

PARTE IV

Efectos Producidos por los Ingenieros del Ecosistema en la Materia Orgánica y en el Ciclo de Nutrientes del Suelo, a Escala de las Estructuras Biogénicas

CAPÍTULO 13

Dinámica del Nitrógeno en las Heces de las Lombrices de Tierra de la Especie *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, en un Oxisol de las Sabanas de Colombia¹

A. F. Rangel*, R. J. Thomas*, J. J. Jiménez** y T. Decaëns***

Resumen

Se estudiaron los efectos producidos por una especie de lombriz anécica de gran tamaño (*Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno) en la dinámica del nitrógeno mineral en parcelas de sabana nativa y de pastizal mejorado de los Llanos Orientales de Colombia. Se comparó el C total, el N total y el contenido de NH_4^+ y de NO_3^- en las heces de las lombrices y en el suelo no ingerido. Las muestras se tomaron en diferentes fechas hasta pasados 20 días después de la deposición de las heces. El contenido total de C y de N fue varias veces superior en las heces que en el suelo no ingerido en todos los sistemas ensayados. El nivel de NH_4^+ fue de 5.2 a 28.3 veces más alto en las heces de las lombrices que en el suelo, según el

sistema de uso de la tierra ensayado. El N mineral aumentó rápidamente en las heces en los primeros días que siguieron a la deposición de éstas y decreció más tarde, aunque alcanzó valores 4.5 veces superiores a los obtenidos en muestras de suelo. El N incorporado en compuestos minerales por acción de las lombrices de tierra equivale a una aplicación de 40 a 63 kg/ha de N al año.

Palabras clave: dinámica de la MO del suelo, dinámica del N, lombrices de tierra, *Martiodrilus carimaguensis*, suelos ácidos

Introducción

La actividad desarrollada por las lombrices es uno de los principales reguladores de la dinámica de la materia orgánica del suelo (MO) y con esa actividad mejoran la calidad del suelo (Lavelle et al. 1989). Varios estudios han demostrado que las heces de las lombrices de tierra son más ricas en N que el suelo que las circunda (Syers et al. 1979). El papel que las lombrices desempeñan en la dinámica del N depende tanto de la cantidad de suelo ingerido como de la calidad del material que ellas ingieren. En los Llanos Orientales de Colombia, Jiménez et al. (1998) calcularon que la

1. Publicado en *Pedobiología* 43, p 557-560, por Rangel et al. Copyright © 1999 de Urban & Fischer Verlag. Impreso con permiso de la casa editorial.

* Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas, CIAT, AA 6713, Cali, Colombia.

** Departamento de Biología Animal I (Zoología), Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040, Madrid, España.

*** Laboratoire d' Ecologie des Sols Tropicaux, IRD-Bondy, 32 Av. Henri Varagnat, F-93143 Bondy Cedex, Francia.

producción de heces secas (en la superficie y bajo ella) de una especie anécica era de 14.3 t/ha por año en la sabana nativa y de 378 t/ha por año en un pastizal constituido por gramíneas y leguminosas mejoradas. El trabajo desarrollado en este capítulo consistió en evaluar el efecto que causan las lombrices de la especie *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta: Glossoscolecidae) en la dinámica del N en diferentes sistemas de uso de la tierra practicados en los Llanos Orientales de Colombia.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó en la estación experimental de Carimagua (CIAT-CORPOICA) (4°37' N, 71°19' O, 175 msnm) en los Llanos Orientales de Colombia. La precipitación media anual oscila entre 2100 y 2300 mm y la temperatura media anual es de 26 °C. Los suelos son Oxisoles bien drenados de tipo franco-arcilloso (fino, mezclado, isohipertérmico típico Haplustox), con un pH (H₂O) de 4.5, una saturación de Al > 80% y concentraciones bajas de los cationes de Ca, Mg, K y P (Rao et al. 1993).

Se tomaron muestras en tres parcelas experimentales que representaban tres sistemas diferentes de uso de la tierra:

- la sabana nativa (Sav), manejada del modo tradicional que incluye la quema anual durante la época seca;
- un pastizal introducido de 17 años en que se sembró *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk (Bdec);
- un pastizal introducido de 17 años de edad, en el que se sembró *B. decumbens* asociado con la leguminosa forrajera

herbácea *Pueraria phaseoloides* CIAT 9900 ("kudzú") (Bdec/Pp).

Los pastizales que se establecieron donde antes había sabana nativa fueron fertilizados con los siguientes elementos (en kg/ha): 44 de P, 40 de K, 14 de Mg y 22 de S al inicio del ensayo, y con 10 de P, 9 de K, 92.5 de Mg y 11 de S cada segundo año en los siguientes 9 años (Lascano y Estrada 1989). La carga animal en los pastizales introducidos era de 1 animal/ha durante la época seca y de 2 animales/ha durante la lluviosa.

Las heces frescas de *M. carimaguensis* fueron marcadas y luego aisladas en el terreno bajo tres jaulas de 1 x 1 m que se colocaron al azar en cada pastizal introducido, y también en un área de 4 x 4 m delimitada en la sabana nativa. Cada día se aislaban muestras de heces frescas que se mantenían bajo condiciones de campo para obtener los siguientes tiempos de incubación total: 0.5, 1, 2, 4, 7, 15 y 20 días, en los cuales las muestras equilibraban su humedad con la del suelo. Las muestras fueron molidas y tamizadas a 2 mm de trama para determinar el C total, el N total (método Kjeldahl) y el N mineral (método colorimétrico). La cantidad de N total digerido anualmente, por hectárea, por las lombrices de *M. carimaguensis* y que se libera como N mineral, representa la totalidad de la tasa de mineralización del N.

Resultados

El contenido de C total del suelo fue 11% y 23% más alto en Bdec (22.64 g/kg) y en Bdec/Pp (25.09 g/kg), respectivamente, que en la sabana nativa (20.4 g/kg); no hubo, en cambio, diferencias significativas respecto al contenido de N total entre

los tres sistemas de uso de la tierra. La relación C:N mostró valores ligeramente superiores en los pastizales introducidos que en la sabana nativa. Se observaron también en las heces (respecto al suelo) incrementos significativos en el contenido de C total (tres veces más) y en el de N total (3, 4 y 5.3 veces más que en Sav, Bdec y Bdec/Pp, respectivamente). La digestión de las lombrices de tierra incrementó enormemente ($P < 0.0001$) el contenido de N mineral de las heces frescas, si se compara éste con el del suelo no ingerido (Figura 13-1); la razón principal fue la mayor concentración de $N-NH_4^+$ (162 a 223 $\mu\text{g N/g}$ de heces secas), que resultó ser 5, 9 y 28 veces superior, respectivamente, que la del suelo de Bdec/Pp, Bdec y Sav.

El contenido de $N-NO_3^-$ (nitratos) fue más bajo en las heces que en el suelo, en todos los sistemas ensayados. La mineralización observada equivale a un rango de 3 a 62 kg/ha de N al año entre la sabana nativa y los pastizales introducidos, que corresponde también a 14% y 21%, respectivamente, del N total digerido por las lombrices. El N mineral mostró pequeños incrementos en los primeros días que siguieron a la deposición de las heces (Figura 13-1) y después disminuyó de manera constante hasta llegar a valores que fueron de 3 a 18 veces mayores en las heces que en el suelo no ingerido, en todos los sistemas estudiados; este N representa la adición de 2, 15 y 40 kg/ha de N al año en las parcelas de Sav, Bdec y Bdec/Pp, respectivamente.

Discusión

La capacidad de las lombrices de tierra para seleccionar sustratos que tengan un contenido orgánico alto

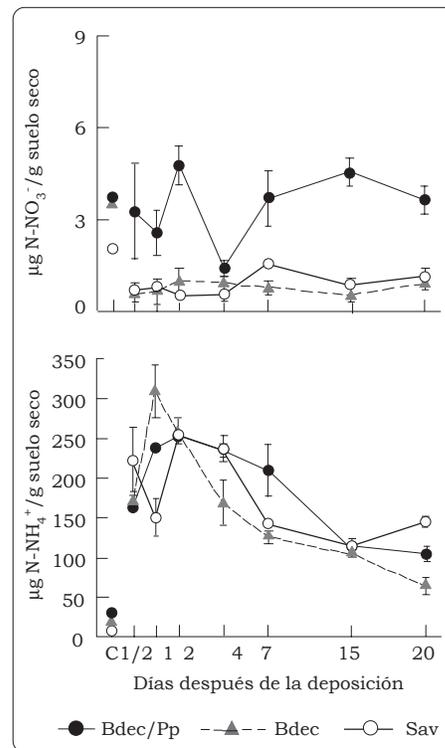


Figura 13-1. Dinámica del N mineral en las heces de lombrices de tierra de la especie *M. carimaguensis* en diferentes sistemas de uso de la tierra, en Carimagua. Bdec/Pp = *Brachiaria decumbens*/*Pueraria phaseoloides*; Bdec = *B. decumbens*; Sav = sabana nativa; C = suelo no ingerido.

(Lavelle et al. 1992) es la razón de que haya más C total y más N total en las heces que en el suelo circundante. El mayor incremento de estos elementos en las muestras de los pastizales introducidos es el resultado, probablemente, de la mejor calidad del sustrato ingerido en ellos por las lombrices, especialmente por la MO derivada de la leguminosa (Rao et al. 1993).

El aumento del N mineral por acumulación del $N-NH_4^+$ en las heces frescas proviene de dos fuentes: una, la excreción de NH_4^+ (amonio) a través

de los endonefridios de la lombriz, y otra, la mineralización de la MO por la microflora del suelo en las partes media y posterior del intestino de la lombriz (Lavelle et al. 1992). Entre el 79% y el 96% de todo el N mineral liberado en las heces frescas proviene de la digestión de las lombrices. El valor bajo de $N-NO_3^-$ obtenido en las heces frescas corrobora la hipótesis de que los nitratos no son un producto metabólico de las lombrices de tierra (Lavelle et al. 1992).

El descenso del N mineral con el tiempo sugiere, probablemente, la transformación del N en biomasa microbiana y la pérdida de N debida a volatilización, denitrificación o lixiviación (Lavelle et al. 1992). En los experimentos realizados a largo plazo con la misma especie de lombriz se ha observado que el N mineral aumenta en el suelo que circunda las heces después de la deposición de éstas y que hay un incremento en el valor de $N-NO_3^-$, lo que indica que el N pasa de las heces al suelo (Decaëns et al. 1999).

Aunque en la sabana nativa se hallaron las tasas más altas de mineralización (214 μg N/g suelo seco), las amplias diferencias, respecto a la sabana, en la cantidad de N mineral liberado en cada hectárea de los pastizales mejorados pueden explicarse por la gran cantidad de biomasa de lombrices que hay en éstos por unidad de área y por la cantidad de suelo que ellas ingieren (Jiménez et al. 1998). Estos resultados señalan, finalmente, la importancia que tiene el sistema de uso de la tierra en la actividad de las lombrices.

Conclusiones

La introducción de pastizales mejorados en áreas de sabana nativa aumenta en ésta el nivel de MO del suelo, lo que contribuye a un incremento en la densidad poblacional y en la actividad de las comunidades de lombrices de tierra. El proceso de digestión de una lombriz de tierra ocasiona un aumento (respecto al suelo) de la MO en las deposiciones, así como una mayor mineralización del nitrógeno en general. La magnitud de dichos cambios depende de la MO contenida en el suelo y de la calidad de la hojarasca ingerida por la lombriz. La gran cantidad de N mineral encontrado en los pastizales estudiados proviene de la alta densidad de población de las lombrices de tierra que ingieren anualmente varias toneladas de suelo por hectárea.

El manejo adecuado de las comunidades de lombrices en los pastizales mejorados puede ser el mecanismo que incremente la MO del suelo y el ciclo de los nutrientes, especialmente del N, lo que reduciría el riesgo de degradación del pastizal. Las investigaciones que se lleven a cabo, a largo plazo, sobre los efectos de las lombrices de tierra en la calidad del suelo deberán concentrarse en lo que esas investigaciones impliquen para la sostenibilidad de un sistema de uso de la tierra.

Agradecimientos

El antiguo Programa de Trópico Bajo del CIAT y el proyecto Macrofauna (Comunidad Europea) apoyaron esta investigación. Los autores agradecen la ayuda recibida de todo el personal de Carimagua y de la sección de Servicios Analíticos del CIAT. Agradecen también al Dr. Rao y al

Dr. Friesen por sus comentarios sobre el manuscrito. Se obtuvo también financiación del Consorcio para el Manejo de Suelos Ácidos (MAS) que pertenece al programa del CGIAR sobre Manejo de Suelos, Agua y Nutrientes (SWNM, en inglés).

Referencias

- Decaëns T; Rangel AF; Asakawa N; Thomas RJ. 1999. Carbon and nitrogen dynamics in in-situ ageing earthworm casts in natural savanna and man-made pasture of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 30:20-28.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a native species from the Eastern Plains of Colombia. *Appl Soil Ecol* 9:153-160.
- Lascano CE; Estrada J. 1989. Long-term productivity of legume-based and pure grass pastures in the Eastern Plains of Colombia. En: Proceedings of the XVI International Grassland Congress, Niza, Francia. p 1179-1180.
- Lavelle P; Schaefer R; Zaidi Z. 1989. Soil ingestion and growth in *Millsonia anomala*, a tropical earthworm, as influenced by the quality of the organic matter ingested. *Pedobiologia* 33:379-388.
- Lavelle P; Meléndez G; Pashanasi B; Schaefer R. 1992. Nitrogen mineralization and reorganization in cast of the geophagous tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae). *Biol Fertil Soils* 14:49-53.
- Rao IM; Borrero V; Ayarza MA; García R. 1993. Adaptation of tropical forage species to acid soils: the influence of varying phosphorus supply and soil type on phosphorus uptake and use. En: Barrow NJ, ed. *Plant nutrition: from genetic engineering to field practice*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda. p 345-348.
- Syers JK; Sharpley A; Kenney DR. 1979. Cycling of nitrogen by surface-casting earthworms in a pasture ecosystem. *Soil Biol Biochem* 11:181-185.

CAPÍTULO 14

Disponibilidad de Fósforo en las Heces de una Especie Anécica de Lombriz de Tierra de las Sabanas de Suelo Oxisol en Colombia¹

J. J. Jiménez*, A. Cepeda*, D. K. Friesen**,
T. Decaëns*** y A. Oberson†

Resumen

Las lombrices de tierra son ingenieros del ecosistema que desempeñan un papel importante en la dinámica de la materia orgánica (MO) y la estructura física del suelo. Tanto por su tamaño como por sus actividades, estos organismos pueden acelerar la descomposición y la mineralización de la MO ya que reducen en tamaño los residuos orgánicos hasta convertirlos en partículas más disponibles para la microflora. En consecuencia, el impacto de sus actividades en el ciclo y en la disponibilidad de los nutrientes, tanto en ecosistemas naturales como en agroecosistemas, llega a ser considerable. Se realizaron tres experimentos en una sabana herbácea y en un pastizal de *Brachiaria decumbens* y *Pueraria*

phaseoloides ("kudzú"): un estudio de campo y dos ensayos de incubación en el laboratorio en la estación experimental Carimagua del convenio CIAT-CORPOICA, situada en las sabanas isohipertérmicas pertenecientes a la cuenca del Orinoco en Colombia. En las muestras de los ensayos de campo había más fósforo (P) en las heces depositadas por las lombrices que en el suelo alrededor de ellas: 50% más en las de la sabana nativa y 100% más en las del pastizal; en las muestras de heces producidas en el laboratorio, esta diferencia fue nula (o muy pequeña: 10% a 20%). En el ensayo de campo, casi sin excepción, todas las fracciones de P aumentaron en las heces respecto al suelo que hacía de testigo. Este incremento fue más notorio, relativamente, en las fracciones lábiles de P inorgánico (P_i). Excepto en la sabana (en condiciones de campo), la actividad de la fosfatasa fue menor en las heces. Los resultados del estudio sugieren que las lombrices de tierra, en condiciones naturales, incorporan el P proveniente de la hojarasca o de algún material vegetal o de raíces no descompuestas que, normalmente, no se evalúa en el suelo testigo. Este P proveniente de la hojarasca llega a todas las fracciones (orgánicas e inorgánicas), aunque se distribuye más en las fracciones lábiles de P_i. El objetivo de este

1. Presentado por el primer autor en el XIII Congreso Internacional de Zoología del Suelo, České Budějovice, República Checa, 14 a 18 de agosto de 2000.

* Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas, CIAT, AA 6713, Cali, Colombia.

** CIMMYT-IFDC, P.O. Box 25171, Nairobi, Kenia.

*** Laboratoire d'Ecologie, UFR Sciences et Techniques, Université de Rouen, F-76821 Mont Saint Aignan Cedex, Francia.

† ETH, Institute of Plant Sciences, Eschikon, 33, CH-8315, Lindau, Suiza.

estudio fue evaluar el efecto que ejerce una especie de lombriz de tierra anécica, que es nativa y abundante, en la disponibilidad del P en los Oxisoles considerados de baja fertilidad.

Palabras clave: ciclo de nutrientes, fauna del suelo, fósforo, ingenieros del ecosistema, lombrices de tierra, sabana tropical

*Este artículo está dedicado a
Paulo César Cepeda Virviescas
in memoriam (A.C.)*

Introducción

Los invertebrados son los principales organismos de la fauna del suelo que determinan los procesos ocurridos en el suelo de los ecosistemas tropicales (Lavelle et al. 1994). En muchos estudios se ha encontrado mayor cantidad de fósforo (P) asimilable en las heces de las lombrices de tierra que en el suelo testigo (Guggenberger et al. 1996; Krishnamoorthy 1990; Lal 1974; Lunt y Jacobson 1944; Nye 1955). Estos organismos causan un impacto notable en la mineralización del P (Brossard et al. 1996; Chapuis y Brossard 1995; James 1991; López-Hernández et al. 1993; Sharpley y Syers 1976). Sharpley y Syers (1976) encontraron mayor disponibilidad de P en las heces de los individuos de la especie *Allolobophora caliginosa* Savigny que en el suelo adyacente a ellas, en suelos de textura franco-arenosa de una cuenca experimental de Nueva Zelanda. López-Hernández et al. (1993) encontraron, igualmente, más P disponible en las heces de *Polypheretima elongata* Perrier (Megascolecidae) que en el suelo testigo: un 50% más al ser extraído con una solución de resina y 30% más al usar una solución de

bicarbonato. El ^{32}P intercambiable extraído en agua fue también mayor en las heces de la lombriz pantropical *Pontoscolex corethrurus* Müller (Glossoscolecidae) que en el suelo no ingerido (López-Hernández et al. 1993); además, dos suelos de diferente capacidad de adsorción presentaron, después de ingeridos por *P. corethrurus*, mayor cantidad de P isotópicamente intercambiable que los suelos empleados como testigo (López-Hernández et al. 1993).

Las lombrices de tierra pertenecen al grupo funcional de los ingenieros del ecosistema (*sensu* Jones et al. 1994, 1997; Stork y Eggleton 1992) ya que modulan los recursos disponibles, no sólo tróficos sino también físicos, mediante las estructuras que producen. Con sus actividades de remoción del suelo, de mezcla del suelo con la hojarasca, y de deposición de heces en el interior o en la superficie del suelo, las lombrices afectan las propiedades físicas del suelo, su ciclo de nutrientes y el crecimiento de las plantas (Lal 1991; Lavelle 1997; Thompson et al. 1993). *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno (Glossoscolecidae) es una especie de lombriz anécica nativa (Jiménez et al. 1998a) que causa un impacto cuantificable en las propiedades del suelo (Decaëns et al. 1999a, 1999b), en el crecimiento de las plantas y en el banco de semillas permanente del suelo (Decaëns et al. 2003), y que tiene potencial para ser utilizada en el manejo de los agroecosistemas tropicales (Mariani, información sin publicar). El impacto de las lombrices anécicas en el ciclo de nutrientes no ha sido investigado aún plenamente, a pesar de que producen grandes cantidades de heces frescas sobre la superficie del suelo.

El P es un nutriente limitativo en las sabanas tropicales, especialmente cuando la saturación de aluminio del suelo es alta, ya que entonces el P es retenido en compuestos de Al muy estables. Los estudios que se han realizado sobre el papel que los ingenieros del ecosistema desempeñan en las sabanas del neotrópico son muy escasos. Los Oxisoles son suelos tropicales altamente meteorizados que se caracterizan por su bajo contenido de P total y de P disponible y, además, por una capacidad de retención de P alta debida a la saturación de aluminio que presentan esos suelos (Friesen et al. 1997). Existe un gran interés en lograr una mayor eficiencia en la disponibilidad de P, ya que, por ejemplo, sólo el 20% del P total aplicado como fertilizante a este tipo de suelos, en estas regiones, es asimilado por las plantas (Friesen et al. 1997). Estos Oxisoles de poca fertilidad encierran una reserva de P que no está disponible. Los autores antes mencionados sugieren que una de las soluciones para incrementar la recuperación de P, desde las formas menos accesibles, es la siembra de variedades de cultivos y de especies forrajeras que extraigan el P de un modo más eficiente. Los autores de este capítulo creen, respecto a la anterior sugerencia, que el efecto que puede ejercer la fauna del suelo (en especial, los ingenieros del ecosistema) en el ciclo del P sería un mecanismo importante para liberar este nutriente y lograr que sea disponible para las plantas.

Un estudio previo realizado por Guggenberger et al. (1996) indicó que las heces de lombrices de la especie anécica *M. carimaguensis* estaban enriquecidas con formas lábiles de P y concluyeron que esta especie de lombriz acumula una reserva de P en el suelo de los pastizales, la cual está disponible para las plantas. El

objetivo de este estudio fue determinar la dinámica temporal del fraccionamiento del P en las heces de individuos de *M. carimaguensis* de edades diferentes, recolectadas en los suelos meteorizados de los Llanos Orientales de Colombia, en donde se están sembrando cultivos y pastizales para aumentar la producción agrícola (Thomas et al. 1995). Se diseñaron, por tanto, experimentos en condiciones de campo y de laboratorio para estudiar el impacto que causa, en las reservas de P del suelo, la especie *M. carimaguensis*, cuyos individuos depositan grandes cantidades de heces sobre la superficie del suelo (Decaëns et al. 1999b; Jiménez et al. 1998a, 1998b).

Materiales y Métodos

Sitio de estudio

Los experimentos de campo y de laboratorio se realizaron en la estación experimental Carimagua del convenio CIAT-CORPOICA (4°30' N, 71°19' O, y 150 msnm), una región que representa las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia. La precipitación media anual es de 2240 mm y se distribuye desde finales de marzo hasta principios de diciembre; la temperatura media anual es de 26 °C. La vegetación nativa varía según la topografía: en las zonas altas (los "altos") se encuentran sabanas herbáceas abiertas, y en las zonas bajas (los "bajos") hay bosques de galería asociados con los cursos de agua y con los ríos y sabanas inundables (o esteros). Los suelos de la estación experimental son Oxisoles bien drenados que se caracterizan por sus propiedades físicas favorables, una saturación de Al alta (> 80%), y una fertilidad química baja.

Biología de *M. carimaguensis*

Martiodrilus carimaguensis Jiménez y Moreno (Glossoscolecidae) es una especie nativa anécica grande, es decir, de 9.3 mm de diámetro, 194 mm de longitud y 9.2 g de peso fresco (en formol al 4%), en promedio; esta especie se encuentra en los ecosistemas naturales y perturbados de Carimagua (Jiménez et al. 1998a). La introducción de un pastizal y la acción del ganado que lo pastorea generan un aumento espectacular de las poblaciones de esta especie, que llegan a multiplicarse 10 veces con respecto a las de la sabana nativa (Jiménez et al. 1998b). Los individuos de *Martiodrilus carimaguensis* se encuentran activos y en la misma galería semivertical durante, al menos, la primera semana que sigue al comienzo de la deposición de las heces en la superficie del suelo (Decaëns et al. 1999b; Jiménez et al. 1998a). Las heces superficiales de esta especie son de tipo globular (*sensu* Lee 1985) y están constituidas por una deposición continuada, durante varios días, de material depositado junto a la entrada de la galería, lo que da origen a una superposición de capas de diferentes edades. La obra final es una estructura en forma de torre (o sea, un turrículo) que se distingue fácilmente de otras deposiciones encontradas en la superficie del suelo. Las heces más grandes alcanzan los 15 cm de altura y llegan a pesar, en seco, hasta 400 g (Decaëns 2000; Jiménez et al. 1998a).

Muestras de campo

El experimento de campo se realizó en parcelas contiguas de sabana nativa, donde crecían las especies *Andropogon bicornis* L. y *Trachypogon vestitus* Anders., y de un pastizal de 18 años conformado

por *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk y *Pueraria phaseoloides* (Roxb.) Benth. CIAT 9900 (el kudzú), desde mayo hasta agosto de 1994. Se tomaron al azar tres áreas de 4 x 4 m² en la sabana y otras tres de 1 x 1 m² en el pastizal. Inicialmente se retiraron todas las heces que había sobre la superficie del suelo de cada área mencionada y, transcurrido un día, se revisaron las parcelas antes mencionadas. Se identificaron las heces frescas recién depositadas de *M. carimaguensis*, se desplazaron ligeramente a un lado de la entrada de la galería y se identificaron con etiquetas blancas de plástico para establecer los tiempos de incubación a los que se iban a exponer. Se ensayaron seis periodos de incubación: 1, 4, 8, 16, 32 y 64 días; pasado este tiempo, se combinaron y mezclaron en el campo las heces de cada área que tenían la misma edad y se introdujeron en termos con hielo para transportarlas al laboratorio. Las áreas de muestreo definidas en el pastizal de *B. decumbens* y kudzú se protegieron con jaulas metálicas para evitar el pisoteo del ganado al pastorear el terreno.

