

Informe final de proyecto de investigación y extensión

DOCUMENTO 1. Informe Técnico

**“Modelación y diseño de sistemas de
especies múltiples de cultivos; Caso sistemas
agroforestales en Talamanca, Costa Rica”**

Elaborador por

Ing. Randall Chaves Abarca, M.EdT.

Ing. Ricardo Salazar Díaz, Ph.D

2018

Contenido

1	Título:	4
2	Autores y direcciones.....	4
3	Resumen	4
4	Palabras clave	5
5	Objetivos.....	5
5.1	General.....	5
5.2	Específicos	5
6	Introducción	5
6.1	Antecedentes y Justificación.....	6
7	Relación general entre diversidad y productividad	7
7.1	Mecanismos que influyen en la relación productividad-biodiversidad.....	8
7.2	Efectos de los factores ambientales en la productividad del ecosistema	11
7.3	Papel de la organización espacial.....	11
7.4	Un enfoque agroecológico para mejorar la producción	12
7.5	Caso de agroforestería tropical.....	12
8	Metodología.....	13
8.1	Área de estudio y protocolo de campo.....	13
8.2	Productividad de los agrosistemas	16
8.3	Modelos como herramientas para analizar la relación entre productividad, diversidad y organización espacial.....	17
9	Plan de difusión y transferencia de resultados.....	17
10	Plan de Acción.....	19
11	Resultados.....	21
12	Discusión y conclusiones.....	21
12.1	La contribución del estudio	21
12.2	Perspectivas	26
12.3	Conclusión general	27
13	Bibliografía.....	28

Índice de Figuras

- Figura 1. *Argumentos generales sobre dos tipos de mecanismos invocados para explicar cómo y por qué una mezcla de especies supera a los monocultivos: efecto de muestreo y complementariedad. El efecto de muestreo ocurre cuando las especies más productivas llegan a dominar la biomasa del policultivo rico en especies. Los efectos de la complementariedad pueden aumentar la producción total del ecosistema, a veces conduciendo a una producción más alta que la del monocultivo más productivo. Esto se llama sobreproducción transgresora.* 8
- Figura 2. *Enfoque y diferencias entre los énfasis en las áreas de agronomía y ecología en la relación biodiversidad-productividad, (fila superior), distinción entre los principales mecanismos de enfoque entre áreas (segunda fila), diferencias entre los propósitos principales (tercera fila), y finalmente el resultado esperado.*..... 10
- Figura 3. *Ejemplo de un sistema de cultivo de múltiples estratos: en un sistema agroforestal en la región de Talamanca en Costa Rica (fotografía de Ricardo Salazar).* 14
- Figura 4. *Ejemplo de la estructura vertical de un sistema agroforestal típico en Talamanca, los diferentes estratos indican con las especies más comunes representadas.* 16
- Figura 5. *Posibles evoluciones de los sistemas agroforestales. Cada punto representa una planta de una de las cuatro categorías (verde: plantas de banano, marrón: árboles de cacao, naranja: árboles frutales, gris: árboles de madera). “A” representa un ejemplo de la distribución espacial actual en sistemas agroforestales. “B” Y “C” representan dos posibles organizaciones espaciales que permiten un buen rendimiento de los cultivos de cacao y banano en asociación con árboles de estratos altos.*..... 25

1 Título:

“Modelación y diseño de sistemas de especies múltiples de cultivos; Caso sistemas agroforestales en Talamanca, Costa Rica”

2 Autores y direcciones

- Ing. Randall Chaves Abarca, M.EdT.
 - rchaves@itcr.ac.cr
- Ing. Ricardo Salazar Díaz, MGRN
 - risalazar@itcr.ac.cr

3 Resumen

Aumentar la diversidad de cultivos se presenta cada vez más como un medio para mejorar la sostenibilidad de los agrosistemas. Sin embargo, todavía hay una falta de conocimiento sobre cómo la diversidad funcional de las plantas altera los procesos que respaldan la producción. Debido a la amplia diversidad de plantas, los sistemas agroforestales en los trópicos son un buen caso de estudio para evaluar la relación diversidad-producción. Los sistemas agroforestales en la región de Talamanca en Costa Rica son particularmente interesantes por su diversa organización vertical y horizontal. Comprender cómo la diversidad de plantas y su organización alteran el rendimiento de estos complejos sistemas es particularmente desafiante y requiere el desarrollo de nuevos enfoques. Los objetivos de este proyecto consistieron en abordar las siguientes preguntas: i) ¿Cómo influye la diversidad de plantas en la productividad global de los sistemas agroforestales? y ii) ¿Cómo afecta la estructura espacial de la comunidad de plantas el rendimiento de los cultivos? Estudiamos ampliamente la diversidad y la productividad de 180 parcelas (100 m² cada una) ubicadas en 20 fincas en la región de Talamanca. La evaluación global de la productividad de estos sistemas fue posible estimando la producción de cada planta durante un año. Esta producción se convirtió al equivalente en ingresos de acuerdo con los precios del mercado local. Si bien observamos un efecto positivo de la diversidad de cultivos sobre los ingresos, este efecto se contrastó de acuerdo a cada cultivo (banano, cacao, otros frutales, madera y leña). Al considerar cada cultivo por separado, hubo un efecto positivo de la diversidad de plantas para los cultivos de estratos superiores (otros frutales, leña y madera) y un efecto negativo para los cultivos de estratos inferiores (banano y cacao). Sugiriendo que para las plantas que ocupaban los estratos superiores del dosel, la complementariedad es más fuerte que la competencia, pero para las plantas que ocupaban los estratos inferiores del dosel, la competencia es mayor que la complementariedad.

Una segunda parte del análisis de datos de las parcelas en Talamanca se centró en el efecto de las distancias de plantas vecinas en la producción de banano y cacao. Se desarrolló un análisis individual para determinar si el número de plantas vecinas de un cultivo dado explicaba el rendimiento potencial de cada planta de banano o cacao. Encontramos que el efecto de la distancia entre plantas sobre el rendimiento de los cultivos de banano o cacao fue mayor para los cultivos de madera, leña y otros frutales, que para

los cultivos de cacao y banano. Curiosamente, los cultivos de estratos más altos tuvieron un menor efecto que los cultivos de estratos más bajos, lo que sugiere que densidades moderadas de árboles altos podrían ser compatibles con una alta producción de banano y cacao. Estos hallazgos se discutieron en términos de complementariedad y competencia con respecto a la disponibilidad de luz en los estratos superiores e inferiores del dosel. Desde una perspectiva aplicada, nuestros resultados sugieren que la productividad podría ser maximizada por un número razonable plantas dentro del agrosistema, y luego propusimos una nueva dirección para organizar las fincas con el fin de maximizar la producción de cultivos al tiempo que proporciona ingresos suplementarios para los agricultores y los servicios del ecosistema.

4 Palabras clave

Sistemas agroforestales multistrata, productividad, biodiversidad, rendimiento potencial, organización espacial, Costa Rica.

5 Objetivos

5.1 General

Evaluar y modelar el rendimiento productivo en sistemas diversificados de cultivos

5.2 Específicos

- Medir el rendimiento de los cultivos y su funcionalidad dentro de los sistemas diversificados seleccionados
- Desarrollar un modelo de simulación para pronosticar el efecto entre la diversidad y el rendimiento de los cultivos, de acuerdo con la organización espacial y los recursos disponibles.
- Utilizar el modelo como una herramienta de gestión, para explorar diferentes escenarios en el efecto de la diversidad de plantas y productividad, tomando en cuenta los objetivos de los agricultores.

6 Introducción

El objetivo central del estudio es comprender cómo la diversidad de plantas (principalmente la diversidad funcional), su organización espacial y su gestión, alteran el rendimiento de los sistemas agroforestales de cacao-banano en la región de Talamanca, Costa Rica. La comprensión del vínculo entre la biodiversidad y la productividad es fundamental en el contexto de la diversificación de los sistemas agrícolas. Desde un punto de vista metodológico, es necesario desarrollar herramientas capaces de abordar el problema de la diversidad y la productividad en los sistemas de múltiples estratos bajo la gestión de los agricultores. Tales herramientas sólo se han obtenido en sistemas de múltiples estratos relativamente homogéneos como los sistemas agroforestales de café que son menos diversos y complejos que aquellos sistemas agroforestales de cacao-banano (Roupsard et al. 2011, Charbonnier et al. 2013).

En los sistemas agrícolas, el debate sigue siendo sobre cómo se puede aumentar la diversidad de plantas sin disminuir la productividad. Por lo tanto, es necesario comprender i) el tipo de planta que se utilizará para la diversificación de los ecosistemas agrícolas, ii) el grado óptimo de diversificación, y iii) en qué condiciones es más probable que la diversificación sea una opción eficiente.

Se ha sugerido que los sistemas agroforestales tradicionales son una estrategia prometedora de uso de la tierra, conservando una proporción significativa de la diversidad y a la vez que proporcionan importantes beneficios económicos. (Steffan-desalier et al. 2007, perfecto y Vandermeer 2008). Los beneficios de la biodiversidad de los sistemas agroforestales tropicales tradicionales, ya han recibido una considerable atención de los biólogos conservacionistas, pero solo algunos de estos estudios han evaluado el impacto de la intensificación agrícola de múltiples especies (de Beenhouwer et al. 2013). La evaluación de la productividad desde un punto de vista metodológico también es un desafío por la alta diversidad de productos en estos sistemas. La evaluación de la productividad es un paso importante para entender cómo la diversificación puede ser una buena opción para los agricultores.

La organización espacial de las plantas podría influir altamente en la producción. Comprender cómo la organización espacial de los cultivos afecta su productividad es un paso importante en el diseño y manejo de agroecosistemas diversificados. Todavía existe la necesidad de desarrollar métodos para esclarecer cómo la estructura espacial de las plantas puede alterar la productividad de los cultivos. La organización espacial es un factor importante de estudiar, dado que los productores pueden influir en el manejo como una opción para optimizar el sistema. En primer lugar, se requiere una descripción precisa de la composición y estructura de los sistemas agroforestales. Existe la necesidad de desarrollar métodos innovadores para esclarecer el efecto de la estructura organizacional de los cultivos en la productividad global del sistema.

6.1 Antecedentes y Justificación

Durante siglos, el paisaje natural ha sido transformado por el ser humano en búsqueda de satisfacción de sus necesidades. Una de las causas de esta transformación ha sido por el desarrollo y la utilización de la agricultura a lo largo del tiempo. Actualmente, existe una gran cantidad de sistemas de producción agrícola que van desde monocultivos hasta sistemas altamente diversificados (Guiracocha, 2000) cuya infinidad de posibilidades puede integrar herbáceas y maderables o puede tener componentes anuales y perennes, de pequeña o gran escala, orgánico o convencional, entre otros.

En Costa Rica, una de las zonas con mayor diversidad ecológica y presencia de sistemas diversificados es el cantón de Talamanca, el cual es el más extenso de la provincia de Limón y uno de los de mayor extensión territorial del país con 576,5 km². El medio natural de la zona de Talamanca ha sido parte inherente de la vida de los indígenas Bribris y Cabécares (Boza, 2014). Para este segmento de la población costarricense, la convivencia con la naturaleza podría llamarse literalmente una simbiosis, ya que, todas sus necesidades básicas han sido desarrolladas con el respeto y la armonía de los habitantes de la zona (Borges & Castillo, 1997), de la mano con el medio ambiente, procurando no impactarlo significativamente en forma negativa.

Específicamente en el distrito Bratsi, existe una gran cantidad de sistemas diversificados que combinan principalmente cultivos de *Theobroma cacao* (cacao) y *Musa* sp. (banano)

con especies maderables como *Cordia alliodora* (Laurel) y *Cedrela odorata* (cedro amargo) y algunos frutales como *Bactris gasipaes* (pejibaye), *Citrus* sp., (naranja), *Persea* sp. (aguacate) entre otros. Por tanto, podría considerarse una gran participación de estos sistemas agroforestales en el rol de sobrevivencia y sustento de la población (alimentos, energía, materia prima y dinero) así como de los servicios ambientales como por ejemplo la conservación del suelo y de la biodiversidad y el mejoramiento de microclimas (Guiracocha, 2000).

Sin embargo, el creciente interés por aumentar la productividad de los sistemas agroforestales, conservando la biodiversidad existente, resulta inquietante para los productores de la zona, quienes, a pesar de su amplia experiencia en cuanto a la convivencia con el medio natural, también expresan una necesidad acerca de la falta de conocimiento científico de las ventajas y desventajas que acecha el uso de determinados tipos de sistemas agroforestales.

