

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

**Diversidad en sistemas agroforestales de Centroamérica
una aproximación desde el enfoque funcional**

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

MAGISTER SCIENTIAE

Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

Vanesa Ruenes Vargas

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 MANEJO Y CONSERVACIÓN DE
BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

FIRMANTES:



Fernando Casanoves, Ph.D.
Director de tesis

Jenny Ordoñez, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



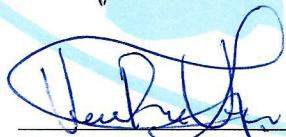
Jimena Esquivel, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Mario A. Piedra Marín, Ph.D.
Decano Programa de Posgrado



Vanesa Ruenes Vargas
Candidata

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a mis padres Gloria Vargas Barreto y José Yesid Ruenes Suarez y a mi hermano Fernando Ruenes Vargas.

AGRADECIMIENTOS

Al grupo de Producción Ecoamigable de Cultivos Tropicales (PROECUT), Universidad del Tolima, Colombia, por haberme apoyado para llegar al CATIE.

Agradezco especialmente a la Unidad de Biometría del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE por brindarme la beca académica para realizar la maestría.

A mi profesor consejero Fernando Casanoves la mayor de las gratitudes por brindarme su confianza y apoyo para la realización de la maestría y por todas sus enseñanzas y lecciones durante el proceso de estudio.

A los miembros del comité: Jenny Ordoñez, Diego Delgado y Jimena Esquivel por su valiosa orientación y grandes aportes para el desarrollo de la presente investigación.

Kaesinho por todo su acompañamiento en esta investigación de principio a fin.

A mis compañeros de oficina Sergio Vilches y Eduardo Corrales por enseñarme un poco de estadística.

A los profesores del CATIE por sus enseñanzas.

A los funcionarios por su amabilidad y por hacernos sentir como en casa.

A mis compañeros de maestría y promoción por los buenos momentos durante mis estudios.

A mis queridísimas babies (Karem del Castillo, Andrea Pacheco y Alejandra Ospina) por tantos momentos inolvidables.

Agradezco a mis padres y a mi hermano por todo el apoyo que me han dado en las metas que me he propuesto.

Agradezco a Dios por darme la vida y la sabiduría para llevar este proceso adelante.

Y a todos los que de una u otra forma contribuyeron para que este trabajo se hiciera realidad.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	IV
CONTENIDO	V
ÍNDICE DE FIGURAS	VII
ÍNDICES DE CUADROS	IX
LISTA DE ABREVIATURAS.....	X
RESUMEN	XI
ABSTRACT	XIII
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Objetivos	2
<i>1.1.1. Objetivo general.....</i>	<i>2</i>
<i>1.1.2. Objetivos específicos.....</i>	<i>2</i>
1.2. Hipótesis.....	2
2. MARCO CONCEPTUAL	3
2.1. Servicios ecosistémicos y biodiversidad	3
2.2. Ecología funcional.....	4
2.3. Diversidad funcional.....	4
2.4. Componentes de la diversidad funcional	5
2.5. Rasgos funcionales y su importancia	6
<i>2.5.1. Descripción de rasgos funcionales de interés en este estudio</i>	<i>6</i>
2.6. Formas de medir la diversidad funcional	9
<i>2.6.1. Tipos funcionales de plantas.....</i>	<i>9</i>
<i>2.6.2. Índices de diversidad funcional</i>	<i>10</i>
<i>2.6.2.1. Descripción de índices multivariados multidimensionales.....</i>	<i>10</i>
<i>2.6.2.2. Descripción de la media ponderada de la comunidad</i>	<i>13</i>
2.7. Sistemas agroforestales.....	14
<i>2.7.1. Árboles dispersos en potreros</i>	<i>14</i>
<i>2.7.2. Sistema agroforestal con café</i>	<i>15</i>
<i>2.7.3. Sistema agroforestal con cacao</i>	<i>15</i>
<i>2.7.4. Cercas vivas</i>	<i>15</i>
2.8. Importancia de los SAF	16
3. Referencias.....	18
Artículo 1. Identificación de tipos funcionales de plantas y su relación con sistemas agroforestales de Centroamérica	24
Resumen	24
1. Introducción	25

2. Metodología	26
2.1. Área de estudio	26
2.2. Bases de datos	27
2.3. Elección de especies y rasgos funcionales de los sistemas agroforestales	28
2.4. Identificación de tipos funcionales de plantas	29
4. Resultados	30
5. Discusión	41
6. Conclusiones	43
7. Referencias	45
Artículo 2. Evaluación de la diversidad funcional de los principales sistemas agroforestales de Centroamérica	49
Resumen	49
1. Introducción	50
2. Metodología	51
2.1. Bases de datos	51
2.2. Elección de especies y parcelas	52
2.3. Elección de rasgos funcionales	53
2.4. Determinación de los índices de diversidad funcional	53
2.5. Estimación de las medias ponderadas de la comunidad	53
3. Resultados	54
4. Discusión	60
5. Conclusiones	63
6. Referencias	64
Anexos	70

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Papel de la diversidad funcional como uno de los componentes más importantes en la generación de funciones suministradoras de servicios, así como uno de los principales componentes que regulan la respuesta de los ecosistemas frente al cambio global (MEA 2005).....	4
Figura 2. Áreas con potencial agroforestal en Centroamérica.....	27
Figura 3. Dendrograma obtenido por medio de un análisis de conglomerados jerárquicos (similitud de Gower transformada a distancia y método de Ward), usando seis rasgos cuantitativos (área foliar específica, contenido de nitrógeno y fósforo foliar, densidad de madera, altura máxima y peso semillas) y dos rasgos cualitativos (mecanismo de dispersión de la semilla y fenología foliar) de 162 especies presentes en SAF de Centroamérica. Nombre científico de las especies para cada código en el Anexo 3.	33
Figura 4. Biplot obtenido mediante el análisis de componentes principales con los rasgos cuantitativos (SLA= área foliar específica, LNC=contenido de nitrógeno foliar, LPC=contenido de fósforo foliar, DM=densidad de madera, H=altura máxima, PMS=peso de mil semillas) y los tipos funcionales de plantas de 162 especies presentes en SAF de Centroamérica.....	36
Figura 5. Biplot obtenido del análisis de correspondencia múltiples entre los rasgos fenología foliar (perennifolio y deciduo) y mecanismos de dispersión de semilla (autocoria, endozoocoria, exozoocoria, hidrocoria y anemocoria) y los TFP de 162 especies presentes en SAF de Centroamérica.....	38
Figura 6. Dendrogramas mostrando los grupos formados con la prueba DGC multivariada ($p < 0,005$), método Ward, distancia Euclidea, para los países (a) y para los sistemas agroforestales (b)	39
Figura 7. Biplot obtenido mediante el análisis de componentes principales usando las frecuencias relativas de cada TPF en los SAF de cada país (CR=Costa Rica, GT=Guatemala, HN=Honduras, NI=Nicaragua, PA=Panamá, AP= árboles en potreros y CV= cerca viva)	40
Figura 8. Biplot obtenido mediante el análisis de componentes principales con los IDF (FRic= riqueza funcional, FEve= equidad funcional, FDiv= divergencia funcional multirasgo (FDiv) y FDis= dispersión funciona) en los SAF y los países (CR=Costa Rica, GT=Guatemala, HN=Honduras, NI=Nicaragua, PA=Panamá).....	55

Figura 9. Dendrograma obtenido por medio de un análisis de conglomerados jerárquicos (distancia Euclídea y método de Ward) usando los IDF (FRic= riqueza funcional, FRic= riqueza, FEve= equidad funcional, FDiv= divergencia funcional multirasgo (FDiv) y FDis= dispersión funcional).	56
Figura 10. Análisis de componentes principales con las CWM=medias ponderas de la comunidad de los rasgos funcionales (SLA= área foliar específica, LNC=contenido de nitrógeno foliar, LPC=contenido de fósforo foliar, DM=densidad de madera, H=altura máxima) y la combinación de SAF y país (CR=Costa Rica, BZ_ Belice, GT=Guatemala, HN=Honduras, NI=Nicaragua, PA=Panamá).	59

ÍNDICES DE CUADROS

Cuadro 1. Rasgos funcionales asociados a la provisión de servicios ecosistémicos en sistemas agroforestales	8
Cuadro 2. Lista de rasgos funcionales propuestos para el estudio de la diversidad funcional en sistemas agroforestales de Centroamérica	29
Cuadro 3. Porcentaje de información obtenida para cada rasgo funcional de las 189 especies presentes en SAF de Centroamérica	31
Cuadro 4. Comparación de medias de área foliar específica (SLA), contenido de nitrógeno foliar (LCN), contenido de fósforo foliar (LPC), altura máxima (H), densidad de madera (DM) y peso de mil semillas (PMS) para los tipos funcionales de plantas de 162 especies presentes en SAF de Centroamérica usando ANOVA	35
Cuadro 5. Frecuencias absolutas expresadas como porcentaje para la asociación entre tipos funcionales de plantas y las categorías de síndrome de dispersión de la semilla y fenología foliar de 162 especies presentes en SAF de Centroamérica	37
Cuadro 6. MANOVA para las proporciones de los TFP por cada país y prueba de comparación de vectores medios DGC (Valdano y Di Rienzo 2007)	39
Cuadro 7. MANOVA para las proporciones de los TFP por cada sistema agroforestal y prueba de comparación de vectores medios DGC (Valdano y Di Rienzo 2007)	39
Cuadro 8. Frecuencias relativas expresadas como porcentaje para la asociación entre tipos funcionales de plantas y los sistemas agroforestales por país en Centroamérica	41
Cuadro 9. MANOVA para las proporciones de los TFP por país y prueba de comparación de vectores medios de Hotelling.....	57
Cuadro 10. Medias ponderadas de la comunidad, E.E y letras indicando medias iguales (DGC, $p < 0,05$) para los rasgos funcionales evaluados en cada combinación de SAF y país	58

LISTA DE ABREVIATURAS

ACM: Análisis de correspondencia múltiple
ACP: Análisis de componentes principales
ANOVA: Análisis de la varianza
CDB: Diversidad Biológica de las Naciones Unidas
CR: Costa Rica
CWM: Media ponderada de la comunidad
DF: Diversidad funcional
DM: Densidad de la madera
FDis: Dispersión funcional
FDiv: Divergencia funcional
FEve: Equidad funcional
FRic: Riqueza funcional
GT: Guatemala
H: Altura máxima de la planta
HN: Honduras
IDF: Índices de diversidad funcional
IPBES: Plataforma Intergubernamental sobre Biodiversidad y Servicios de los Ecosistemas
LNC: Contenido de nitrógeno foliar
LPC: Contenido de fósforo foliar
MANOVA: Análisis multivariado
MEA: Evaluación de los Ecosistemas del Milenio
NI: Nicaragua
PA: Panamá
PMS: Peso de mil semillas
SAF: Sistemas agroforestales
SE: Servicios ecosistémicos
SLA: Área foliar específica
TFP: Tipos funcionales de plantas

RESUMEN

Los sistemas agroforestales en Centroamérica se caracterizan por tener gran diversidad de especies que proporcionan una amplia gama de servicios ecosistémicos. En esta investigación se evaluó la diversidad funcional de los sistemas agroforestales relacionada a la provisión de procesos ecosistémicos como ciclaje de nutrientes y captura y almacenamiento de carbono. La investigación se realizó con datos provenientes de inventarios forestales de cuatro sistemas agroforestales (café, cacao, árboles en pasturas y cercas vivas) presentes en seis países de Centroamérica (Belice, Costa Rica, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Panamá). Además, se utilizó la base de datos de rasgos funcionales *Agroforestry Tree Functional Traits*, compilada de fuentes publicadas y no publicadas. De esta base se obtuvo, para las especies más dominantes de los sistemas en estudio, información sobre rasgos funcionales: área foliar específica ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$), contenido de nitrógeno (mg g^{-1}) y fósforo foliar (mg g^{-1}), altura máxima (m), densidad específica de madera (g cm^{-3}), peso de mil semillas (g), fenología foliar (deciduos y perennifolios) y síndrome de dispersión (anemócoria, autocoria, hidrocora, endozoocoria y exozoocoria). En el primer artículo, con los rasgos seleccionados y usando análisis de conglomerados se encontraron cinco tipos funcionales de plantas (TFP, uno de palmas y cuatro grupos de árboles). Posteriormente se evaluó la presencia de los tipos funcionales de plantas en cada sistema agroforestal estudiado por país; los resultados obtenidos indican que grupos de especies conservativas y palmas están presentes en los sistemas con cacao en Belice, Honduras y Costa Rica, y el SAF con café en Honduras y Nicaragua. Las especies conservativas de estrato alto y adquisitivas netas están asociadas al SAF con cacao en Panamá y Nicaragua y a árboles en pasturas en Costa Rica y Belice. Las especies adquisitivas de porte bajo están presentes en los SAF con cacao en Guatemala, en las cercas vivas y en los árboles en pasturas en Honduras, Panamá. El grupo de especies adquisitivas intermedias se asocia a cercas vivas en Nicaragua y Costa Rica, a árboles en pasturas en Nicaragua y a café en Costa Rica.

En el segundo artículo, se muestran los resultados de la evaluación de la diversidad funcional a partir de los rasgos área específica foliar, contenido de nitrógeno y fósforo foliar, altura máxima de la planta y densidad de madera de las especies dominantes en los sistemas agroforestales en estudio, través de índices de diversidad funcional multivariados: riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve), divergencia funcional multirasgo (FDiv), dispersión funcional (FDis) y los univariados como la media ponderada de la comunidad para cada rasgo (ponderados por el número de individuos). Los índices fueron calculados a partir de los rasgos área foliar específica ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$), contenido de nitrógeno (mg g^{-1}) y fósforo foliar (mg g^{-1}), altura máxima (m) y densidad específica de madera (g cm^{-3}) de las especies dominantes en los sistemas agroforestales en estudio. Con los resultados obtenidos en las estimaciones de los índices de diversidad funcional se evidenció que la mayor diversidad funcional corresponde a los sistemas agroforestales como el café en Costa Rica, cacao en Belice y árboles en pasturas en Panamá; mientras que los sistemas agroforestales con cercas vivas presentan menor diversidad funcional. Los resultados del cálculo de las medias ponderadas de la comunidad mostraron que los sistemas agroforestales con cacao son los que poseen las mayores densidades de madera; por tanto, este

sistema podría tener un alto potencial para el almacenamiento y captura de carbono. Por su parte, los sistemas agroforestales con altos valores en sus rasgos foliares, como café en Costa Rica, cacao en Panamá y cercas vivas y árboles en pasturas en Belice, pueden generar aportes importantes a la conservación de los suelos a través del ciclaje de nutrientes. Los resultados anteriores son un aporte importante que permiten promover la implementación de sistemas agroforestales con una alternativa que permita incrementar los servicios ecosistémicos en la región centroamericana.

Palabras clave: Rasgos funcionales, tipos funcionales de plantas, índices de diversidad funcional y media ponderada de la comunidad.

ABSTRACT

Agroforestry systems (AFS) in Central America are characterized by a great large variety of species that provide a wide range of ecosystem services. This research evaluated the functional diversity of agroforestry systems related to the provision of ecosystem processes such as nutrient cycling and carbon sequestration capture and storage. The research was carried using data from forestry inventories of four AFS (coffee, cocoa, silvopastoral systems and living fences) in Belize, Costa Rica, Guatemala, Honduras, Nicaragua and Panama. In addition, we used the Agroforestry Tree Functional Traits functional database, compiled from published and unpublished sources. From this base, information on functional traits was obtained for the most dominant species of the systems being studied: specific leaf area ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$), leaf nitrogen content (mg g^{-1}) and leaf foliar phosphorus content (mg g^{-1}), maximum plant height (m), wood density (g cm^{-3}), weight of thousand seeds (g), leaf phenotype (deciduous and evergreen) and dispersion syndrome (anemochory, autochory, hydrochory, endozoochory and exozoochory). In the first paper, with the traits selected and using cluster analysis, five functional types of plants (TFP), one of palms and four groups of trees were found. The presence of the functional types of plants in each AFS by country was then evaluated; the results indicate that groups of conservative species and palms are present in systems with cocoa in Belize, Honduras and Costa Rica, and AFS with coffee in Honduras and Nicaragua. Conservative species of high stratum and net acquisitions are associated with AFS with cocoa in Panama and Nicaragua and with silvopastoral systems in Costa Rica and Belize. Acquisitive low strata species are present in AFS with cocoa in Guatemala, living fences and silvopastoral systems in Honduras and Panama. The group of intermediary species is associated with living fences in Nicaragua and Costa Rica, silvopastoral systems in Nicaragua and coffee in Costa Rica. In the second paper, the results of the evaluation of functional diversity are shown from the specific leaf area, leaf nitrogen content and phosphorus, maximum plant height and wood density from the dominant species in the studied AFS study, through multivariate functional diversity index such: functional richness (FRic), evenness (FEve), divergence (FDiv), dispersion (FDis); the last one was used as community weighted mean (CWM) for each trait (weighted by the number of individuals). The indices were calculated from a specific leaf area ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$), nitrogen (mg g^{-1}) and foliar phosphorus amounts (mg g^{-1}), maximum plant height (m) and specific wood density (g cm^{-1}) from the dominant species in the AFS. The results shows that the greatest functional diversity corresponds to AFS such as coffee in Costa Rica, cocoa in Belize and silvopastoral systems from Panama; whereas, living fences have less functional diversity. The results of the calculation of the weighted average of the community showed that the AFS with cocoa has the highest wood densities, therefore, this system could have a high potential for carbon sequestration and stock. Agroforestry systems with high values for foliar traits, such as coffee in Costa Rica, cocoa in Panama and living fences and silvopastoral systems in Belize, can generate important contributions to the conservation of the soils through the nutrient cycling. Previous results are an important contribution to promote AFS to increase ecosystem services in agricultural landscape of Central America.

Keywords: Functional trait, plant functional types, diversity functional indexes, community weighted mean.

1. INTRODUCCIÓN

La diversidad funcional se define como el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los rasgos funcionales de los organismos que constituyen un ecosistema (Díaz et ál. 2007). Los enfoques de investigación basados en diversidad funcional son herramientas que se pueden usar para el estudio de las relaciones causales existentes entre los impulsores del cambio ambiental global, la diversidad, el funcionamiento ecológico y los servicios que los ecosistemas brindan a la humanidad (Martín-López et ál. 2007). Utilizando los rasgos funcionales se puede evaluar el impacto potencial de los cambios en la composición de comunidades de plantas sobre procesos ecológicos y eventualmente la provisión de servicios ecosistémicos. Según Cornelissen et ál. (2003) los rasgos funcionales son caracteres morfológicos, fisiológicos, fenológicos y/o comportamentales, que tienen importancia ecológica porque determinan como las plantas responden al ambiente e impactan procesos ecológicos. Por ello se usan como aproximaciones para comprender y explicar la relación de una planta con su entorno biótico y abiótico y sus impactos en procesos ecológicos. El análisis de rasgos es una herramienta clave en la conformación de tipos funcionales de plantas (TPF) ya que permite el agrupamiento de las especies que comparten similares respuestas ante factores ambientales (rasgos respuestas) o similares efectos sobre el funcionamiento del ecosistema (rasgos efectos) (Lavorel y Garnier 2002).

La gran mayoría de estudios sobre la diversidad funcional se han realizado en praderas, plantaciones forestales y ecosistemas perturbados por cambio de uso de suelo; sin embargo, son pocos los estudios direccionados a los sistemas agroforestales (SAF) (Esquivel 2013). Los SAF incluyen diversas prácticas y usos de suelo y tecnologías que combinan varias especies perennes leñosas con cultivos y/o animales en la misma unidad productiva bajo diferentes arreglos espaciales o secuencias temporales (Sinclair 1999). Algunos ejemplos bien conocidos incluyen los sistemas silvopastoriles, huertos caseros, sistemas agroforestales tanto en cacao como en café los cuales se basan en la introducción o manejo de sombra (Nair 1993, Somarriba 2012). En estos sistemas, los árboles tienen un papel fundamental ya que, además de la producción de madera, frutas o forrajes, actúan en la regulación del microclima, en el aporte y ciclaje de nutrientes, el secuestro y almacenamiento de carbono, la provisión de hábitat y alimento para la fauna silvestre, y conectividad del paisaje (Ávila et ál. 2001; Hagggar et ál. 2001; Suárez y Somarriba 2002; Andrade y Ibrahim 2003; Ibrahim et ál. 2007; Virginio Filho et ál. 2009; Salgado 2010; Jiménez 2012; Somarriba et ál. 2014; De Sousa et ál. 2015).

Centroamérica ocupa un área de 52,4 millones de hectáreas donde el 61% de su territorio es utilizado para la agricultura y la ganadería (FAO 2013); el 40% de las tierras agrícolas poseen al menos 30% de cobertura arbórea (Zomer et ál. 2014). Entender los efectos de las interacciones entre los árboles y el cultivo es fundamental para lograr un buen manejo agroforestal y lograr la resiliencia de estos sistemas.

La diversidad en sistemas agroforestales ha sido evaluada principalmente desde el punto de vista de la diversidad taxonómica. Aunque su estudio sigue siendo de gran importancia en la

determinación y comprensión del estado de las comunidades y de los cambios que en ellas ocurren, los análisis según estos criterios poseen limitaciones ya que solo permiten conocer el número de especies y de individuos en el área muestreada (Denslow 1995). Por su parte, el enfoque de diversidad funcional permite diagnosticar y predecir el funcionamiento de los ecosistemas como respuesta a los inminentes cambios a escala global (Díaz et ál. 2011) y su relación con los procesos y servicios ecosistémicos que brindan (Díaz y Cabido 2001; Hooper et ál. 2005; Petchey y Gaston 2007). Esta investigación es la primera en evaluar la diversidad funcional de las especies arbóreas presentes tanto en sistemas silvopastoriles como agroforestales, a lo largo de la región centroamericana.

1.1. Objetivos

1.1.1. Objetivo general

Evaluar la diversidad de las especies arbóreas presentes en los sistemas agroforestales de Centroamérica a partir del enfoque funcional.

1.1.2. Objetivos específicos

Identificar y caracterizar los tipos funcionales de plantas de sistemas agroforestales de café, cacao, cercas vivas y árboles en pasturas en Centroamericana.

Evaluar la presencia de los tipos funcionales de plantas en cada uno de los sistemas agroforestales estudiados por país en términos de su frecuencia y dominancia.

Evaluar los principales sistemas agroforestales de Centroamérica a partir de índices de diversidad funcional y las medias ponderadas de la comunidad.

1.2. Hipótesis

Existen diferencias en la frecuencia de los distintos tipos funcionales de plantas entre los sistemas agroforestales de café, cacao, cerca vivas y árboles dispersos en potreros presentes en Guatemala, Belice, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá

La diversidad funcional de los sistemas agroforestales de Centroamérica varía en función del sistema y del país al que pertenece.