Incubación en el laboratorio

Se prepararon varios recipientes (potes) con suelo de las parcelas estudiadas recolectado en la capa de 0 a 15 cm, secado al aire y tamizado (trama de 2 mm). En el experimento de laboratorio se incluyó un tratamiento adicional que simulaba las condiciones de campo: consistía en mezclar con el suelo de la parcela (a razón de 20 g/kg de suelo) material vegetativo verde obtenido de la misma parcela, previamente secado al horno y triturado finamente. Cada recipiente contenía 6 kg de suelo, que se llevó a casi la capacidad de campo (25 g/g; pF 2) 5 días antes de introducir en él las

lombrices. Se recolectaron en las parcelas estudiadas 160 adultos de *M. carimaguensis*. En cada pote se introdujeron 12 individuos (suficientes para producir como heces entre 60 y 100 g de suelo por día) durante un período de acondicionamiento, con el fin de eliminar el suelo que habían ingerido en el campo. Pasados 6 días, las lombrices se retiraron de los potes de acondicionamiento y se transfirieron directamente a potes que contenían 2 kg de suelo preparado de idéntica manera que en los primeros potes. Transcurrido 1 día, los nuevos potes fueron revisados y las lombrices trasladadas a nuevos potes. Las heces producidas por estas lombrices de tierra fueron retiradas del suelo y colocadas en placas Petri sobre papel de filtro húmedo. De este modo se mantenía la humedad de las muestras en el laboratorio, a temperatura ambiente, durante los períodos de incubación de 1, 4, 8, 16, 32 y 64 días. Todos los tratamientos se replicaron tres veces.

Análisis del P

El P del suelo testigo y el de las heces incubadas se determinó empleando un método modificado de fraccionamiento de Hedley et al. (1982), en el que se usan sucesivamente las siguientes soluciones de extracción agresiva: H₂O con resina de intercambio aniónico (H₂O-Res.), 0.5 M NaHCO₃, 0.1 M NaOH, 1 M HCl y HCl concentrado caliente (Tiessen y Moir 1993).

- El P inorgánico (P_i) de todos los extractos obtenidos se determinó mediante el método de ácido ascórbico-molibdato (sal de molibdeno) (Murphy y Riley 1962).
- El P total de la extracción sucesiva con H₂O-Res., NaHCO₃ y

NaOH se determinó, previa digestión con persulfato potásico (K₂S₂O₈) (Bowman 1988).

- El P total (de suelo y heces, P_t) y el P residual se determinaron mediante la digestión de la muestra con ácido perclórico (Olsen y Sommers 1982).
- El P orgánico (P_o) se calculó como la diferencia entre el P_t y el P_i.
- La actividad de la fosfatasa ácida se determinó, tanto en el suelo testigo como en las heces, según el método de Tabatabai y Bremner (descrito en Alef et al. 1995), que está basado en la medición colorimétrica del p-nitrofenol liberado por la actividad enzimática.
- El P de origen microbiano se midió según el método de fumigación y extracción con cloroformo.
- El P microbiano liberado se calculó como la diferencia entre el P_i extraído por Bray-II, de las muestras fumigadas y de las no fumigadas.

Análisis estadísticos

Se ejecutó un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías, en el que se consideraron el sistema de uso de la tierra y la edad de la deposición como efectos fijos principales. Estos análisis se aplicaron a las fracciones de P orgánico e inorgánico extraídas con soluciones de H₂O-Res., de bicarbonato sódico y de NaOH, y también al P total, al C total, al P en Bray-II, a la actividad de la fosfatasa, al P microbiano, y al pH de las muestras. Se hicieron otras comparaciones de las medias empleando la prueba de Tukey HSD. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa Statistica 5.1 bajo entorno Windows (Statsoft Inc. 1996).

Resultados

Contenido de P total y actividad de la fosfatasa

El contenido de P total fue significativamente mayor (ANOVA, $F = 20.25$, $P < 0.001$) en las heces que en el suelo testigo, tanto en las muestras de laboratorio como en las de campo provenientes de la sabana nativa y del pastizal de *B. decumbens* + kudzú (Cuadro 14-1). El P total de las heces fue un 50% mayor que el del suelo contiguo a éstas en la sabana y más del 100%

mayor que el del pastizal introducido, tratándose de muestras de campo; fue sólo de 10% a 20% mayor respecto a las heces procesadas en el laboratorio. La diferencia media en el contenido de P total entre las heces y el suelo contiguo a éstas fue 104 y 88 $\mu\text{g P/kg}$ de suelo en la sabana nativa, para todas las fracciones de P y para la digestión del P total, respectivamente; en el pastizal introducido las diferencias fueron 226 y 202 $\mu\text{g P/kg}$ de suelo, respectivamente.

La actividad de la fosfatasa fue menor en las heces frescas que en el suelo testigo, excepto en las muestras

Cuadro 14-1. Comparación entre el fósforo^a total (P_t) del suelo y el de las heces de las lombrices de tierra en los experimentos de laboratorio y de campo.

Experimento	Tratamiento	Sabana nativa ^b		Pastizal de <i>Brachiaria decumbens</i> y kudzú ^b	
		Σ fracciones de P	P_t (dig. en HClO_4)	Σ fracciones de P	P_t (dig. en HClO_4)
Laboratorio (1)	Suelo	165	—	218	—
	Heces	193	—	243	—
Laboratorio (2) ^c	Suelo	221	208	259	248
	Heces	229	225	279	273
Campo	Suelo	195	179	199	194
	Heces	299	267	425	396

- a. $\mu\text{g-P/kg}$ suelo.
 b. dig. = digestión.
 c. Adición de material vegetal al suelo.

Cuadro 14-2. Diversas propiedades medidas en el suelo testigo y en las heces frescas (un día de edad) de individuos de *Martiodrilus carimaguensis*, en condiciones de laboratorio y de campo.

Propiedad	Sabana nativa		Pastizal de <i>B. decumbens</i> y kudzú	
	Suelo	Heces	Suelo	Heces
Experimento de laboratorio				
pH (H_2O)	4.6 \pm 0.01	5.2 \pm 0.04	4.6 \pm 0.01	5.2 \pm 0.1
P Bray-II ($\mu\text{g-P/g}$ suelo)	2.6 \pm 0.3	2.9 \pm 0.2	4.2 \pm 0.3	4.1 \pm 1.1
Actividad de fosfatasa	215 \pm 23.3	120 \pm 17.5	313 \pm 28.8	242 \pm 11.5
P microbiano ($\mu\text{g-P/g}$ suelo)	4.1 \pm 0.1	4.1 \pm 0.8	6.0 \pm 0.9	5.4 \pm 0.4
Experimento de campo				
pH (H_2O)	5.1 \pm 0.1	5.4 \pm 0.1	5.2 \pm 0.1	5.8 \pm 0.1
P Bray-II ($\mu\text{g-P/g}$ suelo)	1.0 \pm 0.2	6.3 \pm 0.6	2.5 \pm 0.6	11.0 \pm 2.3
Actividad de fosfatasa	254 \pm 14.9	312 \pm 7.2	299 \pm 13.8	249 \pm 12.3
P microbiano ($\mu\text{g-P/g}$ suelo)	2.5 \pm 0.3	4.0 \pm 0.6	4.1 \pm 1.3	10.9 \pm 1.5

tomadas en la sabana nativa bajo condiciones de campo (Cuadro 14-2). La actividad osciló desde 120 hasta 313 ppm de p-nitrofenol por hora en el experimento de laboratorio y desde 249 hasta 312 ppm de p-nitrofenol por hora en el experimento de campo para el conjunto de las muestras provenientes del pastizal y la sabana, respectivamente. El pH de las heces fue mayor que el del suelo testigo en las muestras de campo y de laboratorio pertenecientes a los dos sistemas de uso de la tierra estudiados. La adición de residuos orgánicos al suelo no tuvo efectos significativos en los valores del pH.

La determinación del P disponible por el método Bray-II reveló que en las heces de un día de edad había mayor cantidad de P que en el suelo contiguo a éstas, en las muestras provenientes del campo; no ocurrió así en las muestras del laboratorio (Cuadro 14-2).

Dinámica del P

En las Figuras 14-1 y 14-2 se ilustra la dinámica del P de las fracciones lábiles en heces de diversa edad, tanto en el experimento de incubación en el laboratorio como en

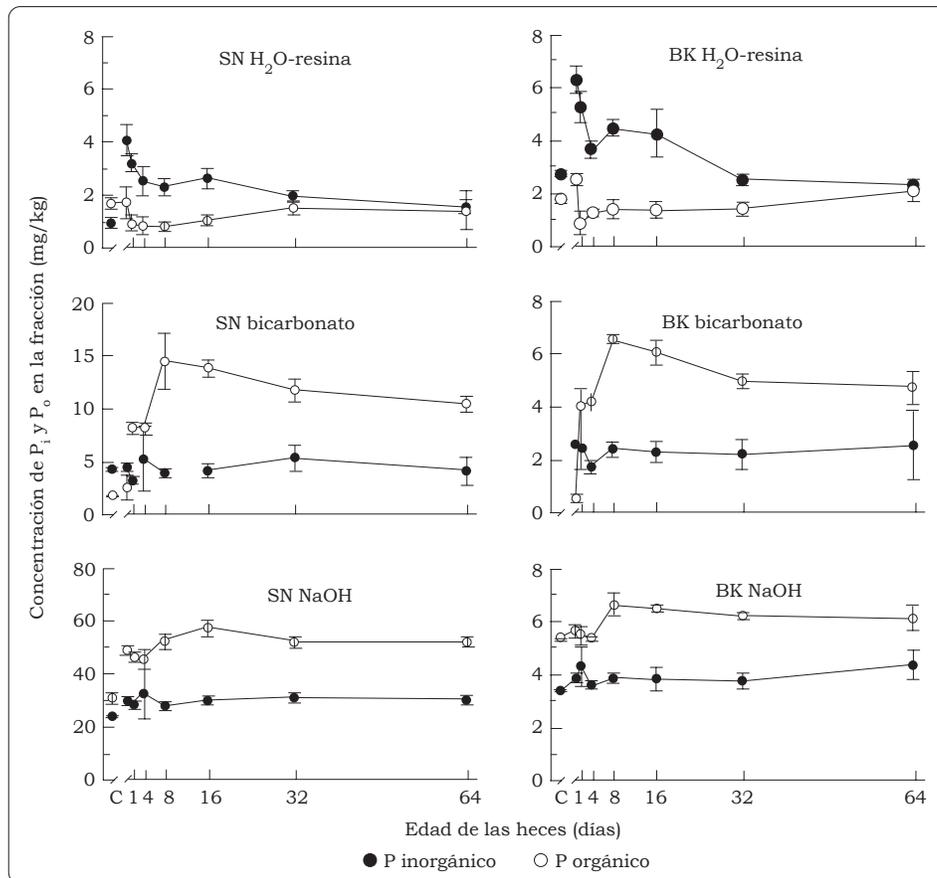


Figura 14-1. Dinámica temporal de las fracciones inorgánica y orgánica del P contenido en las heces de individuos de *Martiodrilus carimaguensis*, producidas e incubadas en el laboratorio. C: suelo testigo; SN: sabana nativa; BK: *B. decumbens* y kudzu.

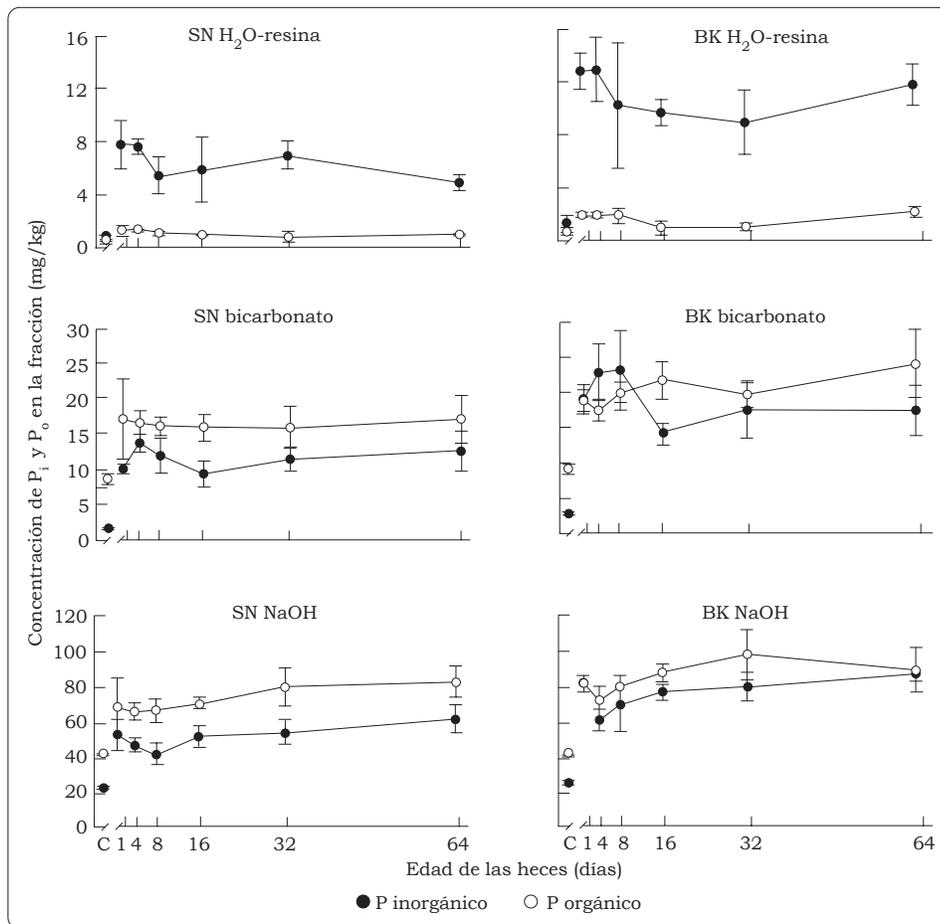


Figura 14-2. Dinámica temporal de las fracciones inorgánica y orgánica del P de las heces de individuos de *Martiodrilus carimaguensis*, producidas e incubadas *in situ* en el campo. C: suelo testigo; SN: sabana nativa; BK: *B. decumbens* y kudzu.

el de campo. Durante la ingestión se produjo un rápido incremento del P_i (extraído con resina) que fue reduciéndose paulatinamente en las heces en los siguientes 64 días de incubación en el laboratorio. La ingestión también afectó el P_o extraído con bicarbonato y con sosa, aunque el aumento registrado se produjo de 1 a 8 días después de la excreción de las heces (el turrículo) más que durante su tránsito por el tracto digestivo de la lombriz; además, las fracciones de P_o se mantuvieron relativamente

constantes durante el tiempo de incubación. El P_i extraído con bicarbonato y sosa no fue afectado por la ingestión del suelo y no cambió de manera significativa durante el tiempo de incubación en el laboratorio. El contenido de P_o se estabilizó 16 días después de la deposición del turrículo.

En la incubación *in situ* de las heces de *M. carimaguensis* se observaron efectos similares a los de la incubación en el laboratorio, aunque de una magnitud mucho más reducida, especialmente entre las

fracciones de P_o (Figura 14-2). Tanto el P_i como el P_o extraídos con bicarbonato y sosa aumentaron en las heces de las lombrices al comparar a éstas con el suelo; en el laboratorio, en cambio, sólo el P_o aumentó. Sin embargo, tras el aumento inicial, el P_i y el P_o permanecieron relativamente constantes en todas las fracciones durante los 64 días de incubación.

En el ensayo de laboratorio, las fracciones de P de las heces que aumentaron en comparación con las del suelo testigo fueron sólo las siguientes: el P_i extraído con resina y, en menor grado, el P_o extraído con H_2O de la solución extractora y las fracciones de P_i y de P_o extraídas con NaOH. El incremento del P total fue también marginal. En términos relativos, las heces depositadas afectaron poco las reservas de P, a excepción del aumento ocurrido en la fracción de P_i extraído con la resina de la solución extractora (Cuadro 14-3).

Discusión

Con el fin de valorar la contribución de la fauna del suelo al funcionamiento de éste y a la dinámica de los ecosistemas, es necesario hacer una descripción de los procesos más importantes que tienen lugar en las heces (Martín y Marinissen 1993). Este estudio confirma los resultados obtenidos por varios autores, quienes han enfatizado la importancia de las lombrices de tierra tanto en el ciclo de nutrientes como en la disponibilidad del P en los ecosistemas de pastizal (Barois y Lavelle 1986; Barois et al. 1987; James 1991; López-Hernández et al. 1993).

Cumplido el tránsito intestinal, se produce un aumento significativo

de P en las heces de *P. corethrus*; la diferencia más grande se observó en el P extraído con H_2O , que se duplicó después de la ingestión del suelo por las lombrices (Barois et al. 1999). La estabilización de los valores de P en las heces de la lombriz endógena *P. corethrus* se produce 4 días después de la deposición de éstas (López-Hernández et al. 1993), mientras que en las de *M. carimaguensis* la estabilización ocurre de 16 a 64 días más tarde.

No se ha aclarado aún el origen del P incorporado en las heces de *M. carimaguensis*, ya que puede provenir o bien de la hojarasca o de fragmentos de raíces y partes de follaje descompuestos o de la ingestión de heces de otras lombrices, como se ha explicado recientemente (Mariani et al. 2001). Este P, que procede de cualquier fuente orgánica, fue incluido en todas las fracciones de P (orgánico e inorgánico) y en mayor medida en las fracciones lábiles de este nutriente. No es posible concluir que la especie de lombriz aquí estudiada propicia la mineralización del P orgánico, ya que la relación proporcional del P lábil en el sustrato puede haber sido mayor que la de las formas estables de P. El hecho de que, en condiciones de laboratorio en que no se aportan residuos orgánicos al suelo, las reservas relativas de P no fueron afectadas, apoya la interpretación dada. Sin embargo, el aumento relativo del P_i extraído con resina (una reserva pequeña de P) sugiere algún tipo de mineralización del P menos disponible que proviene de reservas grandes, en donde los cambios relativos serían difíciles de detectar. El modo en que fueron tratados los residuos orgánicos, es decir, secados al horno y luego triturados, pudo haber influido en la ausencia de diferencias significativas en los tratamientos en que se

Cuadro 14-3. Valores de las fracciones del P ($\mu\text{g-P/g}$) analizadas en el suelo y en las heces frescas (1 día de edad) que individuos de *M. carimaguensis* produjeron en el laboratorio ingiriendo suelo proveniente de la sabana nativa y de un pastizal de 18 años de edad compuesto por *B. decumbens* + *Pueraria phaseoloides*.^a

Sistema de uso de la tierra	P _o en H ₂ O	P _i en resina	NaHCO ₃ con:		NaOH con:		P _i en 1M HCl	HCl c.c. con: ^b		P residual (de P _i)	P _o total	P total	
			P _i	P _o	P _i	P _o		P _i	P _o				
Sabana	Suelo	1.6 ab	0.9 d	4.1 b	1.8	24.8 d	31.6 c	0.3	41.0 b	16.0	43.2	51 bc	165 b
	Heces	1.9 b	4.0 b	4.3 b	2.4	30.5 c	49.6 b	0.4	41.7 b	16.9	41.8	71 ac	193 bc
<i>Bd-Pp</i>	Suelo	1.7 ab	2.8 c	6.5 a	1.0	33.9 b	53.9 a	0.2	50.6 a	22.5	45.9	78 a	218 ac
	Heces	2.5 a	6.3 a	6.5 a	1.4	38.6 a	56.6 a	0.7	55.4 a	19.9	54.9	80 a	243 a

a. Los valores incluidos en una misma columna y que van seguidos de la misma letra (o que no llevan letra) no son significativamente diferentes ($P < 0.05$), según la prueba HSD de Tukey.

b. c.c. = concentrado y caliente.

comparaba la adición de residuos orgánicos al suelo frente a la no adición de éstos. Por otro lado, el aumento de P en las fracciones lábiles extraídas con agua y sosa puede explicarse por la selección de la MO y la reorganización o translocación de P desde las reservas estables a formas disponibles para las plantas.

El contenido alto de P en las heces de *M. carimaguensis* se obtuvo en muestras de campo provenientes del pastizal de *B. decumbens* y *P. phaseoloides*. Este resultado pudo deberse o bien a la presencia de la leguminosa en la asociación, la cual contribuye a la fijación de N atmosférico y, por ende, a una mayor actividad biológica (Oberson et al. 1995; Thomas 1992, 1995; Thomas et al. 1992), o bien a la descomposición de las deposiciones del ganado, que son introducidas en la parte mineral del suelo por algunos coleópteros de la familia Scarabeidae y por las lombrices (Jiménez et al. 1998a, 1998b) o a la fertilización del pastizal (Thomas et al. 1995).

Las heces superficiales (los turriculos) de *M. carimaguensis* representan una fuente significativa del P disponible directamente por las plantas, de modo similar al modelo propuesto por Decaëns et al (1999b) para la difusión del N. Este modelo consistiría en que el P está primero disponible en las heces frescas y enseguida se difunde rápidamente, tanto en sentido vertical como lateralmente dentro de las galerías de las lombrices y por la superficie de las heces durante el tiempo en que éstas envejecen. Este P sería absorbido por las raíces localizadas cerca de la superficie del suelo, lo que podría relacionarse también con el aumento de la biomasa de las raíces que se encuentran bajo las heces de las lombrices de tierra (Decaëns et al. 1999b). Un nuevo estudio debería

considerar la disponibilidad del P_o que está protegido físicamente en las heces de más edad de las lombrices de *M. carimaguensis*.

La actividad de los ingenieros del ecosistema (*sensu* Jones et al. 1994, 1997) influye en la cantidad y en la distribución del P en los suelos de sabana y controla esas dos variables, mediante la construcción de nidos y galerías (López-Hernández et al. 1989). La actividad de las lombrices de tierra hace más disponible el P de carácter mineral que proviene de la hojarasca o del suelo (Mansell et al. 1981); Anderson y Wood (1984) encontraron que las termitas que se alimentan de suelo en los bosques tropicales de Africa actúan del mismo modo. Son escasos los estudios sobre el papel de los ingenieros del ecosistema en el ciclo de nutrientes y no es posible, por ello, establecer patrones generales dentro de los taxones más importantes de la fauna del suelo y entre ellos. En consecuencia, los estudios que se realicen en el futuro deben considerar los efectos que causa este grupo funcional en la dinámica de los nutrientes; por ejemplo, las estructuras creadas por *Microcerotermes* sp., *Spinitermes* sp. (Termitinae) y *Velocitermes* sp. (Nasutitermitinae) o por *Atta laevigata*, *Acromyrmex* sp. y *Trachymyrmex* sp. (Decaëns et al. 2001).

Partiendo de los resultados obtenidos en este estudio, se puede sugerir que *M. carimaguensis* participa en la mineralización del P orgánico disponible, lo que concuerda con los resultados de Guggenberger et al. (1996), quienes mostraron que la actividad de las lombrices de Carimagua causaba serios efectos en la disponibilidad del P del suelo. Estos autores sugirieron, basándose en Lavelle y Martin (1992), que la acumulación de la reserva del P orgánico lábil se debe a que las heces

se estabilizan, en términos físicos, en escalas de tiempo cortas. Por consiguiente, la actividad de los individuos de *M. carimaguensis* en la sabana nativa y en el pastizal introducido desempeña, al parecer, un papel importante, por dos razones: incrementa la reserva activa del P, y mejora y mantiene la disponibilidad del P en los Oxisoles de los Llanos Orientales de Colombia.

Agradecimientos

Los autores agradecen al personal de la estación experimental de Carimagua por su inestimable ayuda en el trabajo de campo y por su amistad. Agradecen también a Gonzalo Borrero, del CIAT, por su ayuda en la determinación de las fracciones de P en el laboratorio y a Alex Feijoo (CIAT), Patrick Lavelle (IRD, Francia) y Michel Brossard (IRD, Brasil) por sus comentarios útiles. El primer autor agradece profundamente a Richard Thomas y a los miembros de la Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas (CIAT) por sus críticas constructivas a la primera versión del manuscrito.

Referencias

- Alef K; Nannipieri P; Trazar-Cepeda C. 1995. Phosphatase activity. En: Alef K; Nannipieri P, eds. Methods in applied soil microbiology and biochemistry. Academic Press, Londres. p 335-344.
- Anderson JM; Wood TG. 1984. Mound composition and soil modification by two soil-feeding termites (Termitinae, Termitidae) in a riparian Nigerian forest. *Pedobiologia* 26:77-82.
- Barois I; Lavelle P. 1986. Changes in respiration rates and some physicochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta). *Soil Biol Biochem* 18:539-541.
- Barois I; Verdier B; Kaiser P; Lavelle P; Rangel P. 1987. Influence of the tropical earthworm *Pontoscolex corethrus* (Glossoscolecidae) on the fixation and mineralization of nitrogen. En: Bovincini Pagliai AM; Omodeo P, eds. On earthworms; vol. 2: Selected symposia and monographs, UZI. Mucchi, Módena, Italia. p 151-158.
- Barois I; Lavelle P; Brossard M; Tondoh J; Martínez MA; Rossi JP; Senapati BK; Angeles A; Fragoso C; Jiménez JJ; Decaëns T; Lattaud C; Kanyonyo J; Blanchart E; Chapuis L; Brown GG; Moreno A. 1999. Ecology of earthworm species with large environmental tolerance and/or extended distributions. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 57-85.
- Bowman RA. 1988. A rapid method to determine total phosphorous in soils. *Soil Sci Soc Am J* 52:1301-1304.
- Brossard M; Lavelle P; Laurent JY. 1996. Digestion of a vertisol by the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* (Megascolecidae) increases soil phosphate extractability. *Eur J Soil Biol* 32:107-111.
- Chapuis L; Brossard M. 1995. Modifications et stabilité du phosphore échangeable d'un ferrasol ingeré par un ver géophage. *C R Acad Sci Ser IIA* 320:587-592.
- Decaëns T. 2000. Degradation dynamics of surface earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 32:149-156.
- Decaëns T; Galvis JH; Amézquita E. 2001. Propriétés des structures produites par les ingénieurs écologiques à la surface du sol d'une savane colombienne. *C R Acad Sci Ser III, Sci Vie* 324:465-478.
- Decaëns T; Mariani L; Lavelle P. 1999a. Soil surface macrofaunal communities associated with earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Appl Soil Ecol* 13:87-100.

