

**DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA ARTROPOFAUNA
ASOCIADA A HOJARASCA EN UN CAFETAL Y EN UN BOSQUE DE *Quercus
humboldtii* (ENCINO, SANTANDER).**

DORIS MARLENE GONZÁLEZ MILLÁN

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
FACULTAD DE CIENCIAS
CARRERA DE BIOLOGÍA**

**Bogotá, D. C.
Julio de 2007**

**DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA ARTROPOFAUNA
ASOCIADA A HOJARASCA EN UN CAFETAL Y EN UN BOSQUE DE *Quercus
humboldtii* (ENCINO, SANTANDER).**

DORIS MARLENE GONZÁLEZ MILLÁN

**Directora
Amanda Varela Ramírez, Ph.D**

**TRABAJO DE GRADO
Presentado como requisito parcial
Para optar al título de:**

BIÓLOGA

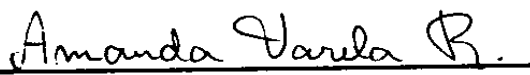
**PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
FACULTAD DE CIENCIAS
CARRERA DE BIOLOGÍA**

**Bogotá, D. C.
Julio de 2007**

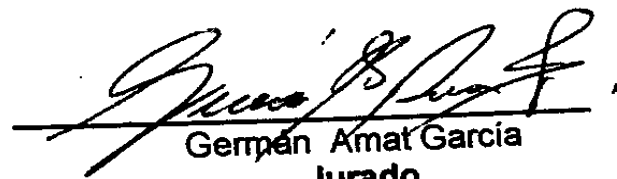
DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA ARTROPOFAUNA
ASOCIADA A HOJARASCA EN UN CAFETAL Y EN UN BOSQUE DE *Quercus*
humboldtii (ENCINO, SANTANDER).

DORIS MARLENE GONZÁLEZ MILLÁN

APROBADO


Amanda Varela Ph.D.
Directora


Edison Valencia Pizo Ph. D
Jurado


Germán Amat García
Jurado


DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA ARTROPOFAUNA
ASOCIADA A HOJARASCA EN UN CAFETAL Y EN UN BOSQUE DE *Quercus*
humboldtii (ENCINO, SANTANDER).

DORIS MARLENE GONZÁLEZ MILLÁN

APROBADO



Ángela Umaña
Decana Académica



Andrea Forero
Directora de Carrera

NOTA DE ADVERTENCIA

“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará porque no se publique nada contrario al dogma y la moral católica y por que las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo por buscar la verdad y la justicia”.

Artículo 23 de la resolución N° 13, de Julio de 1946

A mis padres

Doris y Danilo

AGRADECIMIENTOS

A mi padre y a mi madre por haberme dado la oportunidad de estudiar lo que más quería, por el apoyo incondicional y por la paciencia que tuvieron a lo largo de la carrera y durante la elaboración de este trabajo.

A Amanda Varela por sus aportes que lograron la finalización de este proyecto.

A la Fundación Natura y a su equipo de investigadores por su colaboración con parte del financiamiento de este proyecto.

A Anita por estar siempre a mi lado, por su ayuda permanente y por su apoyo en las dificultades que acompañaron el desarrollo de este trabajo.

Finalmente a mis amigos y a todas aquellas personas que forjaron la realización de este trabajo.

TABLA DE CONTENIDOS

1. Introducción.....	1
2. Marco teórico y revisión de literatura.....	3
2.1 Heterogeneidad espacial.....	3
2.2 Artrópodos del suelo.....	9
2.3 Diversidad en ecosistemas andinos.....	14
3. Formulación del Problema y Justificación.....	20
3.1 Formulación del problema.....	20
3.2 Preguntas de Investigación,	22
3.3 Justificación de la investigación.....	22
4. Objetivos.....	23
4.1 Objetivo General.....	23
4.2 Objetivos Específicos.....	24
5. Materiales y Métodos	24
5.1 Diseño de la Investigación.....	24
5.1.1 Área de estudio.....	25
5.2 Métodos.....	26
5.3 Análisis de la información.....	28
6. Resultados.....	31
6.1 Abundancia relativa, riqueza y diversidad de artrópodos.....	31
6.2 Análisis espacial.....	40
6.2.1 Índices de agregación y de agrupación.....	40
7. Discusión.....	51
7.1 Abundancia, riqueza de morfotipos y diversidad de la artropofauna edáfica	51
7.2 Análisis espacial por áreas.....	56
8. Conclusiones.....	65
9. Recomendaciones.....	66
10. Bibliografía.....	67

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resumen del análisis de SADIE para la abundancia relativa para los ordenes de artrópodos más representativos colectados en las diferentes áreas de estudio. I_a = Índice de Agregación, V_i = Media del índice de agrupación para las manchas, V_j = Media del índice de agrupación para los claros y X = Asociación local 41

Tabla 2. Resumen del análisis de SADIE para la riqueza de morfotipos de los ordenes de artrópodos con mayor número de individuos colectados en las diferentes áreas de estudio. I_a = Índice de Agregación, V_i = Media del índice de agrupación para las manchas, V_j = Media del índice de agrupación para los claros..... 42

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización del área de estudio	26
Figura 2. Diagrama de la metodología implementada.....	27
Figura 3. Distribución de la abundancia de los ordenes de artrópodos con mayor número de individuos presentes en las áreas de estudio (CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos, BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2	31
Figura 4. Distribución de la abundancia de los ordenes de artrópodos con menor número de individuos presentes en las áreas de estudio (CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos, BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2	32
Figura 5. Distribución de la abundancia relativa de artropofauna asociada a hojarasca presente en cada área de estudio (CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos, BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2	33
Figura 6. Distribución de la abundancia de los morfotipos de artrópodos con mayor número de individuos presentes en cada área de estudio (CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos, BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2).....	34
Figura 7. Curvas de acumulación de especies de artrópodos colectados en cada hábitat. La línea continua gruesa se muestra los datos observados, la línea quebrada al modelo de dependencia lineal y la línea punteada al modelo de Clench	35
Figura 8. Distribución de la riqueza de ordenes y de morfotipos de artrópodos presentes en los diferentes hábitat (CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos, BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2.	37

Figura 9. Intervalos de confianza del 95% para el índice de equidad de Shannon de los artrópodos colectados en cada uno de los cafetales bajo sombra (CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos).	37
Figura 10. Intervalos de confianza del 95% para el índice de dominancia de Simpson de los artrópodos colectados en cada uno de los cafetales bajo sombra. CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos	38
Figura 11. Intervalos de confianza del 95% para el índice de equidad de Shannon de los artrópodos colectados en cada uno de los robledales. BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2.....	39
Figura 12. Intervalos de confianza del 95% para el índice de dominancia de Simpson de los artrópodos colectados en cada uno de los robledales. BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2.....	39
Figura 13. Mapas del índice de agrupación (v) de la abundancia relativa de artrópodos colectados en A) Cafetal la Pradera (CLP), B) Cafetal Loma de Guamos, C) Bosque de roble 1 (BR1), D) Bosque de roble 2 (BR2).....	43
Figura 14. Mapas del índice de agrupación (v) del orden taxonómico Acari en el Bosque de roble 1 (BR1). A) Abundancia relativa de Acari B) Riqueza de morfotipos de Acari.	45
Figura 15. Mapas del índice de agrupación (v) del orden taxonómico Coleoptera en las áreas ubicadas en los cafetales bajo sombra. A) Abundancia relativa de Coleoptera en el cafetal Loma de Guamos (CLG) B) Riqueza de morfotipos de Coleoptera en el cafetal La Pradera (CLP) C) Riqueza de morfotipos de Coleoptera en el cafetal Loma de Guamos (CLG).	46

Figura 16. Mapas del índice de agrupación (ν) del orden taxonómico Collembola en las áreas ubicadas en los cafetales bajo sombra. A) Abundancia relativa de Collembola en el cafetal La Pradera (CLP) B) Abundancia relativa de Collembola en el cafetal Loma de Guamos (CLG) C) Riqueza de morfotipos de Collembola en el cafetal La Pradera (CLP).
47

Figura 17. Mapas del índice de agrupación (ν) del orden taxonómico Formicidae en el cafetal Loma de Guamos. A) Abundancia relativa de Formicidae B) Riqueza de morfotipos de Formicidae 48

Figura 18. Datos promedio del grosor de la capa de hojarasca en cada arrea de estudio. Las líneas verticales representan la desviación estándar. 1= Bosque de roble 2, 2= Bosque de roble 1, 3= Cafetal La Pradera , 4= Cafetal Loma de Guamos..... 49

Figura 19. Mapas de asociación local (X) entre la abundancia relativa y el grosor de la hojarasca en el área de muestreo en el bosque de roble 1 (BR1). A) Disociación para la abundancia relativa total de artrópodos colectados en el BR1 B) Disociación para la abundancia relativa de Coleóptera C) Disociación para la abundancia relativa de Collémbola.....50

INDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Abundancia relativa y riqueza de morfotipos de artrópodos asociados a hojarasca
colectados en cada área de estudio82

Anexo 2. Morfotipos de artrópodos exclusivos para cada área de estudio.....87

RESUMEN

Se determinaron la abundancia relativa, riqueza de morfotipos, diversidad y patrones de distribución espacial de artrópodos asociados a hojarasca en cafetales bajo sombra y en un bosque con predominio de *Quercus humboldtii* (Santander, Colombia), entre marzo y abril de 2005. Dentro de cada unidad paisajística se seleccionaron dos áreas de estudio, luego en cada una se delimitó un área de 30 x 100 m en la cual se trazó una cuadrícula interna de 10x20, para un total de 20 puntos de muestreo por área. En cada vértice de la cuadrícula se colectó una muestra de hojarasca de 1m² la cual posteriormente fue procesada mediante la técnica saco Winkler. Se cuantificó la abundancia de individuos artrópodos extraídos y con ayuda de claves taxonómicas apropiadas para cada grupo, se identificaron hasta el menor nivel taxonómico de familia. Se presentó un alto número de individuos en el cafetal Loma de Guamos (CLG), lo cual podría estar relacionado con la diversidad de especies vegetales que constituyen el sombrero. Por su parte la riqueza de morfotipos fue alta en los robledales, lo que podría influir en la estabilidad de los procesos del ecosistema y en el un número de interacciones entre los organismos. Adicionalmente se presentó dominancia de Coleoptera en el CLG, debido probablemente a su gran diversidad y a sus diferentes especializaciones tróficas. Por el contrario, en el bosque de roble 1 (BR1), los individuos se encontraron más equitativamente distribuidos entre las especies, posiblemente por la variabilidad en la distribución de los recursos del suelo. Según el modelo lineal el muestreo fue eficiente para las dos áreas ubicadas en los robledales, en el bosque de roble 1 (BR1) y en el bosque de roble 2 (BR2) y, presentó un elevado porcentaje de eficacia (99%) en el cafetal Loma de Guamos (CLG) y en el cafetal La Pradera (CLP). De acuerdo con el ajuste del modelo de Clench se colectaron entre el 75% y el 85% de las especies esperadas, lo que quizás es una respuesta a la heterogeneidad espacial que caracteriza a los robledales. Los patrones de distribución espacial de la artropofauna edáfica fueron predominantemente agregados debido a la complejidad estructural del hábitat, finalmente la abundancia de artrópodos no presentó asociación con el grosor de la capa de hojarasca, tal vez por el tamaño de cuadrícula utilizado. Lo anterior sugiere que estos dos tipos de hábitat preservan de manera similar la diversidad de artrópodos de hojarasca.

Palabras clave: Artrópodos, cafetales con sombrero, hojarasca, *Quercus humboldtii*, SADIE.

ABSTRACT

It was determined the relative abundance, richness of morphotypes, diversity, and patterns of space distribution of arthropods associated to leaf litter in coffee plantations under shade and a forest of *Quercus humboldtii* (Santander, Colombia). The study was performed between March and April of 2005 in two areas of coffee and two of forest oak's. In each of these areas was delimited a plot of 30 x 100 m and an internal grid of 10x20 was marked, for a total of 20 points of sampling in each area of study. A 1m² sample of leaf litter was collected in each point and arthropods were extracted using a Winkler trap. The number of arthropods was quantified and then identified to the taxonomic level of family of appropriate taxonomic keys for each group. In the coffee plantation Loma de Guamos (CLG) a high number of individuals was obtained, abundance that may be related to the diversity of vegetation species of the shade crop. On the other hand the richness of morphotypes was high in the oak's forest, which could influence processes related to the ecosystem stability and a higher number of interactions among organisms. Additionally there was a dominance of the Coleoptera group, but only in the CLG, due probably to its great diversity and to the different trophic specializations of this group. In oak's forest BR1 a high equitability was found, possibly due to the variability on ground resources distribution. The sampling efforts were efficient according to the linear model in oak's forest BR1 and BR2 and presents a high percentage of effectiveness (99%) in CLG and CLP. According to the Clench's model between 75% and 85% of the expected species were collected. It perhaps likes an answer to the space heterogeneity that characterizes this oak's forest. The patterns of arthropods in distribution space are predominantly aggregated, probably in response to the structural complexity of the litter and soil habitat. Finally the abundance of arthropods didn't present an association with the thickness of the leaf litter layer, perhaps due to the size of grid used. This suggests that these two types of habitat preserve in similar way the diversity of arthropods of leaf litter.

Key words: Arthropods, leaf litter, shade coffee plantations, *Quercus humboldtii*, SADIE.

1. INTRODUCCIÓN

Cambios en la composición y estructura de la vegetación generan un fuerte impacto sobre las comunidades edáficas, en especial la de artrópodos, los cuales son usados como indicadores del estado del ecosistema por su abundancia y por la variedad de funciones en las que están implicados, ya que contribuyen en la aireación y drenaje del suelo, descomposición de la materia orgánica, dispersión de semillas e influyen en la dinámica de las redes tróficas terrestres.

Sin embargo se conoce que los sistemas tradicionales de café proveen un hábitat favorable para la conservación de especies por su composición y estructura florística, determinada por la variedad de especies de dosel que favorecen la diversificación de nichos y por tanto el mantenimiento de la abundancia y la riqueza de diferentes grupos de artrópodos de manera semejante a la que se presenta en los bosques naturales.

Por otra parte se sabe que existe una gran variabilidad en los patrones de distribución de artrópodos, principalmente determinados por requerimientos alimentarios y ambientales específicos, que podrían estar influenciados por la heterogeneidad espacial del hábitat. De esta forma, los modelos de distribución espacial son herramientas que proveen información esencial de cómo los individuos responden a cambios en la estructura del hábitat y permiten entender cómo los procesos ecológicos en los que participan estos organismos podrían verse alterados afectando el funcionamiento del ecosistema.

No obstante el conocimiento acerca de la abundancia relativa y de la riqueza de todas las comunidades edáficas de artrópodos asociadas a hojarasca en cafetales bajo sombra y en robledales es escaso e insuficiente, incluso para Colombia. Además es importante señalar que estos bosques con predominio de *Quercus humboldtii* representan un caso especial, debido a que están conformados principalmente por una especie endémica de los Andes y su extensión está restringida a pequeños fragmentos ubicados a lo largo de la cordillera Oriental, y en cuanto a los cafetales es de interés destacar que son cultivos de gran

predominancia para la región andina y son importantes por su potencial para la conservación de especies.

Por lo anterior en este estudio se determinó la abundancia relativa, la riqueza de morfotipos de artrópodos, la diversidad y se evaluó la posible existencia de una relación entre la abundancia relativa de la artropofauna y el grosor de la capa de hojarasca a través de la utilización de modelos de distribución espacial en dos unidades paisajísticas, cafetal bajo sombrero y un bosque con predominio de *Quercus humboldtii* en el municipio de Encino, Santander. Con la finalidad de poder establecer y conocer factores que influyen la composición y la distribución espacial de la artropofauna edáfica y sus implicaciones en los procesos que determinan la estabilidad de los ecosistemas.

2. MARCO TEÓRICO Y REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Heterogeneidad espacial

La heterogeneidad espacial es una característica de los sistemas ecológicos y hace referencia a la variabilidad y/o complejidad de las propiedades del ecosistema a través del espacio y en el tiempo (Dutilleul & Legendre 1993, Li & Reynolds 1995). Está representada como un mosaico de parches que son el reflejo de la distribución o dispersión de los organismos o entidades ecológicas (especies, individuos, poblaciones) en respuesta a la variación espacial de factores abióticos y bióticos impuestos por el hábitat (Dutilleul & Legendre 1993, Kolasa & Pickett 1991).

La heterogeneidad espacial también es funcional debido a que influencia los procesos ecológicos como la densidad de la población, comportamiento de anidación y de forrajeo, tasa de crecimiento, disponibilidad de nutrientes, entre otros, a través de la interacción entre la dinámica de la población y las propiedades del ecosistema (Dutilleul & Legendre 1993, Li & Reynolds 1995). Además la heterogeneidad del hábitat también interfiere en la competencia y en consecuencia permite que sea mantenida una alta diversidad de especies (Powell & Rucherson 1985), de igual modo reduce el impacto de la predación (Gilinsky 1984) y el parasitismo (Nachman 1981), incrementa la estabilidad de la población (Pringle 1990) y ayuda a mantener el polimorfismo genético intraespecífico (Lechowicz & Bell 1991).

Es necesario recalcar que la heterogeneidad espacial es una función de la escala de observación. Factores como el “grano” o grado de resolución de los datos y la “extensión” o área o volumen que es analizado afectan la interpretación y cuantificación de la complejidad o variabilidad ecológica y por tanto la heterogeneidad (Li & Reynolds 1995).

En este contexto la heterogeneidad puede ser cuantificada utilizando diferentes técnicas según las características del tipo de datos, que pueden ser no espaciales (no se referencia a la localización de la muestra) o espaciales (localización de la

muestra como una variable) (Li & Reynolds 1995). En cuanto a los datos no espaciales diferentes métodos cuantifican la heterogeneidad como los índices de diversidad (Pielou 1977) y pruebas estadísticas como Kolmogorov - Smirnov, prueba de Bartlett, prueba t de Student (Sokal & Rohlf 1981). Por otro lado los datos de tipo espacial han sido analizados según la distribución de las variables o de los individuos ya sean que se encuentren de manera discreta o continua. En el caso de variables discretas se han implementado métodos como índices del vecino más cercano (Pielou 1977), estadísticos de la varianza del tamaño de bloque (Greig - Smith 1983) y parámetro k de la distribución binomial negativa (Pielou 1975), entre otros. En relación con la medida de la heterogeneidad de variables continuas esta ha sido estimada mediante geoestadística (variograma y correlograma) (Cressie 1991, Rosie *et al.* 1992), dimensión fractal (Burrough 1983), índices de autocorrelación y parcheado, mapas categóricos, entre otros (Cliff & Ord 1981, Romme 1982).

Esta gran variedad de herramientas de análisis espacial han permitido predecir la respuesta de los organismos frente a cambios en variables ambientales, disponibilidad de recursos, disturbios naturales o antropogénicos y conocer la existencia de posibles interacciones intraespecíficas e interespecíficas como competencia, predación y reproducción (Dutilleul & Legendre 1993, Perry & Dixon 2002, Thomas *et al.* 2001). De igual forma mediante la utilización de estas técnicas se ha podido explorar si una variable determinada sigue un modelo de distribución espacial específico que puede ser agregado, parcheado o agrupado, regular o uniforme o aleatorio (Perry *et al.* 2002). Dicha información provee herramientas para el desarrollo de estrategias de conservación de especies, implementación de técnicas sobre el manejo y control de plagas de insectos y como estimativo para obtención de un muestreo eficiente en un estudio en particular (Korie *et al.* 2000, Nansen *et al.* 2004).

Sin embargo Perry y Hewitt (1991) criticaron esas medidas tradicionales de análisis espacial porque carecen de relaciones directas entre sus componentes y el movimiento de los individuos; además, no usan la información espacial de la muestra. Entonces introdujeron una prueba basada en índices de modelos

espaciales, SADIE (Análisis espacial por índices de distancia). Este método fue mejorado por Alston (1994) y aclarado por Perry (1994).

SADIE fue diseñado para cuantificar la distribución espacial de poblaciones de artrópodos, que se caracterizan por presentar datos con elevado número de ceros en sus abundancias relativas y distribuciones alejadas de la normal (Nansen *et al.* 2004, Perry *et al.* 1996), aspectos que hacían difícil la utilización de los métodos tradicionales (Maestre 2003).

Este programa estima los modelos de distribución espacial de variables discretas y continuas previamente categorizadas y evalúa estadísticamente si el patrón espacial de los datos difiere de la aleatoriedad. Para esto realiza pruebas de aleatorización y obtiene dos índices, el índice de agregación (I_p) y el índice de agrupamiento (v), y determina que valores de $I_p > 1$ indican agregación, $I_p < 1$ regularidad y $I_p = 1$ aleatorización (Perry *et al.* 1996), además cuantifica el grado en el que cada valor de la variable en su posición contribuye al patrón espacial general de los datos en forma de una mancha (zona donde el valor de la variable es alto ($v > 1,5$) o de un claro (zona donde el valor de la variable es bajo ($v < -1,5$)). Valores entorno a 1 indican distribución aleatoria de esa posición (Perry *et al.* 1999).

SADIE ha permitido evaluar la distribución espacial y temporal de diferentes organismos como cactus (Zuñiga *et al.* 2005), hongos (Komonen & Kouki 2005), líquenes (Maestre 2003), plántulas de diferentes especies vegetales (Maestre *et al.* 2003), virus (Jones 2005), nematodos (Hay & Pethybridge 2005) y lombrices (Rossi 2003). También ha facilitado el conocimiento acerca de la dinámica presa – predador especialmente en diferentes grupos de artrópodos considerados como plagas agrícolas (Frearson *et al.* 2005, Holland *et al.* 2005). Sin embargo diferentes estudios realizados sugieren que los modelos de distribución espacial dependen de varios factores que difieren entre las especies, dentro de los que se encuentran principalmente el rango locomotor, distribución, disponibilidad y variabilidad de recursos, hábitat circundante, propiedades físico-químicas del suelo y escala espacial analizada (Holland *et al.* 1999, Ferguson *et al.* 1999, Jiménez & Rossi 2006, Pearce & Zalucki 2006, Quero 2006).

Varios estudios han reportado los diferentes factores que determinan los modelos de distribución de las especies, como el trabajo de Thomas *et al.* (2001) quienes examinaron la distribución y dinámica espacio - temporal de seis especies de Coleoptera de la familia Carabidae en Bristol, Inglaterra durante dos estaciones (verano y otoño). Observaron que las especies se distribuían de manera agregada pero variable, de acuerdo con requerimientos específicos propios de cada especie. Además demostraron que la persistencia y estabilidad de los parches estaban determinados temporalmente, incluso para especies con elevada movilidad como los carábidos.

Por otro lado en el estudio realizado en Wimborne, Inglaterra por Holland *et al.* (1999) se describen los modelos de distribución espacial de diferentes especies del orden Coleoptera, Araneae y Collembola, en donde los patrones de distribución agregados dependen de la distancia entre los puntos de muestreo y también según la movilidad de los taxones estudiados. Esto debido a que en especies de Collembola no se pudo establecer un patrón significativo a pesar de la gran escala utilizada (63 puntos de muestreo), lo que también sugiere la influencia de múltiples factores como condiciones abióticas específicas.

En Brisbane, Australia el trabajo de Pearce y Zalucki (2006) evaluaron la dinámica presa – predador y concluyeron que los predadores de *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuide) presentan un modelo espacial agregado no correlacionado con la dinámica de *H. armigera*, tal vez porque están influenciados por condiciones ambientales y propiedades del suelo que no fueron evaluadas, más que por la actividad de *H. armigera*.

La distribución agregada está determinada generalmente por características de la superficie del suelo como la presencia de cortezas, musgos, fragmentos de rocas, turrículos de lombrices y disponibilidad de raíces, como ocurre para varias especies vegetales. Según Maestre & Cortina (2002) quienes establecieron la presencia de una fuerte asociación entre la distribución de las especies vegetales y el patrón espacial de las propiedades del suelo.

Adicionalmente la estructura y composición florística del hábitat tiene una fuerte influencia sobre la distribución espacial de artrópodos. En un estudio realizado por Holland *et al.* (2001) evaluó la distribución espacial de coleopteros predadores en varios tipos de hábitat con diferentes usos del suelo (cultivos de trigo, cebada, leguminosas, bosque nativo, pastizal) estableciendo que la mayor diversidad y los grandes parches estaban concentrados hacia los bordes más que hacia el centro de cada hábitat, particularmente hacia los bordes de los cultivos de leguminosas, tal vez en respuesta a la oferta alimenticia o quizás debido a que la estructura de la vegetación favorece la movilidad de los insectos predadores en la zona.

Los modelos de distribución son agregados de acuerdo con la distribución y disponibilidad de alimento como encontraron Nansen *et al.* (2004) en un trabajo desarrollado en Kansas, Estados Unidos. En este se evaluó el patrón espacial de tres especies de Coleoptera consideradas como insectos plaga de varios productos de importancia comercial (*Sitophilus* spp., *Stegobium paniceum* y *Tribolium castaneum*) antes y después de un proceso de saneamiento y se logró determinar la influencia de la estrategia para el control de plagas y se estableció que esta no era eficiente para todas las especies.

