

**VARIACIÓN EN LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE PLANTAS EN
CAFETALES SIN SOMBRA, CON SOMBRA Y BOSQUE (QUINDÍO,
COLOMBIA).**

NATALIA SALAS PINILLA

**TRABAJO DE GRADO
Presentado como requisito parcial
Para optar por el título de**

Biólogo

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
FACULTAD DE CIENCIAS
CARRERA DE BIOLOGÍA
BOGOTÁ D.C.
2009**

NOTA DE ADVERTENCIA

Artículo 23 de la Resolución N° 13 de Julio de 1946

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

**VARIACIÓN EN LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE PLANTAS EN
CAFETALES SIN SOMBRA, CON SOMBRA Y BOSQUE (QUINDÍO,
COLOMBIA).**

NATALIA SALAS PINILLA

APROBADO

**Amanda Varela, Ph.D.
Director**

**Jorge Jácome, Ph.D.
Codirector**

**Andrés Etter, Ph.D.
Jurado**

**Jairo Pérez, Ph.D.
Jurado**

**VARIACIÓN EN LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE PLANTAS EN
CAFETALES SIN SOMBRA, CON SOMBRA Y BOSQUE (QUINDÍO,
COLOMBIA).**

NATALIA SALAS PINILLA

APROBADO

**Ingrid Schuler
Decana Académica**

**Andrea Forero Ruiz, Bióloga
Directora de Carrera**

A mi familia y amigos

AGRADECIMIENTOS

- Al Centro de Investigaciones y Estudios en Biodiversidad y Recursos Genéticos (CIEBREG) por la financiación de gran parte de este proyecto.
- A la Pontificia Universidad Javeriana por el préstamo de sus equipos, instalaciones y servicios.
- A mi directora Amanda Varela por sus sabias orientaciones y apoyo constante, que permitieron el desarrollo de este trabajo.
- A Jorge Jácome por su gran colaboración con la identificación del material.
- A Mauricio Romero por la colaboración en la obtención de los datos y todos sus aportes al trabajo y, a Natalia Cortés por su ayuda con parte del análisis estadístico.
- A todos los estudiantes e investigadores del Laboratorio de Ecología de Suelos y Hongos Tropicales (LESYHT).
- Especialmente agradezco a mi madre por su paciencia, apoyo económico y anímico y sobre todo por tener tanta fe en mí.
- A mis amigos más cercanos Mango y Páramo, y a mis compañeros de carrera Mauro, Juan, Montoyita, Álvaro y Cami por todas las experiencias y por darme tan buenos consejos cuando los necesité.

TABLA DE CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN.....	8
1. INTRODUCCIÓN.....	9
2. MARCO TEÓRICO Y REVISIÓN DE LITERATURA.....	10
2.1 Actividad agrícola y diversidad.....	10
2.2 Diversidad funcional.....	17
2.3 Efecto de la diversidad funcional de plantas en procesos del suelo.....	31
3. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN.....	37
3.1 Formulación del problema.....	38
3.2 Justificación de la investigación.....	38
4. OBJETIVOS.....	39
4.1 Objetivo general.....	39
4.2 Objetivos específicos.....	39
5. HIPÓTESIS.....	40
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	41
6.1. Área de estudio.....	41
6.2 Diseño de la investigación.....	43
6.2.1 Población de estudio y muestra.....	43
6.2.2 Variables de estudio.....	43
6.3 Recolección de la información.....	44
6.4 Análisis de la información.....	46
7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	50
7.1 Resultados.....	50
7.2 Discusión.....	59
8. CONCLUSIONES.....	73
9. RECOMENDACIONES.....	74
10. REFERENCIAS.....	77

RESUMEN

La caficultura ha tenido un impacto negativo sobre la diversidad taxonómica; sin embargo se desconoce cuál ha sido el efecto de esta actividad sobre la diversidad funcional de plantas. En Colombia los cafetales se pueden dividir en cafetales con sombra y sin sombra, donde la eliminación de la cobertura vegetal es parcial y total, respectivamente. Con el fin de evaluar las diferencias en la diversidad funcional de plantas en cafetales se seleccionaron tres fincas con cafetal sin sombra, tres fincas con cafetal con sombra y tres fincas con bosque en el departamento del Quindío. En cada finca se realizó un muestreo estableciendo tres parcelas de 100 m² en las cuales se colectaron muestras de los individuos con una altura mayor a 10 cm, se les midió la altura y la cobertura foliar. Los individuos colectados fueron prensados y llevados al laboratorio donde se identificaron hasta familia, se les midió el área foliar, el área foliar específico (AFE) y el grosor de la hoja. A partir de estos atributos se calculó la diversidad de atributos funcionales (DAF) y la diversidad de atributos modificada (DAFM). La diversidad funcional fue significativamente diferente en los tres sistemas siendo mayor en los bosques. Los atributos funcionales (altura de la planta, cobertura foliar de la planta, área foliar, AFE y grosor de la hoja) también presentaron sus valores mayores en los bosques. Sin embargo no se encontraron diferencias significativas en la cobertura y el AFE entre los dos cafetales. Se concluye que el nivel de intensidad de cultivo afecta de manera negativa la diversidad funcional de plantas. Se recomienda conservar mayor parte de la cobertura vegetal en cafetales con sombra para mejorar el autosostenimiento del cultivo y proteger la diversidad.

1. INTRODUCCIÓN

La agricultura es la actividad humana que ha tenido un mayor impacto sobre la diversidad y los ecosistemas, ya que esta implica la destrucción y la simplificación biológica de los sistemas naturales, alterando su estructura y funcionamiento. Dentro de la agricultura el café es uno de los productos con mayor importancia en el mercado internacional; en Colombia 880.000 ha de la superficie total corresponden a plantaciones de café.

Existen dos sistemas principales para la producción de café, los cafetales con sombra y los cafetales sin sombra. Los cafetales con sombra son sistemas agroforestales de cultivo donde se conserva parte de la cobertura vegetal, mientras que los cafetales sin sombra son sistemas en los cuales se elimina la totalidad de la estructura arbórea. Estos últimos implican una alta intensidad de cultivo, y la simplificación biológica es mayor que en los cafetales con sombrero. Los dos sistemas presentan condiciones ambientales bastante diferentes por lo cual la diversidad taxonómica en ellos también lo es, aunque se desconoce cuál es la variación en la diversidad funcional.

Se ha propuesto que la diversidad funcional puede ser una herramienta para explicar y evaluar los procesos y el funcionamiento de un ecosistema en un contexto cambiante. Ya que los cambios generados por la intensidad de cultivo en la estructura vegetal pueden causar cambios en la formación, estructura y procesos del suelo, la diversidad funcional de plantas podría ser un indicador adecuado para entender los cambios en el funcionamiento de los sistemas cafeteros.

Este trabajo busca evaluar las diferencias en la diversidad funcional de plantas de acuerdo con el uso del suelo en cafetales sin sombrero, cafetales con sombrero y en bosque. Además permitirá evaluar el efecto de la simplificación biológica asociada a estos sistemas sobre la diversidad

funcional de plantas. Con esto se podrán hacer sugerencias sobre cuál es el sistema más adecuado para cultivar café en términos de autosostenibilidad y funcionalidad del cultivo, para mejorar la economía y la calidad de vida de los cafeteros.

2. MARCO TEÓRICO Y REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Actividad agrícola y diversidad biológica

La actividad humana ha tenido un impacto negativo en la diversidad. En las últimas décadas se ha observado una disminución en la diversidad de especies asociada con la destrucción de los ecosistemas (Pimentel *et al.* 1992), debido a actividades que llevan a cambios drásticos en la estructura y composición biótica de las comunidades ecológicas, que pueden afectar rápidamente las vías en las que un ecosistema opera (Hooper *et al.* 2005). Las consecuencias de las actividades humanas que han tenido un mayor impacto sobre la diversidad son la transformación de hábitats naturales para la agricultura, el cambio climático y la introducción de especies exóticas (Pimentel *et al.* 1992; Vitousek *et al.* 1997).

La transformación del paisaje con fines agrícolas es la actividad con mayor impacto sobre la diversidad y los ecosistemas, alterando su estructura y funcionamiento (Vitousek *et al.* 1997; Quested *et al.* 2007). En las regiones tropicales, la deforestación es el proceso más influyente en la transformación del paisaje (Etter *et al.* 2006). De acuerdo con Pimentel *et al.* (1992) el 44% de los bosques tropicales han sido destruidos, el 75% de los ecosistemas en la tierra han sido manipulados por el hombre con el fin de obtener productos y servicios y, el 80% de la deforestación se debe a la transformación de bosques en tierras para la agricultura. En Colombia las coberturas boscosas tienden a disminuir; entre 1986 y 1994 se perdieron 622.264 ha de cobertura

boscosa y, para el período de 1992 a 2001, la pérdida fue de 667.285 ha (IDEAM 2001). Los ecosistemas transformados representan el 34,1% del territorio nacional. La tasa de deforestación en Colombia, para el período de 1994 a 2001, era de 101,303 ha/año (IDEAM 2001; Etter *et al.* 2006). Esta última trae como consecuencia un incremento en la erosión, una disminución de la fertilidad del suelo y, finalmente, altera la producción primaria neta de los ecosistemas terrestres (Matson *et al.* 1997; Haberl *et al.* 2004).

Dentro de los cultivos agrícolas el café es uno de los productos que ha ganado gran importancia económica dentro del mercado internacional durante el último siglo (Martínez 2004). Ya que más del 32% del café proviene de la parte norte de América Latina, su producción en esta región se ha triplicado y su área de cultivo se ha duplicado en las últimas décadas. Esta intensificación en la producción de café ha sido más común en países como Colombia y Costa Rica, e involucra el uso de variedades de café de alto rendimiento y la reducción parcial o total de árboles de sombra (Perfecto *et al.* 1996; Perfecto *et al.* 2003). Según estadísticas de la FAOSTAT, para el 2005, en Colombia 762.192 ha correspondían a cultivos de café (FAOSTAT 2005). Actualmente el área cafetera en Colombia es de 874.000 ha, distribuida en 590 municipios, siendo su cultivo el sustento de cerca de 2'000.000 de personas. Además este producto se exporta a 36 países (Federación Nacional de Cafeteros 2008).

La principal región cafetera de Colombia comprende 19 departamentos, dentro de los cuales el Quindío es uno de los más importantes. Los suelos de este departamento todavía están en proceso de desarrollo y se dividen en las siguientes clases: metamórficos, ígneos y sedimentarios. Estos suelos son altamente variables en sus características por su ubicación en relieves, desde plano o ligeramente ondulado hasta abrupto, con más de 75% de pendiente, y por la variedad de sus condiciones físicas, desde pedregosos y

arenosos hasta francos y arcillosos (Cenicafé 2008). Es importante resaltar que los cafetales se establecen en zonas de alta pendiente donde los suelos son frágiles debido al efecto erosivo de las lluvias. Dado que el café se adapta muy bien a zonas montañosas con altas precipitaciones y crece aún bajo sombra, el cultivo del café es uno de los cultivos más apropiados para preservar los recursos naturales en regiones tropicales (Cenicafé 2008; Federación Nacional de Cafeteros 2008).

Debido al impacto que tiene la actividad agrícola sobre los ecosistemas y la diversidad y, la importancia económica del café, se han propuesto los sistemas agroforestales como una estrategia de conservación. Estos son sistemas de cultivo en los cuales, de manera natural o artificial se mantiene la estructura boscosa. El desarrollo de estos sistemas agrícolas puede contribuir a la conservación de la diversidad (Pimentel *et al.* 1992; Perfecto *et al.* 2003).

Los sistemas de cultivo del café van desde el sistema tradicional o rústico hasta el moderno. En las plantaciones rústicas sólo se cultiva en los claros del bosque, por lo cual, en estos sistemas la diversidad natural del bosque es preservada (Perfecto *et al.* 1996). En cambio, el sistema moderno se caracteriza por la eliminación total de la cobertura arbórea, la simplificación de la estructura del ambiente y aplicación de productos químicos (Perfecto *et al.* 1996; Altieri 1999). Los sistemas caficultores se pueden clasificar en cinco tipos de acuerdo con el manejo del estrato arbóreo que se haga dentro del cultivo en: 1. Rusticano tradicional, en el que el estrato arbóreo se mantiene intacto; 2. Policultivo tradicional, cuando se eliminan algunos árboles para cultivar especies beneficiosas; 3. Policultivo comercial, donde se elimina el estrato arbóreo en su totalidad y se sustituye por diferentes especies de árboles de sombra; 4. Monocultivo bajo sombra, en el que se elimina el estrato arbóreo y se sustituye por una especie de árbol, el uso de productos

agroquímicos es necesario; 5. Monocultivo sin sombra, cuando no hay estrato arbóreo y es una plantación especializada que requiere un alto grado de insumos químicos, por lo que se convierte en un sistema agrícola. Los primeros cuatro sistemas se pueden clasificar, en general, como cafetales con sombrero y el último como cafetal sin sombrero (Figura 1). El policultivo comercial y el monocultivo con sombrero, generalmente tienen un dosel plantado, compuesto en su mayoría por árboles leguminosos (Moguel and Toledo 1999).

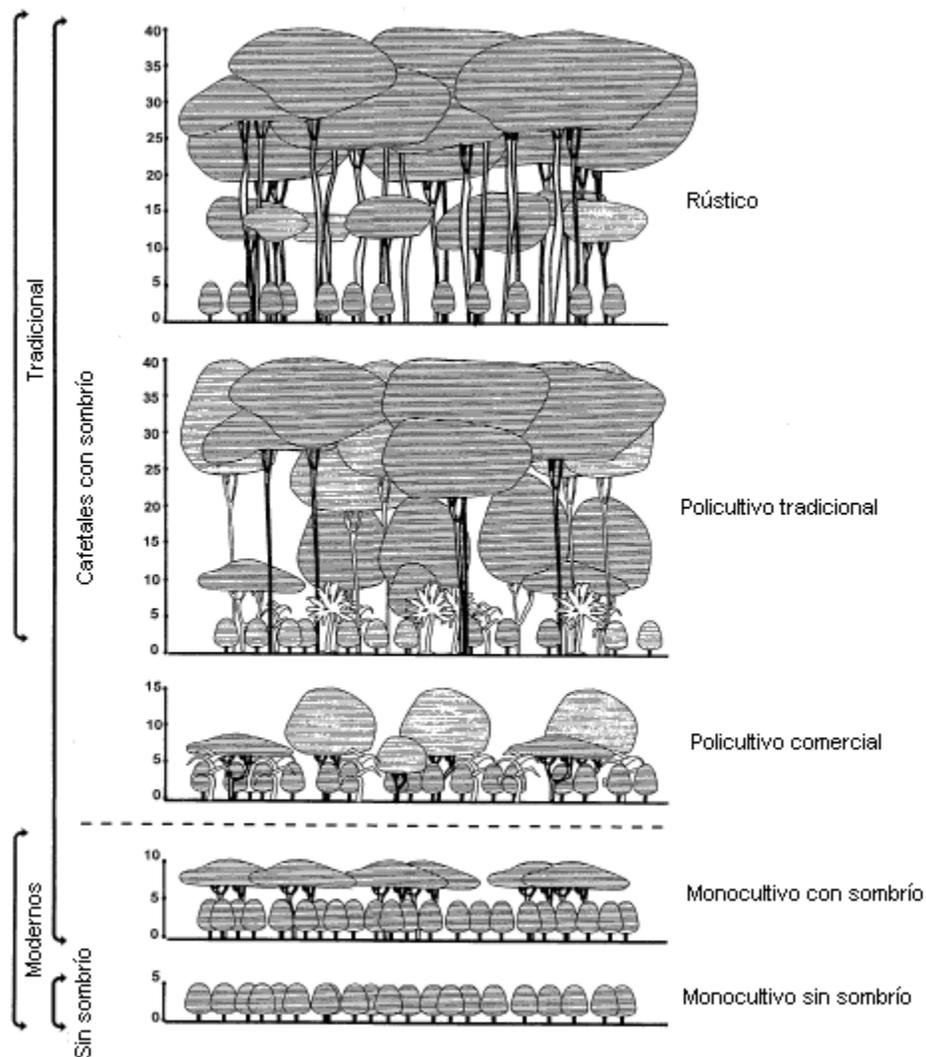


Figura 1. Sistemas de cultivo de café, variedad de la vegetación y altura de las plantas (tomado de Moguel and Toledo 1999).

En Colombia se distinguen dos grandes sistemas de cultivo, cafetales con sombrero y cafetales sin sombrero. En los cafetales sin sombrero se utilizan densidades de siembra altas, entre 7.500 y 10.000 plantas/ha y son de alta productividad. Cerca del 30% de los cultivos cafeteros colombianos son cafetales sin sombra (Cenicafé 2008). En los cafetales con sombra la densidad de siembra (2.000-3.000 plantas/ha) y la productividad (500-1000 kg café pergamino seco por hectárea) es menor que en los cafetales sin sombra. Cerca del 60% de los cafetales colombianos se encuentran bajo algún tipo de sombrero, los cuales se dividen según su estructura en: 1) Sombrero tradicional, sombra rústica o sombrero diverso, que se caracteriza porque no hay un arreglo espacial de los componentes (árbol y cultivo), las densidades de siembra son bajas y tienen muchas especies de árboles. 2) Sombrero diverso, sombrero tecnificado y sombra plantada, en el que hay un arreglo espacial de los árboles de sombra y del café, las densidades de cultivo son mayores y se usan entre dos y cuatro especies de árboles de sombra (guamo, frutales). 3) Estructura simple, sombrero tecnificado, sombra plantada, donde hay un arreglo espacial de los árboles de sombra y del café, las densidades de siembra son altas y se emplea una sola especie de árbol para el sombrero (guamo o carbonero o nogal). En el primer tipo de estructura la sombra es rústica, mientras que en los dos últimos la sombra es plantada (Cenicafé 2008).