- Decaëns T; Rangel AF; Asakawa N; Thomas RJ; Lavelle P. 1999b. Carbon and nitrogen dynamics in ageing earthworm casts in grasslands of the Eastern plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 30:20-28.
- Decaëns T; Mariani L; Betancourt N; Jiménez JJ. 2003. Seed dispersion by surface casting activities of earthworms in Colombian grasslands. *Acta Oecol* 24(4):175-185.
- Friesen DK; Rao IM; Thomas RJ; Oberson A; Sanz JI. 1997. Phosphorous acquisition and cycling in crop and pasture systems in low fertility tropical soils. En: Ando T; Fujita K; Mae T; Matsumoto H; Mori S; Sekiya J, eds. *Plant nutrition for sustainable food production and environment*. Kluwer Academic Publishers, Japón. p 493-498.
- Guggenberger G; Haumaier L; Thomas RJ; Zech W. 1996. Assessing the organic phosphorous status of an Oxisol under tropical pastures following native savanna using ^{31}P NMR spectroscopy. *Biol Fertil Soils* 23:332-339.
- Hedley MJ; Stewart JWB; Chauhan BS. 1982. Changes in inorganic and organic soil phosphorous fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. *Soil Sci Soc Am J* 46:970-976.
- James SW. 1991. Soil, nitrogen, phosphorous and organic matter processing by earthworms in tallgrass prairie. *Ecology* 72:2101-2109.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998a. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a native species from the well-drained savannas of Colombia. *Appl Soil Ecol* 9:153-160.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998b. Earthworm communities in native savanna and man-made pastures of the eastern plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 28:101-110.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946-1957.
- Krishnamoorthy RV. 1990. Mineralization of phosphorous by faecal phosphatases of some earthworms of Indian tropics. *Proc Ind Acad Sci Anim Sci* 95:341-351.
- Lal R. 1974. No tillage effects on soil properties and maize (*Zea mays* L.) production in western Nigeria. *Plant Soil* 40:321-331.
- Lal R. 1991. Soil conservation and biodiversity. En: Hawksworth DL, ed. *The biodiversity of microorganisms and invertebrates: its role in sustainable agriculture*. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 89-103.
- Lavelle P. 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Adv Ecol Res* 27:93-132.
- Lavelle P; Martin A. 1992. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. *Soil Biol Biochem* 24(12):1491-1498.
- Lavelle P; Dangerfield M; Fragoso C; Eschenbrenner V; López-Hernández D; Pashanasi B; Brussard L. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. En: Wooster PL; Swift MJ, eds. *The biological management of tropical soil fertility*. Wiley, Reino Unido. p 137-169.

- Lee KE. 1985. Earthworms: their ecology and relationships with soil and land use. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos. 411 p.
- López-Hernández D; Lavelle P; Fardeau JC; Niño M. 1993. Phosphorous transformations in two P-sorption contrasting tropical soils during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae: Oligochaeta). Soil Biol Biochem 25(6):789-792.
- López-Hernández D; Fardeau JC; Niño M; Nannipieri P; Chacón P. 1989. Phosphorous accumulation in savanna termite mounds in Venezuela. J Soil Sci 40:635-640.
- Lunt HA; Jacobson GM 1944. The chemical composition of earthworm casts. Soil Sci 58:367.
- Mansell GP; Syers JK; Gregg PEH. 1981. Plant availability of phosphorous in dead herbage ingested by surface-casting earthworms. Soil Biol Biochem 13:163-167.
- Mariani L; Bernier N; Jiménez JJ; Decaëns T. 2001. Régime alimentaire d'un ver de terre des savanes colombiennes: une remise en question des types écologiques. C R Acad Sci Ser III. Sci Vie 324:733-742.
- Martin A; Marinissen JYC. 1993. Biological and physico-chemical processes in excrements of soil animals. Geoderma 56:331-347.
- Murphy J; Riley JP. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. Anal Chim Acta 27:31-36.
- Nye PH. 1955. Some soil-forming processes in the humid tropics; IV: The action of soil fauna. J Soil Sci 6(1):73-83.
- Olsen SR; Sommers LE. 1982. Phosphorous. En: Page AL; Miller RH; Keeney DR, eds. Methods of soil analysis; Parte 2. 2a. ed. ASA, Madison, WI, Estados Unidos. p 404-430.
- Oberson A; Friesen DK; Tiessen H; Moir JO; Borrero G. 1995. Phosphorous transformations in improved pastures. En: Tropical Lowlands Program annual report 1994. Working document no. 148. CIAT, Cali, Colombia. p 182-187.
- Sharpley AN; Syers JK. 1976. Potential role of earthworm casts for the phosphorous enrichment of run-off waters. Soil Biol Biochem 8:341-346.
- Stork NE; Eggleton P. 1992. Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. Am J Alt Agric 7:38-47.
- Thomas RJ. 1992. The role of the legume in the nitrogen cycle of productive and sustainable pastures. Grass Forage Sci 47:133-142.
- Thomas RJ. 1995. Role of legumes in providing N for sustainable tropical pasture systems. Plant Soil 174:103-118.
- Thomas RJ; Fisher MJ; Ayarza MA; Sanz JI. 1995. The role of forage grasses and legumes in maintaining the productivity of acid soils in Latin America. En: Lal R; Stewart BA, eds. Soil management: experimental basis for sustainability and environmental quality. Advances in soil science series. Lewis Publishers, Boca Ratón, FL, Estados Unidos. p 61-83.
- Thomas RJ; Lascano C; Sanz JI; Ara MA; Spain JM; Vera RR; Fisher MJ. 1992. The role of pastures in production systems. En: CIAT. Pastures for the tropical lowlands: CIAT's contributions. Cali, Colombia. p 121-144.
- Thompson L; Thomas CD; Radley JMA; Williamson S; Lawton JH. 1993. The effect of earthworms and snails in a simple plant community. Oecologia 95:171-178.
- Tiessen H; Moir JO 1993. Characterization of available P by sequential extraction. En: Carter MR, ed. Soil sampling and methods of analysis. Lewis Publishers, Boca Ratón, FL, Estados Unidos. p 75-86.

CAPÍTULO 15

Materia Orgánica del Suelo Contenida en las Heces que Produce una Comunidad de Lombrices Anécico-Endógea de un Pastizal Tropical, en Colombia¹

G. Guggenberger*, R. J. Thomas** y W. Zech*

Resumen

Se investigaron tanto la estabilidad estructural como la composición de la materia orgánica (MO) del suelo asociada con agregados de diferentes tamaños presentes en las heces grandes y redondeadas que depositan, en la superficie del suelo, las lombrices de tierra de hábito anécico de la especie *Martiodrilus* sp. (familia Glossoscolecidae). Se cuantificaron tanto el contenido de lignina (por oxidación con CuO) como el de los carbohidratos (hidrólisis ácida) de la MO y se realizó, además, una espectroscopía de resonancia magnética nuclear (RMN) con ¹³C. Los datos obtenidos para las heces se compararon con los del suelo superficial contiguo a ellas, que provenía de un pastizal de gramínea y leguminosa establecido en una sabana nativa de suelo Oxisol. Las heces de las lombrices contenían mayor cantidad de agregados estables de gran tamaño

(de 3.15 a 5 mm y de 5 a 8 mm) que su suelo circundante (765 g/kg vs. 390 g/kg). Esta mayor estabilidad estructural de las heces se debe a su más alta concentración de C orgánico (56 g C/kg suelo) en comparación con el suelo que las circunda (26 g C/kg suelo). Este incremento fue muy notorio para el C orgánico asociado con los agregados de la fracción arenosa, es decir, para la MO que no participa en la formación de complejos órgano-minerales. Los indicios obtenidos respecto a la composición de los carbohidratos y a la alteración microbiana de la lignina, así como la espectroscopía de RMN con ¹³C, revelaron que la MO asociada a la fracción arenosa estaba compuesta, principalmente, por residuos vegetales ligeramente descompuestos. Por tanto, la concentración elevada de lignina y de carbohidratos (recursos primarios) y la relación proporcional baja de C aromático sustituido y de grupos -COOH (ambos en compuestos húmicos) que se observaron en las heces —al compararlas con el suelo circundante no fraccionado— se deben, en parte, a una mezcla muy estrecha de hojarasca fresca con suelo mineral (efecto anécico). La MO del suelo asociada a la fracción arcillosa era más abundante en los residuos microbianos, y los

1. Publicado en *Applied Soil Ecology* 3, p 263-374, por Guggenberger et al. Copyright © 1996 de Elsevier. Impreso con permiso de la casa editorial.

* Institute of Soil Science and Soil Geography, University of Bayreuth, D-95440, Bayreuth, Alemania.

** Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas, CIAT, AA 6713, Cali, Colombia.

compuestos orgánicos humificados dominaron la MO asociada con la fracción de limos. Sin embargo, los análisis químicos de carácter estructural indicaron que la MO unida a partículas de arcilla y de limo parecía hallarse en un estado de descomposición más avanzado en el suelo contiguo a las heces que en éstas.

Los datos obtenidos proporcionaron pruebas claras de que los residuos vegetales ricos en carbohidratos, junto con los mucopolisacáridos sintetizados por microorganismos que viven en el intestino de la lombriz y por las propias lombrices, son los responsables de la estabilidad estructural observada en las heces. Según Golchin et al. (1994), se ha propuesto la hipótesis de que el metabolismo microbiano de los carbohidratos de origen vegetal conduce a la liberación de mucilago y de ciertos metabolitos, los cuales permean el revestimiento de las partículas minerales y, de este modo, estabilizan las heces. La consecuencia de esta íntima asociación entre los residuos vegetales ligeramente descompuestos y la fase mineral del suelo es la acumulación de una reserva de C que, aunque físicamente protegida, está activa y se libera en el momento en que se desintegran las heces.

Palabras clave: dinámica de la materia orgánica del suelo, heces de lombrices, pastizal, protección física, reserva de C

Introducción

Los Llanos Orientales de Colombia se caracterizan por la presencia de suelos ácidos de fertilidad baja (Oxisoles). Las mayores limitantes del crecimiento vegetal son la acidez (por niveles tóxicos de Al) y el bajo

contenido de P disponible y de N mineral (Rao et al. 1993). La fertilización de estos suelos y la introducción de gramíneas y leguminosas forrajeras producen un aumento de la MO del suelo (Fisher et al. 1994), tasas más altas de mineralización del N (Rao et al. 1994) y un ciclo del P mucho más eficiente (Oberson, datos sin publicar). Estos efectos benéficos que los pastizales ejercen en los parámetros químicos de los suelos mencionados se relacionan con la calidad de la hojarasca de las gramíneas y de las leguminosas que los conforman (Thomas y Asakawa 1993), con la calidad de la MO en cuanto a su degradabilidad (Guggenberger et al. 1995a), y con la actividad de las lombrices (Decaëns et al. 1994).

Las lombrices pueden influir mucho en la regulación de la dinámica de la MO de los suelos tropicales (Anderson y Flanagan 1989). Las actividades drilosféricas (la drilosfera es la parte del suelo que recibe la influencia de las lombrices de tierra) pueden ser considerables si se considera la cantidad de suelo y de MO que transita, anualmente, por el intestino de las lombrices. Lavelle y Martin (1992) mostraron que la comunidad de lombrices que habita en las sabanas africanas (unos 350 a 500 kg/ha, en peso fresco) ingería entre 800 y 1250 Mg/ha de suelo seco al año, que equivalen a unos 14 ó 15 Mg de MO. En los pastizales tropicales se encontraron valores similares (Decaëns et al. 1994). Estos datos muestran, hasta cierto punto, la influencia de las lombrices de tierra en la dinámica de la MO de los suelos tropicales; no obstante, apenas existe información sobre los efectos de la actividad de dichas lombrices en la composición química de la MO.

El fraccionamiento del suelo en partículas de diferente tamaño

(arenas, limos y arcillas) da origen a fracciones órgano-minerales, de propiedades bien diferenciadas en lo que respecta al ciclo de la MO (Anderson y Paul 1984; Tiessen y Stewart 1983). La MO asociada con la fracción arenosa del suelo es importante en el ciclo que aquélla cumple a corto plazo, la que está unida a la fracción arcillosa domina en el ciclo a mediano plazo, y la que está unida a la fracción de los limos participa en el ciclo a largo plazo. Por consiguiente, la separación de la MO según el tamaño de las partículas es una herramienta empleada para evaluar las fracciones lábiles y pasivas de esa MO (Christensen 1992). Guggenberger et al. (1994) señalaron que el fraccionamiento físico del suelo según el tamaño de sus partículas, unido a las técnicas químicas degradativas, ofrece un potencial extraordinario para evaluar los cambios que ocurran en la composición de la MO.

Aunque las técnicas químicas degradativas son útiles para establecer la naturaleza de los recursos primarios y secundarios de la MO, fallan, generalmente, en la caracterización de la estructura compleja de los compuestos estables humificados de la MO (Kögel-Knabner et al. 1988). En cambio, la espectroscopía no invasiva en estado sólido que emplea la RMN con ^{13}C y CPMAS ("cross-polarization magic-angle spinning"), sirve para calcular la estructura química básica de la MO en las muestras de suelo completo (Kögel-Knabner et al. 1988) y en las fracciones que de éste se obtienen según el tamaño de sus partículas (Baldock et al. 1992). La espectroscopía de RMN con ^{13}C en solución está diseñada para investigar la fracción extraíble de la MO del suelo (Preston 1987).

Un objetivo de este estudio fue obtener información sobre los efectos

de la actividad de las lombrices de tierra en el ciclo del C en el suelo. Con el fin de estudiar la distribución de la MO y su composición estructural, tanto en las heces producidas por una comunidad de lombrices de la sabana como en el suelo que las circundaba, se hicieron, adoptando un enfoque integral, el fraccionamiento del suelo según el tamaño de sus partículas y la caracterización química de la MO del suelo mediante métodos bien sea destructivos (oxidación de la lignina con CuO e hidrólisis ácida de los carbohidratos) o bien no destructivos mediante la espectroscopía de RMN con ^{13}C . Se relacionaron estos resultados con la estabilidad estructural de las heces, determinada mediante el tamizado en húmedo, y se discutieron las posibles interacciones entre la MO del suelo y la fase mineral de éste.

Materiales y Métodos

Descripción del sitio

El área de estudio se encuentra en el Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias (CNIA) Carimagua, en Colombia (4°37' N, 71°19' O, 175 msnm), que corresponde a las sabanas isohipertérmicas bien drenadas. La temperatura media anual es de 26 °C y la precipitación media anual es de 2200 mm que se distribuye, principalmente, de abril a diciembre. Los suelos son, en su mayoría, Oxisoles de baja fertilidad caracterizados por un pH bajo (4.5, H_2O), una alta saturación de Al, y niveles bajos de los cationes intercambiables de Ca, Mg y K (Lascano y Estrada 1989).

En 1978 se sembraron, en asociación, una gramínea forrajera tropical, *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk y una leguminosa tropical,

Pueraria phaseoloides CIAT 9900 (kudzú), donde había antes una sabana nativa. La combinación de una gramínea de raíces profundas con una leguminosa fijadora de N parece incrementar el reciclaje de nutrientes, la producción animal, la actividad biológica en el suelo y el almacenamiento de C (Fisher et al. 1994; Thomas et al. 1995).

En la época lluviosa se observaron algunas heces de lombrices de tierra sobre la superficie del suelo en la sabana nativa, y una cantidad abundante de heces en el suelo del pastizal de gramínea y leguminosa; esto indica que tras el establecimiento del pastizal, la comunidad de lombrices cambió y sus poblaciones aumentaron. Jiménez et al. (1994) identificaron 15 especies de lombrices de tierra, algunas no conocidas hasta entonces ni clasificadas a nivel ecológico; las especies dominantes fueron la anécica *Martiodrilus* n. sp., de la familia Glossoscolecidae y la endoanécica *Andiorrhinus* n. sp. Como la mayoría de las heces eran de tipo globular (Lavelle y Martin 1992) y de gran tamaño (2 a 8 cm de diámetro), es probable que provinieran, en su mayoría, de *Martiodrilus* n. sp.

Muestreo

Se recogieron aleatoriamente unas 20 heces superficiales del pastizal de 1 ha en julio de 1993. Para hacer comparaciones, se tomaron manualmente, en la parcela de 1 ha, cuatro réplicas del suelo que circundaba las heces y que no había sido ingerido recientemente; se evita el término "no ingerido" porque, dada la intensa actividad de las lombrices de tierra, todo el suelo habrá sido reingerido en unos pocos años. En el laboratorio, las muestras se

mezclaron y de ese conjunto se retiraron los restos visibles de raíces. Posteriormente, las muestras se dejaron secar al aire y, excepto en la determinación de la estabilidad de los agregados, se tamizaron a 2 mm de trama y se secaron de nuevo a 40 °C durante 5 días.

Análisis de laboratorio

Estabilidad de los agregados

La estabilidad de los agregados de las heces y del suelo que las circunda se determinó por triplicado mediante el tamizado en húmedo de muestras secadas al aire y remojadas en un aparato Yoder (Beare y Bruce 1993). Se tomaron agregados secos porque tanto las heces superficiales como la superficie del suelo están expuestas, normalmente, a la desecación y al rehumedecimiento. Los agregados menores de 8 mm se tamizaron a una frecuencia de 35 ciclos/min durante 5 min. La trama de los tamices empleados era de 5, 3.15, 2, 1, 0.5 y 0.2 mm.

Separación según el tamaño de las partículas

Siguiendo el método de Christensen (1985), la separación según el tamaño de las partículas se hizo por triplicado, en muestras de suelo secado a 40 °C durante 5 días. Se dispersaron mediante ultrasonido 30 g de suelo en 150 ml de agua empleando un desintegrador del tipo sonda (Heat Systems-Ultrasonics, Model W 185-F); el total de energía disipada fue de 1500 J/ml. La fracción arcillosa (< 2 µm) y la fracción de limos (de 2 a 20 µm) se separaron mediante sedimentación gravitacional en agua; la fracción de arenas (de 20 a 2000 µm) se

recuperó como sedimento una vez obtenidas las fracciones de arcilla y de limo. Posteriormente, los agregados se secaron en frío.

Análisis químicos

El C y el N totales se determinaron por combustión seca en un analizador de C/N (Elementar Vario EL C/N Analyzer). Los coeficientes de variación entre las repeticiones fueron de $\pm 2\%$. A causa del bajo pH del suelo, el C total correspondió al C orgánico.

La cantidad de lignina y su estado de descomposición oxidativa se calcularon mediante los parámetros de lignina obtenidos de la oxidación alcalina con CuO (Hedges y Ertel 1982; Kögel-Knabner et al. 1991). Los fenoles derivados de la lignina mediante la oxidación con CuO se separaron y cuantificaron empleando la cromatografía de gas (CG) de tipo capilar. La porción de lignina intacta se calculó con la suma de las unidades de vanililo (V), de siringilo (S) y de cinamilo (C) (VSC). El estado de descomposición oxidativa se determinó como el grado de oxidación de la cadena lateral microbiana de la lignina remanente, que se calculó mediante la relación masal ácido-aldehído de las unidades de vanilina [(ac/al)_v]. Kögel-Knabner et al. (1991) obtuvieron coeficientes de variación del 8% en la determinación de la

cantidad de fenol y del 6% en las relaciones (ac/al)_v. La eficiencia de la oxidación con CuO es diferente según el tejido de la planta y oscila entre el 30% y el 90% en la lignina de tipo leñoso (Ertel et al. 1984). La relativa liberación dependerá más adelante del grado de alteración de la lignina durante su descomposición. Es posible introducir un factor de rendimiento equivalente, aunque la corrección de los datos supone un alto grado de incertidumbre (Kögel-Knabner et al. 1991). Por dicha razón, se emplearon los rendimientos brutos con fines comparativos.

Los carbohidratos no celulósicos fueron hidrolizados con ácido trifluoroacético 4 M (TFA) según Guggenberger et al. (1994). La separación y la cuantificación de los monómeros liberados se realizaron mediante un análisis de cromatografía de gas y de espectrometría de masa (CG/EM), después de la oximación con O-metilhidroxilamina y la sililación con bis(trimetilsilil)-trifluoroacetamida (Andrews 1989). Los coeficientes de variación de los análisis de los monosacáridos fueron 1% y 17% (J. Hejzlar, com. pers. 1992). Las relaciones galactosa + manosa/arabinosa + xilosa [(G+M)/(A+X)] y ramnosa+fucosa/arabinosa+xilosa [(R+F)/(A+X)] se emplearon para calcular la contribución de las hemicelulosas de las células vegetales y de los azúcares derivados de la actividad

Cuadro 15-1. Distribución de los agregados estables en agua (g/kg de suelo) en las heces y en el suelo contiguo a ellas (Oxisol del pastizal *Brachiaria decumbens* y *Pueraria phaseoloides*). Los valores se basan en varios análisis de tres repeticiones, $n = 3$. Las letras diferentes indican diferencias significativas a $P < 0.05$ según la prueba de *t*-Student.

Muestra	Agregados según clase de tamaño (mm) de:							Suma de las fracciones
	8-5	5-3.15	3.15-2	2-1	1-0.5	0.5-0.2	<0.2	
Heces de lombriz	494	271	188	22	3	2	3	983
Suelo circundante	168 a	222 b	201	192 c	100 d	57 e	56 f	996

Cuadro 15-2. Distribución, según el tamaño de las partículas, de los agregados tanto de las heces de las lombrices como del suelo contiguo a las heces, y caracterización química en húmedo de la MO del suelo asociada con dichos agregados. Los valores del cuadro se basan en tres repeticiones (para el tamaño de los agregados) o en dos repeticiones (para los parámetros químicos), $n = 2, 3$. Los valores seguidos por letras distintas tienen diferencias significativas a $P < 0.05$, según la prueba de *t*-Student^a.

Parámetro químico	Arena (20-2000 μm) en:		Limo (2-20 μm) en:		Arcilla ($< 2 \mu\text{m}$) en:		Suelo total ($< 2 \text{ mm}$) en:	
	Heces	Suelo	Heces	Suelo	Heces	Suelo	Heces	Suelo
Peso seco (g/kg suelo)	415	406	272	159 a	313	406 b	999	973
Contenido de C (g/kg)	35.0	2.8 a	63.3	32.1 b	57.8	43.0 c	56.3	26.0 d
C/N	22.2	22.8	16.9	21.7 a	12.4	12.9	16.7	14.2 b
VSC (g/kg de C)	44.3	39.9	18.1	13.7	6.8	4.9	19.2	9.7 a
(ac/al) _v	0.22	0.39	0.47	0.80 a	0.62	1.10 b	0.38	0.87 c
Carbohidratos	249	237	137	110	222	212	203	188
(G+M)/(A+X)	0.52	0.28 a	1.19	0.94	1.89	2.38 b	1.10	1.75 c
(R+F)/(A+X)	0.08	0.03 a	0.14	0.12	0.39	0.50	0.16	0.31 b

a. VSC = cantidad de productos fenólicos derivados de la oxidación del CuO (expresada como la suma de unidades de vanililo (V), siringilo (S) y cinamilo (C)); (ac/al)_v = relaciones ácido-aldehído de las unidades de vanililo; (G + M)/(A+X) = (galactosa + manosa)/(arabinosa + xylosa); (R + F)/(A + X) = (ramnosa + fucosa)/(arabinosa + xylosa).

microbiana (Murayama 1984; Oades 1984). En ambas relaciones, los valores crecientes reflejan un aumento de la cantidad proporcional de metabolitos microbianos.

Todos los análisis químicos se hicieron por duplicado.

Espectroscopía de RMN

Los espectros, que se obtuvieron en estado sólido empleando la RMN con ^{13}C y CPMAS, tanto de las muestras de suelo completo tratadas con HCl-HF como de los agregados según diversos tamaños, provenían del instrumento de RMN Bruker MSL 300. Estos espectros se tomaron en las condiciones siguientes:

frecuencia del espectrómetro:
75.4 MHz; ancho espectral:
29,410 Hz; número de barridos:
de 3000 a 5000; velocidad de
giro: 4100 Hz; tiempo de
contacto: 1.5 milisegundos;

intervalo (entre impulsos):
5 segundos.

Los espectros se compararon sólo cualitativamente porque las diferencias obtenidas en los tiempos de relajación de las diferentes especies de C y las interferencias producidas por algunas especies paramagnéticas causaban incertidumbre en la interpretación cuantitativa de los espectros de RMN con ^{13}C y CPMAS (Malcolm 1989).

