

## PARTE V

# **Efectos Producidos por los Ingenieros del Ecosistema en la Biodiversidad del Suelo, a Escala de las Estructuras Biogénicas**

## CAPÍTULO 18

# Las Comunidades de la Macrofauna de la Superficie del Suelo Asociadas con las Heces de las Lombrices de Tierra en los Llanos Orientales de Colombia<sup>1</sup>

T. Decaëns, L. Mariani y P. Lavelle\*

### Resumen

Las lombrices de tierra modifican, mediante sus actividades drilosféricas, las condiciones de vida de otros organismos. Se investigaron los efectos que causa una especie anécica de gran tamaño, *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, en las comunidades de macrofauna del suelo de una sabana natural y de un pastizal introducido en los Llanos Orientales de Colombia. Se tomaron muestras de los invertebrados empleando un método manual estándar, a diferentes escalas espaciales: (1) a la escala de unos pocos centímetros, se compararon durante un año la dinámica de la densidad, la biomasa, la diversidad y los pesos individuales de los macroinvertebrados encontrados en las heces depositadas en la superficie del suelo por la especie de lombriz mencionada, en dos lugares: en el suelo situado debajo de las heces y en un suelo testigo libre de heces

superficiales; (2) a la escala de unos pocos decímetros y en un tiempo determinado, se tomaron muestras de los macroinvertebrados en monolitos de suelo cuya superficie presentaba diferente densidad de heces. Los macroinvertebrados colonizaron las heces 4 y 6 semanas después de su formación, en el pastizal y en la sabana, respectivamente. En estos dos sistemas de uso de la tierra y a la escala espacial del tamaño de la deposición, la densidad de macroinvertebrados fue significativamente mayor debajo de las heces (de 1660 a 5310 individuos/m<sup>2</sup>) que en el suelo testigo (de 400 a 1700 individuos/m<sup>2</sup>); no se hallaron aquí diferencias significativas en cuanto a la biomasa, la riqueza de especies, la diversidad y la equitatividad. La presencia de las heces superficiales incrementó la dominancia relativa de las poblaciones epígeas (+185% a +250%) en detrimento de las especies endógeas grandes (-39% a -76%). El peso individual de los invertebrados fue inferior en las heces (de 1.2 a 5.7 mg/individuo) y en el suelo debajo de ellas (de 8.2 a 11.1 mg/individuo) que en el suelo testigo (25.0 a 39.6 mg/individuo). Estos resultados fueron confirmados a una escala mayor. A la escala de algunos decímetros, la riqueza taxonómica se

1. Publicado en *Applied Soil Ecology* 13, p 87-100, por Decaëns et al. Copyright © 1999 de Elsevier. 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 Plantas, CIAT, Cali, Colombia.

correlacionó positivamente con el número de heces en la superficie del suelo, mientras que la diversidad no cambió y la equitatividad disminuyó. Estos resultados se atribuyen, principalmente, a la formación de nuevos hábitat (macroporos, galerías) por las lombrices y a la concentración de hojarasca y de materia orgánica (MO) en las heces. Apoyan, además, la “hipótesis de las biodiversidades encajadas”, según la cual los ingenieros del suelo pueden causar efectos determinantes en la abundancia y en la diversidad de otros organismos del suelo.

*Palabras clave:* biodiversidad del suelo, ingenieros del ecosistema, macrofauna del suelo, *Martiodrilus carimaguensis*, pastizal de gramínea y leguminosa, sabana tropical

## Introducción

De los numerosos organismos que habitan en los suelos, unos pocos invertebrados grandes (lombrices, termitas y hormigas, principalmente) causan un impacto considerable en muchos procesos que determinan la fertilidad del suelo. Estos grupos funcionales, definidos como “ingenieros del ecosistema” (*sensu* Jones et al. 1994), elaboran una gran variedad de macroporos (por ejemplo, galerías o cámaras) y de estructuras órgano-minerales (por ejemplo, las heces de las lombrices, los termiteros y los hormigueros) que influyen en las propiedades hidráulicas, en la macroagregación, y en la dinámica de la MO del suelo (Anderson 1995; Lavelle 1996, 1997).

Los ingenieros del ecosistema, mediante sus actividades alimentarias y mecánicas, modifican las condiciones de vida de otros organismos más pequeños y menos móviles e influyen, por tanto, en la abundancia y en la diversidad de

éstos (hipótesis de las biodiversidades encajadas, Lavelle 1996). Los efectos que causan las lombrices en la actividad de los microorganismos del suelo han sido investigados en muchas partes (Barois y Lavelle 1986; Daniel y Anderson 1992; Scheu 1987, 1993), y se han conocido como la “paradoja de la bella durmiente” (Lavelle 1996). Sin embargo, la información sobre el impacto de las lombrices en la diversidad y en la estructura de las comunidades de microorganismos es escasa (Parkinson y McLean 1998). Algunos estudios han considerado los efectos positivos o negativos que las lombrices de tierra pueden tener en las comunidades de microinvertebrados y de mesoinvertebrados (ver revisión de Brown 1995; también Loranger et al. 1998; Marinissen y Bok 1988), pero su impacto en las comunidades de la macrofauna se ha investigado poco. Sólo unos pocos estudios han hallado respuestas positivas de parte de algunos grupos de macrofauna a la actividad de las lombrices de tierra (Kirk 1981; Szlavecz 1985; Thompson et al. 1993), aunque todavía queda mucho por investigar.

Es fundamental comprender tanto el papel de la biodiversidad en los suelos como las condiciones necesarias para su mantenimiento, porque las diferentes especies de invertebrados causarán un impacto diferente y, por ende, tendrán diferentes funciones en el suelo (Lavelle 1996). Con este propósito, es esencial lograr dos objetivos: (1) identificar claramente las relaciones existentes entre las especies; (2) averiguar hasta qué punto la presencia de una especie dada influye en la presencia de otras.

El objetivo de este estudio fue evaluar los efectos que ejercen las estructuras creadas por los individuos de *Martiodrilus*

*carimaguensis* Jiménez y Moreno (Oligochaeta: Glossoscolecidae), una especie grande anécica (*sensu* Bouché 1977) de lombriz de tierra de los Llanos Orientales de Colombia, en las comunidades de la macrofauna del suelo. Esta especie es la única del sitio de estudio que deposita una gran cantidad de heces o turrículos sobre la superficie del suelo (Jiménez et al. 1998b). Los experimentos se realizaron a diferentes escalas de tiempo y de espacio, en una parcela de la sabana natural y en un pastizal introducido por la acción humana en un área de la sabana.

## Materiales y Métodos

### Sitio del estudio

El estudio se realizó en la estación experimental Carimagua del convenio CIAT-CORPOICA (4°37' N, 71°19' O), localizada en la unidad fitogeográfica de las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia. El clima es subhúmedo tropical, donde el valor medio anual de la temperatura y de la precipitación es de 26 °C y de 2300 mm, respectivamente; hay una época seca que transcurre de noviembre a marzo. La vegetación nativa está determinada por la topografía: hay sabanas abiertas en las zonas altas ("altos" y "planos") y selvas de galería o sabanas inundables en las zonas bajas ("bajos"). Los suelos son Oxisoles (Tropeptic Haplustox Isohyperthermic) en los altos y Ultisoles (Ultic Aeric Plintaquox) en los bajos. Los dos tipos de suelos son muy agregados y se caracterizan por su baja fertilidad química (pH [H<sub>2</sub>O] < 5, saturación de Al > 80%, CIC < 5 meq/100 g).

### Parcelas experimentales

La macrofauna del suelo se muestreó en dos sistemas diferentes de uso de la tierra que pertenecían a un Oxisol bien drenado ubicado en una zona alta:

- Una parcela de sabana nativa cubierta por *Trachypogon vestitus* Anders., protegida del pastoreo durante 4 años, y manejada tradicionalmente con la quema anual durante la época seca.
- Un pastizal de 3 años sembrado con *Brachiaria humidicola* (Rendle), *Arachis pintoii* Krap. y Greg., *Stylosanthes capitata* Vog. y *Centrosema acutifolium* Benth., sometido a pastoreo a razón de 2.0 animales/ha.