2. MARCO CONCEPTUAL

2.1. Servicios ecosistémicos y biodiversidad

El estudio de la diversidad hasta los noventa fue solo interés de biólogos e investigadores del entorno natural. A partir del siglo XXI, el concepto de diversidad gana una gran popularidad no solo en el ámbito científico sino también en el ámbito sociopolítico (Martín-López et ál. 2007). Este interés se dio gracias a la convergencia de diferentes iniciativas como el convenio de Diversidad Biológica de las Naciones Unidas (CDB), la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (MEA) y la Plataforma Intergubernamental sobre Biodiversidad y Servicios de los Ecosistemas (IPBES). Es allí donde subyace el concepto de servicios ecosistémicos y el enfoque de diversidad funcional gana gran relevancia. Se empieza a aceptar que la diversidad funcional no es solo una variable pasiva de respuesta ante impulsores de cambio ambiental; sino que es un factor activo que influye en los beneficios que las sociedades obtienen de los ecosistemas, afectándolos de modo directo e indirecto a través del efecto de sus propiedades ecosistémicas que subyacen en los servicios ecosistémicos (Díaz et ál. 2006). El MEA aborda la biodiversidad desde esta doble visión integradora (Martín-López et ál. 2007).

Los servicios ecosistémicos (SE) son definidos por el MEA como los beneficios directos o indirectos que la sociedad obtiene de los ecosistemas y que contribuyen a hacer la vida no sólo físicamente posible, sino también digna de ser vivida (MEA 2005; Quétier et ál. 2007). Carpenter et ál. (2009) clasifica los servicios ecosistémicos en cuatro categorías:

- I. **Servicios de aprovisionamiento:** son los productos que se pueden consumir directamente; incluyen: alimento, fibra; combustibles, madera y otros materiales que sirven como fuentes de energía; recursos genéticos (genes e información genética); bioquímicos, medicinas naturales y productos farmacéuticos; recursos ornamentales (el valor de este recurso es a menudo culturalmente determinado).
- II. **Servicios de regulación:** son los beneficios obtenidos de la regulación de los procesos del ecosistema; incluyen: mantenimiento de la calidad del aire; regulación del clima; regulación del agua; control de la erosión; regulación de enfermedades humanas; control biológico; polinización; control de tormentas, entre otros.
- III. **Servicios culturales:** son los beneficios que pueden ser tangibles o no, pero que surgen de las contribuciones de los ecosistemas a experiencias que son placenteras o benéficas; estos se obtienen a través del enriquecimiento espiritual, el desarrollo cognitivo, la reflexión y la recreación. La diversidad de los ecosistemas es un factor que influye en la diversidad de las culturas. La percepción de los servicios culturales es más propensa a diferir entre los individuos y las comunidades.
- IV. **Servicios de apoyo:** son aquellos servicios que son importantes para la producción de otros servicios del ecosistema. Sus impactos en las personas son indirectos o se producen durante periodos de tiempo más largo; como por ejemplo la producción de oxígeno, la formación y la retención del suelo, el ciclo de nutrientes y el agua (*Figura 1*).



Figura 1. Papel de la diversidad funcional como uno de los componentes más importantes en la generación de funciones suministradoras de servicios, así como uno de los principales componentes que regulan la respuesta de los ecosistemas frente al cambio global (MEA 2005).

2.2. Ecología funcional

La ecología funcional vegetal es definida por Vidhyasekaran (2007), como una rama de la ecología que se centra en el estudio de la funcionalidad de las plantas y tiene como objetivo extraer patrones y leyes de análisis comparativo. Este nuevo enfoque es considerado también como una herramienta clave para simplificar la complejidad florística y trata de predecir las respuestas de las plantas ante la variación ambiental y la perturbación. Por otra parte, busca entender el rol de las plantas en el funcionamiento del ecosistema y en la provisión de servicios ecosistémicos, todo de una manera relativamente fácil, poco costosa y estandarizada, dentro de un marco innovador y ambicioso que abarca muchos conceptos ya establecidos en ecología (Lavorel et ál. 2015).

2.3. Diversidad funcional

La diversidad funcional (DF) es un subgrupo o componente de la biodiversidad (Tilman 2001) y ha sido definida como el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los caracteres funcionales de los organismos que constituyen un ecosistema (Tilman 1999; Chapin III et ál. 2000; Díaz y Cabido 2001; Loreau et ál. 2001; Grime 2002; Hooper et ál. 2005). También ha sido considerada como el arreglo, la descripción y la métrica agregada de cómo está el tejido de caracteres funcionales en una comunidad o ensamble. Este concepto ha ganado un lugar importante en la investigación ecológica evidenciado por un número creciente de publicaciones (Naeem 2002).

Este nuevo enfoque ha surgido en los últimos años como un cambio de paradigma en el estudio de la diversidad, pasando de una ecología basada en el estudio de especies a una ecología basada en rasgos funcionales (Salgado 2015). Pese a este cambio de paradigma, la diversidad taxonómica sigue siendo de gran importancia porque permite determinar y comprender el estado de las comunidades y de los cambios que en ellas ocurren, a través de la caracterización de los patrones de distribución espacial y temporal de las especies. Sin embargo, presenta fuertes limitaciones para responder a preguntas ecológicas de importancia primordial a escalas de ecosistemas, paisajes o biomas en cuanto a su funcionalidad se refiere (Cornelissen et ál. 2003). En este sentido, el nuevo enfoque ecológico intenta establecer las relaciones entre los rasgos morfológicos y fisiológicos de las especies que destacan su papel funcional en su entorno (Hooper et ál. 2005) y los procesos y servicios ecosistémicos que brindan (Díaz y Cabido 2001; Hooper et ál. 2005; Petchey y Gaston 2007). No obstante, la diversidad funcional no pretende sustituir la forma clásica de estudiar la diversidad ecológica ni la forma de entender la evolución de las características interespecíficas de los ecosistemas (Díaz et ál. 2007); si no que pretende ser un enfoque complementario que permita diagnosticar y predecir el funcionamiento de los ecosistemas como respuesta a los inminentes cambios a escala global (Díaz et ál. 2011). Además, es una herramienta clave para simplificar la complejidad florística, monitorear los efectos del cambio global y/o el manejo en la distribución de la vegetación en procesos ecosistémicos importantes. De acuerdo con Chapin III et ál. (2000), Díaz y Cabido (2001), Loreau et ál. (2001) y Hooper et ál. (2005), la diversidad funcional de plantas es uno de los principales precursores en el funcionamiento del ecosistema de acuerdo al tipo, alcance y relativa abundancia de rasgos funcionales presentes en una determinada comunidad y a su vez, es una variable que responde al ambiente. Es decir, la diversidad funcional es afectada y a su vez afecta los principales motores de cambio climático global (Díaz et ál. 2007).

2.4. Componentes de la diversidad funcional

Considerando que la mayoría de los servicios ecosistémicos dependen de la DF de las comunidades de un ecosistema, se han definido tres componentes de la diversidad funcional dentro del marco de la evaluación de los ecosistemas del milenio (Díaz et ál. 2011). El primero de ellos son los atributos de las especies más abundantes en el ecosistema, que se refieren a los valores de rasgos que presentan las especies locales más abundantes (medias ponderadas de la comunidad); este componente ha sido el más estudiado, por tanto, provee la mayor evidencia acumulada (De Bello et ál. 2010). El segundo es la distribución y rango del valor de los rasgos de todas las especies en la comunidad (Hooper et ál. 2005; Petchey y Gaston 2006). El tercero es la presencia de ciertos rasgos o especies con particular importancia ecológica, que generalmente no son abundantes y por lo tanto no son bien capturados en los otros dos componentes, pero si son muy importantes para una determinada propiedad o servicio ecosistémico. Díaz y Cabido (2001) han demostrado a través de diferentes estudios que los componentes de la DF (tipo, abundancia relativa y diversidad de rasgos) son importantes para explicar los efectos de la biodiversidad en los procesos del ecosistema y que además se espera que una propiedad o servicio ecosistémico dependa de más de un componente de la DF, en distintas proporciones.

2.5. Rasgos funcionales y su importancia

En el estudio de ecología funcional, los rasgos funcionales han sido ampliamente aceptados como indicadores potenciales de la ecología de las especies, siendo considerados como la base del enfoque funcional (Martín-López et ál. 2007). Este enfoque es una herramienta consistente para la determinación de las plantas en los ecosistemas y la síntesis de diversos datos empíricos de las áreas contrastantes de entornos bióticos (Frescher et ál. 2010). Es por esto que en las últimas décadas numerosos investigadores se han interesado en la identificación de patrones generales y síndromes de asociación de rasgos y su relación con las estrategias ecológicas de especies en distintas floras y ecosistemas (Pérez-Harguindeguy et ál. 2013).

Los rasgos funcionales o *functional traits* en inglés, han sido definidos por diferentes autores como “características morfológicas, fisiológicas, fenológicas y/o comportamental, medibles a nivel individual, desde un nivel celular hasta un organismo, que influyen en su crecimiento, reproducción y supervivencia y que a su vez afectan las respuestas del organismo al ambiente o los efectos del organismo en el ecosistema” (Lavorel y Garnier 2002; Cornelissen et ál. 2003; Díaz et ál. 2004; Hooper et ál. 2005; Violle et ál. 2007).

Estas características funcionales han sido clasificadas por Pérez-Harguindeguy et ál. (2013) en: rasgos a nivel de planta completa (forma de crecimiento, forma de vida, altura máxima de la planta, entre otros); rasgos del tallo (densidad específica de la madera, grosor de la corteza, conductividad del xilema); rasgos foliares (área foliar, área foliar específica, espesor foliar, concentración de nitrógeno, contenido de fósforo, contenido de materia seca, fuerza tensil foliar y densidad de la nervadura); rasgos de raíz y órganos subterráneos (tipo de raíz, longitud, diámetro de las raíces finas, estrategias de absorción de los nutrientes, morfología del sistema radicular); regeneración (síndrome de dispersión, tamaño y forma del propágulo, potencial de dispersión, masa de las semillas, morfología funcional de la plántula y capacidad de rebrote luego de un disturbio).

2.5.1. Descripción de rasgos funcionales de interés en este estudio

Rasgos vegetativos

La altura máxima (H, m) es la altura típica del límite superior de los principales tejidos fotosintéticos en la madurez (Díaz et ál. 2016). Este rasgo está asociado a la forma de crecimiento, a la posición de las especies en el gradiente de luz vertical de la vegetación, al vigor competitivo, tamaño, reproductividad, fecundidad de toda la planta y al potencial de vida útil (Pérez-Harguindeguy et ál. 2013).

La fenología foliar o longevidad foliar, se refiere al número de meses en que el follaje permanece verde. En este estudio se consideraron dos categorías (plantas deciduas y perennifolias). Las primeras pierden sus hojas generalmente durante los periodos de mayor déficit hídrico y las segundas (siempre verdes), mantienen sus hojas durante todo el año. Este rasgo está asociado a la capacidad de respuesta a las perturbaciones, capacidad competitiva y efectos en el ciclado de nutrientes (Cornelissen et ál. 2003).

Rasgos foliares

El área foliar específica (SLA, $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$) es el área foliar fresca dividida por la masa seca (Cornelissen et ál. 2003). Es frecuentemente utilizado en análisis de crecimiento y de capacidad de almacenamiento de nutrientes de las plantas, ya que está relacionada positivamente con la tasa fotosintética y negativamente con la longevidad de la hoja, y la inversión de carbono en compuestos secundarios cuantitativamente importantes como los taninos o lignina (Pérez-Harguindeguy et ál. 2013).

El contenido de fósforo y nitrógeno foliar (mg g^{-1}) son las concentraciones totales de nitrógeno y fósforo por unidad de masa seca foliar. Estos nutrientes son considerados importantes en el espectro de la economía foliar (Díaz et ál. 2004), ya que son indicadores de los procesos fotosintéticos y de descomposición; además son determinantes en el crecimiento de la planta y en la calidad nutricional para consumidores de la cadena trófica (Pérez-Harguindeguy et ál. 2013).

Rasgo del tallo

La densidad de la madera (DM, g cm^{-3}) es considerada como un índice clave de los costos de construcción y resistencia estructural. Este rasgo está relacionado a la tasa de crecimiento; es decir que las especies demandantes de luz crecen más rápido y, por tanto, producen maderas suaves o con bajas densidades debido a que invierten menos en las estructuras leñosas por unidad de volumen (Pérez-Harguindeguy et ál. 2013). También está correlacionado, principalmente, con el contenido de carbono además de propiedades mecánicas, ecológicas, fisiológicas y morfológicas de las plantas (Chave et ál. 2006) y a la resistencia a los agentes patógenos (Díaz et ál. 2016).

Rasgos regenerativos

El mecanismo de dispersión o, síndrome de dispersión, determina la capacidad de las plantas para colonizar; es decir, determina las distancias que pueden cubrir las semillas, las rutas que pueden viajar y su destino final. Este es un rasgo categórico. En este trabajo se asumieron las categorías potencialmente significativas como autocoria (las semillas se dispersan por sus propios medios, principalmente a través de la gravedad); anemócora (por el viento); endozoocorias que son las transportadas internamente por animales como aves, mamíferos, murciélagos (generalmente son bayas carnosas y drupas); exozoocorias, aquellas semillas que se transportan externamente y que se pegan a los pelos de los animales, plumas y patas ayudados por apéndices como ganchos, barbas, espigas o sustancias pegajosas; las hidrocorias que están adaptadas a la prolongada flota en la superficie del agua (Pérez-Harguindeguy et ál. 2013).

La masa de la semilla (PMS, g) es el peso seco de las semillas expresado en gramos; es uno de los rasgos regenerativos más importantes debido a que se encuentra relacionada con la longevidad foliar e influye en las estrategias de dispersión, regeneración y tasa de sobrevivencia de las plántulas (Salgado 2015). Las plantas con semillas grandes invierten muchos más recursos en su producción, por ello, tienen más probabilidades de sobrevivencia bajo sombra, estrés hídrico y ataque por herbívora, pero su fecundidad es baja debido a que su producción también lo es; por otra parte, las semillas pequeñas son producidas en mayor cantidad lo que asegura su dispersión y colonización de nuevos ambientes (Leishman y Westoby 1994, Muller-Landau 2010).

Estos rasgos han sido usados por diferentes autores para la evaluación de las propiedades y provisión de servicios ecosistémicos, principalmente la regulación del clima a través de la captura y almacenamiento de carbono (Cornelissen et ál. 2003; Diaz et ál. 2007; Bouroncle y Finegan 2011); fertilidad del suelo a través de la descomposición (Lorenzo et ál. 2014); ciclado de nutrientes y acumulación de materia orgánica (Cornelissen et ál. 2003) y provisión de madera y combustible para las necesidades básicas de la comunidad, entre otros (Cuadro 1).

Cuadro 1. Rasgos funcionales asociados a la provisión de servicios ecosistémicos en sistemas agroforestales

Servicio ecosistémico	Propiedad ecosistémica	Rasgos funcionales
Fertilidad del suelo	Ciclado de nutrientes	Área específica foliar Contenido de nitrógeno foliar Contenido de fósforo foliar Fenología foliar Altura máxima de la planta
Regulación de la cantidad y calidad hídrica Control de erosión hídrica	Balance hídrico	Área específica foliar Fenología foliar Altura máxima de la planta
Regulación del clima	Captura y almacenamiento de carbono	Densidad de la madera Área foliar específica Altura máxima
Conservación	Capacidad de regeneración	Peso de mil semillas Altura máxima Síndrome de dispersión

Adaptado de Polanía et ál. (2011).

De acuerdo a los rasgos funcionales, las especies arbóreas pueden clasificarse en dos categorías muy generales: adquisitivas o conservativas (Fonseca et ál. 2000; Díaz et ál. 2006, Cingolani et ál. 2007). Estas estrategias presentan las siguientes características:

a) **Adquisitiva:** Baja densidad de madera; alta área foliar específica, baja fuerza tensil foliar, bajo contenido de lignina, alto contenido de proteínas, alto contenido de nutrientes en las hojas; alta tasa de crecimiento, baja inversión en protección física/química.

b) **Conservativa:** Alta densidad de madera; baja área foliar específica, alta fuerza tensil foliar, alto contenido de lignina, bajo contenido de proteínas, bajo contenido de nutrientes en las hojas; baja tasa de crecimiento, alta inversión en protección física/química.

Dentro de las ventajas que presenta el estudio de los rasgos funcionales, está su relativa fácil medición, su bajo costo y su estandarización internacional en la medida; de esta manera, se optimiza la elaboración de una funcionalidad de la vegetación para modelaje del cambio global y el mapeo de la biosfera (Cornelissen et ál. 2003) y se facilita la aplicación del enfoque en diferentes estudios. Es importante tener en cuenta que el máximo poder explicativo de la diversidad funcional depende de su adecuada elección de rasgos (Petchey et ál. 2004).

2.6. Formas de medir la diversidad funcional

De acuerdo con Casanoves et ál. (2011), las principales formas para medir la diversidad funcional son los tipos funcionales de plantas y los índices de diversidad funcional, los cuales son compatibles entre sí. Los tipos funcionales de plantas ha sido la forma más generalizada y antigua; y los índices de diversidad funcional han sido implementados para sintetizar la composición funcional de las comunidades; recientemente Petchey y Gaston (2006), han categorizado estas formas de medición como discontinuas y continuas respectivamente; ambas se basan en características ecológicas significativas que influyen en los procesos ecológicos y respuestas de las especies ante diferentes factores ambientales y humanos (Díaz y Cabido 2001).

2.6.1. Tipos funcionales de plantas

Los tipos funcionales de plantas (TFP) son una forma sencilla de sintetizar las propiedades de las especies mediante la agrupación de las mismas en una jerarquía, lo que permite hacer comparaciones entre ecosistemas debido a que los grupos funcionales conformados comparten respuestas ante factores ambientales o efectos similares sobre el funcionamiento del ecosistema y se expresan mediante valores similares de los rasgos funcionales (Petchey y Gaston 2006). Las formas básicas utilizadas en la conformación de los TFP son los métodos *a priori* y los *a posteriori*. Los primeros se conforman mediante la implementación de un solo rasgo; los segundos, están conformados por un conjunto de rasgos funcionales. Esta identificación da paso a clasificar los TFP en dos grupos: tipos funcionales respuesta y los tipos funcionales efecto (Díaz y Cabido 2001; Legendre 2005).

Los tipos funcionales respuesta están conformados por especies que, como su nombre lo indica, responde de forma similar a las afectaciones por factores bióticos o abióticos (Díaz y Cabido 2001). Por su parte, los tipos funcionales efecto se comportan de manera similar en los procesos ecosistémicos (Díaz y Cabido 2001, Legendre 2005), como el ciclado de nutrientes y la transferencia trófica.

La clasificación de TFP depende del proceso de los ecosistemas o factor ambiental de interés (Díaz y Cabido 2001). Es importante tener en cuenta que los TFP generalmente no tienen existencia independiente ya que en la naturaleza existen síndromes funcionales más que grupos rígidos; por ello, los TFP son definidos de acuerdo a los objetivos del estudio (Petchey y Gaston 2006). Algunos ejemplos de aplicación de este enfoque son los trabajos de Díaz y Cabido (1997); Fernández (2007); Salgado (2007); Aquino (2010); Ruíz (2013), entre otros; todos estos estudios han sido desarrollado en bosques (Pérez-Harguindeguy et ál. 2013). Son pocos los trabajos que han aplicado este en enfoque en SAF, como ejemplo se tiene el estudio de Esquivel (2013).

Los recientes avances metodológicos en la agrupación objetiva de las especies de acuerdo a sus caracteres o rasgos más relevantes, han proporcionado los medios para la construcción de un marco operativo para la toma de decisiones en el manejo y conservación *in situ* y *ex situ*, convirtiéndose en una herramienta de comunicación entre científicos, gestores y población local (Lavorel et ál. 2007). A pesar de esto, aún se necesita con urgencia una mejor comprensión del

papel de las especies en el funcionamiento de los ecosistemas, especialmente en relación con los problemas del cambio global (Blondel 2003).

2.6.2. Índices de diversidad funcional

Otra forma de inferir en la caracterización funcional de las plantas, o sobre las propiedades de las comunidades o ecosistemas, son los índices de diversidad funcional (Petchey y Gaston 2002a; Mason et ál. 2005; Petchey y Gaston 2006). Las medidas de la DF pueden ser clasificadas según el número de rasgos utilizados en el cálculo de los índices, en el uso o no de ponderadores y en la forma de presentación de los resultados (Pla et ál. 2012). De esta manera, la medición de DF mediante índices de diversidad funcional, se clasifica en dos grandes grupos: “univariados y multivariados”. Los univariados consisten en la medición mediante el uso de rasgos (CWM, FRO, FDvar), en las cuales se tiene en cuenta la abundancia de las especies; los multivariados en las mediciones utilizando varios rasgos (índices unidimensionales multirasgos e índices multidimensionales multirasgos), los cuales pueden ser medidos teniendo o no en cuenta la abundancia, además pueden ser calculados con uno o varios valores por rasgos y especies.

Entre los índices funcionales multirasgos más conocidos y, por tanto más usados en el estudio de la diversidad funcional están: FAD1 y FAD2, índices de atributos funcionales (Walker et ál. 1999) y FD, índice de diversidad funcional (Petchey y Gaston 2002b); índices de diversidad funcional multidimensionales multirasgos como Riqueza funcional (FRic), Equidad funcional (FEve) y divergencia funcional multirasgo (FDiv), propuestos por Villéger et ál. (2008) y dispersión funcional (FDis) (Laliberté y Legendre 2010). Dentro de los unirasgos se encuentran los índices CWM la media ponderada de la comunidad.

De acuerdo con Petchey y Gaston (2006), el procedimiento para medir la diversidad funcional consta de cuatro pasos: el primero, consiste en obtener información apropiada de la elección de los rasgos de las especies; el segundo es la ponderación de los rasgos de acuerdo con la importancia funcional que desempeña (Walker et ál. 1999; y Petchey y Gaston 2002a); el tercer es la determinación de la diversidad funcional mediante alguna de las medidas de DF mencionadas anteriormente. Finalmente, estos autores recomiendan considerar la escala, el rango dentro de los rasgos y las medidas que sean capaces de explicar y predecir la variación de las propiedades a nivel de ecosistemas. En este sentido, los principales retos en el estudio de la DF son la elección de rasgos funcionales de las especies que se relacionen con los procesos ecológicos o efectos bióticos y/o abióticos a analizar y la elección de los análisis estadísticos adecuados que permitan su interpretación y validación de resultados (Chan-Dzul 2010).

2.6.2.1. Descripción de índices multivariados multidimensionales

Riqueza funcional (FRic)

Este índice representa el espacio o volumen de los rasgos ocupado por la coexistencia de especies en una comunidad (Pla et ál. 2012); es decir, representa la cantidad del espacio funcional

llenado por una comunidad. Identifica las especies con valores extremos de los rasgos y luego estima el volumen del cuerpo en el hiperespacio. El valor máximo posible de FRic en un espacio de rasgos de T dimensiones con 2^T especies, se obtiene con la combinación de los valores extremos (mínimo, máximo) de todos los rasgos.