Además según la influencia de la escala espacial observada sobre los diferentes modelos de distribución espacial se encuentran varios estudios de Perry (1995) quien particularmente determinó que la colonización *Drepanosiphum platanoidis* (Hemiptera: Aphididae) se caracterizaba por presentar una distribución espacial agregada con un distanciamiento regular que variaba entre grupos. Asimismo, evaluó la posición de larvas de *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae) en diferentes escalas y estableció la existencia de correlación entre el grado de agregación y la escala analizada para estos organismos. También corroboró la distribución hexagonal de los montículos de *Lasius flavus* (Hymenoptera: Formicinae) los cuales se encuentran a una distancia regular o agregada uno de otro, dependiente de la escala observada. Igualmente estudió los sitios de anidación de *Accipiter nisus* (Falconiformes: Accipitridae), donde halló un modelo espacial

regular, pero esto probablemente se debió a que el tamaño de la muestra era pequeño y no permitió reflejar el grado total de agregación.

Sin embargo la metodología de SADIE no ha sido implementada para estudios que evalúen los modelos de distribución espacial de artrópodos para Colombia. Los pocos estudios para el país se han concentrado en la evaluación de la distribución espacial de lombrices y sólo se han utilizado los análisis geoestadísticos, entre estos, autores como Jiménez *et al.* (2001) han encontrado modelos de distribución agregada para lombrices en áreas de sabana y pastizales en Carimagua, Meta. Esta distribución estuvo relacionada con el tamaño de las lombrices y posiblemente pudo deberse a diferentes factores que pueden presentarse dentro de la población, los cuales no pudieron ser valorados con estos análisis geoestadísticos. Además no encontraron ningún efecto del tipo y uso del suelo sobre la distribución espacial de las lombrices.

Asimismo Decaens y Rossie (2001) evaluaron la estructura de la comunidad de lombrices en un pastizal en Colombia, determinando los modelos de distribución espacio-temporales y su posible relación con la heterogeneidad del suelo por medio de análisis geoestadísticos y multivarianza. Hallaron una estructura espacial estable en el tiempo, relacionada con propiedades físico-químicas del suelo como compactación, concentración de carbono y biomasa de las raíces. Sin embargo atribuyeron la distribución agregada de los individuos a la inestabilidad del sistema, señalando que no fue preciso establecer las preferencias de localización de estos organismos con estos análisis estadísticos.

Aunque el estudio de Jiménez y Rossi (2006) han sido los primeros en utilizar la herramienta de análisis espacial por índices de distancia (SADIE), sin embargo esta investigación fue realizada para evaluar los modelos de distribución espacial sólo para lombrices. Estos autores en su investigación realizada en Carimagua, Meta, analizaron los modelos de distribución espacial de dos especies de lombrices en una sabana y en un pastizal, hallando patrones de distribución agregados según el uso del suelo y establecieron que la localización de parches y de claros de manera diferente señalaba la falta de asociación entre las especies y la posible presencia de

un fenómeno de competencia por exclusión. Adicionalmente determinaron que la distribución agregada de las lombrices era reflejo de la heterogeneidad de las propiedades físicas y químicas del suelo.

Sin embargo los estudios realizados sobre los modelos de distribución espacial se han enfocado particularmente en grupos específicos de artrópodos, especialmente para Coleoptera. En consecuencia es de interés evaluar y analizar los métodos que identifiquen la distribución espacial de todos los artrópodos edáficos y su respuesta frente a la estructura y variables del hábitat, para identificar el impacto que ocasionan las características de los ecosistemas y su efecto en la composición, estructura y función de las comunidades edáficas.

2.2 Artrópodos del suelo

Es importante determinar el papel funcional de la artropofauna y su influencia en los procesos del ecosistema debido a que los artrópodos participan en una gran variedad funciones, como el mantenimiento de la estructura del suelo, creando canales, poros, agregados y montículos que afectan la profundidad y el transporte de gases y agua (Brussaard 1997, de Bruyn 1999). También promueven el ciclaje de nutrientes a través de la descomposición de la materia orgánica, reducen el material a pequeñas partículas facilitando la actividad de los microorganismos, los cuales liberan nutrientes que son asimilados por las plantas para su crecimiento y productividad (Lavelle *et al.* 1993). Intervienen en la dinámica de redes tróficas, proveen recursos para otros predadores, como aves y mamíferos (Barberena-Arias & Aide 2003, Longcore 2003) y, participan en mecanismos de polinización (LaSalle & Gauld 1993, Roubik 2002).

Los artrópodos del suelo también son utilizados como bioindicadores del estado del ecosistema, debido a que son relativamente fáciles de muestrear en comparación con otros grupos de fauna de mayor tamaño, como muchos de los vertebrados, lo cual permite obtener grandes tamaños de muestra que garantizan la obtención de resultados de alta confiabilidad. Asimismo estos organismos tienen tiempos de

generación relativamente cortos que determinan la capacidad de responder rápidamente a un cambio en el ambiente (Duelli *et al.* 1999). Particularmente individuos de los Ordenes Hymenoptera, Araneae, Coleoptera y Hemiptera han sido utilizados como indicadores de la calidad del hábitat por ser grupos de gran interés dentro de la biota del suelo y por el conocimiento acerca de su biología (Andersen *et al.* 2002, Duelli *et al.* 1999, Peck 1998, Wheeler *et al.* 2000).

Por lo anterior pequeños cambios en la abundancia y en la riqueza del ensamblaje de artrópodos podrían afectar las interacciones entre las especies, la dinámica de nutrientes y por tanto la productividad, composición y estructura de la vegetación, ocasionando alteraciones en el mantenimiento y estabilidad de los procesos del ecosistema (Lawton *et al.* 1996, Naeem *et al.* 1995). Diferentes autores reportan la importancia de las comunidades de artrópodos del suelo en el desarrollo de estos procesos. Por ejemplo Burghouts *et al.* (1992) estudiaron el impacto de la calidad de la hojarasca sobre los artrópodos edáficos y su relación con el proceso de descomposición, en dos bosques con diferentes especies vegetales en Malasia, encontraron que en plantaciones de Pino (*Pinus nigra*), Roble (*Quercus petraea*) y Haya (*Fagus sylvatica*) la hojarasca es de baja calidad y la biomasa fúngica es alta; por tanto individuos con hábitos fungívoros son abundantes y dominan la comunidad de artrópodos como lo son Collembola y Acari. Estos juegan un papel importante en la lenta, pero gradual mineralización de nutrientes (Teuben & Roelofsma 1990). Bajo otras especies de árboles como Abedul (*Betula lenta*) y Nuez dura (*Carya ovata*), la hojarasca es de alta calidad y hay una elevada tasa de fragmentación inicial a través de la actividad combinada de bacterias, isópodos y milpiés, dando como resultado altas tasas de mineralización; esta provoca un incremento en el potencial para la lixiviación de nutrientes, lo que contribuye a la fertilidad del suelo y productividad del hábitat (Anderson 1973).

También se ha estudiado la relación entre la herbivoría causada por artrópodos y sus efectos deletéreos sobre la supervivencia y el éxito reproductivo de las plantas (Crawley 1983, Rosenthal & Kotanen 1994). No obstante Belovsky y Slade (2000) documentaron que la densidad de *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera) incrementa el ciclaje de nutrientes, la productividad y la abundancia de *Poa pratensis* y *Poa*

compressa. Estas especies vegetales que son de preferencia alimenticia por sus elevadas concentraciones de nitrógeno y su consumo determina la adición de este elemento en el suelo promoviendo el crecimiento y desarrollo de estas plantas. Esto es similar a los resultados obtenidos en el estudio realizado por Chapman *et al.* (2003), quienes sugieren que los insectos herbívoros influyen la funcionalidad del ecosistema, promoviendo el ciclaje de nutrientes y determinando la velocidad del proceso de descomposición mediante la producción de materia orgánica con diferente concentración de fósforo y nitrógeno; composición que varía según las preferencias alimenticias de los herbívoros.

Asimismo han sido atribuidas a grupos de artrópodos funciones importantes en la biología reproductiva de las plantas como la dispersión de semillas. Este proceso afecta la colonización de nuevos hábitats y la diversidad de las especies vegetales (Ouborg *et al.* 1999). Por ejemplo, Oliveira *et al.* (1995) encontró que *Mycocepurus goeldii* (Myrmicinae) remueve la pulpa del fruto de *Hymenaea courbaril* (Caesalpiniaceae) reduciendo la colonización de hongos y permitiendo la dispersión y germinación de la especie, proceso que se relaciona con el suministro de oleosomas que proveen las plantas como fuente rica de nutrientes (Handel & Beattie 1990).

Por otro lado la distribución y la abundancia de los artrópodos del suelo están determinadas por la heterogeneidad del hábitat, la cual se ve influenciada por la composición y la estructura florística del paisaje y por condiciones bióticas y abióticas específicas. Un caso es el de Kattan *et al.* (2006) quienes encontraron diferencias entre varios tipos de hábitat para la abundancia y riqueza de artrópodos asociados a hojarasca en la Cordillera Central, río Otún, Risaralda y, que los modelos de distribución no eran constantes entre los diferentes grupos taxonómicos, presentando una gran variabilidad espacial. Asimismo correlacionaron el grosor de la capa de hojarasca con una mayor riqueza de artrópodos e identificaron que los grupos más abundantes estaban representados por Diplopoda y los menos representativos fueron Acari y Collembola, quizá en respuesta a la composición química de la hojarasca, que se caracterizó por presentar altas concentraciones de calcio y bajo contenido de metabolitos secundarios.

Asimismo se ha documentado que la heterogeneidad espacial que identifica a los bosques tropicales favorece la composición de especies. Armbrrecht y Chacón (1999) encontraron una mayor diversidad de hormigas en relictos de bosque seco del Valle del Cauca en comparación con las matrices de cultivos de caña de azúcar y pastizales, señalando que a pesar del tamaño de los fragmentos del bosque, el número de especies raras de hormigas es más alto que el encontrado en la matriz.

De acuerdo con lo referenciado por Maudsley *et al.* (2002) determinaron que los modelos de distribución vertical de tres grupos de artrópodos predadores, Staphylinidae, Carabidae y Araneae estaban influidos por variables bióticas y abióticas del suelo, encontrándose que Araneae y Carabidae predominan sobre el follaje de tipo arbustivo y en la capa de hojarasca; por su parte Staphylinidae se colectó principalmente a una profundidad de 0-10 cm en el suelo al igual que los Carabidae. Señalaron además, que la orientación y biomasa de la cobertura del suelo influencia la abundancia de artrópodos afectando la humedad, disponibilidad de recursos y diversidad de microhábitat.

De igual manera la diversidad florística determina el aporte de materia orgánica en el ecosistema por medio de la hojarasca presente en la superficie, la cual influencia las condiciones microclimáticas del suelo y regula las actividades de la mesofauna y macrofauna existente (Swift & Anderson 1993). La hojarasca provee un espacio físico o un nicho espacial para las comunidades edáficas, como medida de protección frente a un disturbio (Krooss & Schaefer 1998). Además proporciona una gran variedad de recursos y una mayor complejidad estructural que favorece la disponibilidad de microhábitat y por ende la diversidad de las comunidades edáficas. También afecta la actividad de la microbiota edáfica, manteniendo de manera constante la humedad y temperatura, estimulando procesos de descomposición de la materia orgánica a través de la mineralización de nutrientes (Barberena-Arias & Aide 2003, Wardle & Lavelle 1997).

Cabe señalar que en los ecosistemas terrestres se ha encontrado que la hojarasca constituye un recurso de gran importancia que afecta la productividad primaria neta

del sistema (Swift & Anderson 1993). De igual modo se ha sugerido que el número de especies que hacen parte de la fauna asociada a la hojarasca y que están involucrados en la fragmentación de la materia orgánica durante la descomposición, son fundamentalmente esenciales en el mantenimiento de las propiedades y funcionamiento del ecosistema, debido al papel que desempeñan en el control del ciclo del carbono, disponibilidad de nutrientes y consecuentemente en el crecimiento de las plantas y la estructura de la comunidad (Wardle 2002, Bardgett 2005).

Sin embargo Wallwork (1976) sugiere que la capa de hojarasca impide la movilidad de algunos animales sobre la superficie del suelo afectando la distribución de la fauna edáfica y la abundancia de ciertos organismos. Al igual que Williams (1959) en un estudio comparativo entre un bosque y áreas no cultivadas encontró que la densidad de individuos predadores de Coleoptera asociados a hojarasca era mayor en áreas no cultivadas que en el bosque, posiblemente debido a que la cobertura vegetal del suelo impediría el libre movimiento de estas especies.

Finalmente Power (1996) sostiene que pocos son los estudios sobre diversidad de artrópodos en paisajes fragmentados tropicales y señala que existe un potencial para manejar los agroecosistemas existentes de modo que se mejore su capacidad para la conservación de especies. De aquí que existe una fuerte necesidad de incrementar el esfuerzo para investigar las interacciones entre la diversidad de la hojarasca y la artropofauna del suelo y los procesos que ocurren durante la mineralización y la transformación de la materia orgánica (Hattenschwiler *et al.* 2005, Mikola *et al.* 2002).

Por otro lado el crecimiento de la población humana y el aumento en el uso de los recursos naturales por el hombre para solventar sus necesidades ha ocasionado la expansión de las áreas agrícolas, modificando los ecosistemas, alterando los principales ciclos biogeoquímicos y el flujo génico entre las poblaciones, causando pérdidas irreversibles en la diversidad (Heywood 1995, Vitousek *et al.* 1997). De acuerdo con Pimentel *et al.* (1992) cerca del 75 % de los ecosistemas terrestres son manipulados con la finalidad de obtener productos esenciales para satisfacer los requerimientos necesarios para el hombre.

2.3 Diversidad en ecosistemas andinos

Los Andes de Colombia se han caracterizado por presentar una alta riqueza de especies y elevadas tasas de endemismo (Medail & Quezel 1999), en particular el Norte de los Andes. Esta área juega un papel clave en la diversificación de la biota tropical de Sur América (Myers *et al.* 2000), extendiendo su máxima complejidad geomorfológica en Colombia, donde está dividido en tres cordilleras separadas por la cuenca sedimentaria del Cauca y la del río Magdalena, acompañado de varias cadenas montañosas periféricas de diferentes orígenes geológicos que aumentan la complejidad física y la diversidad biológica de la región (Myers *et al.* 2000). Además es una zona que alberga más de 10.000 especies de plantas, 1.200 especies de aves, 400 especies de ranas, 270 especies de roedores y murciélagos, representando más del 10 % de la biota del mundo en algunos taxa (Rangel 1997).

Sin embargo los Andes de Colombia están bajo una intensa presión, ya que cerca del 70 % de la población humana está concentrada en esta región y ha ocasionado una fuerte transformación a los ecosistemas naturales (Cavelier 1997, Kattan & Álvarez 1996). Es evidente que esta región requiere una elevada prioridad para la conservación global (Myers *et al.* 2000), debido a la gran diversidad biológica que presenta como consecuencia de: la elevación de cadenas montañosas, la conexión e intercambio biótico por parte de Norte América que enriqueció la biota propia de Sur América con nuevos taxa particularmente en elevaciones altas (Gentry 1982) y por las fluctuaciones del clima durante el pleistoceno, que dieron lugar a una gran diversidad regional y a elevados niveles de endemismo (Adams 1986, Bibby *et al.* 1992, Hedges 1999, Lynch *et al.* 1997).

Dentro de los ecosistemas andinos se encuentran los robledales, representados principalmente por la especie *Quercus humboldtii* Bonpland. Estos bosques se encuentran presentes en las tres cordilleras, en un rango altitudinal desde los 1.000 hasta los 3.000 msnm, con una abundancia mayor en laderas húmedas, en especial en el flanco de la Cordillera Oriental (Cavelier *et al.* 2001). Estas masas boscosas contribuyen a la estabilidad del clima regional y a los flujos hidrológicos, por su

capacidad para retener agua; además, regulan la escorrentía, controlan la erosión y retienen nutrientes y sedimentos (Fjeldsa & Kessler 1996).

Actualmente estos bosques han venido perdiendo extensión, como resultado de la deforestación y su transformación en agroecosistemas (Fundación Natura y Alcaldía de Encino 2000). En total estos ecosistemas de montaña, según lo establecido en el EOT (2003), equivalen al 34% de la extensión total de la Cordillera Oriental donde sólo 17.000 ha (13 %) están bajo protección en los Santuarios de Fauna y Flora de Iguaque, Santuario de Fauna y Flora de Guanentá Alto Río Fonce - Reserva Biológica Cachalú- (Fundación Natura y Alcaldía de Encino 2000).

Por otra parte varios estudios se han enfocado en el valor que presentan para la conservación de la diversidad los agroecosistemas andinos tradicionales con una alta diversidad de especies de árboles de dosel, especialmente los cafetales (Perfecto *et al.* 1996, Rice & Greenberg 2000). Estos constituyen el 54 % de los lugares con cosechas permanentes (Rice & Ward 1996) que han venido reemplazando los bosques originales de niebla y bosques premontanos en México (Perfecto *et al.* 1996, Sosa & Platas 1998) y los Andes de Colombia (Cavelier & Tobler 1998).

Asimismo en Colombia, la producción de café es de gran importancia por ser el segundo producto más comercializado después del aceite (Giovannucci *et al.* 2002, O' Brien & Kinnaird 2003). Alrededor de 3.6×10^6 ha de tierra están cubiertas de cafetales (Food & Agriculture Organization 2002) y aproximadamente sólo el 13% del área cultivada es sombreada (Armbrecht *et al.* 2005, Internacional Coffee Council 2001).

Los sistemas agroforestales tradicionales, como los cafetales bajo sombra de la especie *Coffea arabica* (nativa del sur este de Etiopía) se producen eficientemente en un rango altitudinal comprendido entre los 1000 - 2000 m.s.n.m. (Moguel & Toledo 1999). Se caracterizan por presentar un gran número de especies vegetales perennes, compuestas principalmente por leguminosas, frutales y especies de forrajeo (Muschler 2001).

Las especies de dosel además de ser fuente de entradas adicionales para los productores (Thrupp 2000), favorecen el mantenimiento de los nutrientes del suelo (Nestel & Altieri 1992), influyendo en la calidad y en el desarrollo del grano de café, otorgándole un mejor sabor al producto final bajo sistemas de sombra, en comparación con los sistemas de café bajo sol (Muschler 2001). De igual forma los árboles de sombra participan en el control de plagas (Staver *et al.* 2001), ya que las fluctuaciones de esas poblaciones están correlacionadas con la diversidad estructural y florística del agroecosistema (Nestel & Dickschen 1990, Perfecto *et al.* 1996).

Estos sistemas tradicionales varían en su capacidad de sostenibilidad de especies dependiendo de la vegetación presente, extensión del área, distancia en relación con los remanentes de bosque y la heterogeneidad florística de los hábitats circundantes, donde una homogenización de los paisajes aledaños podría favorecer la complejidad de estos agroecosistemas, permitiendo el albergue de diferentes especies y confiriéndole un valor potencial para la conservación de la diversidad (Dietsch 2003, Greenberg *et al.* 1997, Perfecto *et al.* 1996, 2003, Sherry 2000).

Varios estudios han mostrado que la complejidad estructural y la riqueza de árboles de sombra es esencial para determinar la diversidad presente bajo estos sistemas. Tal es el caso de *Inga edulis* (Guamo), especie vegetal que provee sombra a los cafetales, la cual alberga una mayor diversidad que la estructura de simples árboles de *Gliricidia sepium* (Matarratón), debido a la variedad de recursos alimenticios que provee (Greenberg *et al.* 1997, Johnson 2000, Johnson & Sherry 2001, Soto-Pinto *et al.* 2001, Tschamtké *et al.* 2005, Wunderle & Latta 1998).

De igual forma es importante reconocer la ubicación del agrosistema con relación a los remanentes de bosque, ya que puede ser un indicador importante para poder establecer de qué manera los cafetales bajo sombra son significativos para la conservación y el mantenimiento de la diversidad. Por ejemplo Martínez y Peters (1996) encontraron 184 especies de aves en un campo de café tradicional cercano a un bosque tropical y 82 especies para un cafetal bajo sombra aislado de un relicto

de bosque. Esto corresponde con lo referenciado por Ricketts *et al.* (2001) quienes mencionan que el valor de conservación de un área está determinado por la proximidad de los fragmentos de bosque y no por la calidad del hábitat del agrosistema. Pese a esto, Armbrecht *et al.* (2005) estudiaron varias especies de hormigas asociadas a hojarasca en diferentes tipos de hábitat (bosque, café orgánico con sombra poligenérica, café orgánico con sombra monogenérica y café bajo sol) y demostraron que a pesar de que los cafetales poligenéricos se encontraban a una distancia mayor de los parches de bosque que los otros tipos de manejo de café, los cafetales bajo sombra poligenérica se caracterizaban por presentar una mayor riqueza de especies de hormigas que los otros tipos de plantaciones. Debido a las diferencias encontradas en la abundancia y en la riqueza de especies de hormigas entre el cafetal de sombra poligenérica y los fragmentos de bosque, es importante resaltar que aunque el número de especies sea menor en los parches de bosque, la dominancia de especies es mayor.

Adicionalmente, se han encontrado niveles similares de diversidad entre bosques y plantaciones tradicionales de café para ciertos grupos de organismos, como artrópodos (Janzen 1973, Nestel *et al.* 1993, Perfecto & Armbrecht 2003), aves (Aguilar – Ortiz 1982) y mamíferos (Gallina *et al.* 1996).

De acuerdo con lo anterior Ibarra-Nuñez (1990) en un estudio realizado en cafetal bajo sombra halló 39.566 individuos cuyos ordenes más representativos fueron Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Hemiptera (Auchenorrhyncha y Sternorrhyncha) y Araneae, con una complejidad estructural que caracterizó a la comunidad de artrópodos de acuerdo con los grupos tróficos representados, semejante a la encontrada en bosques húmedos tropicales reportada por Janzen (1973). Esto indica un equilibrio entre la diversidad de artrópodos y el sistema tradicional de café. Debido a la composición florística que provee este hábitat de manera similar a la encontrada en un bosque nativo, también la gran abundancia de insectos fitófagos se correlaciona con el número de predadores y parásitos y por tanto el sistema no presenta problemas de plagas de insectos (Janzen 1973).

Asimismo se determinó que áreas con alto endemismo y riqueza de mariposas (Papilionidae) en México coinciden con las principales regiones donde se cultiva café bajo sombra como en Tamazunchale en San Luis Potosí, Sierra de Manantlán en Jalisco y Xalapa en Veracruz (Llorente *et al.* 1996).

En cultivos de café tradicional también se ha encontrado una riqueza de aves similar (136 especies) con relación a un área de bosque de niebla adyacente (138 especies), a un bosque húmedo tropical (133 especies) y a un bosque de pino (96 especies) además se ha identificado que el 70% de las especies son generalistas y el 30% están restringidas a un tipo de hábitat específico, donde aparentemente el sistema agroforestal funciona como un hábitat con diferente composición vegetal, que contribuye a crear y a mantener una alta riqueza de especies de aves (Aguilar – Ortiz 1982).

En el caso de los mamíferos, un estudio realizado en Xalapa, México para mamíferos no voladores y especies de tamaño mediano en cafetales bajo sombra, estableció que el sistema presentaba 24 especies dentro de las que se incluían 4 especies de marsupiales, 2 especies de edentata, 1 lagomorpha, 4 especies de rodentia de tamaño mediano y grande y 13 especies de carnívora. De estas el 50 % de las especies presentaban hábitos frugívoros de gran importancia en la dispersión de semillas (Gallina *et al.* 1996). También se ha encontrado que la mastofauna asociada a cultivos de café actúa como controladores de plagas, ya que alrededor del 46 % son insectívoros y un 25 % tienen a los roedores como principal fuente de alimento (Moguel & Toledo 1999).

A pesar de que la diversidad de especies de mamíferos reportados en agroecosistemas de café bajo sombra es baja comparada con la presente en bosques naturales, algunas especies amenazadas o poco frecuentes son registradas para estos sistemas tradicionales de café en México, como chupamiel (*Tamandua mexicana*) y nutria (*Lutra longicaudis*), entre otras (Moguel & Toledo 1999).

Con relación a los murciélagos, un trabajo realizado en Quindío, Colombia se evaluó la diversidad de Phyllostomidae en varios hábitat (bosque, café bajo sombra y café en asocio) y en diferentes matrices (café asociado y café bajo sombra). Se encontró una mayor riqueza y dominancia de especies de murciélagos en los parches de bosque pese a su fuerte grado de fragmentación, no obstante los parches de café bajo sombra exhibieron la mayor riqueza de especies en comparación con el hábitat de café en asocio. También hallaron que los bosques son más similares a la matriz de café bajo sombra que a la matriz de café en asocio, basados en un índice de complementariedad (Numa *et al.* 2005).

También se evaluó la influencia de un cafetal con sombrío sobre la estructura y composición del ensamblaje de murciélagos y se estableció la importancia de estos cafetales y su papel en la conservación de la diversidad. Se encontró una riqueza de especies alta (11 spp.) y además se determinó que el ensamblaje de murciélagos estuvo fuertemente influenciado por la disponibilidad de alimento proporcionada por la especies vegetales que proveen el sombrío, señalando que la predominancia de especies frugívoras al igual que sucede en bosques altamente conservados (Ortegón 2005).

Pese a la heterogeneidad florística de los cafetales bajo sombra y a su importancia en la conservación de la diversidad, estos hábitat no rempazan la composición y estructura de especies encontrada para los bosques tropicales (Philpott & Dietsch 2003). Por tanto la conservación de estos agroecosistemas tradicionales debe ser conjunta con los bosques naturales (Armbrecht *et al.* 2005, Greenberg *et al.* 1997) para evitar el incremento en la tasa de deforestación y sustitución de los bosques naturales por cultivos de café (Rappole *et al.* 2003).