### Diseño experimental

Los ingenieros del ecosistema influyen en algunos procesos del suelo a escalas espaciales y temporales más grandes porque producen estructuras físicas (por ejemplo, las heces de las lombrices, los termiteros y las galerías) (Anderson 1995; Lavelle 1996, 1997). Por tanto, sus efectos pueden definirse como una regulación, a pequeña escala, de procesos que ocurren a una escala mayor (Anderson 1995). Por tal razón, se realizaron dos experimentos con el fin de describir los efectos que tenía el envejecimiento de las heces de los individuos de *M. carimaguensis* en las comunidades de invertebrados, a dos escalas:

- a la escala de la estructura que construyen (unos pocos cm);
- a la escala de la parcela experimental.

### **Estudio a la escala de la deposición**

El experimento se inició al comienzo de la época lluviosa (mayo de 1996), durante el punto máximo de actividad de las lombrices. En ambos sistemas se marcaron 160 heces de individuos de *M. carimaguensis* con pequeñas láminas metálicas, y se dividieron en 8 grupos de 20 heces contiguas cada uno. Durante esta operación se prestó atención especial a las heces depositadas recientemente (es decir, a las heces pequeñas y frescas). De este modo se aseguró la presencia de una lombriz en cada una de las galerías marcadas y se evitó el efecto acumulativo, que resultaría de la presencia de una deposición muy grande sobre la superficie del suelo antes del inicio del experimento. Las lombrices no fueron eliminadas de las galerías, y permanecieron en ellas añadiendo material sobre la deposición inicial durante los primeros días del experimento. Pasados varios días, las heces o turrículos pueden alcanzar 15 cm de diámetro y 15 cm de altura. Las heces se secaban en la superficie del suelo cuando las lombrices abandonaban sus galerías.

La macrofauna del suelo (es decir, los invertebrados mayores de 2 mm) se muestreó en las siguientes fechas: 0, 7 y 14 días, y 1, 2, 3.5, 5, 6.5, 8, 9.5 y 11 meses después del inicio de la producción de las heces. En cada fecha de muestreo se escogió al azar un turrículo en cada uno de los 8 grupos de 20 heces. La muestra constaba de los elementos siguientes: (a) el turrículo, (b) el suelo situado bajo el turrículo; y (c) el suelo testigo, localizado a 20 cm del turrículo. Las muestras de suelo se tomaron con cilindros de aluminio de 10 cm de diámetro y 10 cm de altura. Tanto las heces como el

suelo se revisaron manualmente y con cuidado, en bandejas plásticas de 40 x 60 cm; los macroinvertebrados que se encontraron allí se conservaron en alcohol al 70%.

Con el fin de describir con precisión la estructura de la comunidad de invertebrados, éstos se identificaron hasta Orden o Familia; después se separaron según el morfotipo (*sensu* Oliver y Beattie 1995), es decir, en taxones morfológicamente distintos (Cuadro 18-1). Se calculó luego la densidad (individuos/m<sup>2</sup>) y la biomasa (g/m<sup>2</sup> de materia fresca) de 11 grandes unidades taxonómicas y funcionales (Cuadro 18-2). Se siguió la clasificación funcional empleada normalmente para las lombrices de tierra (Bouché 1977), porque incluye las características funcionales de la mayor parte de la macrofauna del suelo:

- especies endógeas, que viven exclusivamente dentro del suelo y son, en su mayoría, lombrices y larvas rizófagas de los coleópteros;
- especies anécicas, que viven en el suelo y se alimentan en la superficie, y son lombrices, termitas y hormigas;
- especies epígeas, que viven entre la hojarasca, y son lombrices, termitas, hormigas y artrópodos de la hojarasca.

La biomasa se corrigió respecto a las pérdidas ocasionadas por la conservación en alcohol, así: un 19% para las lombrices y las termitas, un 9% para las hormigas, un 11% para los coleópteros, un 6% para arácnidos y miriápodos, y un 13% para otros grupos de artrópodos (Decaëns et al. 1994).

Cuadro 18-1. Listado de las clases, los órdenes y las familias, y número de morfotipos, identificados en las heces de *Martiodrilus carimaguensis*, en el suelo subyacente a ellas y en el suelo testigo, en un pastizal y en la sabana nativa.

| Unidades taxonómicas       |              |                   |                          | Sabana nativa |                  |               | Pastizal |                  |               |
|----------------------------|--------------|-------------------|--------------------------|---------------|------------------|---------------|----------|------------------|---------------|
| Clase                      | Subclase     | Orden             | Familia                  | Heces         | Suelo subyacente | Suelo testigo | Heces    | Suelo subyacente | Suelo testigo |
| Oligochaeta                |              |                   | Glossoscolecidae         | 1             | 2                | 2             | 1        | 2                | 2             |
|                            |              |                   | Ocnerodrilidae           | 0             | 1                | 1             | 0        | 1                | 1             |
|                            |              |                   | Octochaetidae            | 0             | 1                | 0             | 0        | 0                | 1             |
| Nematoda                   |              |                   | Familias sin identificar | 0             | 0                | 1             | 1        | 1                | 0             |
| Insecta                    | Pterygota    | Isoptera          | Rhinotermitidae          | 1             | 6                | 6             | 2        | 6                | 6             |
|                            |              |                   | Termitidae               | 2             | 2                | 0             | 1        | 0                | 0             |
|                            |              | Hymenoptera       | Formicidae               | 4             | 9                | 7             | 7        | 14               | 11            |
|                            |              |                   | Vespidae                 | 0             | 0                | 0             | 0        | 1                | 1             |
|                            |              | Coleoptera        | Elateridae               | 0             | 4                | 3             | 0        | 4                | 2             |
|                            |              |                   | Melolontidae             | 0             | 1                | 1             | 0        | 1                | 1             |
|                            |              |                   | Carabidae                | 0             | 1                | 1             | 0        | 3                | 2             |
|                            |              |                   | Chrysomelidae            | 0             | 1                | 3             | 0        | 1                | 2             |
|                            |              |                   | Staphylinidae            | 0             | 1                | 0             | 0        | 3                | 2             |
|                            |              |                   | Scarabaeidae             | 0             | 0                | 0             | 0        | 2                | 1             |
|                            |              |                   | Curculionidae            | 0             | 0                | 1             | 0        | 0                | 0             |
|                            |              |                   | Familias sin identificar | 0             | 0                | 0             | 0        | 1                | 0             |
|                            |              | Lepidoptera       | Familias sin identificar | 0             | 0                | 0             | 0        | 1                | 1             |
|                            |              | Diptera           | Familias sin identificar | 0             | 1                | 0             | 0        | 1                | 1             |
|                            |              | Homoptera         | Cercopidae               | 0             | 0                | 0             | 1        | 1                | 1             |
|                            |              | Heteroptera       | Familias sin identificar | 2             | 0                | 1             | 0        | 1                | 1             |
|                            |              | Dermaptera        | Forficulidae             | 0             | 0                | 0             | 1        | 1                | 1             |
|                            |              | Orthoptera        | Gryllidae                | 0             | 0                | 0             | 0        | 1                | 0             |
|                            |              | Blattodea         | Familias sin identificar | 0             | 1                | 0             | 0        | 1                | 0             |
|                            | Apterygota   | Diplura           | Familias sin identificar | 0             | 0                | 0             | 1        | 0                | 0             |
| Crustacea                  | Malacostraca | Isopoda           | Familias sin identificar | 1             | 1                | 0             | 0        | 0                | 0             |
| Myriapoda                  | Diplopoda    | Zygochaeta        | Iulidae                  | 0             | 0                | 1             | 1        | 3                | 1             |
|                            | Chilopoda    | Geophilomorpha    | Geophilidae              | 1             | 0                | 1             | 0        | 1                | 1             |
|                            |              | Scolopendromorpha | Scolopendridae           | 0             | 1                | 1             | 0        | 1                | 0             |
| Arachnida                  |              | Araneida          | Familias sin identificar | 0             | 5                | 1             | 1        | 1                | 0             |
| Número total de morfotipos |              |                   |                          | 12            | 38               | 31            | 17       | 53               | 39            |