Equidad funcional (FEve)

Mide la regularidad con que la especie se distribuye en el espacio de los rasgos, tomando la abundancia como ponderador (Villéger et ál. 2008) Para estimar FEve se deben seguir cuatro pasos:

- 1) Calcular el árbol de recorrido mínimos en el espacio de los rasgos para obtener de esta manera la magnitud de los segmentos que componen el árbol (S-1).
- 2) La longitud de cada segmento se divide por la suma de las abundancias de las especies en estudio:

$$EW_b = \frac{d_{ij}}{w_i + w_j},$$

donde EW_b es la equidad ponderada del b-ésimo segmento, d_{ij} es la distancia entre la i-ésima y la j-ésima especie, con abundancias relativas W_i y W_j .

- 3) Calcular la equidad ponderada parcial PEW_b dividido por la suma de los EW_b en los S - 1 segmentos:

$$PEW_b = \frac{EW_b}{\sum_{b=1}^{S-1} EW_b}.$$

- 4) Cuando los valores de PEW_b varían entre los segmentos, el índice final podría disminuirse; por ello, para calcular la discrepancia en el cálculo del índice final se le compara con el caso equiabundante ($1/(S - 1)$). La ecuación final de FEve es:

$$FEve = \frac{\sum_{b=1}^{S-1} \min(PWE_b, \frac{1}{S-1}) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}.$$

Divergencia funcional multirasgos (FDiv)

Este índice cuantifica la dispersión de los valores en el espacio multivariado. Es decir, refleja cómo se distribuyen las abundancias de las especies en el espacio de rasgos; cuando las especies más abundantes tienen valores extremos de rasgos, el valor de dispersión es mayor. A continuación, se describen los pasos para su cálculo:

- 1) Definir el centro de gravedad de las V especies que forman los vértices del **Convex hull** como $G_v = (g_1, g_2, \dots, g_T)$. Cada valor g_t se calcula como:

$$g_t = \frac{1}{V} \sum_{i \in Sv} x_{ti}$$

donde Sv es el subconjunto de especies que forman los vértices del Convex hull, X_{ti} es la coordenada del t-ésimo rasgo en la i-ésima especie, T es el total de rasgos y g_t la coordenada del centro de gravedad del t-ésimo rasgo.

- 2) Calcular la distancia euclidiana de cada especie al centro de gravedad como:

$$dG_i = \sqrt{\sum_{t=1}^T (x_{ti} - g_t)^2}$$

y la distancia media \overline{dG} , de las S especies al centro de gravedad es:

$$\overline{dG} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S dG_i$$

- 3) Calcular los desvíos ponderados (Δd) y ($\Delta|d|$) como:

$$\Delta d = \sum_{i=1}^S w_i \times (dG_i - \overline{dG})$$

$$\Delta|d| = \sum_{i=1}^S w_i \times |dG_i - \overline{dG}|$$

Siendo W_i la abundancia relativa de la i-ésima especie.

- 4) Calcular el índice de divergencia funcional como:

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + \overline{dG}}$$

La inclusión de \overline{dG} en el numerador y el denominador asegura que el índice se exprese en el intervalo $[0,1]$ cuando se usa la distancia euclidiana, debido a que Δd está acotada entre \overline{dG} y $\Delta|d|$.

Dispersión funcional (FDis)

Según Laliberté y Legendre (2010), FDis calcula la distancia promedio en el espacio rasgo multidimensional de cada especie al centroide de todas las especies de la comunidad; considerando

la abundancia en el cálculo del centroide ponderado de la matriz $X=[X_{ij}]$ (especie x rasgo), se realiza de la siguiente manera:

$$C_t = \sum_{i=1}^S w_i x_{ti}$$

donde:

c =centroide ponderado en el espacio i -dimensional,

a_j = la abundancia de la especie j , y

x_{ij} = el valor de la especie j para el rasgo i

FDis o la distancia promedio ponderada z para el centroide c , se calcula entonces como:

$$FDis = \sum_{i=1}^S w_i z_i$$

donde:

a_j = la abundancia de especies j

z_j = la distancia de la especie j al centroide ponderado c .

2.6.2.2. Descripción de la media ponderada de la comunidad

La media ponderada de la comunidad (MPC) expresa el valor esperado de un rasgo de las especies en una muestra (Garnier et ál. 2004; Diaz et ál. 2007; Laliberté y Legendre 2010; Pla et ál. 2012). Permite entender el funcionamiento de los ecosistemas dependiendo del comportamiento del rasgo, ya que toma en cuenta la estructura de la comunidad (abundancia). Se calcula aplicando la siguiente fórmula:

$$CWM = \sum_{i=1}^S w_i x_i$$

donde S es el número total de especies, w_i es la abundancia relativa de la i -ésima especie y x_i es el valor del rasgo en la i -ésima especie.

2.7. Sistemas agroforestales

Los sistemas agroforestales (SAF) son considerados una forma de uso integrado de la tierra y manejo de los recursos naturales en los cuales árboles, arbustos y palmas son utilizados en asocio con cultivos agrícolas o producción de animales en el mismo terreno, de manera simultánea o en una secuencia temporal (Navia 2000); de tal manera se obtienen beneficios y servicios de las interacciones biológicas y económicas de sus componentes (Somarriba 2012). Esta alternativa de producción sostenible utiliza prioritariamente los recursos naturales disponibles en el medio ambiente y los conocimientos locales, facilitando así su aplicación en ecosistemas frágiles o estables, a escala de finca o región (Vos et ál. 2015).

En este estudio se evaluó la diversidad funcional en cuatro SAF: árboles dispersos, sistemas agroforestales con café, sistemas agroforestales con cacao y cercas vivas. A continuación, se describen brevemente.

2.7.1. Árboles dispersos en potreros

En Centroamérica, los árboles dispersos en potreros (AP) tienen una gran cobertura arbórea (6,8 y 16,5%). Este SAF también presenta una gran riqueza taxonómica que varía entre 72 y 107 especies (Ibrahim et ál. 2007); entre las especies más dominantes se encuentran *Cordia alliodora*, *Tabebuia rosea*, *Guazuma ulmifolia*, *Psidium guajava*, *Enterolobium cyclocarpum* y *Samanea saman* las cuales representan el 55% del total de individuos (Villacís 2003; Villanueva et ál. 2004; Ruiz et ál. 2005). En la región centroamericana, la mayoría de los árboles dispersos en potreros provienen de regeneración natural y, en menor proporción, por plantaciones (Ibrahim y Pezo 2012); la regeneración natural es controlada por factores ambientales (agua, luz y nutrientes en el suelo) y depende de la disponibilidad de fuentes de semillas, tipo y movilidad del agente dispersor (Esquivel et ál. 2008).

La presencia del componente arbóreo en las pasturas proporciona múltiples beneficios a los productores, tanto económicos como sociales y ambientales; por ejemplo, en el trópico húmedo de Costa Rica, los potreros bajo sombra incrementaron el 13% de la producción de leche en comparación con pasturas sin sombra (Souza de Abreu 2002). Estudios realizados en Centroamérica demuestran el potencial que tiene los AP para la generación de madera; en algunos países como Honduras, Belice y Costa Rica, las áreas de pasturas con árboles dispersos ofrecen volúmenes aprovechables que rondan los 14 m³ ha⁻¹ (Scheelje 2009; Rosa 2010; Chavarría 2010), proporcionando un aumento hasta de un 46% de los ingresos dependiendo de las especies y el número de individuos (Detlefsen et ál. 2011). Los AP también se destacan en la generación de servicios ecosistémicos como contribución a la conservación de la vida silvestre a través de la generación de habitat y alimento (Marinidou et ál. 2013); además contribuyen a la mejora de los suelos y son sumideros de carbono (Ibrahim et ál. 2001).

2.7.2. Sistema agroforestal con café

En Centroamérica se realizan muchas combinaciones de café con diferentes especies de sombra de acuerdo a las condiciones agroecológicas y bajo diferentes prácticas de manejo. Generalmente los cafetales tradicionales tienen una estructura vertical con uno o cuatro estratos de sombra y una especie arbórea en el dosel (Salgado 2012). Las especies de sombra más frecuentes en los cafetales son leguminosas de rápido crecimiento, resistentes a podas y fijadoras de nitrógeno como las de los géneros *Erythrina* (*poeppigiana*, *fusca*, *berteroana*), *Inga* (*oerstediana*, *edulis*, *punctata*, *laurina*, *vera*, *jinicuil*), y en menor grado (*Gliricidia sepium* y *Grevillea robusta*). Algunas producen leña de buena calidad, otras producen frutas (*Inga edulis*, por ejemplo), y otras no producen ni leña ni frutos comestibles pero son fijadoras de nitrógeno, por ejemplo, *Erythrina poeppigiana*. Estas especies se multiplican fácilmente mediante estacas o semillas (Rapidel et ál. 2015). El objetivo principal del establecimiento de este SAF ha sido la optimización de la producción de café, aunque actualmente se han reconocido los beneficios ecológicos que proveen, tales como la conservación de la biodiversidad y mejora en la estructura del suelo, disminución de la escorrentía y erosión, mejoramiento en la estructura superficial del suelo, entre otros (Meylan 2012).

2.7.3. Sistema agroforestal con cacao

El 100% del cultivo de cacao (*Theobroma cacao*), en Centroamérica se realiza bajo sistemas agroforestales en un área total de 23 000 hectáreas. En esta extensión se producen cerca de 1 242 toneladas de cacao al año (Orozco et ál. 2007). Estos cacaotales tienen una densidad promedio de 128 árboles por hectárea y una participación de 125 a 145 especies arbóreas presentes en el dosel de sombra, como *Cordia alliodora*, *Cedrela odorata*, *G. sepium*, *Cocos nucifera*, *Mangifera indica*, *Pouteria sapota*, *Persea americana*, *Bactris gasipaes* (Detlefsen y Somarriba 2015).

Los SAF con cacao en esta región generalmente se establecen mediante regeneración natural o la retención de especies útiles para sombra provenientes del bosque original. Los modelos básicos de producción de SAF con cacao son rodales coetáneos y discetáneos. Este sistema de producción valoriza las propiedades de los pequeños productores ya que generan bienes y servicios entre los que destacan la madera, leña, aceite, medicina, fibras, servicios culturales y religiosos (Somarriba et ál. 2012).

2.7.4. Cercas vivas

El SAF de cercas vivas consiste en la siembra de árboles en línea en los límites de parcelas agropecuarias o fincas; generalmente estas áreas son marginales. De acuerdo con Harvey et ál. (2003) en Centroamérica, la composición y estructura de las CV varía de un sitio a otro; en la mayoría de las fincas la riqueza de especies es muy baja debido a la dominancia que presentan algunas especies; como, por ejemplo, *Erythrina* spp. y *G. sepium* las cuales representan el 75 y 11,1% de los árboles en las CV de Costa Rica. Por su parte, en Nicaragua, *Bursera simaruba* representa más del 50% de la abundancia; la dominancia de estas especies se debe a la fácil

propagación por medio de estacas, al rápido crecimiento que presentan y a la capacidad de rebrotar en época seca (Sánchez et ál. 2008). En cuanto a la cobertura arbórea, Harvey et ál. (2003) encontraron que las copas de los árboles cubren entre un 3,2 y un 12% del área total de la pastura de los paisajes estudiados en Costa Rica y Nicaragua.

Las CV son un elemento que los finqueros utilizan y manejan con frecuencia dentro de los sistemas productivos con el objetivo de formar linderos dentro de las fincas, brindar protección contra el viento, producir madera, leña y frutos, además de generar forraje y sombra para el ganado (Beer 2000). La implemente de este sistema genera importantes beneficios económicos a los productores; según Villanueva et ál. (2008), el establecimiento de las CV proporciona un ahorro desde entre un 8 hasta un 13% comparado con el establecimiento de una cerca muerta. Otros de los beneficios que proporcionan las CV son el secuestro de carbono, la belleza escénica y la conservación de la biodiversidad a través del aumento de nodos y de la conectividad entre parches de bosques y potreros (paisaje) (Harvey et ál. 2005; Sánchez et ál. 2008).

2.8. Importancia de los SAF

Diversas investigaciones científicas han reconocido una gran gama servicios ecosistémicos generados por los árboles y arbustos presentes en sistemas agrícolas; de la misma manera los agricultores han valorado los beneficios que estos prestan. Autores como Young (1997), Altieri (1999), Beer et ál. (2003), FAO (2015) y Montagnini et ál. (2015), mencionan algunos de ellos:

- La mitigación y la reducción de la vulnerabilidad al cambio climático, aumentando la adaptabilidad de los sistemas agrícolas.
- Control de condiciones medioambientales adversas (vientos, excesivas temperaturas, evaporación del recurso hídrico, etc.).
- La presencia de árboles en los sistemas agrícolas contribuye a la disminución de la degradación de los suelos ya que aportan al ciclaje de nutrientes, proporciona estabilidad de los suelos o reducen la erosión mediante el aporte de material orgánico; elevan las tasas de infiltración y además contribuyen a la fertilización ya que muchas de las especies presentes en los SAF son fijadoras de nitrógeno.
- Contribuyen a la conservación del recurso hídrico, ya que conservan la calidad y cantidad del agua a través de la reducción de la escorrentía y la optimización del proceso de infiltración.
- La captura de carbono es uno de los servicios ecosistémicos más importantes; se ha encontrado en algunos sistemas una tasa promedio de 16,6 Tn C/ha⁻¹/año.
- Garantizan la seguridad alimentaria.

- La diversificación de los SAF proporciona una elevada viabilidad económica, pues la disponibilidad de madera, leña y otros productos de uso local fomentan el aumento de los ingresos de los productores; su diversificación también brinda aportes significativos a la dieta familiar garantizando de esta manera la seguridad alimentaria.
- Efectos positivos sobre los niveles de sombra, temperatura y humedad.
- Finalmente, en términos ecológicos la presencia de árboles en sistemas agrícolas aumenta la estabilidad de los ecosistemas ya que proveen sombra, hábitat y recursos para la fauna y flora, ayudando de esta manera a enriquecer la biodiversidad principalmente en paisajes fragmentados, manteniendo la conectividad del paisaje facilitando así la movilidad de animales, semillas y polen. De esta forma, contribuyen a la amortiguación de áreas protegidas y a la disminución de efectos colindantes sobre los fragmentos de remanentes de bosques (Mcneely y Schroth 2006).

Los beneficios y servicios ecosistémicos mencionados anteriormente son una evidencia sustancial de que los SAF permiten combinar los tres principales objetivos del desarrollo sostenible: viabilidad económica, equidad social y sustentabilidad ambiental, satisfaciendo de manera integral las necesidades de las familias productoras (Vos et ál. 2015).

3. Referencias

- Altieri, MA. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74(1):19-31.
- Andrade, HJ; Ibrahim, M. 2003. ¿Cómo monitorear el secuestro de carbono en los sistemas silvopastoriles? *Agroforestería en las Américas* 10 (39-40):109-116.
- Aquino Yaringaño, S. 2010. Impactos humanos en la provisión de servicios ecosistémicos por bosques tropicales muy húmedos: un enfoque de ecología funcional. *Recursos Naturales y Ambiente* (58):17-24.
- Ávila, G; Jiménez, F; Beer, J; Gómez, M y Ibrahim, M. 2001. Almacenamiento, fijación de carbono y valoración de servicios ambientales en sistemas agroforestales en Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 8(30):32-35.
- Beer, J. 2000. Linderos maderables. *In* Méndez, E; Beer, J; Faustino, J; Otárola, A. (Eds.). *Plantación de árboles en línea*. 2 ed. Turrialba, Costa Rica, CATIE. p. 69-99. (Módulo de Enseñanza Agroforestal No. 1).
- Beer, J; Harvey, C; Ibrahim, M; Harmand, JM; Somarriba, E; Jiménez, F. 2003. Servicios ambientales de los sistemas agroforestales. *Agroforestería en las Américas* 10 (37-38):80.
- Blondel, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* (1002):223-231.
- Carpenter, SR; Mooney, HA; Agard, J; Capistrano, D; DeFries, RS; Díaz, S; Dietz, T; Duraiappah, AK; Oteng-Yeboah, A.; Pereira, HM. 2009. Science for managing ecosystem services: Beyond the Millennium Ecosystem Assessment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* (1065):1305-1312.
- Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo. 2011. Diversidad funcional y servicios ecosistémicos en: valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 2011. 84 p. (Serie técnica. Informe técnico/ CATIE; no.384).
- Chan-Dzul, A. 2010. Diversidad florística y funcional a través de una cronosecuencia de la selva mediana subperennifolia en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. Thesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 145p.
- Chapin III, FS; Zavaleta, ES; Eviner, VT; Naylor, RL; Vitousek, PM; Reynolds, HL; Hooper, DU; Lavorel, S; Sala, OE; Marck, M; Hobbie, SE; Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 1(2):10-15
- Cingolani, AM; Cabido, M; Gurvich, DE; Renison, D; Díaz, D. 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* 18(6):911-920.
- Cornelissen, J; Lavorel, S; Garnier, E; Diaz, S; Buchmann, N; Gurvich, D; Reich, P; Ter Steege, H; Morgan, H y Van Der Heijden, M. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* (514):335-380.
- De Bello, F; Lavorel, S; Díaz, S; Harrington, R; Cornelissen, JHC; Bardgett, RD; Berg, MP; Cipriotti, P; Feld, CK; Hering, D; Martins da Silva, P; Potts, SG; Sandin, L; Sousa, JP;

- Storkey, J; Wardle, DA; Harrison, PA. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19(10):2873-2893.
- De Sousa, K; Detlefsen, G; De Melo, E; Filho, V; Tobar, D y Casanoves, F. 2015. Timber yield from smallholder agroforestry systems in Nicaragua and Honduras. *Agroforestry Systems*, (1):12.
- Denslow, JS. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. *Ecological applications* 54:962-968.
- Detlefsen, G y Somarraba E. 2015. Producción agroforestal de madera en fincas agropecuarias de Centroamérica. In Montagnini, F; Somarriba, E; Murgueitio, E; Fassola, H; Eibl, B (eds.). *Sistemas Agroforestales. Funciones Productivas, Socioeconómicas y Ambientales. Serie técnica. Informe técnico 402*. CATIE, Turrialba, Costa Rica. Editorial CIPAV, Cali, Colombia. 454p
- Díaz, S; Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 84:463-474.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 1611:646-655.
- Díaz, S; Demissew, S; Carabias, J; Joly, C; Lonsdale, M; Ash, N; Larigauderie, A; Adhikari, JR; Arico, S y Baldi, A. 2015. The IPBES Conceptual Framework—connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 14:1-16.
- Díaz, S; Di Rienzo, J; Pla, L; Casanoves, F. 2011. Diversidad funcional y servicios ecosistémicos en: valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Casanoves, F; Pla, L y Di Rienzo, JA (eds.). Turrialba, Costa Rica, CATIE. 84 p. (Serie técnica. Informe técnico no. 384).
- Díaz, S; Fargione, J; Chapin, FS; Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 48:1300-1305.
- Diaz, S; Hodgson, J; Thompson, K; Cabido, M; Cornelissen, J; Jalili, A; Montserrat-Marti, G; Grime, J Zarrinkamar, F; Asri, Y. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 153:295-304.
- Díaz, S; Kattge, J; Cornelissen, JH; Wright, IJ; Lavorel, S; Dray, S; Reu, B; Kleyer, M; Wirth, C; Prentice, IC; Garnier, E; Bönsch, G; Westoby, M; Poorter, H; Reich, P; Moles, A; Dickie, J; Gilson, A; Zanne, A; Chave, J; Wright, J; Sheremet, S; Jactel, H; Baraloto, C; Cerabolini, B; Pierce, S; Shipley, B; Kirkup, D; Casanoves, F; Joswig, J; Günther, A; Falczuk, V; Rüger, N; Mahech, D; Gorné, L. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529(7585):167-171.
- Díaz, S; Lavorel, S; de Bello, F; Quétier, F; Grigulis, K; Robson, M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:20684-20689.
- Esquivel, M.J; Harvey, C.A; Finegan, B; Casanoves, F; Skarpe, C. 2008. Effects of pastures management on the natural regeneration of neotropical tree. *Journal of Applied Ecology* 45:371-380.

- FAO (Food and Agriculture Organization of The United Nations, Italy). 2013. FAO Statistical Yearbook: world food and agriculture. Rome, Italy, FAO. (FAO Statistical Yearbook). Disponible en <http://faostat.fao.org/>.
- FAO (Food and Agriculture Organization of The United Nations, Italy). 2015. Promoviendo la agroforestería en la agenda política – Una guía para tomadores de decisiones. Rome, Italy, FAO. 45p. (Documentos de trabajo en agroforestería, no. 1).
- Fernández Méndez, F. 2007. Diversidad funcional de bosques muy húmedos tropicales en el noreste de Costa Rica a partir de rasgos foliares y densidad de la madera. Thesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE.
- Fonseca, CR; Ganade, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89(1):118-125.
- Freschet, GT; Cornelissen, JH; Van Logtestijn, RS; Aerts, R. 2010. Evidence of the ‘plant economics spectrum’ in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98:362-373.
- Grime, J. 2002. Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? *Journal of Vegetation Science* 13:457-460.
- Haggar, JP; Schibli, C y Staver, C. 2001. ¿Cómo manejar árboles de sombra en cafetales? *Agroforestería en las Américas* 8:37-41.
- Harvey, CA.; Villanueva, C.; Villacís, J.; Chacón, M; Muñoz, D.; López, M.; Ibrahim, M.; Taylor, R.; Martínez, JL.; Navas, A.; Sáenz, J.; Sánchez, D. Medina, A.; Vilchez, S.; Hernández, B.; Pérez, A.; Ruiz, A.; López, F.; Lang, I.; Kunth, L.; Sinclair, FL. 2005. Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes in Central America. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 111: 200-230.
- Hooper, DU; Chapin III, F; Ewel, J; Hector, A; Inchausti, P; Lavorel, S; Lawton, J; Lodge, D; Loreau, M; Naeem, S. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Ibrahim, M y Pezo, D. 2012. Producción de madera en sistemas agroforestales de Centroamérica. In Detlefsen, G y Eduardo Somarriba, E (eds). Turrialba, Costa Rica, CATIE. 244 p. (Serie técnica. Manual técnico, no. 109).
- Ibrahim, M; Chacón, M; Cuartas, C; Naranjo, J; Ponce, G; Vega, P; Casasola, F; Rojas, J. 2007. 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. *Agroforestería en las Américas* 45:27-36.
- Jiménez, NG. 2012. Producción de madera y almacenamiento de carbono en cafetales con cedro (*Cedrela odorata*) y caoba (*Swietenia macrophylla*) en Honduras. Tesis M.Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 121 p.
- Laliberté, E y Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299-305.
- Lavorel, S y Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.

