131	0.022	0.019	0.000	0.307
72	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	0.067	0.000	0.020	0.000	0.156	0.064	0.307
73	<i>Artocarpus incisus</i> (Thunb.) L. f.	0.148	0.083	0.000	0.000	0.049	0.025	0.305
74	<i>Ficus insipida</i> Willd.	0.210	0.000	0.000	0.031	0.064	0.000	0.305
75	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	0.000	0.000	0.000	0.102	0.144	0.042	0.288
76	<i>Cupania latifolia</i> Kunth	0.126	0.000	0.019	0.019	0.118	0.000	0.283
77	<i>Byrsonima crassifolia</i> Lunan ex Griseb.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.057	0.223	0.280
78	<i>Tectona grandis</i> L. f.	0.053	0.000	0.118	0.000	0.019	0.083	0.272
79	<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Pittier	0.066	0.045	0.000	0.000	0.020	0.132	0.263
80	<i>Melicoccus bijugatus</i> Jacq.	0.019	0.019	0.000	0.000	0.000	0.194	0.231
81	<i>Lysiloma auritum</i> (Schltld.) Benth.	0.043	0.031	0.000	0.028	0.076	0.044	0.223
82	<i>Inga densiflora</i> J. León	0.066	0.000	0.076	0.026	0.022	0.021	0.211
83	<i>Sapium macrocarpum</i> Müll. Arg.	0.000	0.000	0.000	0.133	0.025	0.042	0.200
84	<i>Yucca elephantipes</i> Regel	0.021	0.024	0.146	0.000	0.000	0.000	0.191
85	<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	0.038	0.000	0.019	0.025	0.105	0.000	0.188
86	<i>Acacia mangium</i> Willd.	0.019	0.000	0.000	0.000	0.098	0.069	0.186
87	<i>Swartzia cubensis</i> (Britton & P. Wilson) Standl.	0.072	0.025	0.019	0.019	0.051	0.000	0.186