Cuadro 18-2. Valor medio de la biomasa (g/m<sup>2</sup>, de materia fresca) y de la densidad (individuos/m<sup>2</sup>) de los macroinvertebrados recolectados en las heces de los individuos de *M. carimaquensis*, en el suelo subyacente a ellas y en el suelo testigo, en el pastizal y en la sabana nativa. (- = dato ausente).<sup>1</sup>

| Unidades taxonómicas | Valores medios en grupo ecológico: |                  |                     |                     |                   |                    |                    |                   |                     |                     |                    |                     |
|----------------------|------------------------------------|------------------|---------------------|---------------------|-------------------|--------------------|--------------------|-------------------|---------------------|---------------------|--------------------|---------------------|
|                      | Sabana nativa                      |                  |                     |                     |                   |                    | Pastizal           |                   |                     |                     |                    |                     |
|                      | En heces                           |                  | En suelo subyacente |                     | En suelo testigo  |                    | En heces           |                   | En suelo subyacente |                     | En suelo testigo   |                     |
|                      | Biomasa                            | Densidad         | Biomasa             | Densidad            | Biomasa           | Densidad           | Biomasa            | Densidad          | Biomasa             | Densidad            | Biomasa            | Densidad            |
| <b>Endógeos</b>      |                                    |                  |                     |                     |                   |                    |                    |                   |                     |                     |                    |                     |
| Oligochaeta          | 0.004<br>(0.004) a                 | 0.1<br>(0.1) a   | 7.60<br>(3.00) b    | 28.7<br>(6.8) b     | 10.39<br>(4.72) b | 25.5<br>(8.0) b    | 0.001<br>(0.001) a | 0.1<br>(0.1) a    | 19.36<br>(6.67) b   | 65.3<br>(13.1) c    | 38.34<br>(12.13) c | 39.8<br>(9.8) b     |
| Coleoptera           | -                                  | -                | 0.02<br>(0.01)      | 4.8<br>(2.7) a      | 0.07<br>(0.06)    | 8.0<br>(3.5) b     | -                  | -                 | 0.28<br>(0.09) c    | 30.2<br>(8.3) c     | 0.04<br>(0.02) b   | 9.55<br>(3.8) b     |
| Total endógeos       | 0.004<br>(0.004) a                 | 0.1<br>(0.1) a   | 7.62<br>(3.28) b    | 33.5<br>(5.8) b     | 10.46<br>(5.25) b | 33.5<br>(9.8) b    | 0.001<br>(0.001) a | 0.1<br>(0.1) a    | 19.64<br>(8.40) b   | 95.5<br>(25.9) c    | 38.38<br>(10.30) b | 49.4<br>(11.2) b    |
| <b>Anécicos</b>      |                                    |                  |                     |                     |                   |                    |                    |                   |                     |                     |                    |                     |
| Isoptera             | 0.001<br>(0.001) a                 | 1.0<br>(0.7) a   | 2.69<br>(0.57) b    | 1231.9<br>(264.4) b | 0.49<br>(0.18) c  | 300.8<br>(101.2) a | 0.031<br>(0.015) c | 20.5<br>(7.6) a   | 13.83<br>(4.05) d   | 4776.2<br>(673.8) c | 3.74<br>(1.19) b   | 1483.0<br>(178.3) b |
| Hymenoptera          | 0.005<br>(0.003) a                 | 3.1<br>(1.9) ac  | 0.12<br>(0.08) a    | 55.7<br>(22.4) bc   | 0.11<br>(0.07) a  | 33.4<br>(13.8) c   | 0.007<br>(0.003) a | 24.2<br>(14.9) ac | 4.01<br>(3.21) b    | 173.5<br>(50.0) d e | 1.11<br>(0.99) ab  | 122.6<br>(59.6) ce  |
| Total anécicos       | 0.006<br>(0.003) a                 | 4.1<br>(2.5) a   | 2.81<br>(0.50) b    | 1287.6<br>(221.9) b | 0.60<br>(0.21) a  | 334.2<br>(127.0) c | 0.038<br>(0.014) a | 44.7<br>(19.5) d  | 17.84<br>(6.01) c   | 4949.7<br>(900.5) e | 4.85<br>(1.86) bc  | 1605.3<br>(315.6) b |
| <b>Epígeos</b>       |                                    |                  |                     |                     |                   |                    |                    |                   |                     |                     |                    |                     |
| Isoptera             | 0.026<br>(0.015) a                 | 17.0<br>(10.6) a | 0.29<br>(0.25) a    | 326.3<br>(298.3) a  | -                 | -                  | -                  | -                 | -                   | -                   | -                  | -                   |
| Coleoptera           | -                                  | -                | 0.79<br>(0.04) a    | 15.9<br>(7.3) a     | 0.19<br>(0.15) a  | 17.5<br>(7.1) a    | -                  | -                 | 0.73<br>(0.22) a    | 47.8<br>(9.5) ba    | 2.19<br>(1.61) a   | 9.6<br>(3.8) ca     |
| Myriapoda            | 0<br>(0) a                         | 0.1<br>(0.1) ac  | 0<br>(0) a          | 1.6<br>(1.6) b      | 0.04<br>(0.02) a  | 6.4<br>(3.1) c     | 0.008<br>(0.008) a | 0.1<br>(0.1) a    | 4.13<br>(1.23) b    | 154.4<br>(107.3) d  | 0.56<br>(0.04) a   | 3.2<br>(2.3) abc    |
| Arachnida            | -                                  | -                | 0.92<br>(0.75) a    | 11.1<br>(5.7) a     | 0.01<br>(0.01) a  | 1.6<br>(1.6) b     | 0<br>(0) a         | 0.1<br>(0.1) ab   | 0.15<br>(0.15) a    | 1.8<br>(1.7) ab     | -                  | -                   |
| Isopoda              | 0.001<br>(0.001) a                 | 0.1<br>(0.1) a   | 0<br>(0) a          | 1.6<br>(1.6) a      | -                 | -                  | -                  | -                 | -                   | -                   | -                  | -                   |
| Diptera              | -                                  | -                | 0.03<br>(0.02) a    | 8.0<br>(6.6) a      | -                 | -                  | -                  | -                 | 0.02<br>(0.02) a    | 17.5<br>(16.1) a    | 0.05<br>(0.04) a   | 3.2<br>(2.3) a      |
| Otros                | 0.001<br>(0.001) a                 | 0.2<br>(0.1) a   | 0<br>(0) a          | 1.6<br>(1.6) a      | 0.01<br>(0.01) a  | 4.8<br>(3.9) a     | 0.002<br>(0.001) a | 0.5<br>(0.2) a    | 0.75<br>(0.23) b    | 44.6<br>(10.7) b    | 0.28<br>(0.14) a   | 8.0<br>(3.5) a      |
| Total epígeos        | 0.028<br>(0.016) a                 | 17.4<br>(11.6) a | 2.03<br>(0.82) ab   | 366.1<br>(127.0) b  | 0.25<br>(0.15) a  | 30.3<br>(5.8) a    | 0.010<br>(0.008) a | 0.7<br>(0.4) a    | 5.78<br>(1.34) b    | 266.1<br>(116.5) b  | 3.08<br>(1.94) b   | 24.0<br>(10.7) a    |
| Total                | 0.038<br>(0.017) a                 | 21.4<br>(10.8) a | 11.56<br>(3.13) b   | 1657.9<br>(383.4) b | 11.31<br>(4.71) b | 397.9<br>(102.5) a | 0.048<br>(0.018) a | 45.5<br>(16.5) a  | 43.11<br>(8.23) c   | 5309.4<br>(689.9) c | 45.80<br>(12.17) c | 1699.8<br>(183.5) d |

1. Los valores del error estándar van entre paréntesis. Las letras diferentes indican diferencias significativas (Fisher PLSD) dentro de los sistemas de uso de la tierra y entre ellos a un nivel de significación  $P < 0.05$ .