La fracción extraíble de la MO del suelo se obtuvo tratando las muestras de suelo con una mezcla 1:1 de 0.1 M NaOH y 0.1 M $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$, se purificó luego mediante diálisis (Servapor, MWCO 14,000), se congeló en seco y se analizó empleando la espectroscopía de RMN con ^{13}C en solución. Para el análisis que entregó los datos se tomaron 150 mg de las muestras congeladas, se disolvieron en 3 ml de NaOD 0.5 M y se analizaron en un

espectrómetro Bruker AM 500. Las señales del ^{13}C fueron desacopladas respecto a los protones mediante la técnica del desacoplamiento de acceso invertido, y se aplicó un tiempo total de repetición de 2 s que permitía la relajación completa de todos los espines atómicos. Una vez acumulados de 9,000 a 27,000 barridos, se empleó una banda ancha de 100 Hz con el fin de reducir el ruido de la señal (mejorando la relación señal:ruido).

Resultados

Estabilidad de los agregados

En comparación con los del suelo, los agregados estables en agua mayores que 3.15 mm de las heces fueron significativamente más abundantes ($P < 0.05$) y los agregados menores que 2 mm se redujeron drásticamente (Cuadro 15-1). Esta tendencia hacia los macroagregados en la distribución por tamaño de los agregados indicó que la estabilidad estructural de las heces de las lombrices de tierra era mayor que la de los agregados del suelo que circundaba las heces (Beare y Bruce 1993).

Distribución según el tamaño de las partículas

Las heces de las lombrices estaban, al parecer, enriquecidas con la fracción de limos en detrimento de la fracción de arcillas, relación que no se presentó en las muestras de suelo (Cuadro 15-2). Sin embargo, dado que las heces presentan, normalmente, mayor porcentaje de minerales de textura fina que el suelo que las circunda (Lee 1985), el resultado en cuestión, de este estudio, se relacionaría más con una dispersión incompleta de las heces

mediante ultrasonido (Christensen 1992) que a un enriquecimiento de éstas con partículas de la fracción de limos. La formación de microagregados estables en la fracción de limos puede estar relacionada con la presencia de mucopolisacáridos que aglutinan las partículas primarias de arcilla (Parle 1963).

C en el suelo y en los agregados

Como en los datos obtenidos por Loquet (1973) y Lee (1985), el contenido de C orgánico de las heces de las lombrices de este estudio fue mayor (casi el doble) que el del suelo (Cuadro 15-2). Más interesante aún que el contenido total de C fue la distribución de éste en cada uno de los agregados que se diferencian por el tamaño de las partículas. El suelo que no había sido ingerido recientemente se caracterizó por una notoria reducción de la MO del suelo asociada con la fracción arenosa y por un incremento en el contenido de la MO unida a la fracción de arcillas, principalmente, y a la de limos. Este esquema de distribución de la MO del suelo es típico de la mayoría de los suelos (Christensen 1992). En las heces de las lombrices también se observaron las concentraciones más bajas de C en la fracción arenosa, aunque las de C orgánico no fueron tan bajas al comparar las heces con la misma fracción del suelo circundante. En consecuencia, la actividad de las lombrices de tierra produjo una redistribución de la MO del suelo dentro de los agregados de diferente tamaño.

La relación C/N disminuyó al reducirse el tamaño de las partículas, lo que indica que el grado de humificación iba en aumento (Baldock et al. 1992). Excepto en las partículas del tamaño del limo, no

hubo diferencias significativas en la relación C/N de los agregados de diferente tamaño de partícula pertenecientes a las heces o al suelo. Esta relación C/N más baja de la fracción arenosa de las heces puede atribuirse a la contribución de la arcilla a dicha fracción, por causa de una dispersión incompleta (ver antes). En cambio, la relación C/N del suelo fue mayor en las heces puesto que es relativamente alto el porcentaje de MO del suelo (cuya relación C/N es alta) asociada con la fracción de arenas.

Lignina en el suelo y en los agregados de tamaño diferente

El rendimiento de los productos fenólicos de la oxidación con CuO (VSC) disminuyó constantemente según el orden arena > limo > arcilla, tanto en las heces de las lombrices como en el suelo que las circundaba (Cuadro 15-2). La creciente relación (ac/al)_v encontrada sugiere un incremento en la oxidación de la cadena lateral de la lignina remanente, en el mismo sentido.

En todos los agregados analizados, el VSC fue mayor en las heces que en el suelo que las rodeaba, aunque la diferencia no fue significativa. La cantidad de fenoles derivados de la lignina que se hallaron en las heces fue el doble de los hallados en el suelo. Esto se debió, en parte, a una mayor concentración de VSC en los agregados presentes en las heces y, principalmente, al enriquecimiento de estas heces con la MO del suelo asociada a la fracción arenosa. Simultáneamente, el suelo que rodeaba las heces se caracterizó por presentar un grado de oxidación de la cadena lateral de la lignina remanente mayor que el de las heces de las lombrices.

Carbohidratos en el suelo y en los agregados de tamaño diferente

En ambos tipos de muestras (suelo y heces), los carbohidratos no celulósicos aumentaron en las fracciones arenosa y arcillosa, y se redujeron en la fracción limosa (Cuadro 15-2). No se encontraron diferencias significativas entre las heces y el suelo circundante respecto a la concentración de carbohidratos, como revela el análisis químico realizado en húmedo. La tendencia creciente de las relaciones [(G+M)/(A+X)] y [(R+F)/(A+X)] sugiere que, en cuanto disminuye el tamaño de los agregados, la contribución de los azúcares microbianos es cada vez mayor. La comparación entre las heces y el suelo que las rodea reveló una cantidad proporcionalmente más grande de derivados microbianos en la fracción arenosa de las heces. Sin embargo, si se considera el suelo en su totalidad, las heces se caracterizaron por una cantidad proporcionalmente muy alta de carbohidratos derivados de las plantas (hemicelulosas).

Espectros de RMN con ¹³C y CPMAS del suelo total y de sus agregados

Aunque todos los espectros se mostraron similares en su resonancia, se diferenciaron en cuanto a su intensidad (Figura 15-1). Los espectros se dividieron en cuatro intervalos químicos con el fin de establecer comparaciones cualitativas entre ellos: 0-50 ppm (C alquil), 50-110 ppm (C alquil-O), 110-160 ppm (C aril), 160-200 ppm (C carboxil). Como se deduce de los picos altos obtenidos a 30 ppm, las resonancias en el intervalo del C del grupo alquilo provenían, principalmente, de las cadenas de polimetileno (Oades et al. 1987). Las

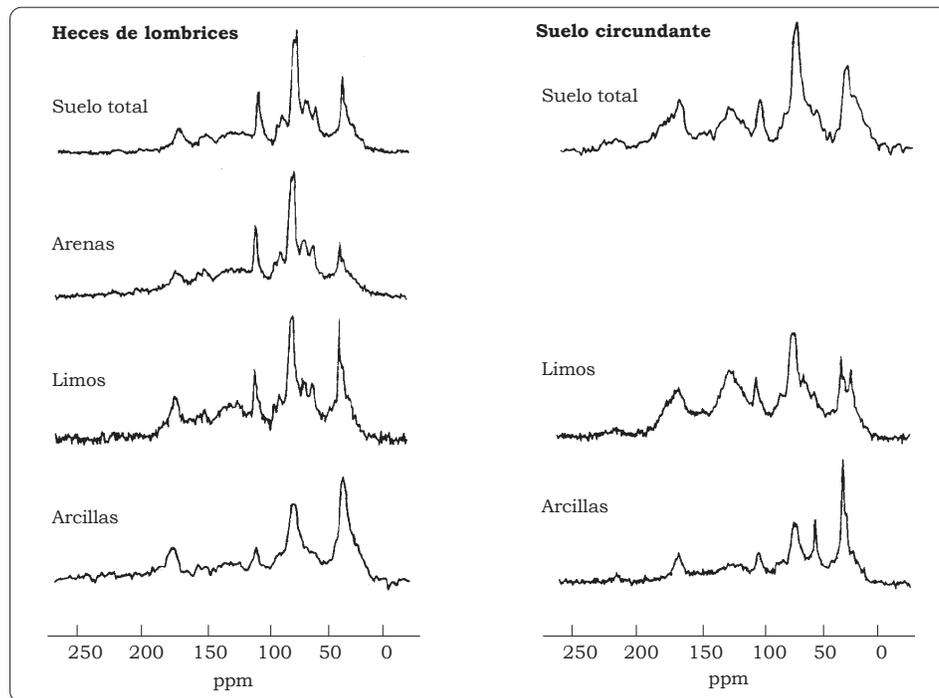


Figura 15-1. Espectros de RMN con ^{13}C y CPMAS de las heces (muestra sin fraccionar y fracciones de arenas, de limos y de arcillas) comparados con los espectros del suelo contiguo a las heces (muestra sin fraccionar y fracciones de arenas, de limos y de arcillas). El contenido de C orgánico de la fracción arenosa de dicho suelo fue demasiado bajo y no permitió obtener un espectro de RMN adecuado.

señales obtenidas a 56 ppm pueden derivar del C del grupo metoxilo de la lignina así como del C de los aminoácidos. Ahora bien, los carbohidratos dominaron el C del alquil-O. La señal intensa del C anomérico (C-1) obtenida entre 100 y 105 ppm representaba, aproximadamente, 1/5 de la intensidad observada en el intervalo de 60 a 90 ppm, lo que abarca el carbono C-6 (64 ppm), el C-2, el C-3, el C-5 (70-75 ppm) y el C-4 (88 ppm) de los carbohidratos. Las señales anchas entre 110 y 140 ppm provienen del C del arilo, protonado y sustituido en el C; por su parte, las resonancias entre 140 y 160 ppm derivan del C sustituido en el O (C fenólico) y eran indicadoras de la presencia de lignina. El intervalo del C del carbonilo estuvo dominado por

las resonancias causadas por el C del grupo carboxilo cuyo centro estaba en 172 ppm.

Los espectros de RMN con ^{13}C y CPMAS que se obtuvieron de todas las muestras indicaron que los carbohidratos y los C alquílicos dominaron tanto en el suelo que rodeaba las heces como en éstas. En ambos tipos de muestras hubo una reducción en el contenido del C del grupo alquil-O y un aumento del C alquílico, en la medida en que disminuía el tamaño de los agregados del suelo. La fracción de limos estaba relativamente enriquecida con C arílico. Las diferencias encontradas entre las heces y el suelo alrededor de ellas apuntaban a la cantidad relativamente proporcional del C

arílico y del C carboxílico en las muestras de suelo y en los agregados de la fracción de limos. La intensidad de las señales de estas especies de C fue mayor en el suelo alrededor de las heces que en las heces. Asimismo, el C arílico de dicho suelo estuvo dominado por el C arílico sustituido en el C, mientras que en las heces de las lombrices de tierra el C fenólico contribuyó significativamente al intervalo del C arílico.

Espectros de RMN con ¹³C en solución de extractos alcalinos

El 30% de toda la MO del suelo, en los dos tipos de muestras de suelo, correspondía a la MO soluble en álcali/pirofosfato. El fraccionamiento ulterior reveló que el 80% de la MO total extraíble consistía en ácidos húmicos y el 20% restante en ácidos fúlvicos. Las resonancias de los espectros de RMN con ¹³C en solución de la MO soluble en NaOH/Na₄P₂O₇ fueron similares a los espectros obtenidos, pero con CPMAS, de las muestras de suelo (Figura 15-2). Ahora bien, el espectro de RMN con ¹³C en solución mostró intensidades similares a causa de la extracción selectiva del C arílico y del C carboxílico (Kögel-Knabner et al. 1988). La comparación cuantitativa del espectro de RMN con ¹³C en solución de las heces de las lombrices, con el

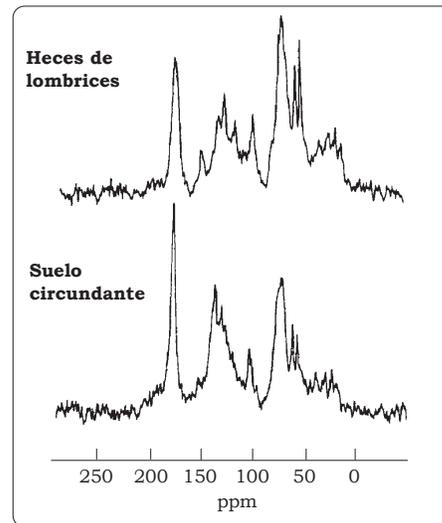


Figura 15-2. Espectro de RMN con ¹³C en solución de la fracción soluble en álcali/pirofosfato de la MO que se extrajo de las heces de las lombrices y del suelo que las circunda.

mismo tipo de espectro del suelo que rodea las heces, indicó que la concentración del C arílico y del C carboxílico eran más altas en los extractos del suelo circundante (Cuadro 15-3). Se midió también la aromaticidad (o sea, la relación proporcional entre el C arílico y el C total, exceptuando el C carboxílico), que fue de 41% en el suelo que circunda la heces de las lombrices y de sólo 29% en dichas heces. Por otro lado, la MO soluble en álcali/pirofosfato que se extrajo de las

Cuadro 15-3. Distribución de las especies de C en la fracción extraída con álcali de la MO del suelo tal como se integró de los espectros de RMN con ¹³C en solución (se expresa como porcentaje de la intensidad total de la señal). La aromaticidad se calculó dividiendo la intensidad de la señal del C arílico por la intensidad total (exceptuando la intensidad correspondiente al grupo -COOH). La relación [C aril-O/C aril-C] es una medida del C fenólico, en la que los valores decrecientes indican una cantidad menor de esa especie de C.

Muestra	Distribución (%) según rango químico (ppm) de:				Aromaticidad	C aril-O / C aril-C
	200-160 (-COOH)	160-110 (C arílico)	110-50 (C alquil-O)	50-0 (C alquilico)		
Heces de lombriz	15	25	43	17	0.29	0.17
Suelo circundante	22	32	38	8	0.41	0.05

heces de las lombrices tenía más abundancia de carbohidratos (62, 72 y 103 ppm) y de lignina (56 y 150 ppm). El contenido de C fenólico, calculado mediante la relación [C aril-O/C arílico] fue mucho mayor en las heces (0.17) que en el suelo alrededor de ellas (0.05). De este modo, cada uno de los dos métodos espectroscópicos de RMN empleados corroboró los resultados obtenidos con el otro.

Discusión

Decaëns et al. (1994) señalaron el efecto notable que tenía la introducción del pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* en la biomasa de las lombrices de tierra. Esta biomasa fue de 511 kg de peso fresco por hectárea, un valor más de 10 veces superior al encontrado en la sabana natural. Jiménez et al. (1994), por su parte, calcularon que estas lombrices ingerían 680 Mg de suelo seco por hectárea en el pastizal que contenía una leguminosa. Un alto porcentaje de esa cantidad se halla como capa de heces sobre la superficie del suelo. Las heces en que se tomaron las muestras presentan un gradiente de edades que va desde las que tenían unos pocos días hasta las de varios meses. Por consiguiente, no fue posible seguir la dinámica de la MO del suelo en las heces durante el envejecimiento de éstas. Este estudio fue planeado, en realidad, para resaltar las diferencias principales que presentan, en la estructura química de la MO del suelo, las heces de las lombrices y el suelo que las rodea, y para esclarecer los posibles mecanismos que asocian la MO del suelo con la fase mineral de éste.

Al determinar los agregados estables en agua, se hizo evidente una notoria estabilización de las partículas secundarias en las heces

de las lombrices. A pesar de someterlos a una acción sónica intensa, una porción de los agregados de la fracción de limos resultó estable. Una estabilidad estructural muy alta de las heces de las lombrices obtuvieron también De Vleeschauwer y Lal (1981), quienes reportaron que las heces pueden soportar de 5 a 54 veces más energía cinética proveniente de las gotas de lluvia antes de desintegrarse que los agregados del suelo. Las heces demuestran también, generalmente, una resistencia a la tensión mayor que los agregados del suelo (McKenzie y Dexter 1987). Este incremento en la estabilidad de sus agregados refleja, en las heces, una concentración más elevada de C orgánico. Zhang y Schrader (1993) mostraron la relación existente entre la estabilidad de los agregados (agregación en agua, resistencia a la tensión) y el C orgánico. Postulan estos autores la formación de uniones entre un humato de Ca (del humus) o un catión polivalente de MO, de un lado, y una partícula de suelo, del otro, uniones que implican la presencia dominante de la MO del suelo humificada en los procesos de estabilización.

La distribución del C orgánico en los agregados de suelo reveló, sin embargo, que la MO del suelo asociada con la fracción arenosa era 13 veces más abundante en las heces que en la fracción equivalente del suelo situado alrededor de éstas. Según Christensen (1992), esta fracción está compuesta, principalmente, por MO que no se asocia para formar complejos órgano-minerales. Se puede postular, por tanto, una relación positiva entre la alta estabilidad de los agregados de las heces y la cantidad grande de MO del suelo que no participa en dichas uniones. El C orgánico asociado con la fracción mineral fue sólo 2 veces (en fracción

de limos) y 1.3 veces (en fracción de arcillas) superior en las heces que en el suelo alrededor de éstas.

La caracterización analítica de las heces y del suelo que las circundaba reveló que la MO del suelo asociada con la fracción arenosa consistía solamente en hojarasca ligeramente descompuesta (un recurso primario). Los tejidos vegetales vasculares no lignificados y aún sin descomponer se caracterizan por presentar valores de VSC que oscilan entre 30 y 80 g/kg de C y un valor de 0.15 ± 0.05 en la relación $(ac/al)_v$ (Hedges y Mann 1979). Por tanto, los valores obtenidos sugieren que la cantidad de lignina presente en los agregados de la fracción arenosa de las heces es alta. Los azúcares derivados de las plantas dominaron la MO del suelo asociada con la fracción arenosa, como lo demuestra la composición de los carbohidratos. Más aún, el espectro de RMN con ^{13}C y CPMAS de los agregados de la fracción arenosa se asemejó mucho al de la hojarasca y al de la MO presente en los agregados libres de los suelos del pastizal de larga duración (Golchin et al. 1994; Skjemstad et al. 1986). Los espectros de RMN con ^{13}C y CPMAS de los residuos vegetales frescos se caracterizaron siempre por una intensidad de señal alta generada por los carbohidratos (C alquil-O) y por la lignina (C aril-O).

En los dos tipos de muestras analizadas (heces y suelo) se observó que, al reducirse el tamaño de los agregados, tanto la relación C/N como el contenido (los parámetros) de lignina, la distribución de los carbohidratos y la espectroscopía de RMN con ^{13}C y CPMAS indicaban un grado más alto de descomposición de la MO del suelo. Según Kögel-Knabner et al. (1988), el descenso de los valores de

VSC y el aumento de la relación $(ac/al)_v$ se consideran indicadores de la descomposición de la lignina en el perfil del suelo. Guggenberger et al. (1994, 1995b) señalaron que, en los Inceptisoles, una reducción en los productos de oxidación del CuO y un aumento en la funcionalidad carboxílica del remanente de lignina—siguiendo el orden arena, limo, arcilla—estaban relacionados, directamente, con la descomposición de la lignina. La distribución de los carbohidratos indicó que la cantidad proporcional de azúcares derivados de la actividad microbiana aumentaba en la medida en que disminuía el tamaño de las partículas en los agregados. El enriquecimiento en carbohidratos de origen microbiano de la fracción arcillosa de los agregados se debe, probablemente, a un aporte mayor de metabolitos derivados de la actividad microbiana a dicha fracción (Baldock et al. 1990) y también a la estabilización de los azúcares de origen microbiano cuando se asocian íntimamente con las arcillas (Guggenberger et al. 1994). La espectroscopía de RMN con ^{13}C y CPMAS mostró que la fracción arcillosa de los agregados estaba también enriquecida con C alquílico. Puesto que los microorganismos sintetizan básicamente carbohidratos y C alquílico (Baldock et al. 1990), esta función constituía una prueba adicional de que la MO del suelo asociada con la fracción arcillosa de los agregados estaba enriquecida con metabolitos derivados de la actividad microbiana (los recursos secundarios). En cambio, la fracción de limos de los agregados se caracterizó porque presentaba las concentraciones más altas de C aromático y de grupos $-COOH$. La MO del suelo unida a la fracción de limos representa los componentes orgánicos humificados (Oades 1990).

Se puede decir, en general, que la composición de la MO del suelo asociada a los agregados de diferente tamaño, en este suelo tropical, es comparable a la que se halló en los suelos de zona templada en Alemania (Guggenberger et al. 1994, 1995b).

Los análisis químicos estructurales indicaron, al parecer, que la MO del suelo asociada con las fracciones de limos y de arcillas se hallaba en un estado más avanzado de descomposición en el suelo contiguo a las heces que en éstas mismas. Mayor interés despiertan las diferencias observadas en la forma en que la MO se distribuye entre las diversas fracciones del suelo, lo que da una relación proporcional diferente para la MO asociada, bien sea con la fracción de arenas (dominada por los recursos primarios) o bien con la fracción de arcillas (dominada por los recursos secundarios), o con la fracción de limos (dominada por la MO humificada) del suelo. El espectro de RMN con ^{13}C y CPMAS de las heces completas de las lombrices se asemejó bastante al de la fracción arenosa de los agregados que generaba señales dominantes en la región del C del grupo alquil-O. En cambio, el espectro de RMN con ^{13}C y CPMAS del suelo no fraccionado fue similar al obtenido en la fracción de limos de los agregados. En consecuencia, dicho suelo era más rico en C aromático y en C carboxílico que las heces de las lombrices. Esta conclusión fue también obvia en los espectros de RMN con ^{13}C en solución de la MO soluble en álcali/pirofosfato que se extrajo de las muestras de suelo. Las señales de intensidad más alta provenientes de la lignina (o sea, una relación alta de [C aril-O/C aril-C] y de C metoxil) y de los carbohidratos (o sea, C alquil-O) de las heces indicaron que éstas tenían una

concentración mayor de recursos primarios que el suelo alrededor de ellas. La MO soluble en NaOH/ $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$, proveniente del suelo alrededor de las heces, parecía estar más enriquecida en sustancias húmicas cuyo contenido de C carboxílico y de C aromático sustituido en el C (o sea, C arílico; baja relación [C aril-O/C aril-C]) era relativamente alto.

Los datos obtenidos demuestran que las uniones entre el humato-Ca o la MO-cación polivalente, de un lado, y las partículas del suelo, del otro, difícilmente podrían ser las responsables de que haya mayor estabilidad en los agregados de las heces de las lombrices que en los del suelo alrededor de ellas. Ese mecanismo implicaría la presencia en las heces de una mayor concentración de sustancias húmicas, ricas en grupos carboxílicos. No obstante, el resto de la MO del suelo contenida en las heces era, principalmente, macro-MO libre, que consistía en residuos vegetales ligeramente descompuestos. La estrategia ecológica de las principales especies de lombriz de tierra presentes en estos suelos explica esta observación. Aquí, la comunidad de lombrices está dominada por especies de hábito anécico o endoanécico (Jiménez et al. 1994), cuya estrategia adaptativa se basa en alimentarse, al menos parcialmente, de hojarasca y en vivir en el suelo (Bouché 1977). Durante el tránsito de la MO por el intestino de las lombrices ocurre una aceleración repentina del proceso de descomposición de la MO, acompañado por una acción de mineralización y fragmentación de la MO del suelo que resulta del fuerte efecto inicial de dicho proceso, a causa de la adición del agua y del mucus intestinal (Lavelle y Martin 1992). La actividad microbiana prosigue con gran intensidad durante

algunos días después de la deposición de las heces frescas; en ese momento, la descomposición se reduce drásticamente (Lavelle y Martin 1992).

La hojarasca fresca de la superficie del suelo se mezcla íntimamente con la fase mineral inorgánica durante el tránsito por el intestino de la lombriz, de acuerdo con las estrategias empleadas por las especies anécicas y endoanécicas (el llamado 'efecto anécico', según Lavelle 1988). De este modo se produce la estabilización física de los residuos vegetales. Van Veen y Kuikman (1990) explicaron el papel de la arquitectura del suelo como factor que controla la descomposición microbiana en los ecosistemas terrestres. La protección física que brinda a la MO —fácilmente disponible en el suelo, por su naturaleza biológica— el confinamiento proporcionado por los agregados, hace inaccesibles los residuos orgánicos a la acción descomponedora de la comunidad microbiana. Puesto que el 95% de los poros del suelo no son accesibles a las bacterias, los microorganismos y sus sustratos están separados, generalmente, por barreras físicas (van Veen y Kuikman 1990); se acumula, por tanto, en el suelo una reserva de MO que se considera disponible. La anerobiosis facultativa que se establece en el interior de los agregados retarda todavía más la descomposición de la MO del suelo (Blanchart et al. 1993; Lavelle y Martin 1992).