A partir de lo anterior es importante establecer si cambios en la composición y estructura florística del hábitat afectan los modelos de distribución espacial y la diversidad de la artropofauna edáfica, lo cual tendría consecuencias en la regulación de procesos importantes del ecosistema como la descomposición de la materia orgánica, mineralización de nutrientes y en el crecimiento y productividad de las especies vegetales.

3. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN

3.1 Formulación del problema

En los Andes de Colombia las actividades antrópicas han provocado la transformación de diferentes ecosistemas naturales, como en el caso de los bosques altoandinos en los que predominan la especie endémica *Quercus humboldtii* Bonpland. Estos robledales han perdido extensión a lo largo de las tres Cordilleras y han sido convertidos en pastizales, rastrojos y campos de cultivo. Actualmente los fragmentos de robledales de mayor tamaño se localizan en la Cordillera Oriental y sólo 17.000 ha (13%) están bajo áreas de conservación (EOT 2003). Su importancia radica en que esta especie es la única de roble suramericano y se caracteriza por presentar un amplio rango de tolerancia, por proveer una amplia oferta alimenticia para la fauna asociada y además es una especie de gran potencial maderero y su corteza es una fuente significativa de taninos (Lozano & Torres, 1974).

Adicionalmente en la región andina la expansión e intensificación de la producción cafetera ha provocado la transformación del hábitat alterando la estabilidad del ecosistema (Guhl 2004), ocasionando cambios en el uso del suelo y cobertura vegetal, afectando el ciclaje de nutrientes, los principales ciclos biogeoquímicos y la dinámica de las redes alimentarias, aspectos que podrían influir sobre la diversidad y funcionalidad del sistema (Lambin & Geist 2001, Matson *et al.* 1997, Nestel 1995).

Sin embargo los sistemas agroforestales tradicionales se han caracterizado por presentar una gran heterogeneidad espacial, en especial aquellos agrosistemas donde predominan los cultivos de café bajo sombrero con gran diversidad de especies vegetales. Además se ha encontrado que esta variabilidad vegetativa determina la complejidad estructural y florística del hábitat e influye en la distribución y diversidad de los organismos presentes, de tal manera que autores como Aguilar – Ortiz (1982), Armbrecht *et al.* (2005), Gallina *et al.* (1996), Ibarra -Nuñez (1990), Nestel *et al.* (1993), Numa *et al.* (2005), Perfecto & Armbrecht (2003) sugieren que

la diversidad de especies presentes en estos cafetales es semejante a la encontrada en los bosques naturales.

Por otra parte se ha determinado que los artrópodos son excelentes bioindicadores del estado del ecosistema debido a su frecuencia, a la rápida respuesta frente a cambios de factores bióticos y abióticos y a su alta capacidad reproductiva (Abdul *et al.* 2006, Armbrrecht *et al.* 2005, Escobar *et al.* 2005, Medina *et al.* 2002). Muchos de estos habitan en la superficie del suelo y son importantes porque ejercen un fuerte impacto en los ecosistemas terrestres por la variedad de funciones que desempeñan, ya que promueven el ciclaje de nutrientes a través de la descomposición de la materia orgánica (Naeem *et al.* 1995), participan en la dinámica de redes tróficas (Barberena-Arias & Aide 2003, Longcore 2003) y actúan en procesos de polinización y dispersión de semillas (LaSalle & Gauld 1993, Roubik 2002). Sin embargo estos procesos ecológicos pueden ser alterados por la distribución espacial de estos individuos, la cual es dependiente de la heterogeneidad del hábitat, en particular por la estructura de la vegetación, debido a que esta determina la diversificación y disponibilidad de nichos en el ecosistema (Rosenzweig 1973).

Por lo anterior es importante conocer la diversidad de la artropofauna edáfica en estos dos tipos de hábitat y determinar cuál es la influencia de los cafetales bajo sombra y los robledales sobre la distribución espacial de estos organismos y en consecuencia cómo se podrían ver afectadas la variedad de funciones que desempeñan en el ecosistema.

3.2 Preguntas de investigación

1. ¿Cuál es la abundancia relativa, la riqueza de morfotipos y de artrópodos asociados a hojarasca en un área con café bajo sombrío y un robleal en el municipio de Encino, Santander?
2. ¿La abundancia relativa de los artrópodos edáficos se relaciona con el grosor de la capa de hojarasca presente tanto en un cafetal bajo sombrío como en un área ubicada en un robleal en el Municipio de Encino, Santander?
3. ¿Cómo son los patrones de distribución espacial de la artropofauna edáfica presente en un agroecosistema de café bajo sombrío y en un área ubicada en un robleal en el Municipio de Encino, Santander?

3.3 Justificación de la investigación

Numerosos estudios han mostrado cómo la intensificación de la agricultura provoca cambios en la composición de especies y densidad de las poblaciones, determinados principalmente por la reducción en la heterogeneidad del hábitat, (Donald 2004, Matson *et al.* 2005, Tilman *et al.* 2001). Sin embargo diferentes autores revelan que agrosistemas con numerosas especies de dosel, como los cafetales bajo sombrío preservan y mantienen la diversidad de especies del mismo modo que lo hace un bosque tropical (Armbrecht *et al.* 2005, Moguel & Toledo 1999, Perfecto *et al.* 2003, Rice & Greenberg 2000).

Por lo anterior, reviste interés estudiar cómo el desarrollo de prácticas agrícolas tradicionales influyen en la composición de especies, en particular aquellas que hacen parte de la artropofauna edáfica y que participan en procesos como la descomposición de la materia orgánica, la formación y mantenimiento de la estructura del suelo mediante la creación de canales, poros y agregados que determinan la profundidad, el transporte de gases y agua en el suelo (Brussard

1997) y en mecanismos de polinización y dispersión de semillas (LaSalle & Gauld 1993, Roubik 2002).

Adicionalmente la variedad de funciones que llevan a cabo estos organismos están directamente influenciadas por la presencia de la cobertura vegetal, por tanto cambios en la heterogeneidad espacial del hábitat podrían afectar la distribución de estas poblaciones y por ende ocasionar alteraciones en los procesos ecológicos que estos desempeñan, influyendo sobre el funcionamiento del ecosistema.

En consecuencia es importante conocer la dinámica de la actividad de la artropofauna mediante el uso de herramientas que permitan el análisis de los modelos de distribución espacial, con el propósito de evaluar posibles interacciones entre la distribución de la artropofauna y características específicas del hábitat como el grosor de la capa de hojarasca presente en los suelos de un cafetal bajo sombra y un bosque con predominio de *Quercus Humboldtii*, lo anterior con la finalidad de poder establecer estrategias de planeación que permitan la conservación de la diversidad de la artropofauna edáfica y por ende el mantenimiento de la variedad de funciones que estos desempeñan y que influyen múltiples procesos que determinan la estabilidad y el funcionamiento del ecosistema.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo General

Determinar la abundancia relativa, la riqueza de morfotipos, la diversidad y la heterogeneidad espacial de los artrópodos asociados a hojarasca y establecer si existe relación entre la abundancia relativa y el grosor de la capa de hojarasca en un área de café bajo sombrío y en un robleal en el municipio de Encino, Santander.

4.2 Objetivos específicos

- * Cuantificar la abundancia relativa, la riqueza de morfotipos y la diversidad de la entomofauna asociada a hojarasca presente en cada una unidad paisajística.
- * Establecer si hay relación entre el número de individuos de artrópodos colectados y el grosor de la capa de hojarasca de un agrosistema tradicional con cultivos de café y en un robleal.
- * Evaluar los patrones de distribución espacial de la artropofauna encontrada en la hojarasca presente en un cafetal bajo sombrío y en un área ubicada en un robleal en el Municipio de Encino, Santander

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Diseño de la Investigación

Este estudio es de tipo descriptivo, realizado en un cafetal bajo sombrío y en bosque con predominancia de *Quercus humboldtii*. Presenta tres variables de respuesta: abundancia relativa, riqueza de morfotipos de artrópodos y grosor de la capa de hojarasca. La unidad de respuesta corresponde a cada muestra de hojarasca de un área de 1 m² para las tres variables de respuesta. La unidad de muestreo fue la cuadrícula delimitada en el área de 30 x 100. La población de estudio fueron los individuos pertenecientes al Phylum Arthropoda asociados a la capa de hojarasca en cafetales bajo sombra y en el bosque con predominio de *Quercus humboldtii* en el municipio de Encino, Santander. La muestra de estos individuos correspondió a los artrópodos colectados en las 80 muestras de hojarasca de 1 m² mediante la técnica de captura saco Winkler en cada unidad paisajística.

5.1.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el municipio de Encino, ubicado al sur del departamento de Santander en la Cordillera Oriental vertiente occidental, en una de las estribaciones llamada la Cordillera de la Rusia. Encino limita por el norte con el municipio de Coromoro (Santander) y Belén (Boyacá), por el sur con Charalá (Santander), por el oriente con Belén y Duitama (Boyacá) y por el occidente con Coromoro. La cabecera municipal está situada a 06°08'27'' N y 73°06'07'' W, a una altura de 1900 m.s.n.m. y se encuentra dividido en 13 veredas (Fundación Natura y Alcaldía de Encino 2000) (Figura 1). La temperatura promedio es de 21,1 °C con un máximo anual de 23,9 °C y un mínimo de 12 °C. La precipitación media anual es de 3143 mm con un régimen bimodal con meses lluviosos entre Abril-Mayo y Octubre-Noviembre. En general el clima es templado sub-húmedo y frío húmedo. El relieve se caracteriza por ser quebrado y escarpado, los suelos son de moderada a severamente erosionados y de superficiales a moderadamente profundos. El suelo posee una textura franco fino y franco gruesa, estructura granular y un pH ácido entre 4,9 y 5,3 (Fundación Natura y Alcaldía de Encino 2000).

Las formaciones vegetales presentes en el municipio incluyen bosques húmedos subtropicales en las áreas bajas con vegetación en forma de rastrojo, predominan especies de Carate (*Vismia* sp.) y Cortadera (*Scleria* sp.). En las zonas altas se encuentran principalmente bosques húmedos montanos (submontanos a montano alto). De norte a occidente se distinguen bosques muy húmedos montanos bajos conformados por especies vegetales como Pategallina (*Schefflera uribei*), Guásimo (*Cordia* sp.), Drago (*Croton* sp.), Roble (*Quercus* sp.), Encenillo (*Weinmannia* sp.), Chusque (*Chusquea* sp.). En la parte oriental predominan los bosques húmedos montanos donde sobresalen especies vegetales de Encenillo (*Weinmannia* sp.), Colorado (*Polyepis* sp.), Frailejón (*Espeletia* sp.), Guarda rocío (*Hypericum* sp.). Finalmente de sur a norte se encuentran formaciones boscosas muy húmedas montanas representadas por especies de Tuna (*Miconia* sp.), Mora (*Robus* sp.), Chusque (*Chusquea* sp.) y Guarda rocío (*Hypericum* sp.) (Casas 2004, Fundación Natura y Alcaldía de Encino 2000).

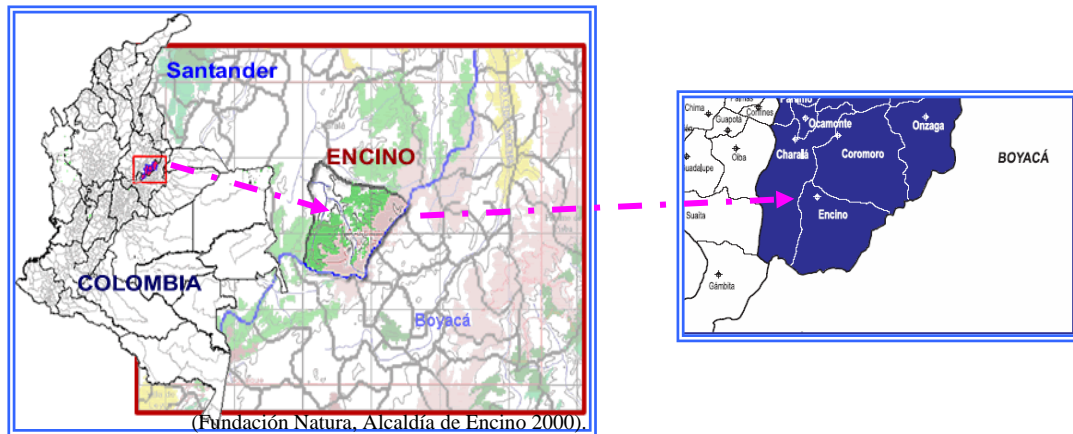


Figura 1. Localización del área de estudio

5.2 Métodos

Se seleccionaron dos tipos de hábitat dentro de la zona (Figura 2). La primer área de estudio estuvo ubicada en un fragmento de bosque húmedo montano con predominancia de la especie *Quercus humboldtii*, que se encuentra entre los 1 900 y 3 000 m.s.n.m. y actualmente se haya protegido por la Reserva Biológica Cachalú. Por otro lado se eligieron dos fincas con cafetales bajo sombra, ubicados en la vereda la Cabuya en un rango altitudinal entre los 1 500 y 2 500 m.s.n.m., seleccionadas por presentar similitudes en cuanto a la especie del café sembrado (*Coffea arabiga*), edad del cultivo (mayor de 10 años), especies vegetales del sombrío sietecueros (*Tibouchina lepidota*), Acacias (*Acacia* sp.), árboles frutales (*Citrus* sp., *Guaba* sp., *Inga* sp), Tunos (*Poulsenia armata*), Cucharos (*Vochysia lehmannii*), Yarumos (*Cecropia telealba*), Plátano (*Musa* sp.) y por el manejo del cultivo, caracterizado por un escaso o ausente proceso de tecnificación y por no usar productos químicos (Fundación Natura, Alcaldía de Encino 2000).

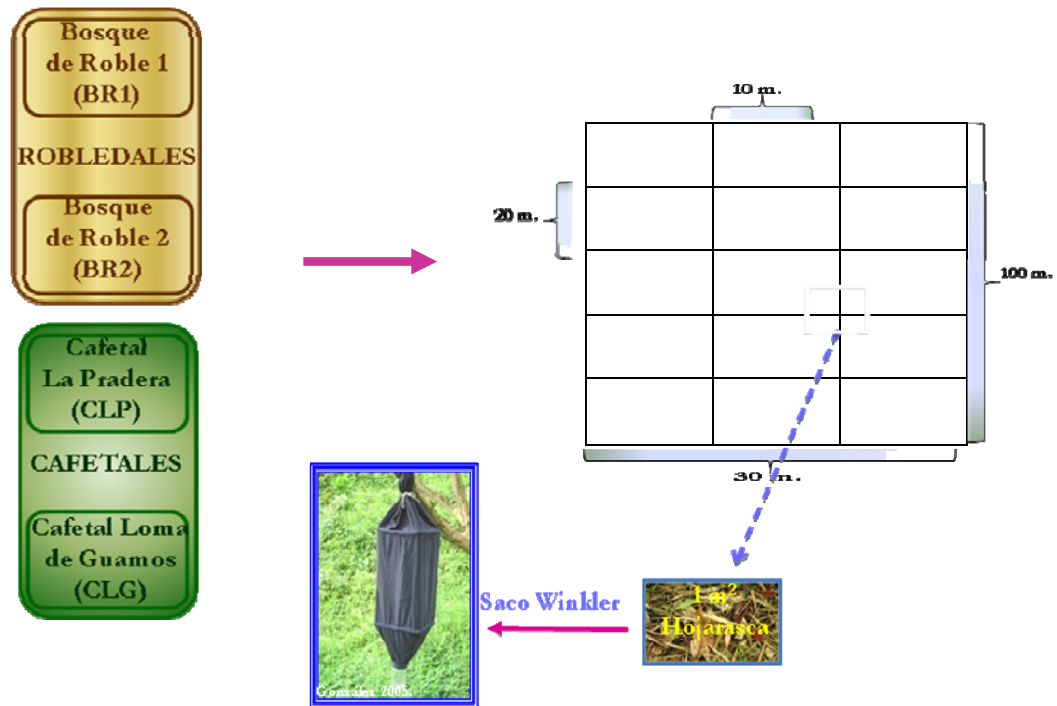


Figura 2. Diagrama de la metodología implementada

En cada unidad paisajística se seleccionaron dos áreas de estudio para el bosque con predominio de *Quercus humboldtii* (bosque de roble 1 o BR1 y bosque de roble 2 o BR2) y para los cafetales bajo sombrío (Cafetal La Pradera o CLP y Cafetal Loma de Guamos o CLG). En cada una de las áreas se delimitó un área de 30 x 100 m en la que se trazó una cuadrícula conformada por subcuadrantes de 10 x 20 m. En cada vértice de la cuadrícula se marco una parcela de 1m² en la que se eligieron tres puntos de manera aleatoria en los que se midió el grosor de la capa de hojarasca con ayuda de una regla y se obtuvo un valor promedio del espesor de la cobertura del suelo, con el fin de poder evaluar su posible relación con la abundancia relativa, la riqueza de ordenes y con los modelos de distribución espacial de la entomofauna edáfica (Perry *et al.* 2002, Pinkus-Rendón *et al.* 2006) (Figura 2).

Para estimar la abundancia relativa y la riqueza de morfotipos en cada tipo de hábitat, se colectaron los artrópodos edáficos encontrados en la hojarasca de cada parcela previamente marcada. En primer lugar se procedió a cernir la hojarasca tomada de dicha parcela mediante un tamizador con un tamaño de poro alrededor de 1cm² durante 2-5 minutos aproximadamente (dependiendo de la humedad de la muestra), seguidamente se guardó la hojarasca cernida en una bolsa plástica hermética, para ser procesada posteriormente durante 48 horas mediante el uso de un saco Winkler (Figura 2). Esta técnica de captura es particularmente utilizada para la extracción de artrópodos que habitan en la superficie del suelo (Villarreal *et al.* 2004). Se colectaron 20 muestras en cada área de estudio.

Los artrópodos colectados se preservaron en alcohol al 70% en frascos entomológicos y fueron separados por morfotipos, para los cuales se tuvieron en cuenta patrones morfológicos, presencia de microestructuras, pubescencia, venación, etc., para su posterior determinación taxonómica hasta la categoría de familia, con ayuda de las claves sistemáticas de Borror *et al.* (2005), Carrejo & Obando (1992), Dippenaar-Schoeman & Jocqué (1997), Fernandez & Sharkey (2006), Hoffman *et al.* (1996) Lawrence & Britton (1994) y Steor (1987).

5.3 Análisis de la información.

Para estimar la abundancia relativa de artrópodos se realizó la sumatoria del número total de individuos en cada área de estudio y para la riqueza se calculó el número total de órdenes taxonómicos y de morfotipos presentes en cada hábitat. Asimismo se determinó el esfuerzo de muestreo por medio de la obtención de curvas de acumulación de especies en función del número acumulado de muestras, mediante el programa Estimates (Colwell 2000). Posteriormente se analizó el ajuste de la curva obtenida con dos modelos teóricos de acumulación de especies, el modelo de dependencia lineal y el modelo de Clench (Soberón & Llorente-Busquets 1993).

El modelo lineal se utiliza cuando el muestreo es hecho en un área relativamente pequeña o cuando el grupo de estudio es bien conocido o ambos. Asimismo el modelo de Clench ha sido propuesto solamente en fundamentos empíricos esta ecuación parece ser sensible a bases teóricas (Soberón & Llorente-Busquets 1993).

La interpretación del ajuste de los modelos se evaluó mediante la relación a/b , valor que refleja el número de especies en el cual la curva de acumulación alcanza la asíntota, este resultado se obtuvo mediante el método de regresión no lineal con ayuda del programa Statistica (Statsoft 2000).

Adicionalmente se calculó la diversidad de artrópodos encontrados en cada hábitat en relación a su estructura (dominancia y equidad). La equidad se calculó mediante el índice de Shannon y la dominancia con el índice de Simpson (Moreno 2001). Posteriormente se calcularon los intervalos de confianza del 95% mediante un procedimiento de remuestreo de Bootstrap con 1000 aleatorizaciones por medio de la utilización del programa PAST versión 0,94 (Hammer & Harper 2002), para comparar la diversidad entre las áreas de cada unidad paisajística.

Para los análisis anteriores se excluyeron los estados inmaduros de los holometábolos por las implicaciones en la determinación taxonómica.

Para obtener los modelos de distribución espacial de artrópodos y para establecer la posible asociación entre la abundancia relativa de la entomofauna y el grosor de la capa de hojarasca, se usó el programa de análisis espacial por índices de distancia SADIE versión 5,2 (Perry *et al.* 1996).

Para evaluar estadísticamente si el patrón de los datos analizados difería de la aleatoriedad se realizaron alrededor de 6000 aleatorizaciones y se obtuvieron los índices de agregación (I_a) y los índices de agrupación (v). Particularmente I_a describe si el patrón espacial es agregado cuando $I_a > 1$, regular si $I_a < 1$ y aleatorio si $I_a = 1$. Por otro lado el índice de agrupación (v) cuantifica el grado en el que cada valor de la variable en su posición contribuye al modelo espacial general de los datos, como parte de una mancha ($v > 1,5$) o como parte de un claro ($v < -1,5$);

valores cercanos a 1 indican una distribución aleatoria. De igual forma los resultados obtenidos mediante estos índices se encuentran asociados a un valor de probabilidad que señala que los datos observados están aleatoriamente organizados entre determinadas unidades de muestra y son considerados significativos cuando $P < 0,05$ (Perry *et al.* 1996).

Adicionalmente se evaluó la asociación espacial entre la abundancia relativa y el grosor de la capa de hojarasca mediante el programa de Análisis de Asociación Rápida versión 1,52. Este método mide la similitud de los modelos espaciales entre dos conjuntos de datos, de acuerdo con los valores obtenidos para los índices de agrupamiento arrojados por SADIE, estableciendo que hay asociación cuando hay coincidencia de parches o de claros en los datos de las variables analizadas o disociación cuando no concuerda la posición de los datos que hacen parte de una mancha o de un claro. Para su análisis se transformaron los datos obtenidos para el grosor de la capa de hojarasca a un valor entero, mediante la aproximación de los decimales, debido a que este programa evalúa variables discretas o continuas previamente categorizadas y establece valores de significancia cuando los valores de los datos obtenidos presentan un $P < 0,05$ (Pearce & Zalucki 2006, Perry 1998, Winder *et al.* 2001).

Finalmente se representaron los modelos de distribución espacial en mapas de contorno, obtenidos mediante la técnica de interpolación *kriging*, que permite estimar y predecir los valores de una variable con localizaciones no muestreadas a partir de una muestra con datos previamente observados y localizados, con la utilización del programa de mapeo SURFER versión 8,05 (Golden Software Inc, 1997).

6. RESULTADOS

6.1 Abundancia relativa, riqueza y diversidad de artrópodos

Se capturaron un total de 18.628 artrópodos, identificándose 316 morfotipos distribuidos en 7 subfamilias, 109 familias, 15 subórdenes, 29 órdenes y 6 clases (Anexo 1). Dentro de los diferentes órdenes identificados, el más representativo fue Acari, con el 27,1% (5125 individuos), seguido en orden decreciente por Coleoptera 23,33% (4346 individuos), Collembola 13,70% (2593 individuos), el orden Hymenoptera – Familia Formicidae (2583 individuos – 13,86%), Araneae 3,96% (737 individuos), Isopoda 2,78% (517 individuos), Hemiptera 13,87 (511 individuos), Dermaptera 2,17% (404 individuos), Hymenoptera 2,08% (388 individuos) y Orthoptera 1,60% (298 individuos) (Figura 3).

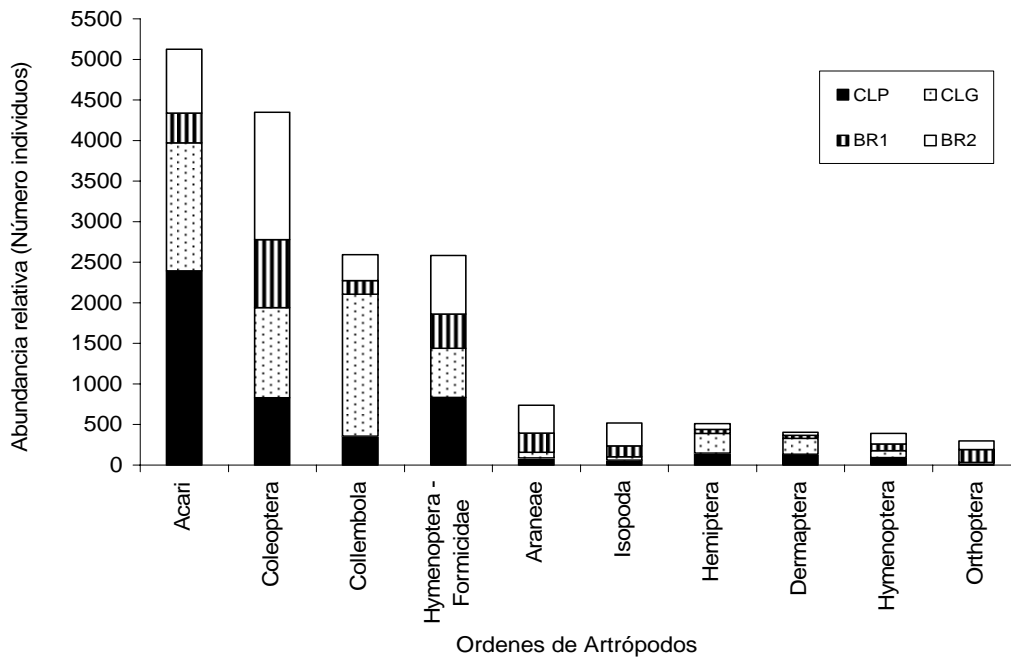


Figura 3. Distribución de la abundancia de los órdenes de artrópodos con mayor número de individuos presentes en las áreas de estudio (CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos, BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2).