### **Estudio a la escala de la parcela**

En los primeros meses de la época lluviosa (junio-julio de 1997), se tomaron al azar 20 monolitos de 25 x 25 x 30 cm en cada parcela de estudio. Se contaron las heces de los individuos de *M. carimaguensis* presentes en la superficie de los monolitos demarcados y, a continuación, éstos fueron extraídos del suelo y divididos en 4 capas sucesivas (hojarasca, 0-10 cm, 10-20 cm y 20-30 cm). Cada capa o estrato se revisó manualmente siguiendo el método antes descrito (recomendado por el programa de Fertilidad y Biología del Suelo Tropical, Anderson e Ingram 1993).

### **Procesamiento de los datos**

La estructura de las comunidades de macroinvertebrados se describió empleando los índices disponibles en la literatura científica. Estos índices se calcularon en cada submuestra (turrículo, suelo subyacente y suelo testigo) de cada parcela experimental, a partir del total de individuos recogidos durante todo el experimento. Las comparaciones entre estos índices requieren, para que tengan validez, que todas las muestras sean del mismo tamaño (Hurlbert 1971); por consiguiente, no se compararon las muestras de suelo, cuyo tamaño podía calcularse, con las muestras de turrículos (heces) cuyo tamaño no se podía determinar fácilmente con precisión.

El índice de similitud de Sørensen ( $C_s$ ) se empleó para comparar la composición taxonómica (de morfotipos) de las comunidades de macrofauna en el suelo subyacente y en el suelo testigo, dentro de cada parcela experimental y entre una y otra parcela (Legendre y Legendre 1979; Sørensen 1948):

$$C_s = 2j / (a + b)$$

donde  $j$  es el número de morfotipos comunes a las dos muestras comparadas, y los términos  $a$  y  $b$  representan el número total de morfotipos recolectados en una muestra y en la otra, respectivamente.

La riqueza taxonómica ( $S$ ) se definió como el número total de morfotipos. La diversidad ( $H$ ) y la equitatividad ( $H'$ ) se calcularon a partir de los índices de diversidad de Shannon-Wiener (Pielou 1966):

$$H = -\sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$$

donde  $p_i$  es la frecuencia del morfotipo  $i$ .

$$H' = H / \log_2 S$$

### **Análisis estadísticos**

#### **Datos cuantitativos**

La normalidad de la frecuencia de distribución de los datos se probó con la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors 1967). Los datos se transformaban antes del análisis si era necesario reducir la asimetría de la frecuencia de distribución. La normalización de los datos se obtuvo mediante la transformación Box-Cox (Sokal y Rohlf 1995) que es:

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

La prueba de normalidad y el cálculo de los parámetros  $\delta$  se realizaron empleando el programa VerNorm 3.0 del "paquete R" desarrollado por Legendre y Vaudor (1991).

Se hizo también un análisis de la varianza (ANOVA) de tres vías, en el que se consideraron, como efectos principales, el sistema, el origen de la muestra (turrículo, suelo subyacente o suelo testigo) y la edad



del turrículo. Se analizaron la biomasa y la densidad de los tres grupos funcionales y de la macrofauna total. Se realizaron entonces ocho análisis y cada análisis consistió en siete pruebas (tres efectos principales y cuatro interacciones). Se empleó la corrección de Bonferroni (Cooper 1968) para pruebas 'encajadas', con la cual se evita el error estadístico: los niveles de significación ajustados del 0.05, 0.01 y 0.001 fueron, respectivamente, 0.001 [= 0.05/(8x7)], 0.0002 [= 0.01/(8x7)] y 0.00002 [= 0.001/(8x7)]. Mediante la prueba PLSD de Fisher, se hicieron las comparaciones adicionales de la densidad y la biomasa medias.

Se emplearon regresiones lineales simples para probar la relación entre el número de turrículos hallados sobre la superficie del monolito y la comunidad de macrofauna encontrada dentro del monolito. La normalidad de los datos se probó aplicando la prueba de Kolmogorov-Smirnov antes descrita. Esta prueba se realizó para cada situación que aportara un número suficiente de muestras (al menos cuatro). Los datos empleados para la ejecución de estas pruebas pertenecían a las siguientes variables: la densidad, la biomasa, la riqueza taxonómica ( $S$ ) y la diversidad ( $H$ ) de la macrofauna, el porcentaje de individuos encontrados en la capa superficial (0 a 10 cm) del monolito, y la densidad de lombrices, termitas y otros grupos de macroinvertebrados. Se hicieron los cálculos de tipo "jackknife" descritos más adelante, para los índices de diversidad. La normalidad se probó a un nivel de significación del 5% en todas las distribuciones, excepto para los pseudovalores de  $H$  en la sabana que tenía cinco turrículos sobre la superficie de la muestra. La significación de todos los coeficientes

de regresión  $r$  se comprobó por separado en los siguientes niveles de significación: 0.05, 0.01 y 0.001.

### **Indices de diversidad**

Con el fin de mejorar el cálculo de la riqueza taxonómica ( $S$ ) y de la diversidad ( $H$ ) y de establecer intervalos de confianza para comparar las comunidades de macroinvertebrados, se aplicó un procedimiento "jackknife" generalizado y de primer orden (Tukey 1958). No se encontraron referencias que mencionaran el uso de dichas pruebas en la equitatividad ( $H$ ) y en el índice de Sørensen's ( $C_s$ ); por tanto, fue posible comparar estos últimos índices con menos rigor. Sólo se consideraron las diferencias más grandes ( $> 0.20$ ) al comparar estos índices.

El procedimiento "jackknife" se basa en la computación de  $n$  valores del estadístico deseado junto con la exclusión sucesiva de una de las  $n$  muestras. La media de estos cálculos se usa para reducir la desviación del estadístico, y la variabilidad entre dichos valores cuando se calcula el error estándar (Sokal y Rohlf 1995). Tukey (1958) llegó a la conclusión de que la distribución de los pseudovalores ( $\phi$ ) obtenidos mediante el procedimiento "jackknife" es asintótica, independiente y normal. En consecuencia, se calculó aquí un intervalo de confianza mediante la tabla de distribución de la  $t$ .

En el caso del índice de diversidad de Shannon-Wiener, los valores calculados de  $H$  ( $\hat{H}_n$ ) y los del error estándar ( $\sigma\hat{H}_n$ ) se obtuvieron empleando las siguientes ecuaciones (Adams y McCune 1979; Heltshe y Forrester 1985):

$$\hat{H}_n = \sum_{i=1}^n \phi_i / n = \bar{\phi},$$

donde el pseudovalor es:

$$\phi_i = nH_n - (n - 1)H_{n-i}$$

$$\sigma\hat{H}_n = \sqrt{\text{var}^2/n} = \sqrt{\sum(\phi_i - \bar{\phi})^2/n(n-1)}$$

En el caso de la riqueza taxonómica, los valores calculados de  $S(\hat{S})$  y los del error estándar ( $\sigma\hat{S}$ ) se calcularon mediante las siguientes ecuaciones (Heltshe y Forrester 1983):

$$\hat{S} = S + K(n - 1)/n$$

donde  $S$  es la riqueza taxonómica de toda la serie de muestras y  $K$  es el número de morfotipos que se encontraron en una muestra solamente ("especie única").

$$\sigma\hat{S} = S + \left( \sum_{j=0}^R j^2 F_j - K^2/n \right) (n-1)/n$$

donde  $F_j$  es el número de muestras que contienen  $j$  especies únicas.

Los límites del intervalo de confianza de 95% para todos los valores calculados fueron:

$$\text{valor calculado} \pm \sigma \times t_{0,05(n-1)}$$

donde  $t_{0,05(n-1)}$  es la distribución  $t$  de Student para  $n - 1$  grados de libertad.