La estabilidad estructural de las heces se debe al efecto estabilizador de los mucopolisacáridos producidos por los microorganismos del tracto intestinal de las lombrices (Parle 1963) y por las propias lombrices. No obstante, el estudio realizado por Golchin et al. (1994) sobre la estructura del suelo y sobre el ciclo

del C ha ofrecido una explicación adicional que concuerda con el alto contenido de recursos primarios de las heces. La descomposición rápida de los residuos vegetales está limitada por su interacción con la matriz inorgánica; no obstante, sirve como fuente de energía de los microorganismos. El metabolismo microbiano, principalmente de los carbohidratos, conduce a la liberación de mucílago y de ciertos metabolitos, los que se difunden en las partículas minerales y estabilizan, por ello, los agregados. Golchin et al. (1994) mostraron que la estabilidad de los microagregados depende de la MO de fácil descomposición que está incorporada en los agregados. En consecuencia, la estabilidad estructural de los agregados disminuye en la medida en que la MO se descompone permitiendo la acumulación de compuestos refractarios. Más aún, Cambardella y Elliott (1994) aportaron pruebas de que los subproductos microbianos también desempeñan un papel activo en la unión de microagregados que lleva a la formación de macroagregados. Finalmente, Gijsman y Thomas (1995) reportaron la existencia de una relación de tipo no lineal (Mitscherlich) entre la estabilidad de los agregados húmedos y los carbohidratos extraíbles con agua caliente, en los Oxisoles de la estación experimental Carimagua. Estos autores sientan la hipótesis de que dichos carbohidratos equivalen a los polisacáridos provenientes de las plantas o de la actividad microbiana, los cuales aglutinan a los agregados.

Puesto que las heces de las lombrices de tierra se caracterizan por tener concentraciones altas de recursos primarios ligeramente alterados e íntimamente mezclados con la matriz mineral del suelo, se sugiere en este trabajo la presencia

en ellas de procesos similares de estabilización mediante mecanismos bióticos y no por formación de uniones entre un humato de Ca o un MO-cación polivalente y las partículas del suelo. La consecuencia de la estrecha asociación entre los residuos vegetales ligeramente descompuestos y la fase mineral del suelo es la formación de una reserva de C que es activo pero está protegido físicamente, y que se libera cuando la estabilidad de las heces disminuye. Esta hipótesis, naturalmente, debe probarse mediante el análisis de heces de edades diferentes que presenten diversos grados de desintegración estructural.

Agradecimientos

Los autores agradecen en gran medida el trabajo analítico realizado por Tanja Gonter y por Iris Zimmermann. Expresan además un profundo agradecimiento a Ludwig Haumaier, quien registró los espectros de RMN con ^{13}C en solución.

Referencias

- Anderson DW; Paul EA. 1984. Organomineral complexes and their study by radiocarbon dating. *Soil Sci Soc Am J* 48:298-301.
- Anderson JM; Flanagan PW. 1989. Biological processes regulating organic matter dynamics in tropical soils. En: Coleman DC; Oades JM; Uehara G, eds. *Tropical soil organic matter*. University of Hawaii Press, Honolulu, Estados Unidos. p 97-123.
- Andrews MA. 1989. Capillary gas-chromatographic analysis of monosaccharides: improvements and comparisons using trifluoroacetylation and trimethylsilylation of sugar O-benzyl- and O-methyl-oximes. *Carbohydr Res* 194:1-19.
- Baldock JA; Oades JM; Vassallo AM; Wilson MA. 1990. Solid state CPMAS ^{13}C N.M.R. analysis of particle size and density fractions of a soil incubated with uniformly labelled ^{13}C -glucose. *Aust J Soil Res* 28:193-212.
- Baldock JA; Oades JM; Waters AG; Peng X; Vassallo AM; Wilson MA. 1992. Aspects of the chemical structure of soil organic materials as revealed by solid-state ^{13}C NMR spectroscopy. *Biogeochemistry* 16:1-42.
- Beare MH; Bruce RR. 1993. A comparison of methods for measuring water-stable aggregates: implications for determining environmental effects on soil structure. *Geoderma* 56:87-104.
- Blanchart E; Bruand A; Lavelle P. 1993. The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaeta, Megascolecidae) in shrub savanna soils (Côte d'Ivoire). *Geoderma* 56:119-132.
- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. *Ecol Bull (Stockholm)* 25:122-132.
- Cambardella CA; Elliott ET. 1994. Carbon and nitrogen dynamics of soil organic matter size/density fractions under different management practices. *Soil Sci Soc Am J* 57:1071-1076.
- Christensen BT. 1985. Carbon and nitrogen in particle size fractions isolated from Danish arable soils by ultrasonic dispersion and gravity-sedimentation. *Acta Agric Scand* 35:175-187.
- Christensen BT. 1992. Physical fractionation of soil and organic matter in primary particle size and density separates. *Adv Soil Sci* 20:1-90.
- Decaëns T; Lavelle P; Jiménez JJ; Escobar G; Rippstein G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *Eur J Soil Biol* 30:157-168.

- De Vleeschauwer D; Lal R. 1981. Properties of worm casts under secondary tropical forest regrowth. *Soil Sci* 132:175-181.
- Ertel JR; Hedges JI; Perdue EM. 1984. Lignin signature of aquatic humic substances. *Science* 223:485-487.
- Fisher MJ; Rao IM; Ayarza MA; Lascano CE; Sanz JI; Thomas RJ; Vera RR. 1994. Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. *Nature* 371:236-238.
- Gijsman AJ; Thomas RJ. 1995. Aggregate size distribution and stability of an Oxisol under legume-based and pure grass pastures in the Eastern Colombian savannas. *Aust J Soil Res* 33:153-165.
- Golchin A; Oades JM; Skjemstad JO; Clarke P. 1994. Soil structure and carbon cycling. *Aust J Soil Res* 32:1043-1068.
- Guggenberger G; Christensen BT; Zech W. 1994. Land-use effects on the composition of organic matter in particle-size separates of soil. I. Lignin and carbohydrate signature. *Eur J Soil Sci* 45:449-458.
- Guggenberger G; Zech W; Thomas RJ. 1995a. Lignin and carbohydrate alteration in particle-size separates of an Oxisol under tropical pastures following native savanna. *Soil Biol Biochem* 27:1629-1638.
- Guggenberger G; Zech W; Haumaier L; Christensen BT. 1995b. Land-use effects on the composition of organic matter in particle-size separates of soils. II. CPMAS and solution ^{13}C NMR analysis. *Eur J Soil Sci* 46:147-158.
- Hedges JI; Ertel JR. 1982. Characterization of lignin by gas capillary chromatography of cupric oxide oxidation products. *Ann Chem* 54:174-178.
- Hedges JI; Mann DC. 1979. The characterization of plant tissues by their lignin oxidation products. *Geochim Cosmochim Acta* 43:1803-1807.
- Jiménez-Jaén JJ; Decaëns T; Moreno AG; Rossi J-P; Lavelle P. 1994. Dynamics and short-term effects of earthworms in natural and managed savannas of the eastern plains of Colombia. Informe del CIAT (sin publicar). CIAT, Cali, Colombia.
- Kögel-Knabner I; Zech W; Hatcher PG. 1988. Chemical composition of the organic matter in forest soils; III: The humus layer. *Z Pflanzenernäh Bodenkd* 151:331-340.
- Kögel-Knabner I; Zech W; Hatcher PG. 1991. Chemical structural studies of forest soil humic acids: aromatic carbon fraction. *Soil Sci Soc Am J* 55:241-247.
- Lascano CL; Estrada J. 1989. Long-term productivity of legume-based and pure grass pastures in the Eastern Plains of Colombia. En: Proceedings of the XVI International Grassland Congress. Niza, Francia. p 1179-1180.
- Lavelle P. 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biol Fertil Soils* 6:237-251.
- Lavelle P; Martin A. 1992. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. *Soil Biol Biochem* 24:1491-1498.
- Lee KE. 1985. Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press, Sydney.
- Loquet M. 1972. Étude de l'activité microbiologique d'une prairie permanente, le Haras du Pin; Comparaison avec les turricules de vers. *Rev Ecol Biol Sol* 11:47-65.

- Malcolm RL. 1989. Applications of solid-state ^{13}C NMR spectroscopy to geochemical studies of humic substances. En: Hayes MHB; MacCarthy P; Malcolm RL; Swift RS, eds. Humic substances. II. In search of structure. Wiley, Nueva York. p 339-372.
- McKenzie BM; Dexter AR. 1987. Physical properties of casts of the earthworm *Aporrectodea rosea*. Biol Fertil Soils 5:152-157.
- Murayama S. 1984. Changes in the monosaccharide composition during the decomposition of straws under field conditions. Soil Sci Plant Nutr 30:367-381.
- Oades JM. 1984. Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. Plant Soil 76:319-337.
- Oades JM. 1990. Associations of colloids in soil aggregates. En: de Boodt MF; Hayes MHB; Herbillon A, eds. Soil colloids and their associations in aggregates NATO ASI Series B. Plenum Press, Londres. vol. 215, p 463-483.
- Oades JM; Vassallo AM; Waters AG; Wilson MA. 1987. Characterization of organic matter in particle-size and density fractions from a red-brown earth by solid-state ^{13}C N.M.R. Aust J Soil Res 25:71-82.
- Parle JN. 1963. Microorganisms in the intestines of earthworms. J Gen Microbiol 31:1-11.
- Preston CM. 1987. Review of solution NMR of humic substances. En: Wershaw RL; Mikita MA, eds. NMR of humic substances and coal. Lewis Publishers, Chelsea, Estados Unidos. p 3-32.
- Rao IM; Zeigler RS; Vera R; Sarkarung S. 1993. Selection and breeding for acid-soil tolerance in crops: upland rice and tropical forages as case studies. Bioscience 43:454-465.
- Rao IM; Ayarza MA; Thomas RJ. 1994. The use of carbon isotope ratios to evaluate legume contribution to soil enhancement in tropical pastures. Plant Soil 162:177-182.
- Skjemstad JO; Dalal RC; Barron PF. 1986. Spectroscopic investigation of cultivation effects on organic matter of Vertisols. Soil Sci Soc Am J 50:354-359.
- Thomas RJ; Asakawa NM 1993. Decomposition of leaf litter from tropical forage grasses and legumes. Soil Biol Biochem 25:1351-1361.
- Thomas RJ; Fisher MJ; Ayarza MA; Sanz JI. 1995. The role of forage grasses and legumes in maintaining the productivity of acid soils in Latin America. En: Lal R; Stewart BA, eds. Soil management: experimental basis for sustainability and environmental quality. Advances in Soil Science, vol. 21. CRC Lewis Publishers, Boca Ratón, FL, Estados Unidos. p 61-83.
- Tiessen H; Stewart JWB. 1983. Particle-size fractions and their use in studies of soil organic matter; II: Cultivation effects on organic matter composition in size fractions. Soil Sci Soc Am J 47:509-514.
- Van Veen JA; Kuikman PJ. 1990. Soil structural aspects of decomposition of organic matter by microorganisms. Biogeochemistry 11:213-233.
- Zhang H; Schrader S. 1993. Earthworm effects on selected physical and chemical properties of soil aggregates. Biol Fertil Soils 15:229-234.

CAPÍTULO 16

Dinámica del Carbono y del Nitrógeno en las Heces de Diferente Edad Depositadas por Lombrices en Areas de Sabana y de Pastizal en los Llanos Orientales de Colombia¹

T. Decaëns*, A. F. Rangel**, N. Asakawa** y R. J. Thomas**

Resumen

Se investigó el efecto causado por la lombriz anécica *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno en la dinámica del C y del N en un área de sabana nativa y en un pastizal antrópico de los Llanos Orientales de Colombia. Se compararon, a lo largo de 11 meses, el C total, el N total y la cantidad de NH_4^+ y NO_3^- en las heces, en el suelo subyacente y en el suelo adyacente a ellas. Se realizaron también muestreos adicionales para cuantificar la biomasa y la macrofauna del suelo. En los dos sistemas estudiados (sabana y pastizal), la cantidad de C y de N fue superior en las heces (4.33% y 7.50%, respectivamente) que en el suelo (2.81% y 4.08%, respectivamente), lo que indica que las lombrices seleccionaban un sustrato rico en materia orgánica (MO) para su alimentación. En general, el contenido de C de las heces aumentó significativamente

durante el envejecimiento de éstas (+100%) a causa, posiblemente, de los procesos de fijación de CO_2 , a la acumulación de raíces muertas o a la actividad de algunos grupos de macrofauna en las heces. Los niveles de NH_4^+ fueron muy elevados en las heces frescas (294.20 a 233.98 $\mu\text{g/g}$ de heces secas) en comparación con los del suelo (26.96 a 73.95 $\mu\text{g/g}$ de suelo seco) a causa de la intensa mineralización que el suelo y la MO experimentan durante su tránsito por el intestino de la lombriz. En la primera semana de envejecimiento de las heces, la concentración de NH_4^+ disminuyó drásticamente, mientras que la de NO_3^- presentó incrementos sucesivos tanto en las heces como en el suelo subyacente (respecto a las heces) y en el suelo adyacente. Estos resultados indicaron que hubo una producción rápida de NO_3^- mediante algún proceso de nitrificación en las heces frescas, seguido de la difusión del NO_3^- , primero vertical y después horizontal, hacia el suelo circundante. Cumplidas 2 semanas de envejecimiento de las heces, las concentraciones de NH_4^+ y NO_3^- mostraron apenas ligeras variaciones, probablemente porque la MO estaba protegida en las heces secas, que son más estables. La biomasa radicular fue más alta (de

1. Publicado en *Biology and Fertility of Soils* 30, p 20-28, por Decaëns et al. Copyright © 1999 de Springer-Verlag. Impreso con permiso de la casa editorial.

* Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux, IRD, 32 Av. Henri Varagnat, F-93143 Bondy Cedex, Francia.

** Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas, CIAT, AA 6713, Cali, Colombia.

1.6 a 4.7 veces mayor) debajo de las heces viejas. Se comenta, además, aquí el significado ecológico de los resultados obtenidos.

Palabras clave: dinámica de la materia orgánica del suelo, dinámica del nitrógeno, fertilidad del suelo, lombrices, sabana

Introducción

Las sabanas tropicales cubren un área de 243×10^6 ha, es decir, el 43% de la superficie de América Latina. Tradicionalmente, estas sabanas han sido explotadas mediante el pastoreo extensivo de baja productividad (Rippstein et al. 1996; Vera y Seré 1985). Sin embargo, la tierra cultivable para la producción agrícola intensiva se ha expandido allí durante los últimos 20 años. Los agroecosistemas que más comúnmente se establecen van desde los pastizales de gramíneas, solos o asociados con leguminosas, hasta los cultivos intensivos anuales (Thomas et al. 1995). Esta evolución de la tierra tiene implicaciones económicas importantes, aunque gran parte de su impacto ambiental se desconoce todavía.

Los invertebrados de gran tamaño, principalmente las lombrices de tierra, las termitas y las hormigas, se consideran los "ingenieros del ecosistema" (*sensu* Jones et al. 1994; consultar también Anderson 1995). En el trópico húmedo, ni las condiciones climáticas ni los minerales arcillosos del suelo regulan, eficientemente, los procesos de mineralización; llegan a predominar, por ello, estos organismos como reguladores de los procesos del suelo (Lavelle y Martin 1992). Los ingenieros del ecosistema regulan eficazmente la actividad de los microorganismos del suelo por medio de las estructuras órgano-minerales que ellos producen (como

las heces, los termiteros y los hormigueros) y pueden causar efectos importantes en la agregación del suelo y en la regulación de la dinámica de la MO (Blanchart et al. 1997; Bohlen y Edwards 1995; Krietzschmar y Monestiez 1992; Marinissen y de Ruyter 1993; Scheu 1987).

Los efectos que las lombrices de tierra ejercen en la dinámica de la MO varían según las escalas de espacio y de tiempo consideradas (Lavelle et al. 1998). A corto plazo, la actividad microbiana se estimula en el tracto intestinal y ocasiona así un incremento de la mineralización de la MO y una liberación importante de nutrientes asimilables en las heces frescas (Blair et al. 1994). A largo plazo, las heces viejas, si sus propiedades físicas se conservan, protegen la MO de ulteriores procesos de mineralización. Finalmente, parece que las lombrices propician el ciclo rápido de la MO en el suelo. Ahora bien, es preciso obtener más información, ya que sólo algunas especies tropicales (especies endógeas alóctonas, principalmente) han sido estudiadas intensamente respecto a los diferentes procesos que ocurren en el suelo (Fragoso et al. 1997).

El objetivo del presente trabajo fue la descripción de la dinámica, a corto y a largo plazo, del C y del N en las heces de las lombrices de tierra y en el suelo superficial circundante. Se prestó atención especial a los efectos de *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno (Oligochaeta, Glossoscolecidae), la lombriz que depositaba mayor cantidad de heces sobre la superficie del suelo en el sitio del estudio. Los experimentos se realizaron a la escala espacio-temporal de las heces producidas por esta especie en una parcela de sabana y en un pastizal derivado de la sabana. Se midió también la

biomasa radicular con el fin de observar la respuesta de las plantas a la deposición de las heces.

El estudio se realizó en la estación de investigación Carimagua del convenio CIAT-CORPOICA (4°37' N, 71°19' O), situada en la unidad fitogeográfica de las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia. El clima es de tipo subhúmedo tropical, presenta valores medios anuales de temperatura y de precipitación de 26 °C y 2300 mm, respectivamente, y se caracteriza por tener una época seca muy definida, de noviembre a marzo (datos del CIAT). La vegetación nativa varía junto con la topografía: hay sabanas abiertas en las zonas altas (los "altos" y "planos") y selvas de galería o sabanas inundables en las zonas bajas (los "bajos"). Los suelos son Oxisoles (Tropeptic Haplustox Isohipertérmicos) en los altos y Ultisoles (Ultic Aeric Plintaquox) en los bajos. Ambos suelos se caracterizan porque sus propiedades físicas son favorables (agregación, porosidad y retención de agua), su acidez es alta [pH (H₂O) < 5], y su fertilidad química natural es muy baja (saturación de Al > 80%, CIC < 5 meq/100 g).

Materiales y Métodos

Parcelas experimentales

El experimento se realizó en dos sistemas diferentes de uso de la tierra, en un Oxisol de una zona alta bien drenada:

- Una parcela de sabana nativa en la que crecía el pasto *Trachypogon vestitus*; esta parcela estuvo protegida del pastoreo durante 4 años y fue quemada cada año durante la época seca, según el manejo tradicional.

- Un pastizal de 3 años en que se sembraron *Brachiaria humidicola*, *Arachis pintoi*, *Stylosanthes capitata* y *Centrosema acutifolium*, que fue sometido a pastoreo con una carga animal de 2.0 animales/ha.

Diseño experimental

De las ocho especies de lombrices de tierra encontradas en la sabana nativa en el sitio del estudio (Jiménez et al. 1998a), se eligió *M. carimaguensis* porque es la única cuya actividad de deposición de heces sobre la superficie del suelo es significativa. Las heces producidas por esta especie son grandes (hasta 15 cm de altura), tienen forma de torre (turrículos) y su formación dura, normalmente, varios días. Además, esta especie se adapta muy bien a algunos agroecosistemas, una cualidad que la haría útil en el contexto de una agricultura sostenible (Jiménez et al. 1998b).

El experimento comenzó en mayo de 1996, al inicio de la época lluviosa, cuando la actividad de las lombrices está en un punto máximo (Jiménez et al. 1998b). En los dos sistemas estudiados, se eligieron 160 heces de *M. carimaguensis* y se dividieron en 4 grupos de 40 heces que estuvieran próximas, cada una de las cuales se identificó con una chapa metálica pequeña. Sólo se escogieron heces frescas y aún pequeñas, es decir, en la fase temprana de la deposición; de este modo, se tiene la certeza de que la lombriz está presente bajo cada una de las heces marcadas y se evita, además, el efecto acumulativo que causaría, sobre las heces, la prolongada actividad de la lombriz antes del inicio del experimento. En el pastizal, cada grupo de heces se protegió del pisoteo de los animales mediante jaulas metálicas de 2 x 2 m.

Las muestras se tomaron en los días 1, 2, 3, 7 y 14 y en los meses 1, 2, 5, 6.5, 8 y 11 después de la deposición de las heces. En cada una de esas fechas se tomó una muestra al azar de cada grupo de 40 heces. Cada muestra consistía en tres submuestras: (1) la deposición, (2) el suelo subyacente (localizado directamente debajo de la deposición), y (3) el suelo adyacente (localizado a 20 cm de la deposición) (Figura 16-1). El suelo se recolectó mediante un cilindro metálico de 5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad y se refrigeró a 4 °C.

Análisis químico

El N mineral se extrajo agitando 4 g de cada muestra fresca con 40 ml de una solución de KCl 1M durante 30 minutos. Las suspensiones se filtraron y estos filtrados se conservaron a -15 °C antes del análisis. Se emplearon métodos colorimétricos para determinar las concentraciones de los iones amonio y nitrato (Anderson e Ingram 1989).

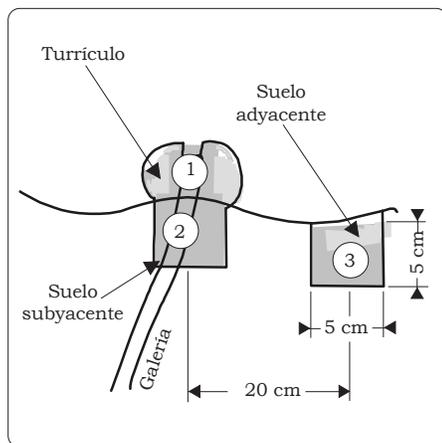


Figura 16-1. Descripción del procedimiento de muestreo. En cada fecha se tomaron tres muestras de cada grupo de heces: (1) de un turrículo, (2) del suelo subyacente y (3) del suelo adyacente.

El C y el N total se analizaron en submuestras que habían sido tamizadas previamente en una trama de 2 mm. La concentración de C total se midió usando un método colorimétrico tras una digestión ácida de las submuestras (Houba et al. 1988) y la de N total mediante el método estándar de Kjeldahl (Krom 1980).

Muestras de raíces y de macroinvertebrados

Se muestrearon dos heces más por grupo a las 0, 1 y 2 semanas y a los 1, 2, 3.5, 5, 6.5, 8 y 11 meses después de la deposición, para determinar la biomasa radicular y la de los macroinvertebrados (es decir, > 2 mm) presentes en las heces. Los macroinvertebrados fueron recolectados manualmente. Las heces se lavaron y se tamizaron en trama de 0.053 mm para extraer de ellas las raíces. Las raíces vivas fueron separadas manualmente, según su color, de las muertas y de los fragmentos de hojarasca. Los macroinvertebrados se conservaron en alcohol al 70%. Tanto éstos como los invertebrados se secaron luego al horno a 75 °C durante 48 horas y se pesaron.

Se tomaron al azar muestras adicionales (diferentes de las heces ya identificadas) en los dos sistemas estudiados, con el fin de determinar el efecto de las heces en la biomasa radicular presente en el suelo. Estas eran muestras de suelo tomadas en tres sitios: (1) un sitio libre de heces; (2) debajo de heces frescas; y (3) debajo de heces secas. En cada sitio se tomaron 8 muestras con un cilindro de 10 cm de diámetro y 10 cm de profundidad. Las raíces fueron extraídas, secadas y pesadas como se indicó anteriormente.

Tratamientos estadísticos

Los datos se transformaron antes del análisis para reducir la asimetría de la frecuencia de distribución. La normalización de los datos se obtuvo con la transformación Box-Cox (Sokal y Rohlf 1995), que es la siguiente:

$$y = (x^\delta - 1) / \delta$$

Los parámetros δ se calcularon aplicando el programa VerNorm 3.0 del "módulo R" desarrollado por Legendre y Vaudor (1991).

Se llevó a cabo un ANOVA de tres vías en el cual los efectos fijos principales fueron el sistema de uso de la tierra, el tipo de muestra (heces, suelo subyacente o suelo adyacente) y la edad de deposición. En estos análisis se emplearon las siguientes variables: las concentraciones de NH_4^+ , de NO_3^- y de N inorgánico (en $\mu\text{g/g}$ de suelo seco), la concentración de C total y de N total (en % de suelo seco), la relación C:N, y el contenido de humedad (%). En total, fueron siete análisis con siete pruebas cada uno (tres de efectos principales más cuatro de interacciones). Con el fin de evitar el error estadístico de la significación, se aplicó la corrección de Bonferroni para pruebas encajadas (Cooper 1968): los niveles ajustados de significación de 0.05, 0.01 y 0.001 fueron entonces 0.001 [= 0.05/(7x7)], 0.0002 [= 0.01/(7x7)] y 0.00002 [= 0.001/(7x7)], respectivamente.

Para la biomasa de las raíces y la de los macroinvertebrados (g peso seco/g heces secas) se aplicó un ANOVA de dos vías. Los principales efectos considerados aquí fueron el tipo de sistema de uso de la tierra y la edad de las heces. Se aplicó la corrección de Bonferroni, y los niveles de significación 0.05, 0.01 y 0.001 se ajustaron así: 0.0125 [= 0.05/(2x2)], 0.003 [= 0.01/(2x2)] y

0.0003 [= 0.001/(2x2)]. Se hicieron también comparaciones entre las medias mediante una prueba PLSD de Fischer.

Resultados y Discusión**Comportamiento de las lombrices**

La mayoría de las lombrices se mantuvieron activas en sus galerías durante, al menos, la primera semana después de que empezaron a producir heces. Esto confirmó los resultados obtenidos en los estudios ecológicos anteriores sobre *M. carimaguensis*, que indicaban que esta especie tenía un hábito semi-sedentario (Jiménez et al. 1998b). Así pues, en ambos sistemas de uso de la tierra las heces presentaban partes frescas durante todo este periodo semanal y su contenido de humedad era superior al del suelo adyacente (Cuadro 16-1, Figura 16-2). La cantidad de agua de las heces disminuyó drásticamente más adelante, cuando éstas tenían entre 7 y 30 días de edad. Pasados 30 días, la humedad de las heces disminuyó constantemente y su rango de variación, en comparación con la humedad del suelo, aumentó. El descenso del contenido de agua observado 8 meses después del inicio del experimento se correspondía con la parte media de la época seca.