En la región Andina Colombiana se reporta que los cafetales con sombrero producen entre 4,6 y 13 toneladas/hectárea/año de residuos orgánicos, lo que representa 2,5 veces más de cantidad de hojarasca producida en cafetales sin sombrero. En cuanto al contenido de minerales, se reporta que los cafetales con sombrero tienen más del doble de nitrógeno que los cafetales sin sombrero, alcanzando valores cercanos a los requerimientos de fertilización para este elemento (Cardona-Calle y Sadeghian 2005).

Los cafetales con sombrero y sin sombrero son hábitats significativamente diferentes. Los cafetales sin sombrero carecen de la protección dada por los árboles de sombra al impacto de la lluvia y del viento y, también, carecen de la entrada de hojarasca producida por los árboles. En los cafetales sin sombrero la pérdida de los árboles de sombra significa también la pérdida de recursos para muchos organismos y una disminución de la diversidad. Además los cafetales sin sombrero, que son sistemas modernos y tecnificados de agricultura, dependen de insumos externos para su mantenimiento y productividad (Perfecto *et al.* 1996; Altieri 1999; IDEAM 2001).

Por otro lado los cafetales con sombrero son sistemas agroforestales en los que se conserva el estrato arbóreo o parte de él, que tienen un bajo requerimiento de insumos y, son similares a los bosques naturales en el ambiente, estructura de la vegetación y función, sobre todo cuando el dosel está compuesto por una amplia variedad de árboles (IDEAM 2001; Pineda *et al.* 2005). El ambiente físico en estas plantaciones es más estable, ya que los árboles interceptan la radiación solar, el viento y la lluvia. Estas plantaciones son de gran importancia en la conservación puesto que sirven como refugio para la biota, ya que entre mayor es la estructura y diversidad florística, mayor es la probabilidad de que los recursos sean proveídos para un mayor número de especies y organismos (Perfecto *et al.* 1996). Por esta razón, los cafetales con sombrero han empezado a ser postulados como una forma de proteger la diversidad y de combinar la conservación con el desarrollo económico (Perfecto *et al.* 2003).

Recientes estudios demuestran que aves, anfibios, mamíferos, artrópodos y reptiles encuentran refugio en los cafetales con sombrero (Botero *et al.* 1999; Castaño-Salazar 2004; Martínez 2004; Ortigón-Martínez y Pérez-Torres 2007). Estos sistemas representan un recurso funcional para conservar la

diversidad ya que sirven como complemento de los bosques fragmentados, pero no pueden ser un sustituto de los sistemas naturales (Perfecto *et al.* 1996; Pineda *et al.* 2005). Los estudios realizados sobre la diversidad asociada a cultivos de café en Colombia se basan en su mayoría en listados taxonómicos y descripciones de las especies (Sánchez-Clavijo *et al.* 2007). Botero *et al.* (1999) reportaron 230 especies de aves en la zona cafetera de Colombia, de las cuales 170 se encontraron en cafetales con sombrío con tres especies endémicas. Estudios realizados en Cenicafé sobre las comunidades de murciélagos en la zona cafetera colombiana, reportan 48 especies de murciélagos agrupadas en seis familias, conformando así un grupo ecológico diverso y abundante, donde la gran mayoría de especies desempeñan funciones importantes en los agroecosistemas (Castaño-Salazar *et al.* 2004). Martínez (2004) encontró que la diversidad y la estructura del ensamblaje de anfibios en cafetales con sombrío eran similares a las mismas reportadas para áreas naturales, en Santander. Ortigón-Martínez y Pérez-Torres (2007) también realizaron un trabajo en Santander donde describen la estructura y composición del ensamblaje de murciélagos en un cafetal con sombrío, en el cual encontraron 11 especies, con predominio de frugívoros sedentarios con respecto a frugívoros nómadas, insectívoros de follaje y aéreos, sugiriendo que el cafetal con sombrío de esta región es una importante fuente de alimento y refugio para las especies de murciélagos asociadas a este sistema.

Los cafetales con sombrío también ayudan a conservar la diversidad de plantas, ya que de alguna forma mantienen la estructura vegetal. Se ha encontrado que estos agroforestales sirven de hábitat para orquídeas, plantas leñosas y epífitas (Perfecto *et al.* 1996; Moguel and Toledo 1997; Soto-Pinto *et al.* 2001; Pineda *et al.* 2005). Géneros como *Inga* spp., *Erythrina* spp. y la especie *Gliricidia sepium* son un componente importante en muchas plantaciones de café (Perfecto *et al.* 1996; Moguel and Toledo

1997). Para las plantaciones tradicionales de café se reportan al menos 40 especies de árboles (Perfecto *et al.* 1996; Moguel and Toledo 1997; Soto-Pinto *et al.* 2001). Sánchez-Clavijo *et al.* (2007) realizaron un estudio sobre la estructura y diversidad florística de los sombríos en cafetales de tres localidades de Colombia, donde encontraron 48 especies de plantas distribuidas en 24 familias, constituyéndose así en buenas alternativas para la conservación en áreas agrícolas. En un informe realizado por Cenicafé en el 2008 sobre la biodiversidad de paisajes cafeteros en Santander se reportaron 138 especies ubicadas en 50 familias de las cuales 29 se encontraron en cafetales con sombríos (Sánchez-Clavijo *et al.* 2008).

Por muchas razones la conservación de la diversidad y de hábitats merece la mayor prioridad en las agendas ecológicas (Díaz and Cabido 2001; Hooper *et al.* 2005). Ya que sólo un 5% de la superficie terrestre corresponde a áreas conservadas y el resto son áreas intervenidas, los estudios en diversidad deben enfocarse con más atención en los cambios de la diversidad en ecosistemas manejados o agrícolas (Pimentel *et al.* 1992; Moguel and Toledo 1997).

Sin embargo la diversidad *per-se* no necesariamente indica la diversidad funcional y no es suficiente para evaluar los procesos al interior de un ecosistema o hábitat. Por esto se ha propuesto que la diversidad funcional puede ser un mejor indicador sobre el funcionamiento y los procesos de un ecosistema, ya que es una posible herramienta para predecir las consecuencias funcionales de los cambios bióticos causados por la actividad humana. Además un amplio rango de preguntas ecológicas pueden ser resueltas en términos de diversidad funcional (Díaz and Cabido 2001; Tilman 2001; Petchey and Gaston 2006).

2.2 Diversidad funcional

Biodiversidad se define como la variedad y variabilidad que se presenta entre los organismos vivos y los sistemas ecológicos en los que estos ocurren, pero esta definición de diversidad no incluye los procesos y las interacciones que ocurren en los ecosistemas (Noss 1990). Diversidad o diversidad biológica es un concepto que puede tener diferentes significados según el área de investigación y su aproximación (Noss 1990). Desde la ecología de comunidades se entiende diversidad como el número de especies, su abundancia relativa y distribución (Moore 2001).

Por otra parte los ecosistemas tienen tres atributos: composición, estructura y función. Estos atributos también determinan y constituyen la diversidad de un área (Noss 1990). La composición se refiere a la identidad y variedad de elementos en una colección, e incluye listas de especies y medidas de diversidad de especies y genética. La estructura es la organización física medida desde una comunidad hasta parches y otras escalas del paisaje. Finalmente la función puede ser incluida dentro del concepto de diversidad e incluye tanto procesos ecológicos como evolutivos (Noss 1990).

Actualmente los biólogos conservacionistas reconocen que la diversidad debe incluir mucho más que la diversidad de especies y las especies amenazadas, nivel en el cual normalmente es tratada (Noss 1990). Además existe un acuerdo general en que la diversidad incluye tanto el número como la composición de genotipos, especies, tipos funcionales y unidades de paisaje en un sistema dado. Sin embargo existe la tendencia a limitar diversidad a la riqueza de especies y, otros componentes como la diversidad funcional no son tenidos en cuenta.

La diversidad funcional se define como aquellos componentes (atributos funcionales) de la diversidad que afectan la forma en que un ecosistema funciona u opera (Walker 1992; Steneck 2001; Tilman 2001). La diversidad

funcional ha recibido muy poca atención en la literatura y sólo hasta hace unos diez años está siendo evaluada como un aspecto fundamental para el mantenimiento y sostenibilidad de los procesos en los ecosistemas (Díaz and Cabido 2001; Petchey *et al.* 2004).

Al referirse a la diversidad funcional se habla también de grupos funcionales. Un grupo funcional está compuesto por especies que utilizan recursos similares y parte de la clasificación funcional, la cual se basa que son significativos para las relaciones de los organismos con su entorno abiótico y biótico (Díaz *et al.* 2002). Los atributos funcionales que se deben usar en las clasificaciones son todos aquellos que son importantes para la función de interés (Petchey and Gaston 2006).

Los grupos funcionales se definen con respecto a dos características: 1) la contribución o el efecto de las especies a procesos ecosistémicos y 2) cómo es su respuesta frente a cambios ambientales. En el primero los organismos de un grupo funcional tienen efectos similares sobre procesos del ecosistema, estos se conocen como atributos funcionales de efecto. Mientras que en el segundo, los organismos responden de manera similar a cambios en el ambiente, llamados atributos funcionales de respuesta (Díaz and Cabido 2001; Garnier *et al.* 2007).

En ecología vegetal se habla de tipos funcionales de plantas (TFPs). Estos son grupos de plantas polifiléticos que responden de manera similar al ambiente y tienen efectos similares sobre los procesos del ecosistema. También se define tipo funcional como un grupo de especies que comparten la misma respuesta a una perturbación (Walker *et al.* 1999; Díaz *et al.* 2002; Dormann and Woodin 2002).

Existen dos métodos para identificar los TFPs, los métodos *a priori* y los métodos *a posteriori*. Los métodos *a priori* se basan sólo en un carácter o en un grupo reducido de caracteres para definir los grupos. La definición de los grupos se hace previa al estudio. Mientras que los métodos *a posteriori* se basan en una serie de caracteres para identificar los TFPs que son definidos después del estudio (Díaz *et al.* 2002).

Para ambos métodos la selección de los caracteres a medir es un factor esencial. Los caracteres que son normalmente seleccionados son aquellos que están directamente relacionados con procesos fisiológicos de las plantas (caracteres duros). Sin embargo, la medición de estos caracteres es costosa y técnicamente compleja. Es por esto que se usan caracteres que están relacionados con los caracteres duros y son fáciles de medir (caracteres blandos). El uso de estos caracteres disminuye el esfuerzo requerido para compilar información funcional (Díaz *et al.* 2002; Walker and Langridge 2002; Petchey and Gaston 2006).

Existe un creciente consenso en que los efectos de la diversidad sobre los procesos de un ecosistema deben ser atribuidos a los atributos funcionales (valor y rango) de las especies y a sus interacciones, más que al número de especies por sí solo (Craine *et al.* 2002; Petchey and Gaston 2006). Para el caso de la diversidad de plantas se ha encontrado que las tasas y magnitudes de los procesos en un ecosistema están más relacionadas con la composición funcional (presencia de ciertos tipos funcionales de plantas) y la riqueza funcional (número de diferentes tipos funcionales de plantas) que con la riqueza de especies (Díaz and Cabido 2001). Por lo cual los tipos funcionales de plantas presentan las mejores herramientas para entender cómo las especies responden ante cambios en el clima y en el uso de la tierra, y cómo la diversidad afecta los procesos ecosistémicos y los bienes y

servicios que las sociedades humanas obtienen de ellos (Díaz and Cabido 2001; Tilman 2001; Díaz *et al.* 2002; Petchey and Gaston 2006).

El principal mecanismo que explica el papel de la diversidad funcional en la dinámica de un ecosistema es el efecto de selección. El cual dice que a mayor diversidad, mayor es la probabilidad de encontrar especies con atributos de particular importancia que puedan afectar el funcionamiento del ecosistema (Díaz and Cabido 2001; Duffy *et al.* 2001). El efecto de selección se da por el efecto de complementariedad y/o el de redundancia.

La complementariedad ocurre cuando uno de los atributos de un grupo de especies difiere de los atributos de otro grupo de especies. Esto permite que especies diferentes exploten una parte distinta de un mismo recurso o una mayor cantidad de recursos y así se obtiene una mayor productividad. Una mayor diversidad de atributos funcionales representados puede conducir a un uso más eficiente de los recursos. De esta forma un incremento en la diversidad causa un incremento en la productividad, ya que un mayor rango de atributos funcionales será representado, generando más oportunidades para un uso más eficiente del recurso, en una variable espacial o temporal, dentro de un ambiente (Díaz and Cabido 2001; Duffy *et al.* 2001; Petchey and Gaston 2002, Sutton-Grier 2008). Estudios experimentales realizados por Tilman *et al.* (1997a) demuestran que un mayor uso del recurso asociado con una alta diversidad de plantas reduce la pérdida de nutrientes en un ecosistema, llevando a un incremento a largo plazo en las reservas de carbono y nutrientes, el cual incrementará la productividad (Tilman *et al.* 1997a). Una mayor diversidad de plantas permitirá una mayor proporción de recursos disponibles, llevando a un incremento en la absorción total de recursos por las plantas, una menor pérdida de recursos en el ecosistema y un incremento en la producción primaria neta (Hooper and Vitousek 1997). Además una mayor complementariedad aumenta la probabilidad de que al

menos una especie responda de manera diferente a las variaciones y perturbaciones en el ambiente (Walker 1992; Díaz and Cabido 2001; Loreau 2004).

La redundancia funcional significa que las especies son equivalentes en términos funcionales, es decir, que tienen la misma función con respecto a un proceso del ecosistema y, si una de estas desaparece, el proceso no se ve afectado ya que las especies restantes pueden compensar la pérdida. Entre más especies funcionalmente similares hayan, mayor será la probabilidad de que al menos una de estas sobreviva y mantenga las propiedades del ecosistema, manteniendo así la capacidad de resiliencia del sistema, definida como el tiempo de retorno al equilibrio de un sistema después de un disturbio, por lo cual se sugiere que la redundancia (en el sentido de tener múltiples especies por grupo o tipo funcional) es un servicio valioso (Walker 1992; Naeem and Li 1997; Mc Cann 2000; Díaz and Cabido 2001; Loreau 2004). Sin embargo no es claro qué tan similares deben ser dos especies para considerarlas redundantes. Además siempre se encontrará un atributo en el cual dos especies difieran y esto hará imposible demostrar la redundancia de especies (Gitay *et al.* 1996).

El efecto del seguro biológico es la capacidad de un sistema para amortiguar disturbios (Mc Cann 2000). La diversidad puede representar una forma de seguro biológico, ya que las comunidades con una mayor diversidad pueden aumentar la estabilidad de un ecosistema, donde estabilidad hace referencia a la probabilidad de que un sistema pueda proveer un nivel consistente de desempeño durante un tiempo (Naeem and Li 1997). Dado que, aumentando la diversidad aumenta la probabilidad de que las especies con cierta importancia en el funcionamiento del ecosistema existan. Por un lado las especies redundantes, que tienen un papel de importancia estabilizadora contra los cambios en los procesos ecosistémicos cuando una especie se

elimina del sistema. Por otro lado, la habilidad de ciertas especies en la comunidad de responder de manera diferente ante los disturbios y las variaciones en el ambiente (Mc Cann 2000).

La teoría predice que si la diversidad funcional incrementa, el funcionamiento del ecosistema también incrementará; esto debido a la mayor complementariedad en el uso de los recursos entre las especies de una comunidad local. Una mayor diferencia entre los valores de los atributos representará una mayor complementariedad y una mayor diversidad funcional (Hooper and Vitousek 1997; Petchey and Gaston 2002). Lo que se observa con mayor frecuencia es que las especies no tienen la misma complementariedad de nicho, es decir, los efectos de ciertas especies sobre los procesos ecosistémicos son mayores que los de otras especies, por lo cual la relación entre la riqueza y la tasa de procesos del ecosistema no es lineal. Esto significa que la pérdida de un tipo funcional puede tener un gran impacto en el funcionamiento de un ecosistema, mayor al impacto generado por la pérdida del mismo número de especies, pero de diferentes tipos funcionales. Lo mismo es válido para la adición de especies; la incorporación de especies que representen un nuevo tipo funcional puede cambiar drásticamente el funcionamiento de un ecosistema (Díaz and Cabido 2001).

A pesar de la gran importancia de la diversidad funcional no existe una forma exacta y simple para ser medida. Esto se debe al gran número de atributos que presenta una especie, el gran número especies en un ecosistema y a la falta de conocimiento sobre las características particulares de una especie que afectan los procesos en un ecosistema. En general la diversidad funcional se mide con base en los valores de los atributos que presentan aquellas especies que influyen uno o más aspectos del funcionamiento de un ecosistema (Tilman 2001; Petchey and Gaston 2002; Petchey *et al.* 2004).

Los índices más usados en diversidad funcional son la riqueza de grupos funcionales (RGF), la diversidad de atributos funcionales (DAF) y la diversidad funcional o DF (Walker *et al.* 2008). La RGF es el número de grupos funcionales que existen en una comunidad dada o en un ecosistema. Las especies se agrupan de acuerdo con sus similitudes en los valores de atributos y se cuenta el número de grupos representados en una comunidad (Petchey and Gaston 2006). Sin embargo la riqueza de grupos funcionales surge de una decisión arbitraria acerca del nivel al cual las diferencias entre especies son significativamente funcionales. Además asume que las especies en un mismo grupo funcional son funcionalmente idénticas, así como también que las especies de dos grupos funcionales diferentes son igualmente diferentes. Por lo cual la RGF no es una medida adecuada de la diversidad funcional (Simberloff and Dayan 1991; Petchey *et al.* 2004).