Por otro lado los ordenes con las abundancias más bajas pertenecieron a Thysanoptera 1,06% (197 individuos), seguido por Pseudoescorpiones 0,71% (133 individuos), Opiliones 0,64% (120 individuos), Phasmida 0,19% (35 individuos), Diplura 0,07% (13 individuos), Psocoptera 0,05 % (9 individuos) y Microcoryphia 0,02 % (4 individuos) (Figura 4).

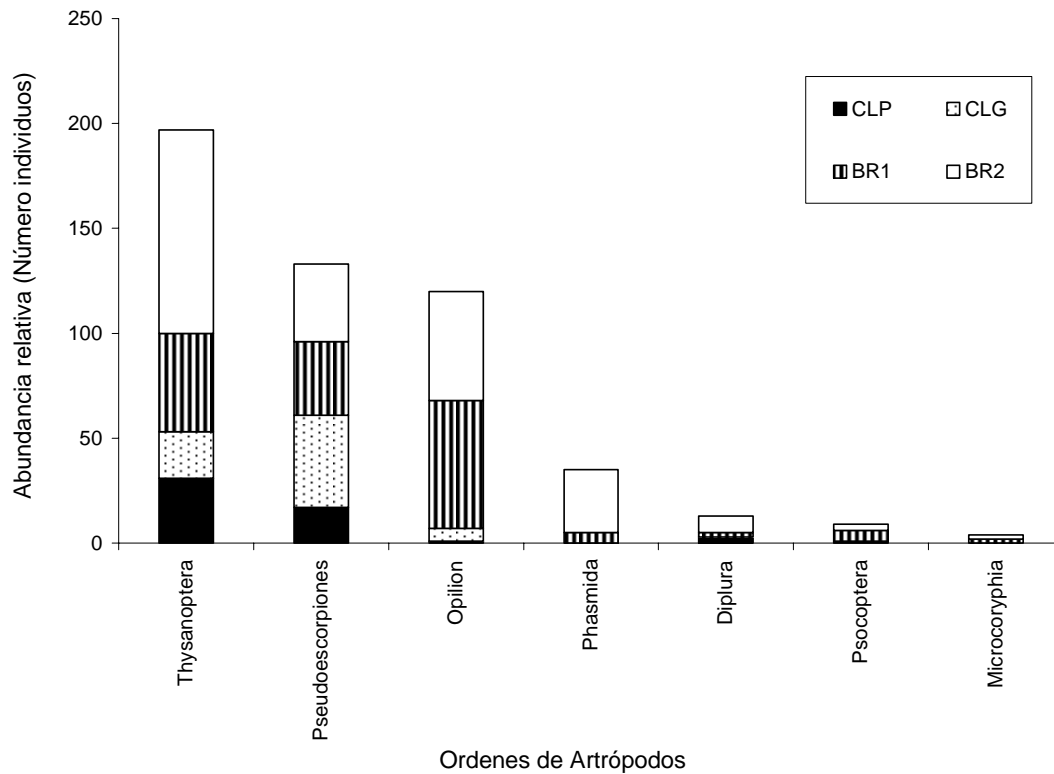


Figura 4. Distribución de la abundancia de los ordenes de artrópodos con menor número de individuos presentes en las áreas de estudio (CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos, BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2).

En las cuatro áreas de estudio la abundancia de los artrópodos colectados se distribuyó de manera distinta, siendo el cafetal Loma de Guamos (CLG) el hábitat con mayor número de individuos equivalentes a 31,28% y el área localizada en el bosque de roble 1 (BR1) con el menor porcentaje 15,32% (Figura 5).

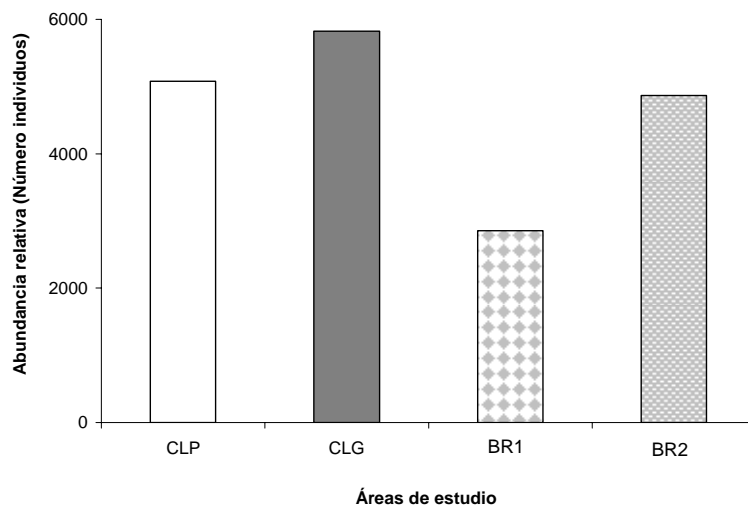


Figura 5. Distribución de la abundancia relativa de artropofauna asociada a hojarasca presente en cada área de estudio (CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos, BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2).

Las familias, subfamilias o morfotipos con mayor número de individuos fueron diferentes entre las áreas de estudio. Para el cafetal La Pradera el morfotipo cuatro del orden Acari presentó el mayor número de individuos (1168) representando el 23% del total de los artrópodos colectados para esta zona. Asimismo la familia más abundante del cafetal Loma de Guamos correspondió a Isotómidae, del orden Collembola con 1404 individuos representando el 20% de la abundancia total para esta área. Por su parte las áreas muestreadas dentro de los robledales se caracterizaron por presentar la mayor abundancia relativa dentro de la Familia Formicidae del orden Hymenoptera. Sin embargo las subfamilias fueron distintas, para el BR1 la subfamilia Ponerinae estuvo representada por 174 individuos, equivalente al 6,12% y en el BR2 correspondió a Myrmicinae conformada por 421 individuos correspondiente al 8,64% de la abundancia total (Figura 6).

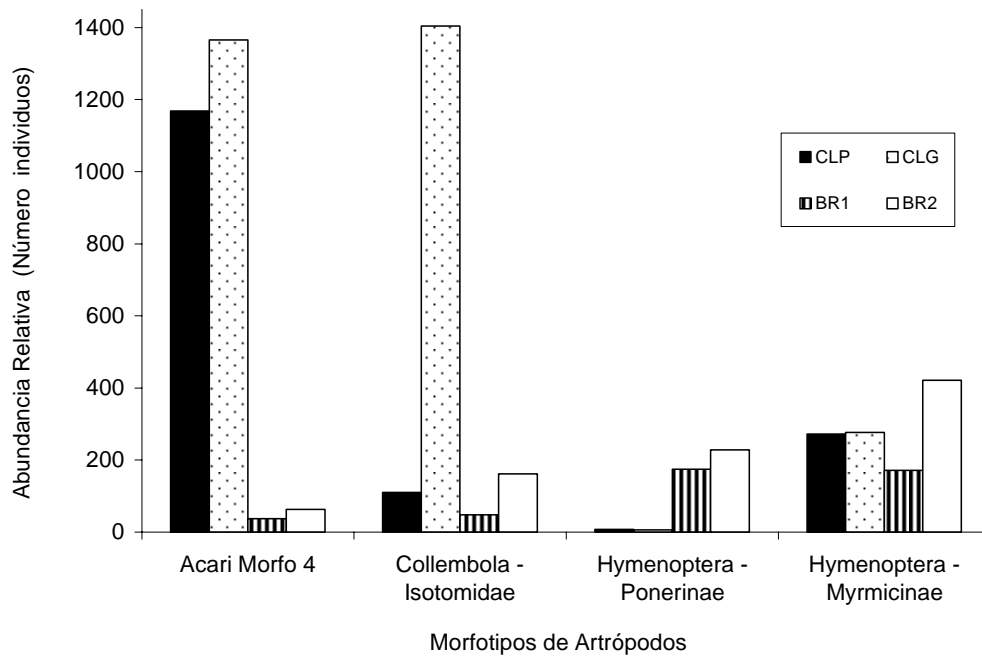


Figura 6. Distribución de la abundancia de los morfotipos de artrópodos con mayor número de individuos presentes en cada área de estudio (CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos, BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2).

Para evaluar la eficiencia del muestreo mediante los análisis obtenidos por las curvas de acumulación de especies, se estableció que en el bosque de roble 1 y zona baja el patrón de acumulación alcanzó la asíntota del número esperado de especies entre la muestra 17 y la 18 según el modelo de dependencia lineal (Figura 7); sin embargo se encontraron diferencias en el número especies esperadas, en el BR1 ($E(s)=195$) y en el BR2 ($E(s)=200$). Con relación al ajuste del modelo de Clench no se alcanzó la asíntota con el número de especies muestreadas para ninguna de las áreas de estudio; pese a esto el esfuerzo de muestreo realizado en el bosque de roble 2 representó el 85% de las especies esperadas y el 82% para el bosque de roble 1.

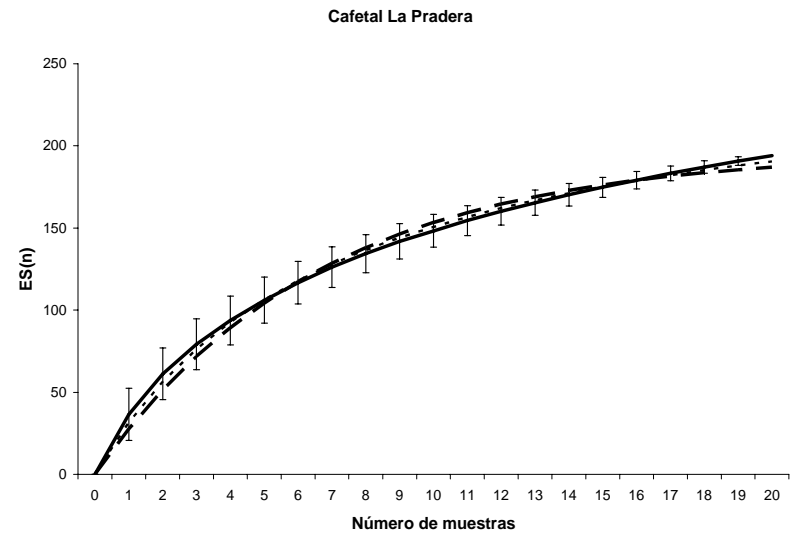
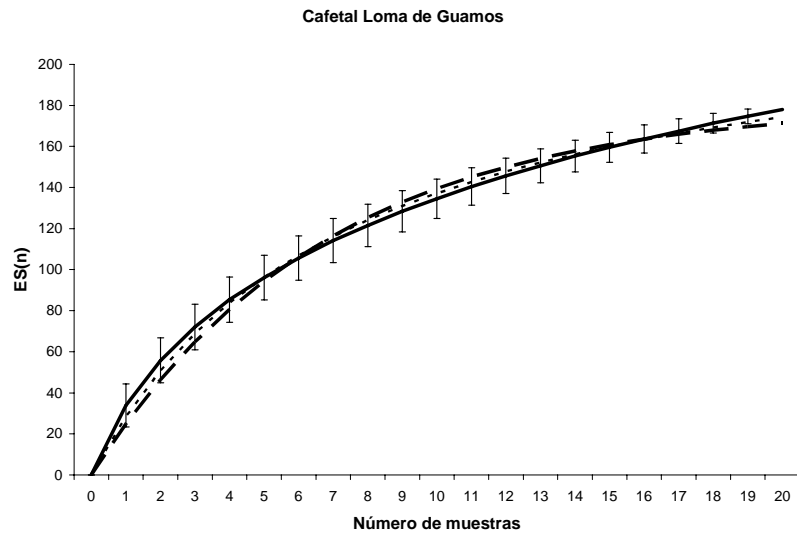
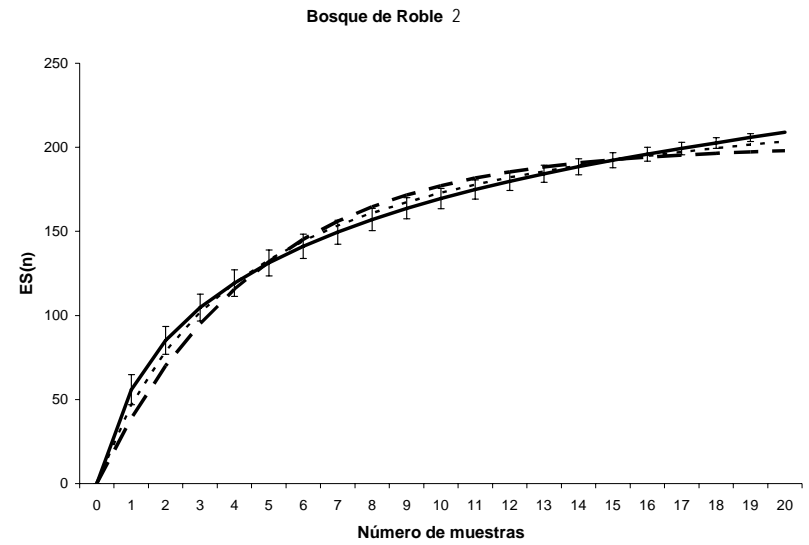
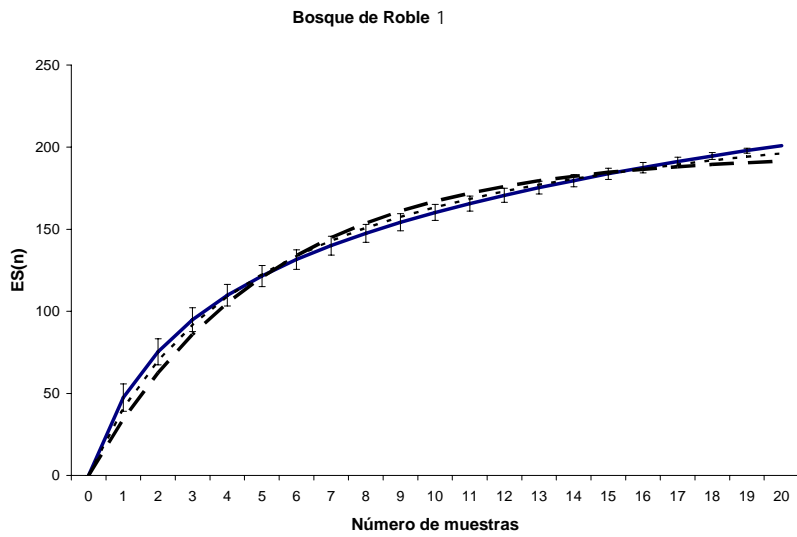


Figura 7. Curvas de acumulación de especies de artrópodos colectados en cada hábitat. — La línea continua gruesa se refiere a los datos observados, - - la línea quebrada al modelo de dependencia lineal y la línea punteada al modelo de Clench.

Con relación a los cafetales las curvas de acumulación de especies no alcanzaron la asíntota del número esperado de especies (Figura 7). Sin embargo el modelo de dependencia lineal y el modelo de Clench para las dos áreas muestreadas en los cafetales mostraron valores iguales para el número de especies esperadas muestreadas, señalando que según el modelo lineal el 99% de las especies esperadas fueron colectadas y según el modelo de Clench el 75% de las especies esperadas.

Por otra parte se encontró que la riqueza de ordenes taxonómicos fue alta en los robledales (BR1 y BR2) con un total de 25 ordenes (86,20%), seguido por el cafetal La Pradera (CLP) con 23 ordenes (79,31%) y finalmente el área con la más baja riqueza de ordenes (18), correspondió al cafetal Loma de Guamos (CLG) equivalente al 62,10% (Figura 8). De igual forma al evaluar la riqueza de morfotipos se encontró que el área con un alto número de morfotipos fue el bosque de roble 2 (BR2) con 209 morfotipos (66,13%), seguido por el bosque de roble 1 (BR1) con 200 morfotipos (63,29%), Cafetal La Pradera (CLP) con 194 morfotipos (61,39%) y finalmente en el cafetal Loma de Guamos (CLG) se presentó el valor más bajo de riqueza con un total de 178 morfotipos (56,32%) (Figura 8) (Anexo 2).

La estructura de la diversidad de artrópodos en los cafetales bajo sombra se caracterizó por presentar a los individuos distribuidos de manera más equitativa en el cafetal La Pradera ($H' = 3,36$) que en el cafetal Loma de Guamos ($H' = 3,13$) (Figura 9). Además se presentó una dominancia de Coleoptera en el cafetal Loma de Guamos ($D = 0,10$) (Figura 10). El análisis de los intervalos de confianza del 95% indicaron la ausencia de diferencias entre cada una de las zonas de estudio (Figura 9 y 10).

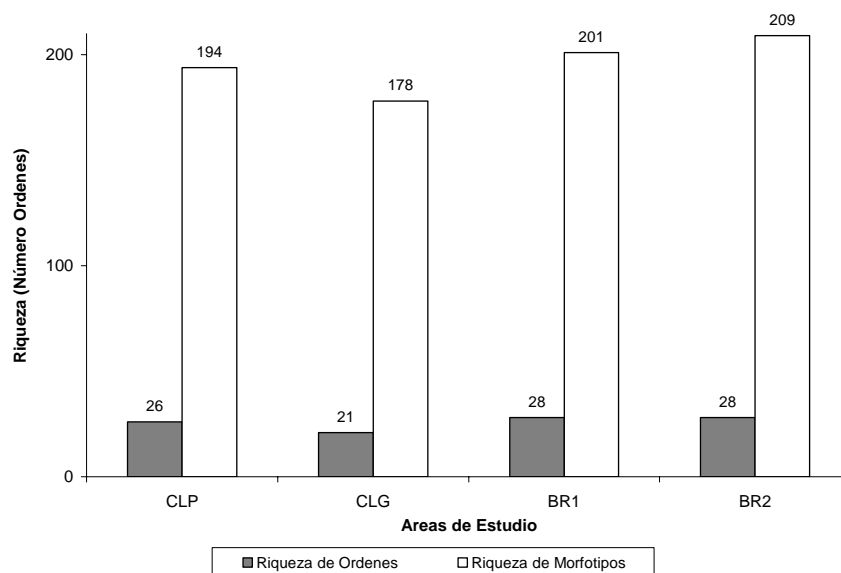


Figura 8. Distribución de la riqueza de ordenes y de morfotipos de artrópodos presentes en los diferentes hábitat (CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos, BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2).

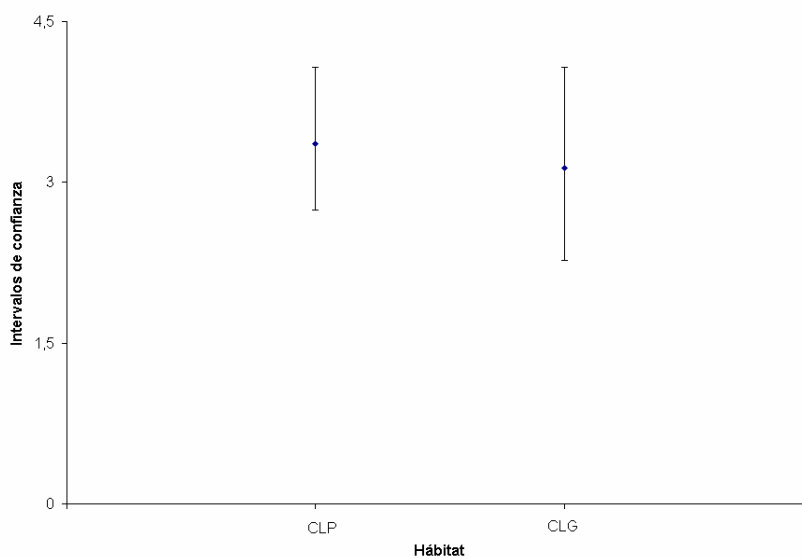


Figura 9. Intervalos de confianza del 95% para el índice de equidad de Shannon de los artrópodos colectados en cada uno de los cafetales bajo sombra (CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos).

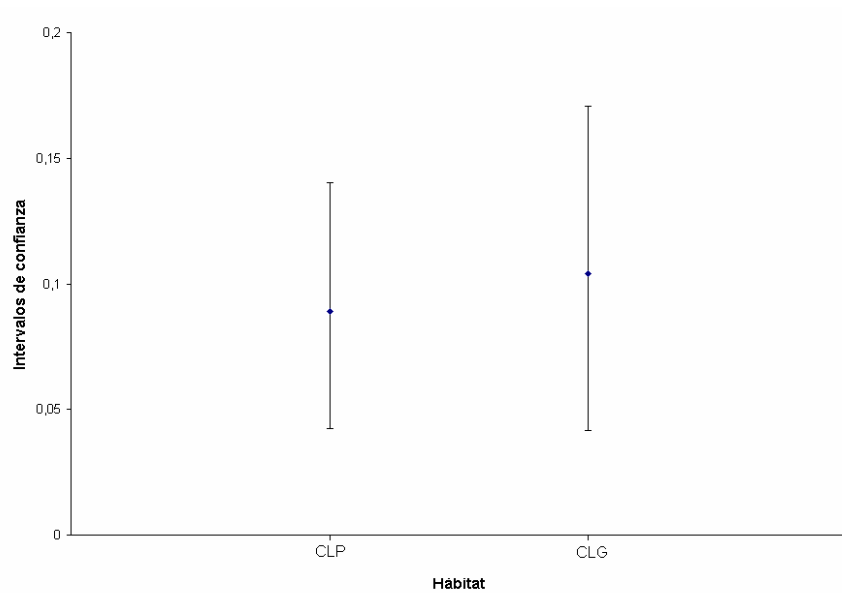


Figura 10. Intervalos de confianza del 95% para el índice de dominancia de Simpson de los artrópodos colectados en cada uno de los cafetales bajo sombra. CLP= Cafetal La Pradera, CLG= Cafetal Loma de Guamos.

Al analizar la diversidad en los robledales se encontró que los individuos se distribuyen de manera más equitativa entre las especies en el bosque de roble 1 ($H' = 4,46$) que en el bosque de roble 2 ($H' = 4,30$) (Figura 11). Asimismo se registró una dominancia del orden Araneae en el bosque de roble 2 ($D = 0,02$) (Figura 12). Mediante los resultados obtenidos de la comparación de los intervalos de confianza del 95% se determinó la ausencia de diferencias entre las dos áreas de bosque (Figura 11 y 12).

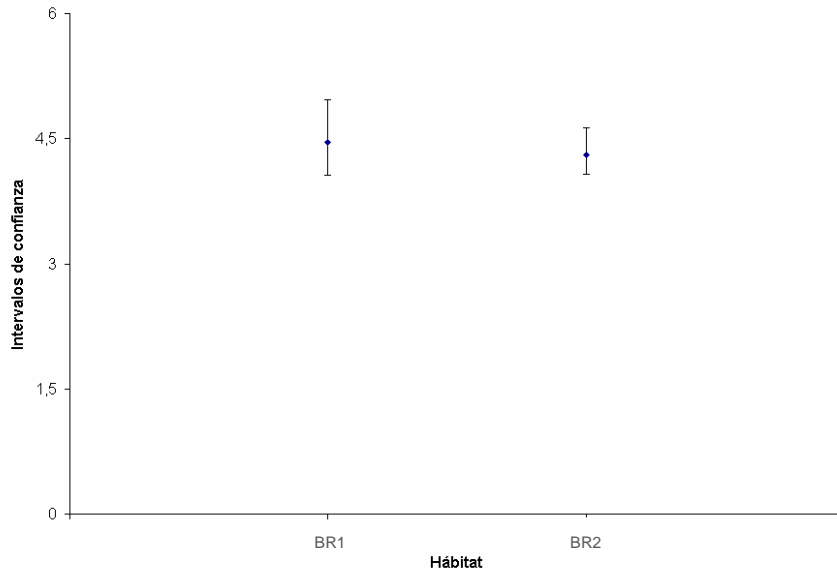


Figura 11. Intervalos de confianza del 95% para el índice de equidad de Shannon de los artrópodos colectados en cada uno de los robledales. BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2.

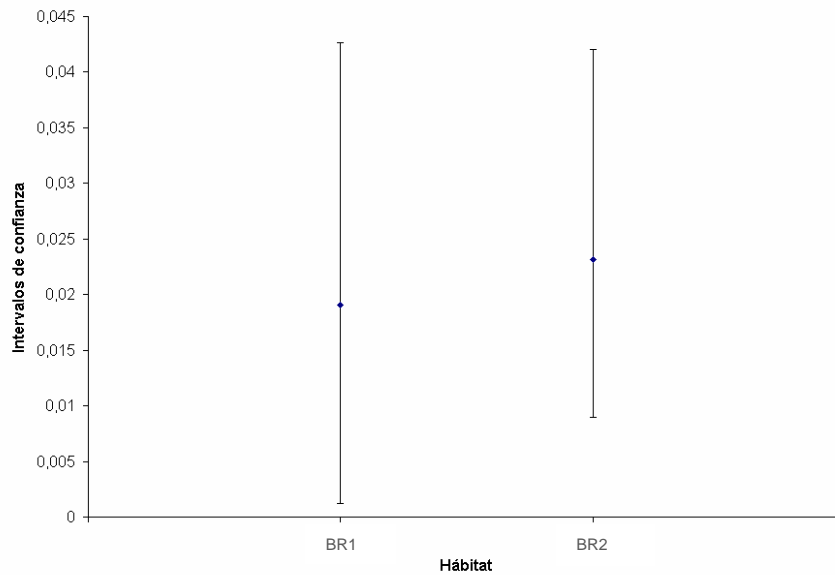


Figura 12. Intervalos de confianza del 95% para el índice de dominancia de Simpson de los artrópodos colectados en cada uno de los robledales. BR1= Bosque de roble 1, BR2= Bosque de roble 2.