88	<i>Citrus vulgaris</i> Risso	0.024	0.020	0.000	0.000	0.044	0.093	0.181
89	<i>Citrus aurantifolia</i> Swingle	0.000	0.057	0.000	0.000	0.063	0.057	0.177
90	<i>Thouinidium decandrum</i> (Bonpl.) Radlk.	0.082	0.000	0.000	0.048	0.046	0.000	0.176
91	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i> Krug & Urb.	0.048	0.000	0.000	0.021	0.106	0.000	0.175
92	Desco_24 na	0.034	0.000	0.000	0.000	0.140	0.000	0.175
93	<i>Bixa orellana</i> L.	0.019	0.000	0.019	0.019	0.019	0.097	0.172
94	<i>Homalium racemosum</i> Jacq.	0.045	0.056	0.000	0.023	0.048	0.000	0.172
95	<i>Annona reticulata</i> L.	0.050	0.000	0.000	0.021	0.000	0.100	0.172
96	<i>Caesalpinia pulcherrima</i> (L.) Sw.	0.000	0.076	0.039	0.000	0.000	0.053	0.168
97	<i>Zanthoxylum monophyllum</i> (Lam.) P. Wilson	0.027	0.000	0.040	0.051	0.042	0.000	0.161
98	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	0.033	0.000	0.000	0.000	0.123	0.000	0.156
99	Desco_8 na	0.059	0.000	0.000	0.000	0.074	0.021	0.154
100	<i>Syzygium jambos</i> Duthie	0.088	0.000	0.000	0.000	0.022	0.040	0.151
101	<i>Eucalyptus deglupta</i> Blume	0.000	0.097	0.000	0.000	0.034	0.000	0.131
102	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	0.029	0.019	0.000	0.000	0.061	0.019	0.129
103	<i>Tabebuia guayacan</i> (Seem.) Hemsl.	0.000	0.000	0.083	0.026	0.019	0.000	0.129
104	<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S. Irwin & Barneby	0.019	0.020	0.000	0.000	0.065	0.019	0.124
105	<i>Inga nobilis</i> Willd.	0.019	0.000	0.000	0.000	0.039	0.062	0.121
106	<i>Citrus limon</i> (L.) Osbeck	0.000	0.061	0.000	0.000	0.019	0.038	0.118
107	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	0.021	0.000	0.000	0.000	0.077	0.019	0.117
108	<i>Citrus latifolia</i> Tanaka ex Q. Jiménez	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.105	0.105
109	<i>Crescentia cujete</i> L.	0.000	0.000	0.000	0.019	0.045	0.039	0.103
110	<i>Cupania cinerea</i> Poepp.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.081	0.021	0.102
111	Desco_6 na	0.081	0.020	0.000	0.000	0.000	0.000	0.101
112	<i>Crescentia alata</i> Kunth	0.000	0.000	0.000	0.000	0.020	0.070	0.090
113	<i>Robinia hispida</i> Michx.	0.000	0.000	0.038	0.000	0.000	0.049	0.086
114	<i>Croton draco</i> Schtdl. & Cham.	0.061	0.023	0.000	0.000	0.000	0.000	0.083
115	<i>Ardisia revoluta</i> Schtdl.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.081	0.081
116	<i>Chrysophyllum cainito</i> A. DC.	0.000	0.020	0.000	0.000	0.000	0.060	0.080
117	<i>Ximenia americana</i> L.	0.007	0.011	0.000	0.000	0.016	0.046	0.080
118	<i>Citrus medica</i> L.	0.000	0.024	0.000	0.000	0.036	0.019	0.079
119	<i>Tamarindus indica</i> L.	0.058	0.000	0.000	0.000	0.000	0.020	0.078
120	<i>Acrocarpus fraxinifolius</i> Arn.	0.058	0.000	0.000	0.019	0.000	0.000	0.077
121	<i>Morinda citrifolia</i> L.	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.057	0.076
122	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.	0.000	0.000	0.000	0.026	0.000	0.046	0.072
123	<i>Cupania rufescens</i> Triana & Planch.	0.000	0.046	0.000	0.000	0.000	0.025	0.071
124	<i>Diphysa americana</i> (Mill.) M. Sousa	0.000	0.051	0.019	0.000	0.000	0.000	0.070
125	<i>Cestrum nocturnum</i> L.	0.000	0.046	0.000	0.000	0.019	0.000	0.065
126	<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	0.037	0.000	0.000	0.000	0.027	0.000	0.064
127	<i>Mabea occidentalis</i> Benth.	0.019	0.000	0.000	0.021	0.023	0.000	0.063
128	<i>Vitex cooperi</i> Standl.	0.000	0.000	0.024	0.000	0.038	0.000	0.062
129	<i>Lacmellea panamensis</i> (Woodson) Markgr.	0.021	0.000	0.000	0.000	0.040	0.000	0.061
130	<i>Anacardium occidentale</i> L.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.020	0.038	0.058
131	Desco_19 na	0.000	0.000	0.000	0.057	0.000	0.000	0.057
132	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.057	0.057
133	<i>Lonchocarpus speciosus</i> Bolus	0.000	0.000	0.000	0.026	0.029	0.000	0.055
134	Desco_3 na	0.055	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.055
135	<i>Inga edulis</i> Mart.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.053	0.000	0.053