- Lavorel, S; Colloff, M. J; Mcintyre, S; Doherty, M. D; Murphy, H. T; Metcalfe, D. J; y Williams, KJ. 2015. Ecological mechanisms underpinning climate adaptation services. *Global change biology* 21(1):12-31.
- Lavorel, S; Díaz, S; Cornelissen, JH; Garnier, E; Harrison, SP; McIntyre, S; Pausas, J; Pérez, N; Roumet, C; Urcelay, C. 2007. Plant Functional Types: are we getting any closer to the holy grail? *In* Canadell JG, Pataki D, Pitelka, L. (eds). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. p. 149-159
- Legendre, P. 2005. Species associations: the Kendall coefficient of concordance revisited. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 102:226-245.
- Loreau, M; Naeem, S; Inchausti, P; Bengtsson, J; Grime, J; Hector, A; Hooper, D; Huston, M; Raffaelli, D y Schmid, B. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294:543:804-808.
- Martín-López, B; González, J; Díaz, S; Castro, I; García-Llorente, M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Revista Ecosistemas* 16(3):69-80.
- Mason, NW; Mouillot, D; Lee, WG; Wilson, JB. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118.
- McNeely, JA; Schroth, G. 2006. Agroforestry and biodiversity conservation—traditional practices, present dynamics, and lessons for the future. *Biodiversity & Conservation* 15:549-554.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment). 2005. *Ecosystems and human well-being: Biodiversity Synthesis*. Washington, DC, Estados Unidos, World Resources Institute, 31 p.
- Meylan, L. 2012. Design of cropping systems combining production and ecosystem services: developing a methodology combining numerical modeling and participation of farmers. Tesis PhD. Montpellier, Francia, Montpellier Supagro. 145 p.
- Montagnini, F; Somarriba, E; Murgueitio, E; Fassola, H; Eibl, B. 2015. *Sistemas Agroforestales. Funciones productivas, socioeconómicas y ambientales*. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 454 p. (Serie técnica. Informe técnico, no. 402)
- Naeem, S. 2002. Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology* 83:2925-2935.
- Nair, PKR. 1993. *An introduction to agroforestry*. Netherlands, Kluwer Academic Publishers, ICRAF. 499 p. Disponible en <http://www.springer.com/life+sciences/forestry/book/978-0-7923-2134-7>
- Navia JF. 2000. *Agroforestería. Actualización profesional en manejo de recursos naturales, agricultura sostenible y pobreza rural*. Cali, Colombia, CEDAF. 188 p.
- Orozco, L; Deheuvels, O. 2007. *El cacao en Centroamérica: resultados del diagnóstico de familias, fincas y cacaotales*. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 148 p. (Informe final de diagnóstico. Proyecto Cacao Centroamérica).
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, MS; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE; Urcelay, C; Veneklaas, EJ ; Reich, PB; Poorter, L; Wright, IJ; Ray, P; Enrico, L; Pausas, JG; de Vos, AC ; Buchmann, N; Funes,

- G; Quétier, F; Hodgson, JG; Thompson, K; Morgan, HD; ter Steege, H; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, MV; Conti, G; Staver, AC; Aquino, S; Cornelissen, JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 613:167.
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2002a. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 3:402-411.
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2002b. Extinction and the loss of functional diversity. *Proc Biol Sci* 269:1721-1727.
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 96:741-758.
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos* 1168:1422-1426.
- Petchey, OL; Hector, A; Gaston, KJ. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 853:847-857.
- Pla, L; Casanoves, F; Di Rienzo, J. 2012. Functional diversity indices. *Quantifying Functional Biodiversity*. Netherlands, Springer. p. 27-51.
- Quétier, F; Lavorel, S; Thuiller, W; Davies, I. 2007. Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications* 178:2377-2386.
- Rapidel, B; Allinne, C; Cerdan, C; Meylan, L; Virginio Filho, E.D.M; Avelino, J. 2015. Efectos ecológicos y productivos del asocio de árboles de sombra con café en sistemas. In Montagnini, F; Somarriba, E; Murgueitio, E; Fassola, H; Eibl, B. (eds.). *Sistemas Agroforestales. Funciones Productivas, Socioeconómicas y Ambientales*. Colombia, CATIE. p. 5-20. (Serie técnica. Informe técnico/CATIE, no. 402).
- Ruíz Osorio, EC. 2013. Impacto potencial del cambio climático en bosques de un gradiente altitudinal a través de rasgos funcionales. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 117 p.
- Salgado, B. 2007. Definición de tipos funcionales de especies arbóreas y caracterización de su respuesta a diferentes intensidades de perturbación en un bosque muy húmedo tropical Mesoamericano. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 151 p.
- Salgado, J. 2010. Fijación de carbono en biomasa aérea y rentabilidad financiera de sistemas agroforestales con café en Turrialba, Costa Rica y Masatepe, Nicaragua. Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 125 p.
- Salgado, J. 2012. Producción de madera en sistemas agroforestales con café. In Detlefsen, G y Somarriba, E. (eds). *Producción de madera en sistemas agroforestales de Centroamérica*. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 246 p. del capítulo (Serie técnica. Manual técnico no. 109).
- Sánchez, D; Harvey, C; Grijalva, A; Medina, A; Vilchez, S; Hernández, B. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. *Biología Tropical* 53(2-4):387-414.
- Somarriba, E. 1988. Pasture growth and floristic composition under the shade of guava (*Psidium guajava* L) trees in Costa-Rica. *Agroforestry Systems* 6:153-162

- Somarriba, E. 2012. Definición de agroforestería. In Detlefsen, G y Somarriba, E. (eds). Producción de madera en sistemas agroforestales de Centroamérica. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 246 p. del capítulo (Serie técnica. Manual técnico no. 109).
- Somarriba, E; Suárez-Islas, A; Calero-Borge, W; Villota, A; Castillo, C; Vílchez, S; Deheuvels, Cerda, R. 2014. Cocoa–timber agroforestry systems: *Theobroma cacao*–*Cordia alliodora* in Central America. *Agroforestry Systems* 88(6):1001-1019.
- Suárez, A; Somarriba, E. 2002. Aprovechamiento sostenible de madera de *Cordia alliodora* de regeneración natural en cacaotales y bananales de indígenas de Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 9(35-36):50-54.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles 101. *Ecology* 805:1455-1474.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. In Levin, SA. (ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego, CA. p. 109-120.
- Vidhyasekaran, P. 2007. Fungal pathogenesis in plants and crops: molecular biology and host defense mechanisms CRC Press. *Encyclopedia of biodiversity* 31:109-120.
- Villanueva, C; Ibrahim, M; asasola, F. 2008. Valor económico y ecológico de las cercas vivas. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 36 p. (Serie técnica. no. 372).
- Villéger, S; Mason, NW; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 898:2290-2301.
- Violle, C; Navas, M-L; Vile, D; Kazakou, E; Fortunel, C; Hummel, I y Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 1165:882-892.
- Virginio Filho, EM; Barrios, M; Morales, IT. 2009. ¿Cómo podemos mejorar la finca cafetalera en la cuenca? Managua, Nicaragua, CATIE. 71 p. (Capacitación agrícola - guías).
- Vos, VA; Vaca, O; Cruz, A. (eds). 2015. *Sistemas agroforestales en la Amazonía boliviana. Una valoración a sus múltiples funciones a partir de estudios de caso*. La Paz, Bolivia, CIPCA. 188 p. (Cuadernos de Investigación 82).
- Walker, B; Kinzig, A; Langridge, J. 1999. Original articles: plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 22:95-113.
- Wright, I. J; Reich, P. B; Westoby, M; Ackerly, D. D; Baruch, Z; Bongers, Bares, J; Bares, C; Chapin, T; Cornelissen, HC; Diemer, M; Flexas, J; Garnier, E; Groom, P; Gulias, J; Hikosaka, K; Lamont, B. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428(6985):821-827.
- Young, A. 1997. *Agroforestry for soil management*. 2 ed. Wallingford,UK, CAB International.
- Zomer, RJ; Trabucco, A; Coe, R; Place, F; van Noordwijk, M; Xu, JC. 2014. *Trees on farms: an update and reanalysis of agroforestry's global extent and socio-ecological characteristics (en línea)*. Bogor, Indonesia, World Agroforestry Centre (ICRAF) Southeast Asia Regional Program (Working Paper 179). Disponible en DOI: 10.5716/ WP14064.PDF.

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

Resumen

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

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

Abstract

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

Keywords: Functional diversity, ecosystem processes, multivariate analysis.

1. Introducción

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

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

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

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

2. Metodología

2.1. Área de estudio

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

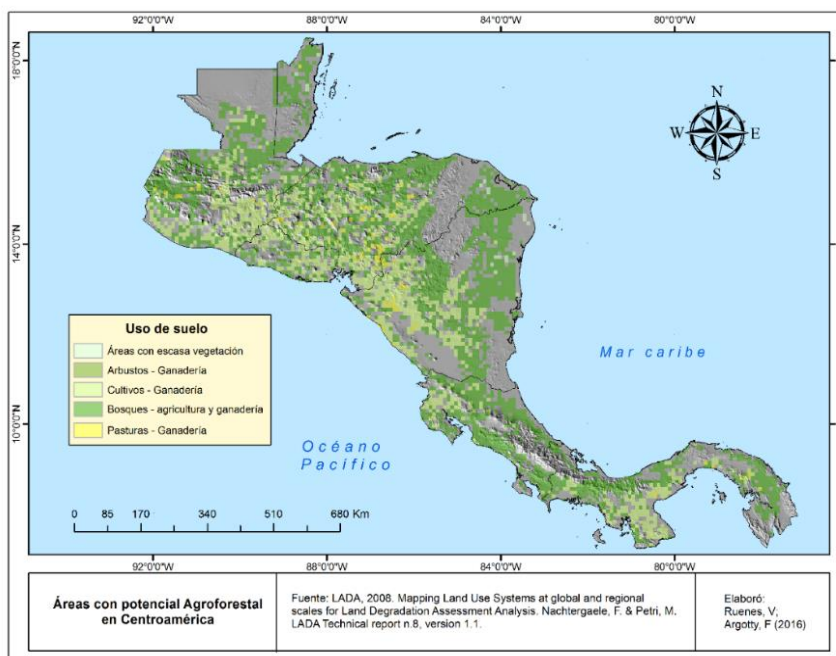


Figura 2. Áreas con potencial agroforestal en Centroamérica.

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

2.2. Bases de datos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2.4. Identificación de tipos funcionales de plantas

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

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

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

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

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

4. Resultados

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

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

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

Clasificación funcional

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

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

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

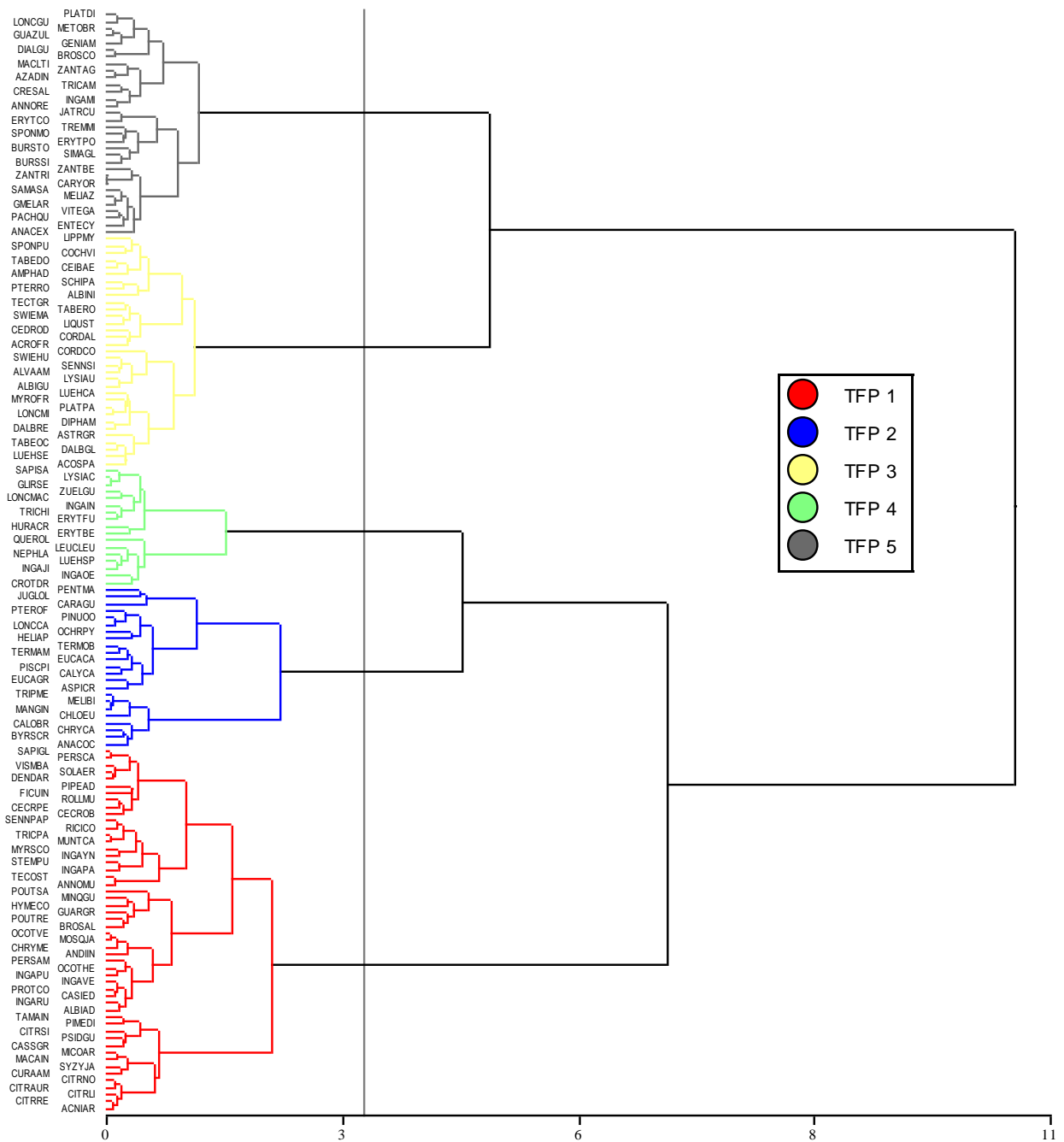


Figura 3. Dendrograma obtenido por medio de un análisis de conglomerados jerárquicos (similitud de Gower transformada a distancia y método de Ward), usando seis rasgos cuantitativos (área foliar específica, contenido de nitrógeno y fósforo foliar, densidad de madera, altura máxima y peso semillas) y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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

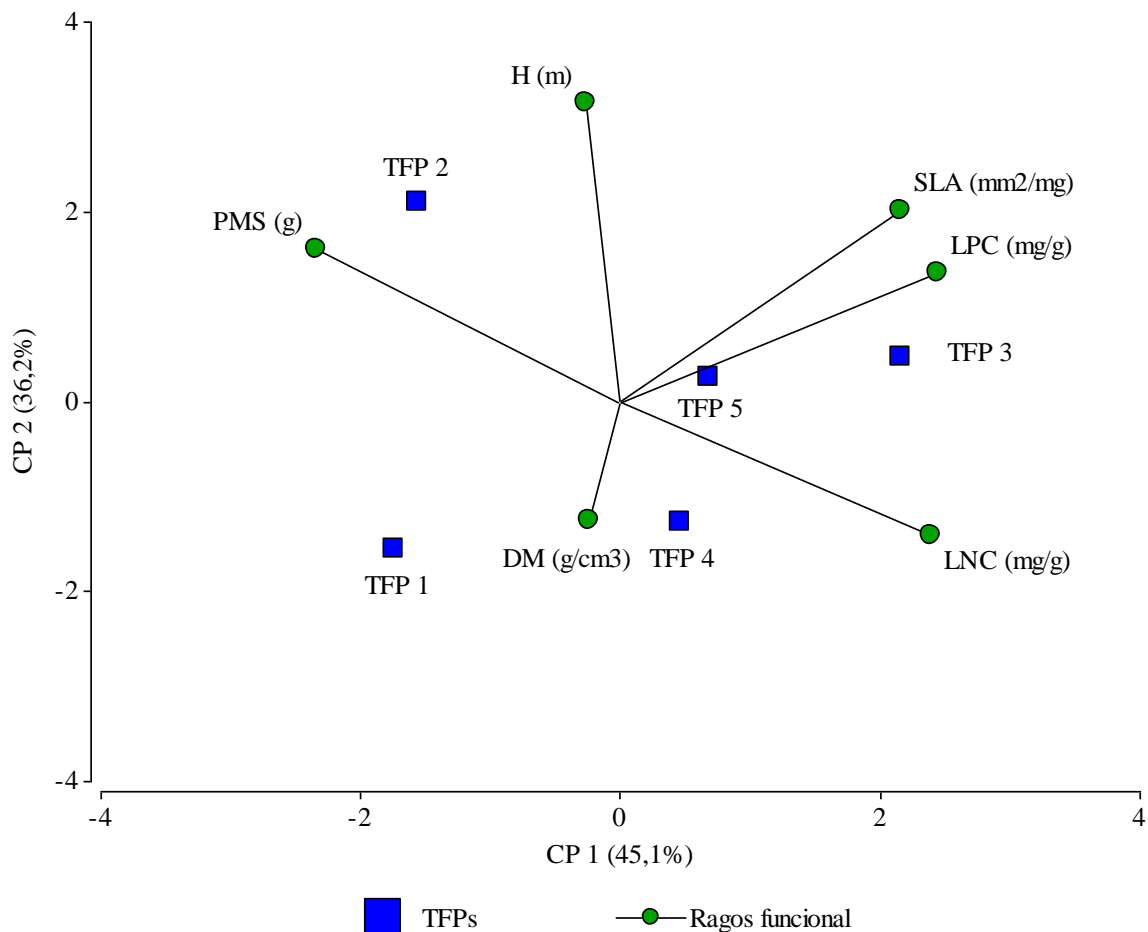


Figura 4. Biplot obtenido mediante el análisis de componentes principales con los rasgos cuantitativos (*SLA*= área foliar específica, *LNC*=contenido de nitrógeno foliar, *LPC*=contenido de fósforo foliar, *DM*=densidad de madera, *H*=altura máxima, *PMS*=peso de mil semillas) y los tipos funcionales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

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

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

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

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

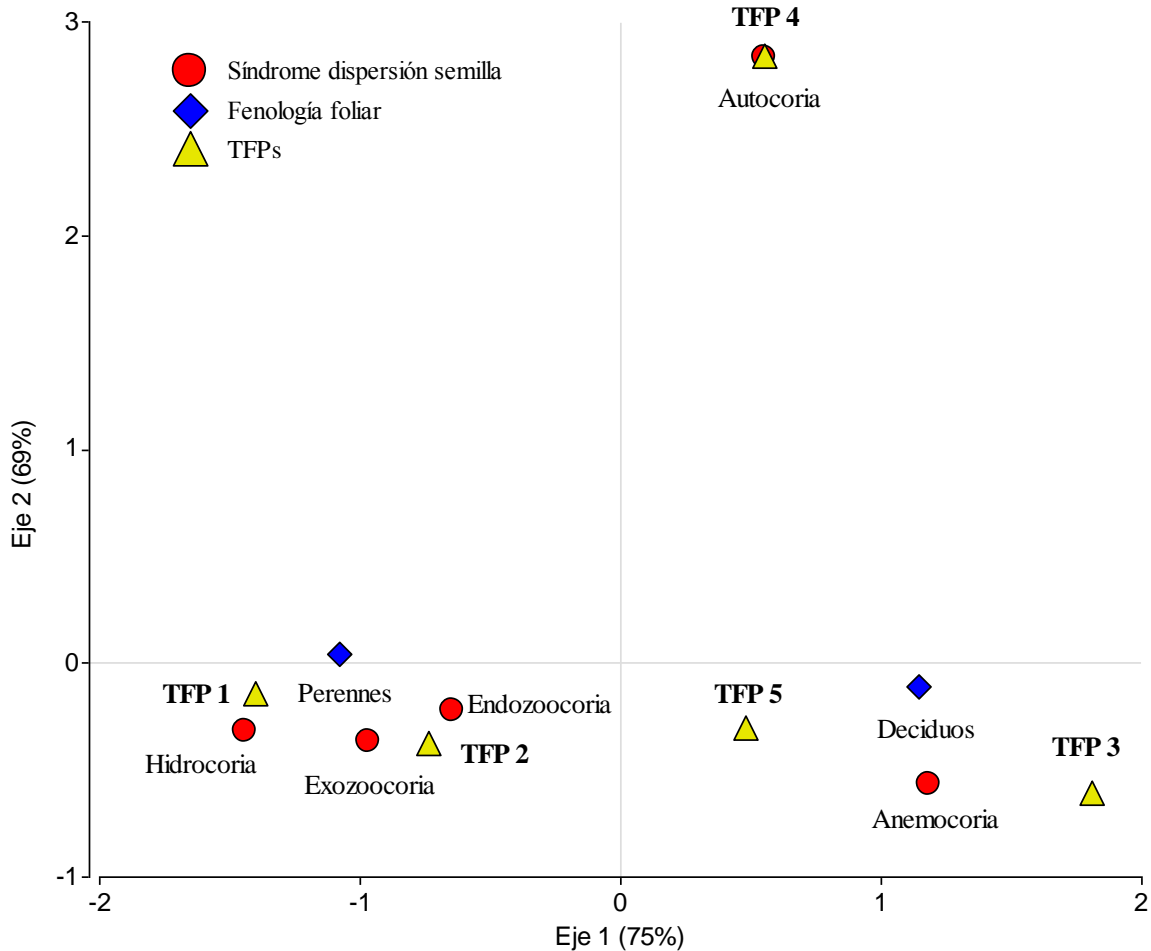


Figura 5. Biplot obtenido del análisis de correspondencia múltiples entre los rasgos fenología foliar (perennifolio y deciduo) y mecanismos de dispersión de semilla (autocoria, endozoocoria, exozoocoria, hidrocoria y anemocoria) y los TFP de 162 especies presentes en SAF de Centroamérica.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

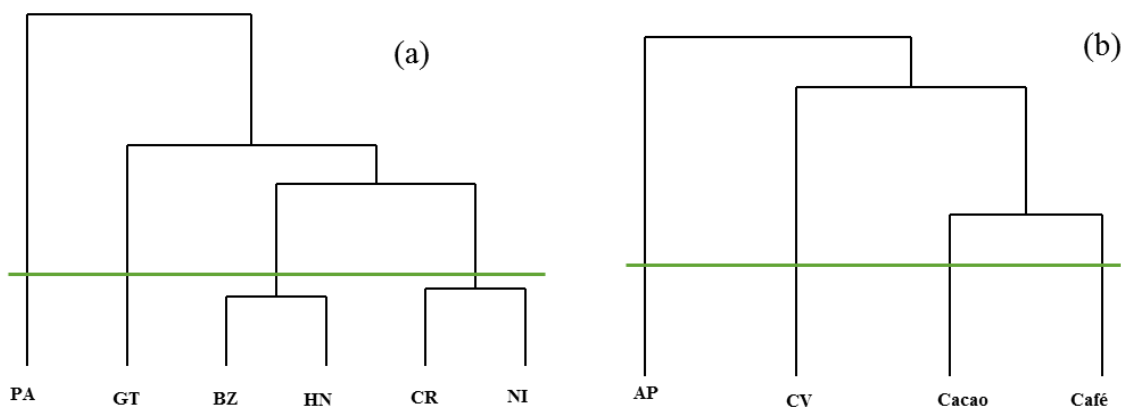


Figura 6. Dendrogramas mostrando los grupos formados con la prueba DGC multivariada ($p<0,005$), método Ward, distancia Euclidea, para los países (a) y para los sistemas agroforestales (b)