## Resultados

### **Efectos de la edad del turrículo en la comunidad de macroinvertebrados, a la escala del turrículo**

La densidad y la biomasa de los macroinvertebrados fueron significativamente superiores en el pastizal que en la sabana, sin importar el origen de la muestra (Cuadro 18-2). En cambio, el origen de la muestra influyó notablemente en las comunidades de invertebrados, y la edad del turrículo no tuvo efectos significativos en el conjunto, excepto en la biomasa de los organismos anécicos (Cuadros 18-3 y 18-4).

Transcurridos 4 meses (en el pastizal) y 6 meses (en la sabana) después de la deposición de los turrículos, se encontraban ya en su interior los invertebrados (principalmente las termitas y las hormigas) (Figura 18-1). Sin embargo, la densidad de invertebrados encontrada en las heces de los individuos de *M. carimaguensis* fue muy baja respecto a la encontrada en el suelo testigo (Cuadro 18-2). En ambos sistemas

Cuadro 18-3. Análisis de tres vías de la varianza de la densidad (D) de los macroinvertebrados.<sup>1</sup>

| Fuente                 | GL  | D endógeos         | D anécicos          | D epígeos          | D total             |
|------------------------|-----|--------------------|---------------------|--------------------|---------------------|
| Origen de muestra (A)  | 2   | 35.83 <sup>b</sup> | 201.66 <sup>c</sup> | 36.07 <sup>b</sup> | 400.96 <sup>c</sup> |
| Edad de turrículo (B)  | 9   | 1.27 NS            | 1.14 NS             | 2.33 NS            | 2.18 NS             |
| AB                     | 18  | 2.51 <sup>b</sup>  | 1.30 NS             | 1.78 NS            | 1.27 NS             |
| Sistema (C)            | 1   | 8.31 <sup>a</sup>  | 133.82 <sup>c</sup> | 19.06 <sup>b</sup> | 121.85 <sup>c</sup> |
| AC                     | 2   | 4.87 <sup>a</sup>  | 18.50 <sup>b</sup>  | 8.03 <sup>b</sup>  | 23.55 <sup>b</sup>  |
| BC                     | 9   | 1.29 NS            | 3.20 <sup>a</sup>   | 2.85 <sup>a</sup>  | 3.77 <sup>b</sup>   |
| ABC                    | 18  | 2.52 <sup>b</sup>  | 0.78 NS             | 1.82 NS            | 0.73                |
| Error cuadrático medio | 420 | 257.67             | 2.47                | 33.77              | 1.76                |

1. Se indican la relación de  $F$  y el error cuadrático medio. Cada prueba es significativa según la probabilidad corregida de Bonferroni [probabilidad total/( $n$  de variables  $\times$   $n$  de pruebas)] para los niveles significativos de 0.05, 0.01 y 0.001.

Nivel general de significación: a =  $P < 0.05$ ; b =  $P < 0.01$ ; c =  $P < 0.001$ ; NS = no significativo.

Cuadro 18-4. Análisis de tres vías de la varianza de la biomasa (B) de los macroinvertebrados.<sup>1</sup>

| Fuente                 | GL  | B endógeos         | B anécicos          | B epigeos          | B total |
|------------------------|-----|--------------------|---------------------|--------------------|---------|
| Origen de muestra (A)  | 2   | 23.61 <sup>b</sup> | 140.25 <sup>c</sup> | 49.83 <sup>b</sup> | 3.28 NS |
| Edad de turrículo (B)  | 9   | 2.12 NS            | 4.56 <sup>b</sup>   | 1.55 NS            | 0.18 NS |
| AB                     | 18  | 1.37 NS            | 1.42 NS             | 2.13 <sup>a</sup>  | 0.88 NS |
| Sistema (C)            | 1   | 12.98 <sup>b</sup> | 100.97 <sup>c</sup> | 35.24 <sup>b</sup> | 0.09 NS |
| AC                     | 2   | 2.36 NS            | 22.77 <sup>b</sup>  | 12.80 <sup>b</sup> | 0.06 NS |
| BC                     | 9   | 2.05 NS            | 4.75 <sup>b</sup>   | 1.57 NS            | 0.74 NS |
| ABC                    | 18  | 0.94 NS            | 1.38 NS             | 0.76 NS            | 1.00 NS |
| Error cuadrático medio | 420 | 4292378.90         | 2403961.78          | 4.12E21            | 4215.40 |

1. Se indican la relación de *F* y el error cuadrático medio. Cada prueba es significativa según la probabilidad corregida de Bonferroni [probabilidad total/(*n* de variables x *n* de pruebas)] para los niveles de significación de 0.05, 0.01 y 0.001.  
Nivel general de significación: a =  $P < 0.05$ ; b =  $P < 0.01$ ; c =  $P < 0.001$ ; NS = no significativo.

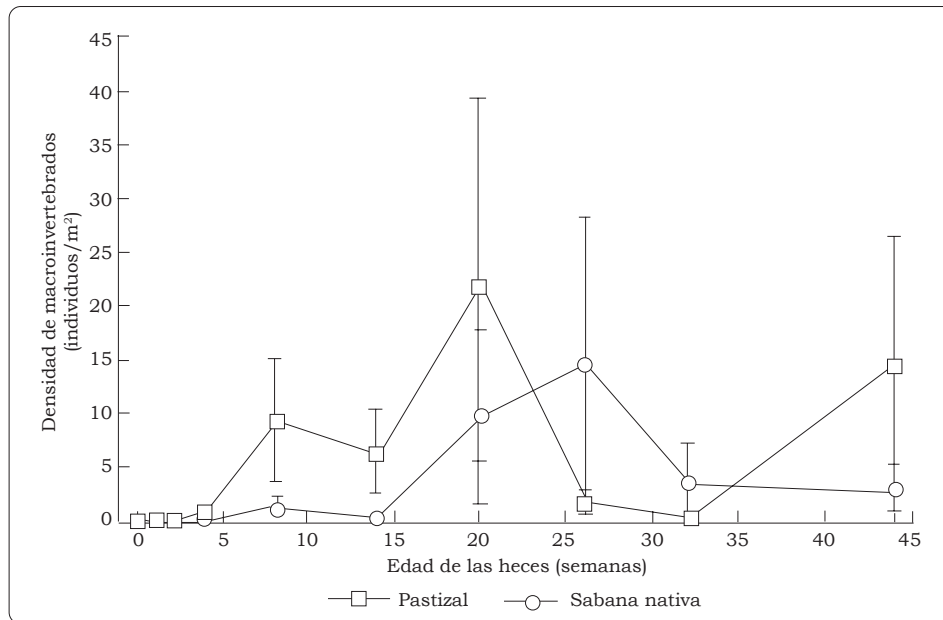


Figura 18-1. Dinámica de la densidad de macroinvertebrados según el tiempo, medida en las heces de los individuos de *Martiodrilus carimaguensis* en el pastizal y en la sabana (barras verticales = error estándar).

de uso de la tierra, la densidad de las tres categorías ecológicas y de la comunidad de macroinvertebrados fue, en general, significativamente mayor en el suelo bajo las heces que en el suelo testigo, especialmente tratándose de lombrices (*Oligochaeta*), de coleópteros endógeos, y de individuos de los órdenes Isoptera, Myriapoda y

Arachnida (Cuadro 18-2). Durante los 2 primeros meses de edad de las heces, la densidad de macrofauna no fue significativamente diferente en el suelo bajo las heces que en el suelo testigo, pero aparecieron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) después de este período (Figura 18-2). La edad del turrículo no modificó significativamente el número total de