Adicionalmente se determinó que el orden con mayor número de morfotipos exclusivos correspondió a Coleoptera en el cafetal La Pradera (CLP), cafetal Loma de Guamos (CLG) y en el bosque de roble 1 (BR1) con 15, 7 y 10 morfotipos únicos, respectivamente. En el bosque zona baja (BR2) se identificó Araneae como el orden con la mayor predominancia (4 morfotipos exclusivos). También se registró la presencia de ordenes exclusivos con un sólo individuo en el cafetal La Pradera (Ephemeroptera y Schizomida) y en el cafetal Loma de Guamos (Mantidae) (Anexo 2).

6.2 Análisis espacial

6.2.1 Índices de agregación (I_a) y de agrupación (v)

Los análisis obtenidos mediante SADIE determinaron que los modelos de distribución espacial de la abundancia relativa de artrópodos no fueron significativamente diferentes de un modelo aleatorio, debido a que los índices de agrupación (v) no revelaron información significativa para detectar la presencia de manchas o claros en los modelos espaciales en las áreas de estudio.

En consecuencia, el bosque de roble 1 (BR1) presentó un modelo espacial agregado aleatorio ($I_a = 1,14$, $P_a = 0,16$), conformado por dos unidades de respuesta que hacen parte de un claro ($V_{j1} = -1,76$, $V_{j2} = -1,67$, $P_j < 0,05$) y tres unidades de respuesta que hacen parte de pequeñas manchas ($V_{i1} = 1,57$, $V_{i2} = 1,51$, $V_{i3} = 1,58$, $P_i < 0,05$) (Figura 13C). En el cafetal Loma de Guamos (CLG) también se encontró un modelo espacial agregado aleatorio ($I_a = 1,13$, $P_a = 0,18$), pero este estuvo representado solamente por una pequeña mancha ($V_i = 1,50$, $P_i < 0,05$) (Figura 13B).

En el caso del área de bosque de roble 2 (BR2) el modelo espacial fue aleatorio ($I_a = 1,03$, $P_a = 0,03$), caracterizado por un claro y una mancha, conformados por tres puntos de muestreo cada uno ($V_{j1} = 1,51$, $V_{j2} = 1,58$, $V_{j3} = 1,60$; $V_{i1} = -1,55$, $V_{i2} = -2,34$, $V_{i3} = -1,79$, $P_a < 0,05$), respectivamente (Figura 13D). En el cafetal La Pradera se detectó un modelo espacial regular aleatorio ($I_a = 0,84$, $P_a = 0,84$), representado por una sola mancha ($V_i = 1,62$, $P_i < 0,05$) (Figura 13A).

Tabla 1. Resumen del análisis de SADIE para la abundancia relativa para los ordenes de artrópodos más representativos colectados en las diferentes áreas de estudio. I_a = Índice de Agregación, V_i = Media del índice de agrupación para las manchas, V_j = Media del índice de agrupación para los claros y X = Asociación local. Los valores significativos se indican en negrilla* ($P<0,05$).

Orden taxonómico	Área de estudio	Modelo espacial	I_a	V_i	V_j	X
Acari	Bosque de roble 1	Agregado	1,20	1,21	-1,16	-0,33
Acari	Bosque de roble 2	Regular	1,00	0,95	-1,07	-0,26
Acari	Cafetal La Pradera	Regular	0,97	1,13	-1,06	0,10
Acari	Cafetal Loma de Guamos	Regular	0,93	0,95	-0,92	-0,12
Coleoptera	Bosque de roble 1	Aleatorio	1,03	1,13	-0,98	-0,49
Coleoptera	Bosque de roble 2	Aleatorio	1,08	1,05	-0,97	0,11
Coleoptera	Cafetal La Pradera	Regular	0,81	0,86	-0,90	0,32
Coleoptera	Cafetal Loma de Guamos	Agregado	1,27	1,28	-1,30	-0,11
Collembola	Bosque de roble 1	Agregado	1,19	1,12	-1,23	-0,49
Collembola	Bosque de roble 2	Regular	0,90	0,87	-0,89	0,31
Collembola	Cafetal La Pradera	Agregado	1,19	1,16	-1,36	0,07
Collembola	Cafetal Loma de Guamos	Agregado	1,321*	1,29	-1,21	0,13
Hymenoptera - Formicidae	Bosque de roble 1	Aleatorio	1,09	1,15	-1,04	-0,47
Hymenoptera - Formicidae	Bosque de roble 2	Regular	0,96	0,89	-0,93	-0,10
Hymenoptera - Formicidae	Cafetal La Pradera	Regular	0,75	0,78	-0,75	0,05
Hymenoptera - Formicidae	Cafetal Loma de Guamos	Agregado	1,409*	1,05	-1,36	0,23

Tabla 2. Resumen del análisis de SADIE para la riqueza de morfotipos de los ordenes de artrópodos con mayor número de individuos colectados en las diferentes áreas de estudio. I_a = Índice de Agregación, V_i = Media del índice de agrupación para las manchas, V_j = Media del índice de agrupación para los claros. Los valores significativos se indican en negrilla* ($P<0,05$).

Orden taxonómico	Area de estudio	Modelo espacial	I_a	V_i	V_j
Acari	Bosque de roble 1	Agregado	1,30*	1,26	-1,21
Acari	Bosque de roble 2	Regular	0,91	0,87	-0,98
Acari	Cafetal La Pradera	Agregado	1,17	1,17	-1,14
Acari	Cafetal Loma de Guamos	Regular	0,84	0,69	-0,81
Coleoptera	Bosque de roble 1	Regular	0,84	0,91	-0,88
Coleoptera	Bosque de roble 2	Regular	0,90	0,90	-0,87
Coleoptera	Cafetal La Pradera	Agregado	1,46*	1,28	-1,31*
Coleoptera	Cafetal Loma de Guamos	Agregado	1,40*	1,36*	-1,53*
Collembola	Bosque de roble 1	Agregado	1,20	1,17	-1,20
Collembola	Bosque de roble 2	Aleatorio	1,09	1,11	-1,00
Collembola	Cafetal La Pradera	Aleatorio	1,03	1,06	-0,98*
Collembola	Cafetal Loma de Guamos	Agregado	1,14	1,11	-1,14
Hymenoptera - Formicidae	Bosque de roble 1	Agregado	1,12	1,14	-1,17
Hymenoptera - Formicidae	Bosque de roble 2	Regular	0,99	0,94	-0,94
Hymenoptera - Formicidae	Cafetal La Pradera	Regular	0,91	0,93	-0,95
Hymenoptera - Formicidae	Cafetal Loma de Guamos	Agregado	1,21	1,20	-1,34*

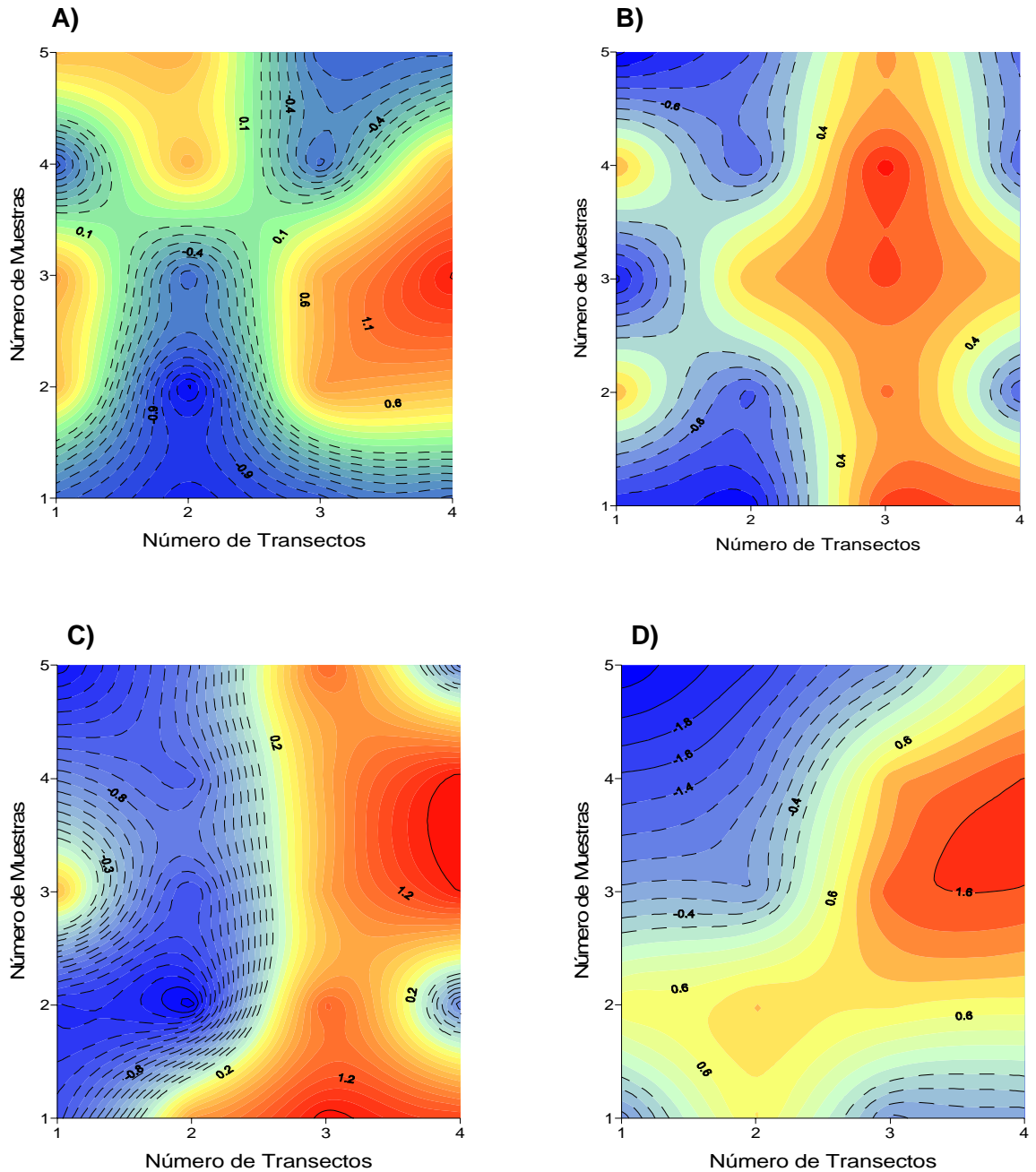


Figura 13. Mapas del índice de agrupación (v) de la abundancia relativa de artrópodos colectados en A) Cafetal la Pradera (CLP), B) Cafetal Loma de Guamos, C) Bosque de roble 1 (BR1), D) Bosque de roble 2 (BR2). Las áreas de azul oscuro, indican valores de $v < -1$ correspondientes a claros de agregación, las áreas de rojo intenso indican valores de $v > 1$, representando manchas de agregación, las áreas de color verde – amarillo representan valores de $v = 0$. Valores significativos delimitados por línea continua ($P < 0.05$).

Como ya se mencionó anteriormente se eligieron los ordenes taxonómicos con mayor número de individuos, correspondientes a Acari, Coleoptera, Collembola y Hymenoptera – Formicidae, para evaluar los patrones de la distribución espacial para la abundancia relativa y la riqueza de morfotipos (Tabla 1 y 2). Para este análisis se encontró una predominancia de modelos de distribución agregados significativos para la abundancia relativa y la riqueza de morfotipos de individuos del orden Collembola y Coleoptera, particularmente en el área correspondiente al bosque de roble 1 y al cafetal Loma de Guamos.

No obstante se hallaron diferentes patrones espaciales entre taxa y también entre las diferentes áreas de estudio. Con relación a la distribución espacial de Acari se observó que a pesar de ser el orden con mayor número de individuos no se halló ningún modelo de distribución espacial significativo para la abundancia relativa en ninguna de las áreas de estudio, tal como lo indican los valores de I_a y P_a (Tabla 1). Sin embargo en el BR1 se encontró un modelo agregado aleatorio ($I_a= 1,19$, $P_a= 0,11$) conformado por unidades que hacen parte de una mancha más que de un claro ($V_{i1}= 1,56$, $V_{i2}= 1,70$, $P_i<0,05$), pese a que en esta área se reportaron los menores valores de abundancia para esta categoría taxonómica (Figura 14A).

Particularmente al analizar la riqueza de morfotipos de Acari sólo se halló un patrón espacial significativo para el área comprendida en el BR1 donde se presentó un modelo espacial agregado ($I_a= 1,30$, $P_a= 0,05$); sin embargo los índices de agrupación no determinaron la presencia de manchas o de claros de manera significativa (Figura 14B). Por otro lado los valores arrojados por el índice de agregación en el BR2 y en el CLG representaron un modelo espacial regular aleatorio ($I_a= 0,90$, $P_a= 0,67$) y ($I_a= 0,84$, $P_a= 0,91$), respectivamente y un patrón espacial agregado sin significancia para el CLP ($I_a= 1,17$, $P_a= 0,14$) (Tabla 2).

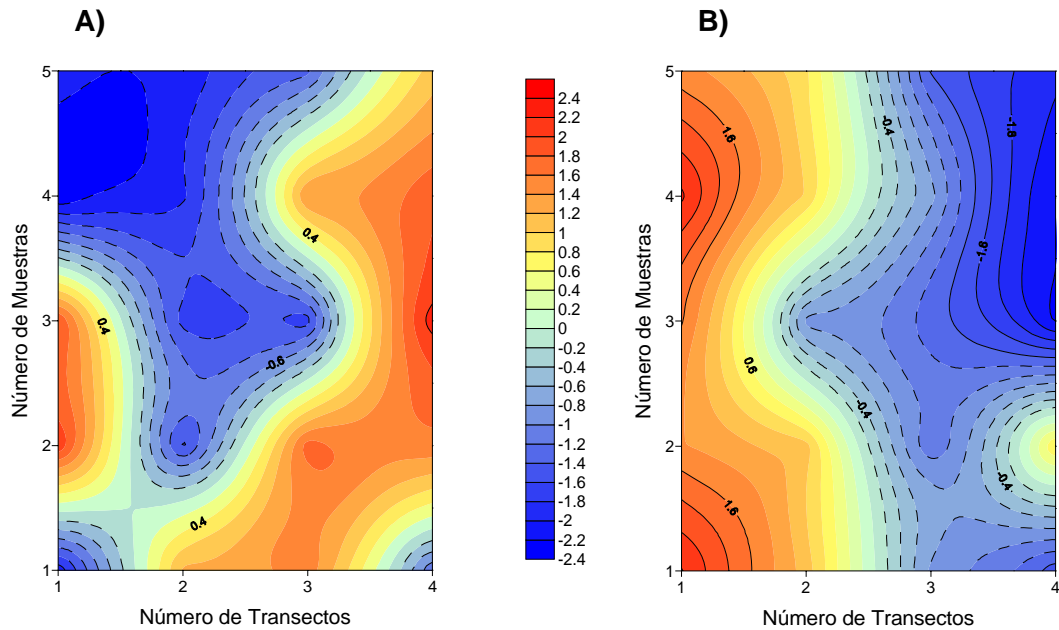


Figura 14. Mapas del índice de agrupación (v) del orden taxonómico Acari en el Bosque de roble 1 (BR1). A) Abundancia relativa de Acari B) Riqueza de morfotipos de Acari. Las áreas de azul oscuro, indican valores de $v < -1$ correspondientes a claros de agregación, las áreas de rojo intenso indican valores de $v > 1$, representando manchas de agregación, las áreas de color verde – amarillo representan valores de $v = 0$. Valores significativos delimitados por línea continua ($P < 0.05$).

Por otra parte la abundancia relativa de Coleoptera no reveló ningún modelo de distribución espacial con valor significativo en las diferentes áreas de estudio (Tabla 1). Pese a esto el modelo de distribución del CLG estuvo fuertemente influenciado por la distribución homogénea de manchas y de claros debido a que los índices de agrupación (v) determinaron su presencia de manera significativa ($P_i = 0,05$ y $P_j = 0,05$). Consecuentemente el CLG presentó una agregación moderada pero no significativa ($I_a = 1,27$, $P_a = 0,07$) (Figura 15A).

En relación con la riqueza de morfotipos sólo se encontró que esta variable exhibía una fuerte agregación en las áreas comprendidas en el CLP y en el CLG ($I_a= 1,45$, $P_a= 0,01$) y ($I_a= 1,39$, $P_a= 0,02$), respectivamente. Sin embargo los modelos están conformados por manchas y claros de manera diferente, para el CLP el patrón espacial estaría influenciado por la presencia de claros ($P_j= 0,04$), a diferencia del CLG donde se encontraron distribuidos de manera similar las manchas y los claros ($P_i=0.03$ y $P_j= 0.00$), como se ve en la figura 15B y C.

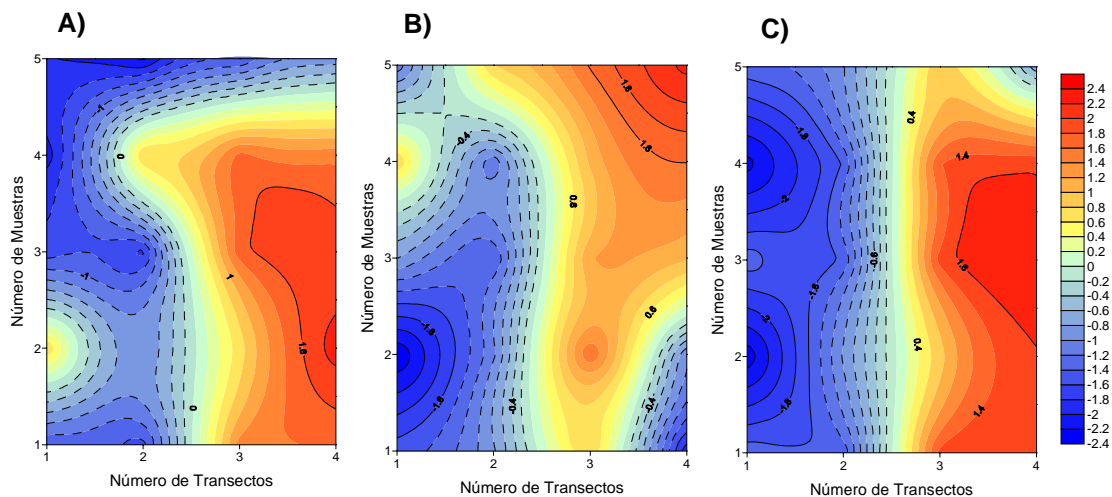


Figura 15. Mapas del índice de agrupación (v) del orden taxonómico Coleoptera en las áreas ubicadas en los cafetales bajo sombra. A) Abundancia relativa de Coleoptera en el cafetal Loma de Guamos (CLG) B) Riqueza de morfotipos de Coleoptera en el cafetal La Pradera (CLP) C) Riqueza de morfotipos de Coleoptera en el cafetal Loma de Guamos (CLG). Las áreas de azul oscuro, indican valores de $v < -1$ correspondientes a claros de agregación, las áreas de rojo intenso indican valores de $v > 1$, representando manchas de agregación, las áreas de color verde – amarillo representan valores de $v = 0$. Valores significativos delimitados por línea continua ($P < 0.05$).

En el caso particular del orden Collembola se detectó un modelo espacial agregado significativamente para el número de individuos en el área del CLG ($I_a= 1,32$, $P_a= 0,04$), determinado por agrupamientos que correspondieron a unidades grandes pertenecientes a una mancha con tamaño significativo ($P_i= 0,05$) (Figura 16B); también se halló un modelo agregado aleatorio no significativo para la distribución de la abundancia relativa de los colémbolos en el CLP. Sin embargo se demostró que este patrón espacial estuvo determinado por la presencia de claros cuya extensión fue predominante y significativa ($P_j= 0,03$) (Figura 16A). Para las otras dos áreas restantes (BR1, BR2) los índices de agregación (I_a) y de agrupamiento (v) no dieron como resultado valores significativos (Tabla 1).

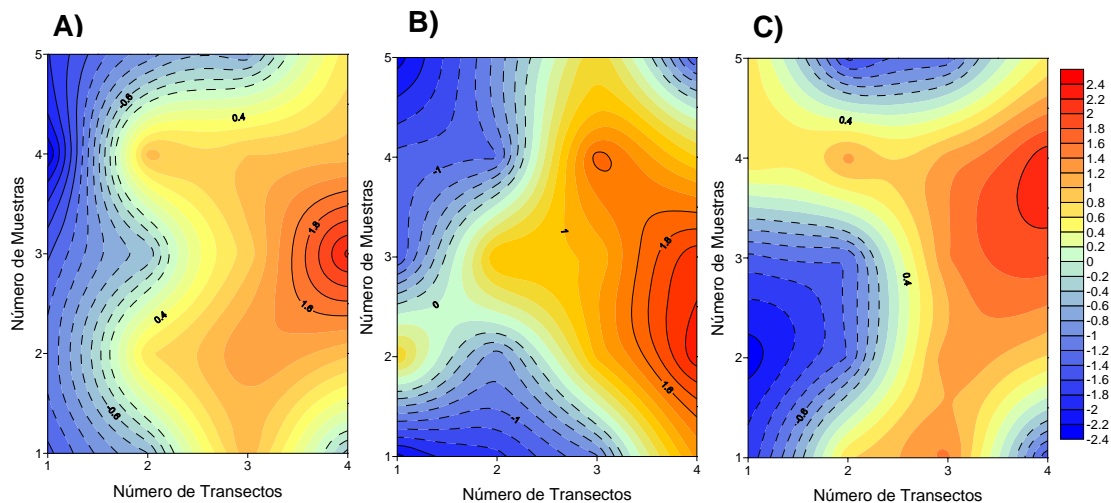


Figura 16. Mapas del índice de agrupación (v) del orden taxonómico Collembola en las áreas ubicadas en los cafetales bajo sombra. A) Abundancia relativa de Collembola en el cafetal La Pradera (CLP) B) Abundancia relativa de Collembola en el cafetal Loma de Guamos (CLG) C) Riqueza de morfotipos de Collembola en el cafetal La Pradera (CLP). Las áreas de azul oscuro, indican valores de $v < -1$ correspondientes a claros de agregación, las áreas de rojo intenso indican valores de $v > 1$, representando manchas de agregación, las áreas de color verde – amarillo representan valores de $v = 0$. Valores significativos delimitados por línea continua ($P < 0.05$)

Los morfotipos identificados para el orden Collembola no presentaron un modelo de distribución determinado en ninguna de las unidades paisajísticas (Tabla 2). Sin embargo los índices de agrupamiento arrojaron un valor significativo para la presencia de unidades de respuesta pertenecientes a un claro en el CLP ($P_j= 0,45$), indicando que el modelo espacial de distribución de la riqueza de morfotipos de esta categoría taxonómica en dicha área presentó un modelo aleatorio no significativo, determinado principalmente por unidades que hacen parte de un claro (figura 16C).

Finalmente el último orden taxonómico evaluado correspondió a Hymenoptera subfamilia Formicidae, donde se estimó un modelo espacial agregado significativamente en el CLG ($I_a= 1,40$, $P_a= 0,02$), conformado por unidades de muestra pertenecientes a manchas y a claros distribuidas de forma semejante ($P_i= 0,05$ y $P_j= 0,03$) (Figura 17A). El CLP, BR1 y BR2 no presentaron un patrón de distribución espacial significativo (Tabla 1).

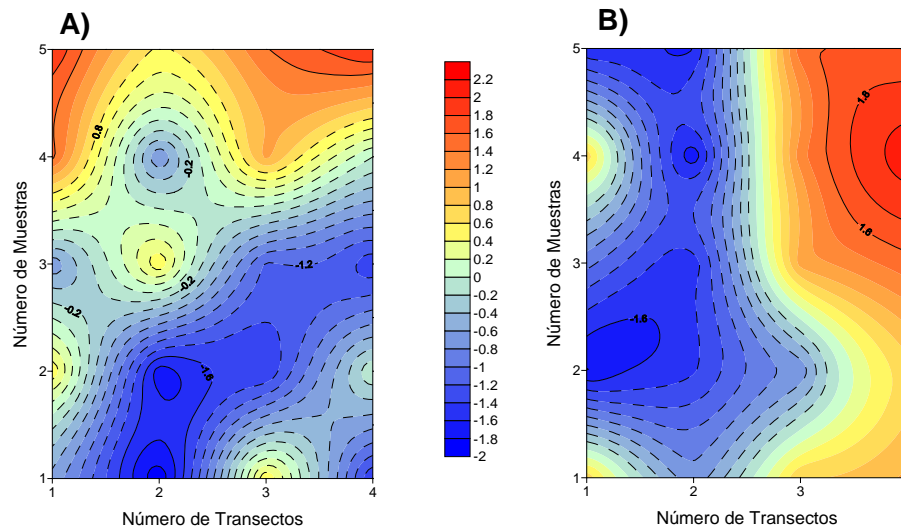


Figura 17. Mapas del índice de agrupación (v) del orden taxonómico Formicidae en el cafetal Loma de Guamos. A) Abundancia relativa de Formicidae B) Riqueza de morfotipos de Formicidae. Las áreas de azul oscuro, indican valores de $v < -1$ correspondientes a claros de agregación, las áreas de rojo intenso indican valores de $v > 1$, representando manchas de agregación, las áreas de color verde – amarillo representan valores de $v = 0$. Valores significativos delimitados por línea continua ($P < 0.05$).