Una medida apropiada de la diversidad funcional puede ayudar a explicar y predecir los cambios en el funcionamiento de un ecosistema que pueden resultar en fenómenos como la extinción. Es por esta razón que en los últimos años se han desarrollado nuevas formas para medir la diversidad funcional (Petchey *et al.* 2004; Petchey and Gaston 2006). Las formas más importantes para medir de forma continua la diversidad funcional son la diversidad funcional (DF) y la diversidad de atributos funcionales (DAF). Estas dos medidas se basan en la extensión de puntos (especies) en un espacio n-dimensional de atributos (Walker *et al.* 1999; Petchey and Gaston 2002; Petchey *et al.* 2004; Petchey and Gaston 2006).

Petchey y Gaston (2002) presentan una medida de la diversidad funcional similar a un método mediante el cual se cuantifica la diversidad taxonómica. La diversidad funcional (DF) es la longitud total de la rama del dendograma funcional. Considerando las especies como puntos en un espacio n-dimensional de atributos, la DF es una medida del volumen de espacio

ocupado por estos puntos (Petchey *et al.* 2004). Esta medida tiene ciertas ventajas; primero mide la complementariedad entre los valores de los atributos de las especies en el espacio de un atributo, estimando la dispersión de las especies en este. Segundo mide la diversidad funcional en todas las escalas jerárquicas evitando cualquier decisión sobre la significancia ecológica de las diferencias entre especies, es decir, que para esta medida no existe una escala para dividir las especies en grupos funcionales. Tercero la DF es una medida continua que evita la separación arbitraria a la hora de asignar especies en los diferentes grupos funcionales (Petchey and Gaston 2002).

De acuerdo con Tilman (2001) se define diversidad funcional como los valores y rangos de los atributos de las especies que influyen los procesos ecosistémicos. Una consecuencia de esta definición es que al medir la diversidad funcional se mide la diversidad de atributos funcionales (Petchey and Gaston 2006).

Para medir la DAF se usa la distancia de separación entre las especies en el espacio de un atributo, más conocida como distancia pareada. Dos especies son puntos en un espacio n-dimensional (donde n es el número de atributos) y una línea une cada par de especies. La longitud de estas líneas son las distancias pareadas entre especies (Mason *et al.* 2005; Petchey and Gaston 2006). La diversidad funcional es la suma de estas distancias. La medida más sencilla de la distancia pareada que ha sido usada en ecología es la distancia Euclidiana (Walker *et al.* 1999). Una ventaja de esta medida es el gran número de estudios que se han hecho con base en esta y su relativa simplicidad matemática. Además la diversidad de atributos funcionales da una medida tanto de la diversidad funcional como de la redundancia o disimilaridad, es decir, que entre mayor es la distancia ecológica entre las especies, mayor será la diversidad funcional, mientras que las distancias

pequeñas implican cierta redundancia funcional o similaridad (Walker *et al.* 1999; Petchey and Gaston 2004).

Los dos índices son medidas de la diversidad funcional que aumentan cuando los atributos de las plantas son más diferentes (Sutton-Grier 2008). Ambas medidas se fundamentan en los atributos de las especies y estiman algún componente de la dispersión de las especies en el espacio de un atributo. En la DAF esta dispersión se estima como la suma de las distancias entre las especies en el espacio de los atributos y en la DF corresponde a la longitud total de la rama del dendograma (Walker *et al.* 1999; Petchey *et al.* 2004). En la DF cuando se adiciona una especie en el mismo punto donde ya se encuentra una especie, el volumen ocupado por los puntos (especies) no aumenta. Mientras que en la DAF cuando se adiciona una especie en un punto exacto donde se encuentra otra especie, se suman nuevas distancias pareadas. Por lo tanto DAF es una función de las diferencias en los atributos y del número total de especies, en cambio la DF es una función sólo de las diferencias en los atributos entre especies. La variación en la riqueza de especies afecta a DAF, mientras que DF es afectada por la combinación de atributos (Petchey *et al.* 2004; Petchey and Gaston 2006).

A diferencia de otras medidas como la riqueza de grupos funcionales, la DAF y la DF no requieren de decisiones arbitrarias sobre la significancia de las diferencias entre especies. Tanto la diversidad de atributos funcionales (DAF) como la diversidad funcional (DF), incluyen un gran número de diferencias que delimitan los grupos funcionales y también las pequeñas diferencias que se ignoran en los grupos, por lo que ambas pueden ser medidas continuas de la diversidad funcional. Sin embargo, existen varios problemas con el índice de diversidad funcional DAF, sobre todo cuando se incluye la abundancia (Petchey *et al.* 2004; Mason *et al.* 2005).

Los índices de diversidad funcional deben formularse a partir de dos principios; primero la adición de una especie que es funcionalmente diferente a las especies presentes debe aumentar o al menos no disminuir la diversidad funcional. Esta propiedad se conoce como monotonidad. Segundo la adición de una especie no debe modificar la diversidad funcional si la especie es funcionalmente idéntica a otra especie ya presente, la cual se conoce como hermanamiento. La DAF como la plantearon originalmente Walker *et al.* (1999) viola el principio de hermanamiento (Ricotta 2005; Petchey and Gaston 2006; Schmera *et al.* 2007).

Schmera *et al.* (2007) propone una diversidad de atributos funcionales modificada DAFM con el fin de satisfacer las propiedades de monotonidad y hermanamiento. Además, la diversidad DAFM, al medir la dispersión de las especies en un espacio de n atributos funcionales, permite comparar los valores obtenidos de diferentes comunidades siempre y cuando los atributos sean los mismos. A diferencia de la diversidad DAF, en la diversidad DAFM las especies que son funcionalmente idénticas se agrupan en unidades funcionales. Este índice no es tan sensitivo al número de especies colectadas como lo es DAF, por lo cual la DAFM puede ser más útil cuando se realizan trabajos de campo para disminuir el efecto del esfuerzo de muestreo y, cuando se busca comparar sitios con riquezas diferentes, ya que el resultado obtenido de diversidad funcional, será una función de la diferencia en los atributos funcionales y no de la diferencia en la riqueza de especies (Petchey *et al.* 2004; Petchey and Gaston 2006; Schmera *et al.* 2007).

Algunos estudios han abordado el concepto de diversidad funcional donde se muestra la relación de las plantas con procesos del ecosistema. Tilman *et al.* (1997b) realizaron un experimento en pastizales donde evaluaron el efecto de la diversidad de especies (definido como el número de especies de

plantas), la diversidad funcional (definido como el número de grupos funcionales) y la composición funcional (definido como cuáles grupos funcionales) en seis variables dentro de los procesos de un ecosistema (productividad, porcentaje de N vegetal, total de N vegetal, cantidad de amonio y nitrato en el suelo). En este estudio encontraron que la composición y diversidad funcional fueron significativamente determinantes en los procesos del ecosistema. Esto sugiere que el número de roles funcionales diferentes representados en un ecosistema pueden ser factores más determinantes en los procesos que el número de especies *per se* (Tilman *et al.* 1997b). Sutton-Grier (2008) examinó la relación entre procesos del suelo y la diversidad funcional vegetal, comparando la importancia de los atributos vegetales y la diversidad funcional (DF) de las plantas en dos ciclos de N del suelo; biomasa de N y potencial de desnitrificación, en un humedal boscoso restaurado ubicado en Carolina del Norte. Por medio de una regresión múltiple lineal encontró que la DF no tenía efecto sobre la biomasa de N y sí estaba relacionada, aunque no significativamente con la desnitrificación. Esto sugiere que las plantas parecen tener mayor efecto sobre estos procesos mediante los atributos que expresan, es decir, que el promedio de los atributos funcionales de las plantas podría ser igual o más importante para las funciones de un ecosistema que la diversidad funcional (Sutton-Grier 2008). Walker *et al.* (1999) realizaron un estudio para probar la hipótesis de resiliencia, la cual dice que cuando las especies dominantes disminuyen, la función de un ecosistema es mantenida por las especies menores que son funcionalmente equivalentes. Para probar esta hipótesis identificaron cinco atributos funcionales de las plantas que determinan el flujo de carbono y agua (altura, biomasa, área foliar específica, longevidad y calidad de la hojarasca), asignando valores para cada atributo funcional a cada especie de gramínea, en un sitio con bajo pastoreo y otro sitio con alto pastoreo, ubicados en Australia. Se encontró que en la comunidad de plantas del sitio con bajo nivel de pastoreo, las especies dominantes fueron

funcionalmente más disimilares entre sí y las especies funcionalmente similares fueron menores, por lo cual sus resultados apoyan la hipótesis de resiliencia y dan evidencia de que la similaridad funcional (entre especies dominantes y menores y, entre especies menores) puede ser tan importante en asegurar la persistencia (resiliencia) de la función de un ecosistema bajo condiciones ambientales cambiantes como la diversidad funcional.

Se han realizado varios estudios relacionados con la clasificación de tipos funcionales de plantas, especialmente en Argentina. Golluscio y Sala (1993) realizaron un trabajo para conocer los principales atributos que determinan las estrategias de plantas forbias (herbáceas no gramíneas), distinguir tipos funcionales entre estas especies, los atributos ecológicos que sirven para distinguir estos tipos funcionales y la significancia ecológica de tales asociaciones, en una comunidad de pastizales arbustivos en la Patagonia, Argentina. Identificaron cuatro grupos funcionales de acuerdo con atributos fenológicos y morfológicos: especies mesofíticas con raíces someras, especies no mesofíticas con raíces someras, especies perennes con raíces profundas y especies deciduas con raíces profundas. Los principales atributos que permitieron diferenciar estos grupos fueron la fecha en la que el crecimiento estacional finalizaba, la profundidad de la raíz, la distancia entre brotes de la misma planta y el grado de mesofitismo. Díaz y Cabido (1997) desarrollaron un estudio cuyo objetivo fue identificar los patrones de asociación entre atributos de las plantas en la flora local del centro occidental de Argentina, y explorar las posibles consecuencias de estos patrones sobre el funcionamiento del ecosistema. Encontraron que una alta inversión en la fotosíntesis, un crecimiento rápido y una corta longevidad de las hojas fueron los atributos dominantes de las plantas en pastizales montañosos, por lo cual predicen que a nivel del ecosistema habrá un máximo volumen de biomasa, productividad y ciclo de nutrientes, y sólo una moderada capacidad de captación de C y de agua en la rizósfera. Mientras que las plantas en

bosques y bosques arbustivos estuvieron dominadas por plantas grandes, con longevidad larga de las hojas y raíces profundas, que coexisten con plantas pequeñas, de corta longevidad y raíces someras. Urcelay y Battistella (2007) encontraron una relación entre tipos funcionales de plantas y la colonización micorrícica arbuscular en el arbustal serrano del centro de Argentina. Los resultados encontrados sugieren que la combinación de caracteres, arquitectura radical y asignación de carbono en herbáceas influye en la colonización por hongos micorrícicos arbusculares.

A pesar de los diferentes estudios que se han realizado sobre diversidad funcional no existe un estudio donde se evalúe la diversidad funcional de plantas en sistemas agrícolas diferentes a pastizales, particularmente para el café donde no se ha abordado este enfoque, tanto a nivel nacional como internacional. En Colombia se han realizado pocos estudios relacionados con diversidad funcional y no existe ningún trabajo en diversidad funcional de plantas. La mayoría de los estudios se basan en el concepto de grupos funcionales. Varela *et al.* (2007) realizaron un estudio para determinar la importancia de los grupos funcionales de la fauna edáfica sobre la descomposición de hojarasca en un bosque altoandino, encontrando que el papel de la edafofauna en la descomposición de este bosque podría ser menos importante que dicho proceso en bosques de tierras bajas. Existen algunos estudios sobre grupos funcionales de microorganismos. Aguilera *et al.* (2003) buscaron determinar la influencia de la cobertura vegetal sobre la abundancia y diversidad de dos grupos funcionales; bacterias proteolíticas y celulolíticas, en cuatro tipos de cobertura vegetal; cafetal con sombra, cafetal sin sombra, bosque de guadua y bosque húmedo andino, en el departamento del Quindío. En este trabajo encontraron que no hubo diferencias en la riqueza ni en la diversidad de estos grupos funcionales entre las coberturas. Además encontraron que el cafetal sin sombra era más parecido al bosque con respecto a las bacterias celulolíticas. Santos-Gutiérrez (2007) realizó un

trabajo con el fin de determinar si el sistema de cultivo de café (café con y sin sombrero) y la época climática (seca y húmeda) tenían efecto sobre la abundancia de dos grupos funcionales de bacterias; bacterias fijadoras de N (BFN) y solubilizadoras de fósforo (BFS), pero no se encontró un efecto del sistema y tampoco de la época sobre la abundancia de estos grupos. Sáenz (2006) realizó un estudio con estos mismos grupos funcionales (BFN y BFS) en suelos afectados por incendios forestales en el municipio de Suesca, con el fin de conocer el impacto de este disturbio sobre la abundancia y actividad de dichos grupos funcionales, encontrando una disminución en la abundancia de BFN y BFS.

2.3 Efecto de la diversidad funcional de plantas en procesos del suelo

Existen ciertos atributos de las plantas que son relevantes para el funcionamiento del ecosistema y que además son claves para evaluar la respuesta funcional de la vegetación frente a los cambios en la intensidad en el uso del paisaje y el efecto de determinado disturbio (Petchey and Gaston 2006). Los atributos de interés son aquellos que determinan la forma en que las plantas influyen en el funcionamiento de un ecosistema como la tasa de crecimiento, la tasa de transpiración y la liberación de nutrientes; estos se conocen como atributos funcionales duros. Otro tipo de atributos son los atributos blandos que están relacionados con los atributos duros (Díaz *et al.* 2002; Walker and Langridge 2002; Cousins and Lindborg 2004).

Algunos atributos blandos son el área foliar, el área foliar específica (AFE), el grosor de la hoja, la altura y cobertura de la planta. El área foliar tiene consecuencias importantes para el balance energético e hídrico de la hoja y, su variación puede estar relacionada con la escasez de nutrientes y la perturbación (Cornelissen *et al.* 2003). Un mayor área foliar está asociado con tasas fotosintéticas altas por unidad de área, debido a la alta

acumulación de componentes fotosintéticos. Las plantas con hojas grandes son un componente importante de la vegetación en climas donde la temperatura y la radiación solar son altas (Niinemets 2001).

El grosor y el AFE son usados como atributos funcionales debido a la facilidad en su medición y porque están relacionados con la tasa de crecimiento de la planta. Además estos atributos han sido identificados como claves en las relaciones planta-funcionamiento del ecosistema (Walker *et al.* 1999; Cortez *et al.* 2007).

Los atributos a ser incluidos en la diversidad funcional varían de acuerdo con el proceso de interés; por ejemplo, si el proceso es la productividad los atributos pueden ser aquellos que están relacionados con la captación de recursos como el área foliar específica (Sutton-Grier 2008). El área foliar específica (AFE) es la superficie de la hoja que captura luz por unidad de masa seca o la relación de área foliar por unidad de masa. Existe una estrecha asociación entre este atributo y el potencial de crecimiento de las plantas. El AFE de una planta está en muchos casos correlacionado de manera positiva con su tasa de crecimiento potencial relativa o con la tasa máxima fotosintética. Las especies con una tasa rápida de crecimiento tienden a tener un AFE alto, mientras que las especies con tasas lentas de crecimiento tienen un AFE bajo. Una alta producción de nitrógeno está fuertemente relacionada con un alto AFE; las comunidades con un AFE alto proveen hojarasca rica en N y pobre en hemicelulosa, la cual se decompone rápidamente, al contrario de las comunidades con un AFE bajo que proveen una hojarasca pobre en N y rica en hemicelulosa, la cual se descompone con mayor lentitud, por lo cual, las hojas con un AFE alto son más productivas (Wilson *et al.* 1999; Cornelissen *et al.* 2003; Prior *et al.* 2003; White and Montes 2005; Cornelissen *et al.* 2006; Cortez *et al.* 2007; Milla *et al.* 2008).

Los atributos funcionales de las hojas como el grosor, el área foliar y el AFE están relacionados con respuestas al clima, a la concentración de CO₂, a los recursos del suelo y a la perturbación (Lavorel and Garnier 2002; Cornelissen *et al.* 2003).

Finalmente la altura de la planta que es la distancia entre el tejido fotosintético superior y el suelo, expresada en metros está asociada con la competencia por la luz, la fecundidad de la planta y con los intervalos de tiempo entre disturbios en los que las plantas pueden crecer. La altura es también un atributo que está relacionado con la arquitectura de la planta y que tiene respuesta a la perturbación (Walker *et al.* 1999; Lavorel and Garnier 2002; Cornelissen *et al.* 2003).

Sin embargo hay que ser cuidadoso cuando se mide la diversidad funcional usando múltiples atributos; incluir atributos que estén correlacionados puede resultar en valores altos o bajos de la diversidad funcional, por ejemplo el AFE y el grosor de la hoja tienden a estar relacionados negativamente ya que dependen del mismo aspecto de la morfología de la hoja (Mason *et al.* 2005).