136	Desco_12 na	0.000	0.000	0.000	0.000	0.051	0.000	0.051
	<i>Zygia longifolia</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.)							
137	Britton & Rose	0.000	0.000	0.023	0.000	0.000	0.026	0.049
138	Desco_2 na	0.048	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.048
139	<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	0.020	0.000	0.000	0.000	0.027	0.000	0.048
140	<i>Cupressus lusitanica</i> Mill.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.045	0.045
141	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	0.043	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.043
142	<i>Machaerium biovulatum</i> Micheli	0.000	0.000	0.000	0.019	0.000	0.023	0.042
143	<i>Cornutia lilacina</i> Moldenke	0.000	0.042	0.000	0.000	0.000	0.000	0.042
144	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	0.041	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.041
145	<i>Myrcianthes fragrans</i> (Sw.) McVaugh	0.022	0.000	0.000	0.000	0.019	0.000	0.041
146	<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg	0.000	0.000	0.021	0.019	0.000	0.000	0.040
147	<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	0.000	0.040	0.000	0.000	0.000	0.000	0.040
148	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.040	0.040
149	<i>Theobroma simiarum</i> Donn. Sm.	0.000	0.020	0.000	0.019	0.000	0.000	0.039
150	<i>Senna skinneri</i> (Benth.) H.S. Irwin & Barneby	0.000	0.000	0.000	0.000	0.038	0.000	0.038
151	<i>Citrus lumia</i> Risso	0.000	0.000	0.000	0.000	0.037	0.000	0.037
152	<i>Roystonea regia</i> L.H. Bailey	0.000	0.018	0.000	0.000	0.000	0.018	0.036
153	<i>Quercus copeyensis</i> C.H. Mull.	0.034	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.034
154	Desco_5 na	0.034	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.034
155	<i>Pinus maximinoi</i> H.E. Moore	0.000	0.000	0.000	0.000	0.034	0.000	0.034
156	<i>Cespedesia spathulata</i> (Ruiz & Pav.) Planch.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.032	0.000	0.032
157	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	0.031	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.031
158	<i>Pseudosamanea guachapele</i> (Kunth) Harms	0.029	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.029
159	<i>Ficus microcarpa</i> L. f.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.027	0.027
160	<i>Scheelea rostrata</i> (Oerst.) Burret	0.000	0.000	0.000	0.027	0.000	0.000	0.027
161	Desco_11 na	0.000	0.024	0.000	0.000	0.000	0.000	0.024
162	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	0.000	0.000	0.000	0.024	0.000	0.000	0.024
163	<i>Ricinus communis</i> L.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.024	0.024
164	<i>Trichilia quadrijuga</i> Kunth	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.000	0.023
165	<i>Vochysia hondurensis</i> Sprague	0.000	0.000	0.000	0.023	0.000	0.000	0.023
166	<i>Rumex acetosa</i> (Mill.) Rech. f.	0.023	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023
167	<i>Inga hintonii</i> Sandwith	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.000	0.023
168	Desco_14 na	0.000	0.021	0.000	0.000	0.000	0.000	0.021
169	Desco_15 na	0.000	0.021	0.000	0.000	0.000	0.000	0.021
170	<i>Eschweilera sessilis</i> A.C. Sm.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.021	0.021
171	<i>Piper aduncum</i> L.	0.021	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.021
172	<i>Croton schiedeianus</i> Schltdl.	0.000	0.021	0.000	0.000	0.000	0.000	0.021
173	<i>Cassia fistula</i> Benth.	0.021	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.021
174	<i>Prunus dulcis</i> (Mill.) D.A. Webb	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.020	0.020
175	<i>Rehdera trinervis</i> (S.F. Blake) Moldenke	0.020	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.020
176	<i>Ammannia coccinea</i> Pers.	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
177	Desco_17 na	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.000	0.019
178	Desco_18 na	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.019
179	<i>Miconia trinervis</i> (Macfad.) Griseb.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.000	0.019
180	<i>Toxicodendron striatum</i> (Ruiz & Pav.) Kuntze	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
181	<i>Inga spectabilis</i> (Vahl) Willd.	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
182	<i>Xylosma intermedia</i> Griseb.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.000	0.019

183	<i>Hamelia patens</i> Jacq.	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
184	<i>Juglans olanchana</i> Standl. & L.O. Williams	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
185	<i>Muntingia calabura</i> L.	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
186	<i>Xylosma chlorantha</i> Donn. Sm.	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
187	<i>Vernonia patens</i> Kunth	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
188	<i>Pseudobombax septenatum</i> (Jacq.) Dugand	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.019
189	<i>Acacia hindsii</i> Benth.	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
190	<i>Mammea americana</i> L.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.019
191	<i>Lagerstroemia indica</i> L.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.019
192	<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.019
193	<i>Cinnamomum zeylanicum</i> Breyn.	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019
194	Desc_4 na	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.000	0.019
195	<i>Acrocomia mexicana</i> Karw. ex Mart.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.018	0.000	0.018

Anexo 2. Índice Bray-Curtis con base a las especies leñosas existentes en cada uso de suelo: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios en cada uno de sitios de estudio en Nicaragua.