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

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

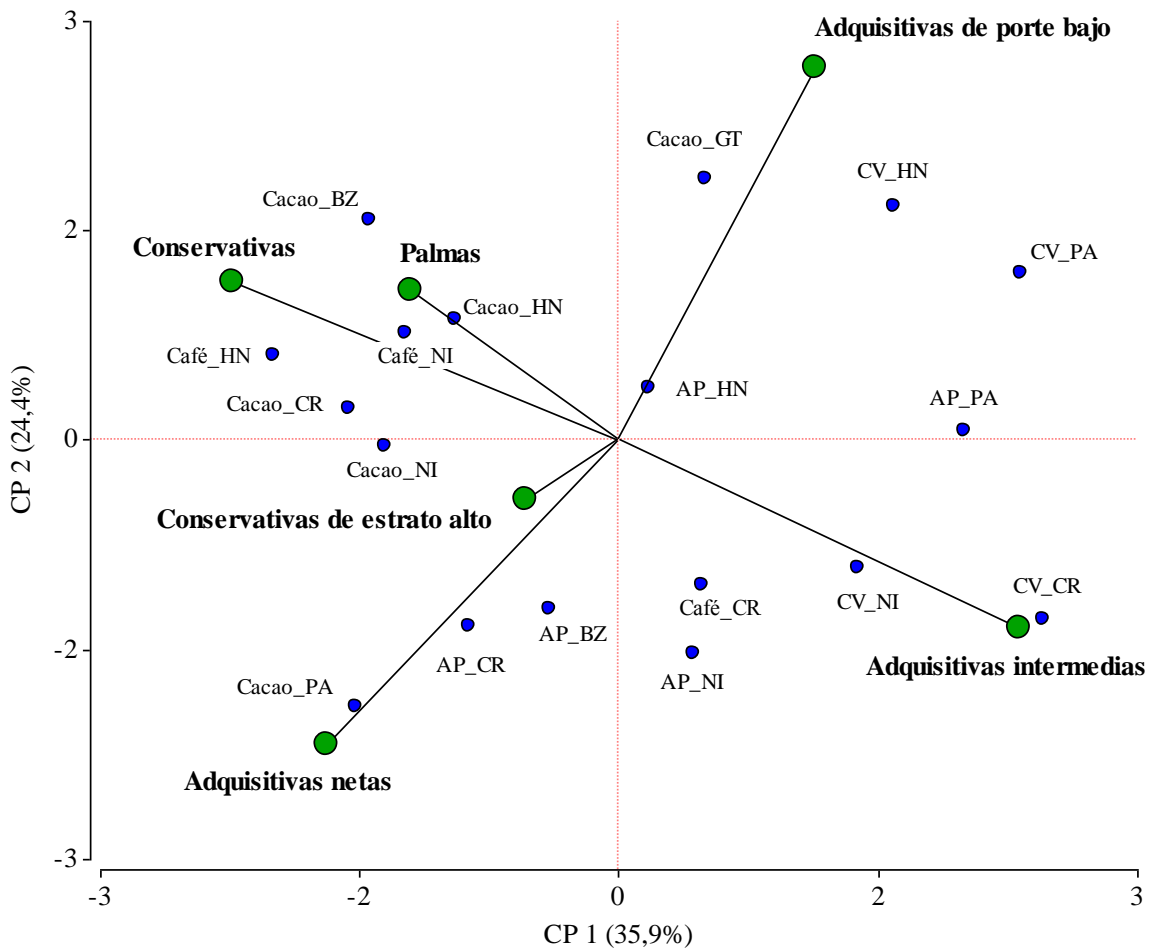


Figura 7. Biplot obtenido mediante el análisis de componentes principales usando las frecuencias relativas de cada TFP en los SAF de cada país (CR=Costa Rica, GT=Guatemala, HN=Honduras, NI=Nicaragua, PA=Panamá, AP= árboles en potreros y CV= cerca viva)

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

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

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

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

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

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

5. Discusión

Tipos funcionales de plantas, procesos ecológicos y servicios ecosistémicos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

6. Conclusiones

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

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

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

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

7. Referencias

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

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

- Gutiérrez, E; Frenkel, C. 2003. *Perspectivas de la biodiversidad en Centroamérica. Una primera aproximación al análisis de un tema prioritario*. San José, Costa Rica, Universidad de Costa Rica. 108p.
- Hooper, D U; Chapin III, F; Ewel, J; Hector, A; Inchausti, P; Lavorel, S; Lawton, J; Lodge, D; Loreau, M; Naeem, S. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Jaccard, P. 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bulletin Society Vaudoise Science Natural* 44:223-270.
- Jones, DL. 1995. *Palms Throughout the World*. Washington, D.C., Smithsonian Institution Press. 410 p.
- Kattge, J; *et ál.* 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905–2935.
- Kühner, A; Kleyer, M. 2008. A parsimonious combination of functional traits predicting plant response to disturbance and soil fertility. *Journal of Vegetation Science* 19(5):681-692.
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 165:545-556.
- Lavorel, S; Touzard, B; Lebreton, JD; Clement, B. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Ecológica* 19(3):227-240.
- Leishman, MR; Westoby, M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* 8(2):205-214.
- Lorenzo, L; Pérez-Harguindeguy, N; Casanoves, F; Adalardo Oliveira, A. 2014. Recovering from forest-to-pasture conversion: leaf decomposition rates in Central Amazonia, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 30: 93-96.
- MEA (Millenium Ecosystem Assessment). 2005. *Ecosystems and human well-being: Biodiversity Synthesis*. Washington, DC, Estados Unidos, World Resources Institute. 31 p.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, MS; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE; Urcelay, C; Veneklaas, EJ ; Reich, PB; Poorter, L; Wright, IJ; Ray, P; Enrico, L; Pausas, JG; de Vos, AC ; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, JG; Thompson, K; Morgan, HD; ter Steege, H; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, MV; Conti, G; Staver, AC; Aquino, S; Cornelissen, JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 613:167
- Petchey, OL; Gaston, KJ. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos* 1168:1422-1426.
- Pla, L; Casanoves, F; Di Rienzo, J. 2012. Functional diversity indices. *Quantifying Functional Biodiversity*. Netherlands, Springer. p. 27-51.
- Reich, PB; Walters, MB; Ellsworth, DS. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological monographs* 62(3):365-392.
- Rich, PM. 1987. Mechanical Structure of the Stem of Arborescent Palms. *Botanical Gazette* 148(1):42-50.

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

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

Resumen

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

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

Abstract

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

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

Keywords: Diversity functional indexes, community weighted meanmain components.

1. Introducción

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

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

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

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

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

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

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

2. Metodología

2.1. Bases de datos

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

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

Las bases de datos de estos inventarios provienen de 12 fuentes, con un total de 33 autores que proporcionan información de 46 regiones y 328 localidades centroamericanas, para un total de 705 productores y 2 546 parcelas. En los metadatos iniciales de los inventarios forestales se identificaron 535 especies de las cuales se seleccionaron un total de 187 que representaban el 90% de la abundancia por país y SAF. A partir de esta lista se estructuró la base *Agroforestry Tree Functional Traits*, utilizando el software de Microsoft Access 2013; se buscó información de rasgos funcionales clasificados en siete grupos (toda la planta, requerimientos ambientales, rasgos de la hoja, fenología y reproducción, semillas y frutos y rasgos de madera). La mayor parte de la información sobre estos rasgos proviene de una revisión de literatura exhaustiva (Anexo 1), que fue completada por medio de metadatos de diferentes fuentes bibliográficas como la base de datos de rasgos funcionales de plantas *TRY* (Kattge et ál. 2011) y bases de datos de rasgos funcionales de diferentes estudios de maestría realizados por CATIE en la región.

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

2.2. Elección de especies y parcelas

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

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

2.3. Elección de rasgos funcionales

De la base *Agroforestry Tree Functional Traits* se seleccionaron cinco rasgos funcionales cuantitativos: el área específica foliar, el contenido de nitrógeno y fósforo foliar, la densidad específica de madera y la altura máxima de la planta. Estos rasgos han sido usados por diferentes autores para la evaluación de las propiedades y provisión de servicios ecosistémicos, principalmente la regulación del clima a través de la captura y almacenamiento de carbono (Cornelissen et ál. 2003; Diaz et ál. 2007; Bouroncle y Finegan 2011) y la fertilidad del suelo a través de descomposición, ciclado de nutrientes y acumulación de materia orgánica (Cornelissen et ál. 2003; Esquivel 2013).

2.4. Determinación de los índices de diversidad funcional

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

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

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

2.5. Estimación de las medias ponderadas de la comunidad

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

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

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

3. Resultados

Índices de diversidad funcional (IDF)

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

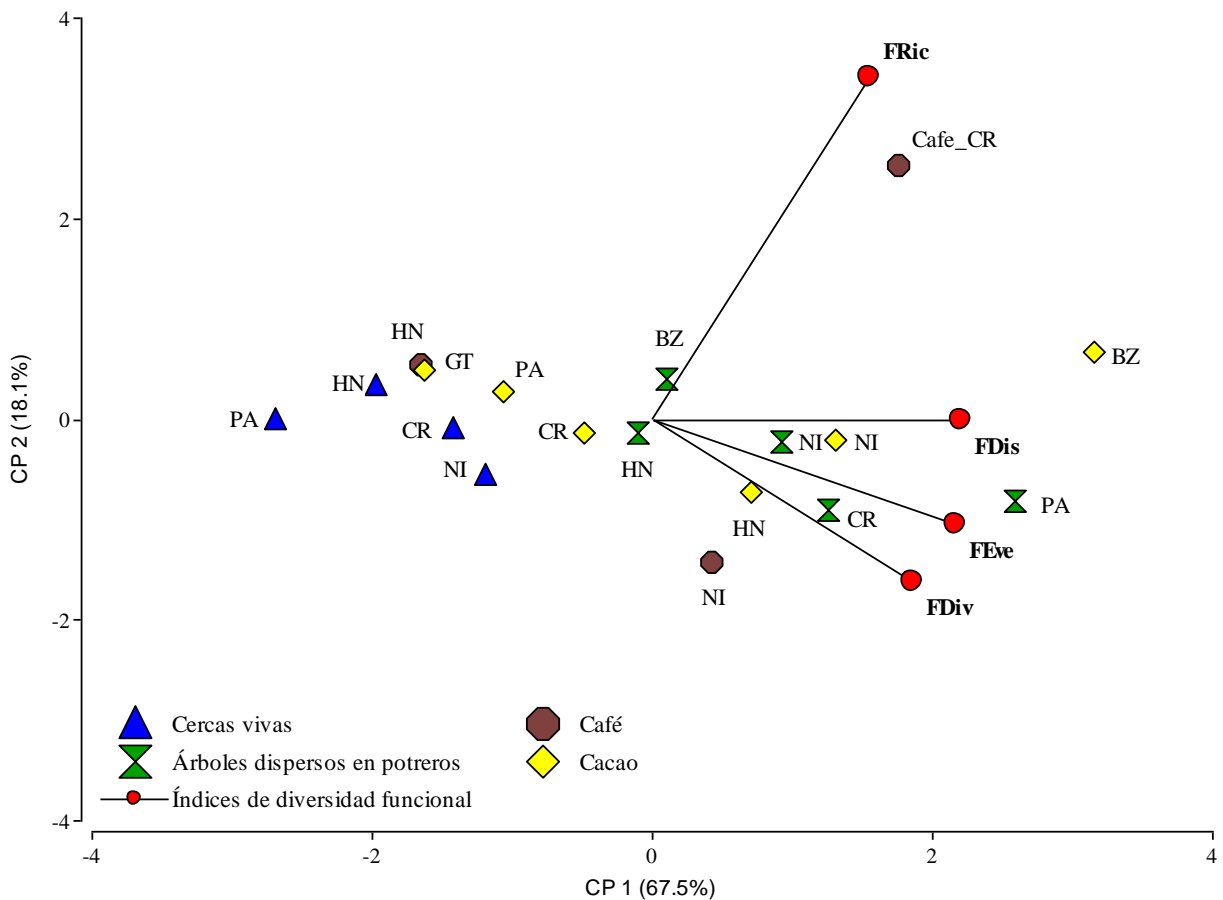


Figura 8. Biplot obtenido mediante el análisis de componentes principales con los IDF (FRic= riqueza funcional, FEve= equidad funcional, FDiv= divergencia funcional multirasgo (FDiv) y FDis= dispersión funciona) en los SAF y los países (CR=Costa Rica, GT=Guatemala, HN=Honduras, NI=Nicaragua, PA=Panamá).

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

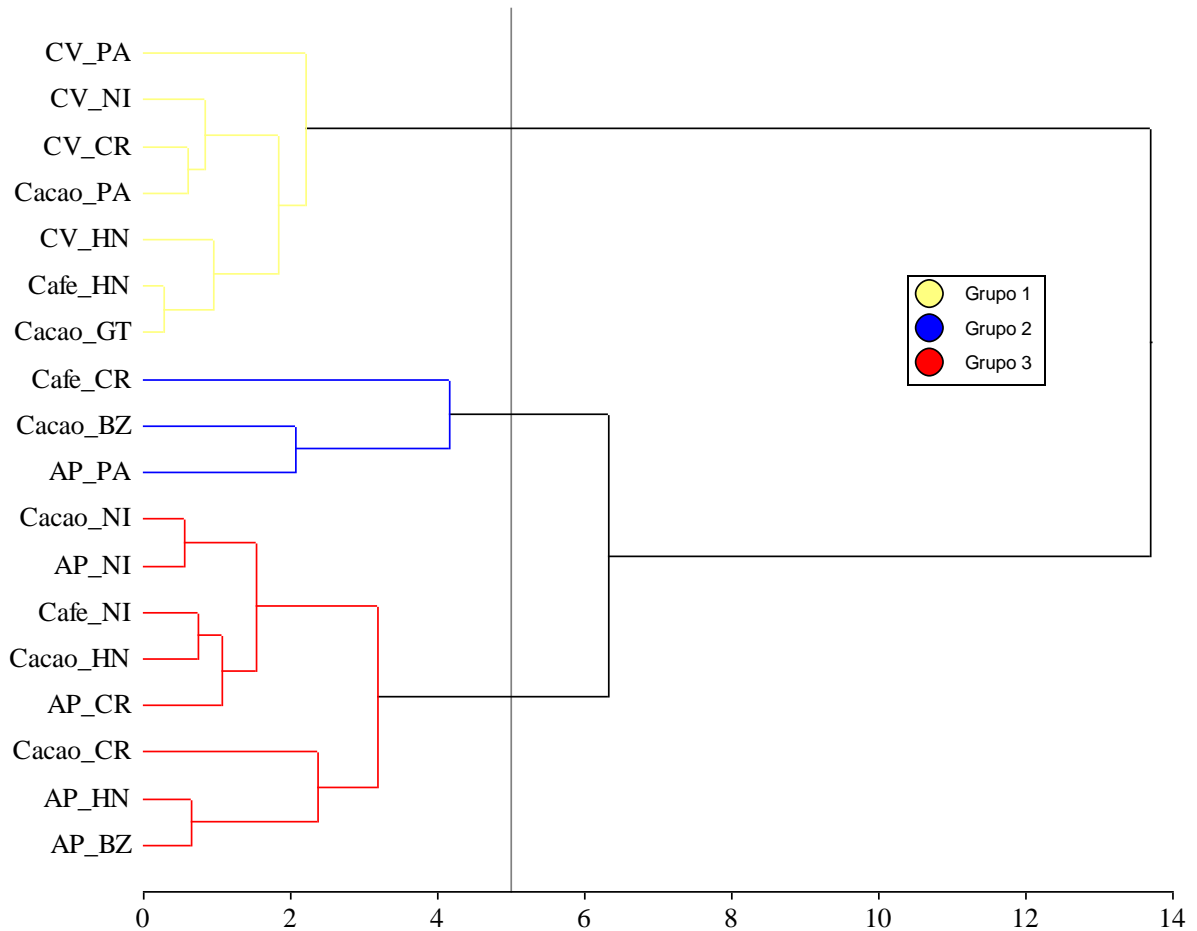


Figura 9. Dendrograma obtenido por medio de un análisis de conglomerados jerárquicos (distancia Euclídea y método de Ward) usando los IDF ($FRic$ = riqueza funcional, $FRic$ = riqueza, $FEve$ = equidad funcional, $FDiv$ = divergencia funcional multirasgo ($FDiv$) y $FDis$ = dispersión funcional).

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

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

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

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

Medias ponderadas de la comunidad

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

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

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

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

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

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

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

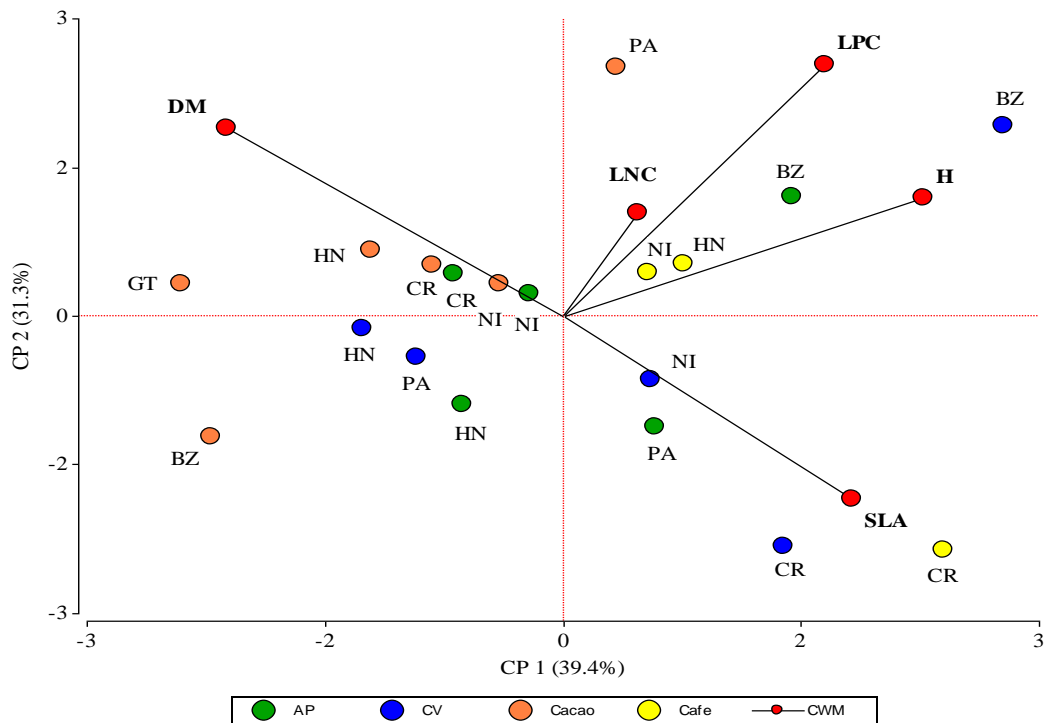


Figura 10. Análisis de componentes principales con las CWM=medias ponderadas de la comunidad de los rasgos funcionales (SLA= área foliar específica, LNC=contenido de nitrógeno foliar, LPC=contenido de fósforo foliar, DM=densidad de madera, H=altura máxima) y la combinación de SAF y país (CR=Costa Rica,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

4. Discusión

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

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

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

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

En nuestro estudio, el SAF con mayor abundancia de especies arbóreas fueron las pasturas, debido probablemente a que la mayoría de los árboles en potreros de la región centroamericana provienen de regeneración natural y, en una menor proporción, son plantados (Ibrahim y Pezo 2012). La permanencia de los árboles en las pasturas depende del interés del productor, ya sea para sombra del ganado, forraje o producción de madera entre otros (De Sousa et ál. 2015). Por lo anterior en la mayoría de los casos, las especies más frecuentes en las pasturas centroamericanas tienen características funcionales similares; por ejemplo, *C. alliodora*, *Guazuma ulmifolia* y *Enterolobium cyclocarpum* tienen áreas foliares específicas de 10,64 mm² mg⁻¹, 11,43 mm² mg⁻¹ y 11,78 mm² mg⁻¹, respectivamente y densidades de madera de 30 g cm⁻³, 26 g cm⁻³ y 34,38 g cm⁻³. Esta similitud de rasgos funcionales de estas especies responde a la tendencia de la diversidad funcional de este SAF obtenida en nuestros resultados. Por su parte, los altos valores de los índices

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

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

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

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

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

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

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

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

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

5. Conclusiones

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

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

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

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

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

6. Referencias

- Alonzo, Y; Ibrahim, M. 2001. Potential of silvopastoral system for economic dairy production in Cayo, Belize and constraints for their adoption. In Ibrahim M. (ed). Silvopastoral systems for restoration of degraded tropical pasture ecosystems. International Symposium on Silvopastoral System (2001, San José, CR). Memorias. p. 465-470.
- Andrade, HJ; Ibrahim, M. 2003. ¿Cómo monitorear el secuestro de carbono en los sistemas silvopastoriles? *Agroforestería en las Américas* 1039(40):109-116.
- Arce, N; Ortiz, E; Villalobos, M; Cordero, S. 2008. Existencias de carbono en charrales y sistemas agroforestales de cacao y banano de fincas indígenas bribri y cabécar de Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* no. 46:30-33.
- Beer, J; Harvey, C; Ibrahim, M; Harmand, JM; Somarriba, E; Jiménez, F. 2003. Servicios ambientales de los sistemas agroforestales. *Agroforestería en las Américas* 10(37-38):80-87.
- Bouroncle, C; Finegan, B. 2011. Tree regeneration and understory woody plants show diverse responses to forest–pasture edges in Costa Rica. *Biotropica* 435:562-571.
- Camero, A; Ibrahim, M; Kass, M. 2001. Improving Rumen Fermentation and Milk Production with Legume-Tree Fodder in the Tropics. *Agroforestry Systems* 51:157-166.
- Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo JA. 2011a. Diversidad funcional y servicios ecosistémicos en: valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 2011. 84 p. (Serie técnica. Informe técnico/ CATIE; no.384).
- Casanoves, F; Pla, L y Di Rienzo, JA. 2011b. FDiversity: a softwar package for the integrated analysis of funcional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(3):233-237.
- Celentano, D; Zahaw, RA; Finegan, B; Casanoves, F; Ostertag, R; Cole, RJ; Holl, KD. 2011. Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto de diferentes modelos en la producción, acumulación y descomposición de hojarasca. *Biología Tropical* 59 (3). (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744).
- Cerda, R; Deheuvels, O; Calvache, D; Niehaus, L; Sáenz, Y; Kent, J; Vilchez, S, Villota, A; Martinez, C; Somarriba, E. 2014. Contribution of cocoa agroforestry systems to family income and domestic consumption: looking toward intensification. *Agrofor Syst* 88(6):957-981. doi: 10.1007/s10457-014-9691-8.
- Chapin III, FS; Zavaleta, ES; Eviner, VT; Naylor, RL; Vitousek, PM; Reynolds, HL; Hooper, DU; Lavorel, S; Sala, OE; Marck, M; Hobbie, SE; Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 4056783:234-242.
- Chave, J; Muller-Landau, HC; Baker, TR; Easdale, TA; Steege, Ht y Webb, CO. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications* 166:2356-2367.