Con relación a la riqueza de morfotipos de la subfamilia Formicidae, el modelo de distribución espacial no resultó significativo en ninguna de las áreas (Tabla 2). Sin embargo los morfotipos colectados dentro del CLG presentaron un modelo agregado aleatorio no significativo ($I_a = 1.21$, $P_a = 0.10$), pero con una predominancia de unidades de muestra pertenecientes a un claro con valores significativos ($P_j = 0.03$) (Figura 17B).

Finalmente la evaluación de la posible asociación entre el grosor de la capa de hojarasca y la abundancia relativa de la artropofauna edáfica determinó que el bosque de roble 1 presentó un valor alto para esta variable abiótica ($8,45 \text{ cm} \pm 1,97$) y, que en el cafetal Loma de Guamos el grosor en la capa de hojarasca fue bajo ($5,25 \text{ cm} \pm 1,97$) (Figura 18). Asimismo se determinó que el coeficiente de asociación entre la abundancia relativa de artrópodos y el grosor de la capa de hojarasca mostró una tendencia a la disociación, es decir no se presentó coincidencia entre parches y claros entre los modelos de las dos variables (Tabla 1).

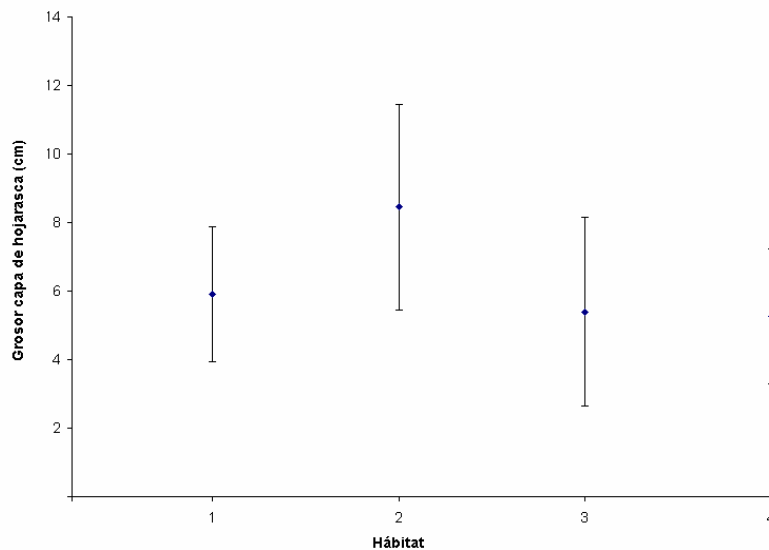


Figura 18. Datos promedio del grosor de la capa de hojarasca en cada área de estudio. Las líneas verticales representan la desviación estándar. 1= Bosque de roble 2, 2= Bosque de roble 1, 3= Cafetal La Pradera, 4= Cafetal Loma de Guamos.

No obstante los análisis de la asociación espacial que revelaron resultados significativos solamente se encontraron para el área muestreada en el bosque de roble 1 (BR1), con evidencia de disociación que se presentó entre la abundancia relativa total colectada en el BR1 y el grosor de la hojarasca ($X = -0,65$, $P_x = 0,01$) (Figura 19A); también se demostró la ausencia de asociación significativa entre el número de individuos muestreados del orden Coleoptera y Collembola y el grosor de la hojarasca en el BR1 ($X = -0,49$, $P_x = 0,03$) y ($X = -0,71$, $P_x = 0,01$) (Figuras 19B y C).

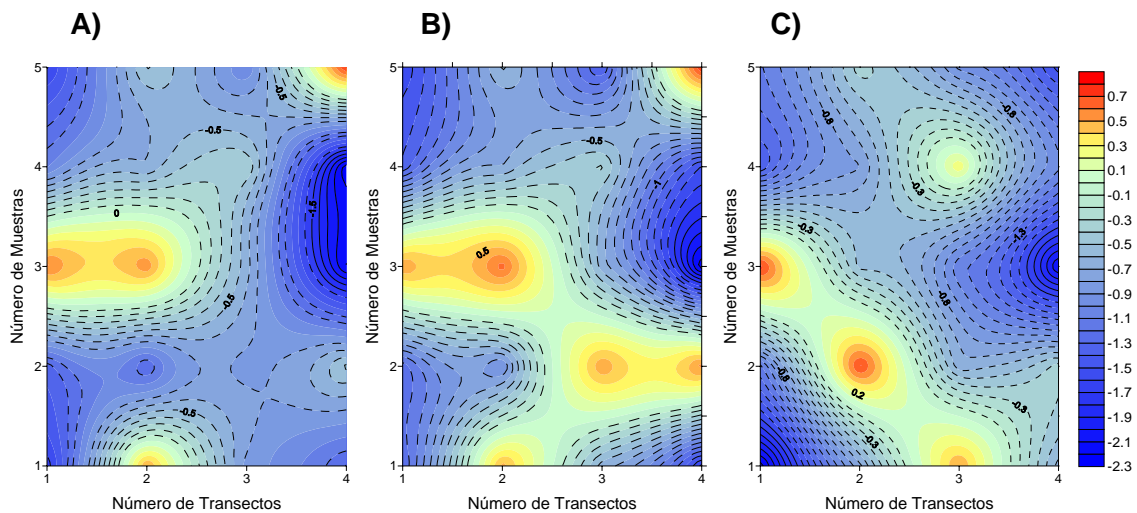


Figura 19. Mapas de asociación local (X) entre la abundancia relativa y el grosor de la hojarasca en el área de muestreo en el bosque de roble 1 (BR1). A) Disociación para la abundancia relativa total de artrópodos colectados en el BR1 B) Disociación para la abundancia relativa de Coleóptera C) Disociación para la abundancia relativa de Collémbola. Las áreas de azul oscuro señalan las zonas de disociación y las áreas de rojo intenso representan las zonas de asociación de los modelos espaciales de las variables. Valores significativos están delimitados por la línea continua ($P < 0,05$).

7. DISCUSIÓN

7.1 Abundancia, riqueza de morfotipos y diversidad de la artropofauna edáfica

Los resultados de este estudio revelan que la abundancia relativa, la riqueza de morfotipos y los modelos de distribución espacial de artrópodos asociados a hojarasca son distintos en cada tipo de hábitat. En general los valores fueron altos para la abundancia relativa en las áreas muestreadas en los cafetales bajo sombra, cafetal Loma de Guamos (31,28 %) y el cafetal La Pradera (27,27 %). Por el contrario la riqueza de ordenes y de morfotipos fue alta en los bosques con predominancia de *Quercus humboldtii*, se registraron 25 ordenes taxonómicos en cada área (86,20%), 209 (66,13%) y 200 (63,30%) morfotipos en el bosque de roble 2 y en el bosque de roble 1, respectivamente. Sin embargo los valores encontrados para la riqueza de órdenes y de morfotipos en los cafetales fueron bajos pero fueron similares a los registrados en los robledales. Por tanto se podría determinar la importancia de estos dos tipos de hábitat y su papel en la conservación de la artropofauna edáfica, debido a que la alta riqueza y diversidad de especies ejerce un impacto en la estabilidad de los procesos del ecosistema al incrementarse la complejidad trófica, ya que hábitat con mayor número de especies interactuando son menos propensos a grandes fluctuaciones con relación a sistemas que presentan pocas especies. Quizás este aspecto sea reflejo de la heterogeneidad del hábitat, donde la composición y estructura de los diferentes elementos del paisaje posiblemente favorecen la diversificación del microhábitat y la variabilidad de recursos, permitiendo la coexistencia entre las especies (Kallimanis *et al.* 2002, Perfecto *et al.* 1996, Rice & Greenberg 2000).

Por su parte la composición de la artropofauna estuvo representada por un total de 18,628 individuos distribuidos en 29 órdenes, 109 familias y 316 morfotipos. Acari (27,51 %), Coleoptera (23,33%), Collembola (13,70%), Hymenoptera - Formicidae (13,86%) y Araneae (3,96%) fueron los órdenes taxonómicos más representativos de este estudio, lo cual coincide con los resultados encontrados por Adis (1988), Pfeiffer (1996) quienes sugieren que estos organismos representan cerca del 70-90% de la diversidad total de artrópodos encontrados en la hojarasca. Sin embargo

en un estudio realizado en cafetales bajo sombra en Soconusco, México se encontró que los órdenes más representativos correspondían a Diptera, seguido por Hymenoptera y finalmente Coleoptera (Ibarra- Nuñez 1990). Posiblemente estas diferencias en la variedad de órdenes taxonómicos corresponden al uso del saco Winkler, que no es la mejor técnica para la captura de estos grupos de organismos especialmente para Diptera, puesto que esta técnica es utilizada particularmente para la colecta de artrópodos que habitan en la superficie del suelo (Villareal *et al.* 2004).

Particularmente el mayor número de individuos del orden Acari (2393 individuos) e Hymenoptera - Formicidae (835 individuos) fueron colectados en el cafetal La Pradera, el orden Collembola (1752 individuos) fue el más abundante en el cafetal Loma de Guamos. Este resultado quizás sea el reflejo de varios aspectos: de la alta diversidad taxonómica de este grupo (Lussenhop 1992) o tal vez de la heterogeneidad de recursos que brinda la variedad de especies vegetales que hacen parte del sombrío. Esto puede explicarse debido a que estos grupos son principalmente fungívoros y detritívoros (Acari y Collembola) y su actividad está relacionada principalmente con la composición química de la hojarasca, lo cual ha sido mencionado por Anderson (1973), Boerner & Katheleen (1990), Sulkava & Huhta (1998), Tian *et al.* (1997), McIntyre *et al.* (2001), quienes reportan una fuerte relación entre la densidad poblacional de grupos detritívoros con el contenido de materia orgánica del suelo.

Por tanto la gran abundancia de Acari y Collembola en este estudio podría estar determinada por la composición florística de los cafetales. Pese a que no se realizó una caracterización de la vegetación del área, se identificó que las especies más predominantes dentro de los cafetales eran árboles de sietecueros (*Tibouchina lepidota*), Acacia (*Acacia* sp.), Naranja (*Citrus* sp.), Guamo (*Inga* sp), Tuno (*Poulsenia armata*), Cucharero (*Vochysia lehmannii*), Yarumo (*Cecropia telealba*), Plátano (*Musa* sp.), entre otros. Diversidad de especies vegetales que posiblemente influyó sobre la variabilidad de los recursos en el suelo. Según Allen & Allen (1981), Pennington (1997) y Romero (2000) los árboles de *Inga* sp. se caracterizan por presentar hojas con alta concentración de nitrógeno, tasa rápida de descomposición

y contribuyen fuertemente con la formación de la cobertura del suelo. Estas características pueden favorecer la actividad descomponedora de grupos detritívoros, quienes participan en la ruptura mecánica de hojas muertas, en la modificación bioquímica de la materia orgánica, en la mezcla de partículas orgánicas y minerales y, además estimulan la actividad microbiana por medio del incremento de la superficie disponible para su crecimiento y para la diseminación de hifas (Hättenschwiler & Bretscher 2001, Irmiler 2000, Striganova 1971, Zimmer *et al.* 2003, Zimmer *et al.* 2005).

Consecuentemente cambios en la tasa de la descomposición de hojarasca podrían determinar la disponibilidad de nutrientes para las plantas (Chapman *et al.* 1988, Finzi & Canham 1998) y, por tanto el crecimiento y la productividad primaria de la vegetación (Nilsson *et al.* 1999). Esto se ha sugerido para pastizales en Darmstadt, Alemania, donde se encontró que la agregación de Collembola incrementaba la biomasa de las raíces y la toma de nitrógeno; en consecuencia afectaba la composición y la competencia entre las especies vegetales (Kreuzer *et al.* 2005).

Asimismo Hansen (2000) y Hooper *et al.* (2000) determinaron que en sistemas agroforestales con predominio de cultivos de frutales, la hojarasca presenta una mayor palatabilidad y fácil digestibilidad, lo que estimula la actividad descomponedora de los microartrópodos detritívoros y la composición de especies en respuesta a la calidad de la hojarasca.

Por otro lado el incremento en la abundancia relativa de los Collembola quizás sea reflejo de su respuesta a su fácil adaptabilidad en áreas disturbadas, donde las actividades agrícolas generan modificaciones sobre la materia orgánica disponible (Pool *et al.* 2007). De acuerdo con lo referenciado por Lindberg & Bengtsson (2005) y Winkler & Kampichler (2000) las especies de la familia Isotómidae (Collembola) eran las más abundantes debido a que los individuos de esta familia responden fácilmente a suelos donde la cobertura del suelo es escasa, similar a lo obtenido en este estudio, particularmente para el Cafetal La Pradera, donde se registraron bajos valores para el grosor de la capa de hojarasca y posiblemente la cantidad de

materia orgánica proporcionada por las especies vegetales influyó sobre el aumento en el número de individuos de esta categoría taxonómica.

En cuanto al incremento en la abundancia de las hormigas se estableció que posiblemente estuvo influenciado por los hábitos alimenticios generalistas de estos insectos (Holec *et al.* 2006) o probablemente por los requerimientos fisiológicos necesarios para la regulación de la temperatura, que pudieron estar determinados por la estructura de la vegetación de los cafetales bajo sombra, distinguida por árboles de baja altura que permitieron una mayor incidencia de la radiación solar, lo que quizás favoreció un mayor número de eventos reproductivos y por tanto el crecimiento de la población (Holec *et al.* 2006, Woodell & King 1991). También se podría relacionar el gran número de individuos de esta familia con el hábito epígeo de estos insectos y su frecuencia sobre la capa de hojarasca durante sus actividades de forrajeo, lo que posiblemente determinó su éxito de captura mediante el método de extracción del saco Winkler (Armbrecht *et al.* 2005, Marasas *et al.* 2001).

De igual forma es preciso mencionar que los valores altos obtenidos en este estudio para la abundancia relativa de Formicidae coincidieron con los resultados del trabajo realizado por Armbrecht *et al.* (2005), quienes encontraron una alta abundancia de hormigas asociadas a hojarasca en cafetales bajo sombra que estaba determinada por la complejidad estructural del cafetal, más que por la presencia del hábitat circundante, como relictos de bosques naturales. Igualmente es importante determinar que los cafetales de este estudio se encontraban rodeados principalmente por pastizales y los fragmentos de bosques más cercanos, eran de bosques secundarios y se hallaban aproximadamente a 1 km de distancia. Lo anterior contrasta con lo sugerido por Ricketts *et al.* (2001) quien establece que el valor para la conservación de un área depende de la proximidad de los fragmentos de bosque y no de las características del hábitat. Sin embargo es necesario tener en cuenta el grupo de estudio, puesto que en el caso de artrópodos edáficos el rango de movilidad es inferior en comparación con organismos con diferentes especializaciones y estrategias de historias de vida. Un ejemplo son las aves, pues posiblemente la presencia de un hábitat más heterogéneo y cercano a los sistemas

de cultivo de café tradicional afectan la composición y estructura de este taxa en particular, tal como lo menciona Martínez & Peters (1996) quienes encontraron 184 especies de aves en un cafetal tradicional cercano a un bosque tropical y 82 especies para un cafetal bajo sombra aislado de un relicto de bosque.

Por otro lado los ordenes de Coleoptera y Araneae presentaron los mayores valores de abundancia en el área correspondiente al bosque de roble 2, con un total de 1566 coleópteros y 344 arañas, organismos que representan a los predadores generalistas más comunes dentro de la comunidad de artrópodos (Polis 1994, Polis & Strong 1996). Estos son grupos con una alta diversidad de especies y con una gran variedad de estrategias de historia de vida y diferentes grados de especialización alimenticia, por lo que son comúnmente usados como indicadores de la calidad del hábitat. Por tanto su predominancia podría atribuirse a la complejidad del ecosistema y a la estructura del mismo (Medina *et al.* 2002, Raizer & Amaral 2001).

Como se mencionó en los resultados, al evaluar el esfuerzo de muestreo para cada área de estudio se encontró que las curvas de acumulación de especies para el bosque de roble 1 y bosque de roble 2 alcanzaron la asíntota, a diferencia de los cafetales bajo sombra donde la disminución en el número de individuos no permitió que las curvas se estabilizaran. Sin embargo el modelo de dependencia lineal y el modelo de Clench para las dos áreas muestreadas en los cafetales mostraron valores iguales para el número de especies esperadas muestreadas, señalando que según el modelo lineal el 99% de las especies esperadas fueron muestreadas y de acuerdo con lo obtenido mediante el modelo de Clench el 75%. Lo anterior puede explicarse en parte por la composición, configuración y estructura de los diferentes elementos del hábitat y con el hecho de que el esfuerzo de muestreo está relacionado con la heterogeneidad espacial (Moreno & Halffter 2000). Posiblemente la baja variabilidad de la distribución de la hojarasca de los cafetales hace que los artrópodos edáficos se presenten de manera agrupada en lugares específicos, lo que impide la obtención del número total de especies, a diferencia de lo que ocurre en los robledales, donde la gran diversidad de microhábitat permite la colecta de un mayor número de especies con un menor esfuerzo de muestreo. En consecuencia

de lo anterior se sugiere un mayor esfuerzo de muestreo para poder alcanzar los comportamientos asintóticos en las curvas de acumulación de especies.

Lo mencionado anteriormente coincide con los valores arrojados por el índice de equidad indicando que a pesar de que en esta área no se registró una abundancia relativa alta, si se encontró un incremento para la riqueza. Esto podría estar estableciendo el número de interacciones entre las especies y el hábitat, debido a que los individuos se encuentran distribuidos de manera más equitativa entre las especies, lo que determinaría la estabilidad del sistema frente a grandes fluctuaciones. Esto es contrario a lo que se presenta en un ambiente con pocas especies y más si estas se encuentran distribuidas de manera más heterogénea, como lo fueron las áreas muestreadas en los cafetales bajo sombra, en donde se hallaron valores bajos para la equidad y altos para la dominancia, indicando un aumento en la probabilidad de extraer dos individuos de una comunidad de forma aleatoria de la misma especie, en función de la baja riqueza de especies (Elton 1958, Mac Arthur 1955).

Sin embargo el registro de ordenes exclusivos con un sólo individuo dentro del cafetal La Pradera (Ephemeroptera y Schizomida) y para el cafetal Loma de Guamos (Mantidae) sugieren la importancia y el valor potencial de estos agroecosistemas para la conservación de especies raras y poco predominantes (Armbrecht *et al.* 2005, Dietsch 2003, Greenberg *et al.* 1997, Llorente *et al.* 1996, Perfecto *et al.* 1996, 2003, Sherry 2000).

7.2 Análisis espacial por áreas

Los resultados obtenidos mediante la utilización del programa de análisis espacial por índices de distancia (SADIE) no reflejaron un modelo de distribución espacial significativo diferente de un modelo aleatorio para la abundancia relativa de todos los artrópodos en ninguna de las áreas de estudio. Posiblemente esto fue debido a la escala espacial analizada en la que el pequeño tamaño de la cuadrícula impidió la detección de un modelo significativo. Por tanto se sugiere evaluar al menos dos

tamaños de cuadrícula diferentes en el área muestreada, que podrían estar determinados quizás por el rango de movilidad del grupo de estudio, con el propósito de modificar la distancia entre las unidades de respuesta y de esta manera poder identificar un mayor número de manchas o de claros, que son el reflejo de una combinación de múltiples factores que influyen la distribución espacial de la artropofauna, como la disponibilidad de recursos, relaciones intraespecíficas, temperatura del suelo, humedad, pH, arquitectura del microhábitat, entre otros (Hansen & Coleman 1998, Sgardelis & Usher 1994).

No obstante mediante la estimación de los índices de agrupación (v) se pudo establecer que para la abundancia relativa las unidades de respuesta representan un modelo conformado principalmente por manchas (v_i) y no por claros (v_j), particularmente en las áreas muestreadas en el bosque de roble 1 ($V_{i1} = 1,57$, $V_{i2} = 1,51$, $V_{i3} = 1,58$) y en el bosque de roble 2 ($V_{i1} = -1,55$, $V_{i2} = -2,34$, $V_{i3} = -1,79$). Esto indica que el patrón espacial de los artrópodos tiende a la agregación revelando que la mayoría de individuos están raramente distribuidos de manera azarosa, quizás en respuesta a diferentes factores limitantes o reguladores (temperatura, humedad, propiedades físicas y químicas del suelo), disturbios (naturales o antropogénicos) o recursos (energía y agua) específicos para cada especie (Guisan & Zimmermann 2000, Huston 2002). Lo anterior en respuesta a la heterogeneidad del hábitat, tal como lo mencionan Duffield & Aebischer (1994), Hengeveld (1979), Holopainen (1995), Thomas *et al.* (1998), quienes sugieren que esta variabilidad es reflejo de la complejidad estructural y funcional del sistema la cual favorece la diversidad de especies, promoviendo la disponibilidad de recursos y microhábitat que influyen en la distribución y en el mantenimiento de las interacciones intraespecíficas e interespecíficas de la comunidad.

Dentro de este contexto es preciso mencionar que en este trabajo se encontraron diferencias en los modelos de distribución espacial para la abundancia relativa y la riqueza de morfotipos de artrópodos de los diferentes órdenes taxonómicos. En cuanto al orden Acari se determinó que a pesar de ser el grupo con mayor número de individuos no se evidenció ningún patrón espacial significativo en las áreas de estudio para la abundancia relativa. Pese a esto se determinó que los individuos

forman agrupamientos en el área muestreada correspondiente al bosque de roble 1 ($V_{i1}= 1,56$, $V_{i2}= 1,70$) que podrían estar determinados principalmente por la respuesta de Acari frente a la variabilidad de recursos, variables abióticas y arquitectura del microhábitat (Hansen & Coleman 1998, Sgardelis & Usher 1994), aspectos que imponen profundos cambios en la distribución de estos organismos quienes forman comunidades con diferentes preferencias ambientales y alimentarias específicas en los robledales (Kallimanis *et al.* 2002).

Los anteriores resultados concuerdan con lo mencionado por Hansen & Coleman (1998) quienes encontraron que la diversidad y distribución de Acari está determinada por la heterogeneidad estructural de los montes Apalaches en Estados Unidos. Donde especies de la familia Phthiracaridae fueron más predominantes en hojarasca de robledales debido principalmente a la composición química de la misma y a la complejidad del hábitat.

Sin embargo es importante destacar la baja abundancia de Acari para esta área puesto que a pesar de la complejidad estructural del bosque, es posible que existan otros factores que podrían estar ocasionando esta reducción en el número de individuos, como las diferentes relaciones tróficas entre los componentes bióticos del sistema (Berg *et al.* 1998), como la gran abundancia de predadores, particularmente del orden Coleoptera, que corresponden a la categoría taxonómica más representativa para esta zona y posiblemente están ejerciendo un impacto sobre la composición de la comunidad.

No obstante se presentó un patrón espacial agregado significativo para la riqueza de morfotipos de Acari ($I_a= 1,30$, $P_a= 0,05$) en el bosque de roble 1, lo que podría estar directamente relacionado con la variedad de microhábitat y con la composición de la cobertura vegetal del suelo (Hansen & Coleman 1998, Hansen 2000). Lo anterior tal vez sea reflejo del grosor de la capa de hojarasca, puesto que en esta área se registraron los mayores valores para esta variable y por tanto se esperaría una gran variabilidad en la composición, calidad y cantidad de materia orgánica disponible, producida principalmente por la diversidad de especies vegetales que caracterizan estas unidades paisajísticas. En consecuencia la disponibilidad de materia orgánica

favorecería el incremento de la actividad microbiana y el crecimiento fúngico, determinando la distribución de la microfauna y por ende la organización agregada de los ácaros de acuerdo con las preferencias alimentarias de las especies, ya sean estas fungívoras o carnívoras (Schowalter & Lowman 1998).

En el caso de Coleoptera el patrón espacial agregado pero no significativo encontrado en el cafetal Loma de Guamos quizás estuvo determinado por la diversidad taxonómica de este grupo y por su hábito generalista que le permitió ocupar un gran número de nichos (Bohan *et al.* 2000). Otro aspecto que podría sugerir el efecto de la agregación pudo haber sido el tamaño de la cuadrícula en particular para este taxón, ya que posiblemente la distancia entre las muestras fue la adecuada según el rango de movilidad de estos insectos, lo que coincidió con lo reportado por Ekschmitt *et al.* (1997) quien recomienda evaluar la distancia entre las unidades de respuesta de acuerdo al rango locomotor de las especies bajo consideración y establece que para el caso de Coleoptera, la mayoría de especies recorren en promedio más de 14 m/día. Por tanto la distancia entre las muestras debería ser mayor al rango de movilidad de los organismos de estudio.