Municipio	Uso de suelo	CC	CF	CV	GB	PA	PT
El Tuma - La Dalia	CC		35	26	28	27	29
	CF	11.5		77	76	89	89
	CV	11.7	35.8		61	72	65
	GB	17.8	45.6	36.9		65	64
	PA	14.1	52.7	41.0	64.6		68
	PT	17.6	44.1	30.2	34.2	35.3	
Waslala	CC		69	67	71	100	74
	CF	52.4		50	49	70	60
	CV	27.0	19.9		56	68	51
	GB	47.1	46.1	29.7		74	54
	PA	55.4	33.8	29.8	34.5		81
	PT	36.3	32.7	29.2	32.6	28	

Los valores en negrita corresponden al índice de similitud Bray-Curtis y sus especies compartidas entre usos de suelo (en gris).

Anexo 3. Medias marginales calculadas por el ANOVA para las variables de riqueza total (ha) e índices de diversidad (H' =índice Shannon; D' =índice Simpson) de especies leñosas en cada uso de suelo: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios, en los dos sitios de estudio en Nicaragua.

Municipio	Usos de suelo	n	Riqueza M± EE	H' M± EE	D' M± EE
El Tuma - La Dalia	CC	4	12.11 ± 2.81	2.22 ± 0.27	0.17 ± 0.05
	CF	30	21.10 ± 1.27	2.76 ± 0.09	0.10 ± 0.01
	CV	41	15.78 ± 0.89	2.37 ± 0.10	0.15 ± 0.02
	GB	37	6.37 ± 0.65	1.73 ± 0.10	0.23 ± 0.02
	PA	30	8.72 ± 0.86	1.87 ± 0.10	0.21 ± 0.02
	PT	41	14.22 ± 0.82	2.37 ± 0.09	0.14 ± 0.02
	Media	183	13.05 ± 0.59	2.22 ± 0.06	0.17 ± 0.01
Waslala	CC	27	15.72 ± 1.15	2.48 ± 0.10	0.13 ± 0.01
	CF	11	19.71 ± 2.37	2.51 ± 0.15	0.13 ± 0.02
	CV	32	13.37 ± 0.87	2.03 ± 0.12	0.25 ± 0.03
	GB	26	8.69 ± 0.90	2.05 ± 0.11	0.18 ± 0.02
	PA	30	11.89 ± 1.27	2.22 ± 0.09	0.15 ± 0.01
	PT	35	14.32 ± 0.88	2.44 ± 0.10	0.13 ± 0.01
	Media	161	13.95 ± 0.54	2.29 ± 0.05	0.16 ± 0.01

Anexo 4. Medias marginales calculadas por el ANOVA para las variables densidad (individuos ha^{-1}) y área basal ($m^2 ha^{-1}$) de especies leñosas en cada uso de suelo: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios, en los dos sitios de estudio en Nicaragua.

Usos de suelo	Densidad M± EE	Área basal M± EE
CF	98.71 ± 7.06	5.88 ± 0.54
CV	82.77 ± 5.00	5.34 ± 0.34
CC	71.48 ± 6.66	4.24 ± 0.49
PT	68.28 ± 4.35	3.70 ± 0.28
PA	59.77 ± 3.81	3.37 ± 0.26
GB	48.59 ± 3.34	2.90 ± 0.23