Los indígenas de la zona de Talamanca han vivido por muchos años en armonía con la naturaleza, utilizando sistemas agroforestales y prácticas culturales agrícolas en las que se evita impactar negativamente al medio ambiente. Sin embargo, los bajos rendimientos productivos y los bajos precios de los principales productos obtenidos (cacao y banano), han amenazado la permanencia de estos sistemas agroforestales (Somarriba & Harvey, 2003)

Una de las principales características de estos sistemas agroforestales es que comprenden una alta variedad de cultivos (sistemas diversificados) debido a que existen dos principales finalidades. Una de ellas es obtener utilidades económicas, pero también está el autoconsumo con finalidades comestibles y medicinales, el cual es parte de la subsistencia familiar (Salazar, 2015). Además, se consideran otros beneficios de tipo ambiental que incluyen la ayuda en la conservación de suelos y de biodiversidad (Guiracocha, 2000). Por tanto, existe una mezcla de objetivos (de subsistencia y de negocio) cuyo origen están en la misma unidad productiva.

Por otra parte, la alta variabilidad de la composición botánica y la estructura de los sistemas agroforestales basados en cacao, han sido pobremente descritas y su relevancia en la evaluación de ecosistemas ha sido poco investigada (Deheuvels, Avelino, Somarriba, & Malezieux, 2012).

7 Relación general entre diversidad y productividad

La revolución agrícola del siglo XX está asociada a la intensificación y simplificación de las prácticas agrícolas con el objetivo de aumentar el rendimiento en detrimento de la biodiversidad, afectando tanto a las especies silvestres cuyo hábitat desaparece como a las especies cultivadas cuya diversidad genética a menudo se reducía enormemente. La expansión y la intensificación de las actividades agrícolas están causando la fragmentación progresiva de los hábitats forestales y una importante pérdida de biodiversidad (Tilman et al. 2002). El impacto negativo en el ambiente del uso masivo de agroquímicos y energías fósiles para asistir a la mecanización de los sistemas agrícolas simples es bien conocido y documentado (Eddleston et al. 2002, Aubertot et al. 2005).

La biodiversidad en los sistemas agrícolas promete ser un tema importante del siglo XXI (Plantureux et al. 2005). La biodiversidad a menudo se presenta como el aumento del uso eficiente de los recursos y la promoción de la interacción positiva entre las especies y otros procesos del ecosistema (Tilman y Pacala 1993, Hooper et al. 2005, Nakamura 2008, Smith et al. 2008, Cardinale et al. 2012B). El efecto de la diversidad de plantas en la productividad se ha estudiado desde hace mucho tiempo en sistemas naturales (Naeem et al. 1994, Loreau et al. 2001). Pero en los sistemas agrícolas todavía hay debate sobre cómo puede aumentarse la diversidad de plantas sin disminuir la productividad y dificultar la gestión de los agricultores (SWIFT et al. 2004). Según Lehman y Tilman (2000), la diversidad aumenta la productividad de la comunidad pero puede reducir la productividad de las especies individuales.

Por lo tanto, es necesario comprender el tipo de planta que se utilizará para la diversificación de los ecosistemas agrícolas y el grado óptimo de diversificación, en relación con el papel exacto de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas y los enfoques que deben adoptarse para mejorar la productividad de los cultivos (Huston 1997, Tilman 1997, Loreau et al. 2001, Aarssen et al. 2003).

7.1 Mecanismos que influyen en la relación productividad-biodiversidad

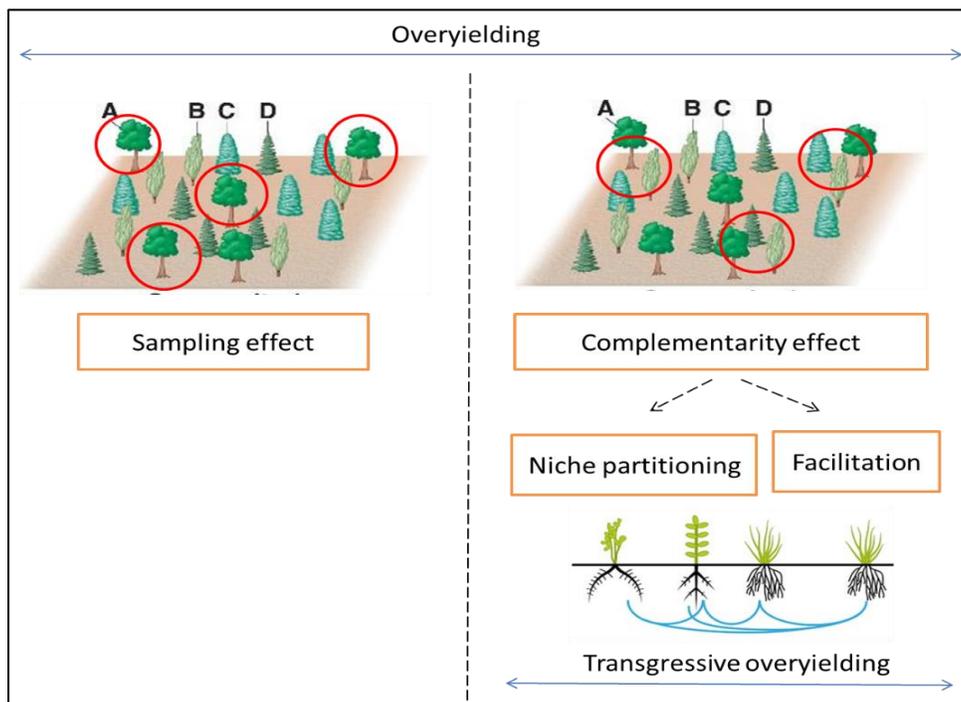


Figura 1. Argumentos generales sobre dos tipos de mecanismos invocados para explicar cómo y por qué una mezcla de especies supera a los monocultivos: efecto de muestreo y complementariedad. El efecto de muestreo ocurre cuando las especies más productivas llegan a dominar la biomasa del policultivo rico en especies. Los efectos de la complementariedad pueden aumentar la producción total del ecosistema, a veces conduciendo a una producción más alta que la del monocultivo más productivo. Esto se llama sobreproducción transgresora.

El efecto neto de la biodiversidad que mejora la productividad en los ecosistemas agrícolas ha sido tradicionalmente explicado por tipos potencialmente importantes, tales como la complementariedad y los efectos de muestreo (Hector et al. 1999, Yachi y Loreau 2007) (véase Figura 1). El efecto de muestreo ocurre cuando las especies más productivas dominan la biomasa del policultivo rico en especies, y aumenta la probabilidad de tener especies muy productivas (que también deben ser muy competitivas y deben dominar a la comunidad) cuando aumenta el número de especies de la comunidad (Cardinale et al. 2007), pero la suposición más común es la hipótesis de la complementariedad, que propone que las plantaciones ricas en especies puedan acceder y utilizar de manera más eficiente los recursos limitantes porque contienen especies con diversos atributos ecológicos (Kelty 1992, Tilman 1999). En general, el efecto de complementariedad incluye tanto la diferenciación de nicho (utilización diferenciada de recursos para la coexistencia de especies) como la facilitación (interacciones positivas entre organismos que benefician al menos a uno de los participantes y no causa daño a ninguno), porque en la práctica es difícil distinguirlos (Loreau y Hector 2001, Bruno et al. 2003, Begon et al. 2006).

Existen diferencias entre agrónomos y ecologistas para abordar el desarrollo de sistemas de producción más sostenibles (ver Figura 2). Los ecologistas generalmente se enfocan en entender los mecanismos de coexistencia de las especies (Kneitel y Chase 2004, Roxburgh et al. 2004) y los agrónomos se centran en estrategias de gestión para aumentar y estabilizar el rendimiento (Malézieux 2012). Para favorecer este desarrollo, existen considerables intereses para unificar estos puntos de vista y métodos para comprender mejor los procesos de competencia/complementariedad en comunidades vegetales diversificadas y no sólo abordar las cuestiones de coexistencia (Bruno et al. 2003, Malézieux 2012, Barot et al. 2017). Es de gran importancia cuantificar el estrecho equilibrio entre los efectos negativos de la competencia (que pueden conducir a una menor productividad de algunas especies) y los efectos de complementariedad y facilitación (lo que puede permitir una mayor productividad a nivel comunitario).

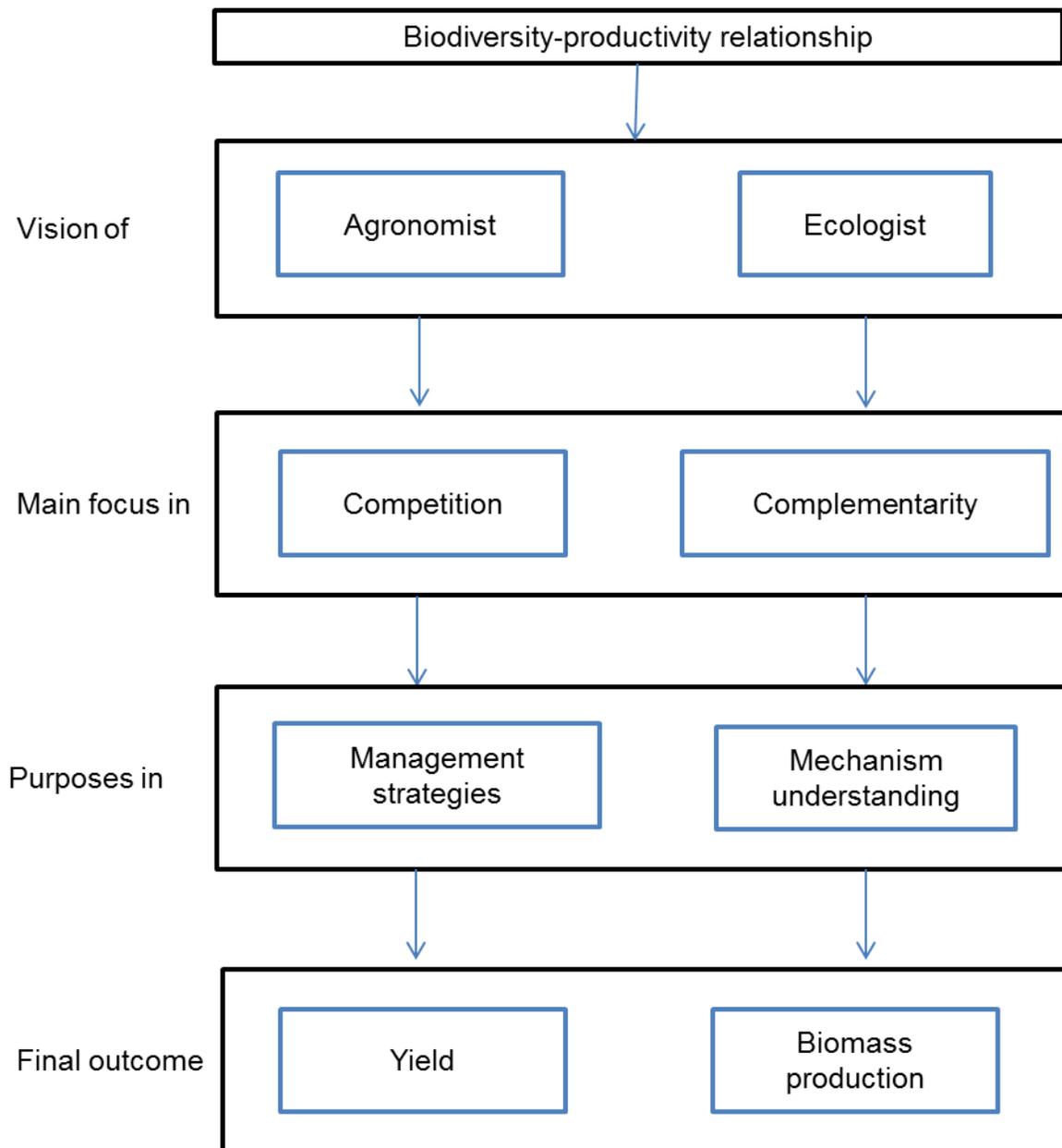


Figura 2. Enfoque y diferencias entre los énfasis en las áreas de agronomía y ecología en la relación biodiversidad-productividad, (fila superior), distinción entre los principales mecanismos de enfoque entre áreas (segunda fila), diferencias entre los propósitos principales (tercera fila), y finalmente el resultado esperado.

7.2 Efectos de los factores ambientales en la productividad del ecosistema

Fridley (2002) sugirió que los factores ambientales deberían tener un efecto mucho más fuerte en las funciones del ecosistema local (incluida la productividad) que la diversidad de especies, por ejemplo, el ambiente local puede o no promover la partición de recursos y la facilitación de los procesos. Cardinale, Nelson & Palmer (2000) argumentan que la relación diversidad-productividad cambia con el contexto ambiental y que la forma y las causas de esta relación pueden ser altamente dinámicas en el tiempo y el espacio.