Efecto de la actividad de las lombrices en la dinámica del nitrógeno

Se observaron niveles altos de NH_4^+ en las heces de *M. carimaguensis* durante su primer mes de envejecimiento; en las heces de 1 día de edad, los valores fueron 5 y 15 veces superiores (en la sabana y en el pastizal, respectivamente) que

Cuadro 16-1. ANOVA de tres vías para el NH_4^+ , el NO_3^- , el N inorgánico, el C total y el N total, y para la relación C:N y el contenido de humedad. Se indican el valor de F y el error cuadrático medio. Cada prueba es significativa según la corrección de Bonferroni de la probabilidad: [probabilidad total/(n de las variables x n de las pruebas)] para los siguientes intervalos de confianza: 0.05, 0.01 y 0.001.^a

Fuente de variación	<i>gl</i>	NH_4^+	NO_3^-	N inorgánico	C total	N total	Relación C:N	Humedad
Sistema (A)	1	7.24 NS	46.48**	8.48 NS	434.91***	75.64**	203.66***	26.38**
Origen de muestra (B)	2	24.22**	1.42 NS	24.91**	404.95***	242.49***	23.55**	1.37 NS
AB	2	7.97*	4.49 NS	9.05**	41.20**	18.37**	2.74 NS	4.81 NS
Edad del turrículo (C)	10	30.75**	16.39**	32.22**	45.35**	2.22 NS	84.05**	28.59**
AC	10	1.81 NS	4.50**	1.69 NS	18.49**	3.53**	29.54**	3.74**
BC	20	5.45**	2.92**	5.15**	3.33**	1.22 NS	3.96**	7.10**
ABC	20	1.42 NS	1.06 NS	1.45 NS	3.64**	0.91 NS	3.95**	1.88 NS
Error cuadrático medio	197	2.45	0.17	2.48	0.04	197.71	0.35	2.91

a. NS = no significativo; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

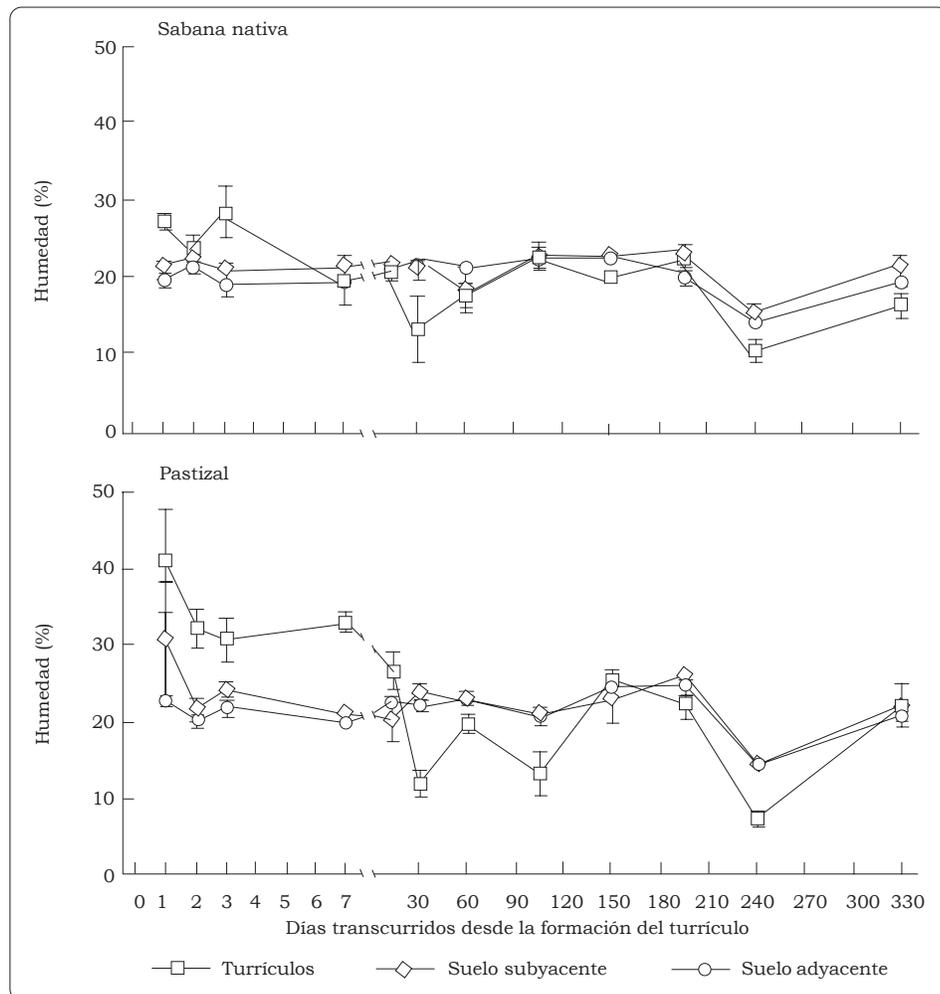


Figura 16-2. Variación del contenido de humedad del suelo y de los turrículos a lo largo del tiempo, en los dos sistemas de uso de la tierra que se estudiaron.

en el suelo contiguo a ellas (Cuadro 16-1, Figura 16-3, A y B). Pasado ese tiempo, la concentración de NH_4^+ bajó hasta un valor mínimo y constante, similar al observado en las muestras del suelo (Figura 16-3, A y B). Tanto en las heces como en el suelo subyacente y adyacente a ellas, se observaron tres valores máximos sucesivos en la concentración de NO_3^- (Cuadro 16-1, Figura 16-3, C y D). Al final del estudio, casi todo el exceso de N

inorgánico desapareció de las heces y del suelo que las circundaba.

Los resultados obtenidos reflejaron la alta tasa de mineralización que ocurre en las heces frescas. En realidad, la actividad microbiana y la mineralización son enormemente estimuladas, primero durante el tránsito del suelo ingerido a lo largo del intestino de las lombrices y luego en las heces frescas (Barois et al.

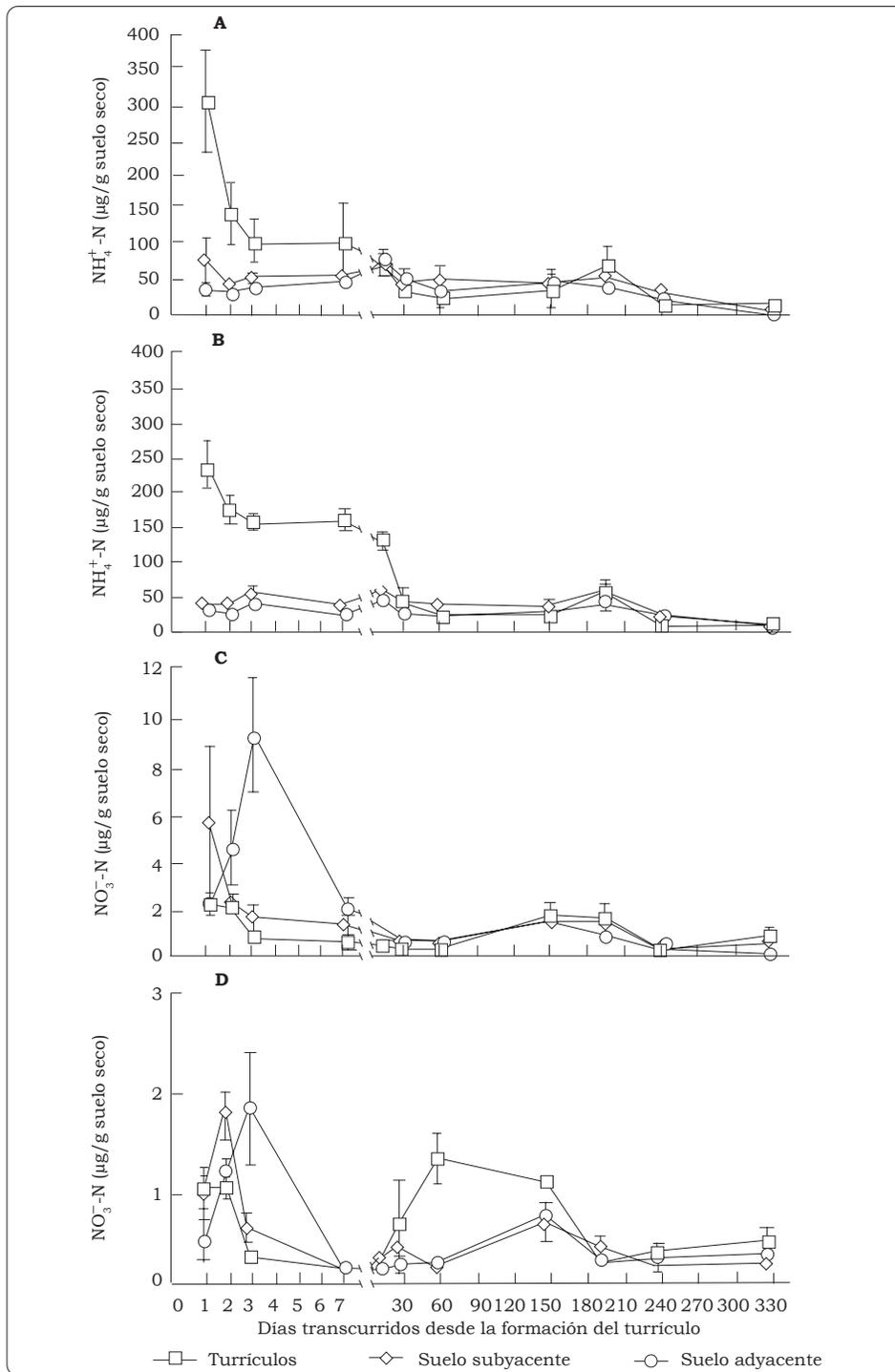


Figura 16-3. Evolución en el tiempo del contenido de NH_4^+ y de NO_3^- en el suelo y en las heces recolectadas en el pastizal de *Brachiaria humudicola/Arachis pintoi* (A y C) y en la sabana nativa (B y D).

1987). Este proceso, sumado a la adición de orina en la parte final del tubo digestivo de la lombriz, explica los altos valores de NH_4^+ observados en las heces frescas. Estos niveles se mantuvieron durante el primer mes por la excreción continua de heces sobre una misma deposición. Después de ese tiempo, las lombrices abandonaron las galerías y la concentración de NH_4^+ en las heces disminuyó progresivamente. Esta disminución puede atribuirse a la producción de NO_3^- en las heces frescas mediante la nitrificación (Lavelle y Martin 1992; Scheu 1987). Una difusión rápida de NO_3^- hacia el suelo sería la razón de que no se haya observado una acumulación de este ion en las heces. Por tanto, los tres valores máximos de NO_3^- se pueden interpretar del modo siguiente (Figura 16-4):

- producción rápida de NO_3^- en las heces;
- difusión rápida de este NO_3^- en el agua que fluye por la galería en que habita la lombriz;
- difusión lateral, más lenta, con el agua de escorrentia que lava las heces y la superficie del suelo (Figura 16-4).

La intensidad creciente de los tres picos de concentración del NO_3^- podría reflejar la estimulación, en el suelo alrededor de las heces, de un grupo de bacterias (microflora) que dependen de varios nutrientes. Por último, los excesos de N inorgánico desaparecieron de las heces y del suelo cercano a ellas por la asimilación de las raíces, por los procesos de desnitrificación, por la reorganización de la biomasa microbiana del suelo, o como pérdidas debidas a la lixiviación (Elliott et al. 1990; Lavelle y Martin 1992; Syers et al. 1979).

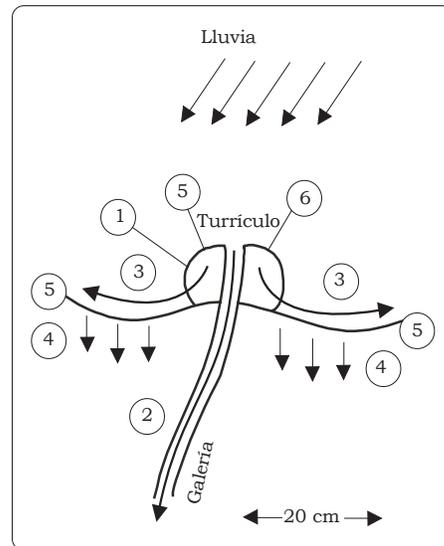


Figura 16-4. Dinámica del N en las heces y en el suelo que las circunda. Las flechas indican la dirección del flujo del agua y los números representan un orden cronológico: (1) fuerte liberación de NH_4^+ en las heces frescas seguida de producción de NO_3^- ; (2) filtración vertical por la galería; (3) escorrentia lateral desde el turrículo y en la superficie del suelo; (4) lixiviación vertical dentro del suelo; (5) desnitrificación más absorción por raíces y por microorganismos; (6) inmovilización del N en las heces secas.

Pasado este primer período en que la dinámica del N fue rápida, las heces se secaron rápidamente en la superficie del suelo (Figura 16-2). Las heces secas están formadas por agregados estables, impermeables y un poco compactos (Blanchart et al. 1993; Guggenberger et al. 1996; Shipitalo y Protz 1989), que protegen eficazmente la MO contenida en ellos de los procesos de descomposición posteriores (Lavelle y Martin 1992; Martin 1991). En este experimento, sin embargo, hubo un ligero incremento en la concentración de NH_4^+ y de NO_3^- de los 30 a los 195 días después de su inicio, tanto en las heces como en el suelo

contiguo a ellas, en los dos sistemas estudiados (Figura 16-3). Este cambio ocurrió durante el “veranillo” (un período seco que cae en mitad de la época lluviosa) y se atribuye a la alternancia de períodos secos y húmedos que favorecen, probablemente, la producción de NH_4^+ y de NO_3^- en el suelo (Birch 1964). Se observaron fuertes fluctuaciones en la producción de N inorgánico en las heces porque estuvieron expuestas a fuertes variaciones de humedad.

En ambos sistemas de uso de la tierra, el valor medio del N inorgánico (NH_4 más NO_3) fue significativamente superior en las heces que en el suelo; no hubo, en cambio, diferencias en este aspecto entre el suelo subyacente y el suelo adyacente (Cuadro 16-1, Figura 16-5). Se calculó que, durante el período del estudio, la producción de heces de los individuos de *M. carimaguensis* en la superficie del suelo fue de 9 y

54 t/ha al año, en la sabana y en el pastizal, respectivamente; este cálculo se basó en una densidad media de 0.3 individuos/ m^2 en la sabana y de 1.6 individuos/ m^2 en el pastizal (datos no publicados). Estas lombrices depositan también heces dentro del perfil del suelo, de modo que la producción total (heces superficiales más internas) se calculó en 14 t/ha de heces secas al año en la sabana y de 114 t/ha de heces secas al año en el pastizal (calculado según Rangel et al. 1998). Por tanto, el N inorgánico que se libera en las heces frescas de los individuos de *M. carimaguensis* fue de 3 y 34 kg/ha al año, en la sabana y en el pastizal, respectivamente, lo que representa una contribución significativa a la cantidad de N total registrada en estos agroecosistemas. En el pastizal, por ejemplo, la cantidad de N inorgánico liberado por las heces frescas equivale al 22% de la cantidad de N total absorbido

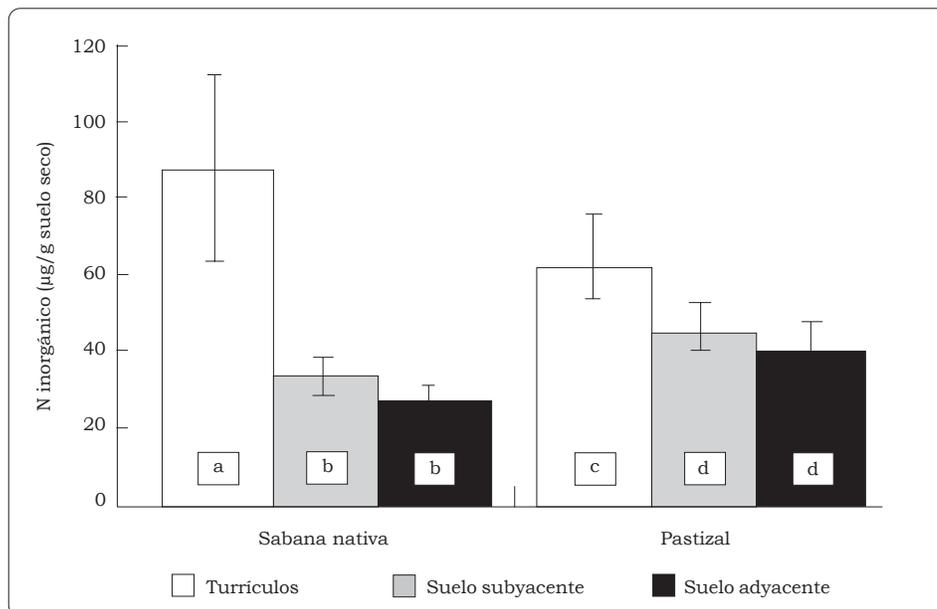


Figura 16-5. Valores medios del N inorgánico en el suelo y en las heces de las lombrices en los dos sistemas de uso de la tierra estudiados (las letras diferentes indican diferencias significativas a $P < 0.05$).

por las gramíneas, es decir, unos 155 kg/ha al año (Fisher y Kerridge 1996) y al 48% del N total aportado a los cultivos de arroz, o sea, 70 kg/ha al año (Thomas et al. 1995). Los cálculos aquí presentados concuerdan con otros sobre el impacto de las lombrices de tierra en la mineralización del N (Curry et al. 1995; James 1991; Martin 1991). Ahora bien, la contribución total de estas lombrices a la cantidad de N disponible para las plantas puede ser incluso superior, dada la presencia de poblaciones abundantes de otras especies de lombrices (Jiménez et al. 1998a) y la producción de N mineral mediante otros procesos, como la excreción de orina o de moco cutáneo por las lombrices o la descomposición de sus tejidos muertos (Scheu 1994).

Acumulación de C en las estructuras producidas por las lombrices

En los suelos que no habían tenido un contacto reciente con las lombrices, el contenido de C total fue significativamente mayor en el pastizal que en la sabana, pero no hubo diferencias significativas respecto al N total ni a la relación C:N (Figura 16-6). Estos resultados apoyan los de otros estudios donde se demuestra que, en los pastizales de gramíneas y leguminosas que están sembrados en tierras de sabana, aumenta generalmente, hasta cierto punto, la cantidad de C orgánico del suelo; en cambio, la concentración de N de dichos pastizales permanece más o menos igual (Thomas et al. 1995). El aumento progresivo del C y de la relación C:N observados en el suelo del pastizal (Figura 16-7, A y E) se deben, probablemente, a la presencia de las jaulas metálicas que protegian la vegetación contra el pastoreo y que permitían la acumulación en el suelo

de mayores cantidades de hojarasca y de MO fresca.

Las heces producidas en ambos sistemas de uso de la tierra presentaron contenidos significativamente mayores de C (de 1.5 a 1.9 veces más) y de N (de 1.4 a 1.6 veces más) que el suelo alrededor de ellas (Figura 16-6). Se han reportado resultados similares en otros estudios, que se explican por la capacidad de los individuos de *M. carimaguensis* para seleccionar un sustrato rico en contenido orgánico (Jiménez et al. 1998b; Rangel et al. 1998). Se observaron también cantidades importantes de residuos vegetales reconocibles que oscilaban, en promedio, de 1% a 3% del peso seco total de la deposición, en la sabana y en el pastizal (datos no presentados). Queda confirmada así la capacidad de *M. carimaguensis* de ingerir una mezcla de suelo y de hojarasca fresca, y la pertenencia de esta especie a la categoría ecológica de las lombrices anécicas (*sensu* Bouché 1977). Esta característica sería la explicación de que los niveles de C total y de N total de las heces producidas en el pastizal, donde hay mayor disponibilidad de hojarasca de la leguminosa, fueron superiores que los observados en la sabana nativa, donde los residuos vegetales eran más escasos.

La concentración de N total fue más o menos constante durante el envejecimiento de las heces (Cuadro 16-1, Figura 16-7, C y D). Lo más sorprendente fue, quizás, el aumento continuo y significativo, en ambos sistemas de uso de la tierra, de la cantidad de C de las heces durante ese proceso de envejecimiento (Figura 16-7, A y B). El aumento ($\approx +100\%$) se explica por la combinación de los siguientes factores, cuya importancia relativa es aún desconocida:

- La fijación del CO₂ atmosférico por microorganismos autótrofos (como algas o microorganismos nitrificantes), que pudo haber sido estimulada en las heces, al menos cuando las condiciones de humedad eran las adecuadas para la actividad de esos organismos (Vincelas-Akpa y Loquet 1997).
- La degradación rápida de la biomasa radicular de las heces por causa de las variaciones adversas de humedad y de temperatura, y la retención de raicillas muertas en las heces viejas, aunque dicha biomasa nunca alcanzó niveles significativos en las heces (Cuadro 16-2, Figura 16-8,A),

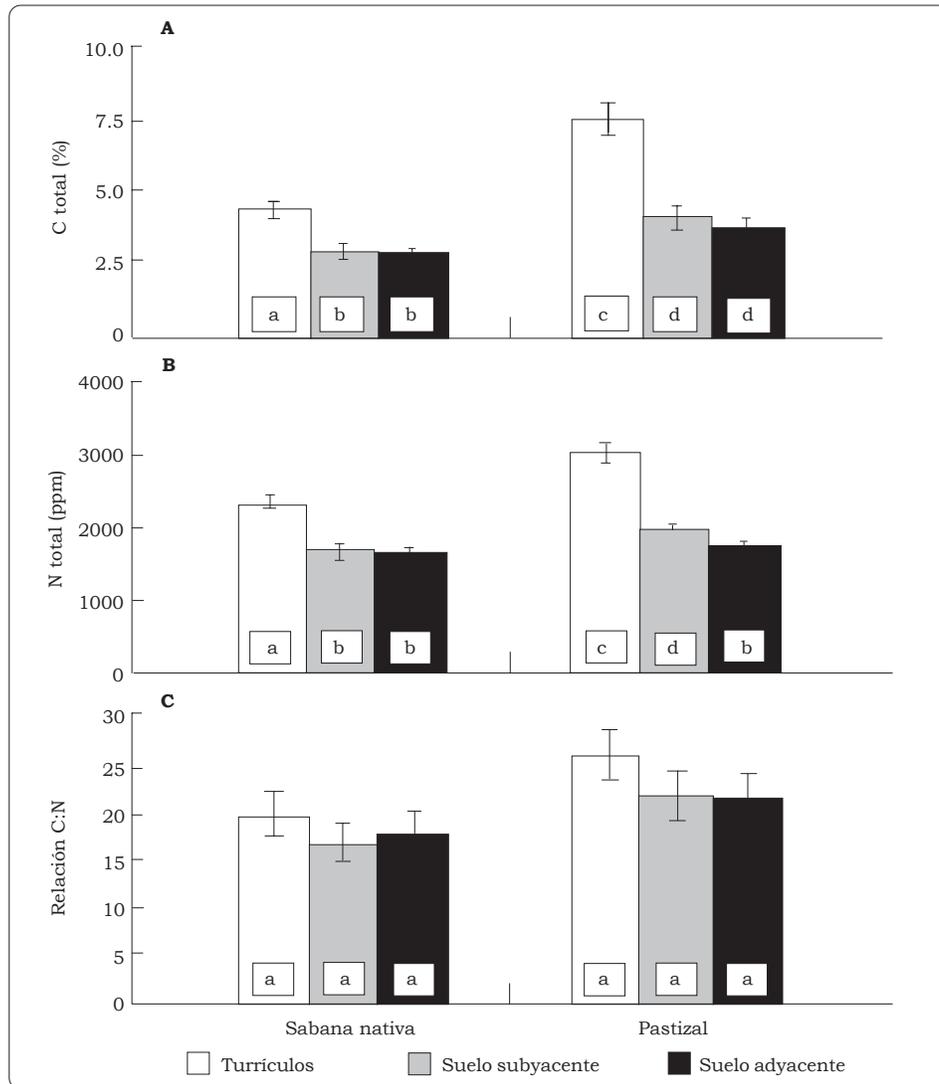


Figura 16-6. Valores medios del C total (A), del N total (B) y de la relación C:N (C) en el suelo y en los turriculos producidos, en los dos sistemas de uso de la tierra estudiados (las letras diferentes indican diferencias significativas a P < 0.05). ppm = µg/g.