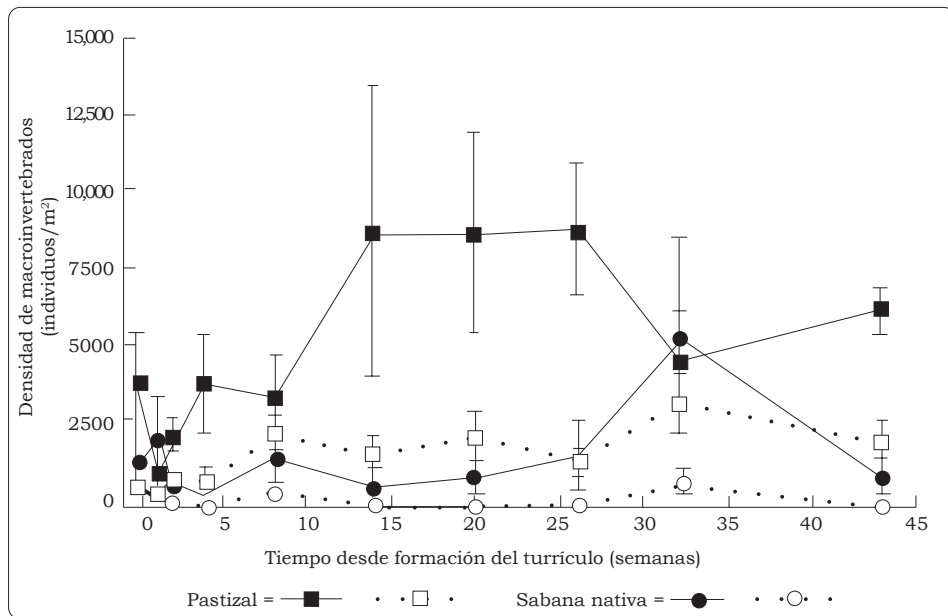


Figura 18-2. Dinámica de la densidad de macroinvertebrados según el tiempo, medida en el suelo testigo y en el suelo bajo las heces de de los individuos de *M. carimaguensis*, en el pastizal y en la sabana (símbolos llenos = suelo subyacente; símbolos vacíos = suelo testigo; barras verticales = error estándar).

individuos encontrados en las heces o en el suelo subyacente a ellas (Cuadro 18-3). Sin embargo, se observaron aumentos significativos de artrópodos epígeos en las heces del pastizal ( $P = 0.0264$ ), de especies endógeas en el suelo subyacente a las heces en ambos sistemas de uso de la tierra ( $P = 0.0024$ ), y de coleópteros endógeos y epígeos bajo las heces del pastizal ( $P = 0.0001$  y  $P = 0.0235$ , respectivamente).

Los pesos individuales de los macroinvertebrados fueron significativamente más bajos ( $P = 0.0009$ ) en los turrículos y debajo de ellos que en el suelo testigo adyacente a ellos (Figura 18-3), mientras que la biomasa del conjunto de la macrofauna permaneció sin cambios (Cuadro 18-2). No obstante, se encontraron diferencias significativas en algunos grupos. En el pastizal, la biomasa de las lombrices fue inferior en el suelo bajo los turrículos que en

el suelo testigo, pero ocurrió lo contrario para los individuos endógeos de los órdenes Coleoptera, Isoptera y Myriapoda.

La deposición de los turrículos de *M. carimaguensis* afectó enormemente la contribución de las tres categorías ecológicas a la densidad y a la biomasa (Figura 18-4). Las especies epígeas dominaron, en la parcela de sabana, la densidad (80.7%) y la biomasa (76.3%) de las comunidades que habitaban los turrículos, mientras que las especies anécicas dominaron en ambos parámetros en el pastizal (98.2% y 77.1%, respectivamente). En el suelo testigo, prescindiendo del sistema de uso de la tierra o del tipo de muestra, las especies anécicas dominaron la densidad (76.3% a 95.6%), mientras que las especies endógeas dominaron la biomasa (45.4% a 92.5%). La contribución de las poblaciones epígeas y anécicas a la densidad y a la biomasa fue mayor

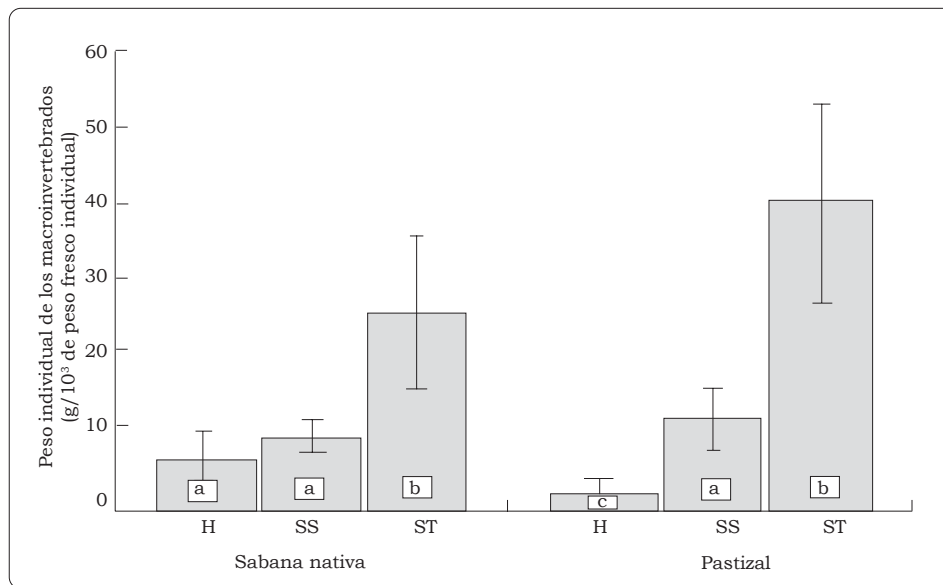


Figura 18-3. Peso medio individual de los macroinvertebrados recolectados en las heces de los individuos de *M. carimaguensis*, en el suelo subyacente a ellas y en el suelo testigo, en el pastizal y en la sabana. Las letras diferentes indican diferencias significativas (Fisher PLSD) a un nivel de significación de  $P < 0.05$  (H = heces; SS = suelo subyacente; ST = suelo testigo; barras verticales = error estándar).

cuando sus comunidades estaban situadas bajo los turrículos que en el suelo testigo. En cambio, la comunidad endógena disminuyó con la presencia de las heces superficiales de los individuos de *M. carimaguensis*.

Los cambios ocurridos en la diversidad y en la riqueza taxonómica deben ser analizados con extrema precaución, dada la alta varianza obtenida. Esta se debe al gran número de "especies únicas", es decir, de morfotipos que se encontraron en una muestra solamente (Heltshe y Forrester 1983), y refleja un tamaño inadecuado de la muestra. El número de morfotipos fue más alto en el suelo situado bajo los turrículos que en el suelo testigo, aunque la diferencia no fue significativa (Cuadro 18-5). Las diferencias en la diversidad y en la equitatividad entre el suelo situado debajo de las heces y el suelo testigo tampoco fueron significativas.

En ambos sistemas de uso de la tierra, los índices de similitud de Sørensen que se calcularon (Cuadro 18-6) revelaron una disparidad importante entre la composición taxonómica de la fauna encontrada en los turrículos y la hallada en el suelo, prescindiendo de la localización de la submuestra. La composición taxonómica de las comunidades encontradas en el suelo subyacente a las heces y en el suelo testigo fue la de mayor similitud en ambos sistemas estudiados.