Según Mulder et al. (2001), el estrés medioambiental favorece una relación positiva entre la riqueza de las especies vegetales y la productividad, porque este tipo de estrés limita la importancia de la competencia. Sin embargo, Maestre et al. (2005) rechazaron la hipótesis de gradiente de estrés (que afirma que el estrés aumenta la facilitación entre los vecinos) y concluye que ni los efectos positivos ni los negativos de los vecinos aumentaron con el estrés abiótico debido a que las interacciones entre especies a través de gradientes de estrés abiótico no siguen un patrón simple. Hasta la fecha, existe una falta de conocimientos generales sobre las condiciones en las que es probable o improbable que se produzca un sobre rendimiento.

7.3 Papel de la organización espacial

Incluso en un contexto ambiental local y en una plantación compuesto por plantas de la misma especie, los procesos que determinan cómo las plantas compiten por los recursos son complejos (Sinoquet y Cruz 1995). La organización espacial de los individuos en una comunidad puede ser una de las características estructurales más importantes que influyen en la complementariedad entre las especies, la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema (Mokany et al. 2008, perfecto y Vandermeer 2008, Pringle et al. 2010). Faltan herramientas capaces de aclarar el efecto de la organización espacial de la comunidad vegetal en los rendimientos de las plantas, especialmente en los sistemas complejos.

Cardinale, Nelson & Palmer (2000) mostraron que la variación en la productividad explicada por la diversidad de especies aumentó con la heterogeneidad espacial. Grime (1998) sugirió que la relación entre la diversidad y las propiedades de los ecosistemas podría ser investigada provechosamente clasificando las especies según su arquitectura. Sin embargo pocos autores han tratado de vincular la complejidad estructural de cultivos con la productividad (Steffan-Desalier et al. 2007). Entender cómo la organización espacial de las plantas afecta la productividad es importante para mejorar el diseño y la gestión de sistemas complejos (Baskent and Jordan 1996). Sin embargo, la heterogeneidad espacial sustancial de los sistemas altamente diversificados hace que esta tarea sea un reto. En estos sistemas complejos, cada planta tiene un "vecindario" único, haciendo que el establecimiento de reglas genéricas a escala de campo sea extremadamente difícil.

Aunque la heterogeneidad espacial de las plantas es reconocida como un poderoso promotor de la coexistencia entre las plantas (Monzeglio y Stoll 2005), explicar el rendimiento de las especies sigue siendo un reto cuando hay una amplia gama de asociaciones de cultivos (Bhagwat et al. 2008, Malézieux et al. 2009, LAMANDA et al. 2012).

Es necesario que los productores entiendan el grado óptimo de diversificación que debe adoptarse para mejorar la productividad de los cultivos, por lo que la organización espacial

es un factor importante para estudiar dado que son los mismos productores los que pueden manejar un diseño de tal manera que puedan optimizar el sistema.

7.4 Un enfoque agroecológico para mejorar la producción

La agricultura intensiva, que intenta maximizar el rendimiento con un gran uso de insumos químicos y mecanización, ha llevado a una importante reducción en la diversidad de plantas y ha tenido importantes impactos ambientales perjudiciales (Tilman et al. 2002). Ahora hay un creciente interés en el desarrollo de sistemas agrícolas que i) limitan el uso de insumos químicos y combustibles, ii) toleran el clima impredecible (Lane y Jarvis 2007, Varshney et al. 2011), iii) mantienen rendimientos aceptables. La complementariedad entre plantas de diversas especies o genotipos puede ser una manera útil de mejorar la producción de cultivos y su estabilidad (Vandermeer 1992, Isbell et al. 2015a). La diversificación de los sistemas agrícolas se puede lograr a través de una variedad de opciones, según su gradiente de complejidad, incluyendo el número y tipo de especies, la estructura horizontal y vertical de la mezcla, y la duración del ciclo de vida de la especie, por ejemplo: intercultivo de hileras, intercultivo mixto, agroforestería de hileras, agroforestería compleja (Altieri 2002, Malézieux et al. 2009).

Estudiar, ¿qué factores afectan la relación entre diversidad y productividad?, es un paso importante para entender mejor cómo la agroecología puede ser utilizada para mejorar la producción.

7.5 Caso de agroforestería tropical

La agroforestería es ejemplo de un sistema diverso. Se espera que en los sistemas agroforestales tropicales, los cultivos semi-perennes y perennes asociados con árboles, la productividad sea mejorada por la diversidad, ya que la biodiversidad aumenta la gama de servicios que estos agroecosistemas proporcionan (Nair 1993) con el objetivo de mejorar los beneficios sociales, económicos y medioambientales (Torquebiau 2007).

Investigadores estudian cada vez más los sistemas agroforestales tropicales como modelos para sistemas agrícolas sostenibles, propuestos como una alternativa sostenible a los sistemas agrícolas intensivos modernos; la conservación de la biodiversidad y los servicios del ecosistema (Sperber et al. 2004, Leakey et al. 2005, Tschardt et al. 2011, Ngo Bieng et al. 2013).

Los sistemas agroforestales tropicales se caracterizan por asociaciones de árboles y cultivos de varios estratos, multifuncionales, lo que resulta en una alta riqueza de especies y complejidad de la estructura espacial (Sánchez 1995, Ngo Bieng et al. 2013). Los servicios ecosistémicos que ofrece los sistemas agroforestales (como secuestro de carbono y conservación de la biodiversidad) han sido ampliamente documentados, pero la relación entre la productividad global y la estructura de estos sistemas ha recibido mucho menos atención (Somarriba y Harvey 2003, Suatunce et al. 2003).

Muchas personas en países en desarrollo dependen de sistemas agroforestales para subsistencia, ingresos económicos y otros servicios (Malézieux et al. 2009, Cerda et al. 2014, Paul et al. 2015). Además de generar madera y leña como un ingreso a largo plazo, los sistemas agroforestales también puede proporcionar ingresos suplementarios de

cultivos perennes y semi-perennes asociados como un ingreso a corto plazo (Nair 2007). Sin embargo, no se ha determinado la eficiencia de estos sistemas, es decir, todavía existe la necesidad de cuantificar los costos y beneficios de los sistemas agroforestales para justificar su propagación y adopción (Molua 2003). Desde las perspectivas privadas y sociales, el potencial económico de los sistemas agroforestales todavía tiene que ser bien estudiado (Franzel y 2002, Molua 2003, Rasul and Thapa 2006). La productividad y la rentabilidad de todas las plantas cultivadas, han sido poco abordadas en los sistemas agroforestales complejos.

8 Metodología

8.1 Área de estudio y protocolo de campo

8.1.1 La región de Talamanca

En Costa Rica, una de las áreas con mayor diversidad ecológica y con presencia de sistemas de cultivo diversificados es Talamanca, que es la región más grande de la provincia de Limón y una de las más grandes del país con 576.5 km². Esta investigación se realizó en el territorio indígena bribri, distrito de Bratsi en Talamanca, provincia de Limón, sureste de Costa Rica (9 ° 00'-9 ° 50 'N, 82 ° 35'-83 ° 05' W). La precipitación anual promedio es de 3570 mm, y la temperatura promedio anual es de 25.9 ° C. El clima está clasificado como bosque tropical (bh-T) (Holdrige 1978). Los sistemas agroforestales estudiados podrían considerarse una gran parte del subsistema en la región de Talamanca. Esta región presenta suelos ricos, de origen volcánico, con buena textura adecuada para los sistemas agroforestales de cacao y banano, en algunas partes de las montañas. Sin embargo son susceptibles a eventos de erosión, como inundaciones y deslizamientos de tierra.

8.1.2 Los sistemas agroforestales en Talamanca

En un diagnóstico presentado por (Somarriba et al., 2014) se menciona que los SAF cacao de Talamanca tienen rendimientos promedio entre 100 y 200 Kg.ha⁻¹ año⁻¹. La mayoría de los árboles de cacao alcanzan desde 6 hasta 8 metros de altura, lo que dificulta la realización de tareas como la poda, la eliminación de frutos enfermos y la cosecha, además favorece la alta diseminación de esporas de monilia (*Moniliophthora roreri*). Las especies maderables (dap > 45 cm) son de regeneración natural, representan las principales fuentes de madera en la zona para la construcción de casas y botes. Los productores reciben beneficios adicionales de otras especies maderables y frutales para el consumo y la venta.

Por otro lado, Borge (1997) clasificó los sistemas agroforestales en Talamanca de acuerdo con el sistema de cultivo de banano; en sistemas complejos (bajas densidades de 156 o 277 plantas / ha) y sistemas simples (mayores densidades de 1666, 1111 u 833 plantas / ha). En los sistemas complejos, se hace poco manejo del cultivo. Los sistemas simples usan variedades comerciales introducidas por la United Fruit Company (UFCO) como Gros Michel y Cavendish Lacatan y Congo. Estos son menos resistentes que las variedades

locales, a las plagas y enfermedades, pero son mucho más productivos en peso y tamaño. La cantidad y diversidad de árboles es mucho más pequeña que en el sistema complejo.



Figura 3. Ejemplo de un sistema de cultivo de múltiples estratos: en un sistema agroforestal en la región de Talamanca en Costa Rica (fotografía de Ricardo Salazar).

8.1.3 Selección de parcelas y recopilación de datos

Para este proyecto, contamos con la colaboración de APPTA (Asociación de Pequeños Productores de Talamanca) que es una asociación de pequeños agricultores agroecológicos en Talamanca, conformada por más de 1000 productores indígenas que se dedican a la producción de cacao y banano orgánico, que se comercializan en el mercado de comercio justo, certificada Bio-Suisse y USDA Organic Farming.

Seleccionamos una red de 20 parcelas agroforestales (Cuadro 1) que incluye una amplia gama de diversidad y organización espacial. Cada parcela era de 900 m² (30 m x 30 m). Las parcelas están ubicadas en cuatro pueblos (Amubri, Dururpe, Katsi y Watsi) y se ubicaron a 200-400 m.a.s.l. Las fincas fueron seleccionadas de acuerdo con los siguientes criterios: (i) el productor estaba dispuesto a participar en la investigación, (ii) la topografía de la finca fuera relativamente plana, y (iii) la finca tenía el potencial de producir al menos un comercial cultivo. Las fincas seleccionadas representan a pequeños productores indígenas (2 ha en promedio) en la región de Talamanca.

Cuadro 1. Parcelas seleccionadas en las cuatro localidades del estudio.

# Plot	Farmer	Locality	# Plot	Farmer	Locality
1	MARINA	WATSI	11	ANABELLE	AMUBRI
2	ELSA	WATSI	12	RICARDO	KATSI
3	CARMEN	WATSI	13	ALONSO	KATSI
4	ASDRUBAL	WATSI	14	TONY	KATSI
5	WILFREDO	WATSI	15	MARIA	KATSI
6	SARA	WATSI	16	RUTH	KATSI
7	JOSE MARIA	AMUBRI	17	ISMAEL	KATSI
8	ROSEMARY	AMUBRI	18	LAYAN	DURURPE
9	ELISEO	AMUBRI	19	AMADEO	DURURPE
10	DARIA	AMUBRI	20	ANA	DURURPE

8.1.4 Composición de la vegetación y estructura espacial

Estos sistemas agroforestales incluyen como principales cultivos comerciales: el cacao (*Theobroma cacao* L.) y el banano orgánico (*Musa* spp. AAA). El cacao generalmente se cultiva con árboles de sombra, como el laurel (*Cordia alliodora* Ruiz y Pav.) o el cedro (*Cedrela odorata* L.). Árboles de sombra que representan especies del bosque y se siembran o crecen naturalmente, generalmente se asocia con otros árboles frutales como cítricos (*Citrus* spp.), aguacate (*Persea americana* Mill.), pejibaye (*Bactris gasipaes* Kunth). Los productores afirman que estos otros árboles frutales crecen bien con cacao y banano (comunicación personal de los productores). Otras especies, como jicaro (*Crescentia cujete* L.) y senko (*Carludovica palmata* Ruiz y Pav.), se utilizan para la artesanía, mientras que la guava (*Inga* sp.) y la cola de pavo (*Cupania cinerea* Poepp.) se utilizan para leña. La Figura 4 presenta una imagen de la estructura vertical de un sistema agroforestal típico en Talamanca, en el que los diferentes estratos se pueden encontrar muy bien.