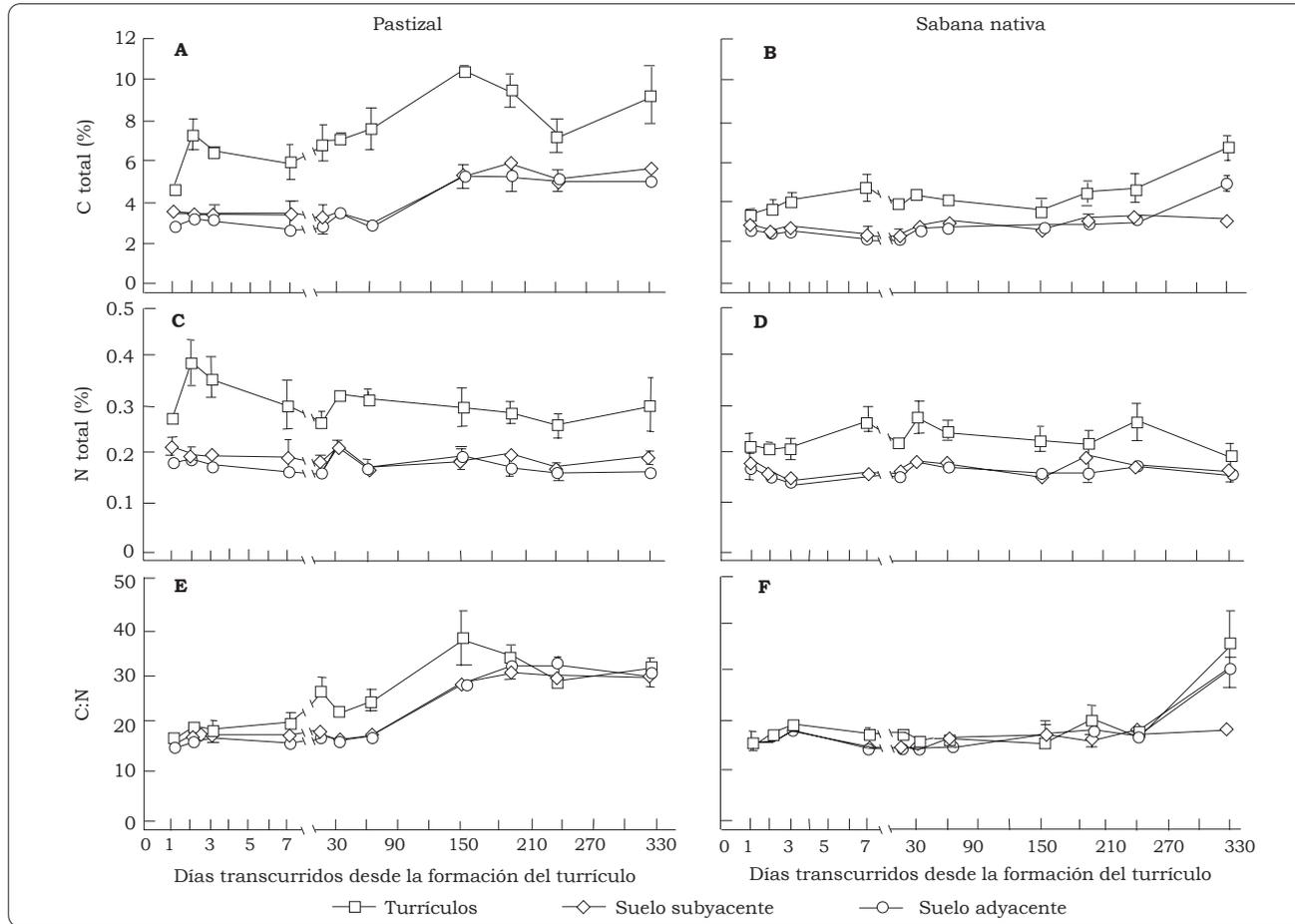


Figura 16-7. Dinámica en el tiempo del C total (A, B), del N total (C, D) y de la relación C:N (E, F) en el suelo y en las heces producidas por las lombrices en un pastizal de *Brachiaria humidicola/Arachis pintoi* (A, C, E) y en la sabana nativa (B, D, F).

Cuadro 16-2. ANOVA de dos vías para la biomasa de las raíces, de la macrofauna y de los microorganismos. Se indican el valor de *F* y el error cuadrático medio. Cada prueba es significativa según la corrección de Bonferroni de la probabilidad [probabilidad total/ (*n* de las variables x *n* de las pruebas)] para los siguientes intervalos de confianza: 0.05, 0.01 y 0.001.^a

Fuente de variación	gl	Biomasa		
		Raíces	Macrofauna	Microorganismos
Sistema (A)	1	42.47***	3.07 NS	25.80***
Edad del turrículo (B)	9	4.07***	2.74*	5.39**
AB	9	3.77**	0.88 NS	1.55 NS
Error cuadrático medio	140	6.23E9	1.88E14	2.83E5

a. NS = no significativo; * *P* < 0.05; ** *P* < 0.01; *** *P* < 0.001.

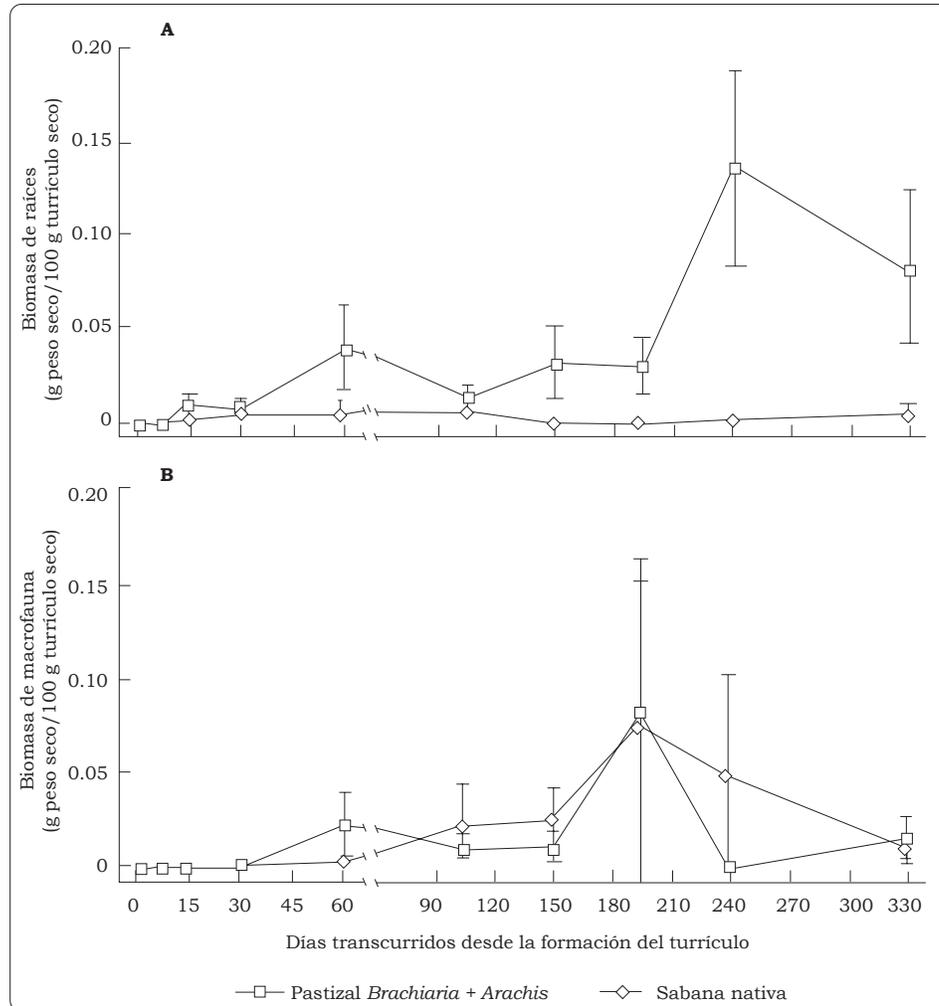


Figura 16-8. Dinámica estacional de la biomasa de las raíces (A) y de la macrofauna (B) en las heces de las lombrices, en los dos sistemas de uso de la tierra estudiados.

- La acumulación de material orgánico y la producción de bolitas fecales ricas en C (de 5.2% a 10.2% de C, datos no publicados), provenientes ambos de los macroinvertebrados que, desde el primer mes del experimento, se encontraban en las heces (Cuadro 16-2, Figura 15-8,B), pudieron contribuir al aumento en ellas de la concentración de C.

Un efecto posible de la concentración de C orgánico en las heces y en las galerías de las lombrices de la especie *M. carimaguensis* es la formación de una reserva de C relativamente activo, que está protegido físicamente por las heces y se libera a medida que éstas se desintegran (Guggenberger et al. 1996; Lavelle y Martin 1992). La gran cantidad de suelo excretado en las heces por las lombrices puede propiciar una considerable acumulación de C en los agregados estables de las heces. Esta cantidad se ha calculado en 0.6 t/ha al año en la sabana y 8.6 t/ha al año en el pastizal. Parte de este C (83% en la sabana y 62% en el pastizal) correspondió al aumento de C observado en las heces frescas (en comparación con el del suelo) y puede ser el resultado de la ingestión selectiva que hacen las lombrices de sustratos ricos en material orgánico. El C restante provenía del aumento en la concentración de C que se presenta tras la producción de las heces. La concentración total de C en las heces depositadas por individuos de la especie *M. carimaguensis* representó el 2% y el 30% (en la sabana y en el pastizal, respectivamente) de todo el C contenido en los primeros 10 cm del suelo, partiendo de una densidad aparente de 1.0 g/cm³.

Efecto de la deposición de las heces en el crecimiento de las raíces superficiales

La biomasa de las raíces de la capa superficial del suelo respondió significativamente a la presencia de heces en la superficie del suelo, a pesar de que se encontraron cantidades muy pequeñas de raíces en el interior de las heces (Figura 16-9). En comparación con el suelo testigo que no tenía heces, este parámetro aumentó dos veces en el suelo situado bajo las heces recientes y cinco veces en el que estaba bajo las heces más viejas. En la sabana se observó la misma tendencia, aunque no de un modo significativo.

Varios estudios han documentado ampliamente los efectos que causan las lombrices en el crecimiento de las plantas, en especial los estudios de corta duración con plantas cultivadas en invernadero (ver revisión de Brown et al. 1999; Lavelle 1997). Estos efectos provienen de diversos mecanismos, algunos de los cuales fueron confirmados por el presente trabajo. La deposición de heces por los individuos de *M. carimaguensis* estimula primero la movilización de los nutrientes (por ejemplo, del NH₄⁺ y del NO₃⁻ en este estudio) que generalmente no están disponibles en el suelo (Rangel et al. 1998). Asimismo, estando activa esta especie al inicio de la época lluviosa, principalmente (Jiménez et al. 1998b), el período en que las lombrices inducen la mineralización puede coincidir con la época de máximo requerimiento de nutrientes por las plantas.

Como conclusión, el presente estudio confirma la hipótesis de que hay efectos derivados de la actividad de las lombrices sobre la MO del suelo que contrastan entre sí, según

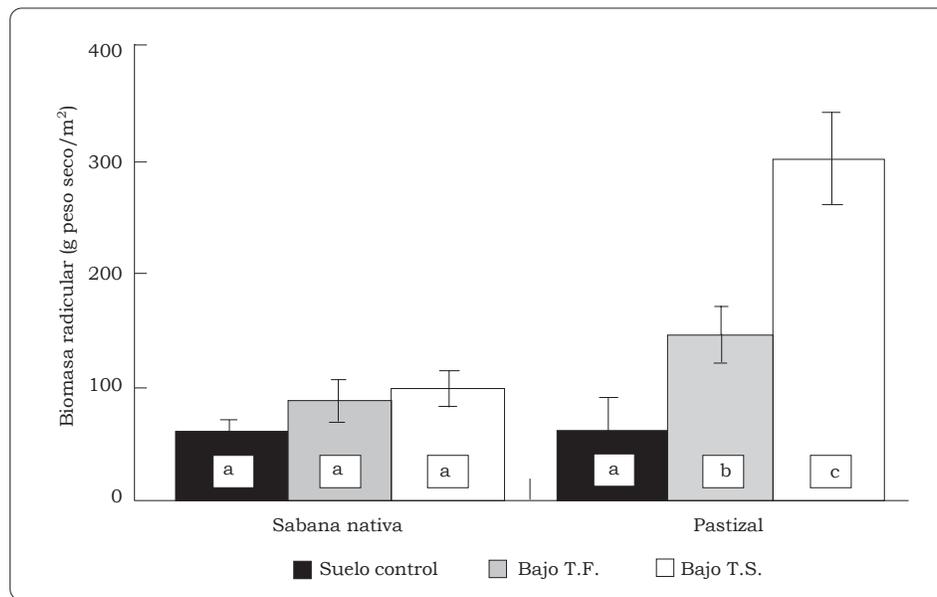


Figura 16-9. Valor medio de la biomasa de raíces en la capa superficial del suelo (0-15 cm) debajo de los turriculos frescos (T.F.) y de los secos (T.S.) depositados en la superficie del suelo (las letras diferentes indican diferencias significativas a $P < 0.05$).

la escala de tiempo considerada (Lavelle y Martin 1992; Lavelle et al. 1998; Martin 1991). Las heces de los individuos de *M. carimaguensis* pueden considerarse como micrositijs en donde se produce N mineral a corto plazo y donde se acumula MO durante períodos más largos. Durante la formación de las heces se produce N inorgánico y ocurre una difusión rápida de NO_3^- hacia el suelo que las circunda. El desarrollo gradual de una reserva de C durante el envejecimiento de las heces puede estar determinado por la influencia de otros organismos, como los microorganismos autótrofos y los pequeños invertebrados, así como por las raíces.

Las modificaciones que experimentan la localización y la dinámica de los recursos orgánicos, debidas a la producción de las heces de las lombrices de tierra, pueden considerarse como un ejemplo de la “actividad de los ingenieros” (*sensu*

Jones et al. 1994) representados aquí por las lombrices. Grandes cantidades de suelo son procesadas en algunos ecosistemas por las poblaciones de lombrices de tierra; por ejemplo, en algunos pastizales de Carimagua, la biomasa de los individuos de *M. carimaguensis* fue dos veces superior a la encontrada en el pastizal evaluado en este estudio (Jiménez et al. 1998b); pues bien, todo ese suelo procesado debe tener efectos globales importantes en la fertilidad del suelo y en la producción vegetal. Este fenómeno puede ser muy relevante cuando se trata del manejo de la MO, un paso fundamental para mejorar la sostenibilidad de los agroecosistemas y disminuir las emisiones de CO_2 a la atmósfera (Tiessen et al. 1994; Woomer et al. 1994).

Agradecimientos

Los autores agradecen a D.K. Friesen y a C.G. Meléndez (CIAT) por el apoyo

técnico recibido; a M. Vincelas-Akpa y a M. Loquet (de la Universidad de Rouen) y a P. Lavelle, L. Mariani y J.-P. Rossi (IRD) por sus útiles sugerencias a una primera versión de este artículo.

Referencias

- Anderson JM. 1995. Soil organisms as engineers: microsite regulation of macroscale processes. En: Jones CG, Lawton JH, eds. Linking species and ecosystems. Chapman and Hall, Nueva York. p 94-106.
- Anderson JM; Ingram JS, eds. 1989. Tropical soil biology and fertility, a handbook of methods. 2a. ed. CAB International, Oxford, Reino Unido.
- Birch AF. 1964. Mineralization of plant nitrogen following alternance of wet and dry conditions. *Plant Soil* 20:43-49.
- Barois I; Verdier B; Kaiser P; Mariotti A; Rangel P; Lavelle P. 1987. Influence of the tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae) on the fixation and mineralisation of nitrogen. En: Bonvicini Pagliai AM; Omodeo P, eds. On earthworms. Muchi Editore, Modena, Italia. p 151-158.
- Blair JM; Parmelee RW; Lavelle P. 1994. Influences of earthworms on biochemistry in North American ecosystems. En: Hendrix PH, ed. Earthworm ecology in forest, rangeland and crop ecosystems of North America. Lewis Publishers, Chelsea, Estados Unidos. p 1-44.
- Blanchart E. 1993. The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaeta: Megascolecidae) in shrub savanna soils (Côte d'Ivoire). *Geoderma* 56:119-132.
- Blanchart E; Lavelle P; Braudeau E; Bissonnais YL; Valentin C. 1997. Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil Biol Biochem* 29:431-439.
- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. En: Lohm U; Persson T, eds. Soil organisms as component of ecosystems. *Ecol Bull* 25:122-132.
- Brown G; Pashanasi B; Gilot-Villeneuve C; Patrón JC; Senapati BK; Giri S; Barois I; Lavelle P; Blanchart E; Blakemore RJ; Spain AV; Boyer J. 1999. Effects of earthworms on plant production in the tropics. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 87-147.
- Cooper DW. 1968. The significance level in multiple tests made simultaneously. *Heredity* 23:614-617.
- Curry JP; Byrne D; Boyle KE. 1995. The earthworm population of a winter cereal field and its effects on soil and nitrogen turnover. *Biol Fertil Soils* 19:166-172.
- Elliot PW; Knight D; Anderson JM. 1990. Denitrification in earthworm casts and soil from pastures under different fertilizer and drainage regimes. *Soil Biol Biochem* 22:601-605.
- Fisher MJ; Kerridge PC. 1996. The agronomy and physiology of *Brachiaria* species. En: Miles JW; Mass BL; Valle CB do, eds. *Brachiaria: biology, agronomy and improvement*. CIAT, Cali, Colombia. p 43-52.
- Fragoso C; Brown GG; Patrón JC; Blanchart E; Lavelle P; Pashanasi B; Senapati S; Kumar T. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of earthworms. *Appl Soil Ecol* 6:17-35.

- Guggenberger G; Thomas RJ; Zech W. 1996. Soil organic matter within earthworm casts of an anecic-endogeic tropical pasture community. *Appl Soil Ecol* 3:263-274.
- Houba VJC; Lee van der JJ; Novozamsky I; Walinga J. 1988. Soil and plant analysis. En: Department of Soil Science and Plant Nutrition, ed. Soil analysis procedures. 4a. ed. Agricultural University, Wageningen, Holanda. p 4-14.
- James SW. 1991. Soil, nitrogen, phosphorus, and organic matter processing by earthworms in tallgrass prairies. *Ecology* 72:2101-2109.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher M; Thomas RJ. 1998a. Earthworm communities in native savannas and man-made pastures of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 28:101-110.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998b. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a native species from the Eastern Plains of Colombia. *Appl Soil Ecol* 9:153-160.
- Jones CJ; Lawton JH; Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- Krom M. 1980. Spectrophotometric determination of ammonia: a study of modified Bertheloy reaction using salicylate and dichloroisocyanurate. *The Analyst* 105:305-316.
- Lavelle P. 1979. Relations entre types écologiques et profils démographiques chez les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev Ecol Biol Sol* 16:85-101.
- Lavelle P. 1997. Faunal activities and soil processes: Adaptive strategies that determine ecosystem function. *Adv Ecol Res* 27:93-132.
- Lavelle P; Martin A. 1992. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. *Soil Biol Biochem* 24:1491-1498.
- Lavelle P; Pashanasi B; Charpentier F; Gilot C; Rossi J-P; Derouard L; Andre J; Ponge JP; Bernier N. 1998. Large-scale effects of earthworms on soil organic matter and nutrient dynamics. En: Edwards CA, ed. Earthworm ecology. St. Lucies Press, Boca Ratón, Estados Unidos. p 103-122.
- Legendre P; Vaudor A. 1991. The R package: multidimensional analysis, spatial analysis. Université de Montréal, Département des Sciences Biologiques, Montreal, Canadá.
- Martin A. 1991. Short- and long-term effects of the endogeic earthworm *Milsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochaeta) of tropical savannas, on soil organic matter. *Biol Fertil Soils* 11:234-238.
- Rangel AF; Thomas RJ; Madero E; Lavelle P; Friesen DK; Jiménez JJ; Decaëns T; Amézquita E. 1997. Efecto de la lombriz de tierra *Martiodrilus carimaguensis* sp. nov. en la dinámica del nitrógeno de un Oxisol de los Llanos Orientales de Colombia. *Suelos Ecuatoriales* 27:235-241.
- Rippstein G; Lascano C; Decaëns T. 1996. La production fourragère dans les savanes d'Amérique du Sud intertropicale. *Fourrages* 145:33-52.
- Scheu S. 1987. The influence of earthworms (Lumbricidae) on the nitrogen dynamics in the soil litter system of a deciduous forest. *Oecologia* 72:197-201.
- Scheu S. 1994. There is an earthworm mobilizable pool in soil. *Pedobiologia* 38:243-249.
- Sokal RR; Rohlf FJ. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research, 3a. ed. WH Freeman, Nueva York, Estados Unidos.

- Syers JK; Sharpley AN; Keeney DR. 1979. Cycling of nitrogen by surface-casting earthworms in a pasture ecosystem. *Soil Biol Biochem* 11:181-185.
- Thomas RJ; Fisher MJ; Ayarza MA; Sanz JI. 1995. The role of forage grasses and legumes in maintaining the productivity of acid soils in Latin America. En: Lal R; Stewart BA, eds. *Soil management: experimental basis for sustainability and environmental quality*. Lewis Publishers, Boca Ratón, Estados Unidos. p 61-83.
- Tiessen H; Cuevas E; Chacón N. 1994. The role of organic matter in sustaining soil fertility. *Nature* 371:783-785.
- Vera RR; Seré CO, eds. 1985. *Sistemas de producción pecuaria extensiva: Brasil, Colombia, Venezuela. Informe final del Proyecto ETES, 1978-1982*. CIAT, Cali, Colombia.
- Vinceslas-Akpa M; Loquet M. 1997. Organic matter transformations in lignocellulosic waste products composted or vermicomposted (*Eisenia fetida andrei*): chemical analysis and ¹³C CPMAS NMR spectroscopy. *Soil Biol Biochem* 29:751-758.
- Woomer PL; Martin A; Albrecht A; Resck DVS; Scharpenseel HW. 1994. The importance and management of soil organic matter in the tropics. En: Woomer PL; Swift MJ, eds. *The biological management of soil fertility*. Wiley-Sayce Publication. p 47-80.

CAPÍTULO 17

Características del Intercambio Iónico en las Heces de la Lombriz de Tierra Anécica *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, en un Oxisol de una Sabana de Colombia¹

A. F. Rangel*, E. Madero**, R. J. Thomas*,
D. K. Friesen* y T. Decaëns***

Resumen

En los suelos tropicales predominan los minerales de carga variable. El punto de carga cero (PCC) es función de los diferentes constituyentes minerales y orgánicos del suelo, y el grado en que éstos interactúan determina la expresión de la carga variable. La presencia de la materia orgánica (MO) afecta el PCC porque modifica la carga total del suelo y, por consiguiente, la capacidad de éste para retener iones en competencia con la lixiviación. En general, la cantidad de MO en las heces de las lombrices es mayor que en el suelo que las circunda. Esta cantidad alta de MO puede inducir un cambio del PCC hacia un pH más bajo, lo que mejora la capacidad de carga y la adsorción de cationes y de aniones y reduce, por ende, el riesgo de lixiviación. En este estudio se analiza la influencia de la lombriz

Martiodrilus carimaguensis Jiménez y Moreno en el cambio del PCC, en una parcela de sabana nativa y en dos pastizales mejorados de los Llanos Orientales de Colombia. El PCC se determinó, mediante titulación protónica, en las heces y en el suelo que las circundaba, con el fin de evaluar la cantidad de carga presente en la superficie de las partículas coloidales a diferentes valores tanto de pH como de concentración de electrolitos. En los dos sistemas de uso de la tierra, el PCC de las heces se desplazó hacia valores más ácidos, y esto aumentó la generación y la retención de la carga a niveles naturales de pH (pH en H₂O). El nivel de Al⁺³ intercambiable de las heces fue inferior al encontrado en el suelo no ingerido, mientras que los niveles de Ca⁺² y de Mg⁺² aumentaron en ellas. En los pastizales introducidos se incrementó la diferencia entre el PCC y el pH (de +42% a +56%), en comparación con la sabana. Los resultados obtenidos se atribuyen a la capacidad de las lombrices de concentrar la MO en las heces cuando ingieren sustratos ricos en MO. La modificación del PCC en las heces implica una mejora de la capacidad de intercambio catiónico, que podría aumentar la disponibilidad y la retención de los nutrientes.

1. Publicado en *Pedobiología* 43, p 795-801, por Rangel et al. Copyright © 1999 de Urban & Fischer Verlag. Impreso con permiso de la casa editorial.

* Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas, CIAT, AA 6713, Cali, Colombia.

** Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira, Unidad de Suelos, AA 237, Palmira, Colombia.

*** Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux, IRD-Bondy, 32 Av. Henri Varagnat, F-93143 Bondy Cedex, Francia.

Palabras clave: lombrices, *Martiodrilus carimaguensis*, punto de carga cero (PCC), suelos ácidos

Introducción

Los coloides del suelo están constituidos por mezclas de polímeros orgánicos e inorgánicos derivados de las alteraciones producidas por los agentes atmosféricos (Sposito y Schindler 1986). La meteorización origina una gran cantidad de óxidos de hierro y de aluminio (óxidos y oxi-hidróxidos); estos minerales presentan una carga eléctrica superficial debida a la protonación y a la desprotonación de los grupos hidroxílicos de su superficie. Las arcillas que poseen este tipo de carga reciben el nombre de arcillas de carga variable. Los grupos funcionales, como los polímeros orgánicos (carboxílicos, fenólicos y enólicos), la materia orgánica del suelo (MO) y los alófanos contribuyen también a crear una carga variable (Oades et al. 1989).

Las condiciones ambientales afectan mucho la carga variable de la superficie del suelo, que será positiva o negativa según el pH y la fuerza iónica de los electrolitos de la solución que estén en contacto con los polímeros. Habrá entonces un valor determinado de pH para el cual la carga neta es cero (PCC), punto que representará un número igual de lugares protonados y desprotonados en el suelo (Van Raij y Peech 1972). La MO del suelo, material de carga variable por sí misma, puede afectar sensiblemente el PCC y la carga total del suelo y, por tanto, la capacidad de retener iones en oposición a la lixiviación (Oades et al. 1989).

Los minerales de carga variable son abundantes en los suelos tropicales. Si se mantienen los valores de la MO tan altos como sea

posible, los valores del PCC serán mínimos; por su parte, la fertilización puede mantener el pH del suelo al nivel más alto que convenga en la práctica. Estas prácticas de manejo pueden contribuir ampliamente a la capacidad que tienen estos suelos para retener los cationes que son nutrientes para las plantas (Oades et al. 1989).