Por otra parte las plantas son un componente del suelo que influye en los procesos que se dan en este. El suelo es un sustrato bien estructurado y dinámico que sirve como hábitat para cientos de organismos, cada uno de estos con un importante papel en la viabilidad del suelo para producir suficiente alimento, absorber contaminantes, mantener los ciclos hidrológicos y otros servicios del ecosistema. Young *et al.* (1998) definen el suelo como una estructura dinámica en la cual la ecología de la biota del suelo tiene lugar a través de un amplio rango de escalas. Las actividades e interacciones de estos organismos conducen, al menos, a una parte de las dinámicas de los cambios estructurales y del desarrollo del los suelos (Young *et al.* 1998).

Los organismos que componen la biota del suelo son codependientes; los componentes sobre y bajo tierra de los ecosistemas terrestres dependen uno del otro; las plantas (productores) proveen un recurso de carbono para la biota (descomponedores) y estos descomponen la materia orgánica y liberan nutrientes necesarios para el crecimiento de las plantas (Porazinska *et al.* 2003). Los organismos que se encuentran dentro de las cadenas alimenticias del suelo están involucrados en procesos de descomposición y mineralización de nutrientes. En particular la abundancia, actividad y composición de las comunidades de descomponedores varían de acuerdo con las diferentes especies de plantas presentes y la cantidad de hojarasca, ya que existe una relación proporcional entre la hojarasca y la biomasa microbiana y la respiración del suelo (Porazinska *et al.* 2003; Colberg 2007). Además, las plantas son la fuente primaria de carbono presente en el suelo; el CO₂ fijado mediante la fotosíntesis se transfiere a al suelo a través de la hojarasca, raíces y exudados (Colberg 2007).

Las reducciones en la biota del suelo son negativas ya que los organismos del suelo y la diversidad de plantas son componentes necesarios para el reciclaje de nutrientes y el balance adecuado de materia orgánica para tener un suelo productivo y ecológicamente balanceado. La alteración en la composición, productividad y distribución de las plantas en una comunidad afecta la calidad y cantidad de carbono que se transfiere al suelo (Colberg 2007). Las plantas como un componente fundamental de la biota del suelo difieren en los efectos que estas pueden tener sobre la estructura y función de un ecosistema (Altieri 1999; Eviner and Chapin 2003).

Las plantas han sido reconocidas durante mucho tiempo como reguladores claves en la formación del suelo; además, influyen en la estructura y los procesos del suelo durante la sucesión primaria. Muchas de las propiedades del suelo están influenciadas por las plantas y son también importantes para

la supervivencia y el crecimiento de las mismas (Breemen and Finzi 1998; Eviner and Chapin 2003).

Las plantas pueden tener numerosos efectos sobre la estructura física y las propiedades químicas del suelo, ya que juegan un papel importante sobre algunas características del suelo como el pH, la reducción, la salinidad, la capacidad de intercambio catiónico y la capacidad de retención de agua (Eviner and Chapin 2003; Quested *et al.* 2007). Las plantas pueden acidificar el suelo hasta en dos unidades de pH mediante la liberación de ácidos orgánicos en exudados y la captación de cationes por las raíces (Porazinska *et al.* 2003). Algunas especies de plantas mantienen altos potenciales de reducción al transportar oxígeno desde los brotes hacia las raíces. Los insumos de la materia orgánica son el mecanismo primario por el cual las plantas modifican la capacidad de intercambio catiónico (Porazinska *et al.* 2003). Las plantas afectan la dinámica del agua mediante la disponibilidad de agua en las zonas de las raíces y el flujo de corriente; también influyen sobre las rutas y el destino de la precipitación. Además ayudan a prevenir múltiples tipos de erosión, ya que estas mejoran la cohesión del suelo mediante las relaciones raíz-suelo (Eviner and Chapin 2003; Porazinska *et al.* 2003).

Además de ser claves en la formación de los suelos, las plantas pueden ser consideradas como ingenieros del ecosistema, ya que regulan la disponibilidad de recursos mediante el cambio de los estados físicos de los materiales bióticos y abióticos, llevando a la modificación, mantenimiento o creación de hábitats (Breemen and Finzi 1998).

Las plantas no sólo afectan las propiedades químicas y físicas del suelo, sino que también la diversidad de estas especies juega un papel importante en la relación con la biota del suelo. Una pérdida en la diversidad de las plantas ocasiona una reducción en la biomasa vegetal y tiene un fuerte efecto sobre

la comunidad de descomponedores (Spehn *et al.* 2000; Quested *et al.* 2007). Esto puede llevar a una disminución en la biomasa microbiana ya que las fuentes de carbono orgánico limitan la actividad microbiana en la mayoría de ecosistemas terrestres. Como consecuencia la mesofauna (que depende de las bacterias) y la macrofauna pueden disminuir por la escasez de alimento. En un estudio realizado por Spehn *et al.* (2000), se encontró que los organismos heterótrofos del suelo también son afectados negativamente por una disminución en la diversidad de plantas. Se ha demostrado claramente que tanto la biomasa total como la biomasa sobre el suelo aumentan a medida que aumenta el número de especies y de grupos funcionales (Tilman 2001).

Recientes hallazgos de trabajos experimentales indican una relación positiva entre la diversidad funcional de plantas y los procesos del ecosistema, sobre todo en los procesos que ocurren sobre el suelo (Díaz and Cabido 2001; Lavorel and Garnier 2002). El número de especies por sí solo no es suficiente y parece no tener importancia en los procesos del suelo, mientras que la diversidad funcional de las comunidades del suelo puede afectar y explicar los procesos ecosistémicos (Heemsbergen *et al.* 2004). Además, la riqueza de especies parece no ser un factor determinante en la descomposición y las respuestas en este proceso deben ser atribuidas a características funcionales de las plantas (Colberg 2007). La calidad y cantidad del recurso, así como varios atributos funcionales de las plantas determinan de manera total o parcial la estructura de las comunidades de organismos del suelo y la efectividad de los procesos ecosistémicos que estas median (Porazinska *et al.* 2003). Además se ha encontrado que los atributos funcionales de las plantas tienen una mayor influencia sobre el patrón espacial del recurso y la actividad de los organismos del suelo (Eviner and Chapin 2003).

Entender los efectos que tienen las plantas sobre los procesos ecosistémicos, en especial sobre los procesos del suelo, es de gran importancia para predecir las consecuencias de los cambios ambientales ya que cambios en la vegetación pueden causar cambios de gran magnitud en el ecosistema (Díaz and Cabido 2001; Lavorel and Garnier 2002; Eviner and Chapin 2003). Un entendimiento profundo de los múltiples efectos funcionales de las plantas en un ecosistema puede ser también una herramienta para el manejo del paisaje como la restauración, la bioremediación y la agricultura sostenible. Para esto se hace necesario un acercamiento a las relaciones de los atributos de las plantas y los procesos ecosistémicos que incluyan patrones de productividad y del ciclaje de nutrientes (Garnier *et al.* 2001; Craine *et al.* 2002; Eviner and Chapin 2003).

3. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN

3.1 Formulación del problema

La actividad agrícola ha tenido un impacto negativo sobre la diversidad y los ecosistemas, ya que está asociada con la destrucción y simplificación de los sistemas naturales, alterando su estructura y funcionamiento (Pimentel *et al.* 1992; Vitousek *et al.* 1997; Altieri 1999). El café es uno de los productos agrícolas de mayor importancia económica en el mercado internacional. En Colombia cerca de unas 880.000 ha de tierra corresponden a plantaciones de café (FAOSTAT 2005).

Los cafetales con sombrío son un tipo de sistema agroforestal donde se mantiene parte de la cobertura vegetal; estos sistemas presentan ambientes estables los cuales sirven como refugio para la biota. A diferencia de los cafetales con sombrío, los cafetales sin sombra son sistemas donde se elimina la cobertura vegetal en su totalidad, lo cual tiene como consecuencia

una pérdida de recursos y disminución de la diversidad en los sistemas, perdiendo también su capacidad de autosostenerse. Los cafetales sin sombra están asociados con una alta intensidad de cultivo y simplificación biológica (Pimentel *et al.* 1992; Perfecto *et al.* 1996; Altieri 1999).

Los cafetales con sombra y los cafetales sin sombra son sistemas con condiciones ambientales muy diferentes, por lo cual la diversidad taxonómica y funcional de grupos como los artrópodos, mamíferos, aves, reptiles y anfibios también es diferente; sin embargo, se desconoce el efecto de estos sistemas sobre la diversidad funcional de plantas. Evaluar las diferencias en la diversidad funcional puede ser un indicador del funcionamiento y los procesos ecosistémicos en cada uno de estos sistemas, ya que la diversidad funcional es una posible herramienta para predecir las consecuencias funcionales de los cambios bióticos causados por la actividad humana. En especial la diversidad funcional de plantas puede afectar y explicar los procesos ecosistémicos; cambios en la estructura vegetal pueden causar cambios de gran magnitud en el ecosistema sobre todo cambios en la formación, estructura y procesos del suelo (Díaz and Cabido 2001; Tilman 2001; Eviner and Chapin 2003; Petchey and Gaston 2006). Por lo anterior es necesario realizar estudios sobre las variaciones de la diversidad funcional de plantas en áreas no conservadas donde la intensidad de cultivo es muy alta, es decir, en áreas intervenidas donde se ha removido gran parte de la cobertura boscosa con fines agrícolas, como es el caso de los sistemas para el cultivo del café.

3.2 Justificación

El café es un producto agrícola de gran importancia para la economía nacional e internacional. El departamento del Quindío, en Colombia, es una de las principales regiones productoras de café en donde los sistemas

cafeteros son una fuente de ingresos para los habitantes de la región. Los cafetales con sombra han sido propuestos como una estrategia de conservación, que permiten a su vez la autosostenibilidad de estos sistemas agrícolas. Por esto es necesario realizar estudios donde no sólo se evalúe la diversidad taxonómica asociada a estos sistemas, sino también la diversidad funcional, ya que esta última está relacionada con los atributos de las especies que tienen efecto sobre los procesos de un ecosistema. El uso de la diversidad funcional de plantas, en vez de la taxonómica, permite entender el funcionamiento de los sistemas cafeteros (cafetales con y sin sombra) que son de gran importancia económica en el país. Evaluar el funcionamiento de estos sistemas mediante la diversidad funcional de plantas nos puede indicar cuál es la forma más adecuada de cultivar café con sostenibilidad y funcionalidad a largo plazo, lo cual se reflejara también en la economía y calidad de vida de los cafeteros.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Evaluar la diversidad funcional de plantas asociada a los sistemas de cultivo de café en la zona cafetera de Colombia, departamento de Quindío.

4.2 Objetivos específicos

- Medir los atributos funcionales cobertura foliar, altura de la planta, área foliar, área foliar específica y grosor de la hoja de la plantas colectadas en dos intensidades de cultivo de café (cafetal sin sombra y cafetal con sombra) y un control (bosque).

- Comparar la diversidad funcional de plantas en dos intensidades de cultivo y un control (cafetal sin sombra (SS), cafetal con sombra (CS) y bosque (B)).

5. HIPÓTESIS Y PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

5.1 Preguntas de investigación, hipótesis y predicciones

1. ¿Cuáles son los valores promedio de los atributos funcionales cobertura foliar, altura de la planta, área foliar, área foliar específica y grosor de la hoja de las plantas en dos sistemas de cultivo del café y en el bosque?

2. ¿Varía la diversidad funcional de plantas en dos sistemas de cultivo de café (cafetal sin sombra y cafetal con sombra) con respecto al control (bosque)?

H: Los cafetales sin sombra se caracterizan por la eliminación total de la cobertura arbórea y están asociados a una simplificación biológica y a una alta intensidad de cultivo, mientras que los cafetales con sombra son ambientes más estables y similares a los bosques donde se mantiene parte de la estructura vegetal, por lo cual habrá una variación en la diversidad funcional de plantas entre las dos intensidades de cultivo y el bosque.

P: Los valores de los índices de diversidad funcional (DAF y DAFM) al igual que los atributos funcionales cobertura foliar, altura de la planta, área foliar, área foliar específica y grosor de la hoja de las plantas en el cafetal sin sombra serán diferentes a los valores de diversidad funcional y a los atributos funcionales de las plantas en el cafetal con sombra y del bosque.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

Se seleccionaron tres fincas con cafetal sin sombra, tres fincas con cafetal con sombra y tres fragmentos de bosque en tres municipios (Alcalá, Montenegro y Quimbaya) del departamento del Quindío, Colombia, en la región biogeográfica que corresponde a bosques montanos (Olson *et al.* 2001). Los bosques de este estudio se encuentran dentro de la clasificación de bosques tropicales submontanos o subandinos (Hernández y Sánchez 1992; Márquez 2003). El manejo y la ubicación de las fincas dónde se realizó el estudio se observan en la Tabla 1. Las zonas de estudio estuvieron ubicadas entre los 1.100 y los 1.700 m, con suelos que van desde pedregosos y arenosos, hasta francos y arcillosos, ácidos con un pH promedio que va desde 5.4 a 5.7. La temperatura anual promedio es de 20°C y la humedad relativa es de 80% (FAOSTAT 2005; Cenicafé 2008). La precipitación promedio es de 1691 mm/año con dos períodos secos (diciembre a febrero y junio a agosto) y dos lluviosos (marzo a mayo y septiembre a noviembre). La mayor parte del territorio presenta una topografía quebrada y montañosa, perteneciente a las vertientes altas de la cordillera Central (Cenicafé 2008).

Tabla 1. Localización y manejo de los sistemas muestreados.

Municipio	Finca	Altitud (m)	Coordenadas geográficas	Sistema	Variedad café	Edad del cultivo	Fertilización
Alcalá	Buenos Aires La Platanera	1.290	4°40'14.9"N - 75°45'46.6"W	Café monocultivo	Catimor	4	Inorgánico
Alcalá	El Descanso	1.290	4°41'7.3"N – 75°45'10.4"W	Café monocultivo	Colombia	3	Inorgánico
Alcalá	La Aldea	1.290	4° 39'41,4"N - 75°43'31,7"W	Café monocultivo	Caturro y Colombia	5	Inorgánico
Alcalá	El Bolsillo	1.295	4°39'20,4"N - 75°46'31,2"W	Café con sombrío	Colombia	4	Inorgánico
Alcalá	Buenos Aires	1.633	4°39'27,6"N - 75°43'01,8"W	Café con sombrío	Colombia	5	Inorgánico
Alcalá	El Descanso	1.290	4°41'7.3"N – 75°45'10.4"W	Café con sombrío	Colombia	3	Inorgánico
Montenegro	La Ilusión	1.171	4°32'12,1"N - 75°51'58,3"W	Bosque	-	-	-
Alcalá	Lusitania	1.290	4°41'48"N – 75°50'18.9"W	Bosque	-	-	-
Quimbaya	Veraguas	1.157	4°34'31,4"N - 75°51'38,3"W	Bosque	-	-	-

6.2 Diseño de la investigación

Esta investigación fue un muestreo de unidades donde el factor de diseño fue la intensidad de cultivo con tres niveles: cafetal sin sombrío, cafetal con sombrío y bosque. La variable de respuesta fue la diversidad funcional de plantas en cada uno de los niveles del factor de diseño antes mencionados. La unidad de muestreo al igual que la unidad de respuesta fue cada una de las parcelas de 100 m² que se ubicaron dentro de cada una de las fincas.

6.2.1 Población de estudio y muestra

La población de estudio fue el conjunto de plantas presente en las fincas cafeteras del departamento del Quindío, y la muestra el grupo de plantas que fueron muestreadas en cada área en las fincas cafeteras de Veraguas, La Ilusión, Lusitana, El Descanso, Buenos Aires, El Bolsillo, La Aldea, El Descanso y Buenos Aires La Platanera del Quindío.

6.2.2 Variables de estudio

Las variables que corresponden a los atributos funcionales de las plantas a partir de las cuales se obtuvo la diversidad funcional fueron: área de cobertura foliar, altura de las plantas, área, área foliar específica y grosor de la hoja. Estas variables se escogieron mediante la calibración de caracteres, el cual es un sistema bien aceptado donde con base en la literatura se identifican atributos que tienen importancia ecológica, son fáciles de medir, y proveen información indirecta sobre procesos ecofisiológicos, conocidos como caracteres blandos (Díaz *et al.* 2002; Walker and Langridge 2002; Petchey and Gaston 2006).

6.3 Recolección de la información

La medición de atributos funcionales de las plantas se dividió en cuatro pasos: toma de muestras en campo, medición de atributos en laboratorio, revisión de literatura y cálculo del índice de diversidad funcional de acuerdo con lo propuesto por Díaz y Cabido (1997).

En cada finca se realizó un muestreo estableciendo tres parcelas de 7,07 x 14,14 m, separadas a una distancia mínima de 70 m. En cada parcela se colectaron todas las plantas con una altura mayor a los 10 cm. Los individuos colectados fueron prensados y marcados en hojas de papel periódico; a cada prensa se le agregaron cerca de 200 ml de alcohol y fueron selladas en bolsas de plástico para ser transportadas al laboratorio. En el laboratorio las muestras fueron puestas a secar en un horno eléctrico a 60°C durante tres días. Se determinaron hasta familia con la ayuda de expertos y con base en el libro guía para las familias y géneros de plantas (Gentry 1993), y luego se realizaron las medidas de los atributos funcionales para cada individuo.