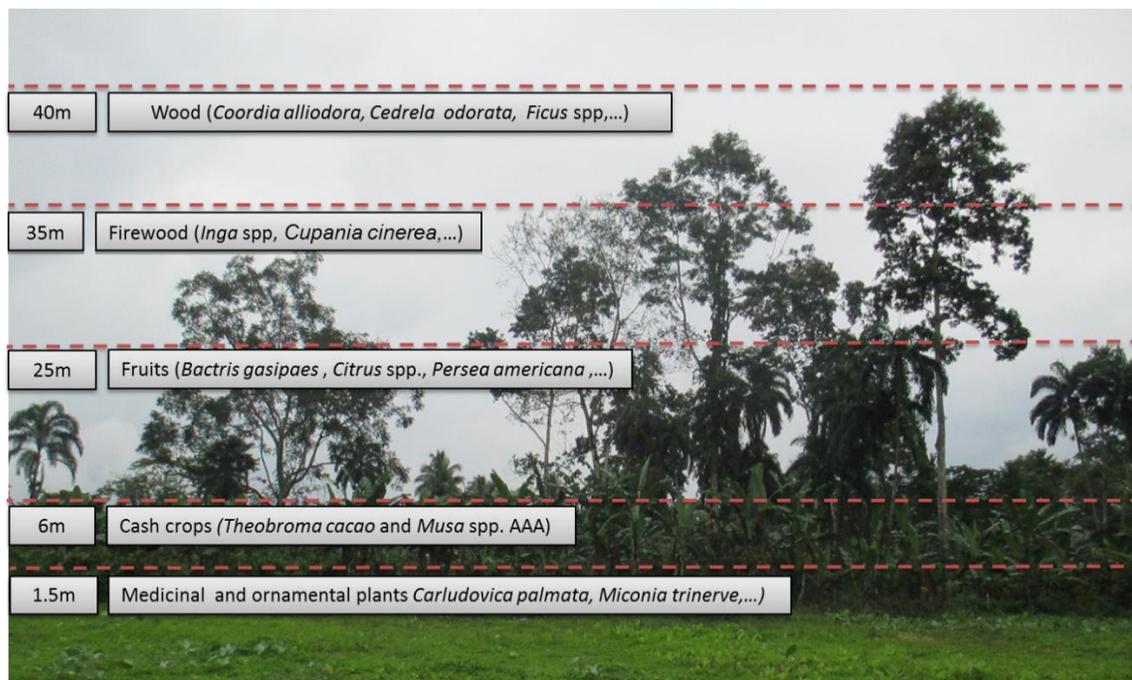


Figura 4. Ejemplo de la estructura vertical de un sistema agroforestal típico en Talamanca, los diferentes estratos indican con las especies más comunes representadas.

La diversidad de plantas cultivadas en cada parcela se calculó usando el índice Shannon-Wiener, (Shannon 1948), que se calculó con la función 'diversidad' del paquete 'vegan', versión 2.2-1 (Oksanen et al., 2015).

También asignamos cada planta a una de cinco categorías: (i) banano, (ii) cacao, (iii) otros árboles frutales, (iv) madera y (v) leña. El cacao y el banano se venden principalmente para el mercado internacional, mientras que otras frutas, madera y leña se venden localmente o se usan para el autoconsumo.

8.2 Productividad de los agrosistemas

La evaluación de la productividad en los sistemas agroforestales en Talamanca es un desafío debido a la diversidad de las plantas que se cultivan. Guiracocha (2001) reportó más de 30 especies de árboles asociados en estos sistemas; nosotros hemos identificado 56 diferentes especies de plantas que se cultivan. Para estimar la productividad global de las parcelas estudiadas, medimos la productividad de acuerdo con la especificación de cada grupo funcional que se presenta a continuación.

Productividad del banano: Para estimar el rendimiento del banano, medimos el peso de los racimos y contamos sus frutos. Se siguió cada planta de banano durante 1 año para medir con precisión los que se cosechaban o se perdían.

Productividad del cacao: Para estimar el rendimiento de cacao, contamos las mazorcas de cacao sanas durante los dos picos de cosecha en mayo y noviembre. Según Braudeau (1969) citado por (Deheuvels et al., 2012), cada mazorca produce un promedio de 185 gramos de granos de cacao fresco que multiplicamos por 0.56 (comunicación personal de W. Rodríguez) para estimar el rendimiento comercial del cacao seco.

Productividad de la madera: Para cada árbol de madera, la altura total, la altura comercial y el DAP (diámetro a la altura del pecho) se midieron con un hipsómetro y una cinta diametral. Los metros cúbicos de madera se calcularon en base a las relaciones empíricas informadas por Almendarez et al. (2013) y con un factor de forma de 0.7 para especies maderables. Con especies de leña, aplicamos el mismo método usando un factor de forma de 0.5.

Productividad de otros árboles frutales: Para otras frutas que no sean banano y cacao, se estimó la productividad para cada árbol usando los valores teóricos informados por otro estudio en la misma región (Burgos et al., 2008).

8.3 Modelos como herramientas para analizar la relación entre productividad, diversidad y organización espacial.

Analizamos la relación entre productividad y diversidad con dos puntos de vista:

Análisis 1 - Para examinar la relación entre productividad y la diversidad de plantas, utilizamos modelos de efectos mixtos lineales generalizados (Bolker et al., 2009). En estos modelos, la parcela fue la unidad estadística utilizada en el estudio (180 parcelas).

Análisis 2 - Analizamos el efecto de la distancia de las plantas vecinas entre cada árbol de cacao y planta de banano y su rendimiento. Utilizamos un modelo lineal de efectos mixtos con el rendimiento potencial como variable de respuesta y el número de plantas vecinas de cada categoría como predictor; la planta individual fue la unidad estadística utilizada en el estudio. Todos los modelos fueron realizados con la función 'lmer' en el paquete 'lme4' (Bates et al., 2011). Todos los análisis estadísticos se realizaron con R 3.3.0 (R Core Team 2016) y con un nivel alfa de 0.05.

9 Plan de difusión y transferencia de resultados.

Este trabajo dio lugar a cinco presentaciones en congresos (3 orales y 2 posters):

Comunicaciones orales:

- 3rd European Agroforestry Conference. 23-25 May 2016, Montpellier France. Effect of plant diversity on the global productivity of agroforestry systems in Talamanca Costa Rica.
- World Cocoa Foundation/USDA Congress. 20-24 Feb 2017, Guayaquil, Ecuador. Productivity of cacao agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica
- PITTA-CACAO, sesión ordinaria. Ministerio de Agricultura de Costa Rica. 26 Ago. 2017, San José, Costa Rica. Modelación de sistemas agroforestales en Talamanca.

Posters:

- Salazar-Diaz, R. & Tixier, P., 2016. Effect of multi-species cropping system on agricultural performance in Talamanca Costa Rica. 5th International EcoSummit, 29 Aug-1 Sep 2016, Montpellier, France.
- Salazar-Diaz, R. & Tixier, P., 2016. Effect of plant diversity on the global productivity of agroforestry systems in Talamanca Costa Rica. 3emes Journées des Doctorants de l'M2E, 22-23 Mars 2017, Montpellier, France

10 Plan de Acción

Objetivo Específico	Producto	Actividades	Responsable
1. Medir el rendimiento de los cultivos y su funcionalidad dentro los sistemas diversificados seleccionados	1.1 Un estudio sobre el rendimiento de los cultivos en una red de parcelas con diversidad de cultivos y organización espacial.	1.1.1 Mediciones en campo, toma de datos.	Ing. Ricardo Salazar Díaz, Ing. Randall Chaves Abarca y Dr. Philippe Tixier
		1.1.2 Graficar la organización espacial de los cultivos asociados en cada una de las parcelas.	Ing. Ricardo Salazar Díaz, Ing. Randall Chaves Abarca y Dr. Philippe Tixier
		1.1.3 Estimar el potencial productivo de los cultivos en cada una de las parcelas.	Ing. Ricardo Salazar Díaz, Ing. Randall Chaves Abarca y Dr. Philippe Tixier
		1.1.4 Medir la cantidad de recursos disponibles (luz y nutrientes) en las parcelas	Ing. Ricardo Salazar Díaz, Ing. Randall Chaves Abarca y Dr. Philippe Tixier
2. Desarrollar un modelo de simulación para pronosticar el efecto entre la diversidad y el rendimiento de los cultivos, de acuerdo a la organización espacial y los recursos disponibles	2.1 Un modelo de simulación, para el análisis de los vínculos de predicción en la productividad de los sistemas.	2.1.1 Modelar la organización espacial que proporcione el mayor potencial productivo de los sistemas agroforestales.	Ing. Ricardo Salazar Díaz, Ing. Randall Chaves Abarca y Dr. Philippe Tixier
		2.1.2 Combinar los enfoques estadísticos (GLMM), los conceptos de red (matriz de interacción), y el desarrollo de modelos para analizar la producción de los sistemas en estudio.	Ing. Ricardo Salazar Díaz, Ing. Randall Chaves Abarca y Dr. Philippe Tixier

Instituto Tecnológico de Costa Rica, Vicerrectoría de Investigación y Extensión, Dirección de Proyectos
 Escuela de Agronegocios, Centro de Investigación y Gestión en Agronegocios
 Informe Final de Proyecto Modelación y diseño de sistemas de especies múltiples de cultivos; Caso sistemas agroforestales en Talamanca, Costa Rica.

3. Utilizar el modelo como una herramienta de gestión, para explorar diferentes escenarios en el efecto de la diversidad de plantas y productividad, tomando en cuenta los objetivos de los agricultores.	3.1 Un modelo de gestión para la exploración de escenarios productivos.	3.1.1 Realizar un diagnóstico que permita conocer los criterios que utilizan los productores para la toma de decisiones en la diversificación de sus cultivos.	Ing. Ricardo Salazar Díaz, Ing. Randall Chaves Abarca y Dr. Philippe Tixier
		3.1.2 Utilizar el modelo para buscar la óptima organización de acuerdo con los objetivos de los agricultores.	Ing. Ricardo Salazar Díaz, Ing. Randall Chaves Abarca y Dr. Philippe Tixier

11 Resultados

Este proyecto dio lugar a tres publicaciones presentadas en revistas internacionales, como resultado de la tesis doctoral del Ing. Ricardo Salazar. Además de la tesis para optar por el grado de Licenciatura en Agronegocios, de Federico Gómez. Se adjunta a este informe final de proyecto, las cuatro publicaciones en donde se detalla los resultados del proyecto.

- Salazar-Diaz, R. & Tixier, P., 2016. Effect of plant diversity on income generated by agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica. *Agroforestry System Journal*
- Salazar-Diaz, R. & Tixier, P., 2017. Responses of productivity to plant richness: A meta-analysis relevant to the diversification of agricultural ecosystems. *Agronomy for Sustainable Development*
- Salazar-Diaz, R. & Tixier, P., 2017. Individual-based analysis of interactions between plants: a statistical modelling approach applied to banana and cacao in heterogeneous multistrata agroecosystems. *European Journal of Agronomy*.
- Gómez 2015. Evaluación de sistemas agroforestales en comunidades indígenas de Talamanca, Costa Rica

12 Discusión y conclusiones

12.1 La contribución del estudio

12.1.1 Aplicación del modelado estadístico a sistemas agroforestales complejos

En particular, las herramientas de modelación ampliamente utilizadas en agronomía no están bien adaptadas para evaluar y diseñar sistemas de multiespecies sostenibles (Malézieux et al. 2009). Para abordar el altísimo nivel de complejidad de los campos agroforestales en Talamanca, se desarrolló un enfoque estadístico basado en la respuesta de plantas individuales a sus vecinos.

El estudio generó una gran cantidad de datos de campo de plantas individuales que permitieron analizar la productividad según la especificación de los cultivos asignados: I) banano, II) cacao, III) árboles maderables, y IV) árboles frutales, se definió esta aproximación porque está más cerca de la realidad de los agricultores en términos de productos comerciales. Sin embargo, puede tener algunos límites para tratar con grupos funcionales más que con especies o variedades de plantas, por ejemplo, en un mismo grupo, algunas especies podrían ser más productivas que otras.

12.1.2 Competencia versus complementariedad

Los sistemas especies múltiples pueden maximizar las interacciones beneficiosas mientras minimizan la competencia por el espacio, la competencia por la luz entre los doseles, y la competencia por el agua y los nutrientes entre los sistemas radiculares. En ecología se proporciona un amplio marco teórico para abordar el papel de la biodiversidad en la productividad. Sin embargo, en los ecosistemas cultivados hay pocas aplicaciones para este marco teórico (Malézieux et al. 2009).

La competencia más que la complementariedad aparentemente domina los cultivos de estratos inferiores. Cuando la luz escasea, la complementariedad se reduce (Reich et al. 2003, Dybzinski et al. 2008, Lebauer y Treseder 2008, Jarchow y Liebman 2012). Barot et al. (2017) añaden además, que variaciones en la estructura organizacional de los cultivos también podrían impactar el microclima y modificar la productividad.

La captura y el uso de la radiación solar recibe una atención importante en sistemas múltiespecies, el sobre rendimiento de los sistemas de cultivos asociados se ha atribuido a un uso más eficiente de la luz entre el dosel (Keating y Carberry 1993, Malézieux et al. 2009). Se sospecha que la disponibilidad de radiación solar, podría alterar la relación entre diversidad y productividad. La radiación solar podría promover la complementariedad entre las especies vegetales. Se confirmó que el diseño de sistemas diversificados de plantas debe tener en cuenta la disponibilidad de la radiación solar como factor ambiental determinante.