Asimismo la distribución agregada de Coleoptera pudo ser reflejo de interacciones tróficas debido a la semejanza encontrada entre los modelos de distribución espacial de este orden y entre los de Collembola en el cafetal Loma de Guamos, donde se estableció la presencia de un agrupamiento parcheado con unidades de respuesta con altas densidades ($v_i > 1,5$) representadas hacia el lado derecho en el mapa de los patrones de distribución de los dos grupos de artrópodos. Por tanto se estableció una posible asociación espacial debido a la coincidencia de parches, probablemente esto indica el fuerte impacto que tienen los grupos tróficos fungívoros o detritívoros en la dinámica poblacional de grupos tróficos superiores y su importancia en las propiedades del ecosistema, las cuales se relacionan principalmente con procesos como la descomposición de la materia orgánica, la mineralización y la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Cragg & Badeggg 2001, Filser 2002, Kreuser *et al.* 2005). Quizás esta asociación sea indicador de una posible interacción interespecífica entre Collembola, particularmente entre individuos de la familia Isotómidae que son principalmente fungívoros y presentaron una gran

abundancia en la zona donde se presentaron los parches, quienes presentan un fuerte impacto en la actividad y crecimiento fúngico mediante la alteración física del suelo y de la hojarasca a través de la fragmentación de la materia orgánica y la producción de heces (Filser 2002), lo anterior posiblemente determinó la presencia y la distribución agregada en estas muestras de grupos fungívoros de Coleoptera como Ptiliidae y Pselaphidae, quienes abundan en la capa de hojarasca y se alimentan principalmente de hifas y esporas de hongos y ocasionalmente de otros pequeños artrópodos (Park & Auerbach 1954), quizás esta interacción sea respuesta de las preferencias alimentarias de estos insectos, en consecuencia a la alta disponibilidad de recursos otorgada por estos microartrópodos (Klironomos & Kendrick 1996) Por tanto se sugiere evaluar el nivel taxonómico empleado tal como lo sugiere Büchs *et al.* (1997) quien menciona que la categoría taxonómica de familia no permite detectar significativamente la respuesta de los individuos frente a variables específicas. Tal vez un nivel taxonómico inferior permita establecer de manera más precisa la posible relación entre las especies de estos dos grupos de artrópodos, para poder identificar la presencia de grupos funcionales y su influencia en los procesos del ecosistema.

Lo anterior contrasta con lo encontrado para la riqueza de morfotipos de Coleoptera en el cafetal La Pradera los cuales presentaron un modelo espacial agregado significativo representado principalmente por claros (unidades de respuesta con bajo número de individuos), indicando la posible presencia de interacciones negativas o repulsivas entre las especies o entre las especies y algunos factores ambientales (Perry & Dixón 2002, Thomas *et al.* 2001). Es posible entonces que los atributos del hábitat estén inhibiendo u ocasionando un mayor número de interacciones negativas que están determinando la gran abundancia de Coleoptera (827 individuos) y el bajo número de Collembola (355 individuos) en esta área. Tal como se ve en el mapa de distribución espacial para la riqueza de morfotipos de estas dos categorías taxonómicas, en el claro con mayor predominancia no se encontraron individuos de Collembola y se dio una baja abundancia y riqueza de morfotipos de Coleoptera (22 individuos y 10 morfotipos), lo que podría determinar el efecto potencial de los Collembola en los procesos del ecosistema como la mineralización de nutrientes del suelo y alteración de las propiedades físico – químicas del suelo y en la variación de

la composición de especies de diferentes grupos tróficos (Cragg & Badegg 2001). Debido a que posiblemente esta ausencia de Collembola estuvo relacionada con la abundancia de otros grupos tróficos de Coleoptera principalmente predadores como individuos de la familia Staphylinidae.

Adicionalmente la distribución agregada de los Collembola en el cafetal Loma de Guamos podría deberse a que estos organismos presentan agregaciones periódicas durante el ciclo de muda y como consecuencia los individuos permanecen más tiempo inmóviles y conglomerados. De hecho, Ekschmitt *et al.* (1997) determinaron que aproximadamente el 40 % de los individuos de la población en algún momento están en fase de preecdisis o ecdisis y en inactividad locomotora y estos periodos de intermuda son alternativamente usados para alimentarse y aparearse.

Otro aspecto que probablemente influyó en la agregación de Collembola quizás fueron factores abióticos determinísticos como lo son la temperatura y humedad, por su impacto sobre las densidades poblacionales y sobre la distribución de estos microartrópodos, tal vez la estructura de la vegetación de este hábitat derivo cambios en el microclima favoreciendo el número de sitios favorables para puesta de huevos, desarrollo morfológico y disponibilidad de recursos (Filser 2002, Magura *et al.* 2000).

Por otro lado al analizar los modelos de distribución espacial de Formicidae se observó un patrón agregado significativamente, para el cafetal Loma de Guamos. Decaëns *et al.* (2001), Hedde *et al.* (2007) y Mora *et al.* (2005) demostraron que estos insectos coloniales hacen parte de los ingenieros del ecosistema y se presentan particularmente agrupados de acuerdo con las propiedades bioquímicas y físicas de las bioestructuras que ellos producen, por el nitrógeno disponible de los productos excretados y de las mucosas intestinales provenientes de la mineralización de la materia orgánica (Hedde *et al.* 2007). Sin embargo también se debería tener en cuenta su actividad forrajera, puesto que esta depende principalmente de la cobertura del suelo, debido a que su dieta está determinada por otros invertebrados que se encuentran en mayores proporciones protegidos por la hojarasca (Holec *et al.* 2006). Esto podría estar relacionado con la presencia de

parches justo en las muestras donde se registraron los mayores valores para el grosor de la capa de la hojarasca. También quizás este aumento en el grosor de la capa de la hojarasca generó cambios en el microclima como en la temperatura, humedad, pH, factores que determinaron la disponibilidad de sitios de amidación, desarrollo larval, distribución y cantidad de recursos, entre otros. En consecuencia estos atributos del hábitat posiblemente influyeron en la distribución agregada de estos artrópodos (Holec *et al.* 2006).

Cabe señalar que es importante determinar el papel de la cobertura del suelo sobre la composición y estructura de la artropofauna edáfica. Varios estudios reportan la importancia de la presencia de la capa de hojarasca debido a que esta garantiza la actividad, permanencia y abundancia de la artropofauna, al regular el microclima (la humedad y la temperatura) favoreciendo el crecimiento y mantenimiento de la microfauna y mesofauna. Además ofrece varios hábitat capaces de brindar protección y múltiples fuentes de recursos (Hooper *et al.* 2000, Krooss & Schaefer 1998, Marasas *et al.* 2001).

Sin embargo los resultados obtenidos en este estudio para la asociación entre la abundancia relativa de artrópodos y el grosor de la capa de hojarasca señalan una tendencia a la disociación, presentando valores significativos solamente en el área muestreada dentro del bosque de roble 1, tanto para la abundancia relativa total, como para el número de individuos de Coleoptera y Collembola. Esto tal vez está relacionado con los atributos de la diversidad de artrópodos colectados en esta zona, puesto que con relación a la composición de especies se determinó que esta área presentaba valores bajos para la abundancia relativa y altos para la riqueza específica. En cuanto a la estructura de la comunidad de artrópodos esta zona se caracterizó por mostrar el valor más alto para la equidad y consecuentemente el menor para la dominancia. Adicionalmente se obtuvo el mayor promedio para el grosor de la capa de hojarasca en este robledal. Estos resultados posiblemente sean evidencia de la heterogeneidad espacial, tal como lo mencionan Jiménez & Rossi (2006) quienes sugieren que esta disociación significativa probablemente es reflejo de la fuerte variabilidad del hábitat, puesto que la ausencia de asociación entre estas dos variables no significa que realmente no exista una relación, sino que

posiblemente se deba a la escala de observación utilizada (Pearze & Zalucky 2006). Una posible explicación a la carencia de asociación entre la abundancia relativa de la artropofauna y el grosor de la capa de hojarasca, sea la distancia espacial entre las unidades de respuesta, puesto que el rango locomotor es diferente entre los taxa y se podría esperar que el número de puntos muestrales no fueron suficientes para capturar la presencia total de parches o de claros. Como consecuencia, las diferencias registradas en la localización de las unidades de respuesta con altas (parches) o bajas (claros) densidades.

Pese a la disociación encontrada entre la abundancia relativa y grosor de la capa de hojarasca, es importante evaluar si realmente esta variable influencia el número de individuos de la artropofauna edáfica. Es posible que otras características de la hojarasca como por ejemplo la composición química de la misma o la humedad, estén ejerciendo un fuerte impacto en el ciclaje de nutrientes y de carbono y consecuentemente podría estar determinando la actividad microbiana y la diversidad de los artrópodos del suelo (Tilman 1988).

Debido a los resultados encontrados para el análisis de asociación para la abundancia relativa de artrópodos y el grosor de la capa de la hojarasca se recomienda analizar estas variables mediante otro tipo de técnicas de análisis espacial, como por ejemplo utilizando métodos geoestadísticos. El que la posible disociación se presente puede darse porque SADIE esta diseñado principalmente para analizar variables discretas o variables continuas previamente categorizadas (Perry *et al.* 1999). Lo anterior quizás sea consecuencia del uso de variables continuas que requieren de una transformación para su análisis a un valor entero, lo que puede conllevar a la pérdida información, sin embargo autores como Quero (2006) y Maestre & Cortina (2002) han evaluado con SADIE la variabilidad espacial de variables abióticas como humedad, compactación del suelo, disponibilidad de luz, acumulación de raíces, entre otras. Hallando patrones de asociación significativos entre las diferentes variables ambientales sin la aparente pérdida de información.

Adicionalmente los resultados obtenidos en esta investigación respaldan lo encontrado por varios estudios que determinan que la abundancia relativa, la riqueza específica, la diversidad y los modelos de distribución espacial de la artropofauna edáfica están fuertemente influenciados por la heterogeneidad del hábitat (Armbrecht & Chacon 1999, Armbrecht *et al.* 2005, Bohan *et al.* .2000, Holland & Fahrig 2000, Kattan *et al.* 2006, McIntyre *et al.* 2001, Maudsley *et al.* 2002, Pearce y Zalucki 2006), entre otros. Finalmente vale la pena resaltar la importancia de los robledales y los cafetales bajo sombra como áreas significativas para la conservación de la diversidad de artrópodos, de acuerdo con los valores obtenidos para las variables de abundancia relativa, riqueza específica y para los índices de diversidad en cada área de estudio. Es preciso recalcar que este trabajo es el primero para Colombia en determinar los modelos de distribución espacial de todos los artrópodos edáficos y además en identificar la posible asociación de estos con el grosor de la capa de hojarasca, mediante la utilización de herramientas de análisis espacial por índices de distancia (SADIE).

8. CONCLUSIONES

La alta abundancia y riqueza (órdenes y morfotipos) en cafetales determina la importancia de este hábitat para la conservación de especies.

La riqueza de artrópodos de hojarasca estuvo representada en su mayoría por artrópodos detritívoros y predadores como Acari, Coleoptera, Collembola, Hymenoptera - Formicidae y Araneae.

Los resultados de los índices de diversidad determinaron una alta heterogeneidad en los robledales, determinada principalmente por una alta equidad y una baja dominancia.

El patrón de distribución espacial de los artrópodos de hojarasca está fuertemente influenciado por los atributos propios de cada hábitat y por factores bióticos y abióticos específicos para cada taxón.

El patrón espacial agregado fue el único detectado y sólo para ciertos órdenes en determinadas áreas: para la abundancia relativa fue representado solamente para Formicidae y Collembola en el cafetal Loma de Guamos y, para la riqueza de morfotipos se encontraron modelos agregados para Acari en el bosque de roble 1 y para Coleoptera en las dos áreas de cafetales.

Se evidenció una tendencia a la disociación entre la abundancia relativa de artrópodos y el grosor de la capa de hojarasca.

9. RECOMENDACIONES

Realizar un mayor esfuerzo de muestreo tanto para los cafetales como los robledales para poder alcanzar los comportamientos asintóticos en las curvas de acumulación de especies.

Utilizar dos tamaños de cuadrícula (grande – pequeño) para las unidades de respuesta de acuerdo con los taxa evaluados para poder identificar un mayor número de manchas o de claros que contribuyan a reconocer los patrones de distribución espacial de artrópodos.

Emplear un nivel taxonómico inferior para el análisis de los modelos de distribución espacial debido a que la categoría taxonómica de familia en ocasiones no permite detectar significativamente la respuesta de los individuos frente a variables específicas del hábitat.

Analizar los modelos de distribución espacio – temporal de artrópodos para evaluar las respuestas de los organismos en diferentes épocas climáticas, para determinar la estabilidad de la distribución entre generaciones y para evaluar la dinámica predador – presa.

Analizar la posible asociación entre la abundancia relativa de la artropofauna edáfica y el grosor de la capa de hojarasca mediante otro tipo de técnicas de análisis espacial, como por ejemplo mediante la utilización de métodos geoestadísticos, con la finalidad de poder establecer de la manera más certera la posible relación entre estas dos variables.

10. BIBLIOGRAFÍA

Abdul, M.H., Ishii, T. H & Maeto, K. 2006. The use of Arthropods as indicators of ecosystem integrity in forest management. *Journal of Forestry* 104(3): 113-118.

Adams, M.J. 1986. Pronophilinae butterflies (Satyridae) of the three Andean Cordilleras of Colombia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 87: 235–320.

Adis, J. 1988. On the abundance and density of terrestrial arthropods in central Amazonian dryland forests. *Journal of Tropical Ecology* 4 :19-24.

Aguilar-Ortíz, F. 1982. Estudio ecológico de las aves del cafetal. p. 103-128 en: E. Jiménez-Ávila & A. Gómez-Pompa (ed.). *Estudios ecológicos en el sistema cafetalero*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bioticos y Cia. Ed. Continental Ciudad de México. 234 p.

Allen, O.N & Allen, E.K. 1981. *The leguminosae*. The University of Wisconsin, Wisconsin, USA. 49p.

Alston, R. 1994. Statistical analysis of animal populations. Unpublished Ph.D. Thesis. University of Kent. Canterbury, England. 25 p.

Anderson, J.M. 1973. The breakdown and decomposition of sweet chestnut and beech leaf litter in two deciduous woodland soils. *Oecologia* 12:251-258

Andersen, A. N., Hoffmann, B.D., Muller, W.J & Griffiths, A.D. 2002. Using ants as bioindicator in land management: simplifying assessment of ant community responses. *Journal of Applied Ecology* 39: 8–17.

Armbrecht, I & Chacon, U. P.1999. Rareza y Diversidad de Hormigas en Fragmentos de Bosque Seco Colombianos y sus Matrices. *Biotrópica* 31(4): 646-653.

Armbrecht, I., Rivera, L & Perfecto, I. 2005. Reduced diversity and complexity in the leaf litter ant assemblage of Colombian coffee plantations. *Conservation Biology* 19(3): 897-907.

Barberena-Arias, M.F & Aide, T.M. 2003. Species diversity and trophic composition of litter insects during plant secondary succession. *Caribbean Journal of Science* 39:161–169.

Bardgett, R.D. 2005. *The biology of soil: a community and ecosystem approach*. Oxford University Press. 253 p.

Belovsky, G.E & Slade, J.B. 2000. Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* PNAS 97(26): 14412-14417.

Bibby, C.J., Collar, N.J., Crosby, M.J., Heath, M.F., Imboden, C., Johnson, T.H., Long, A.J., Stattersfield, A.J. & Thirgood, S.J. 1992. *Putting biodiversity on the map: priority areas for global conservation*. International Council for Bird Preservation. Cambridge, United Kingdom. 90 p.

Boerner, R.E & Kathleen K. H. 1990. Effects of collembola (arthropoda) and relative germination date on competition between mycorrhizal *Panicum virgatum* (Poaceae) and non-mycorrhizal *Brassica nigra* (Brassicaceae). *Plant and soil* 136(1): 121-129.

Bohan, D. A., Bohan, A.C., Glen, D.M., Symondson, W.O.C., Wiltshire, S.W. & Hughes, L. 2000. Spatial dynamics of predation by carabid beetle on slugs. *Journal of Animal Ecology* 69: 367 – 379.

Borror, D., Moore, D., Triplehorn, C & Johnson, N. 2005. Introduction to the study of insects. 7th ed. Editorial Thomson Brooks/Cole. 864 p.

Brussaard, L. 1997. Biodiversity and Ecosystem Functioning in Soil *Ambio* 25(8): 563-569.

Buchs W., Harenberg A., Zimmermann J. 1997: The invertebrate ecology of farmland as a mirror of the intensity of the impact of man? – An approach to interpreting results of field experiments carried out in different crop management intensities of a sugar beet and an oil seed rape rotation including set-aside. *Biology Agricola* 15: 83–107.

Burghouts, T., Ernsting, G., Korthals, G & De Vries, T. 1992. Litterfall, leaf litter decomposition and litter invertebrates in primary and selectively logged Dipterocarp forest in Sabah, Malaysia. *Philosophical Transactions Royal Society* 335: 407–416.

Burrough, P. A. 1983. Multiscale sources of spatial variation in soil I. The application of fractal concepts to nested levels of soil variation. *Journal Soil Science* 34: 577-597.

Carrejo, N.S & Obando, G.R. 1992. Introducción al conocimiento de los Díptera. Universidad del Valle. Cali, Colombia. 197 p.

Casas, A. A. 2004. Composición y estructura de la vegetación de cinco robledales del área de amortiguación del santuario de fauna y flora de Iguaque. *Ecología*. Pontificia Universidad Javeriana. Ecología. Bogotá. 91p.

Cavelier, J. 1997. Selvas y bosques montanos. Páginas 38-55 en: Chaves, M.E & Arango, N. (ed.). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Tomo I. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Bogotá, Colombia. 85 p.

Cavelier, J & Tobler, A. 1998. The effect of abandoned plantations of *Pinus patula* and *Cupressus lusitanica* on soil and regeneration of a tropical montane rain forest in Colombia. *Biodiversity and Conservation* 7: 335-347.

Cavelier, J., Lizcano, D & Pulido, M. 2001. Colombia en bosques nublados del Geotrópico. First Edition. Instituto Nacional de Biodiversidad. Heredia, Costa Rica. 443 p.

Chapman, S.K., Hart, S.C., Cobb, N.S., Whitham, T.G Koch, G.W. 2003. Insect Herbivory Increases Litter Quality And Decomposition: An Extension Of The Acceleration Hypothesis. *Ecology* 84(11): 2867–2876.

Clark, S.J., Perry, J.N. & Marshall, E.J.P. 1996. Estimating Taylor's power law for weed species and the effect of spatial scale. *Weed Research* 36: 405-417.

Cliff, A. D & Ord, J. K. 1981. Spatial processes. Models and applications. London, England. 56p.

Colwell, R.K. 2000. EstimateS 7.0 Statistical estimation of species richness and shared species for samples. Department of ecology and evolutionary biology. University of Connecticut. USA.

Cragg, R.H & Bardgett, R.D. 2001. How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes. *Soil Biology and Biochemistry*. 33(15): 2073-2081.

Crawley, M.J. 1983. *Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions*. University of California Press. Berkeley, California. USA. 245 p.

Cressie, N. A.C. 1991. *Statistics for spatial data*. Wiley, New York. 137 p.

de Bruyn, L.A. 1999. Ants as bioindicators of soil function in rural environments. *Agriculture Ecosystem Environment* 74: 425-441.

Decaens, T & Rossi, J.P. 2001. Spatio-temporal structure of earthworm community and soil heterogeneity in a tropical pasture. *Ecography* 24(6): 671-683.

Departamento Nacional de Planeación -Dirección de Desarrollo Agrario- Dirección de Desarrollo Social. 2003. UAF Unidad Agrícola Familiar Promedio Municipal. Esquema de Ordenamiento Territorial del Municipio del Encino – Aprobado 2003. Alcaldía Municipal Encino. Santander, Colombia. 72 p.

Dietsch, T. V. 2003. Conservation and ecology of birds in coffee agroecosystems of Chiapas, Mexico. Ph.D. dissertation. School of Natural Resources and Environment, University of Michigan. Ann Arbor, Michigan. USA. 264 p.

Dippenaar-Schoeman, A.S & Jocque, R. 1997. *African spider. An identification manual*. Biosystematics Division. Hericdale, Johannesburg, South Africa. 392 p.

Dogliotti, S., Rossing, W.A.H & Van Ittersum, M.K. 2003. Rotat, a tool for systematically generating crop rotations. *European Journal of Agronomy* 19(2): 239–250.

Donald, P.F. 2004. Biodiversity impacts of some agricultural commodity production systems. *Conservation Biology* 18(1):17-37.

Duelli, P., Obrist, M.K & Schmatz, D.R. 1999. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. *Agriculture Ecosystems and Environment* 74: 33–64.

Dutilleul, P & Legendre, P. 1993. Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos* 66: 152-171.

Duffield, S. J & Aebischer, N. J.. 1994. The effect of spatial scale of treatment with dimethoate on invertebrate population recovery in winter wheat. *Journal of Applied Ecology* 31: 263-281.

Elton, C.S. 1958. *The reasons for conservation. The ecology of invasions by animals and plants*. Chapman and Hall. 143-153p.

Escobar, F., Lobo, M.J & Halffter, G. 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography* 14:327-337.

Eschmitt, K., Bakonyi, G., Bongers, M., Bongers, T., Bostrom, S., Dogan, H., Harrison, A., Kallimanis, A., Nagy, P., O'Donnell, A., Sohlenius, B., Stamou, G., Wolters, V. 1999. Effects of the nematofauna on microbial energy and matter transformation rates in European grassland soils. *Plant Soil*. 212: 45-61.

Ferguson, A.W., Williams, I.H., Klukowski, Z., Walczak, B & Perry, J.N. 1999. Spatial population dynamics of a pest and its parasitoid in an oilseed rape crop. *Aspects of Applied Biology* 53: 1-6.

Fernández, F & Sharkey, M. 2006. Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C. 984p.

Filser, J. 2002. The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. *Pedobiologia* 46: 234-245.

Finzi, A.C & Canham, C.D. 1998. Non-additive effects of litter mixtures on net N mineralization in a northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management* 105:129 – 136.

Fjeldsa, J & Kessler, M. 1996. Conserving the biological diversity of *Polylepis* woodlands of the highland of Peru and Bolivia. A Contribution to Sustainable Natural Resource Management in the Andes. NORDECO Copenhagen, Denmark. USA. 250 p.

Food and Agriculture Organization (FAO). 2002. Agricultural production statistics. FAO. Agriculture data land use. Rome, Italy. 120 p.

Frearson, D.J.T., Ferguson, A.W., Campbell, J.M. & Williams, I.H. 2005. The spatial dynamics of pollen beetles in relation to inflorescence growth stage of oilseed rape: implications for trap crop strategies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 116: 21 – 29.

Frith, D & Frith, C. 1990. Seasonality of litter invertebrate populations in an Australian upland tropical rain forest. *Biotrópica* 22: 181-190.

Fundación Natura, Alcaldía de Encino. 2000. Plan Integral para la conservación y el desarrollo sostenible en el municipio de Encino, Santander. fase I. Fondo Nacional Ambiental. Fundación Natura. Tres tomos. Encino, Santander. Colombia. 56 p.

Gallina, S., Mandujano, S & Gonzalez, R. A. 1996. Conservation of mammalian biodiversity in coffee plantations of Central Veracruz, México. *Agroforestry Systems* 33:13–27.

Gentry, A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557–593.

Gilinsky, E. 1984. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology* 65: 455-468.

Giovannucci, D., Leibovich, J., Pizano, D., Paredes, G., Montenegro, S., Arévalo, H & Varangis, P. 2002. Colombia coffee sector study. Centro de Estudios para el Desarrollo Económico (CEDE) de la Universidad de los Andes. Bogotá, Colombia. 93p.

- Golden Software, INC. 1997. Surfer version 8,5 .Surface mapping systems. Golden, Colorado.
- Greenberg, R., Bichier, P., Cruz, A & Reitsma, R. 1997. Bird populations in shades and sun coffee plantations in central Guatemala. *Conservation Biology* 11:448–459.
- Greig-Smith, P. 1983. Quantitative plant ecology. University of California Press. Berkeley. New York. 62 p.
- Guhl, A. 2004. Café y cambio de paisaje en la zona cafetera colombiana, 1970-1997. *Cenicafé* 55 (1): 34-59.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Models* 135, 147–186.
- Handel, S.N & Beattie, A.J. 1990. Seed dispersal by ants. *Scientific American* 263:76-83.
- Hansen, R.A. 2000. Effects of Habitat Complexity and Composition on a Diverse Litter Microarthropod Assemblage. *Ecology* 81(4): 1120-1132.
- Hansen, R. A. & Coleman, D. C. 1998. Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (Acari: Oribatida) in litterbags. *Applied Soil Ecology* 9, 17–23.
- Hättenschwiler, S & Bretscher, D. 2001. Isopod effects on decomposition of litter produced under elevated CO₂, N deposition and different soil types, *Global Change Biology* 7(5): 565–579.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A, V 6 Scheu, S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic* 36: 191-218.
- Hay, F. S & Pethybridge, S. J. 2005. Nematodes Associated with Carrot Production in Tasmania, Australia and the Effect of *Pratylenchus crenatus* on Yield and Quality of Kuroda-Type Carrot. *Plant Disease* 89 (11): 1175-1180.
- Hedges, S. B. 1999. Distribution patterns of amphibians in the West Indies. p. 211-254 en: Duellman, W. E (ed.). *Regional Patterns of Amphibian Distribution: A Global Perspective*. Johns Hopkins University Press. Baltimore. USA. 254p.
- Hedde, M., Bureau, F., Akpa-Vinceslas, M., Aubert , M & Decaëns' T. 2007. Beech leaf degradation in laboratory experiments: Effects of eight detritivorous invertebrate species. *Applied Soil Ecology* 35(2):291-301.
- Heywood, V.H. 1995. Global biodiversity assessment. Assessment summary for policy markers. *Biodiversity Letters* 3(3):115-117.
- Hoffman, R.L., Golovatch, S.I., Adis, J & Morais, J.W. 1996. Practical keys to the orders and families of millipedes of the Neotropical region (Myriapoda: Diplopoda). *Amazoniana* 14(2):1-35.
- Holec, M., Frouz, J & Pokorný, R. 2006. The influence of different vegetation patches on the spatial distribution of nests and the epigeic activity of ants (*Lasius niger*) on a spoil

dump after brown coal mining (Czech Republic). *European Journal of Soil Biology* 42(3): 158-165.