En campo se midieron los atributos funcionales de las plantas que se citan a continuación:

El área de cobertura foliar se midió en campo como el área que ocupa la proyección vertical de la parte aérea de cada planta, con un metro se midió la longitud más larga y la más corta de la parte aérea de la planta. Posteriormente se calculó el área de cobertura foliar por medio de la fórmula del área de una elipse:

$$A = \pi r_1 r_2$$

Los datos fueron agrupados en categorías de 0-20, 20-40, 40-60, 60-80 y mayores a 80 m² (Walker and Langridge 2002).

La altura de cada planta se midió en campo con una vara telescópica de 8 m de largo. Para los árboles que midieron más de 8 m se usó un clinómetro y se calculó la altura con una fórmula trigonométrica. Luego los datos fueron agrupados en las siguientes categorías: menores a 1, de 1 a 3, de 3 a 5, de 5 a 7 y mayores a 7 m (Díaz and Cabido 1997, Walker and Langridge 2002).

En el laboratorio se midieron los siguientes atributos funcionales de las plantas colectadas:

El área de las hojas se midió escaneando la hoja con un escáner digital marca Epson, y analizando la imagen con el software SigmaScanPro. Los datos para esta variable se agruparon en las siguientes categorías: <50, <250, <1150, <1900 y >1900 cm² (Walker and Langridge 2002).

Para el AFE de las hojas se colectaron al azar de 5 a 10 hojas de cada individuo, las cuales fueron secadas en un horno a 60°C durante 48 horas. Luego se halló el peso seco por medio de una balanza analítica con una precisión de 0,01 g. El AFE fue calculado con base en el promedio de las hojas medidas. Los datos para esta variable se agruparon en las siguientes categorías: <400, 400-800, 800-1200, 1200-1600 y >1600 cm²g⁻¹ (Walker and Langridge 2002).

El grosor de la hoja se midió con un calibrador de 0,001 mm de precisión en tres puntos de cada hoja donde no se encontraran nervaduras. El grosor se calculó como el promedio de las hojas medidas por individuo. Los datos para esta variable se agruparon en categorías de: 0-0,20, 0,21-0,40, 0,41-0,60, 0,61-0,80 y >0,80 mm.

6.4 Análisis de información

6.4.1 Atributos funcionales

A partir de los datos obtenidos se calculó el promedio y el error estándar de cada atributo funcional en cada sistema. Además se hizo una prueba de normalidad de Shapiro Wilks y una prueba de Levene para probar homogeneidad de varianza y, se usó una prueba de Kruskal-Wallis ($\alpha=0,05$) para ver si había diferencias significativas entre los sistemas. Se utilizó una prueba de comparación múltiple a *posteriori* para saber cuál o cuáles sistemas eran los diferentes (Zar 1999). Además se usó una correlación de Spearman entre los atributos AFE y grosor (Mason *et al.* 2005).

6.4.2 Diversidad funcional

Para obtener la diversidad funcional se obtuvo una matriz de los valores y rangos de los atributos (Tabla 2). Esto con el fin de estandarizar los atributos para poder realizar las comparaciones (Walker *et al.* 1999). Después se obtuvo una matriz de atributos funcionales (Tabla 3) y se convirtió en una matriz de distancias ecológicas (Tabla 4) por medio de la fórmula de distancia euclidiana:

$$DE_{jk} = \left[\sum_{i=1}^I (A_{ij} - A_{ik})^2 \right]$$

donde:

A_{ij} y A_{ik} = valores de los atributos de la especie j , k para el atributo i .

I = número total de atributos considerados.

Dado que el número de atributos en este estudio no difiere entre los sitios ni entre los individuos, la distancia Euclidiana es una medida adecuada de las

distancias ecológicas. De otra forma esta medida podría presentar inconvenientes (Walker *et al.* 1999). Finalmente el índice de diversidad funcional se calculó como la suma de la matriz de las distancias (Walker *et al.* 1999; Petchey *et al.* 2002; Schmera 2007).

Tabla 2. Rangos y valores de los atributos funcionales.

Valor Atributo Funcional	Altura de la planta (m)	AFE (cm ² g ⁻¹)	Área de la hoja (cm ²)	Cobertura de la planta (m ²)	Grosor de la hoja (mm)
1	<1	<400	<50	0-20	0-0, 20
2	1-3	400-800	<250	20-40	0, 21-0, 40
3	3-5	800-1200	<1150	40-60	0, 41-0, 60
4	5-7	1200-1600	<1900	60-80	0, 61-0, 80
5	>7	>1600	>1900	>80	>0, 80

Tabla 3. Matriz hipotética de atributos funcionales que se obtiene a partir de la tabla 1.

Especie	Altura	AFE	Área	Cobertura	Grosor
A	1	1	1	1	5
B	2	1	3	1	1
C	1	2	1	2	1
D	4	1	1	1	2

Tabla 4. Matriz hipotética de las distancias ecológicas entre especies obtenida a partir de la tabla 2.

	A	B	C	D
A	0			
B	21	0		
C	18	7	0	
D	18	9	12	0

6.4.2.1 Diversidad de atributos funcionales

Se calculó la diversidad de atributos funcionales (DAF) por medio del método propuesto por Walker *et al.* (1999) a partir de la sumatoria de las distancias ecológicas de las morfoespecies mediante la siguiente fórmula:

$$DAF = \sum_{i=1}^n \sum_{j=i}^n DE_{ij}$$

donde:

n = número de morfoespecies de plantas

DE = distancia ecológica calculada mediante el índice de distancia Euclidiana

Esta ecuación provee una medida de la distancia ecológica entre las morfoespecies, donde a mayor distancia ecológica o mayor disimilitud, mayor diversidad funcional y menor redundancia. Los valores asumidos por cada unidad taxonómica para cada atributo funcional se muestran en la Tabla 2.

También se calculó la diversidad de atributos funcionales modificada (DAFM) a partir de la fórmula de diversidad funcional de Walker *et al.* (1999) modificada por Schmera *et al.* (2007):

$$DAFM = \sum_{h=1}^N \sum_{k=1}^N d_{hk} / N$$

donde:

N = número de unidades funcionales

d_{hk} = disimilaridad entre las unidades funcionales h y k , que es la misma distancia ecológica (DE) de la fórmula de Walker *et al.* (1999), calculada mediante la fórmula de distancia euclidiana.

A diferencia de la fórmula de diversidad funcional de Walker *et al.* (1999) en esta ecuación las especies se combinan en unidades funcionales, ya que las especies que son completamente idénticas en los atributos (Tabla 5) son consideradas como una sola unidad funcional (Tabla 6). Es decir aquellas especies cuya distancia ecológica fue de 0 debido a que presentaron los mismos valores de atributos funcionales fueron consideradas como una sola unidad funcional (Ricotta 2005; Schmera *et al.* 2007).

Tabla 5. Matriz hipotética de atributos funcionales para cuatro especies.

Especie	Altura	AFE	Área	Cobertura	Grosor
A	1	3	1	1	4
B	2	2	2	3	5
C	1	3	1	1	4
D	2	4	5	1	1

Tabla 6. Matriz hipotética de atributos funcionales donde las especies A y C se agrupan en una unidad funcional.

Especie	Altura	AFE	Área	Cobertura	Grosor
(A,C)	1	3	1	1	4
B	2	2	2	3	5
D	2	4	5	1	1

Para cada índice se construyó un histograma de las frecuencias de las distancias ecológicas entre todos los pares de especies colectados y de unidades funcionales en cada uno de los sistemas. Con base en el resultado de estos histogramas y en el método propuesto por Walker *et al.* (1999; 2002) para cada histograma se establecieron tres categorías, de tal forma que las especies funcionalmente similares fueron aquellas con distancias ecológicas entre $0 \geq ED \geq 15$. Las especies que estuvieron tanto cerca de ser funcionalmente similares como de ser funcionalmente disimilares se ubicaron en la siguiente categoría promedio $16 \geq ED \geq 31$ y las funcionalmente disimilares en $ED > 31$.

Se calcularon los intervalos de confianza con un remuestreo usando la técnica de Bootstrap para comparar la diversidad de atributos funcionales en los tres sistemas. Para cada sistema se generaron B=1000 muestras para calcular intervalos de confianza con un 95% de confiabilidad.

7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

7.1 Resultados

Se colectaron un total de 183 morfoespecies clasificadas en 42 familias, las cuales estuvieron distribuidas así: 15 en cafetal sin sombra ubicadas en 7 familias, 48 en cafetal con sombra, en 15 familias y 120 en bosque, en 34 familias (Tabla 7).

Tabla 7. Presencia de familias botánicas encontradas en los tres sistemas: cafetal sin sombra (SS), cafetal con sombra (CS) y bosque (B).

#	Familia	SS	CS	B
1	Actiniaceae			X
2	Apiaceae	x		
3	Araceae		X	X
4	Araliaceae			X
5	Arecaceae			X
6	Aspleniaceae			X
7	Asteraceae		X	
8	Bignoniaceae			X
9	Boraginaceae			X
10	Commelinaceae	x	X	X
11	Compositae	x	X	
12	Costaceae			X
13	Cucurbitaceae		X	

14	Erythroxylaceae			X
15	Euphorbiaceae			X
16	Fabaceae	x		
17	Flacourtiaceae			X
18	Gramínea	x		
19	Heliconiaceae			X
20	Leguminosae			X
21	Malvaceae	x		
22	Marantaceae		X	X
23	Melastomataceae		X	X
24	Mimosaceae		X	X
25	Moraceae			X
26	Myristicaceae			X
27	Myrtaceae			X
28	Olacaceae			X
29	Oxalidaceae		X	
30	Piperaceae		X	X
31	Poaceae		X	X
32	Rubiaceae	x	X	X
33	Sabiaceae			X
34	Siparunaceae			X
35	Solanaceae		X	X
36	Symplocaceae			X
37	Tectariaceae			X
38	Thelypteridaceae		X	X
39	Urticaceae		X	X
40	Verbenaceae			X
41	Violaceae			X
42	Zingiberaceae			X

Los atributos funcionales tuvieron su valor mayor en bosque, luego en cafetal con sombra y el menor valor estuvo en cafetal sin sombra (Tabla 8).

Tabla 8. Promedio y error estándar de los cinco atributos funcionales de las plantas en los tres sistemas; cafetal sin sombra (SS), cafetal con sombra (CS) y bosque (B).

Atributo	Sistema		
	SS	CS	B
Altura (m)	3,4 ± 0,6	7,6 ± 1	16,5 ± 1,1
AFE (cm ² g ⁻¹)	237,35 ± 94,1	275,45 ± 25,6	362,82 ± 33,9
Área foliar (cm ²)	13,49 ± 4,4	107,26 ± 44,2	318,63 ± 53,
Cobertura de la planta (m ²)	1,02 ± 0,5	11,95 ± 5,1	36,25 ± 8,2
Grosor de la hoja (mm)	0,28 ± 0,1	0,36 ± 0	0,49 ± 0

Todos los atributos fueron significativamente diferentes en los tres sistemas (Tabla 9). El área foliar específica (AFE) y la cobertura de la planta fueron mayores en bosque ($P < 0,05$) y no se encontraron diferencias entre los cafetales para estos dos atributos. Aunque el grosor fue significativamente diferente no se encontraron diferencias entre ninguno de los dos sistemas con la prueba de comparación múltiple a *posteriori*.

Tabla 9. Valor del estadístico de prueba y del P para las comparaciones de cada atributo entre los tres sistemas de cultivo y el bosque.

Atributo	Estadístico de la prueba
Altura	$H=42,68, P < 0,05$
AFE	$H=10,09, P < 0,05$
Área foliar	$H=69,37, P < 0,05$
Cobertura de la planta	$H=37,72, P < 0,05$
Grosor de la hoja	$H=13,64, P < 0,05$

Hubo una correlación negativa entre el grosor y el área foliar específica; sin embargo el coeficiente de correlación de Spearman fue muy bajo, por lo cual los dos atributos fueron incluidos dentro del cálculo de la diversidad de atributos funcionales ($r=-0,186$, $n=202$, $p<0,05$).

En cafetal sin sombra la diversidad de atributos funcionales (DAF) fue de 686, en cafetal con sombra fue de 13250 y en bosque tuvo un valor de 96962, la cual fue significativamente diferente entre los tres sistemas, siendo mayor en bosque y menor en cafetal sin sombra (Figura 2).

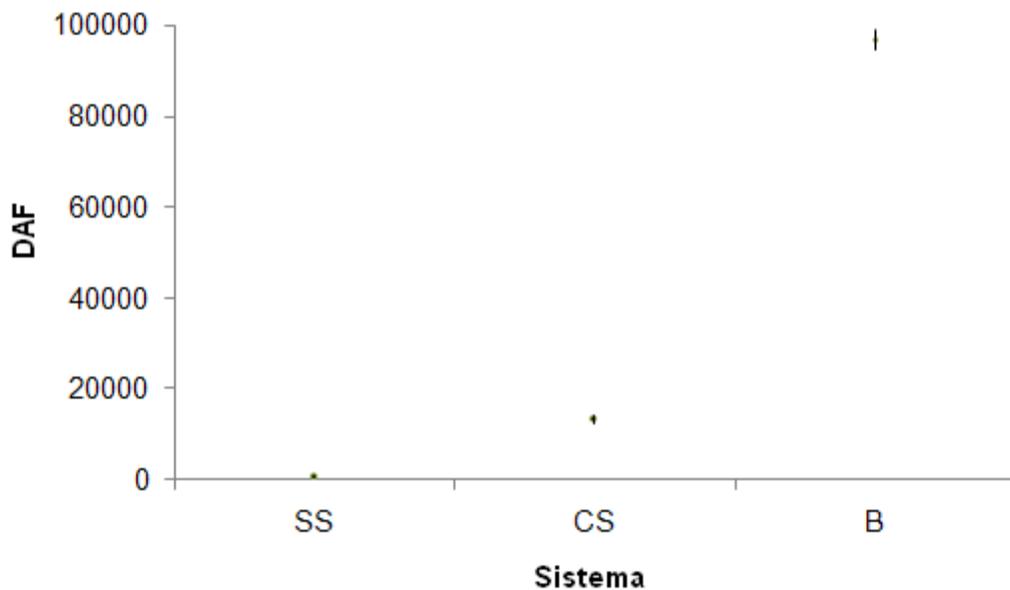


Figura 2. Intervalos de confianza del 95% para la diversidad de atributos funcionales (DAF) en los tres sistemas: cafetal sin sombra (SS), cafetal con sombra (CS) y bosque (B).

En cafetal sin sombra la distancia ecológica promedio de las morfoespecies fue de $6,2\pm 0,6$, en cafetal con sombra fue de $7,7\pm 0,2$ y en bosque la distancia ecológica tuvo un promedio de $11,9\pm 0,1$. La Figura 3 muestra las frecuencias de las distancias ecológicas de todos los pares de morfoespecies de plantas colectadas en cada sistema; a partir de esto se obtuvo el

porcentaje de morfoespecies para cada categoría en cada sistema. El porcentaje de morfoespecies funcionalmente disimilares ($0 \geq ED \geq 15$) fue de 85% en cafetal sin sombra, de 79,4% en cafetal con sombra y de 71,4% en bosque. Para la segunda categoría que corresponde a morfoespecies cerca de la similaridad y disimilaridad ($16 \geq ED \geq 31$) fue de 18,1% en cafetal sin sombra, 13% en cafetal con sombra y 17,6% en bosque. Finalmente el porcentaje de morfoespecies que se encontraron en la categoría funcionalmente disimilares ($ED > 31$) fue de tan sólo un 1% en cafetal sin sombra, de 7,5% en cafetal con sombra y 11% en bosque.