Los invertebrados grandes del suelo, principalmente las lombrices, las termitas y las hormigas, se consideran “ingenieros del ecosistema del suelo” (Lavelle 1997). En el trópico húmedo, donde ni los procesos de meteorización ni la vegetación son constantes y donde las arcillas desempeñan un papel de menor importancia en la regulación de la mineralización, la fauna del suelo se convierte en el principal regulador de la dinámica de la MO del suelo (Lavelle y Martin 1992). Estos ingenieros del suelo regulan la actividad de los microorganismos en las estructuras órgano-minerales que producen (por ejemplo, en las heces de las lombrices, en los termiteros y en los hormigueros), lo cual afecta la agregación y la dinámica de la MO del suelo (Decaëns et al. 1999; Lavelle y Martin 1992).

La amplitud de tales efectos puede ser considerable en los suelos en que la actividad de las lombrices es alta. La cantidad total de suelo ingerido por una comunidad de lombrices se ha calculado entre 600 y 1250 t/ha de suelo seco al año o, lo que es lo mismo, de 14 a 15 t/ha de MO al año en las sabanas (Lavelle 1978). En los Llanos Orientales de Colombia, Jiménez et al. (1998) calcularon que la producción de heces (dentro del suelo y en su superficie) de una lombriz anécica era de 14.3 t/ha de heces secas al año en la sabana nativa, y de 378 t/ha de heces secas al año en un pastizal introducido.

Por tanto, las lombrices de tierra pueden afectar el PCC y las propiedades de carga del suelo por medio de las estructuras órgano-minerales que producen (las heces). El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto que ejercía una especie de lombriz de tierra anécica de gran tamaño (*Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno) en el PCC de sus heces, en una sabana nativa y en dos pastizales introducidos, en un Oxisol de Colombia. Los efectos que tendría la actividad de las lombrices en el contenido de Al, Ca y Mg del suelo también se determinaron.

Materiales y Métodos

Sitio del estudio

El estudio se llevó a cabo en la estación experimental Carimagua del convenio CIAT-CORPOICA (4°37' N, 71°19' O, 175 msnm), situada en los Llanos Orientales de Colombia. El valor anual de la precipitación está entre 2100 y 2300 mm y el de la temperatura alrededor de 26 °C. El suelo es un Oxisol franco-arcilloso bien drenado (fino, mezclado, Haplustox típico isohipertérmico), con un pH (H₂O) de 4.5, una saturación de Al > 80%, y con bajas concentraciones de los elementos Ca⁺², Mg⁺² y K⁺, y de P (Rao et al. 1993).

Los muestreos se realizaron en tres parcelas experimentales que representaban tres sistemas diferentes de uso de la tierra: (1) la sabana nativa (Sav), explotada según el manejo tradicional de quema anual durante la época seca; (2) un pastizal *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk (Bdec) que tenía 17 años; (3) un pastizal de *B. decumbens* asociado con la leguminosa herbácea forrajera *Pueraria phaseoloides* CIAT

9900 ("kudzú") (Bdec/Pp), también de 17 años. Los pastizales introducidos se establecieron en parcelas de sabana y se fertilizaron con los siguientes elementos (en kg/ha): 44 P, 40 K, 14 Mg y 22 S, al momento de establecer el pastizal; se agregaron (en kg/ha) 10 P, 9 K, 92.5 Mg y 11 S cada 2 años durante los siguientes 9 años (Lascano y Estrada 1989). La carga animal de estos pastizales fue de 1 animal/ha durante la época seca y de 2 animales/ha en la época lluviosa.

Muestreo del suelo y de las heces

Después de la introducción de los pastizales, las parcelas de la sabana de Carimagua mantuvieron la biodiversidad original de las lombrices de tierra, aunque la biomasa de éstas aumentó más de 10 veces (se midieron 4.8 g/m² de peso fresco, en la sabana nativa) (Decaëns et al. 1994). Se eligió una especie anécica de individuos grandes, *Martiodrilus carimaguensis*, porque domina en los pastizales introducidos, en los que suele aumentar la población y la biomasa de otras especies de lombrices. Estas lombrices anécicas producen grandes cantidades de heces (algunas de 15 cm de altura) sobre la superficie del suelo, las cuales se distinguen fácilmente de otras deposiciones (Jiménez et al. 1998).

Las heces frescas de *M. carimaguensis* se señalaron así en el campo: en cada pastizal introducido se aislaron en tres jaulas metálicas de 1 x 1 m, dispuestas al azar, y en la sabana nativa se incluyeron en un área de 4 x 4 m. Las heces frescas producidas diariamente se aislaban y se mantenían en estas condiciones durante 20 días, hasta que llegaban a un equilibrio con la humedad del suelo. Las muestras fueron luego

molidas y tamizadas a través de una trama de 2 mm.

El PCC y la carga eléctrica neta se determinaron mediante curvas de titulación potenciométrica. Se obtuvieron curvas de titulación seriadas a partir de una única muestra (suelo o heces) en cada punto. En un vaso de precipitados de 50 ml se depositaron 4 g de cada muestra junto con NaCl, HCl 0.001N, NaOH 0.001N y agua. Las concentraciones finales de NaCl fueron 1, 0.1, 0.01 y 0.001N. Los vasos de precipitados se cubrieron con papel Parafilm para evitar la evaporación y su contenido se agitaba de vez en cuando. El pH se midió transcurridos 3 días. La cantidad de iones H⁺ y OH⁻ absorbidos por la muestra de suelo, a cualquier valor del pH, se consideró igual a la cantidad de HCl o de NaOH añadida a la suspensión, menos la cantidad de ácido o de base que se requería para llevar el mismo volumen y la misma concentración de una solución de NaCl, sin la muestra de suelo, al mismo pH. El PCC se tomó como el punto de intersección común de las curvas de titulación obtenidas en presencia de cuatro concentraciones de NaCl.

Estas curvas indican que se genera una carga sobre la superficie coloidal al variar el pH y las concentraciones de NaCl. La carga eléctrica neta se calculó a partir de la cantidad de iones H⁺ y OH⁻ absorbidos en NaCl 0.1N, con respecto al PCC en pH natural (H₂O) (Van Raij y Peech 1972). Los contenidos de C total fueron medidos colorimétricamente tras una digestión ácida (Houba et al. 1988). Los contenidos de Al⁺³, Ca⁺² y Mg⁺² intercambiables se extrajeron con KCl 1N y se determinaron mediante titulación y absorción atómica. El pH se calculó en H₂O y en KCl 1N.

Resultados

El pH del suelo no ingerido por las lombrices y el de sus heces fue mayor medido en H₂O que en KCl 1 N (Cuadro 17-1), resultado que sugiere la presencia de una carga negativa en las superficies coloidales. En todas las muestras analizadas, el PCC no coincidió con el punto cero de la titulación, es decir, con el pH de las muestras obtenido en una solución salina a los 3 días de prepararla y antes de añadirle un ácido o una base; antes bien, se

Cuadro 17-1. Valores del pH obtenidos en un Oxisol y en las heces de las lombrices de tierra, en diferentes sistemas de uso de la tierra.

Sistema de uso de la tierra ^a	pH (H ₂ O)	pH (KCl 1N)	Desplazamiento de la carga eléctrica ^b	Desplazamiento de pH-PCC ^c	Carga eléctrica neta
Bdec/Pp, suelo	4.98 a	3.79	0.37 c	1.40 a	-0.55 bc
Bdec/Pp, heces	4.94 a	4.00	0.76 a	1.39 a	-0.95 a
Bdec, suelo	4.93 a	3.68	0.34 c	1.28 a	-0.62 bc
Bdec, heces	4.91 a	3.84	0.77 a	1.37 a	-1.02 a
Sav, suelo	4.72 c	3.77	0.26 c	0.90 b	-0.46 c
Sav, heces	4.87 b	3.80	0.54 b	1.22 a	-0.84 ab

a. Bdec = *B. decumbens*; Pp = *P. phaseoloides*; Sav = sabana.

b. El desplazamiento del PCC desde el punto cero de titulación (cmol/kg suelo seco).

c. Distancia del pH natural (H₂O) respecto al PCC (en unidades de pH).

Las letras diferentes indican diferencias significativas (P < 0.0001); para las letras en cursiva, P < 0.05.

desplazó hacia la carga positiva, desde 0.26 hasta 0.37 cmol/kg en el suelo y desde 0.54 hasta 0.76 cmol/kg en las heces (Cuadro 17-1). De este modo, el desplazamiento de carga fue significativamente mayor en los pastizales introducidos ($P < 0.05$).

El pH del PCC fue más bajo que el pH natural de cada muestra (Figura 17-1), lo que indica la presencia de una carga eléctrica neta negativa. En los pastizales introducidos, el PCC pasó a valores bajos de pH (4.5% y 6.5% unidades de pH menos en Bdec y en Bdec/Pp, respectivamente), en comparación con la sabana nativa (pH 3.82, en agua). Frente al suelo testigo, el PCC de las heces se desplazó hacia valores más bajos de pH en ambos sistemas ($P < 0.05$; Figura 17-1). Los mayores desplazamientos de pH se observaron en la sabana (-6%).

La diferencia entre el pH natural y el PCC (pH - PCC) es la aplicación principal de la determinación del PCC. En los pastizales introducidos, la diferencia pH - PCC aumentó un 42% y un 56% en Bdec y Bdec/Pp, respectivamente, en comparación con la sabana nativa ($P < 0.001$; Cuadro 17-1). En todas las parcelas estudiadas, las diferencias pH - PCC fueron mayores en las heces que en el suelo testigo. Las diferencias más grandes se observaron en la sabana nativa (la de pH - PCC fue +36%, en comparación con el suelo).

El sistema de uso de la tierra y la digestión de la lombriz influyeron en gran medida ($P < 0.02$) sobre la carga eléctrica neta (Cuadro 17-1). Los pastizales introducidos aumentaron a 34% y a 19% en Bdec y en Bdec/Pp, respectivamente, la carga eléctrica neta respecto a la de la sabana nativa (-0.46 cmol/kg

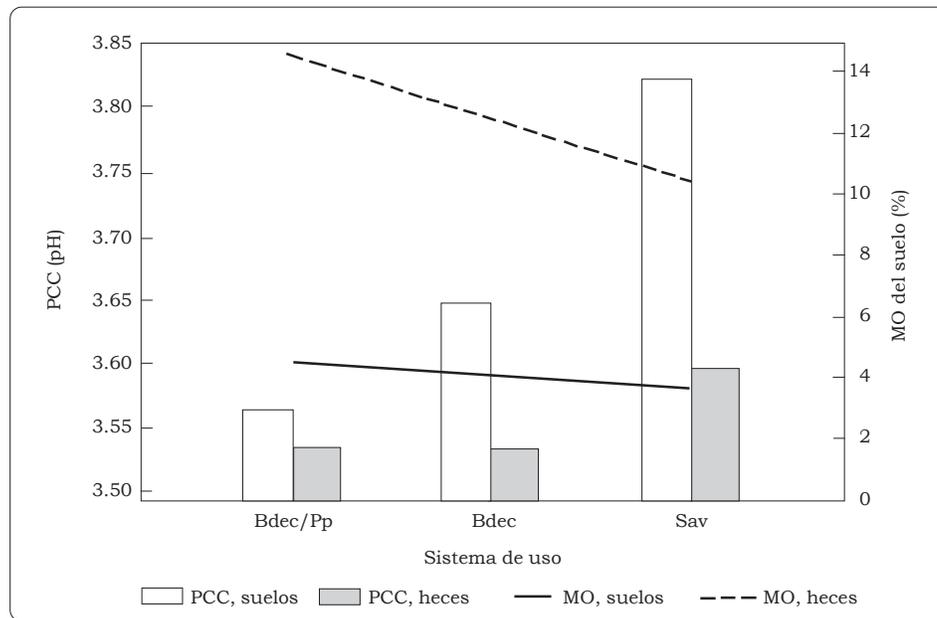


Figura 17-1. Punto de carga cero (PCC) y materia orgánica (MO) del suelo en un Oxisol y en las heces de las lombrices de tierra, en diferentes sistemas de uso de la tierra. (La carga eléctrica neta se determinó mediante titulación potenciométrica con NaCl 0.01N a pH natural [H₂O]). Bdec/Pp = *Brachiaria decumbens*/*Pueraria phaseoloides*, Bdec = *B. decumbens*; Sav = Sabana nativa.

suelo seco). En cuanto a las diferencias observadas entre pH – PCC y a la posición del PCC, se hizo una comparación de carga eléctrica neta en la parcela de sabana. En este sistema de uso de la tierra, las heces presentaron los mayores incrementos (82%) frente al suelo no ingerido.

La concentración de Al^{+3} fue baja y la de Ca^{+2} y Mg^{+2} fueron altas en Bdec/Pp o en Bdec, si se comparan con la sabana ($P < 0.001$, Figura 17-2). Asimismo, la MO aumentó un 23% y un 11% en los pastizales Bdec/Pp y Bdec, respectivamente. En cada sistema de uso de la tierra (Bdec, Bdec/Pp y sabana), la digestión de las lombrices redujo en 7, 6 y 2 veces, respectivamente, la concentración de Al^{+3} ($P < 0.0001$, Figura 17-2). Al mismo tiempo, los contenidos de Ca^{+2} y Mg^{+2} aumentaron (4 y 6 veces, respectivamente, en el pastizal Bdec, por ejemplo). La MO fue 3 veces superior en las heces que en el suelo

testigo, en cada sistema de uso de la tierra. Estos cambios de los cationes intercambiables causaron variaciones en la capacidad de intercambio catiónico (CIC). La CIC de los pastizales introducidos fue superior a la de la sabana nativa (Figura 17-2): 2 veces en Bdec y 4 veces en Bdec/Pp. Asimismo, las heces de las lombrices mostraron, en cada sistema de uso de la tierra, los mayores aumentos en la CIC: 4, 5 y 6 veces la CIC del suelo en Bdec/Pp, Bdec y Sav, respectivamente).

Discusión

La diferencia entre el pH que se mide en agua y el que se mide en KCl 1N representa una manera sencilla de conocer el tipo de carga que está presente en el suelo y que puede asociarse con el PCC. Si el pH en agua es mayor que el pH en KCl, el suelo presenta una carga negativa (Van Raij y Peech 1972).

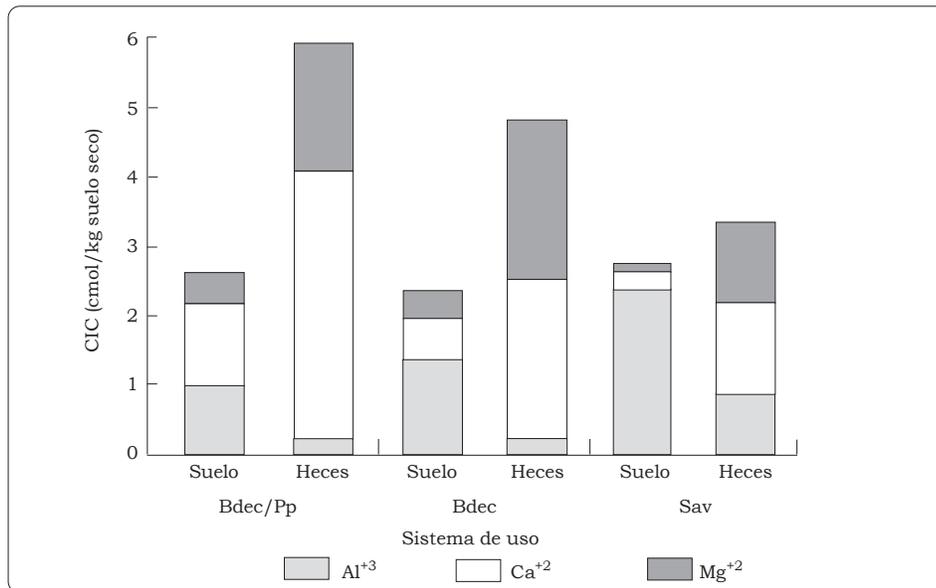


Figura 17-2. Capacidad de intercambio catiónico (CIC) de un Oxisol y de las heces de las lombrices de tierra en diferentes sistemas de uso de la tierra: Bdec/Pp = *Brachiaria decumbens/Pueraria phaseoloides*; Bdec = *B. decumbens*; Sav = Sabana nativa.

Los iones del suelo (cationes y aniones) se llaman intercambiables cuando pueden ser retirados o desplazados por la lixiviación debida a otro tipo de solución electrolítica. Los iones pueden ser adsorbidos, con diversos grados de afinidad, hacia la superficie del suelo; la remoción que experimenten después dependerá del ion que se emplee para remplazarlos (Oades et al. 1989). El desplazamiento del PCC desde el punto de titulación cero se debe a una adsorción específica de iones H^+ y OH^- en sitios de oxidación que están ocupados por cationes, iones H^+ o sólidos diluidos; este desplazamiento equivale a la cantidad de Al^{+3} intercambiable (Van Raij y Peech 1972). Oades et al. (1989) encontraron que, si se identifica el PCC, cualquier adsorción excesiva de cationes o aniones intercambiables, a este pH, podría atribuirse a una carga permanente.

Los cambios ocurridos en la fertilidad del suelo (cantidades bastante altas de Ca^{+2} , Mg^{+2} y MO, reducción del Al^{+3} intercambiable) y el comportamiento general de la carga (valores bajos de PCC, diferencias entre el pH natural y el PCC, CIC y carga eléctrica neta relativamente altas), que provienen de la introducción y del manejo de pastizales de especies forrajeras mejoradas en suelos cubiertos hasta entonces por la sabana nativa, son también una consecuencia de diversos factores. Entre ellos están la fertilización y el encalado durante 15 años, desde el establecimiento del pastizal; el empleo de especies forrajeras que producen grandes cantidades de biomasa en el interior del suelo; la contribución de una MO de alta calidad proveniente de la leguminosa forrajera; y la estabilización de los procesos físicos y químicos por la actividad de la fauna del suelo, especialmente de las

lombrices de tierra (Gijsman y Thomas 1995; Rao et al. 1993).

Guggenberger et al. (1995) encontraron que, en los suelos de la sabana de Carimagua, la introducción de *B. decumbens* sola o asociada con *P. phaseoloides* incrementó el C total del suelo en un 18%, especialmente en la fracción arcillosa. Otra explicación, dada por los mismos autores, es la siguiente: los cambios en las prácticas agrícolas con que se manejan los suelos fuertemente meteorizados pueden influir en la cantidad de MO que hay en el suelo, en su tasa de reciclaje, y en su distribución entre la parte lábil y la parte estable de los diferentes agregados del suelo. Estos efectos podrían explicar el viraje observado del PCC hacia valores de pH relativamente bajos.

La importancia que tienen los efectos causados por las lombrices de tierra en la fertilidad del suelo y en su comportamiento electroquímico dependen de las escalas de espacio y de tiempo que se consideren (Lavelle y Martin 1992). Si las escalas de tiempo y de espacio son estrechas, la actividad de las poblaciones bacterianas se estimula en el tracto digestivo de las lombrices, lo que aumenta la mineralización de la MO y conduce a la acumulación de nutrientes asimilables en las heces frescas. En una escala espacio-temporal más extensa, las heces secas protegen la MO de una mineralización ulterior, estableciendo así una reserva de MO que persiste en el suelo (Decaëns et al. 1999). El impacto global de *M. carimaguensis* en la dinámica de la MO puede ser considerable dada su capacidad de ingerir grandes cantidades de suelo y MO fresca (hasta 378 t/ha al año en Bdec/Pp).

Las diferencias que presentan las heces observadas en los sistemas de uso de la tierra estudiados reflejan,

probablemente, la calidad de la hojarasca y de la MO del suelo ingeridas por las lombrices. El análisis de la hojarasca indica que, en los pastizales Bdec y Bdec/Pp, ésta presenta mayor cantidad de Ca^{+2} (2 y 4 veces más, respectivamente) que en la parcela de sabana nativa ($\text{Ca}^{+2} = 0.16 \text{ cmol/kg}$). Asimismo, la cantidad de Mg^{+2} es mayor en la hojarasca de los pastizales que en la de la sabana nativa (Thomas y Asakawa 1993).

En todos los sistemas de uso de la tierra estudiados, se observaron grandes cambios en el PCC del suelo después del tránsito de éste por el intestino de las lombrices; esto ocurrió especialmente en la parcela de sabana, donde tanto la MO del suelo como la calidad de la hojarasca presentaron los niveles más bajos. Los anteriores resultados señalan la importancia de canalizar la actividad de las lombrices de tierra para estabilizar la fertilidad del suelo y el comportamiento electroquímico de éste en los pastizales; equivalen, además, esos resultados a un método para mantener la calidad del suelo. Oades et al. (1989) demostraron que, si se mantiene el contenido de la MO en su nivel más alto posible para alcanzar valores mínimos del PCC, se haría un gran aporte a la capacidad que poseen los suelos de carga variable de retener los cationes que nutren las plantas y de incrementar la CIC. Las grandes diferencias observadas entre el pH natural y el PCC podrían también reducir el riesgo de lixiviación de cationes y mejorar, de este modo, la sostenibilidad de los suelos.

Conclusiones

La introducción de especies forrajeras mejoradas en pastizales establecidos en suelos que han

pertenecido anteriormente a la sabana nativa, desencadena cambios importantes en la fertilidad y en el comportamiento electroquímico de esos suelos. Estos cambios en los cationes intercambiables y en las propiedades electroquímicas se mejoran notablemente cuando el suelo ha sido sometido a la digestión de las lombrices (*M. carimaguensis*), ya que en las heces de éstas hay un incremento de la MO del suelo. De igual modo, la magnitud de tales cambios depende de la calidad de la MO del suelo consumida por las lombrices (por ejemplo, en los pastizales asociados con leguminosas herbáceas). El descenso del PCC en las heces se debe al aumento de la MO del suelo y al desplazamiento del Al^{+3} intercambiable. La deposición de las heces ocasiona cambios en las propiedades del suelo, que pueden llevar a una mejora considerable de la capacidad de intercambio de iones en un Oxisol infértil. Estos efectos pueden estar relacionados con una mejoría en la retención y el reciclaje de nutrientes en un sistema de manejo de la tierra en que se apliquen pocos insumos.

Agradecimientos

El antiguo Programa de Trópico Bajo del CIAT y el Proyecto Macrofauna (Comunidad Europea) aportaron los fondos para realizar esta investigación. Los autores agradecen la ayuda del personal de Carimagua y de la sección de servicios analíticos del CIAT. Agradecen también al Dr. Carlos Iglesias y al Dr. Edgar Amézquita por sus comentarios. Se recibió también apoyo financiero del consorcio para el Manejo de Suelos Ácidos (MAS) perteneciente al programa del sistema CGIAR para el Manejo de Suelos, Agua y Nutrientes (SWNM, en inglés).

Referencias

- Decaëns T; Rangel AF; Asakawa N; Thomas RJ. 1999. Carbon and nitrogen dynamics in *in situ* ageing earthworm casts in natural savanna and man-made pasture of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 30:20-28.
- Decaëns T; Lavelle P; Jiménez JJ; Escobar G; Rippstein G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *Eur J Soil Biol* 30(4):157-168.
- Gijsman AJ; Thomas RJ. 1995. Aggregate size distribution and analysis of an Oxisol under legume-based and pure grass pasture in the Eastern Plains of Colombia. *Aust J Soil Res* 33:153-165.
- Guggenberger G; Zech W; Thomas RJ. 1995. Lignin and carbohydrate alteration in particle-size separates of an Oxisol under tropical pastures following native savanna. *Soil Biol Biochem* 27:1629-1638.
- Houba VJC; Lee van der JJ; Novozamky I; Walinga J. 1988. Soil and plant analysis. En: Department of Soil Science and Plant Nutrition, ed. Soil analysis procedures. 4a. ed. Agricultural University, Wageningen, Holanda. p 4-14.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a native species from the Eastern Plains of Colombia. *Appl Soil Ecol* 9:153-160.
- Lascano CE; Estrada J. 1989. Long-term productivity of legume-based and pure grass pastures in the Eastern Plains of Colombia. En: Memorias del XVI International Grassland Congress, Niza, Francia. p 1179-1180.
- Lavelle P. 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Tesis (Doctorado). Paris VI. Publ Lab Zool ENS, 12. 301 p.
- Lavelle P. 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Adv Ecol Res* 27:93-132.
- Lavelle P; Martin A. 1992. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in a soil of the humid tropics. *Soil Biol Biochem* 24:1491-1498.
- Oades JM; Gillman GP; Uehara G. 1989. Interactions of soil organic matter and variable-charge clays. En: Coleman DC; Oades JM; Uehara G, eds. Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems. Nital Project, University of Hawaii, Honolulu, Estados Unidos. p 69-86.
- Rao IM; Borrero V; Ayarza MA; García R. 1993. Adaptation of tropical forage species to acid soils: the influence of varying phosphorus supply and soil type on phosphorus uptake and use. En: Barrow NJ, ed. Plant nutrition: From genetic engineering to field practice. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda. p 345-348.
- Sposito G; Schindler P W. 1986. Reaction at the soil colloid-soil solution interface. *Transactions of the 13th International Congress of Soil Science (Hamburg)* 6:683-699.
- Thomas RJ; Asakawa NM. 1993. Decomposition of leaf litter from tropical forage grasses and legumes. *Soil Biol Biochem* 25:1351-1361.
- Van Raij B; Peech M. 1972. Electrochemical properties of some Oxisols and Alfisols of the tropics. *Soil Sci Soc Am J* 36:587-593.