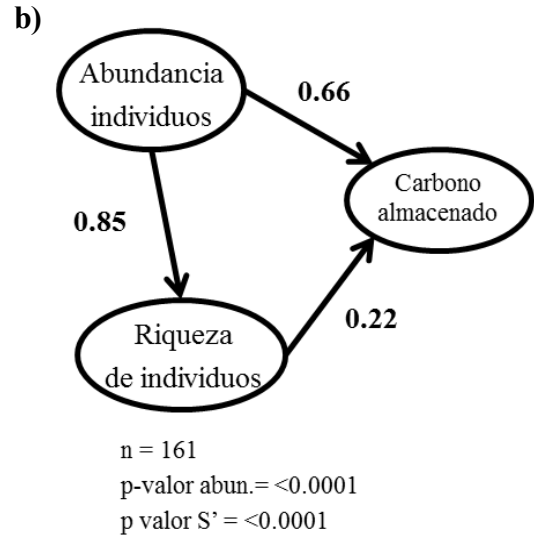
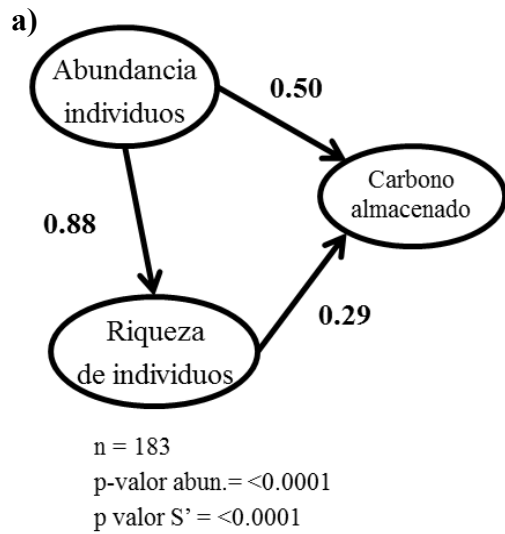
Anexo 5. Resultados generales de estimación de C total almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra en las áreas de estudio en los municipios de El Tuma –La Dalia y Waslala.

Municipio	Uso de suelo	N° parcelas	Área muestreada	N° individuos	Carbonototal almacenado (Mg C)
El Tuma - La Dalia	CC	4	1.60	169	44.20
	CF	30	15.60	2759	598.82
	CV	41	1.46	1509	449.28
	GB	37	23.18	885	127.29
	PA	30	28.11	1556	261.82
	PT	41	7.35	1206	197.30
Waslala	CC	27	15.83	1824	370.15
	CF	11	7.60	1082	164.10
	CV	32	1.07	1266	210.28
	GB	26	17.00	615	105.67
	PA	30	44.20	2809	406.47
	PT	35	8.68	899	98.81