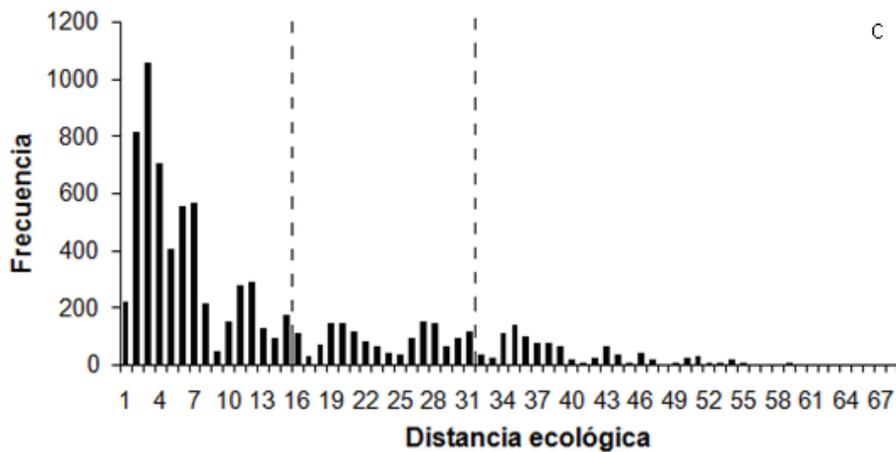
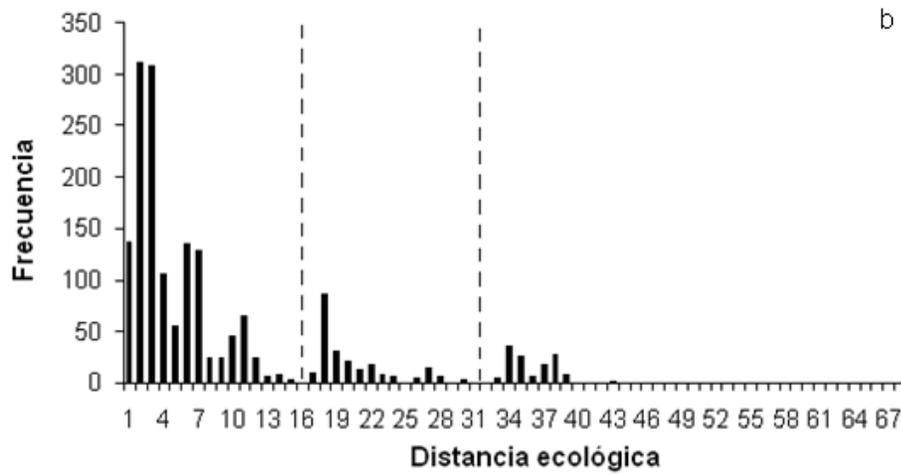
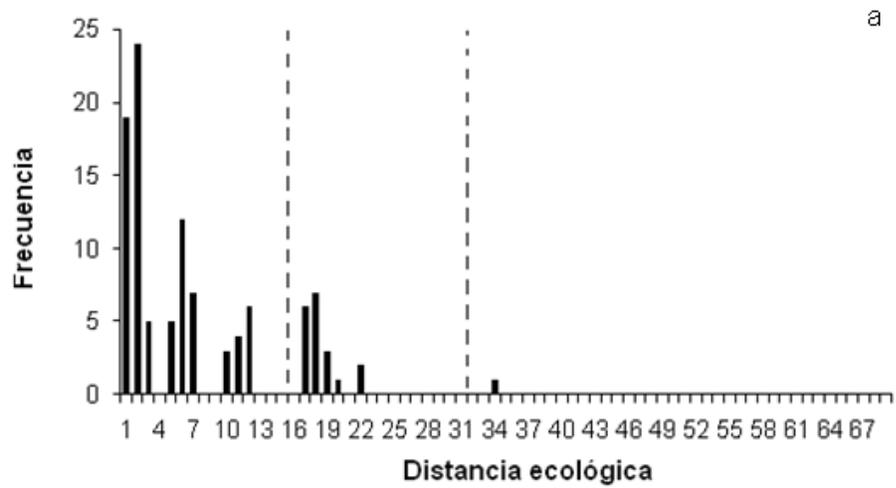


Figura 3. Frecuencias de las distancias ecológicas entre todos los pares de morfoespecies de plantas colectadas en a) cafetal sin sombra, b) cafetal con sombra y c) bosque.

La diversidad de atributos funcionales modificada fue significativamente diferente entre los tres sistemas (Figura 4), siendo menor en cafetal sin sombra, con una DAFM de 30,9 y mayor en bosque donde la DAFM fue de 441,6 en bosque. En cafetal con sombra la DAFM fue de 137,8.

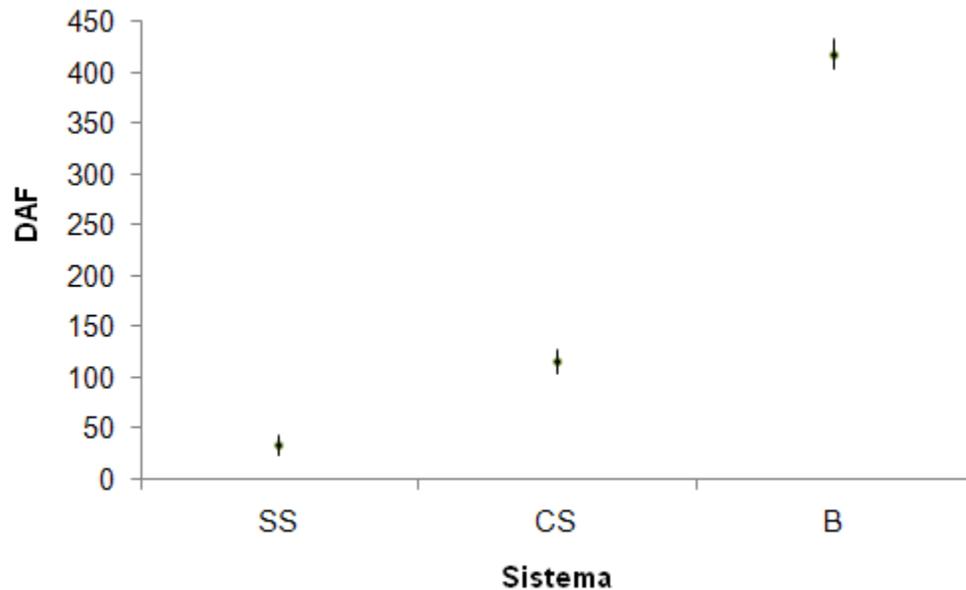


Figura 4. Intervalos de confianza para la diversidad de atributos funcionales modificada (DAFM) en los tres sistemas: cafetal sin sombra (SS), cafetal con sombra (CS) y bosque (B).

En cafetal sin sombra se establecieron 7 unidades funcionales con las 15 morfoespecies colectadas y el promedio de las distancias ecológicas fue de $10,3 \pm 2,2$. Con las 53 morfoespecies colectadas en cafetal con sombra se establecieron 25 unidades funcionales. En este sistema el promedio de las distancias pareadas fue de $11,5 \pm 0,7$. En bosque se encontraron 120 morfoespecies con las cuales se establecieron 60 unidades funcionales. El promedio de las distancias pareadas para este sistema fue de $14,7 \pm 0,3$.

La Figura 5 muestra las frecuencias de las distancias ecológicas entre todos los pares de unidades funcionales en los tres sistemas. Se obtuvo que el porcentaje de unidades que fueron funcionalmente similares ($0 \geq ED \geq 15$) fue de 76,2% en cafetal sin sombra, 68,2% en cafetal con sombra y 60,6% en bosque. El porcentaje de unidades que estuvieron cerca de la similaridad y la disimilaridad ($16 \geq ED \geq 31$) fue de 19% en cafetal sin sombra, 21,7% en cafetal con sombra y 32,7% en bosque. Finalmente el porcentaje de unidades funcionalmente disimilares ($ED > 31$) fue de 4,8% en cafetal sin sombra, 10% cafetal con sombra y 10,2% en bosque ($ED > 31$).

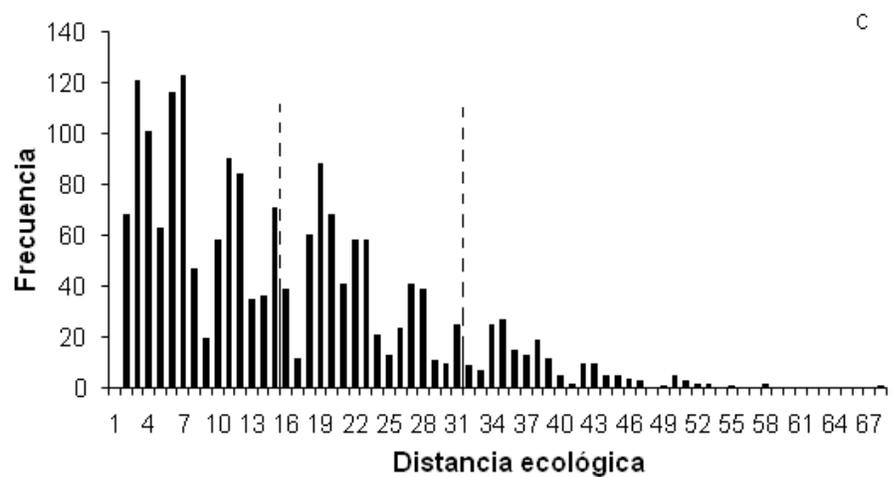
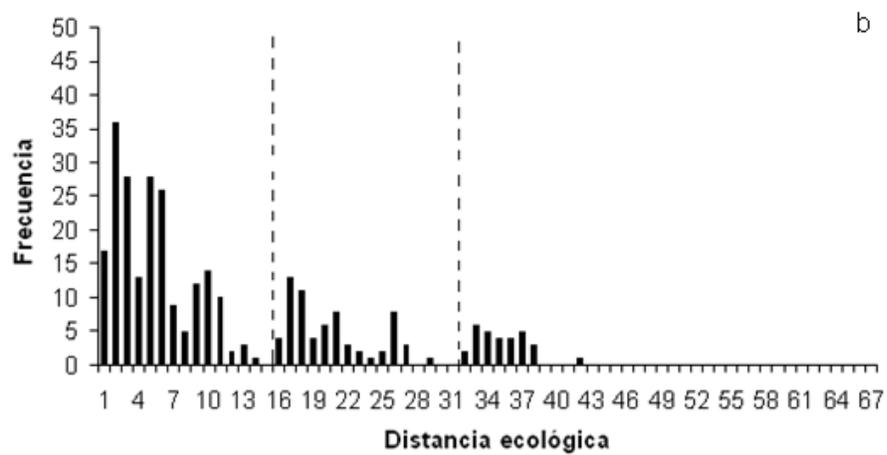
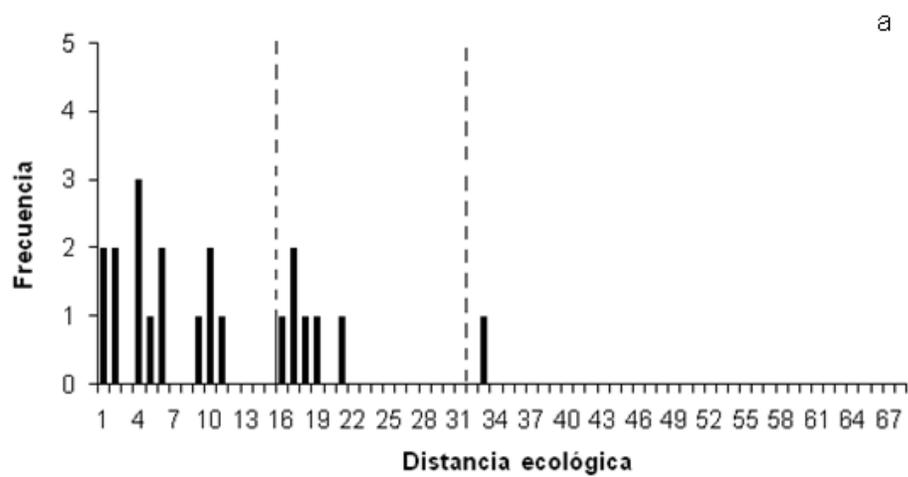


Figura 5. Frecuencias de las distancias ecológicas entre todos los pares de unidades funcionales en a) cafetal sin sombra, b) cafetal con sombra y c) bosque.

7.2 Discusión

Aunque ya hay reportados algunos estudios sobre aspectos taxonómicos de la vegetación en cultivos de café, este es el primero de su índole en Colombia, en el cual el enfoque se centra en la diversidad funcional. Dicho enfoque puede permitir definir la magnitud en que los diferentes sistemas de cultivo de café contribuyen al sostenimiento de la funcionalidad del sistema. Se encontraron un total de 42 familias, donde el sistema con mayor número fue el bosque con 34 familias. En cafetal con sombrío se encontraron 15 familias, correspondientes a 9 y 14 familias menos que el número reportado en dos estudios realizados por Sánchez-Clavijo *et al.* (2007; 2008) en cafetales con sombrío. En el primero, realizado en tres localidades diferentes encontraron 24 familias. En el segundo realizado en paisajes cafeteros de Santander, hallaron 29 familias. Las diferencias en el número de familias encontradas se podrían explicar con base en que las localidades donde se realizaron los estudios fueron diferentes; Cauca, Antioquia y Santander, mientras que este estudio se realizó en el departamento del Quindío. En Santander el café ha sido tradicionalmente cultivado bajo sombríos mucho más densos y diversos que en otras zonas del país, debido a la alta intensidad de las estaciones secas en esta región. Además los cafetales muestreados en este estudio, a diferencia de los muestreados en Sánchez-Clavijo *et al.* (2007; 2008), no son densos, son homogéneos y poco diversos, ya que los diferentes métodos de manejo en los cafetales han llevado a sombríos diferentes.

Los cinco atributos funcionales incluidos en este estudio fueron significativamente diferentes entre los tres sistemas, donde los valores mayores estuvieron en bosque, luego en cafetal con sombra y los valores más bajos se encontraron en cafetal sin sombra. Esto podía esperarse ya que los bosques tienen una mayor riqueza taxonómica de especies

vegetales, por lo que el rango de valores asumidos por los atributos es mucho más amplio, mientras que los cafetales sin sombra son sistemas homogéneos donde la riqueza de especies de plantas es muy baja. La altura fue diferente en los tres sistemas, siendo mayor en bosque y menor en cafetal sin sombrero. El promedio de altura en cafetal con sombrero fue de 7,6 m y de 3,4 m en cafetal sin sombrero. De acuerdo con estos valores se pueden clasificar los dos cafetales como sistemas modernos donde la variedad de plantas es muy baja, siendo el cafetal con sombrero un monocultivo bajo sombra, considerado también como una estructura simple agroforestal y, el cafetal sin sombrero como un monocultivo sin sombra. Los monocultivos bajo sombra incluyendo los cafetales con sombrero muestreados en este estudio involucran la eliminación total de la cobertura vegetal y la introducción de árboles apropiados para generar sombra, en su mayoría leguminosas (*Inga* spp.). Esto quiere decir que tanto cafetales con sombrero como cafetales sin sombrero, al ser sistemas modernos, pasan por un mismo proceso de remoción de la cobertura vegetal (Moguel and Toledo 1999; Genicafé 2008). La altura tuvo su valor más bajo en cafetal sin sombrero, lo cual refleja que son sistemas homogéneos dominados por plantas de café, las cuales son arbustos (Federación Nacional de Cafeteros 2008).

El AFE fue significativamente diferente en los tres sistemas, siendo mayor en bosque y menor en cafetal sin sombrero; sin embargo no se encontraron diferencias en el área foliar específica entre los dos cafetales. Dado que el área foliar específica (AFE) está directamente relacionada con la tasa y el potencial de crecimiento de las plantas, de tal forma que las especies con un AFE alto tienen una tasa rápida de crecimiento, mientras que las especies con un AFE bajo tienen tasas más lentas, esto sugeriría que las plantas del bosque tendrían una tasa de crecimiento más rápida que las plantas de los cafetales, ya que el AFE fue mayor en este sistema. Por lo anterior se podría proponer que el bosque sería el sistema con mayor facilidad para la

recuperación después de un disturbio. Además las comunidades con un AFE alto están relacionadas con una producción alta de N y una hojarasca que se descompone rápidamente. Siendo así el bosque el sistema con mayor productividad, ya que las hojas con un AFE alto son más productivas que las hojas con un AFE bajo (Walker *et al.* 1999; Wilson *et al.* 1999; Cornelissen *et al.* 2003; Prior *et al.* 2003; White and Montes 2005; Cortez *et al.* 2007). Los bosques usados en este estudio corresponden a la clasificación de bosques tropicales montanos, ubicados entre los 1000 y 2000 m de altitud, los cuales se caracterizan por tener una acumulación de materia orgánica en el suelo y productividad primaria elevadas (Márquez 2003). Además se ha registrado que los bosques montanos que se encuentran a una altitud entre los 1000 y los 1700 msnm tienen una productividad medida en términos de producción de hojarasca entre los 4 y 11 Mg/ha-año (Monedero y González 1995; Vargas-Parra y Varela 2007).

El área foliar fue mayor en bosque, por lo cual las plantas además de tener tasas más rápidas de crecimiento que las plantas de los cafetales, también tendrían tasas fotosintéticas más altas, ya que las hojas grandes permiten la exposición de una mayor fracción de la biomasa foliar a la luz, siendo plantas aptas para ambientes donde la irradiación solar es alta (Niinemets 2001).

Se ha planteado que los cafetales con sombrío y sin sombrío son hábitats muy diferentes porque los cafetales con sombrío son sistemas donde se conserva parte de la estructura boscosa natural, a diferencia de los cafetales sin sombra donde se elimina la vegetación en su totalidad (Perfecto *et al.* 1996; Altieri 1999; IDEAM 2001). Sin embargo en este estudio no se encontraron diferencias significativas en la cobertura de las plantas entre los dos cafetales, posiblemente debido a que los cafetales con sombrío muestreados pasaron por un proceso de siembra diferente al empleado en los cafetales con sombra tradicionales. En estos últimos, la siembra se

realiza en los claros del bosque o se elimina sólo la vegetación del sotobosque. Mientras que en los cafetales modernos como los utilizados en este estudio antes de realizar la siembra se elimina la vegetación y se siembran algunos árboles de sombra, en su mayoría árboles del género *Inga* sp. (guamo). Entonces tanto el cafetal con sombra como el cafetal sin sombra muestreados, son hábitats bastante intervenidos que tienen coberturas significativamente menores a las coberturas presentes en los bosques y son muy similares entre sí. Al haber perdido la cobertura de las plantas arbóreas, los cafetales son sistemas que carecen de protección contra los efectos erosivos de la lluvia, el viento y el sol, siendo así ambientes físicos inestables y hostiles para los organismos de diferentes grupos (Altieri 1999; Perfecto *et al.* 1996). Además también se pierde la entrada de una mayor cantidad de hojarasca y con esto una de las principales fuentes de carbono, reduciéndose la tasa de reciclaje del N y otros elementos. Esto tendría como consecuencia una disminución de la biomasa microbiana, del proceso de descomposición de la materia orgánica, del reciclaje de nutrientes y del flujo de materia orgánica, los cuales son necesarios para mantener el suelo productivo y balanceado. Esta pérdida implica el uso intensivo de insumos como fertilizantes químicos para sostener su productividad. Por otra parte la eliminación de la cobertura vegetal resulta en un incremento en el uso de plaguicidas, ya que la diversidad de varios grupos de artrópodos como arañas y hormigas, ambos grupos depredadores, disminuye con la reducción de la vegetación (Perfecto *et al.* 1996; Hooper and Vitousek 1997; Perfecto *et al.* 2003; Porazinska *et al.* 2003; Zak *et al.* 2003; Colberg 2007).