12.1.3 Implicación de los resultados para el manejo de sistemas agroforestales

Desde la perspectiva de la agroforestería, los resultados sugieren que la asociación de cultivos con plantas que ocupan diferentes estratos de dosel no conduce a un sobre rendimiento. Es probable que este sea el caso, en sistemas en los que la luz es a menudo un factor limitante y en el que los árboles altos compiten contra los más pequeñas (Rajaniemi 2003). En estos sistemas, las diferentes especies tienen más probabilidades de competir que compartir la luz. Se necesitan más investigaciones para entender mejor la compartición de la luz entre los cultivos, debido a que la compartición de luz se considera a menudo en el diseño de sistemas de cultivos asociados (Allen et al. 1976, Ewel 1986, Cruz y Sinoquet 1994).

Se encontró que el número de plantas de banano en un radio de 2,6 m tuvo una influencia positiva significativa en el rendimiento potencial de banano, mientras que los árboles de cacao en un radio de 2,9 m y árboles frutales en un radio de 6,2 m tuvieron una importante influencia negativa. Se sugiere que este resultado pueda atribuirse al manejo de cultivos, que tiende a ser mejor en altas densidades de plantas de banano.

12.1.4 Aplicación en el caso de Talamanca

Las 180 parcelas agroforestales evaluadas en Talamanca, mostraron una amplia gama de diversidad vegetal (el índice Shannon-Wiener varió de 0 a 2, con un total de 56 especies de plantas cultivadas). El alto rango de diversidad de especies observado fue similar al observado en estudios anteriores (Borge y Castillo 1997, Guiracocha 2000, Anglaaere et al. 2011, Deheuvels et al. 2012, Ngo Bieng et al. 2013). La densidad de plantas y la organización espacial sugirieron que los productores consideran el banano y el cacao como los cultivos primarios y la madera y otras frutas como cultivos secundarios o complementarios.

El banano fue el cultivo más abundante con una densidad poblacional media de 1100 plantas ha⁻¹, no muy diferente de densidades en plantaciones comerciales de manejo intensivo (1600 a 1900 plantas ha⁻¹). Esto refleja la importancia del banano para los productores agroforestales de Talamanca.

La productividad media del cacao fue de 191 kg. ha⁻¹ año⁻¹, que fue algo mayor que los 136 kg. ha⁻¹ año⁻¹ reportado por Deheuvels et al. (2012) para sistemas agroforestales similares en Talamanca. Estos rendimientos son sustancialmente más bajos que los de los sistemas agroforestales de cacao en Ghana y Costa de Marfil, que promedian 456 y 214 kg. ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente (Gockowski y Sonwa 2011). Como lo señalaron Deheuvels et al. (2012) y Leach et al. (2002), los rendimientos inferiores del cacao en Talamanca resultan de la ausencia de insumos químicos y de las pérdidas causadas por el hongo *Moniliophthora roreri*, el agente de la enfermedad de la vaina de cacao.

La producción promedio de madera de *Cordia Alliodora* (26 m³. ha⁻¹) fue sustancialmente menor que los 48 m³. ha⁻¹ recientemente reportado para Centroamérica (Somarriba et al. 2014). Esto puede ser resultado de diferencias entre sitios y densidades de siembra. Aunque los rendimientos estimados fueron bajos, representan claramente un aporte económico clave para los pequeños productores, especialmente cuando los precios del cacao son bajos (Ramírez et al. 2001). En comparación con la madera, la leña no tiene un aporte económico clave y promedió 43 árboles por hectárea, lo que corresponde a 5,25 m³. ha⁻¹. Según los productores entrevistados, estas especies no se venden, sino que son utilizadas para el autoconsumo.

La evaluación de la productividad de otros árboles frutales fue difícil debido a su variación estacional. La estimación de ingresos de estos árboles frutales fue mayor a los otros cultivos. Aunque los productores no tienen registros de producción, este resultado es consistente con la percepción de los productores, que reclaman un buen rendimiento de los árboles frutales.

Aunque los árboles de madera eran más numerosos que los árboles frutales en el vecindario de las plantas de banano y los árboles de cacao, el efecto de los árboles frutales sobre la productividad fue estadísticamente significativa mientras que el efecto de árboles de madera no lo fue. Esta diferencia puede atribuirse a la posición de los árboles en el dosel y a los efectos sobre la intensidad de la sombra (Gidoín et al. 2014). Porque los árboles de madera son altos en el dosel (Ngo Bieng et al. 2013), proporcionan un nivel uniforme y bajo de sombreado a las plantas más bajas (banano y cacao). Esto sugiere que los árboles de madera a una densidad y distribución espacial adecuada no deben afectar fuertemente la

productividad del banano y cacao. Este resultado es muy importante porque mantener árboles altos en el sistema ayuda a proporcionar otros servicios ecosistémicos (Tschardt et al. 2011). En comparación con los árboles de madera, los árboles frutales proporcionan una sombra más localizada y más intensa (Gidoín et al. 2014). Esta sombra más localizada ha demostrado reducir significativamente la productividad de banano y cacao. Los resultados coinciden con estudios previos que describen una correlación positiva entre los rendimientos y la disponibilidad de luz cuando el crecimiento no está limitado por la disponibilidad de nutrientes (Vernon 1967, Jucker et al. 2014). Esta última hipótesis es consistente con los hallazgos de Zuidema et al. (2005), que mostraron que la sombra intensa (> 60%) en los sistemas agroforestales redujo los rendimientos en más de un tercio.

Contrario a la producción de cacao, la alta productividad de los bananos puede explicarse por los bajos niveles de plagas y enfermedades de los bananos cultivados en los sistemas agroforestales (Schroth et al. 2000, duela et al. 2001). En una perspectiva aplicada, parece posible cultivar plantas de banano altamente productivas en asociación con árboles, especialmente con árboles de cacao y con densidades moderadas de árboles más grandes (alrededor de 100 árboles frutales o 150 árboles de madera por hectárea).

Esto podría llevar a una cierta especialización dentro de campos de tal manera que el banano se cultive en una parte del campo y otros árboles se cultiven en otras partes (**Figura 5**).

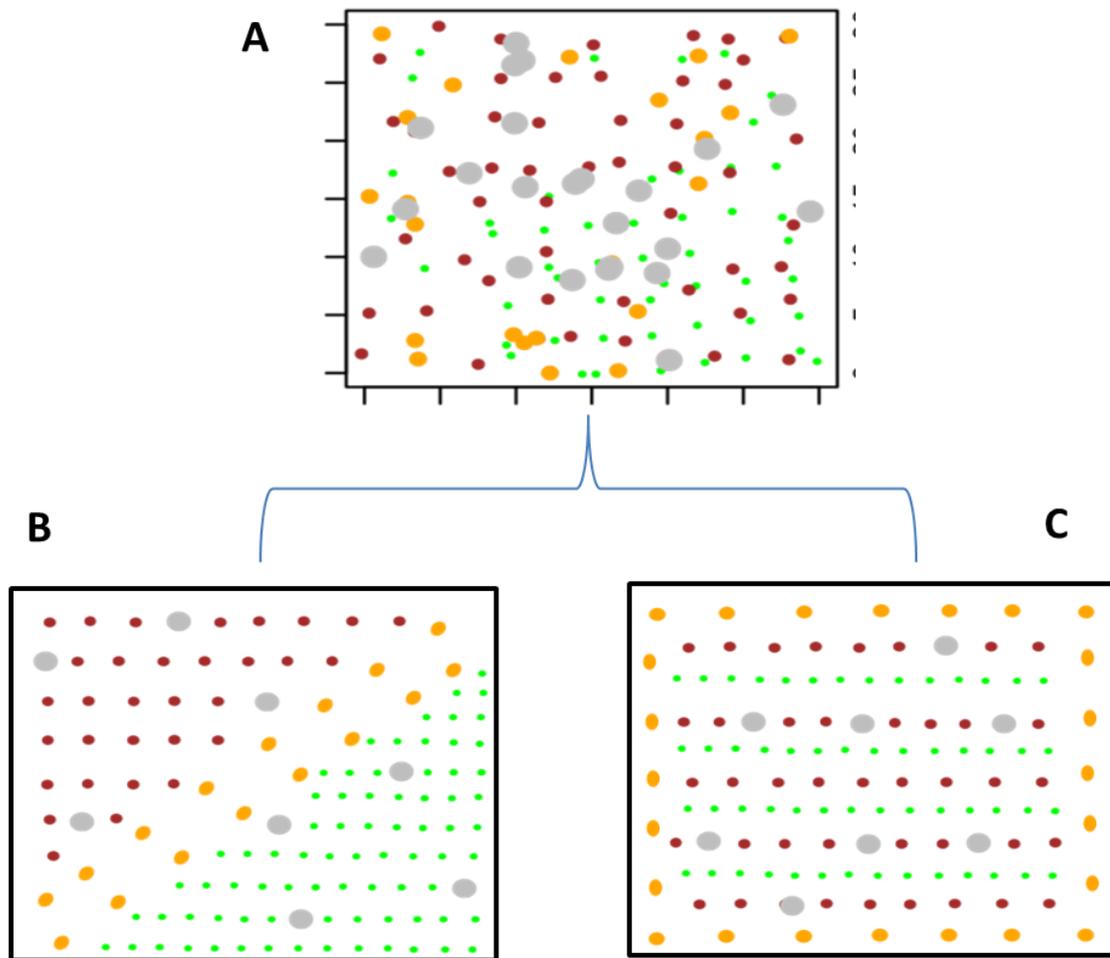


Figura 5. Posibles evoluciones de los sistemas agroforestales. Cada punto representa una planta de una de las cuatro categorías (verde: plantas de banano, marrón: árboles de cacao, naranja: árboles frutales, gris: árboles de madera). "A" representa un ejemplo de la distribución espacial actual en sistemas agroforestales. "B" Y "C" representan dos posibles organizaciones espaciales que permiten un buen rendimiento de los cultivos de cacao y banano en asociación con árboles de estratos altos.

12.2 Perspectivas

12.2.1 Reflexiones sobre el enfoque de futuros estudios

Main (1999) sugiere que no hay una respuesta absoluta a la interrogante de cuánta biodiversidad es suficiente, porque todos los sistemas son dinámicos. El enfoque metodológico y el protocolo de campo confirmaron esto, sugiriendo que el efecto de la diversidad vegetal en el desempeño de los sistemas agroforestales es un balance ajustado entre los objetivos de los agricultores y el manejo en el diseño de sistemas de cultivos de múltiples especies. La originalidad de este proyecto consiste adaptar los métodos para desarrollar algunos enfoques para acceder a la relación entre diversidad y productividad. Como recomendación para futuros proyectos se propone desarrollar modelos que combinen enfoques estadísticos y métodos basados en procesos que requieran más mediciones no sólo del crecimiento de las plantas (por órgano) sino también de las variables ambientales vinculadas a la disponibilidad de recursos (por ejemplo, el contenido de nutrientes en el suelo local y la radiación disponible para cada planta). La obtención de tales mediciones para plantas individuales es difícil en sistemas altamente diversificados y complejos. Este enfoque nos ayudará a simplificar el efecto, manteniendo un enfoque mecánico del rendimiento de los cultivos, la regulación de las enfermedades y los servicios de polinización, para determinar si pueden alcanzar altos niveles de productividad.

12.2.2 Reflexiones sobre los enfoques de modelización

Los sistemas de especies múltiples son hoy un verdadero desafío para la investigación agronómica. La investigación de modelación sobre sistemas multiespecies sigue siendo reducida, aunque se han desarrollado muchos modelos para simular el crecimiento y la actividad de las poblaciones de malezas, plagas y enfermedades (Malézieux et al. 2009). La integración de los conocimientos científicos y empíricos es particularmente necesaria para representar la interacción entre las prácticas de manejo, la biodiversidad y los servicios del ecosistema. Los enfoques de los modelos basados en procesos parecen una manera prometedora de apoyar a los interesados en un proceso agrícola basado en la biodiversidad. Esto plantea la pregunta de cómo construir para un amplio contexto de diversidad agrícola, el nivel adecuado de prácticas agroecológicas necesarias para ofrecer productividad y servicios ecosistémicos esperados (Duru et al. 2015).

El presente proyecto utilizó modelos estadísticos basados en el individuo para analizar las interacciones entre plantas dentro de la comunidad de sistemas agroforestales. Los resultados de esta investigación proporcionan nueva información acerca del efecto de la organización espacial sobre la productividad y contribuyen a proponer nuevas organizaciones para estos sistemas agroforestales. Los estudios futuros pueden tratar de abordar la forma en que tales modelos estadísticos pueden ser vinculados o utilizados juntamente con modelos basados en procesos. Por ejemplo, podría incluir procesos que vinculen los daños causados por plagas y enfermedades en el crecimiento de la planta o una partición explícita de los recursos (nutrientes y luz).