- Concha, JY; Alegre, JC; Pocomucha, V. 2007. Determinación de las reservas de carbono en la biomasa aérea de sistemas agroforestales de *Theobroma cacao* L. en el departamento de San Martín, Perú. *Ecología Aplicada* 6(1-2), 75-82.
- Córdova-Tapia, F; Zambrano, L. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Revista Ecosistemas* 24(3):78-87.
- Cornelissen, J; Lavorel, S; Garnier, E; Diaz, S; Buchmann, N; Gurvich, D; Reich, P; Ter Steege, H; Morgan, H y Van Der Heijden, M. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 514:335-380.
- De Sousa, K; Detlefsen, G; De Melo, E; Filho, V; Tobar, D y Casanoves, F. 2015. Timber yield from smallholder agroforestry systems in Nicaragua and Honduras. *Agroforestry Systems* 90(2):207-218.
- Díaz, S; Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 1611:646-655.
- Díaz, S; Fargione, J; Chapin, FS; Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 48:1300-1305.
- Díaz, S; Lavorel, S; de Bello, F; Quétier, F; Grigulis, K; Robson, M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:20684-20689.
- Díaz, S; Kattge, J; Cornelissen, JH; Wright, IJ; Lavorel, S; Dray, S; Reu, B; Kleyer, M; Wirth, C; Prentice, IC; Garnier, E; Bönsch, G; Westoby, M; Poorter, H; Reich, P; Moles, A; Dickie, J; Gilson, A; Zanne, A; Chave, J; Wright, J; Sheremet, S; Jactel, H; Baraloto, C; Cerabolini, B; Pierce, S; Shipley, B; Kirkup, D; Casanoves, F; Joswig, J; Günther, A; Falczuk, V; Rüger, N; Mahech, D y Gorné, L. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529(7585):167-171.
- Di Rienzo JA; Casanoves F; Balzarini MG; Gonzalez L; Tablada M; Robledo, CW. InfoStat versión 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Disponible en <http://www.infostat.com.ar>.
- Esquivel, MJ. 2013. Vegetative and dispersal functional niches of tree species in seasonal tropical pastures (No. Thesis E77pl). CATIE, Turrialba (Costa Rica) Bangor University, Bangor (Reino Unido).
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, Italia). 2015. Promoviendo la agroforestería en la agenda política – Una guía para tomadores de decisiones. Roma, Italia. 45p. (Documentos de trabajo en agroforestería, no. 1).
- Fearnside, PM. 1997. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 90:59-87.
- Gabriel, KR. 1971. Biplot display of multivariate matrices with application to principal components analysis. *Biometrika* 58:453-467.

- Garnier, E; Cortez, J; Bille's, G; Navas, ML; Roumet, C; Debussche, M; Laurent, G; Blanchard, A; Aubry, D; Bellmann, A; Neill, C; Toussain, JP. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9):2630–2637.
- Garnier, E; Cortez, J; Billès, G; Navas, M-L; Roumet, C; Debussche, M; Laurent, G; Blanchard, A; Aubry, D; Bellmann, A; Neill, C; Toussaint, J-P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(9):2630-2637.
- Gockowski, J; Sonwa, D. 2008. Biodiversity and smallholder cocoa production systems in West Africa., Sustainable tree crop program, Working paper series 6 (Version January. International Institute of Tropical Agriculture (IITA), Accra, p 21
- Grime, J. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystem: immediate filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902-910
- Harvey, CA.; Villanueva, C; Villacís, J; Chacón, M; Muñoz, D; López, M; Ibrahim, M; Taylor, R; Martínez, JL; Navas, A; Sáenz, J; Sánchez, D; Medina, A; Vílchez, S; Hernández, B; Pérez, A; Ruiz, A; López, F; Lang, I; Kunth, L; Sinclair, FL. 2005. Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes in Central America. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 111:200-230.
- Harvey, CA; Tucker, NI; Estrada, A. 2004. Live fences, isolated trees, and windbreaks: tools for conserving biodiversity in fragmented tropical landscapes. *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington, DC, 261-289.
- Hooper, D; Vitousek, P. 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* 68:121–149.
- Hooper, DUF; Chapin, S; Ewel, JJ; Hector, A; Inchausti, P; Lavorel, S; Lawton, JH; Lodge, DM; Loreau, M; Naeem, S; Schmid, B; Setälä, H; Symstad, AJ; Vandermeer, J; Wardle, DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Ibrahim, M; Pezo, D. 2012. Producción de madera en sistemas agroforestales de Centroamérica. Detlefsen, G y Eduardo Somarriba, E (eds). Turrialba, Costa Rica, CATIE. 244 p. (Serie técnica. Manual técnico no. 109).
- Imbach, AC; Fassbender, HW; Beer, JW; Borel-Béguin, R; Bonnemann, A. 1989. Sistemas agroforestales de café (*Coffea arabica*) con laurel (*Cordia alliodora*) y café con poró (*Erythrina poeppigiana*) en Turrialba, Costa Rica. VI. Balances hídricos e ingreso con lluvia y lixiviación de elementos nutritivos. *Agroforestry systems of coffee with Cordia alliodora and coffee with Erythrina poeppigiana in Costa Rica. VI. Water balance and leaching of nutrients*. Turrialba 39(3):400-414.
- Kattge, J et ál. 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905–2935.
- Laliberté, E; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299-305.

- Lavorel, S. Grigulis, K. McIntyre, S. Williams, N. S. Garden, D. Dorrough, J. Berman, S. Quétier, F. Thébaud, A. Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field - methodology matters! *Functional Ecology* 22:134- 147.
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 165:545-556.
- Lorenzo, L; Pérez-Harguindeguy, N; Casanoves, F; Adalardo Oliveira, A. 2014. Recovering from forest-to-pasture conversion: leaf decomposition rates in Central Amazonia, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 30:93-96. Disponible en doi: 10.1017/S0266467413000771.
- Martínez, A; DeClerck, F; Vierling, K; Leal, L; Vílchez, S; Avelino, J. Bird functional diversity supports pest control services in a Costa Rican coffee farm. (en línea). 2016. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 235:277-288. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2016.10.029>.
- Mason, NWH; Mouillot, D; Lee, WG; Wilson, B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118.
- McGill, BJ; Enquist, BJ; Weiher, E; Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178–185.
- Medina, A; Harvey, CA; Sánchez, D; Vílchez, S; Hernández, B. 2007. Bat diversity and movement in a Neotropical agricultural landscape. *Biotropica* 39(1):120–128.
- Montagnini, F; Somarriba, E; Murgueitio, E; Fassola, H; Eibl, B. 2015. *Sistemas agroforestales. Funciones productivas, socioeconómicas y ambientales*. Turrialba, Costa Rica, CATIE. Editorial CIPAV, Cali, Colombia. 454 p. (Serie técnica. Informe técnico, no. 402).
- Niehaus, L. 2011. Contribution of cacao (*Theobroma cacao*) agroforestry systems to the household economy of smallscale producers in Central America: the case of Bocas del Toro, Panama. Thesis, Norwegian University of Life Sciences, Oslo, p 76
- Pakeman, RJ. 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology* 99(5):1143-1151.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, MS; Cornwell, WK; Craine, JM; Gurvich, DE; Urcelay, C; Veneklaas, EJ ; Reich, PB; Poorter, L; Wright, IJ; Ray, P; Enrico, L; Pausas, JG; de Vos, AC ; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, JG; Thompson, K; Morgan, HD; ter Steege, H; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, MV; Conti, G; Staver, AC; Aquino, S y Cornelissen, JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 613:167
- Pla, L; Casanoves, F; Di Rienzo, J. 2012. Functional diversity indices. *In Quantifying Functional Biodiversity* Netherlands, Springer. p. 27-51.
- Ramírez, LR; Casanoves, F; Harvey, CA; Chacón, M; Soto, G; DeClerck, F. 2011. Efecto de la diversidad arbórea y la distancia al bosque de los sistemas silvopastoriles sobre la

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

- Villéger, S; Mason, NW; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290-2301.
- Walker, B; Kinzig, A; Langridge, J. 1999. Original articles: plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2:95-113.
- Ward, JH. 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association* 58:236-244.
- Wright, I; Reich, P; Westoby, M; Ackerly, D; Baruch, Z; Bongers, F; Bares, J; Chapin, T; Cornelissen, J; Diemer, M; Flexas, J; Eric Garnier, E; Groom, P; Gulias, J; Hikosaka, k; Lamont, B; Lee, T; Lee, W; Lusk, C; Midgley, J; Navas, M; Niinemets, U; Oleksyn, J; Osada, N; Poorter, H; Poot, P; Prior, L; Pyankov, V; Roumet, C; Thomas, S; Tjoelker, M; Veneklaas, E; Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428(6985):821-827.
- Zomer, RJ; Trabucco, A; Coe, R; Place, F; van Noordwijk M; Xu, JC. 2014. Trees on farms: an update and reanalysis of agroforestry's global extent and socio-ecological characteristics (en línea). Bogor, Indonesia, World Agroforestry Centre (ICRAF) Southeast Asia Regional Program. (Working Paper 179). Disponible en DOI: 10.5716/ WP14064.

Anexos

Anexo 1. Fuentes bibliográficas de información para la base “*Agroforestry Functional Traits Data*”

- Agbede, JO. 2006. Characterisation of the leaf meals, protein concentrates and residues from some tropical leguminous plants. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 86(9): 1292-1297 doi: 10.1002/jsfa.2491.
- Alfred E. Hartemink y JN. Sullivan. 2001. Leaf litter decomposition of *Piper aduncum*, *Gliricidia sepium* and *imperata cylindrica* in the humid lowlands of Papua New Guinea. *Plant and Soil* 230: 115–124.
- Angeli, A.; Barrichelo, LEB.; Muller, PH. 2014. Identificação de espécies florestais. Available in: <http://www.ipef.br/identificacao>
- Aquino, S. 2009. Impactos humanos en la provisión de servicios ecosistémicos por bosques tropicales muy húmedos: un enfoque de ecología funcional.
- Base de datos de la tesis de Sandro Aquino. Available in: <http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A5400E/A5400E.PDF>
- Arellano-Rodríguez, JA; Flores-Guido, JS; Tun-Garrido, J; Cruz-Bojórquez, MM. 2003. Nomenclatura, forma de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense* 20: 1–815. VMGcMuPCsAToyoGoBA&ved=
- Arenas, F; Hernández, A R; Terrazas, T; Castañeda, C. 2012. La madera de cinco especies de *Zanthoxylum* L. (Rutaceae) con distribución en México. *Madera y bosques*, 18(1), 43-56.
- Arguello, V. 1984. Especies para leña: arbustos y árboles para la producción de energía. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 344 p. (Firewood Crops. Shrubs and Tree Species for Energy Production) (1).
- Ashburner, G. R. 1995. Reproductive biology of coconut palms. In *Lethal Yellowing: Research and Practical Aspects* (pp. 111-121). Springer Netherlands.
- Baraloto, C; Hardy, OJ; Paine, CET; Dexter, KG; Cruaud, C; Dunning, LT; Gonzalez, MA; Molino, JF; Sabatier, D; Savolainen, V; Chave, J. 2012. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree commun.
- Barwick, M. 2004. *Tropical & Subtropical Trees: A Worldwide Encyclopaedic Guide*. Anton van der Shans ed. London, United Kingdom, Thames & Hudson. 484 p.
- Base de datos de la tesis de Marlon Wilfredo Sotelo Reyes.
- Bawa et ál. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms
- Bawa, KS. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, 85-92.
- Bayuelo-Jiménez, J S, Alcantar, R N; Ochoa, I. 2007. Sapote mamey [*Pouteria sapota* (Jacquin) H.E. Moore & Stearn]: A potential fruit crop for subtropical regions of Michoacan, Mexico. *Can. J. Plant Sci.* 87: 537–544.
- Benitez, R; Montesinos, L. 1988. *Catálogo de Cien Especies Forestales de Honduras: Distribución, Propiedades y Usos*. ENASCIFOR. Tegucigalpa, Honduras. 216pp.

- Berne, DF. 2010. Determinación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs) en bosques secundarios dentro de un gradiente altitudinal y su relación con variables bioclimáticas. Base de datos de la tesis de Diego Fernando Berneo Estrella. Ava
- Betancourt, SA. 2000. Árboles maderables exóticos en Cuba. Juan Valdés Montero ed. La Habana, Cuba, Editorial Científico-Técnica. 352 p.
- Boshier D. 2012. Devising options for conservation of two tree species outside of forests. In Forest Genetic Resources Training Guide. Edited by D. Boshier, M. Bozzano, J. Loo, P. Rudebjer. Bioversity International, Rome, Italy.
- Boshier, DH, Chase, MR; Bawa, KS. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 2. Mating system. *American Journal of Botany*, 476-483.
- Brito, SF. 2012. BIOMETRIA, MORFOLOGIA, ARMAZENAMIENTO DE SEMENTES E CRESCIMENTO INICIAL DE *Acnistus arborescens* (L.) Schlecht. M.Sc. Thesis. Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Brazil. Available in: <http://www.solanaceasnobrasil.com/britto2012.pdf>
- Bucheli, PE. 2011. Evaluación de los rasgos funcionales radicales de especies arbóreas en sistemas silvopastoriles en relación con el contenido de humedad del suelo en Rivas, Nicaragua. Base de datos de la tesis de grado de Pilar Eugenia Bucheli Leon.
- Bullock, SH. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 287-301.
- Bullock, SH. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 287-301.
- Burns, RM; Mosquera, M; Whitmore, JL; Service, U.S.F.; Commission, N.A.F.; Canada, C.N.R. 1998. Árboles Útiles de la Región Tropical de América Del Norte. U.S. Department of Agriculture, Forest Service. Available in: <http://books.google.co.cr/books>
- CALFLORA. 2014. Information on wild California plants for conservation, education, and appreciation. Available in: <http://www.calflora.org/>
- Calvi, GP. 2015. ARMAZENAMIENTO DAS SEMENTES RECALCITRANTES DE *Eugenia stipitata* MCVAUGH: ASPECTOS TECNOLÓGICOS E FISIOLÓGICOS. PhD. Thesis. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia. Brazil
- Cárdenas, D; Salinas, N; Colorado, JJ; Duarte, L; Valencia, SF; Hernández, RR; Martínez, RV; Aguilar, L; Segura, R; Impresos, PF. 2007. Libro rojo de plantas de Colombia. Volumen 4. Especies maderables amenazadas: Primera parte. Instituto de
- Carneiro et ál. 2011. Effects of selective logging on the mating system and pollen dispersal of *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae) in the Eastern Brazilian Amazon as revealed by microsatellite analysis
- Carranza, E. 2005. FLORA DEL BAJÍO Y DE REGIONES ADYACENTES. Available in: <http://www1.inecol.edu.mx/publicaciones/resumeness/FLOBA/Sapotaceae132.pdf>
- Cascante, A; Quesada, M, Lobo, J J; Fuchs, E A. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation biology*, 16(1), 137-147.

- Ceccon, E y Hernández, P. 2009. Seed rain dynamics following disturbance exclusion in a secondary tropical dry forest in Morelos, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 57(1-2), 257-269.
- Chamberlain, JR; Galwey, NW; Simons, AJ. 1995. Population Structure in *Gliricidia sepium* (Leguminosae) as Revealed by Isozyme Variation. *Silvae Genetica* (1996) 45 (2/3) 112-118
- Chan, AM. 2010. Diversidad florística y funcional a través de una cronosecuencia de la selva mediana subperennifolia en la zona de influencia de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. Base de datos de la tesis de Albert Maurilio Chan Dzul.
- Chang, J; Lobo, S; Quesada, A; Cerén, JG; Lara, LR; Mejivar, JE; Ruiz, I; Raymond, P; Mejía, T; Coronado, I; Chizmar, CV; Correa, M. 2009. Plantas comestibles de Centroamérica. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Available in: ht
- Chataranothai and Parnell 1993. The breeding biology of some Thai *Syzygium* species. *Tropical Ecology* 35(2):199-208.
- Chave, J; Coomes, DA; Jansen, S; Lewis, SL; Swenson, NG; Zanne, AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12(4): 351-366. 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.
- Chávez, W. 2011. Diversidad funcional y capacidad de amortiguamiento de los bosques ribereños de la sub cuenca Gil González, Departamento Rivas, Nicaragua.
- Base de datos de la tesis de Wilfredo Chávez Huamán. Available in: <http://orton.catie.ac.cr/reprodoc>
- CIAT (International Center for Tropical Agriculture, Colombia); CIRAD (Agricultural Research for Development, France). 2000. Fruits from America: An ethnobotanical inventory. Cali, Colombia. Available in: http://ciatweb.ciat.cgiar.org/ipgri/fruits_from_am
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico) 2014. Especies para la reforestación. Available in: <http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/reforestacion/indiceEspecies.html>
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal, Mexico) 2014. *Amphipterygium adstringens* Schide ex Schlecht. Available in: <http://www.conafor.gob.mx:8080/documentos/docs/13/884Amphipterygium%20adstringens.pdf>
- Cordero, J y Boshier, DH. 2003. Árboles de Centroamérica. Un Manual para Extensionistas. Instituto Forestal de Oxford-CATIE. San José, Costa Rica.
- CPM (Confederación Peruana de la Madera, Peru) 2008. COMPENDIO DE INFORMACION TECNICA DE 32 ESPECIES FORESTALES TOMO II. 2 Edition. Lima, Peru. 72pp.
- Cruz Neto O, Aguiar AV, Twyford AD, Neaves LE, Pennington RT, et ál. (2014) Genetic and Ecological Outcomes of *Inga vera* Subsp. *affinis* (Leguminosae) Tree Plantations in a Fragmented Tropical Landscape. *PLoS ONE* 9(6): e99903. doi: 10.1371/journal.pone.009
- Degani 1984. Selfed and Crossed Proportions of Avocado Progenies Produced by Caged Pairs of Complementary Cultivars. *HortScience* 19(2):258-260.
- Duarte, O. Paull, RE. 2015. Exotic fruits and nuts of the new world. Available at <https://books.google.co.cr/books?id=XuluBgAAQBAJ&dq>
- Dunthorn, M. 2004. Cryptic dioecy in *Mammea* (Clusiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 249(3-4), 191-196.

- Ecocrop Database. 2014. Food and Agriculture Organization of United Nations. Available in: <http://ecocrop.fao.org/ecocrop/srv/en/about>
- Edson J. Leite, 2007. State-of-knowledge on *Hymenaea courbaril* L. var. *Stilbocarpa* (Hayne) Lee and Lang. (Leguminosae: Caesalpinioideae) for Genetic Conservation in Brazil. *Research Journal of Forestry*, 1: 1-26.
- Fadiyimu, AA; Fejemisin, AN; Arigbede, MO. 2014. Rumen Dry Matter Degradability and Preference by West African Dwarf Goats for selected Multipurpose Trees in Nigeria. *Report and Opinion* 6(9): 8-13.
- FAO (Food and Agriculture Organization of The United Nations, Italy). 1982. *Especies frutales forestales: fichas técnicas*. Rome, Italy, FAO. 154 p. (34).
- FAO (Food and Agriculture Organization of The United Nations, Italy). 1997. *Estimating Biomass and Biomass Change of Tropical Forests: a Primer*. Brown, S. ed. Rome, Italy, FAO. (Forestry Paper) (137). Available in: <http://www.fao.org/docrep/w4095e/w4095>
- Faurby, O. 2003. *Plantaciones Forestales en Suelos Fértiles*. Fundación Ford. 58pp.
- Ferraz, IDK; Ferreira, SAN; Gentil, DFO. 2005. *Informativo Técnico Rede de Sementes da Amazônia*. INPA, Manaus.
- Floridata Database. 2011. Available in: <http://www.floridata.com/lists/contents.cfm>
- Free, JB; Raw, A; Williams, IH. 1975. Pollination of coconut (*Cocos nucifera* L.) in Jamaica by honeybees and wasps. *Applied Animal Ethology* 1(3): 213-223. Available in: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0304376275900139?showall=true>
- Freitas, BM. y Paxton, RJ. 1998. A comparison of two pollinators: the introduced honey bee *Apis mellifera* and an indigenous bee *Centris tarsata* on cashew *Anacardium occidentale* in its native range of NE Brazil. *Journal of Applied Ecology*, 35(1), 10
- Gehrke-Velez et ál. 2012. Delayed self-incompatibility causes morphological alterations and crop reduction in 'Ataúlfo' mango (*Mangifera indica* L.). Doi Gehrke-Vélez, M., Castillo-Vera, A., Ruiz-Bello, C., Moreno-Martinez, J. L., & Moreno-Basurto, G. (201
- Gei, MG. 2014. *Biological nitrogen fixation in tropical dry forests of Costa Rica: patterns and controls*. University of Minnesota Ph.D. dissertation. June 2014. <http://conservancy.umn.edu/handle/11299/164867>
- Gei, MG; Powers, JS. 2013. Do legumes and non-legumes tree species affect soil properties in unmanaged forests and plantations in Costa Rican dry forests? *Soil Biology and Biochemistry* 57: 264-272 doi: 10.1016/j.soilbio.2012.09.013
- Geilfus, F; Bailón, P. 1994. *El árbol al servicio del agricultor: Guía de especies*. Santo Domingo, República Dominicana, Enda-Caribe and CATIE. 778 p. (2).
- Gervais, L; Lavigne, C. 2007. Mamey (*Mammea americana* L.) in Martinique Island an inheritance to be developed. *Fruits* 62 (237-246). DOI: 10.1051/fruits:2007019
- Ghazoul, J y McLeish, M. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology*, 153(1-2), 335-345