A partir de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis se obtuvo que habían diferencias significativas entre los tres sistemas para el grosor de la hoja, aunque la prueba *a posteriori* estableció que no habían diferencias entre ninguno de los tres sistemas. Esto ocurre algunas veces y se puede explicar

porque el primer análisis es más potente que la segunda prueba (Zar 1999). Debido a que la variación de los atributos funcionales de las hojas, AFE y grosor, está relacionada con una respuesta de la planta al clima y a los recursos del suelo (Lavorel and Garnier 2002; Cornelissen *et al.* 2003), se puede decir que la cobertura vegetal, el clima y los recursos en los cafetales sin sombrero muestreados no son muy diferentes a los de los cafetales con sombrero muestreados. Esto se puede evidenciar con los resultados obtenidos para los atributos funcionales, ya que no se encontraron diferencias en el área foliar específico y la cobertura de la planta entre cafetales sin sombrero y cafetales con sombrero.

De acuerdo con Mason *et al.* (2005) cuando se mide la diversidad funcional a partir de múltiples atributos funcionales no se deben incluir atributos que estén correlacionados entre sí. Por ejemplo el AFE y el grosor de la hoja tienden a estar relacionados negativamente (Mason *et al.* 2005). Aunque la correlación de Spearman mostró que estos atributos estaban correlacionados ($P < 0,05$) el coeficiente de correlación fue muy bajo ($r^2 = -0,186$), por lo cual los dos atributos se incluyeron en el análisis de la diversidad funcional. En todo caso, en las comunidades vegetales las plantas que tienen un AFE alto tienden a tener hojas delgadas, lo que concuerda con el valor negativo obtenido en la correlación, ya que a medida que uno aumenta el otro disminuye (Dingkuhn *et al.* 2001).

La diversidad de atributos funcionales de acuerdo con los dos índices usados en este estudio (DAF y DAFM) fue mayor en bosque y menor en cafetal sin sombra, como podía esperarse. Una mayor diversidad de atributos funcionales puede conducir a un uso más eficiente de los recursos, ya que hay un incremento en la absorción total de recursos por las plantas y se explota una mayor cantidad de estos (Díaz and Cabido 2001; Duffy *et al.* 2001; Petchey and Gaston 2002, Sutton-Grier 2008). Además un mayor uso

del recurso asociado con una alta diversidad reduce la pérdida de nutrientes en un sistema, llevando a un incremento a largo plazo en las reservas de carbono y nutrientes, una menor pérdida de recursos en el ecosistema y un incremento en la producción primaria neta. De acuerdo con lo anterior, el bosque tendría una mayor productividad, en términos de biomasa producida, que los cafetales, dentro de los cuales el cafetal con sombrío sería más productivo que el cafetal sin sombrío (Hooper and Vitousek 1997; Tilman *et al.* 1997a). Según un estudio realizado por Cardona-Calle y Sadeghian (2005) en cafetales del Valle del Cauca y Caldas la producción de materia orgánica en cafetales con sombrío fue 2,5 veces mayor que la cantidad de hojarasca producida en cafetales sin sombrío. Esto concuerda con los resultados de diversidad funcional donde el cafetal con sombra sería más productivo en términos de la producción de biomasa que el cafetal sin sombra. Una mayor productividad en cafetal con sombrío podría explicarse porque las hojas de las plantas de guamo presentes en este sistema se descomponen más lento que las hojas de café, lo que genera una capa o mantillo de hojarasca que incrementa la cantidad de materia orgánica (Cardona-Calle y Sadeghian 2005). Sin embargo la producción de materia orgánica en cafetal con sombra podría no ser tan elevada con respecto a la del cafetal sin sombra, ya que la cobertura de las plantas y el AFE no fueron significativamente diferentes entre estos dos sistemas.

Los índices de diversidad de atributos funcionales son una medida no sólo de la diversidad funcional sino también de la redundancia, de tal forma que un valor más alto de diversidad funcional nos indica que la distancia ecológica, al igual que la disimilaridad es mayor, mientras que la redundancia es menor. El bosque fue el sistema con mayor diversidad funcional, por lo tanto, sería también el sistema con mayor disimilaridad y menor redundancia y, el cafetal sin sombra el sistema con mayor redundancia, en términos de una mayor similitud. Esto es lógico ya que el cafetal sin sombra es un sistema

bastante homogéneo dominado por plantas de café, mientras que el bosque es más heterogéneo en términos de la variedad de especies de plantas allí presentes. Adicionalmente esto concuerda con los porcentajes obtenidos a partir de los histogramas de distancias ecológicas, donde se obtuvo que el porcentaje de especies y/o unidades funcionales funcionalmente disimilares, según los índices DAF y DAFM respectivamente, fue mayor en bosque y menor en cafetal sin sombrío, mientras que el porcentaje de especies funcionalmente similares fue mayor en cafetal sin sombrío. Una mayor diversidad funcional en bosque implica que la complementariedad en el uso de los recursos entre especies, al igual que la funcionalidad es mayor, de tal forma que el bosque sería un sistema más dinámico y estable (Hooper and Vitousek 1997; Petchey and Gaston 2002). Esto significa que una mayor diversidad funcional puede fomentar múltiples funciones ecosistémicas. Además una mayor complementariedad aumenta la probabilidad de que al menos una especie responda de manera diferente a las variaciones y perturbaciones en el ambiente (Walker 1992; Diaz and Cabido 2001; Loreau 2004). Mientras que en cafetales ocurre lo contrario; una menor diversidad funcional implicaría una baja complementariedad, es decir que el uso del recurso en estos sistemas es menos eficiente ya que varias especies estarían usando un mismo recurso de la misma forma, sobre todo en cafetal sin sombrío donde la diversidad funcional fue significativamente menor (Walker *et al.* 1999; Petchey and Gaston 2004; Sutton-Grier 2008).

De acuerdo con los valores obtenidos con los dos índices de diversidad funcional podría decirse, como se podía suponer, que el cafetal sin sombrío es el sistema con mayor redundancia, lo cual concuerda con el porcentaje de especies funcionalmente similares que fue de 85% con el índice DAF y de 76,2% con el índice DAFM, los cuales fueron mayores a los otros sistemas con ambos índices. Si el cafetal sin sombrío tiene una alta redundancia, quiere decir que las especies de plantas en este sistema, al ser más

similares, tendrían mayor probabilidad de que alguna de ellas sobreviviera a un disturbio manteniendo la función del ecosistema, sosteniendo así la resiliencia del sistema; es decir el tiempo de retorno al equilibrio después de un disturbio (Walker 1992; Naeem and Li 1997; Mc Cann 2000; Díaz and Cabido 2001; Loreau 2004). La redundancia en cafetal sin sombrero, a diferencia de la redundancia en los otros dos sistemas, está asociada con una baja variedad y diversidad funcional vegetal ya que la mayoría de plantas en este sistema son especies de café (plantas arbustivas) y gramíneas. Entonces las plantas de este sistema al ser más similares estarían formando tan sólo uno o muy pocos grupos funcionales y esto significaría que la pérdida del grupo funcional tendría un impacto muy grande en el funcionamiento del ecosistema, lo que lo haría un sistema menos estable que el bosque y el cafetal con sombrero, ya que la probabilidad de encontrar especies que respondan diferente ante un cambio en el ambiente es muy baja (Díaz and Cabido 2001). Por otro lado el bosque al tener mayor diversidad es un sistema con mayor estabilidad, ya que una mayor diversidad puede aumentar la probabilidad de que un sistema mantenga un nivel constante de funcionamiento durante cierto tiempo (Naeem and Li 1997). Esto debido a que a mayor diversidad, mayor la probabilidad de que especies funcionalmente similares y disimilares existan, es decir especies redundantes que tienen un papel de importancia estabilizadora contra los cambios en los procesos ecosistémicos cuando una especie se elimina del sistema y, especies disimilares que puedan responder de manera diferente ante las alteraciones en el ambiente (Mc Cann 2000). El efecto del seguro biológico definido como la capacidad de un sistema para amortiguar disturbios (Mc Cann 2000) sería mayor en el bosque y menor en cafetales. También se puede decir que el cafetal con sombrero es más estable que el cafetal sin sombrero, ya que la diversidad funcional fue significativamente diferente entre estos dos sistemas, donde la mayor diversidad estuvo en cafetal con sombrero. Así que este último sistema podría responder de mejor

forma ante disturbios y cuenta con un mayor seguro biológico al tener una mayor variedad de plantas que representan un rango más amplio de atributos funcionales.

Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la respuesta de las plantas a la modificación del hábitat causada por la intensificación en el uso del suelo en los cultivos de café es negativa. Esto dado que tanto la diversidad funcional DAF, como la diversidad DAFM fueron menores en cafetal sin sombra y mayores en bosque. Sin embargo el índice DAF muestra valores mucho más elevados que los obtenidos con el índice DAFM. La diferencia entre los valores obtenidos con los dos índices se debe a que el índice DAF incluye en su análisis todas las morfoespecies colectadas, mientras que el índice DAFM asume que las especies funcionalmente idénticas forman una sola unidad funcional (Schmera 2007). A diferencia de la diversidad taxonómica, la diversidad funcional es una herramienta clave para el entendimiento de la relación entre el funcionamiento de un ecosistema y la diversidad; sin embargo, aún no es claro cuál es el mejor índice para medir la diversidad funcional. En este estudio se buscó comparar la diversidad funcional de plantas de tres sistemas diferentes donde el número de especies no era el mismo, por lo cual, el índice DAFM podría ser un mejor indicador de la diversidad funcional vegetal, ya que el índice DAFM varía con relación a la diferencia en los atributos funcionales, mientras que el índice DAF es una función de las diferencias en los atributos y del número total de especies, es decir que la variación en el número de especies afecta a DAF (Petchey *et al.* 2004; Mason *et al.* 2005; Petchey and Gaston 2006; Schmera *et al.* 2007). Por lo tanto se propone el uso del índice DAFM en estudios de diversidad funcional, ya que el índice DAFM a diferencia del DAF, no se modifica si se adiciona una especie que es funcionalmente idéntica a otra especie ya presente (Ricotta 2005; Petchey and Gaston 2006; Schmera *et al.* 2007). Además este índice no es tan sensitivo al número de

especies colectadas, por lo cual podría ser más útil cuando se realizan trabajos de campo para disminuir el efecto del esfuerzo de muestreo y, cuando se busca comparar sitios con riquezas diferentes como en el caso de este estudio (Petchey *et al.* 2004; Petchey and Gaston 2006; Schmera *et al.* 2007).

Los valores de los tributos funcionales deben ser agrupados en categorías para poder ser comparados y así calcular el índice de diversidad funcional (Walker *et al.* 1999). Las categorías usadas en este estudio se basaron en estudios previos realizados en otros sistemas de vegetación, por lo cual el uso de estos rangos podría ser una limitación del estudio. Dado que las plantas pueden presentar diferencias muy grandes en sus atributos dependiendo del ambiente donde se encuentren, es importante realizar más estudios sobre cómo pueden ser agrupados los datos de los atributos funcionales según el tipo de vegetación de estudio para tener más seguridad en los resultados obtenidos con el índice de diversidad funcional. Además es importante incluir el análisis de los atributos funcionales y de sus promedios en los estudios de diversidad funcional. En este estudio esto permitió tener un acercamiento a cómo pueden darse ciertos procesos del suelo en estos sistemas a partir de cada uno de los atributos y no tanto del valor obtenido por cada índice, ya que como lo propone Sutton-Grier (2008) los diferentes atributos de las plantas son importantes para mantener cada una de las funciones en un ecosistema. Por lo tanto se propone el uso de los promedios de los atributos funcionales, ya que este puede ser tanto o más importante que la diversidad funcional en los procesos de un ecosistema (Sutton-Grier 2008).

Los métodos usados en este estudio son diferentes a los métodos usados en estudios previos sobre diversidad en Colombia, ya que la mayoría de estudios sobre diversidad funcional se han realizado con otros grupos como

artrópodos y bacterias y, se han basado en el concepto de grupos funcionales. Además no existe ningún trabajo sobre diversidad funcional de plantas en el país, y particularmente en sistemas agrícolas. Por esto los valores de diversidad funcional obtenidos en este estudio, medidos a través de los índices DAF y DAFM, no se pueden comparar con otros estudios realizados, ya que ninguno ha evaluado la diversidad funcional vegetal en sistemas de cultivo de café. Además los estudios realizados sobre diversidad funcional de plantas en otros tipos de vegetación como humedales y pastizales, se basan en el concepto de grupos funcionales y los principales atributos que permiten su clasificación (Golluscio and Sala 1993; Díaz and Cabido 1997). Tampoco hay trabajos donde se muestren los valores de la diversidad de atributos funcionales modificada (MFAD) de plantas tanto en sistemas agrícolas como intervenidos, ni en sistemas naturales. En Sutton-Grier (2008) se reportan valores de la diversidad funcional (DF) de plantas en un humedal boscoso con respecto a dos ciclos de N; biomasa de N y potencial de desnitrificación, donde los valores van desde 5,19 a 18,99 y de 3,72 a 14,08 para cada proceso respectivamente. Estos valores son menores a los valores encontrados en este estudio, aunque estos resultados no pueden ser comparados ya que el sistema y los atributos funcionales usados no son los mismos, tampoco lo es el índice usado. Además los resultados del estudio realizado por Sutton-Grier (2008) sugieren que la diversidad funcional de un mismo sistema puede variar de acuerdo a los atributos que se incluyan en el análisis, por cual el uso de los atributos debe estar bien justificado y relacionado con el proceso de interés. Esto también indica que la diversidad funcional debe ser unificada en unos pocos índices y, que se necesitan más estudios sobre los diferentes índices que existen para medirla y, cómo estos varían de acuerdo a los atributos seleccionados, para saber cuáles de ellos son los más relevantes para el índice. Esto con el fin de establecer cuál puede ser el mejor índice a usar.

La diversidad funcional fue significativamente diferente en los tres sistemas donde el bosque tuvo el mayor valor y, luego el cafetal con sombrío que tuvo una diversidad funcional mayor a la del cafetal sin sombra. Esto concuerda con las comparaciones que se han hecho entre cafetales con sombra y cafetales sin sombra con relación a la diversidad en términos de riqueza taxonómica, estructura y composición de diferentes grupos, las cuales muestran un declive de la diversidad en la conversión de sombra a sin sombra (Perfecto *et al.* 1996). Aunque varios estudios con diferentes grupos como anfibios y artrópodos han encontrado que la diversidad en cafetales con sombra es similar a la diversidad en bosque (Perfecto *et al.* 1996; Martínez 2004), este no es el caso para la diversidad funcional de plantas, ya que esta última fue significativamente mayor en el bosque. Lo anterior sugiere que los estudios en diversidad deben plantearse más bien en función de la diversidad basada en atributos funcionales y no sólo en la riqueza de especies (Naeem and Wright 2003).

El bajo nivel de cobertura de las plantas que manejan los cafetales con sombrío donde se realizó el estudio, el cual está asociado con una baja variedad de árboles de sombra, puede explicar la diferencia de la diversidad funcional de plantas entre este sistema y el bosque. Además la cobertura de las plantas, de acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio, fue menos diferente entre los dos cafetales que entre el cafetal con sombra y el del bosque. Esto se puede explicar con base en que ambos sistemas cafeteros han pasado por un mismo proceso de siembra donde en un principio se remueve la totalidad de la vegetación.

En los últimos años los agroforestales han llamado la atención como una posible forma de combinar la conservación de la diversidad con el desarrollo económico (Perfecto *et al.* 1996; Perfecto *et al.* 2003). Inicialmente la cuestión estaba enfocada en el contexto de sombrío y no sombrío, lo cual es

una distinción que no permite conocer el efecto de estos sistemas sobre la diversidad. De acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio, donde el cafetal con sombra y el bosque fueron diferentes en términos de diversidad funcional y, las plantas de los cafetales fueron más similares entre sí en sus atributos funcionales, se plantea la importancia del desarrollo de estudios que evalúen el efecto de los diferentes niveles de sombra en la diversidad funcional, ya que entre más rústicos mayor capacidad tienen de mantener niveles de diversidad que sean similares a los bosques. Además, la implementación de una certificación de café con sombra tradicional puede ser una manera efectiva de conservar no solo la diversidad taxonómica sino funcional en los agroecosistemas de café (Perfecto *et al.* 2003).

Por otra parte dado que los procesos bajo el suelo no responden de la misma manera a los cambios en la diversidad de plantas como lo hacen los procesos sobre el suelo, es importante realizar estudios en estos sistemas agroforestales sobre la relación entre la diversidad funcional sobre y bajo el suelo, para saber cuál es el efecto de la intensidad de cultivo y el nivel de sombra sobre la diversidad funcional de estos organismos y los procesos que estos median (Sutton-Grier 2008). También es necesario hacer estudios sobre la diversidad funcional con otros grupos taxonómicos, ya que en estudios realizados sobre grupos funcionales de bacterias en diferentes tipos de coberturas no han mostrado diferencias (Aguilera *et al.* 2003; Sáenz 2006; Santos-Gutiérrez 2007; Varela *et al.* 2007). En el estudio realizado por Aguilera *et al.* (2003) no se encontraron diferencias en la riqueza ni en la diversidad de dos grupos de bacterias funcionales en cuatro tipos de cobertura vegetal dentro de los cuales incluía cafetal con sombra, cafetal sin sombra y bosque. Santos-Gutiérrez (2007) tampoco encontró un efecto del tipo de sistema (cafetal sin sombra y con sombra) sobre la abundancia de dos grupos funcionales de bacterias. Esto sugiere que el efecto de la cobertura vegetal, el uso del suelo y la intensidad de cultivo asociados a

estos dos tipos de sistemas cafeteros sobre estos organismos es mínimo y muy diferente al efecto que tienen estos factores sobre la diversidad funcional de plantas.