#### **Efectos de los turrículos en la comunidad de macroinvertebrados, a la escala de la parcela**

La mayor parte de los efectos que, como se describió antes, causaban los turrículos en las comunidades de macroinvertebrados, se confirmaron a la escala de la parcela

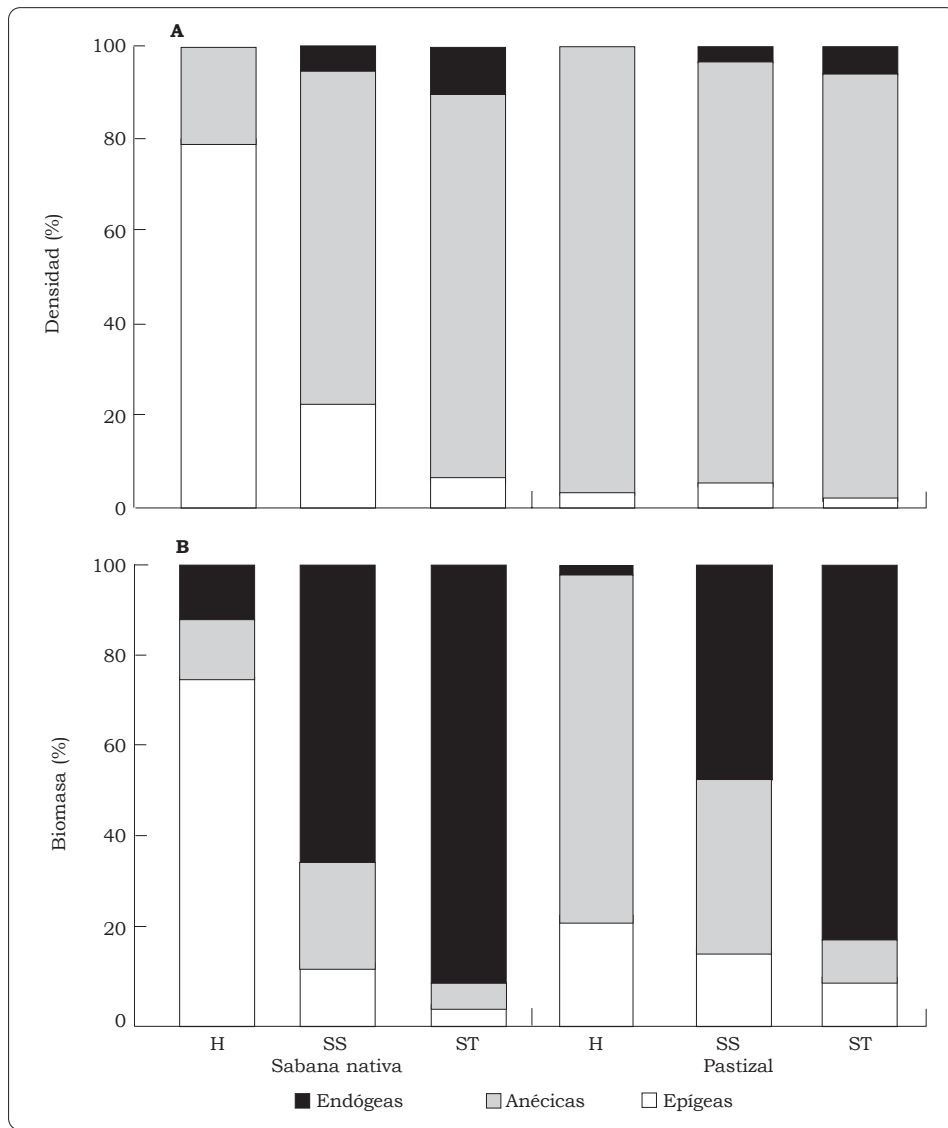


Figura 18-4. Contribución de las tres categorías ecológicas de lombriz de tierra a la densidad (A) y a la biomasa (B) de los macroinvertebrados recolectados en las heces de los individuos de *M. carimaguensis*, en el suelo subyacente a ellas y en el suelo testigo, en el pastizal y en la sabana (H = heces; SS = suelo subyacente; ST = suelo testigo).

(Cuadro 18-7). En ambos sistemas de uso de la tierra, la densidad total de macroinvertebrados se relacionó positiva y significativamente con la de turrículos, mientras que en el caso de la biomasa esta relación sólo fue significativa en la parcela de sabana. La presencia de los turrículos tuvo otros efectos

significativos, por ejemplo, sobre la densidad de población de *Oligochaeta* en la sabana y de *Isoptera* en los dos sistemas estudiados. La presencia de los turrículos no influyó, sin embargo, en la biomasa de las comunidades de *Oligochaeta* o de *Isoptera*. Los demás grupos de

Cuadro 18-5. Resultados obtenidos con los estimadores "jackknife" del índice de Shannon-Wiener ( $H$ ) y de la riqueza taxonómica ( $S$ ).<sup>1</sup>

| Sistema de uso de la tierra | Origen de la muestra | GL | Riqueza taxonómica ( $R$ ) |                | Índice de Shannon ( $H$ ) |                | Equitatividad ( $H'$ ) |
|-----------------------------|----------------------|----|----------------------------|----------------|---------------------------|----------------|------------------------|
|                             |                      |    | Observada                  | Calculada      | Observada                 | Calculada      |                        |
| Sabana                      | Turrículos           | 7  | 12                         | 19.88 (2.79)   | 1.43                      | 1.52 (0.58)    | 0.40                   |
|                             | Suelo subyacente     | 7  | 38                         | 55.38 (2.63) b | 2.75                      | 3.17 (0.35) a  | 0.53                   |
|                             | Suelo control        | 7  | 31                         | 45.00 (3.50) b | 3.20                      | 3.54 (0.50) a  | 0.65                   |
| Pastizal                    | Turrículos           | 7  | 17                         | 27.50 (4.18) b | 2.57                      | 3.44 (0.38)    | 0.63                   |
|                             | Suelo subyacente     | 7  | 53                         | 73.13 (5.83) b | 1.95                      | 2.07 (0.19) b  | 0.34                   |
|                             | Suelo control        | 7  | 39                         | 55.63 (4.17) b | 2.09                      | 2.23 (0.36) ab | 0.40                   |

1. Se indican los valores registrados y calculados, con los correspondientes errores estándar calculados (entre paréntesis).

Las comparaciones se hicieron entre muestras con tamaño similar (muestras de suelo). Las letras diferentes indican diferencias significativas (Fisher PLSD) a  $P < 0.05$ .

Cuadro 18-6. Número de especies en común e índice de similitud de Sørensen obtenidos al comparar la composición de especies de macroinvertebrados recolectados en las heces de los individuos de *M. carimaguensis*, en el suelo subyacente a ellas y en el suelo testigo, en el pastizal y en la sabana nativa.

| Situaciones comparadas                | Número de especies en común | Índice de similitud de Sørensen |
|---------------------------------------|-----------------------------|---------------------------------|
| <b>Heces/suelo subyacente</b>         |                             |                                 |
| Sabana nativa                         | 6                           | 0.24                            |
| Pastizal                              | 10                          | 0.29                            |
| <b>Heces/suelo testigo</b>            |                             |                                 |
| Sabana nativa                         | 7                           | 0.33                            |
| Pastizal                              | 7                           | 0.27                            |
| <b>Suelo subyacente/suelo testigo</b> |                             |                                 |
| Sabana nativa                         | 16                          | 0.48                            |
| Pastizal                              | 28                          | 0.64                            |

macroinvertebrados no respondieron a la densidad de turrículos, a excepción de la respuesta que dio su biomasa en la parcela de sabana. El número de heces encontrado en la superficie del suelo no afectó ni la distribución vertical ni los pesos individuales de los invertebrados.

La presencia de los turrículos sobre la superficie se relaciona con la dominancia numérica (+185% a 250%) de las especies anécicas en ambos sistemas de uso de la tierra (Cuadro 18-7), en detrimento de las especies endógeas más grandes (-39% a 76%). No se observó ningún efecto significativo de la contribución relativa de cada grupo funcional a la biomasa. Las especies epígeas no respondieron de manera significativa.

El número de turrículos encontrado sobre la superficie del suelo se correlacionó con la diversidad ( $H$ ) y con la riqueza taxonómica ( $S$ ) de las comunidades de macroinvertebrados halladas bajo ellos en la parcela de sabana (Cuadro 18-7). No se observó, en cambio, ningún efecto significativo en el pastizal.

## Discusión

Se observó que todos los turrículos depositados por *M. carimaguensis* fueron colonizados por macroinvertebrados cuando las lombrices abandonaban la galería. Sólo un número pequeño de especies se halló en el interior de las heces; de ellas, la mayoría pertenecía a las categorías ecológicas adaptadas a las condiciones de vida de la superficie (es decir, eran anécicas y epígeas). Esto indica que sólo un pequeño porcentaje de especies muy especializadas, por ejemplo las de individuos pequeños y móviles, pueden vivir en el interior de los turrículos. Si se compara con la población de invertebrados observada en el suelo, el número de éstos registrado en las heces viejas (hasta 21.4 y 45.5 individuos/m<sup>2</sup>, en la sabana y en el pastizal, respectivamente) es de poca importancia.