- Gillespie, Thomas W. "Life history characteristics and rarity of woody plants in tropical dry forest fragments of Central America." *Journal of tropical ecology* 15.05 (1999): 637-649.
- Gomez, M. 2010. Fenología reproductiva de especies forestales nativas presentes en la jurisdicción de CORANTIOQUIA, un paso hacia su conservación. Volumen I. Available in: <http://www.corantioquia.gov.co/sitios/ExtranetCorantioquia/SiteAssets/Lists/Adminis>
- Greavez, A; McCarter, PS. 1990. *Cordia alliodora*: a promising tree for tropical agroforestry. *Tropical Forestry Papers* n22. Oxford Forestry Institute, Oxford, UK. 33pp.
- Gutiérrez, L y López, J. 2004. Especies forestales de uso tradicional del estado de Veracruz Potencialidades de especies con uso tradicional del estado de Veracruz, como opción para establecer Plantaciones Forestales Comerciales <http://www.verárboles.com>
- Guzmán-Pozos, AM; Cruz-Cruz, E. 2014. CARACTERÍSTICAS FÍSICAS DE FRUTOS DE CUACHALALATE (*Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl) DE TRES PROCEDENCIAS. *Rev. Fitotec. Mex.* 37(3): 255 - 260. Available in: <http://www.revistafitotecniamexicana.org/docu>
- Haggard, JP; Ewel, JJ. Establishment, resource acquisition, and early productivity as determined by biomass allocation patterns of three tropical tree species. *Forest Science* 41 (4), 689-708.
- Herrera, B; Finegan, B. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distributions of two canopy tree species in a Costa Rican secondary rain forest. *Plant and Soil* 191(2): 259-267 doi: 10.1023/A:1004209915530
- Hilje, B; Calvo-Alvarado, J; Jiménez-Rodríguez, C; Sánchez-Azofeifa, A. 2015. Tree species composition, breeding systems, and pollination and dispersal syndromes in three forest successional stages in a tropical dry forest in Mesoamerica. *Mongabay.com* O
- Hiremath, AJ. 2000. Photosynthetic nutrient-use efficiency in three fast-growing tropical trees with differing leaf longevities. *Tree Physiology* 20(14): 937-944 doi: 10.1093/treephys/20.14.937
- Holanda-Neto, J. D; Freitas, BM; Bueno, DM; Araújo, ZD. 2002. Low seed/nut productivity in cashew (*Anacardium occidentale*): Effects of self-incompatibility and honey bee (*Apis mellifera*) foraging behaviour. *The Journal of Horticultural Science*
- Holl, KD; Zahawi, RA; Cole, RJ; Ostertag, R; Cordell, S. 2011. Planting Seedlings in Tree Islands Versus Plantations as a Large-Scale Tropical Forest Restoration Strategy. *Restoration Ecology*, 19(4), 470-479.
- <http://atta2.inbio.ac.cr/neoportal>
- <http://www.especiesrestauracion-uicn.org/especies.php>
- <http://www.seam.gov.py/sites/default/files/rcp10.pdf>
- http://www.xycol.net/index.php?categoríe=200&op=fiche&appellation_nsr=Citrus+reticulata+Blanco%2C+1837&typeIA=NORMAL&appellation=Citrus+nobilis&appellation_id=168861&via=rechercheappellation&introspect=ok

- Hughes, CE. 1987. Biological considerations in designing a seed collection strategy for *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp. (Leguminosae). *The Commonwealth Forestry Review*. 66(1):31-48. doi: <http://www.jstor.org/stable/42608144>
- ICRAF (World Agroforestry Centre, Kenya). 2014. Agroforestry Database. Available in: <http://www.worldagroforestry.org/resources/databases/agroforestry>
- InBio (Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica). 2014. Especies de Costa Rica, Instituto Nacional de Biodiversidad. Available in: http://darnis.inbio.ac.cr/ubis/FMPro?-db=grupos&-format=comun.html&-lay=w_subgrupo&-sortfield=subgrupo&-op=eq&grupo_i
- INTI - CITEMA. 2003. Densidad maderas por nombre científico - INTI. Disponible en: http://www.inti.gob.ar/maderaymuebles/pdf/densidad_cientifico.pdf
- IPT (Instituto de Pesquisas Tecnológicas, Brazil). Informações sobre madeiras brasileiras e plantadas. Database. Available in: http://www.ipt.br/consultas_online/informacoes_sobre_madeira
- IPT (Instituto de Pesquisas Tecnológicas, Brazil). 2009. Madeira: uso sustentável na construção civil. 2ed. São Paulo, Brasil.
- Jalonen, R; Nygren, P; Sierra, J. 2009. Transfer of nitrogen from a tropical legume tree to an associated fodder grass via root exudation and common mycelial networks. *Plant Cell Environ* 32(10):1366-1376. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02004.
- Jamnadas, R; Lowe, A; Dawson, IK. 2009. Molecular markers and the management of tropical trees: the case of indigenous fruits. *Tropical Plant Biology*, 2(1), 1-12.
- Kawa 1992. Mating systems, genetic differentiation and speciation in tropical rain forest plants.
- Kew (Royal Botanic Gardens, United Kingdom) 2014. Seed Information Database (SID). Version 7.1. Available from: <http://data.kew.org/sid/> (October 2014)
- Knight, R J. 1965. Heterostyly and pollination in carambola. In Florida State Horticultural Society.
- Koptur. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: breeding systems of neotropical inga trees
- Kraft, NJB; Ackerly, DD. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* 80(3): 401-422 doi: 10.1890/09-1672.1
- Lemes et ál. 2007. Flexible mating system in a logged population of *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae): implications for the management of a threatened neotropical tree species. *Plant Ecol* (2007) 192:169–179. DOI 10.1007/s11258-007-9322-9
- Link, A; Stevenson, PR. 2004. RESEARCH ARTICLE Fruit dispersal syndromes in animal disseminated plants at Tinigua National Park, Colombia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77(2), 319-334.
- Litz, R. E; Griffis Jr, JL. 1989. Carambola (*Averrhoa carambola* L.). In *Trees II* (pp. 59-67). Springer Berlin Heidelberg.
- Lohbeck, M. 2010. Functional ecology of secondary forests in Chiapas, Mexico. PhD Thesis. Wageningen UR. 74pp.
- López, R; Montero, MI. 2005. Manual de identificación de especies forestales con manejo certificable por comunidades. Instituto Amazónico de Investigaciones, SINCHI. Bogotá, Colombia. 64pp.

- LPF (Laboratorio de Produtos Florestais, Brazil). 2014. Database of Brazilian Woods. Ministério do Meio Ambiente. Available in: <http://sistemas.florestal.gov.br/madeirasdobrasil>
- Mafongoya, PL; Barak, P; Reed, JD. 2000. Carbon, nitrogen and phosphorus mineralization of tree leaves and manure. *Biol Fertil Soils* (2000) 30:298–305
- Mainieri, C; Chimelo, JP. 1989. Fichas de características das madeiras brasileiras. 2 ed. Instituto de Pesquisas Tecnológicas, Divisão de Madeiras. São Paulo Manual de sementes da Amazônia.
- MAPFORGEN. 2013. Atlas para la conservación de los recursos genéticos forestales. Bioversity International, INIA, LAFORGEN. Available in: <http://www.mapforgen.org>
- Maráz, L; Oppawsky, T; Oppelt, A; Pickl, S; Rank, I; Schmid, J; Stein, R. 1997. "Ecología de bosques tropicales. Descripción de siete especies forestales nativas del bosque húmedo tropical en el sur de Costa Rica", Programa de Acompañamiento en Eco
- Mickelbart, MV. 1996. Sapodilla: A potential crop For subtropical climates. p. 439-446. In: J. Janick (ed.), *Progress in new crops*. ASHS Press, Alexandria, VA.
- Mitchell, JD y Scott A. Mori. "The cashew and its relatives (Anacardium: Anacardiaceae). El marañón y sus parientes (Anacardium: Anacardiaceae)." *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 42 (1987): 1-76.
- Montenegro Salas, PA. 2010. Monitoreo fitosanitario y productivo de sistemas agroforestales en café (*Coffea arabica*) (CR 95, Caturra y F1), Amarillón (*Terminalia amazonia*), Cashá (*Chloroleucon* sp.) y Poró (*Erythrina poeppigiana*) bajo manejos convencionales
- Morales, F; Méndez, M. 2005. Estudios en las Apocynaceae Neotropicales XXII: nuevos realineamientos taxonómicos en el género *Stemmadenia* (Apocynaceae, Rauvolfioideae, Tabernaemontaneae). Available in: http://www.ville-ge.ch/cjb/publications/cando602/C602_
- Mora-Urpi J, Weber JC, Clement CR. 1997. Peach palm. *Bactris gasipaes* Kunth. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops. 20. Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben/IPGRI, Rome
- Morton, J.F. 1987. *Fruits of warm climates*. Miami, J.F. Morton. 517 pp.
- Mosquera, D.H. 2010. Conocimiento local sobre bienes y servicios de especies arbóreas y arbustivas en sistemas de producción ganadera de rivas, nicaragua.
- Base de datos de la tesis de Ditter Horacio Mosquera Andrade. Available in: <http://orton.catie.ac.cr>
- Mourão, KSM y BELTRATI, CM. 2000. Morphology and anatomy of developing fruits and seeds of *Mammea americana* L. (Clusiaceae). *Revista Brasileira de Biologia*, 60(4), 701-711. <https://dx.doi.org/10.1590/S0034-71082000000400023>
- Mukherjee et ál. 1968. Present position regarding breeding of mango (*Mangifera indica* L.) in India. Doi 10.1007/BF00056248
- Muñoz, D; Sinclair, FL; Mora, J; Ibrahim, M; Harvey, CA. 2003. Conocimiento local de la cobertura arbórea en sistemas de producción ganadera en dos localidades de Costa Rica.
- Nason, JD y Hamrick, JL. 1997. Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: two case studies of neotropical canopy trees. *Journal of Heredity*, 88(4), 264-276.

- NewCROP (New Crop Resource Online Program) 2013. Purdue University. Available in: <https://www.hort.purdue.edu/newcrop/default.html>
- Nygren, P. 1995. Leaf CO₂ exchange of *Erythrina poeppigiana* (Leguminosae: Phaseolae) in humid tropical field conditions. *Tree Physiology* 15(2): 71-83 doi: 10.1093/treephys/15.2.71
- Ochoa, S; Pérez, I; de Jong, B. 2007. Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México
- Olivero-Lora, S. 2011. Functional trait approach to assess the ecological processes of drought tolerance and water use efficiency in silvopastoral systems of Rivas Department, Nicaragua. M. Sc. Thesis, Turrialba, Costa Rica, CATIE 74 pp.
- Ospina, H; Hernández, R; Rodas, C; Urrego, J; Gogoy, J; Aristizábal, F. 2006. Guías silviculturales para el manejo de especies forestales con miras a la producción de madera en la zona andina colombiana, *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. ISBN: 958 97
- Osuga, IM; Abdulrazak, SA; Ichinohe, T; Fujihara, T. 2005. Chemical Composition, Degradation Characteristics and Effect of Tannin on Digestibility of Some Browse Species from Kenya Harvested during the Wet Season. *Asian-Australasian Journal of Anima*
- Pamela Hall, Lelia C. Orrell and Kamaljit S. Bawa. Genetic Diversity and Mating System in a Tropical Tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). *American Journal of Botany*, Vol. 81, No. 9 (Sep., 1994), pp. 1104-1111
- Papademetriou 1976. Some Aspects of the Flower Behavior, Pollination and Fruit Set of Avocado (*Persea Americana* Mill.) in Trinidad. *California Avocado Society 1976 Yearbook* 60: 106-152
- Parker, IM; López, I; Petersen, JJ; Anaya, N; Cubilla-Rios, L; Potter, D. 2010. Domestication Syndrome in Caimito (*Chrysophyllum cainito* L.): Fruit and Seed Characteristics. *Economic Botany* 64(2): 161-175 doi: 10.1007/s12231-010-9121-4
- Parrotta, JA. 1992. *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp. *Gliricidia*, Mother of Cocoa. Leguminosae (Papilionoideae). Legume family. New Orleans, LA: USDA Forest Service, Southern Forest Experiment Station, Institute of Tropical Forestry; 7 p.
- Paul, G; Montagnini, F; Berlyn, G; Craven, D; van Breugel, M; Hall, J. 2012. Foliar herbivory and leaf traits of five native tree species in a young plantation of Central Panama. *New Forests* 43(1): 69-87 doi: 10.1007/s11056-011-9267-7
- Pennington, T. Sarukhán, J. 2005. Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies. 3 edtion. Mexico, UNAM. 523pp.
- Pereira, JOP y Freitas, BM. 2002. Estudo da biologia floral e requerimentos de polinização do muricizeiro (*Byrsonima crassifolia* L.). *Revista Ciência Agronômica*, 33(2), 55-60.
- Pereira, JOP y Freitas, BM. 2002. Estudo da biologia floral e requerimentos de polinização do muricizeiro (*Byrsonima crassifolia* L.). *Revista Ciência Agronômica*, 33(2), 55-60.
- Peru Forestal. 2014. Catálogo de especies maderables. Available in: <http://www.peruforestal.org/YACUSHAPANA.html>
- Pinto, RM. et ál. 2015. Genotype selection of *Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn, under a multivariate framework. DOI: <http://dx.doi.org/10.15446/acag.v65n3.49877>

- Plants for a future. <http://www.pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Citrus+sinensis>
- Pommer and Murakami 2009. Chapter 9 - Breeding Guava (*Psidium guajava* L.)
- Poorter, L; Bongers, F. 2006. LEAF TRAITS ARE GOOD PREDICTORS OF PLANT PERFORMANCE ACROSS 53 RAIN FOREST SPECIES. *Ecology* 87(7): 1733-1743 doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[1733: LTAGPO]2.0.CO;2
- Pooter, L; Hayashida-Oliver, Y. 2000. Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a Bolivian moist forest. *Journal of Tropical Ecology* (2000) 16:481-498.
- Prosea (Plant Resources of South-East Asia, Indonesia). e-Prosea Database. Available in: <http://proseanet.org/prosea/eprosea.php>
- PROTA4U 2014. Plant Resources of Tropical Africa. Available in: <http://www.prota4u.org/>
- Rambuda, T. D y Johnson, SD. 2004. Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: does Baker's rule apply?. *Diversity and Distributions*, 10(5-6), 409-416.
- Rocha, OJ y Aguilar, G. 2001. Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) in Costa Rica: a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. *American Journal of Botany*, 88(9), 1607-1614.
- Rojas-Rodríguez, F; Torres-Córdoba, G. 2012. Árboles del Valle Central de Costa Rica: reproducción Güitite (*Acnistus arborescens*). *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 9(22): 68-69. Available in: <http://www.tec-digital.itcr.ac.cr/servicios/ojs/index.php/k>
- Ruiz, EC. 2013. Impacto potencial del cambio climático en bosques de un gradiente altitudinal a través de rasgos funcionales. Base de datos de la tesis de Eugenia Catalina Ruiz Osorio. Available in: <http://orton.catie.ac.cr/repdoc/A10800e/A10800e.pdf>
- Salinas-Peba, L y Parra-Tabla, V. 2007. Phenology and pollination of *Manilkara zapota* in forest and homegardens. *Forest Ecology and Management*, 248(3), 136-142.
- Salzar, R.; Soihet, C; Méndez, JM. 2000. Manejo de semillas de 100 especies forestales de América Latina. CATIE. Manual técnico 41. Turrialba, Costa Rica. 204pp.
- Sánchez, D; Harvey, C; Grijalva, A; Medina, A; Vilchez, S. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. *Revista de biología tropical*, 2005, vol. 53, no 3-4, p. 387-414.
- Sánchez-Vindas, P. 2001. Florula del Parque Nacional Cahuita. EUNED. San Jose, Costa Rica. 346 pp. Available in: http://books.google.es/books?id=c-H-RsmdjeIC&hl=es&source=gbs_navlinks_s
- Shanley, P; Medina, G; Cordeiro, S; Imbiriba, M. 2005. Frutíferas e plantas úteis na vida amazônica. Belém, Brazil, CIFOR & Imazon. 304 p.
- Sistema Nacional de Áreas de Conservación (Sinac) y Programa REDD-CCAD-GIZ, 2014. Protocolo de campo para la identificación de especies arbóreas: Información taxonómica y dendrológica de las especies arbóreas de Costa Rica. 2014. Preparado por Nelson Zamo
- Sligh, DF; Arvigo, R.; Balick, MJ. 2004. *Alseis yucatanensis*: a natural product from Belize that exhibits multiple mechanisms of vasorelaxation. *Journal of Ethnopharmacology* 92(2004): 297-302. doi: 10.1016/j.jep.2004.03.003

- Solares-Arenas, F; Gálvez-Cortés, MC. 2002. Manual para la producción sustentable de corteza de cuachalate (*Amphipterygium adstringens* Schiede ex Schlecht). Zacatepec, México, SAGARPA. 12 p.
- Souza, L M; Faria, RA. Botelho, SA; Fontes, MAL; Faria, JMR. 2012. Potencial da Regeneração Natural Como Método de Restauração do Entorno de Nascente Perturbada. *Cerne*, Lavras, v. 18, n. 4, p. 565-576.
- Spittler, P. 2001. Investigación de bosques tropicales: potencial de manejo de los bosques secundarios en la zona seca del noroeste de Costa Rica. No. 634.928097286 S861. GTZ, Eschborn, Alemania. 141p.
- Stacy et ál. 1996. Pollen Dispersal in Low-Density Populations of Three Neotropical Tree Species. *The American Naturalist*, Vol. 148, No. 2 (Aug., 1996), pp. 275-298
- Stewart, JL; Allison, GE; Simons, AJ. *Gliricidia sepium*: Genetic resources for farmers. Tropical Forestry Papers No 33. Oxford Forestry Institute. 139 p.
- STRI (Smithsonian Tropical Research Institute, Panama). *Erythrina costaricensis*. Available in: <http://biogeodb.stri.si.edu/biodiversity/species/25073/>
- Sullyvan, F. 2011. **DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y FUNCIONAL DE LOS BOSQUES DEL PARQUE NACIONAL MONTECRISTO, EL SALVADOR**. Base de datos de la tesis de grado de Frank Sullyvan Cardoza Ruiz. Available in: <http://orton.catie.ac.cr/reprodoc/A6279E/A6279E.P>
- Teaford, MF; Lucas, PW; Ungar, PS; Glander, KE. 2006. Mechanical Defenses in Leaves Eaten by Costa Rican Howling Monkeys (*Alouatta palliata*). *AMERICAN JOURNAL OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY* 129(2006): 99–104
- The Plant List. 2013. The Plant List Database Version 1.1. Available in: <http://www.theplantlist.org/>
- Tokura, Y; Rondón, MA; Villanueva, G; Botero, LF. 1996. Especies forestales del Valle del Cauca. Bogotá, Colombia, JICA & CVC. 349 p. (1).
- Townsend, AR; Cleveland, CC; Asner, GP; Bustamante, MM. 2007. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology* 88(1): 107-18
- Tree factsheet (<http://www.wageningenur.nl/en/Expertise-Services/Chair-groups/Environmental-Sciences/Forest-Ecology-and-Forest-Management-Group/Education/Tree-atabase/Tropical-species.htm>)
- Kattge, J; *et ál.* 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905–2935.
- UAQ (Universidad Autónoma de Querétaro, Mexico). 2014. *Ceiba aesculifolia* (Humb., Bompl. & Kunth) Britton & Baker (BOMBACACEAE). Available in: <http://www.uaq.mx/FCN/naturaleza/Ceiba%20asecutifolia.php>
- USDA (United States Department of Agriculture, United States) 2014. Available in: <http://www.fs.fed.us/global/iitf/pdf/shrubs/Acnistus%20arborescens.pdf>
- USDA (United States Department of Agriculture, United States). 2013. US Forest Service. Reforestation, nurseries and genetics resources. Available in: <http://www.rngr.net/publications/ttsm/species/>
- Useful Tropical Plants <http://tropical.theferns.info/viewtropical.php?id=Zanthoxylum%20fagara>

- van Zonneveld, M; Scheldeman, X; Escribano, P; Viruel, MA; Van Damme, P; Garcia, W; Tapia, C; Romero, J; Sigueñas, M; Hormaza JI. 2012 Mapping genetic diversity of cherimoya (*Annona cherimola* Mill.): application of spatial analysis for conservation and use of pla
- Venturieri, GC. 1997. reproductive ecology of *schizolobium amazonicum* huber ex ducke and *sclerolobium paniculatum* vogel (caesalpiniaceae) and its importance in forestry management projects. *Acta Hortic.* 437, 65-70 DOI: 10.17660/ActaHortic.1997.437.4 h
- Verçoza, FC; Dias, AR; Missagia, CCC. 2012. Ecologia da polinização e potenciais dispersores da “marianeira”-*Acnistus arborescens* (L.) Schltld. (Solanaceae) em área de Floresta Atlântica do Rio de Janeiro. *Natureza on line* 10 (2): 59-64.
- Villachica, L. 1996. Frutales y hortalizas promisorias de la Amazonía. Available at <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=PE1996100814>
- Villacis, J. 2003. RELACIONES ENTRE LA COBERTURA ARBÓREA Y EL NIVEL DE INTENSIFICACIÓN DE LAS FINCAS GANADERAS EN RÍO FRÍO, COSTA RICA. Base de datos de la tesis de Jaime Villacís Buenaño. Available in: <http://orton.catie.ac.cr/REPDOC/A0152E/A0152E.PDF>
- Ward, M; Dick, CW; Gribel, R; Lowe, A J. 2005. To self, or not to self... A review of outcrossing and pollen-mediated gene flow in neotropical trees. *Heredity*, 95(4), 246-254.
- Webb, D.B. 1981. Guía y clave para seleccionar especies en ensayos forestales de regiones tropicales y subtropicales. London, United Kingdom, Overseas Development Administration. 275 p. (Tropical Forestry Paper) (15).
- Webb, DB. Wood, PJ; Smith, JP; Henman, GS. 1984. A guide to species selection for tropical and subtropical plantations. 2 ed. London, United Kingdom, Universtity of Oxford. 256 p. (Tropical Forestry Papers) (15).
- Wen, J. 2011. Systematics and Biogeography of *Aralia* L. (Araliaceae): Revision of *Aralia* Sects. *Aralia*, *Humiles*, *Nanae*, and *Sciadodendron*. Smithsonian Institution (United States). Contributions from the United States National Herbarium Volume 57: 1-172.
- Zamora-Villalobos, N. 2010. Árboles de la Mosquita Hondureña: descripción de 150 especies. CATIE. Serie Tecnica no 43. Turrialba, Costa Rica. 314pp.
- Zanne, AE; Lopez-Gonzalez, G; Coomes, DA; Ilic, J, Jansen, S; Lewis, SL; Miller, RB; Swenson, NG; Wiemann, MC; Chave, J. 2009. Global wood density database. *Dryad*. Identifier: <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.