La eliminación de la cobertura arbórea en los cafetales, tendría no sólo un efecto ecológico al disminuir la disponibilidad de recursos y con esto la diversidad de varios grupos, sino también una consecuencia económica, ya que los cafetales modernos requieren de insumos externos para el control de plagas y de fertilizantes, lo cual hace que su mantenimiento sea mucho más costoso que en los sistemas tradicionales donde la vegetación natural ayuda a suplir estos requerimientos (Young 1998). En un país en vía de desarrollo como lo es Colombia, donde la agricultura es uno de los principales sustentos para las poblaciones rurales se hace necesario el desarrollo de estudios y campañas donde se muestre la gran importancia que tiene la preservación de la cobertura vegetal natural en la sustentabilidad de los cultivos de café (Federación Nacional de Cafeteros 2008).

Dado que los efectos de la diversidad en los procesos ecosistémicos se atribuyen al rango y valor de los atributos funcionales, los índices de diversidad taxonómica no son suficientes para entender los procesos en un ecosistema. El uso de la diversidad funcional en este estudio y, sobre todo de atributos funcionales de plantas, permitió por primera vez generar unas bases sobre el funcionamiento de los sistemas cafeteros, al estar centrado en los productores primarios que son básicos en las redes tróficas que sostienen los ecosistemas y permiten de ese modo inferir lo que podría estar sucediendo en otros niveles tróficos. Adicionalmente ayudó a entender cómo pueden funcionar los cultivos de café, ya que diferencias encontradas en estos atributos nos indican de qué manera están influyendo las especies de plantas presentes en cada sistema, permitiendo usar la diversidad funcional como un indicador del estado del sistema. A partir de esto sería importante

ahondar en el tema precisando cómo los diferentes niveles de sombrero afectan la diversidad funcional y entender con mayor profundidad cómo clasificar funcionalmente las especies de plantas, para poder generar predicciones y explicaciones bajo diferentes condiciones ecológicas.

8. CONCLUSIONES

La intensidad de cultivo asociada a los sistemas de cultivo de café tiene un impacto negativo en la diversidad funcional de plantas; es decir, la diversidad funcional de plantas es menor en una mayor intensidad de cultivo de café.

A diferencia de los resultados obtenidos en estudios sobre diversidad taxonómica de otros grupos, la diversidad funcional de plantas no fue similar entre el bosque y el cafetal con sombra.

Los atributos funcionales medidos en este trabajo presentaron sus valores más altos en el bosque y más bajos en cafetal sin sombra y, los de cafetales con sombra fueron más similares a los de cafetales sin sombra que a los de bosque.

El uso de la diversidad de atributos funcionales y el promedio de los atributos funcionales permitieron tener un acercamiento a cómo podría ser el funcionamiento de los dos sistemas de cultivo de café.

El índice DAFM en comparación del DAF es una mejor herramienta para realizar estudios de diversidad funcional, ya que este índice es más una función de la diferencia en los atributos funcionales y no se ve tan afectado por el número total de especies o por la riqueza.

9. RECOMENDACIONES

Se recomienda conservar mayor parte de la cobertura vegetal en los cafetales para ayudar a conservar la diversidad de la zona a largo plazo y realizar evaluaciones complementarias de diversidad funcional de otros grupos de organismos.

Realizar estudios donde se relacione el nivel de sombra con la diversidad funcional a lo largo de un gradiente de sombrero.

La certificación de café de sombra como un incentivo para la conservación debe incluir el conocimiento de aspectos de la diversidad funcional de diferentes grupos taxonómicos y el nivel de sombra bajo el cual se conserva una mayor diversidad.

Realizar estudios que relacionen la diversidad funcional en sistemas de cultivo de café y bosques, de organismos sobre y bajo el suelo.

Se recomienda utilizar el índice DAFM e incluir el promedio de los atributos funcionales en estudios posteriores relacionados con diversidad funcional.

10. REFERENCIAS

Aguilera, M.P., Vélez, B.E., Varela, A. y Flórez, C. 2003. Efecto de la cobertura vegetal sobre grupos funcionales bacterianos en suelos del Quindío. *Revista Suelos Ecuatoriales* 33: 163-167.

Altieri, M.A. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 19–31.

Botero, J., Verhelst, J. y Fajardo, N. 1999. Las aves en la zona cafetera de Colombia. *Avances Técnicos Cenicafé* 265:1-8.

Breemen, N.V. and Finzi, A.C. 1998. Plant soil interactions: ecological aspects and evolutionary implications. *Biogeochemistry* 42: 1-19.

Castaño-Salazar, J.H. y Botero-Echeverri, J.E. 2004. Murciélagos de la zona cafetera colombiana. *Avances Técnicos Cenicafé* 329: 1-8.

Cardona-Calle, D.A. y Sadeghian-Kh, S. 2005. Aporte de material orgánico y nutrientes en cafetales al sol y bajo sombrío de guamo. *Avances Técnicos Cenicafé* 334: 1-8.

Cenicafé. Centro Nacional de Investigaciones del Café. Sistemas de Producción de Café (en línea) http://www.cenicafe.org/modules.php?name=Sistemas_Produccion&lite=0 (consulta: agosto 27 de 2008).

Colberg, T. 2007. Relationships between plant communities and soil carbon in the prairie ecozone of Saskatchewan. Trabajo de grado. Saskatoon, Canada. 1-20pg.

Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., Ter-steege, H., Morgan, H., Van Der Heijden, M., Pausas, J. and Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.

Cornelissen, J., Quested, H., van Logtestijn, R., Perez -Harguindeguy, N., Gwynn-Jones, D., Diaz, S., Callaghan, T., Press, M. and Aerts, R. 2006.

Foliar pH as a new trait: can it explain variation in foliar chemistry and carbon cycling processes among subarctic plant species and types? *Oecologia* 147: 315-326.

Cortez, J., Garnier, E., Pérez- Harguindeguy, N., Debussche, M. and Gillon, D. 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* 296:19–34.

Cousins, S. and Lindborg, R. 2004. Assessing changes in plant distribution patterns—indicator species versus plant functional types. *Ecological Indicators* 4: 17–27.

Craine, J.M., Tilman, D., Wedin, D., Reich, P., Tjoelker, M. and Knops, J. 2002. Functional Traits, Productivity and Effects on Nitrogen Cycling of 33 Grassland Species. *Functional Ecology* 16: 563-574.

Díaz, S. and Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463-474.

Díaz, S. and Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646-655.

Díaz, S., Gurvich D. E., Pérez, N. y Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina Botánica* 37: 135 – 140.

Dormann, C.F. and Woodin, S.J. 2002. Climate Change in the Arctic: Using Plant Functional Types in a Meta-Analysis of Field. *Functional Ecology* 16: 4-17.

Dingkuhn, M., Tivet, F., Siband, P., Asch, F., Audebert, A. and Sow, A. 2001. Varietal differences in specific leaf area: a common physiological determinant of tillering ability and early growth vigor?. Proceedings of the International Rice Research Conference 95-108.

Duffy, J.E., Macdonald, K.S., Rhode, J.R. and Parker, J.D. 2001. Grazer diversity, functional redundancy, and productivity in seagrass beds: An experimental test. *Ecology* 82: 2417–2434.

Etter, A., Mc Alpine, C., Phinn, S., Pullar, D. and Possingham H. 2006. Unplanned land clearing of Colombian rainforests: spreading like disease? *Landscape and Urban Planning* 77: 240–254.

Eviner, V. T. and Chapin, F.S. 2003. Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:455–485.

FAOSTAT 2005. FAO estadísticas (en línea) <http://www.fao.org/corp/statistics/es/> (consulta: agosto 20 de 2008).

Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. Caficultura Colombiana (en línea) <http://www.cafedecolombia.com/caficultura/geografia.html> (consulta: agosto 27 de 2008).

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C and Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15: 688–695.

Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman,

R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V., Quested, H., Quetier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J., Bault, A., Vile, D. and Zarovali, M.P. 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 european sites. *Annals of Botany* 99: 967–985.

Gentry, A.H. 1993. A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru), with supplementary notes on herbaceous taxa. The University of Chicago. Chicago, U.S.A. 1-890pp.

Gitay, H., Wilson, J.B. and Lee, W.G. 1996. Species redundancy: A redundant concept?. *The Journal of Ecology* 84: 121-124.

Golluscio, R. and Sala, O. 1993. Plant Functional Types and Ecological Strategies in Patagonian Forbs. *Journal of Vegetation Science* 4: 839-846.

Haberl, H., Schulz, N., Plutzer, C., Erb, K., Krausmann, F., Loibl, W., Moser, D., Sauberer, N., Weisz, H., Zechmeister, H. and Zulka, P. 2004. Human appropriation of net primary production and species diversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 102: 213–218.

Heemsbergen, D.A., Berg, M.P., Loreau, M., Van Hal, J.R., Faber, J.H., and Verhoef H.A. 2004. Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* 306: 1019-1020.

Hernández, J. y Sánchez, H. 1992. Biotas terrestres de Colombia. En: Halffter, G. y Ezcurra, E. La diversidad biológica de Iberoamérica. *Acta Zoológica Mexicana. Volumen Especial*.

Hooper, D. and Vitousek, P. 1997. Effects of Plant Composition and Diversity on Nutrient Cycling. *Ecological Monographs* 68: 121-149.

Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.

IDEAM. 2001. El medio ambiente en Colombia (en línea) <http://www.ideam.gov.co/publica/medioamb/caratula.pdf> (consulta: febrero 5 de 2009).

Lavorel, S. and Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.

Loreau, M. 2004. Does functional redundancy exist?. *Oikos* 104: 606-611.

Márquez, G. 2003. Colombia: un país irrepetible. Introducción a los ecosistemas tropicales. Universidad Nacional de Colombia - Instituto de Estudios Ambientales y Departamento de Biología (en línea) <http://www.virtual.unal.edu.co/cursos/IDEA/2010615/index.html> (consulta: marzo 15 de 2009)

Martínez, V. 2004. Caracterización del microhábitat usado por el ensamblaje de anuros asociado a cafetales con sombrío (Santander, Colombia). Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 15-106pp.

Mason, N., Mouillot, D., Lee, W. and Wilson B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112- 118.

Matson, P., Parton, W., Power, A. and Swift, M. 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277: 504-509.

McCann, K.S. 2000. The diversity–stability debate. *Nature* 405: 228-233.

Milla, R., Reich, P.B., Niinemets, Ü. and Castro-Díez, P. 2008. Environmental and developmental controls on specific leaf area are little modified by leaf allometry R. *Functional Ecology* 22: 565–576.

Moguel, P. and Toledo, V. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13: 11-21.

Monedero, C. y González, V. 1995. Producción de hojarasca y descomposición en una selva nublada del ramal interior de la Cordillera de la Costa, Venezuela. *Ecotrópicos* 8: 1-14.

Moore, J.C. 2001. Diversity, taxonomic vs. functional. *Encyclopedia of biodiversity*. Academic Press. San Diego, U.S.A. Vol. 2: 205-215.

Naeem , S. and Li, S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability *Nature* 390: 507-509.

Naeem, S. and J.P., Wright. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6:567-579.

Niinemets, U. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82: 453-469.

Noss, F.N. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355-364.

Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. and Kassem, K.R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. *BioScience* 51: 933-938.

Ortegón-Martínez, D. y Pérez-Torres, J. 2007. Estructura y composición del ensamblaje de murciélagos (Chiroptera) asociado a un cafetal con sombrío en la Mesa de Los Santos (Santander), Colombia. *Actualidades Biológicas* 29: 221-234.

Perfecto, I., Rice, R., Greenberg, R. and Van der Voort, M. 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *BioScience* 46: 598-608.

Perfecto, I., Mas, A., Dietsch, T. and Vandermeer, J. 2003. Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tritaxa comparison in southern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 12: 1239–1252.

Petchey, O.I. and Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411.

Petchey, O.I., Hector, A. and Gaston, K.J. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85: 847-857.

Petchey, O.I. and Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.

Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D., Brubaker, H., Dumas, A., Meaney, J., O’neil, J., Onsi, D. and Corzilius, D. 1992. Conserving biological biodiversity in agricultural/forestry systems. *BioScience* 42: 354-362.

Pineda, E., Moreno, C., Escobar, F. and Halffter, G. 2005. Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* 19: 400-410.

Porazinska, D.L, Bardgett, R.D., Blaauw, M.B., Hunt, H.W., Parsons, A.N., Seastedt, T.R. and Wall, D.H. 2003. Relationships at the aboveground-belowground interface: plants, soil biota, and soil processes. *Ecological Monographs* 73: 377-395.

Prior, L.D., Eamus, D. and Bowman D. M. J. S. 2003. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in Northern Australia. *Functional Ecology* 17: 504-515.

Quested, H., Eriksson, O., Fortunel, C. and Garnier, E. 2007. Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology* 21: 1016–1026.

Ricotta, C. 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6: 479-486.

Sáenz, D.A. 2006. Efecto de un incendio forestal sobre grupos funcionales bacterianos edáficos en una plantación de *Eucaliptus cineroa* (Suesca,

Cundinamarca). Trabajo de grado. Pontifica Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 1-2pp.

Sánchez-Clavijo, L.M., Botero, J.E. y Vélez, J.G. 2007. Estructura, diversidad y potencial para conservación de los sombríos en cafetales de tres localidades de Colombia. *Genicafé* 58: 304-323.

Sánchez-Clavijo, L.M., Vélez, J.G, Durán, S. y Botero, J.E. 2008. Estudio regional de la biodiversidad en los paisajes cafeteros de Santander. *Boletín técnico Genicafé* 31: 1-68.

Santos-Gutierrez, D.J. 2007. Comparación de la abundancia de dos grupos funcionales bacterianos edáficos entre sistemas de cultivos cafeteros de La cuenca de “La Vieja” (Departamento del Quindío). Trabajo de grado. Pontifica Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 1-2pp.

Schmera, D., Eros, T. and Podani, P. 2007. A measure for assessing functional diversity in ecological Communities. *Aquatic ecology*

Simberloff, D. and Dayan, T. 1991. The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115-143.

Soto-Pinto, L., Romero-Alvarado, Y., Caballero-Nieto, J., Segura, G. 2001. Woody plant diversity and structure of shade-grown-coffee-plantations in Northern Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 49: 977-987.

Spehn, E.M., Joshi, J., Schmid, B., Alphei, J. and Körner, C. 2000. Plant diversity effects on soil heterotrophic activity in experimental grassland ecosystems. *Plant and Soil* 224: 217-230.

Steneck, R. S. 2001. Functional Groups. Encyclopedia of biodiversity. Academic Press. San Diego, U.S.A. Vol. 3: 121-139.

Sutton-Grier, A.E. 2008. The role of plant functional diversity and soil amendments in regulating plant biomass and soil biochemistry in restored wetland ecosystems in the North Carolina piedmont. Trabajo de grado. Universidad Duke. Durham, U.S.A. 1-80pp.

Tilman, D., Lehman, C. and Thomson, K. 1997a. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 94: 1857-1861.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. and Siemann, E. 1997b. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes *Science* 277: 1300-1302.

Tilman, D. Functional Diversity. 2001. Encyclopedia of biodiversity. Academic Press. San Diego, U.S.A. Vol. 3: 109-120.

Urcelay, C. y Battistella, R. 2007. Colonización micorrícica en distintos tipos funcionales de plantas herbáceas del centro de Argentina. *Ecología Austral* 17: 179-188.

Varela, A., Cortés, C. y Cotes, C. 2007. Cambios en edafofauna asociada a descomposición de hojarasca en un bosque nublado. *Revista Colombiana de Entomología* 33: 45-53.

Vargas-Parra, L. y Varela, A. 2007. Producción de hojarasca de un bosque de niebla en la reserva natural La Planada (Nariño, Colombia). *Universitas Scientarium* 12: 35-49.

Vitousek, P., Mooney, H., Lubchenco, J. and Melillo, J. 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.

Walker, B. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.

Walker, B., Kinzig, A. and Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.

Walker, B. and Langridge, J. 2002. Measuring functional diversity in plant communities with mixed life forms: a problem of hard and soft attributes. *Ecosystems* 5: 529-538.

Walker, S., Poos, M. and Jackson, D. 2008. Functional rarefaction: estimating functional diversity from field data. *Oikos* 117: 286-296.

White, J. and Montes-R, C. 2005. Variation in parameters related to leaf thickness in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Field Crops Research* 91: 7-21.

Wilson, P.J., Thompson, K. and Hodgson, J.H. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143: 155-162.

Young, I., Blanchet, E., Chenu, C., Dangerfield, M., Fragoso, C., Grimaldi, M., Ingram, J. and Monrozier, L.J. 1998. The interaction of soil biota and soil structure under global change. *Global Change Biology* 4: 703–712.

Zak, D., Homes, W., White, D., Peacock, A. and Tilman, D. 2003. Plant diversity, soil microbial communities and ecosystem function: are there any links?. *Ecology* 84: 2042–2050

Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth edition. Prentice Hall. New Jersey, U.S.A. 208-230pp.