Holland, J. & Fahrig, L. 2000. Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agriculture Ecosystems and Environment* 78: 115-122.

Holland, J.M., Perry, J.N. & Winder, L. 1999. The within- field spatial and temporal distribution of arthropods in winter wheat. *Bulletin of Entomological Research* 89: 499– 513.

Holland, J.M., Begbie, M., Birkett, T., Reynolds, C.J.M & Thomas, C.F.G. 2001. The influence of hedgerows on coleopteran distributions: results from a multi-field sampling study. *Hedgerows of the World* 3:177-186.

Holland, J.M., Thomas, C.F.G., Birkett, T., Southway, S & Oaten, H. 2005. Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. *Journal of Applied Ecology* 42:132-145.

Holopainen, J. K. 1995. Spatial distribution of polyphagous predators in nursery fields. *Acta Jutlandica* 70: 213-220.

Hooper, D.U., Bignell, D.E., Brown, V.K., Brussaard, L., Dangerfield, J.M., Wall, D.H., Wardle, D.A., Coleman, D.C., Giller, K.E., Lavelle, P., van der Putten, W. H., de Ruiter, P.C., Rusek, J., Silver, W., Tiedje, J. M. & Wolters, V. 2000. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms and feedbacks. *BioScience* 50: 1049-1061.

Huston, M.A.. 2002. Introductory essay: critical issues for improving predictions. In: *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale* (eds Scott, J.M., Heglund, P.J., Morrison, M.L., Haufler, J.B., Raphael, M.G., Wall, W.A. & Samson, F.B.). Island Press, Covelo, CA. 225 p.

Ibarra-Nuñez, G. 1990. Los artrópodos asociados a cafetos en un cafetal mixto del Soconusco, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 79: 207-231.

Internacional Coffee Council (ICC). 2001. Examen de la situación del mercado cafetero. 84 periodos de sesiones. London, United Kingdom. 120 p.

Irmiler, U. 2000. Changes in the fauna and its contribution to mass loss and N release during leaf litter decomposition in two deciduous forests. *Pedobiologia* 44 (2): 105–118.

Janzen, D.H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: Effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day and insularity. *Ecology* 5:687-708.

Jiménez, J.J & Rossi, J. P. 2006. Spatial dissociation between two endogeic earthworms in the Colombian Llanos. *European Journal of Soil Biology* 42: 5218–5224.

Jiménez, J.J., Rossi, J.P., Lavelle, P. 2001. Spatial distribution of earthworms in acid-soil savannas of the eastern plains of Colombia. *Applied Soil Ecology* 17: 261-278.

Johnson, M.D. 2000. Effects of shade tree species and crop structure on the winter arthropod and bird communities in a Jamaican shade coffee plantations. *Biotrópica* 32:133-145.

- Johnson, M.D & Sherry, T.W. 2001. Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology* 70: 546-560.
- Jones, A. G. 2005. GERUD 2.0: a computer program for the reconstruction of parental genotypes from half-sib progeny arrays with known or unknown parents. *Molecular Ecology Notes* 5: 708-711.
- Kallimanis, A.S., Argyropoulou, M.D & Sgardelis, S.P. 2002. Two scale patterns of spatial distribution of oribatid mites (Acari, Cryptostigmata) in a Greek mountain. *Pedobiologia* 46(13): 513-525.
- Kattan, H.G & Alvarez-Lopez, H. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes. Páginas 3-18 en: Schelhas, J & Greenberg, R. (ed.). *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press. Washington, USA. 426 p.
- Kattan, H.G, Correa, D., Escobar, F & Medina, C. 2006. Leaf-Litter Arthropods in Restored Forests in the Colombian Andes: A Comparison between Secondary Forest and Tree Plantations. *Restoration Ecology* 14 (1): 95–102.
- Klironomos, J. N, Kendrick, W, B. 1996. Palatability of microfungi to soil arthropods in relation to the functioning of arbuscular mycorrhizae. *Biology and Fertility of Soils* 21: 43–52.
- Kolasa, J & Pickett, S.T. 1991. *Ecological heterogeneity*. Springer, New York. 95 pp
- Komonen, A & Kouki, J. 2005. Occurrence and abundance of fungus-dwelling beetles (Ciidae) in boreal forests and clearcuts: habitat associations at two spatial scales. *Animal Biodiversity and Conservation* 28(2): 137-147.
- Korie, S., Perry, J.N., Muggleston, M.A., Clark, S.J., Thomas, C.F.G. & Mohamad, R.M.N. 2000. Spatio - temporal Associations in Beetle and Virus Count Data. *Journal of Agricultural, Biological & Environmental Statistics* 5: 214-239.
- Kreuzer, K., Bonkowski, M., Langel, R & Scheu, S. 2005. Decomposer animals (Lumbricidae, Collembola) and organic matter distribution affect the performance of *Lolium perenne* (Poaceae) and *Trifolium repens* (Fabaceae). *Soil Biology and Biochemistry* 36(12): 2005-2011.
- Krooss, S & Schaefer, M. 1998. The effect of different farming systems on epigeic arthropods: a 5-year study on the rove beetle fauna (Coleoptera:Staphylinidae) of winter wheat. *Agricola Ecosystem Enviromental* 69: 121–133.
- Lambin, E. F & Geist, H. J. 2001. Global land-use and land-cover change: what have we learned so far? *Global Change Newsletter* 46:27-30.
- LaSalle, J & Gauld, I.D. 1993. *Hymenoptera: their diversity, and their impact on the diversity* CAB International. Wallingford, United Kingdom. 348 p.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S & Spain, A. 1993. A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotrópica* 25(2):130-150.
- Lawrence, J.F & Britton, E.B. 1994. *Australian beetles*. Primera edición. Melbourne University Press. Australia. 192 p.

- Lawton, J.H., Bignell, D.E., Bloemer, G.F., Eggleton, P & Hodda, M.E. 1996. Carbon flux and diversity of nematodes and termites in Cameroon forest soils. *Biodiversity Conservation* 5: 261-273.
- Lechowicz, M. J & Bell, G. 1991. The ecology and genetics of fitness. Microspatial heterogeneity of the edaphic environment. *Journal Ecology* 79: 687-696.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107–138.
- Li, H, Reynolds, J.F. 1995. On Definition and Quantification of Heterogeneity. *Oikos* 73 (2): 280-284.
- Lindberg, N & Bengtsson, J. 2005. Population responses of oribatid mites and collembolans after drought. *Applied Soil Ecology* 28: 163-174.
- Llorente, B. J., Luis, A., Vargas F.I & Soberón, M.J. 1996. Papilionoidea (Lepidoptera). Páginas 531-348 en: Llorente, J., García, A & González, E (ed.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. Instituto de Biología. UNAM. Ciudad de México, México. 790 p.
- Lloyd, M.1967. Mean crowding. *Journal Animal Ecology* 36: 1-30.
- Longcore, T. 2003. Terrestrial arthropods as indicators of ecological restoration success in coastal sage scrub. *Restoration Ecology* 11: 397- 409.
- Lozano, G & Torres, J.H. 1974. Aspectos generales sobre la distribución, sistemática fitosociológica y clasificación ecológica de los bosques de robles (*Quercus*) en Colombia. *Ecología Tropical* 2: 45-79.
- Lussenhop, J. 1992. Mechanisms of microarthropod-microbial interactions in soil. *Advances in Ecological Research* 23: 1-33.
- Lynch, J.D., Ruyz, P.M & Ardila, M.C. 1997. Biogeographic patterns of Colombian frogs and toads. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 21: 237–248.
- Mac Arthur, R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533-536.
- Maestre, F.T. 2003. La restauración de la cubierta vegetal en zonas semiáridas en función del patrón espacial de factores bióticos y abióticos. Tesis doctoral, Universidad de Alicante. Alicante. 36 p.
- Maestre F. T & Cortina J. 2002. Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi – arid steppe. *Plant Soil* 241: 279 – 91.
- Maestre, F.T, Cortina, J., Bautista, S., Bellot, J & Vallejo, R. 2003. Small – scale environmental heterogeneity and spatiotemporal Dynamics of seedling establishmentt in a semiarid degraded ecosystem. *Ecosystems* 6: 630-643.
- Magura, T, Tothmeresz, B, Molnar, T. 2000. Spatial distribution of carabids along grass-forest transects. *Acta Zoologica Academic Science* 46: 1–17.

- Marasas, M.E., Sarandón, S.J & Cicchino, A.C. 2001. Changes in soil arthropod functional group in a wheat crop under conventional and no tillage systems in Argentina. *Applied Soil Ecology* 18: 61–68.
- Martinez, E & Peters, W. 1996. La cafecultura biológica: La finca irlandia como estudio de caso de un diseño agroecológico. Páginas 159-183 en: Trujillo, J., F., Calderón, R & Torres, P (ed.). *Ecología Aplicada a la Agricultura. Temas Selectos de México*. Universidad Autónoma Metropolitana. Xochimilco, México. 183 p.
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G. & Swift, M.J. 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277: 504–509.
- Moreno, C. 2001. Manual de métodos par medir la diversidad. Primera edición textos universitarios .Universidad Veracruzana .Xalapa , México 49p.
- Maudsley, M., Seeley, B & Lewis, O. 2002. Spatial distribution patterns of predatory arthropods within an English hedgerow in early winter in relation to habitat variables. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 89: 77–89.
- McIntyre, N.E., Rango, J., Fagan, F.G & Faeth, S.H. 2001. Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment. *Landscape and Urban Planning* 52: 257-74.
- Medail, F & Quezel, P. 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean basin: Setting global conservation priorities. *Conservation Biology* 13(6): 1510-1513.
- Medina, C. A., Escobar, F & Kattan, G.H. 2002. Diversity and habitat use of dung beetles in a restored Andean landscape. *Biotrópica* 34:181–187.
- Mikola, J., Bardgett, R. D., Hedlund, K. 2002. Biodiversity, ecosystems functioning and soil decomposer food webs. Oxford University Press. 245p.
- Moguel, P & Toledo, V.M. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13:11–21.
- Mora, P., Miambi, E., Jiménez, J.J., Decaëns, T & Rouland , C. 2005. Functional complement of biogenic structures produced by earthworms, termites and ants in the neotropical savannas. *Soil biology and biochemistry* 37(6): 1043-1048.
- Moreno, C. E. & Halffter, G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37: 149 – 158.
- Muschler, R.G. 2001. Shade improves coffee quality in a sub optimal coffee zone of Costa Rica. *Agroforestry Systems* 85: 131-139.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Nachman, G. 1981. A simulation model of spatial heterogeneity and non – random search in an insect host- parasitoid system. *Journal of Animal Ecology* 50:27-47.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H & Wood, R.M. 1995. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions Royal Society* 347: 249 -262.

Nansen, C., Subramanyam, B & Roesli, R. 2004. Characterizing spatial distribution of trap captures of beetles in retail pet stores using SADIE software. *Journal of Stored Products Research* 40:471–483.

Nestel, D. 1995. Coffee in Mexico: International market, agricultural landscape and ecology. *Ecological Economics* 15:165-179.

Nestel, D & Dickschen, F. 1990. The foraging kinetics of ground ant communities in different mexican coffee agroecosystems. *Oecologia* 84: 58-63.

Nestel, D & Altieri, M.A. 1992. The weed community of Mexican coffee agroecosystems: effect of management upon plant biomass and species composition. *Acta Ecologica* 13: 715–726.

Nestel, D., Dickschen, F & Altieri, M. 1993. Diversity patterns of soil Macro – Coleoptera in Mexican Shaded and unshaded coffee agroecosystems: and indication of habitat perturbation. *Biodiversity and Conservation* 2:70-78.

Nilsson, M.C., Wardle, D.A.& Dahlberg, A. 1999. Effects of plant litter species composition and diversity on the Boreal forest plant-soil system. *Oikos* 86: 16-26.

Numa, C., Verdu, J.R & Sanchez-Palomino, P. 2005. Phyllostomidae bat diversity in a variegated coffee landscape. *Biological Conservation* 122: 151–158.

O'Brien, T.G & Kinnaird. 2003. Caffeine and conservation. *Science* 300: 587-610.

Oliveira, P.S., Galetti, M., Pedroni, F & Morellato, L.P.C. 1995. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldii* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea coubaril* (Caesalpinaceae). *Biotrópica* 27:518-522.

Ortegón, D. M. 2005 Diversidad de aves y murciélagos en cafetales con sombrío en la Hacienda El Roble (Mesa de Los Santos, Santander). Pontificia Universidad Javeriana. *Biología*. 98 p.

Ouborg, N.J., Piquot, Y & Van Groenendael, J.M. 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants, *Journal of Ecology* 87: 551–568.

Pacala, S.W. & Hassell, M.P. 1991. The persistence of host-parasitoid associations in patchy environments II. Evaluation of field data. *American Nature* 138: 584-605.

Park, O & Auerbach, S. 1954. Further study of the tree- hole complex with emphasis on quantitative aspects of the fauna. *Ecology* 35(2): 208-222.

Pearce, J & Zalucki, M.P. 2006. Do predators aggregate in response to pest density in agroecosystems? Assessing with-field spatial patterns. *Journal of Applied Ecology* 43:128-140.

Peck, S. L. 1998. Using ant species (Hymenoptera: Formicidae) as a biological indicator of agroecosystem condition. *Environmental Entomology* 27:1102–1110.

Pennington, T.D. 1997. The genus *Inga*, Botany. Royal Botanical Garden, Kew, United Kingdom. 21 p.

- Perfecto, I & Armbrecht, I. 2003. Technological change and biodiversity in the coffee agroecosystem of northern Latin America. Páginas 159–194 en: Vandermeer, J (ed.). *Tropical Agroecosystems*. CRC Press. Boca Raton, USA. 304 p.
- Perfecto, I., Rice, A., Greenberg, R & VanderVoort, M. 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *Bioscience* 46: 598-608.
- Perfecto, I., Mas, A., Dietsch, T & Vandermeer, J. 2003. Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri-taxa comparison in southern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 12:1239–1252.
- Perry, J.N. 1994. Spatial aspects of animal and plant distribution in patchy farmland habitats. Páginas 221-242 en: *Ecology and Integrated Farming Systems*. Glen, D.M., Greaves, P.M & Anderson H.M. (ed.). Wiley & Sons. Bristol, United Kingdom. 329 p.
- Perry, J.N. 1995. Spatial analysis by distance indices. *Journal Animal Ecology* 64: 303-314.
- Perry J. & Hewitt, M. 1991. A new index of aggregation for animal count. *Biometrics* 47: 1505 – 1518.
- Perry, J.N., Bell, E.D., Smith, R.H & Woiwod, I.P. 1996. SADIE: software to measure and model spatial pattern. *Modelling in applied biology: Spatial aspects*. *Aspects of Applied Biology* 46: 95-102.
- Perry, J. N., Winder, L., Holland, J.M & Alston. R.D. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letter* 2: 106–113.
- Perry, J.N & Dixon, P.M. 2002. A new method to measure spatial association for ecological count data. *Ecoscience* 9: 133–41.
- Perry, J.N., Liebhold, A.M., Rosenberg, M.S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomulska, A & Citron-Pousty, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578–600.
- Philpott, S. M & Dietsch, T. 2003. Coffee and conservation: a global context and the value of farmer involvement. *Conservation Biology* 17:1844–1846.
- Pielou, E.C. 1977. *Mathematical ecology*. Wiley, New York. 153 p.
- Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, A., Brubaker, A., Dumas, R., Meaney, J & Onsi, E. 1992. Biological diversity in agricultural / forestry systems. *Environmental Biology Report* 3: 92-100.
- Pfeiffer, D. G. 1996. Applications of pheromone technology to pests in small fruit in the Northeast. *Regional Agricola Engineer Service Public* 83: 11-17.
- Pinkus-Rendón, M.G., León, J.L & Ibarra-Núñez, G. 2006. Spider diversity in a tropical habitat gradient in Chiapas, Mexico. *Diversity and Distributions* 12: 61–69.
- Polis, G.A. 1994. Food webs, trophic cascades and community structure. *Australian Journal of Ecology* 19: 121–136.
- Polis, G. A & Strong, D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147: 813–846.

Pool, L.Q., Palacios-Vargas, J.G., Castaño-Meneses, G & and García-Calderón, N.E. 2007. Edaphic Collembola from two agroecosystems with contrasting irrigation type in Hidalgo State, Mexico. *Applied Soil Ecology* 36(1): 46-52.

Powell, T & Rucherson, P.J. 1985. Temporal Variation, spatial heterogeneity and competition for resources in plankton systems: a theoretical model. *American Naturalist* 125: 431-644.

Power, A. G. 1996. Arthropod diversity in forest patches and agroecosystems of tropical landscapes. Páginas: 91-110 en: Schellas, J & Greenberg, R. *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press. Washington, D.C., USA. 426 p.

Pringle, C.M. 1990. Nutrient spatial heterogeneity. Effects on community structure, physiognomy and diversity of stream algae. *Ecology* 71: 905-920.

Quero, J.L. 2006. SADIE como herramienta de cuantificación de la heterogeneidad espacial: casos prácticos en el Parque Nacional de Sierra Nevada (Granada, España). *Ecosistemas* 3: 1-8.

Raizer, J. & Amaral, M.E.C. 2001. Does the structural complexity of aquatic macrophytes explain the diversity of associated spider assemblages? *Journal Arachnology* 29: 227-237.

Rangel, O. 1997. Diversidad de la fauna de Colombia. Páginas 337-353 en: Cháves, M.E., Arango, N. (ed.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Informe Nacional sobre el Estado de la Biodiversidad - Colombia. Tomo I. Diversidad biológica. Instituto Humboldt, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia. 262 p.

Rappole, J. H., King, D.I & Vega-Rivera, J.H. 2003. Coffee and conservation. *Conservation Biology* 17:334–336.

Rice, R.A. & Greenberg, R. 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 29: 167–173.

Rice, R & Ward, J. 1996. Coffee, conservation, and commerce in the western hemisphere. *Smithsonian Migratory Bird. Center*, Washington, D.C.52p.

Ricketts, T. H., Daily, G.C., Ehrlich, P.R & Fay, J.P. 2001. Countryside biogeography of moths in a fragmented landscape: biodiversity in native and agricultural habitats. *Conservation Biology* 15:378–388.

Romero, Y. 2000. Efecto del tipo de sombra sobre el rendimiento de café, nutrientes del suelo y temperatura ambiental. MSc, Tesis. El Colegio de La Frontera Sur, San Cristobal de Las Casas, México. 30 p.

Rosenthal, J.P & Kotanen, P.M. 1994 Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9:145–148.

Rosenzweig, M. 1973. Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodent species. *Ecology* 54:111-117.

Rosi, R. E., Mulla, D. J., Journel, A. G & Franz, E. H. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecology Monography* 62: 277-314.

- Rossi, J.P. 2003. Short- range structures in earthworm spatial distribution. *Pedobiologia* 47: 582-587.
- Romme, W. H. 1982. Fire and landscape diversity in subalpine forest of Yellowstone National Park. *Ecology Monography* 52: 199-221.
- Roubik, D.W. 2002. The value of bees to the coffee harvest. *Nature* 417:708-715.
- Schneider, D.C. 1994. Quantitative ecology spatial and temporal scaling Academic Press. San Diego, USA. 395 p.
- Schowalter, T. & Lowman, M.D. 1998. Forest Herbivory: Insects In: *Ecosystems of Disturbed Ground*. Lawrence Walker, ed. Elsevier Press.
- Sgardelis, S. P & Usher, M. B. 1994. Responses of soil Cryptostigmata across the boundary between a farm woodland and an arable field. *Pedobiologia* 38: 36–49.
- Sherry, T. 2000. Shade coffee: a good brew even in small doses. *The Auk* 117: 563-568.
- Soberon, J. y Llorente- Bousquets, J. 1993. The use of species accumulation functions for prediction of species richness. *Conservation Biology* 7:480-488.
- Sokal, R.R & Rohlf, F.L. 1981. *Biometry*. Second Edition. San Francisco, New York. 21 p.
- Sosa, V & Platas, T. 1998. Extinción and persistente of rare orchids in Veracruz, México. *Conservation Biology* 12: 451-455.
- Soto-Pinto, L, Romero, A.Y., Caballero, J & Waenholtz, G.S. 2001. Woody plant diversity and structure of shade –grown coffee plantations in northern Chiapas, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 49: 977-987.
- StatSoft, Inc 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www. Statsoft.com.
- Staver, C., F. Guharay, D. Monterroso & Muschler, R.G. 2001. Designing pest suppressive multistrata perennial crop systems: shade grown coffee in Central America. *Agroforestry Systems* 53:151–170.
- Steor, F.W. 1987. *Inmature insects*. Kendal/ Hunt Publishing Company. New York, USA. 754 p.
- Striganova, B.R. 1971. A comparative account of the activity of different groups of soil invertebrates in the decomposition of forest litter. *Sovietic Journal Ecology* 2: 316–321.
- Sulskava P. Huhta V. 1998. Habitat patchiness affects descomposition and faural diversity A microcosm experiment on forest floor. *Oecologia* 116: 390 – 396.
- Swift, M.J & Anderson, J.M. 1993. Biodiversity and Ecosystem function in Agricultural systems. Páginas en: 15-41 en: Schultz, E.D & Mooney, H (ed.). *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag. Berlin, Germany. 523 p.
- Taylor, L.R. 1984. Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Annual Review of Entomology* 29: 321–357.

Teuben, A & Roelofsma, T.A.P. 1990. Dynamic interaction between functional groups of soil arthropods and microorganisms in the decomposition of coniferous litter. *Biology & Fertility Soils* 9:145-151.

Thomas, C. F., Parkinson, L & Marshall, E. J. 1998. Isolating the components of activity density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia* 116:103-112.

Thomas, C.F.G., Parkinson, L., Griffiths, G.J.K., Fernandez Garcia, A. & Marshall, E.J.P. 2001. Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *Journal of Applied Ecology* 38:100–116.

Thrupp, L.A. 2000. Linking agricultural biodiversity and food security: the valuable role of agrobiodiversity for sustainable agriculture. *International Affairs* 76 (2): 265-281.

Tian G. Brussaard L., Kang BT, Swift Mj. 1997. Soil fauna mediated decomposition of plant residue under constrained environmental conditions. *Nature* 4: 125 – 134.

Tilman D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structures of plant communities*. Princeton (NJ): Princeton University Press .376p.

Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A & Howarth, R. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292: 281–284.

Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I & Thies, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* 8: 857–874.

Villarreal, H., Alvarez, M., Cordoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M & Umaña, M. 2004. *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto Alexander Von Humboldt. Bogotá, Colombia. 243 p.

Vitousek, P.M, Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M. 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science, New Series*. 277(5325): 494-499.

Wallwork, J. 1976. *The distribution and diversity of soil fauna*. Academic Press. New York, USA. 355 p.

Wardle, D.A & Lavelle, P. 1997. *Linkage between soil biota, plant quality and decomposition*. Plant Litter Quality and Decomposition. CAB International. London, United Kingdom. 275 p.

Wardle, D. A. 2002. *Communities and Ecosystems: Linking the aboveground and belowground components*. Princeton University Press. 392 p.

Wheater, C., Cullen, W & Bell, J. 2000. Spider communities as tools in monitoring reclaimed limestone quarry landforms. *Landscape Ecology* 15: 401–406.

Williams, G. 1959. Seasonal and diurnal activity of Carabidae, with particular referent to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia*. *Animal Ecology* 28: 309-330.

Wilson, S. 2001. Coca invades Colombia coffee fields: Falling prices push farmers to plant illegal crops, threatening. *U.S Drug War*. Washington, D.C., USA. 12 p.

Winder, L., Alexander, C.J., Holland, J.M., Woolley, C & Perry, J.N.2001. Modelling the dynamic spatio-temporal response of predators to transient prey patches in the field. *Ecology Letters* 4:568-576.

Winkler, H & Kampichler, C 2000. Local and regional species richness in communities of surface-dwelling grassland Collembola: indication of species saturation. *Ecography* 23: 385-392.

Woodell, S & King, T. 1991 The influence of tumulo-building ants on British lowland vegetation. In: Huxley C & Cutler D (eds) *Ant-plant interactions*: 521-535. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 620p.

Wunderle , J.M. & Latta, S.C. 1998. Avian resource use in dominican shade coffee plantations. *Wilson Bulletin* 110(2): 271-281.

Xu, X. 2003. Considerations for the use of SADIE statistics to quantify spatial patterns. *Ecography* 26: 821-830.

Zimmer, M., Kautz, G & Topp, W. 2005. Do woodlice and earthworms interact synergistically in leaf litter decomposition?. *Functional Ecology* 19(1): 7–16.