12.3 Conclusión general

Como señaló Malézieux et al. (2009), incluso cuando se reconocen las ventajas, los sistemas de especies múltiples a veces son más difíciles de manejar y requieren importantes habilidades de los agricultores y esfuerzos específicos de investigación para desarrollar conocimientos sobre modelos más complejos. En particular, para los estudios agroforestales complejos es más complicado definir una metodología adecuada en comparación con los estudios que involucran sistemas simples de especies múltiples, porque se debe a la especificidad de su organización vertical y horizontal que es particularmente diversa. En términos más generales, la interpretación de los mecanismos que influyen en la relación productividad-biodiversidad son extremadamente complejos. Sigue siendo muy difícil aclarar experimentalmente esos procesos. Desde un punto de vista metodológico, la especificidad de este proyecto corresponde a que el enfoque estadístico se llevó a cabo a escala individual de la planta. A esta escala, era posible tener en cuenta las plantas vecinas de cada planta. Los resultados de esta investigación aportan nueva información que permite una mejor comprensión de estos sistemas agroforestales y que sería de ayuda para establecer recomendaciones a los productores sobre cómo aumentar la productividad.

Estos resultados enfatizan que en futuros estudios sobre los efectos de la diversidad vegetal en la productividad deben incluir una amplia gama de factores bióticos y medioambientales, y una gran gradiente a nivel de estratos en la vegetación sobre el suelo. Este haría más fácil identificar las condiciones en las que la riqueza de especies tiene más probabilidades de tener un efecto positivo en la productividad. Se confirmó que el diseño de sistemas diversificados de plantas debe tener en cuenta la disponibilidad o los recursos locales.

El análisis de la productividad del banano y el cacao sugiere que la complementariedad podría aumentarse aumentando la diversidad vegetal en el estrato bajo del dosel o con abundancia moderada en el estrato alto.

En el caso de los árboles frutales, los resultados sugieren que las densidades de siembra deben elegirse de acuerdo a un equilibrio entre los ingresos generados por la producción de frutales y el efecto de la alta densidad de sombra que implica la pérdida de producción en los principales cultivos comerciales (cacao y plátano). Sin embargo, la producción de árboles frutales se ve limitada por un escaso acceso a los mercados de la región. Sería más fácil para los productores mejorar sus ingresos valorizando la producción de frutales que mejorar las prácticas de manejo relacionadas con la especialización de sus fincas disminuyendo la diversidad de las plantas. Los servicios de extensión y los incentivos gubernamentales deberían centrarse probablemente en organizar canales de distribución para facilitar la venta de frutas de estos sistemas.

13 Bibliografía

- Agegnehu, G., A. Ghizaw, and W. Sinebo. 2006. Yield performance and land-use efficiency of barley and faba bean mixed cropping in Ethiopian highlands. *European Journal of Agronomy* 25:202-207.
- Alba Cuéllar, N., & Augusto, C. (2008). *Ciencia, Tecnología e Industria de Alimentos*. Bogotá: Grupo Latino Editores.
- Almendarez, E., L. Orozco, and A. López. 2013. Existencias de especies maderables y frutales en fincas de Waslala, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* 49:68-77.
- Altieri, M. A. 2002. Agroecology: the science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. *Agriculture, ecosystems & environment* 93:1-24.
- Aubertot, J., J. Barbier, A. Carpentier, J. Gril, L. Guichard, P. Lucas, S. Savary, I. Savini, and M. Voltz. 2005. Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et en limiter les impacts environnementaux. Rapport d'expertise scientifique collective, INRA et Cemagref (France).
- Bakker, E. S., I. Dobrescu, D. Straile, and M. Holmgren. 2013. Testing the stress gradient hypothesis in herbivore communities facilitation peaks at intermediate nutrient levels. *Ecology* 94:1776-1784.
- Baldé, A. B., E. Scopel, F. Affholder, M. Corbeels, F. A. M. Da Silva, J. H. V. Xavier, and J. Wery. 2011. Agronomic performance of no-tillage relay intercropping with maize under smallholder conditions in Central Brazil. *Field Crops Research* 124:240-251.
- Barot, S., V. Allard, A. Cantarel, J. Enjalbert, A. Gauffreteau, I. Goldringer, J.-C. Lata, X. Le Roux, A. Niboyet, and E. Porcher. 2017. Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. A review. *Agronomy for sustainable development* 37:13.
- Baskent, E. Z. and G. A. Jordan. 1996. Designing forest management to control spatial structure of landscapes. *Landscape and urban planning* 34:55-74.
- Beckett, S. (2008). *La Ciencia del Chocolate*. Zaragoza: ACRIBIA S.A.
- Begon, M., C. R. H. Townsend, L. John, R. T. Colin, and L. H. John. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*.
- Biondini, M. 2007. Plant diversity, production, stability, and susceptibility to invasion in restored northern tall grass prairies (United States). *Restoration Ecology* 15:77-87.
- Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, and J. S. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24:127-135.
- Bonin, C. L. and B. F. Tracy. 2012. Diversity influences forage yield and stability in perennial prairie plant mixtures. *Agriculture, ecosystems & environment* 162:1-7.

- Borer, E. T., E. W. Seabloom, and D. Tilman. 2012. Plant diversity controls arthropod biomass and temporal stability. *Ecology Letters* 15:1457-1464.
- Borge, C. and R. Castillo. 1997. *Cultura y conservación en la Talamanca indígena*. EUNED.
- Boza, A. 2014. *La frontera indígena de la Gran Talamanca*. ET,EUCR,EUNED,EUNA, Cartago: Costa Rica.
- Burgos, A., H. Armero, and E. Somarriba. 2008. Árboles frutales en los campo agrícolas de las fincas indígenas de Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas*:21-25.
- Byrnes, J. E., L. Gamfeldt, F. Isbell, J. S. Lefcheck, J. N. Griffin, A. Hector, B. J. Cardinale, D. U. Hooper, L. E. Dee, and J. Emmett Duffy. 2014a. Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution* 5:111-124.
- Byrnes, J. E. K., L. Gamfeldt, F. Isbell, J. S. Lefcheck, J. N. Griffin, A. Hector, B. J. Cardinale, D. U. Hooper, L. E. Dee, and J. Emmett Duffy. 2014b. Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution* 5:111-124.
- Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava, and S. Naeem. 2012b. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59-67.
- Cardinale, B. J., K. Nelson, and M. A. Palmer. 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos* 91:175-183.
- Cardinale, B. J., J. P. Wright, M. W. Cadotte, I. T. Carroll, A. Hector, D. S. Srivastava, M. Loreau, and J. J. Weis. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:18123-18128.
- Cerda, R., O. Deheuvels, D. Calvache, L. Niehaus, Y. Saenz, J. Kent, S. Vilchez, A. Villota, C. Martinez, and E. Somarriba. 2014. Contribution of cocoa agroforestry systems to family income and domestic consumption: looking toward intensification. *Agroforestry Systems* 88:957-981.
- Chu, G., Q. Shen, and J. Cao. 2004. Nitrogen fixation and N transfer from peanut to rice cultivated in aerobic soil in an intercropping system and its effect on soil N fertility. *Plant and Soil* 263:17-27.
- Costaguta, M. E. (2007). *Chocolate*. Buenos Aires: Albatros.
- Craine, J. M., P. B. Reich, G. David Tilman, D. Ellsworth, J. Fargione, J. Knops, and S. Naeem. 2003. The role of plant species in biomass production and response to elevated CO₂ and N. *Ecology Letters* 6:623-625.

- Craven, D., F. Isbell, P. Manning, J. Connolly, H. Bruelheide, A. Ebeling, C. Roscher, J. van Ruijven, A. Weigelt, B. Wilsey, C. Beierkuhnlein, E. de Luca, J. N. Griffin, Y. Hautier, A. Hector, A. Jentsch, J. Kreyling, V. Lanta, M. Loreau, S. T. Meyer, A. S. Mori, S. Naeem, C. Palmborg, H. W. Polley, P. B. Reich, B. Schmid, A. Siebenkas, E. Seabloom, M. P. Thakur, D. Tilman, A. Vogel, and N. Eisenhauer. 2016. Plant diversity effects on grassland productivity are robust to both nutrient enrichment and drought. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 371.
- Cruz, P. A. and H. Sinoquet. 1994. Competition for light and nitrogen during a regrowth cycle in a tropical forage mixture. *Field Crops Research* 36:21-30.
- Damour, G., H. Ozier-Lafontaine, and M. Dorel. 2012. Simulation of the growth of banana (*Musa* spp.) cultivated on cover-crop with simplified indicators of soil water and nitrogen availability and integrated plant traits. *Field Crops Research* 130:99-108.
- de Aguiar, M. I., J. S. Fialho, F. d. C. S. de Araújo, M. M. Campanha, and T. S. de Oliveira. 2013. Does biomass production depend on plant community diversity? *Agroforestry Systems* 87:699-711.
- De Beenhouwer, M., R. Aerts, and O. Honnay. 2013. A global meta-analysis of the biodiversity and ecosystem service benefits of coffee and cacao agroforestry. *Agriculture, ecosystems & environment* 175:1-7.
- DeAngelis, D. L. and V. Grimm. 2014. Individual-based models in ecology after four decades. *F1000Prime Rep* 6:6.
- Deheuvels, O., J. Avelino, E. Somarriba, and E. Malezieux. 2012. Vegetation structure and productivity in cocoa-based agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 149:181-188.
- Dhima, K., A. Lithourgidis, I. Vasilakoglou, and C. Dordas. 2007. Competition indices of common vetch and cereal intercrops in two seeding ratio. *Field Crops Research* 100:249-256.
- Dodd, M., D. Barker, and M. Wedderburn. 2004. Plant diversity effects on herbage production and compositional changes in New Zealand hill country pastures. *Grass and Forage Science* 59:29-40.
- Durán Ramírez, F. (s.f.). *Cultivos y Explotación de Cacao*. Colombia: Grupo Latino.
- Duru, M., O. Therond, G. Martin, R. Martin-Clouaire, M.-A. Magne, E. Justes, E.-P. Journet, J.-N. Aubertot, S. Savary, and J.-E. Bergez. 2015. How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. *Agronomy for sustainable development* 35:0.
- Dybzinski, R., J. E. Fargione, D. R. Zak, D. Fornara, and D. Tilman. 2008. Soil fertility increases with plant species diversity in a long-term biodiversity experiment. *Oecologia* 158:85-93.
- Echarte, L., A. Della Maggiora, D. Cerrudo, V. Gonzalez, P. Abbate, A. Cerrudo, V. Sadras, and P. Calvino. 2011. Yield response to plant density of maize and sunflower intercropped with soybean. *Field Crops Research* 121:423-429.

- Eddleston, M., L. Karalliedde, N. Buckley, R. Fernando, G. Hutchinson, G. Isbister, F. Konradsen, D. Murray, J. C. Piola, and N. Senanayake. 2002. Pesticide poisoning in the developing world—a minimum pesticides list. *The Lancet* 360:1163-1167.
- Enríquez, G. (1987). *Manual de Cacao para Agricultores*. San José: EUNED.
- Elba, B., S. A. Suárez, A. E. Lenardis, and S. L. Poggio. 2014. Intercropping sunflower and soybean in intensive farming systems: Evaluating yield advantage and effect on weed and insect assemblages. *NJAS-Wageningen Journal of Life Sciences* 70:47-52.
- Erskine, P. D., D. Lamb, and M. Bristow. 2006. Tree species diversity and ecosystem function: can tropical multi-species plantations generate greater productivity? *Forest Ecology and Management* 233:205-210.
- Ewel, J. J. 1986. Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:245–271.
- Fernández, E. and V. García. 1972. Etude sur la nutrition du bananier aux lies Canaries: Effet de la nutrition azotée sur la circonférence du pseudo-tronc. *Fruits* 27:511-512.
- Franco, J. G., S. R. King, J. G. Masabni, and A. Volder. 2015. Plant functional diversity improves short-term yields in a low-input intercropping system. *Agriculture Ecosystems & Environment* 203:1-10.
- Franzel, S. and S. J. Scherr. 2002. *Trees on the Farm: Assessing the Adoption Potential of Agroforestry Practices in Africa*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Fridley, J. D. 2002. Resource availability dominates and alters the relationship between species diversity and ecosystem productivity in experimental plant communities. *Oecologia* 132:271-277.
- Fridley, J. D. 2003. Diversity effects on production in different light and fertility environments: an experiment with communities of annual plants. *Journal of Ecology* 91:396-406.
- Gao, Y., P. Wu, X. Zhao, and Z. Wang. 2014. Growth, yield, and nitrogen use in the wheat/maize intercropping system in an arid region of northwestern China. *Field Crops Research* 167:19-30.
- Ghosh, P. 2004. Growth, yield, competition and economics of groundnut/cereal fodder intercropping systems in the semi-arid tropics of India. *Field Crops Research* 88:227-237.
- Gidoin, C., J. Avelino, O. Deheuvels, C. Cilas, and M. A. N. Bieng. 2014. Shade tree spatial structure and pod production explain frosty pod rot intensity in cacao agroforests, Costa Rica. *Phytopathology* 104:275-281.
- Gockowski, J. and D. Sonwa. 2011. Cocoa Intensification Scenarios and Their Predicted Impact on CO₂ Emissions, Biodiversity Conservation, and Rural Livelihoods in the Guinea Rain Forest of West Africa. *Environmental Management* 48:307-321.