Anexo 2. Lista de las especies muestreadas en campo

Nombre científico	Familia
<i>Bactris gasipaes</i>	Arecaceae
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	Arecaceae
<i>Chloroleucon eurycyclum</i>	Leguminosae
<i>Cocos nucifera</i>	Arecaceae
<i>Erythrina berteroana</i>	Leguminosae
<i>Erythrina costaricensis</i>	Leguminosae
<i>Erythrina poeppigiana</i>	Leguminosae
<i>Pouteria sapota</i>	Sapotaceae
<i>Albizia saman</i>	Leguminosae
<i>Roseodendron donnell-smithii</i>	Bignoniaceae

Anexo 3. Especies que representan el 80% de abundancia en los principales sistemas agroforestales de Centroamérica

Código de especie	Nombre científico	Familia	TFP
ACNIAR	<i>Acnistus arborescens</i>	Solanaceae	1
ACOSPA	<i>Acosmium panamense</i>	Leguminosae	3
ACROAC	<i>Acrocomia aculeata</i>	Arecaceae	6
ACROFR	<i>Acrocarpus fraxinifolius</i>	Leguminosae	3
ALBIAD	<i>Albizia adinocephala</i>	Leguminosae	1
ALBIGU	<i>Albizia guachapele</i>	Leguminosae	3
ALBINI	<i>Albizia niopoides</i>	Leguminosae	3
ALVAAM	<i>Alvaradoa amorphoides</i>	Picramniaceae	3
AMPHAD	<i>Amphipterygium adstringens</i>	Anacardiaceae	3
ANACEX	<i>Anacardium excelsum</i>	Anacardiaceae	5
ANACOC	<i>Anacardium occidentale</i>	Anacardiaceae	2
ANDIIN	<i>Andira inermis</i>	Leguminosae	1
ANNOMU	<i>Annona muricata</i>	Annonaceae	1
ANNORE	<i>Annona reticulata</i>	Annonaceae	5
ASPICR	<i>Aspidosperma desmanthum</i>	Apocynaceae	2
ASTRGR	<i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae	3
ATTACO	<i>Attalea cohune</i>	Arecaceae	6
AZADIN	<i>Azadirachta indica</i>	Meliaceae	5
BACTGA	<i>Bactris gasipaes</i>	Arecaceae	6
BROSAL	<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	1
BROSCO	<i>Brosimum costaricanum</i>	Moraceae	5
BURSSI	<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	5

Anexo 3. Continuación. Especies que representan el 80% de abundancia en los principales sistemas agroforestales de Centroamérica

Código de especie	Nombre científico	Familia	TFP
BURSTO	<i>Bursera tomentosa</i>	Burseraceae	5
BYRSCR	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae	2
CALOBR	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Calophyllaceae	2
CALYCA	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	Rubiaceae	2
CARAGU	<i>Carapa guianensis</i>	Meliaceae	2
CARYOR	<i>Caryodendron orinocense</i>	Euphorbiaceae	5
CASIED	<i>Casimiroa edulis</i>	Rutaceae	1
CASSGR	<i>Cassia grandis</i>	Leguminosae	1
CECROB	<i>Cecropia obtusifolia</i>	Urticaceae	1
CECRPE	<i>Cecropia peltata</i>	Urticaceae	1
CEDROD	<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	3
CEIBAE	<i>Ceiba aesculifolia</i>	Malvaceae	3
CHAMTE	<i>Chamaedorea tepejilote</i>	Arecaceae	6
CHLOEU	<i>Chloroleucon eurycyclum</i>	Leguminosae	2
CHRYCA	<i>Chrysophyllum cainito</i>	Sapotaceae	2
CHRYME	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	Sapotaceae	1
CITRAUR	<i>Citrus aurantiifolia</i>	Rutaceae	1
CITRLI	<i>Citrus limon</i>	Rutaceae	1
CITRNO	<i>Citrus nobilis</i>	Rutaceae	1
CITRRE	<i>Citrus reticulata</i>	Rutaceae	1
CITRSI	<i>Citrus sinensis</i>	Rutaceae	1
COCHVI	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Araceae	3
COCONU	<i>Cocos nucifera</i>	Arecaceae	6
CORDAL	<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	3
CORDCO	<i>Cordia collococca</i>	Araceae	3
CRESAL	<i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae	5
CROTDR	<i>Croton draco</i>	Euphorbiaceae	4
CURAAM	<i>Curatella americana</i>	Dilleniaceae	1
DALBGL	<i>Dalbergia glomerata</i>	Leguminosae	3
DALBRE	<i>Dalbergia retusa</i>	Leguminosae	3
DENDAR	<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliaceae	1
DIALGU	<i>Dialium guianense</i>	Leguminosae	5
DIPHAM	<i>Diphysa americana</i>	Leguminosae	3
ENTEKY	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Leguminosae	5
ERYTBE	<i>Erythrina berteroana</i>	Leguminosae	4
ERYTCO	<i>Erythrina costaricensis</i>	Leguminosae	5

Anexo 3. Continuación. Especies que representan el 80% de abundancia en los principales sistemas agroforestales de Centroamérica

Código de especie	Nombre científico	Familia	TFP
ERYTFU	<i>Erythrina fusca</i>	Leguminosae	4
ERYTPO	<i>Erythrina poeppigiana</i>	Leguminosae	5
EUCACA	<i>Eucalyptus camaldulensis</i>	Myrtaceae	2
EUCAGR	<i>Eucalyptus grandis</i>	Myrtaceae	2
FICUIN	<i>Ficus insipida</i>	Moraceae	1
GENIAM	<i>Genipa americana</i>	Rubiaceae	5
GLIRSE	<i>Gliricidia sepium</i>	Leguminosae	4
GMELAR	<i>Gmelina arborea</i>	Lamiaceae	5
GUARGR	<i>Guarea guidonia</i>	Meliaceae	1
GUAZUL	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Malvaceae	5
HELIAP	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Malvaceae	2
HURACR	<i>Hura crepitans</i>	Euphorbiaceae	4
HYMECO	<i>Hymenaea courbaril</i>	Leguminosae	1
INGAIN	<i>Inga inicuil</i>	Leguminosae	4
INGAJI	<i>Inga jinicuil</i>	Leguminosae	4
INGAMI	<i>Inga micheliana</i>	Leguminosae	5
INGAOE	<i>Inga oerstediana</i>	Leguminosae	4
INGAPA	<i>Inga pavoniana</i>	Leguminosae	1
INGAPU	<i>Inga punctata</i>	Leguminosae	1
INGARU	<i>Inga ruiziana</i>	Leguminosae	1
INGAVE	<i>Inga vera</i>	Leguminosae	1
INGAYN	<i>Inga edulis</i>	Leguminosae	1
JATRCU	<i>Jatropha curcas</i>	Euphorbiaceae	5
JUGLOL	<i>Juglans olanchana</i>	Juglandaceae	2
LEUCLEU	<i>Leucaena leucocephala</i>	Leguminosae	4
LIPPMY	<i>Lippia myriocephala</i>	Verbenaceae	3
LIQUST	<i>Liquidambar styraciflua</i>	Altingiaceae	3
LONCCA	<i>Lonchocarpus castilloi</i>	Leguminosae	2
LONCGU	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Leguminosae	5
LONCMAC	<i>Lonchocarpus macrophyllus</i>	Leguminosae	4
LONCMI	<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	Leguminosae	3
LUEHCA	<i>Luehea candida</i>	Malvaceae	3
LUEHSE	<i>Luehea seemannii</i>	Malvaceae	3
LUEHSP	<i>Luehea speciosa</i>	Malvaceae	4
LYSIAC	<i>Lysiloma acapulcense</i>	Leguminosae	4

Anexo3. *Continuación.* Especies que representan el 80% de abundancia en los principales sistemas agroforestales de Centroamérica

Código de especie	Nombre científico	Familia	TFP
LYSIAU	<i>Lysiloma aurita</i>	Leguminosae	3
MACAIN	<i>Macadamia integrifolia</i>	Proteaceae	1
MACLTI	<i>Maclura tinctoria</i>	Moraceae	5
MANGIN	<i>Mangifera indica</i>	Anacardiaceae	2
MELIAZ	<i>Melia azedarach</i>	Meliaceae	5
MELIBI	<i>Melicoccus bijugatus</i>	Sapindaceae	2
METOBR	<i>Metopium brownei</i>	Anacardiaceae	5
MICOAR	<i>Miconia argentea</i>	Melastomataceae	1
MINQGU	<i>Minquartia guianensis</i>	Olacaceae	1
MOSQJA	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	Anacardiaceae	1
MUNTCA	<i>Muntingia calabura</i>	Muntingiaceae	1
MYROFR	<i>Myrospermum frutescens</i>	Leguminosae	3
MYRSCO	<i>Myrsine coriacea</i>	Primulaceae	1
NEPHLA	<i>Nephelium lappaceum</i>	Sapindaceae	4
OCHRPY	<i>Ochroma pyramidale</i>	Malvaceae	2
OCOTHE	<i>Ocotea helicterifolia</i>	Lauraceae	1
OCOTVE	<i>Ocotea veraguensis</i>	Lauraceae	1
PACHQU	<i>Pachira quinata</i>	Malvaceae	5
PENTMA	<i>Pentaclethra macroloba</i>	Leguminosae	2
PERSAM	<i>Persea americana</i>	Lauraceae	1
PERSCA	<i>Persea caerulea</i>	Lauraceae	1
PIMEDI	<i>Pimenta dioica</i>	Myrtaceae	1
PINUOO	<i>Pinus oocarpa</i>	Pinaceae	2
PIPEAD	<i>Piper aduncum</i>	Piperaceae	1
PISCPI	<i>Piscidia piscipula</i>	Leguminosae	2
PLATDI	<i>Platymiscium dimorphandrum</i>	Leguminosae	5
PLATPA	<i>Platymiscium parviflorum</i>	Leguminosae	3
POUTRE	<i>Pouteria reticulata</i>	Sapotaceae	1
POUTSA	<i>Pouteria sapota</i>	Sapotaceae	1
PROTCO	<i>Protium copal</i>	Burseraceae	1
PSIDGU	<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	1
PTEROF	<i>Pterocarpus officinalis</i>	Leguminosae	2
PTERRO	<i>Pterocarpus rohrii</i>	Leguminosae	3
QUEROL	<i>Quercus oleoides</i>	Leguminosae	4

Anexo 3: Continuación. Especies que representan el 80% de abundancia en los principales sistemas agroforestales de Centroamérica

Código de especie	Nombre científico	Familia	TFP
RICICO	<i>Ricinus communis</i>	Euphorbiaceae	1
ROLLMU	<i>Rollinia mucosa</i>	Annonaceae	1
SAMASA	<i>Albizia saman</i>	Leguminosae	5
SAPIGL	<i>Sapium glandulosum</i>	Euphorbiaceae	1
SAPISA	<i>Sapindus saponaria</i>	Sapindaceae	4
SCHIPA	<i>Schizolobium parahyba</i>	Leguminosae	3
SENNPAP	<i>Senna papillosa</i>	Leguminosae	1
SENNSI	<i>Senna siamea</i>	Leguminosae	3
SIMAGL	<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae	5
SOLAER	<i>Solanum erianthum</i>	Solanaceae	1
SPONMO	<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	5
SPONPU	<i>Spondias purpurea</i>	Anacardiaceae	3
STEMPU	<i>Tabernaemontana odontadeniiflora</i>	Apocynaceae	1
SWIEHU	<i>Swietenia humilis</i>	Meliaceae	3
SWIEMA	<i>Swietenia macrophylla</i>	Meliaceae	3
SYZYJA	<i>Syzygium jambos</i>	Myrtaceae	1
TABEDO	<i>Roseodendron donnell-smithii</i>	Bignoniaceae	3
TABEOC	<i>Tabebuia ochracea</i>	Bignoniaceae	3
TABERO	<i>Tabebuia rosea</i>	Bignoniaceae	3
TAMAIN	<i>Tamarindus indica</i>	Leguminosae	1
TECOST	<i>Tecoma stans</i>	Bignoniaceae	1
TECTGR	<i>Tectona grandis</i>	Lamiaceae	3
TERMAM	<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	2
TERMOB	<i>Terminalia oblonga</i>	Combretaceae	2
TREMMI	<i>Trema micrantha</i>	Cannabaceae	5
TRICAM	<i>Trichilia americana</i>	Meliaceae	5
TRICHI	<i>Trichilia hirta</i>	Meliaceae	4
TRICPA	<i>Trichilia pallida</i>	Meliaceae	1
TRIPME	<i>Triplaris melaenodendron</i>	Polygonaceae	2
VISMBA	<i>Vismia baccifera</i>	Hypericaceae	1
VITEGA	<i>Vitex gaumeri</i>	Lamiaceae	5
ZANTAG	<i>Zanthoxylum fagara subsp. Aguilarii</i>	Rutaceae	5
ZANTBE	<i>Zanthoxylum ekmanii</i>	Rutaceae	5
ZANTRI	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	Rutaceae	5
ZUELGU	<i>Zuelania guidonia</i>	Salicaceae	4

Anexo 4. Lista de las 94 especies con las cuales se estimaron los índices de diversidad funcional

Nombre científico	Familia
<i>Liquidambar styraciflua</i>	Altingiaceae
<i>Mangifera indica</i>	Anacardiaceae
<i>Spondias purpurea</i>	Anacardiaceae
<i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae
<i>Anacardium excelsum</i>	Anacardiaceae
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae
<i>Annona reticulata</i>	Annonaceae
<i>Aspidosperma desmanthum</i>	Apocynaceae
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Araceae
<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliaceae
<i>Cocos nucifera</i>	Arecaceae
<i>Bactris gasipaes</i>	Arecaceae
<i>Tabebuia ochracea</i>	Bignoniaceae
<i>Roseodendron donnell-smithii</i>	Bignoniaceae
<i>Tabebuia rosea</i>	Bignoniaceae
<i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae
<i>Bursera tomentosa</i>	Burseraceae
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Calophyllaceae
<i>Trema micrantha</i>	Cannabaceae
<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae
<i>Curatella americana</i>	Dilleniaceae
<i>Sapium glandulosum</i>	Euphorbiaceae
<i>Croton draco</i>	Euphorbiaceae
<i>Vismia baccifera</i>	Hypericaceae
<i>Tectona grandis</i>	Lamiaceae
<i>Persea americana</i>	Lauraceae
<i>Ocotea veraguensis</i>	Lauraceae
<i>Inga edulis</i>	Leguminosae
<i>Inga vera</i>	Leguminosae
<i>Hymenaea courbaril</i>	Leguminosae
<i>Inga punctata</i>	Leguminosae
<i>Andira inermis</i>	Leguminosae
<i>Albizia adinocephala</i>	Leguminosae

Anexo 4. *Continuación.* Lista de las 94 especies con las cuales se estimaron los índices de diversidad funcional

Nombre científico	Familia
<i>Pentaclethra macroloba</i>	Leguminosae
<i>Chloroleucon eurycyclum</i>	Leguminosae
<i>Albizia niopoides</i>	Leguminosae
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	Leguminosae
<i>Pterocarpus rohrii</i>	Leguminosae
<i>Dalbergia retusa</i>	Leguminosae
<i>Schizolobium parahyba</i>	Leguminosae
<i>Quercus oleoides</i>	Leguminosae
<i>Leucaena leucocephala</i>	Leguminosae
<i>Gliricidia sepium</i>	Leguminosae
<i>Erythrina berteriana</i>	Leguminosae
<i>Erythrina fusca</i>	Leguminosae
<i>Inga oerstediana</i>	Leguminosae
<i>Erythrina costaricensis</i>	Leguminosae
<i>Albizia saman</i>	Leguminosae
<i>Erythrina poeppigiana</i>	Leguminosae
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Leguminosae
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Leguminosae
<i>Dialium guianense</i>	Leguminosae
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae
<i>Ochroma pyramidale</i>	Malvaceae
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Malvaceae
<i>Luehea seemanii</i>	Malvaceae
<i>Luehea candida</i>	Malvaceae
<i>Luehea speciosa</i>	Malvaceae
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Malvaceae
<i>Pachira quinata</i>	Malvaceae
<i>Miconia argentea</i>	Melastomataceae
<i>Guarea guidonia</i>	Meliaceae
<i>Trichilia pallida</i>	Meliaceae
<i>Carapa guianensis</i>	Meliaceae
<i>Swietenia macrophylla</i>	Meliaceae
<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae
<i>Azadirachta indica</i>	Meliaceae
<i>Trichilia americana</i>	Meliaceae
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae

Anexo 4. *Continuación.* Lista de las 94 especies con las cuales se estimaron los índices de diversidad funcional

Nombre científico	Familia
<i>Ficus insipida</i>	Moraceae
<i>Maclura tinctoria</i>	Moraceae
<i>Syzygium jambos</i>	Myrtaceae
<i>Pimenta dioica</i>	Myrtaceae
<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae
<i>Minquartia guianensis</i>	Olacaceae
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	Picramniaceae
<i>Myrsine coriacea</i>	Primulaceae
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	Rubiaceae
<i>Genipa americana</i>	Rubiaceae
<i>Citrus reticulata</i>	Rutaceae
<i>Citrus limon</i>	Rutaceae
<i>Citrus nobilis</i>	Rutaceae
<i>Citrus sinensis</i>	Rutaceae
<i>Citrus aurantiifolia</i>	Rutaceae
<i>Zanthoxylum ekmanii</i>	Rutaceae
<i>Zuelania guidonia</i>	Salicaceae
<i>Sapindus saponaria</i>	Sapindaceae
<i>Pouteria reticulata</i>	Sapotaceae
<i>Pouteria sapota</i>	Sapotaceae
<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Urticaceae
<i>Cecropia peltata</i>	Urticaceae
<i>Lippia myriocephala</i>	Verbenaceae

Anexo 5. Lista de las 160 especies con las cuales se estimaron las medias ponderadas de la comunidad y los índices de diversidad taxonómica.

Nombre científico	Familia
<i>Persea caerulea</i>	Lauraceae
<i>Muntingia calabura</i>	Muntingiaceae
<i>Syzygium jambos</i>	Myrtaceae
<i>Ocotea helicterifolia</i>	Lauraceae
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae
<i>Persea americana</i>	Lauraceae
<i>Ocotea veraguensis</i>	Lauraceae
<i>Pimenta dioica</i>	Myrtaceae
<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae
<i>Inga pavoniana</i>	Leguminosae
<i>Senna papillosa</i>	Leguminosae
<i>Inga edulis</i>	Leguminosae
<i>Inga ruiziana</i>	Leguminosae
<i>Inga vera</i>	Leguminosae
<i>Hymenaea courbaril</i>	Leguminosae
<i>Cassia grandis</i>	Leguminosae
<i>Inga punctata</i>	Leguminosae
<i>Guarea guidonia</i>	Meliaceae
<i>Trichilia pallida</i>	Meliaceae
<i>Ficus insipida</i>	Moraceae
<i>Miconia argentea</i>	Melastomataceae
<i>Tamarindus indica</i>	Leguminosae
<i>Andira inermis</i>	Leguminosae
<i>Albizia adinocephala</i>	Leguminosae
<i>Citrus reticulata</i>	Rutaceae
<i>Citrus limon</i>	Rutaceae
<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliaceae
<i>Casimiroa edulis</i>	Rutaceae
<i>Acnistus arborescens</i>	Solanaceae
<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	Anacardiaceae
<i>Citrus nobilis</i>	Rutaceae
<i>Pouteria reticulata</i>	Sapotaceae
<i>Rollinia mucosa</i>	Annonaceae
<i>Annona muricata</i>	Annonaceae
<i>Pouteria sapota</i>	Sapotaceae
<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	Sapotaceae
<i>Tabernaemontana odontadeniiflora</i>	Apocynaceae
<i>Solanum erianthum</i>	Solanaceae
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Urticaceae
<i>Macadamia integrifolia</i>	Proteaceae
<i>Myrsine coriacea</i>	Primulaceae

Anexo 5. *Continuación.* Lista de las 160 especies con las cuales se estimaron las medias ponderadas de la comunidad y los índices de diversidad taxonómica.

Nombre científico	Familia
<i>Cecropia peltata</i>	Urticaceae
<i>Citrus sinensis</i>	Rutaceae
<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae
<i>Luehea candida</i>	Malvaceae
<i>Acosmium panamense</i>	Leguminosae
<i>Lippia myriocephala</i>	Verbenaceae
<i>Tabebuia ochracea</i>	Bignoniaceae
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>	Leguminosae
<i>Albizia guachapele</i>	Leguminosae
<i>Roseodendron donnell-smithii</i>	Bignoniaceae
<i>Pterocarpus rohrii</i>	Leguminosae
<i>Dalbergia retusa</i>	Leguminosae
<i>Platymiscium parviflorum</i>	Leguminosae
<i>Schizolobium parahyba</i>	Leguminosae
<i>Tectona grandis</i>	Lamiaceae
<i>Acrocarpus fraxinifolius</i>	Leguminosae
<i>Lysiloma aurita</i>	Leguminosae
<i>Senna siamea</i>	Leguminosae
<i>Myrospermum frutescens</i>	Leguminosae
<i>Amphipterygium adstringens</i>	Anacardiaceae
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Araceae
<i>Spondias purpurea</i>	Anacardiaceae
<i>Liquidambar styraciflua</i>	Altingiaceae
<i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae
<i>Diphysa americana</i>	Leguminosae
<i>Tabebuia rosea</i>	Bignoniaceae
<i>Cordia collococca</i>	Araceae
<i>Nephelium lappaceum</i>	Sapindaceae
<i>Zuelania guidonia</i>	Salicaceae
<i>Croton draco</i>	Euphorbiaceae
<i>Trichilia hirta</i>	Meliaceae
<i>Quercus oleoides</i>	Leguminosae
<i>Sapindus saponaria</i>	Sapindaceae
<i>Hura crepitans</i>	Euphorbiaceae
<i>Leucaena leucocephala</i>	Leguminosae
<i>Lysiloma acapulcense</i>	Leguminosae
<i>Gliricidia sepium</i>	Leguminosae
<i>Inga jinicuil</i>	Leguminosae
<i>Erythrina berteroana</i>	Leguminosae
<i>Erythrina fusca</i>	Leguminosae

Anexo 5. *Continuación.* Lista de las 160 especies con las cuales se estimaron las medias ponderadas de la comunidad y los índices de diversidad taxonómica.

Nombre científico	Familia
<i>Lonchocarpus macrophyllus</i>	Leguminosae
<i>Luehea speciosa</i>	Malvaceae
<i>Inga oerstediana</i>	Leguminosae
<i>Erythrina costaricensis</i>	Leguminosae
<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	Rutaceae
<i>Zanthoxylum ekmanii</i>	Rutaceae
<i>Zanthoxylum fagara subsp. Aguilarii</i>	Rutaceae
<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae
<i>Metopium brownei</i>	Anacardiaceae
<i>Anacardium excelsum</i>	Anacardiaceae
<i>Albizia saman</i>	Leguminosae
<i>Erythrina poeppigiana</i>	Leguminosae
<i>Inga micheliana</i>	Leguminosae
<i>Annona reticulata</i>	Annonaceae
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae
<i>Genipa americana</i>	Rubiaceae
<i>Vitex gaumeri</i>	Lamiaceae
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Leguminosae
<i>Maclura tinctoria</i>	Moraceae
<i>Caryodendron orinocense</i>	Euphorbiaceae
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Malvaceae
<i>Gmelina arborea</i>	Lamiaceae
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Leguminosae
<i>Platymiscium dimorphandrum</i>	Leguminosae
<i>Azadirachta indica</i>	Meliaceae
<i>Brosimum costaricanum</i>	Moraceae
<i>Trichilia americana</i>	Meliaceae
<i>Melia azedarach</i>	Meliaceae
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae
<i>Bursera tomentosa</i>	Burseraceae
<i>Trema micrantha</i>	Cannabaceae
<i>Pachira quinata</i>	Malvaceae
<i>Jatropha curcas</i>	Euphorbiaceae
<i>Dialium guianense</i>	Leguminosae
<i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae
<i>Cocos nucifera</i>	Arecaceae
<i>Acrocomia aculeata</i>	Arecaceae
<i>Bactris gasipaes</i>	Arecaceae
<i>Attalea cohune</i>	Arecaceae
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	Arecaceae