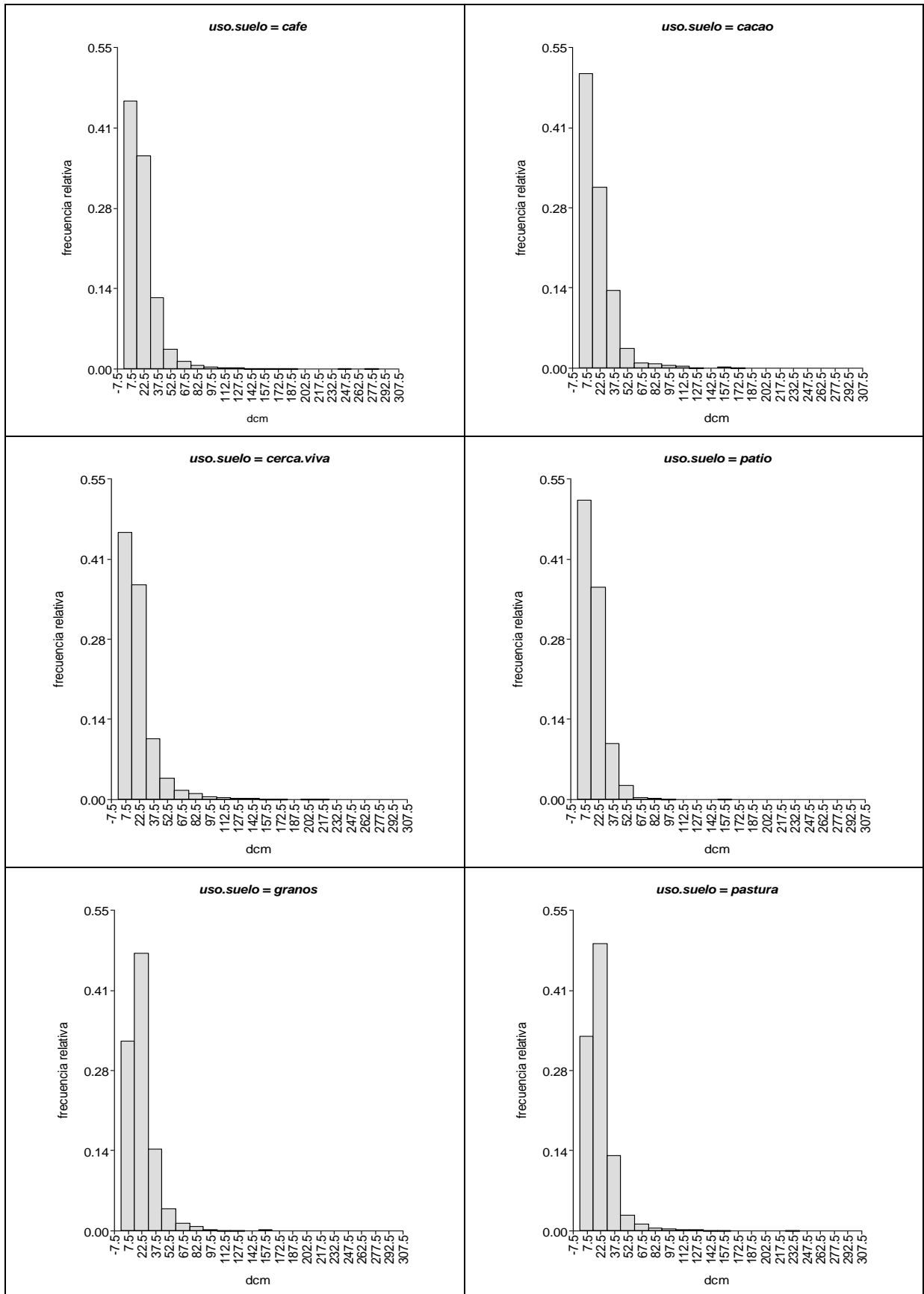
Anexo 6. Medias marginales calculadas por el ANOVA C almacenado (Mg ha⁻¹) en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) en diferentes usos de suelo: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios, en los dos sitios de estudio en Nicaragua.

Usos de suelo	N° parcelas	C almacenado (Mg C ha ⁻¹) M± EE
CF	41	13.72 ± 1.43 a
CV	31	11.75 ± 2.39 ab
CC	73	11.27 ± 0.83 ab
PT	86	9.51 ± 0.62 b
PA	60	7.72 ± 0.55 b
GB	63	6.22 ± 0.46 c

Anexo 7. Modelo de sendero sobre el C almacenado en la biomasa aérea del dosel de sombra (árboles y palmas) para los sitios; a) El Tuma – La Dalia; b) Waslala. Las flechas indican la relación entre variables y el sentido indica la dirección de la relación; los números sobre las líneas son los coeficientes de correlación parcial; p-valor abund.= es el valor-P para la variable abundancia de individuos; p-valor S' = es el valor-P para la variable riqueza de especies.



Anexo 8. Histogramas con la frecuencia relativa del diámetro cuadrático medio (dcm), encontrados en los individuos inventariados por uso de suelo agrícola.



Anexo 9. Porcentaje de individuos podados con relación al total de individuos inventariados en cada uso de suelo estudiado: CC = cacao; CF = Café; CV = cerca viva; GB; granos básicos; PA = pastura; PT = patios, en Nicaragua.

Uso de suelo	Total individuos inventariados	Total individuos podados	% de individuos podados
GB	668	207	31
CV	2775	798	29
PA	1500	250	17
CF	3841	233	6
CC	1993	64	3
PT	2105	0	0