- Grime, J. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902-910.
- Guiracocha, G. 2000. Conservación de la biodiversidad de los sistemas agroforestales cacaoteros y bananeros de Talamanca, Costa Rica., Turrialba, Costa Rica.
- Guiracocha, G., C. Harvey, E. Somarriba, U. Krauss, and E. Carrillo. 2001. Conservación de la biodiversidad en sistemas agroforestales con cacao y banano en Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 8.
- Harrison, F. 2011. Getting started with meta-analysis. *Methods in Ecology and Evolution* 2:1-10.
- Hauggaard-Nielsen, H., P. Ambus, and E. S. Jensen. 2001. Temporal and spatial distribution of roots and competition for nitrogen in pea-barley intercrops—a field study employing 32P technique. *Plant and Soil* 236:63-74.
- Hauggaard-Nielsen, H., M. K. Andersen, B. Joernsgaard, and E. S. Jensen. 2006. Density and relative frequency effects on competitive interactions and resource use in pea-barley intercrops. *Field Crops Research* 95:256-267.
- Hauggaard-Nielsen, H., M. Gooding, P. Ambus, G. Corre-Hellou, Y. Crozat, C. Dahlmann, A. Dibet, P. Von Fragstein, A. Pristeri, and M. Monti. 2009. Pea-barley intercropping for efficient symbiotic N₂-fixation, soil N acquisition and use of other nutrients in European organic cropping systems. *Field Crops Research* 113:64-71.
- Hauggaard-Nielsen, H. and E. S. Jensen. 2001. Evaluating pea and barley cultivars for complementarity in intercropping at different levels of soil N availability. *Field Crops Research* 72:185-196.
- He, Y., N. Ding, J. Shi, M. Wu, H. Liao, and J. Xu. 2013. Profiling of microbial PLFAs: Implications for interspecific interactions due to intercropping which increase phosphorus uptake in phosphorus limited acidic soils. *Soil Biology and Biochemistry* 57:625-634.
- Hector, A., Y. Hautier, P. Saner, L. Wacker, R. Bagchi, J. Joshi, M. Scherer-Lorenzen, E. Spehn, E. Bazeley-White, and M. Weilenmann. 2010. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology* 91:2213-2220.
- Hector, A., C. Philipson, P. Saner, J. Chamagne, D. Dzulkipli, M. O'Brien, J. L. Snaddon, P. Ulok, M. Weilenmann, G. Reynolds, and H. C. J. Godfray. 2011. The Sabah Biodiversity Experiment: a long-term test of the role of tree diversity in restoring tropical forest structure and functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 366:3303-3315.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. Caldeira, M. Diemer, P. Dimitrakopoulos, J. Finn, H. Freitas, P. Giller, and J. Good. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *science* 286:1123-1127.
- Holdrige, L. R. 1978. *Life Zone Ecology*. IICA, San José, Costa Rica.

- Hooper, D., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. EFFECTS OF BIODIVERSITY ON ECOSYSTEM FUNCTIONING: A CONSENSUS OF CURRENT KNOWLEDGE. *Ecological Monographs* 75(1):3-35.
- Hooper, D. and P. M. Vitousek. 1997. The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes *science* 277:1302-1305.
- Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110:449-460.
- Illian, J., A. Penttinen, H. Stoyan, and D. Stoyan. 2008. Statistical analysis and modelling of spatial point patterns. John Wiley & Sons.
- Isbell, F., D. Tilman, S. Polasky, and M. Loreau. 2015b. The biodiversity-dependent ecosystem service debt. *Ecology Letters* 18:119-134.
- Isla, E., & Andrade, B. (2009). *Manual para la producción de cacao orgánico en las comunidades nativas de la Cordillera de Cóndor*. Lima, Perú: Fundación Conservación Internacional. Obtenido de [http://www.itto.int/files/user/pdf/publications/PD%20237%2003/pd237-03-2%20rev2\(F\)%20s.pdf](http://www.itto.int/files/user/pdf/publications/PD%20237%2003/pd237-03-2%20rev2(F)%20s.pdf)
- Jarchow, M. E. and M. Liebman. 2012. Nutrient enrichment reduces complementarity and increases priority effects in prairies managed for bioenergy. *Biomass & Bioenergy* 36:381-389.
- Jucker, T., O. Bouriaud, D. Avacaritei, I. Danila, G. Duduman, F. Valladares, and D. A. Coomes. 2014. Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity-productivity relationships in Iberian forests. *Journal of Ecology* 102:1202-1213.
- Kahmen, A., J. Perner, V. Audorff, W. Weisser, and N. Buchmann. 2005. Effects of plant diversity, community composition and environmental parameters on productivity in montane European grasslands. *Oecologia* 142:606-615.
- Kapp, G. 1989. Perfil ambiental de la zona de Baja Talamanca. CATIE, Turrialba.
- Karpenstein-Machan, M. and R. Stuelpnagel. 2000. Biomass yield and nitrogen fixation of legumes monocropped and intercropped with rye and rotation effects on a subsequent maize crop. *Plant and Soil* 218:215-232.
- Keating, B. and P. Carberry. 1993. Resource capture and use in intercropping: solar radiation. *Field Crops Research* 34:273-301.
- Kelty, M. J. 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands. Pages 125-141 *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Springer.
- Kneitel, J. M. and J. M. Chase. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7:69-80.

- Lamanda, N., S. Roux, S. Delmotte, A. Merot, B. Rapidel, M. Adam, and J. Wery. 2012. A protocol for the conceptualisation of an agro-ecosystem to guide data acquisition and analysis and expert knowledge integration. *European Journal of Agronomy* 38:104-116.
- Lamošová, T., J. Doležal, V. Lanta, and J. Lepš. 2010. Spatial pattern affects diversity–productivity relationships in experimental meadow communities. *Acta oecologica* 36:325-332.
- Lane, A. and A. Jarvis. 2007. Changes in climate will modify the geography of crop suitability: agricultural biodiversity can help with adaptation.
- Lanta, V. and J. Lepš. 2007. Effects of species and functional group richness on production in two fertility environments: an experiment with communities of perennial plants. *Acta oecologica* 32:93-103.
- Laossi, K.-R., S. Barot, D. Carvalho, T. Desjardins, P. Lavelle, M. Martins, D. Mitja, A. C. Rendeiro, G. Rousseau, and M. Sarrazin. 2008. Effects of plant diversity on plant biomass production and soil macrofauna in Amazonian pastures. *Pedobiologia* 51:397-407.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg, and T. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12:474-478.
- Leach, A., J. Mumford, and U. Krauss. 2002. Modelling *Moniliophthora roreri* in Costa Rica. *Crop Protection* 21:317-326.
- Leakey, R. R., Z. Tchoundjeu, K. Schreckenberg, S. E. Shackleton, and C. M. Shackleton. 2005. Agroforestry tree products (AFTPs): targeting poverty reduction and enhanced livelihoods. *International Journal of Agricultural Sustainability* 3:1-23.
- Lebauer, D. S. and K. K. Treseder. 2008. Nitrogen Limitation of Net Primary Productivity in Terrestrial Ecosystems Is Globally Distributed. *Ecology* 89:371-379.
- Lehman, C. I. and D. Tilman. 2000. Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities. *The American Naturalist* 156(5):534-552.
- Li, L., D. Tilman, H. Lambers, and F. S. Zhang. 2014. Plant diversity and overyielding: insights from belowground facilitation of intercropping in agriculture. *New Phytologist* 203:63-69.
- Li, L., S. Yang, X. Li, F. Zhang, and P. Christie. 1999. Interspecific complementary and competitive interactions between intercropped maize and faba bean. *Plant and Soil* 212:105-114.
- Lithourgidis, A., D. Vlachostergios, C. Dordas, and C. Damalas. 2011. Dry matter yield, nitrogen content, and competition in pea–cereal intercropping systems. *European Journal of Agronomy* 34:287-294.

- Loreau, M. 1998. Ecosystem development explained by competition within and between material cycles. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 265:33-38.
- Loreau, M. and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. Grime, A. Hector, D. Hooper, M. Huston, D. Raffaelli, and B. Schmid. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *science* 294:804-808.
- Maestre, F. T., R. M. Callaway, F. Valladares, and C. J. Lortie. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97:199-205.
- Maestre, F. T., F. Valladares, and J. F. Reynolds. 2005. Is the change of plant–plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93:748-757.
- Main, A. R. 1999. How much biodiversity is enough? *Agroforestry Systems* 45:23-41.
- Malézieux, E. 2012. Designing cropping systems from nature. *Agronomy for sustainable development* 32:15-29.
- Malézieux, E., Y. Crozat, C. Dupraz, M. Laurans, D. Makowski, H. Ozier-Lafontaine, B. Rapidel, S. De Tourdonnet, and M. Valantin-Morison. 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models: a review. Pages 329-353 *Sustainable agriculture*. Springer.
- Mao, L., L. Zhang, W. Li, W. van der Werf, J. Sun, H. Spiertz, and L. Li. 2012. Yield advantage and water saving in maize/pea intercrop. *Field Crops Research* 138:11-20.
- McCullagh, P. 1984. Generalized linear models. *European Journal of Operational Research* 16:285-292.
- Mei, P.-P., L.-G. Gui, P. Wang, J.-C. Huang, H.-Y. Long, P. Christie, and L. Li. 2012. Maize/faba bean intercropping with rhizobia inoculation enhances productivity and recovery of fertilizer P in a reclaimed desert soil. *Field Crops Research* 130:19-27.
- Méndez, V. E., E. N. Shapiro, and G. S. Gilbert. 2009. Cooperative management and its effects on shade tree diversity, soil properties and ecosystem services of coffee plantations in western El Salvador. *Agroforestry Systems* 76:111-126.
- Midmore, D. J. 1993. Agronomic modification of resource use and intercrop productivity. *Field Crops Research* 34:357-380.
- Mokany, K., J. Ash, and S. Roxburgh. 2008. Effects of spatial aggregation on competition, complementarity and resource use. *Austral Ecology* 33:261-270.
- Molua, E. L. 2003. The economics of tropical agroforestry systems: the case of agroforestry farms in Cameroon. *Forest Policy and Economics* 7:199–211.

- Monzeglio, U. and P. Stoll. 2005. Spatial patterns and species performances in experimental plant communities. *Oecologia* 145:619-628.
- Mulder, C., D. Uliassi, and D. Doak. 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:6704-6708.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton, and R. M. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368:734-737.
- Nair, P. K. R. 2007. Agroforestry for sustainability of lower-inputs land-use systems. *Journal of Crop Improvement* 19:25-47.
- Nair, P. R. 1993. An introduction to agroforestry. Springer Science & Business Media.
- Nakamura, N. 2008. Species richness and aggregation effects on the productivity of ruderal plant communities under drought perturbation. *Biosci Horiz* 1:128-135.
- Nassab, A. D. M., T. Amon, and H.-P. Kaul. 2011. Competition and yield in intercrops of maize and sunflower for biogas. *Industrial Crops and Products* 34:1203-1211.
- Neto, F. B., V. C. N. Porto, E. G. Gomes, A. B. Cecílio Filho, and J. N. Moreira. 2012. Assessment of agroeconomic indices in polycultures of lettuce, rocket and carrot through uni-and multivariate approaches in semi-arid Brazil. *Ecological Indicators* 14:11-17.
- Neugschwandtner, R. W. and H.-P. Kaul. 2014. Sowing ratio and N fertilization affect yield and yield components of oat and pea in intercrops. *Field Crops Research* 155:159-163.
- Neumann, K., P. H. Verburg, E. Stehfest, and C. Müller. 2010. The yield gap of global grain production: A spatial analysis. *Agricultural Systems* 103:316-326.
- Ngo Bieng, M. A., C. Gidoïn, J. Avelino, C. Cilas, O. Deheuvelds, and J. Wery. 2013. Diversity and spatial clustering of shade trees affect cacao yield and pathogen pressure in Costa Rican agroforests. *Basic and applied ecology* 14:329-336.
- Ngo Bieng, M. A., C. Ginisty, and F. Goreaud. 2011. Point process models for mixed sessile forest stands. *Annals of forest science* 68:267-274.
- Ni, J., G. Wang, Y. Bai, and X. Li. 2007. Scale-dependent relationships between plant diversity and above-ground biomass in temperate grasslands, south-eastern Mongolia. *Journal of Arid Environments* 68:132-142.
- Oksanen, F. J., G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, H. M. Henry, S. Wagner, and H. Wagner. 2015. *vegan: Community Ecology*. Package. R package version 2.2-1.
- Paredes, M. (2003). *Manual de Cultivo de Cacao*. Lima.
- Parker, G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. Pages 73–106 in N. N. Lowman MD, editor. *Forest canopies*. Academic Press, San Diego, CA.

- Paul, C., V. C. Griess, N. Havardi-Burger, and M. Weber. 2015. Timber-based agrisilviculture improves financial viability of hardwood plantations: a case study from Panama. *Agroforestry Systems* 89:217-235.
- Peel, M. C., B. L. Finlayson, and T. A. McMahon. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and earth system sciences discussions* 4:439-473.
- Peeters, L. Y., L. Soto-Pinto, H. Perales, G. Montoya, and M. Ishiki. 2003. Coffee production, timber, and firewood in traditional and Inga-shaded plantations in Southern Mexico. *Agriculture, ecosystems & environment* 95:481-493.
- Pelzer, E., M. Bazot, D. Makowski, G. Corre-Hellou, C. Naudin, M. Al Rifaï, E. Baranger, L. Bedoussac, V. Biarnès, and P. Boucheny. 2012. Pea-wheat intercrops in low-input conditions combine high economic performances and low environmental impacts. *European Journal of Agronomy* 40:39-53.
- Philibert, A., C. Loyce, and D. Makowski. 2012. Assessment of the quality of meta-analysis in agronomy. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 148:72-82.
- Piper, J. K. 1998. Growth and seed yield of three perennial grains within monocultures and mixed stands. *Agriculture, ecosystems & environment* 68:1-11.
- Plantureux, S., A. Peeters, and D. McCracken. 2005. Biodiversity in intensive grasslands: Effect of management, improvement and challenges. *Agronomy Research* 3:153-164.
- Pringle, R. M., D. F. Doak, A. K. Brody, R. Jocqué, and T. M. Palmer. 2010. Spatial pattern enhances ecosystem functioning in an African savanna. *PLoS Biol* 8:e1000377.
- Qin, A.-z., G.-b. Huang, Q. Chai, A.-z. Yu, and P. Huang. 2013. Grain yield and soil respiratory response to intercropping systems on arid land. *Field Crops Research* 144:1-10.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rajaniemi, T. K. 2003. Explaining productivity-diversity relationships in plants. *Oikos* 101:449-457.
- Ramírez, O., E. Somarriba, T. Ludewigs, and P. Ferreira. 2001. Financial returns, stability and risk of cacao-plantain-timber agroforestry systems in Central America. *Agroforestry Systems* 51:141-154.
- Rasul, G. and G. B. Thapa. 2006. Financial and economic suitability of agroforestry as an alternative to shifting cultivation: The case of the Chittagong Hill Tracts, Bangladesh. *Agricultural Systems* 91:29-50.
- Rathcke, B. and E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.

- Ravenek, J. M., H. Bessler, C. Engels, M. Scherer-Lorenzen, A. Gessler, A. Gockele, E. De Luca, V. M. Temperton, A. Ebeling, and C. Roscher. 2014. Long-term study of root biomass in a biodiversity experiment reveals shifts in diversity effects over time. *Oikos* 123:1528-1536.
- Reich, P. B., C. Buschena, M. G. Tjoelker, K. Wrage, J. Knops, D. Tilman, and J. L. Machado. 2003. Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: a test of functional group differences. *New Phytologist* 157:617-631.
- Robinson, J. and D. Nel. 1985. The influence of banana (cv. Williams) plant density and canopy characteristics on ratoon cycle interval and yield. Pages 227-232 in *Symposium on Physiology of Productivity of Subtropical and Tropical Tree Fruits* 175.
- Romero-Alvarado, Y., L. Soto-Pinto, L. García-Barrios, and J. Barrera-Gaytán. 2002. Coffee yields and soil nutrients under the shades of Inga sp. vs. multiple species in Chiapas, Mexico. *Agroforestry Systems* 54:215-224.
- Roscher, C., M. Scherer-Lorenzen, J. Schumacher, V. M. Temperton, N. Buchmann, and E.-D. Schulze. 2011. Plant resource-use characteristics as predictors for species contribution to community biomass in experimental grasslands. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics* 13:1-13.
- Rosenthal, R. and M. R. DiMatteo. 2001. Meta-analysis: Recent developments in quantitative methods for literature reviews. *Annual review of psychology* 52:59-82.
- Rusinamhodzi, L., M. Corbeels, J. Nyamangara, and K. E. Giller. 2012. Maize–grain legume intercropping is an attractive option for ecological intensification that reduces climatic risk for smallholder farmers in central Mozambique. *Field Crops Research* 136:12-22.
- Sadeghpour, A., E. Jahanzad, A. Esmaili, M. Hosseini, and M. Hashemi. 2013. Forage yield, quality and economic benefit of intercropped barley and annual medic in semi-arid conditions: additive series. *Field Crops Research* 148:43-48.
- Sanchez, P. A. 1995. Science in agroforestry. Pages 5-55 *Agroforestry: Science, policy and practice*. Springer.
- Sanderson, M. A. 2010. Stability of production and plant species diversity in managed grasslands: A retrospective study. *Basic and applied ecology* 11:216-224.
- Schroth, G., U. Krauss, L. Gasparotto, J. D. Aguilar, and K. Vohland. 2000. Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics. *Agroforestry Systems* 50:199-241.
- Seidel, D., C. Leuschner, C. Scherber, F. Beyer, T. Wommelsdorf, M. J. Cashman, and L. Fehrmann. 2013. The relationship between tree species richness, canopy space exploration and productivity in a temperate broad-leaf mixed forest. *Forest Ecology and Management* 310:366-374.

- Shannon, C. 1948. A Mathematical Theory of Communication. *The Bell System Technical Journal* 27: 379–423.
- Sinoquet, H. and P. Cruz. 1995. *Ecophysiology of tropical intercropping*. INRA Paris.
- Smith, R. G., K. L. Gross, and G. P. Robertson. 2008. Effects of crop diversity on agroecosystem function: Crop yield response. *Ecosystems* 11:355-366.
- Somarriba, E. and C. Harvey. 2003. ¿ Cómo integrar producción sostenible y conservación de biodiversidad en cacaotales orgánicos indígenas? *Agroforestería en las Américas* 10.
- Somarriba, E., A. Suárez-Islas, W. Calero-Borge, A. Villota, C. Castillo, S. Vílchez, O. Deheuvels, and R. Cerda. 2014. Cocoa–timber agroforestry systems: *Theobroma cacao*–*Cordia alliodora* in Central America. *Agroforestry Systems* 88:1001-1019.
- Sperber, C. F., K. Nakayama, M. J. Valverde, and F. de Siqueira Neves. 2004. Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. *Basic and applied ecology* 5:241-251.
- Staver, C., F. Guharay, D. Monterroso, and R. G. Muschler. 2001. Designing pest-suppressive multistrata perennial crop systems: shade-grown coffee in Central America. *Agroforestry Systems* 53:151-170.
- Steffan-Dewenter, I., M. Kessler, J. Barkmann, M. M. Bos, D. Buchori, S. Erasmi, H. Faust, G. Gerold, K. Glenk, and S. R. Gradstein. 2007. Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:4973-4978.
- Stoltz, E. and E. Nadeau. 2014. Effects of intercropping on yield, weed incidence, forage quality and soil residual N in organically grown forage maize (*Zea mays* L.) and faba bean (*Vicia faba* L.). *Field Crops Research* 169:21-29.
- Suatunce, C., G. Díaz, and L. García. 2009. Efecto de la Densidad de Plantación en el Crecimiento de Cuatros Especies Forestales Tropicales. Universidad Técnica Estatal de Quevedo. Quevedo, Los Ríos, Ecuador. 4p.
- Suatunce, P., E. Somarriba Chávez, C. A. Harvey, and B. Finegan. 2003. Composición florística y estructura de bosques y cacaotales en los territorios indígenas de Talamanca, Costa Rica.
- Swift, M. J., A.-M. Izac, and M. van Noordwijk. 2004. Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes—are we asking the right questions? *Agriculture, ecosystems & environment* 104:113-134.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474.
- Tilman, D., K. G. Cassman, P. A. Matson, R. Naylor, and S. Polasky. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418:671-677.

- Tilman, D. and S. Pacala. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. University of Chicago Press, Chicago.
- Torquebiau, E. 2007. L'agroforesterie: des arbres et des champs. L'Harmattan.
- Tscharntke, T., Y. Clough, S. A. Bhagwat, D. Buchori, H. Faust, D. Hertel, D. Hölscher, J. Jührbandt, M. Kessler, and I. Perfecto. 2011. Multifunctional shade-tree management in tropical agroforestry landscapes—a review. *Journal of Applied Ecology* 48:619-629.
- Turnbull, L. A., J. M. Levine, M. Loreau, and A. Hector. 2013. Coexistence, niches and biodiversity effects on ecosystem functioning. *Ecology Letters* 16:116-127.
- Van Eekeren, N., M. Bos, J. De Wit, H. Keidel, and J. Bloem. 2010. Effect of individual grass species and grass species mixtures on soil quality as related to root biomass and grass yield. *Applied soil ecology* 45:275-283.
- Vandermeer, J., D. Lawrence, A. Symstad, and S. Hobbie. 2002. Effects of biodiversity on ecosystem functioning in managed ecosystems. In: *Biodiversity and Ecosystem Functioning*. Oxford University Press, Oxford, UK:157-168.
- Vandermeer, J. H. 1992. *The ecology of intercropping*. Cambridge University Press.
- Varshney, R. K., K. C. Bansal, P. K. Aggarwal, S. K. Datta, and P. Q. Craufurd. 2011. Agricultural biotechnology for crop improvement in a variable climate: hope or hype? *Trends in Plant Science* 16:363-371.
- Vernon, A. 1967. Yield and light relationship in cocoa. *Trop Agric* 44:223-228.
- Vilà, M., A. Carrillo-Gavilán, J. Vayreda, H. Bugmann, J. Fridman, W. Grodzki, J. Haase, G. Kunstler, M. Schelhaas, and A. Trasobares. 2013. Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production. *PLoS One* 8:e53530.
- Wheaton, T., J. Whitney, W. Castle, and D. Tucker. 1986. Tree spacing and rootstock affect growth yield, fruit quality, and freeze damage of young 'Hamlin' and 'Valencia' orange trees. Pages 29-32 in *Proc. Fla. State Hort. Soc.*
- Wood, G. A. R. and R. Lass. 2008. *Cocoa*. John Wiley & Sons.
- Worster, C. A. and C. C. Mundt. 2007. The effect of diversity and spatial arrangement on biomass of agricultural cultivars and native plant species. *Basic and applied ecology* 8:521-532.
- Wu, K., M. Fullen, T. An, Z. Fan, F. Zhou, G. Xue, and B. Wu. 2012. Above-and below-ground interspecific interaction in intercropped maize and potato: A field study using the 'target' technique. *Field Crops Research* 139:63-70.
- Yachi, S. and M. Loreau. 2007. Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? A model of light competition in plant communities. *Ecology Letters* 10:54-62.

- Yamaguchi, J. and S. Araki. 2004. Biomass production of banana plants in the indigenous farming system of the East African Highland: a case study on the Kamachumu Plateau in northwest Tanzania. *Agriculture, ecosystems & environment* 102:93-111.
- Yang, C., G. Huang, Q. Chai, and Z. Luo. 2011. Water use and yield of wheat/maize intercropping under alternate irrigation in the oasis field of northwest China. *Field Crops Research* 124:426-432.
- Yang, W., Z. Li, J. Wang, P. Wu, and Y. Zhang. 2013. Crop yield, nitrogen acquisition and sugarcane quality as affected by interspecific competition and nitrogen application. *Field Crops Research* 146:44-50.
- Yu, Y., T.-J. Stomph, D. Makowski, and W. van der Werf. 2015. Temporal niche differentiation increases the land equivalent ratio of annual intercrops: A meta-analysis. *Field Crops Research* 184:133-144.
- Zhang, L.-z., W. Van der Werf, S.-p. Zhang, B. Li, and J. Spiertz. 2007. Growth, yield and quality of wheat and cotton in relay strip intercropping systems. *Field Crops Research* 103:178-188.
- Zhang, Y., H. Y. H. Chen, and P. B. Reich. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology* 100:742-749.
- Zhu, S.-X., H.-L. Ge, Y. Ge, H.-Q. Cao, D. Liu, J. Chang, C.-B. Zhang, B.-J. Gu, and S.-X. Chang. 2010. Effects of plant diversity on biomass production and substrate nitrogen in a subsurface vertical flow constructed wetland. *Ecological Engineering* 36:1307-1313.
- Zuidema, P. A., P. A. Leffelaar, W. Gerritsma, L. Mommer, and N. P. Anten. 2005. A physiological production model for cocoa (*Theobroma cacao*): model presentation, validation and application. *Agricultural Systems* 84:195-225.