En los dos sistemas de uso de la tierra estudiados, hubo correlación entre la presencia de los turrículos y la composición de las comunidades subterráneas de la macrofauna. Esta relación puede deberse a una



Cuadro 18-7. Resultados obtenidos de las regresiones lineales entre el número de turriculos secos de individuos de *M. carimaguensis* y las características de la comunidad de macroinvertebrados recolectados en el suelo subyacente a las heces, en el pastizal y en la sabana nativa.

| Datos   | Sabana       |           |                   | Pastizal     |           |                   |
|---|--------------|-----------|-------------------|--------------|-----------|-------------------|
|   | Punto origen | Pendiente | <i>r</i>          | Punto origen | Pendiente | <i>r</i>          |
| Densidad de macroinvertebrados (individuos por muestra)   | -7.50        | 7.54      | 0.87 <sup>c</sup> | 2.59         | 7.24      | 0.87 <sup>c</sup> |
| Biomasa de macroinvertebrados (g/muestra)                 | -0.60        | 0.23      | 0.45 <sup>a</sup> | 0.58         | 0.14      | 0.42 NS           |
| Densidad de Oligochaeta (individuos por muestra)          | 0.22         | 1.52      | 0.66 <sup>b</sup> | 3.05         | 0.69      | 0.38 NS           |
| Biomasa de Oligochaeta (g/muestra)                        | 0.04         | 0.19      | 0.38 NS           | 0.52         | 0.12      | 0.35 NS           |
| Densidad de Isoptera (individuos por muestra)             | -6.93        | 4.88      | 0.71 <sup>c</sup> | -0.10        | 4.88      | 0.68 <sup>b</sup> |
| Biomasa de Isoptera (g/muestra)                           | -0.02        | 0.03      | 0.36 NS           | 0.01         | 0.01      | 0.45 NS           |
| Densidad de otros grupos (individuos por muestra)         | -0.79        | 1.15      | 0.42 NS           | -0.45        | 1.68      | 0.35 NS           |
| Biomasa de otros grupos (g/muestra)                       | -0.06        | 0.23      | 0.45 <sup>a</sup> | 0.58         | 0.14      | 0.42 NS           |
| Contribución de anécicos a la densidad (% de la densidad) | 34.54        | 7.76      | 0.52 <sup>a</sup> | 43.07        | 10.25     | 0.69 <sup>b</sup> |
| Contribución de anécicos a la biomasa (% de la biomasa)   | 41.84        | 5.59      | 0.27 NS           | 46.29        | 5.79      | 0.28 NS           |
| Contribución de endógeos a la densidad (% de la densidad) | 61.01        | -8.91     | 0.58 <sup>a</sup> | 49.59        | -9.59     | 0.64 <sup>b</sup> |
| Contribución de endógeos a la biomasa (% de la biomasa)   | 53.22        | -5.66     | 0.27 NS           | 51.60        | -5.91     | 0.28 NS           |
| Contribución de epígeos a la densidad (% de la densidad)  | 4.45         | 1.15      | 0.17 NS           | 7.09         | -0.65     | 0.21 NS           |
| Contribución de epígeos a la biomasa (% de la biomasa)    | 2.10         | 0.13      | 0.07 NS           | 4.94         | 0.07      | 0.01 NS           |
| Individuos en la capa 0-10 cm (%)                         | 98.75        | -2.78     | 0.35 NS           | 88.03        | -3.84     | 0.33 NS           |
| Peso individual (mg)                                      | 0.05         | 0         | 0.16 NS           | 0.08         | -0.01     | 0.29 NS           |
| Riqueza taxonómica (EJ* de la media de S)                 | 2.34         | 3.72      | 0.94 <sup>c</sup> | 10.58        | 0.81      | 0.31 NS           |
| Indice Shannon-Wiener (EJ* de la media de H)              | 2.13         | 0.28      | 0.84 <sup>b</sup> | 2.63         | -0.03     | 0.13 NS           |

a.  $P < 0.05$ .b.  $P < 0.01$ .c.  $P < 0.001$ .

NS = no significativo.

\* EJ = estimador "jackknife".

respuesta común de esta especie de lombriz y de otros invertebrados a la presencia de puntos críticos (“hot spots”), por ejemplo áreas ricas en nutrientes, en el campo. Ahora bien, la densidad de invertebrados aumentó gradualmente en el suelo subyacente a los turrículos durante el envejecimiento de éstos, un resultado que los presenta como los verdaderos responsables de los cambios observados. Una explicación alterna sería que las lombrices encuentran estos puntos críticos mucho más rápidamente que los demás invertebrados, aunque parece improbable si se considera que la movilidad de las lombrices, comparada con la de otros invertebrados forrajeros activos como las termitas o los artrópodos transformadores de hojarasca, es relativamente baja.

La presencia de los turrículos en la superficie del suelo ocasiona un aumento en la densidad de población de los invertebrados pequeños en el suelo subyacente (+317% y 212%, en la sabana y en el pastizal, respectivamente). La deposición de heces superficiales puede favorecer las condiciones de vida de un gran número de especies del suelo, como se deduce de la respuesta positiva de la riqueza y la diversidad taxonómicas al aumento del número de turrículos. Ahora bien, este efecto fue significativo solamente en la sabana, lo que sugiere que la actividad de las lombrices puede causar un impacto muy grande cuando existen condiciones desfavorables sobre la superficie del suelo —por ejemplo, ausencia de hojarasca en una sabana sometida a la quema— y ningún impacto, o muy pequeño, cuando las condiciones del entorno son favorables —como en el caso del pastizal.

Con el fin de explicar la forma en que las lombrices pueden influir en

las comunidades de macroinvertebrados del suelo, se han formulado dos hipótesis que explican las modificaciones estructurales y tróficas del suelo a partir de la formación de las estructuras biogénicas de las lombrices:

1. Primera, algunos invertebrados prefieren vivir en el interior de los turrículos o en el suelo subyacente a ellos, dado que hay cambios en la cantidad y en la calidad del recurso energético de éstos. Los turrículos de *M. carimaguensis* tienen un alto contenido de MO (Decaëns et al. 1999; Guggenberger et al. 1996; Rangel et al. 1999) y representan un sustrato alimenticio valioso para ciertas lombrices pequeñas polihúmicas y para las termitas humívoras. La biomasa radicular aumenta localmente bajo los turrículos (Decaëns et al. 1999), lo que puede ser beneficioso para las larvas de coleópteros rizófagos. Algunas especies que viven entre la hojarasca, como las pertenecientes a los grupos Isopoda y Diplopoda, pueden ser atraídas por los cambios que ocurren en la composición de la hojarasca que ha sido procesada por las lombrices (Szlavec 1985). Los depredadores pequeños (Chilopoda, Arachnida) pueden encontrarse con una alta densidad de pequeñas presas de microfauna y de mesofauna, que resultaron favorecidas, a su vez, por mejores condiciones de vida derivadas de la acción de las lombrices (Brown 1995; Loranger et al. 1998).
2. Segunda, hay otras especies que pueden responder a los cambios producidos en la estructura física del suelo y a la formación de nuevos microhábitat específicos a causa de la actividad de las

lombrices. Los macroporos que resultan de tal actividad son considerados como hábitat para algunos microinvertebrados y otros mesoinvertebrados (Haukka 1991; Loranger et al. 1998). Kirk (1981) encontró un gran número de huevos de individuos del género *Diabrotica* (Coleoptera) en las galerías de las lombrices. Durante este estudio se encontró que las hormigas y las termitas usaban las galerías como medio de comunicación. En el ambiente constituido por una sabana después de la quema, los invertebrados que viven en la superficie, es decir, entre la hojarasca y en el medio herbáceo, quedan totalmente desprotegidos; las estructuras producidas por las lombrices pueden ser empleadas entonces por esos artrópodos de la superficie como refugios específicos, que los ayudarían a conservar sus poblaciones o a recolonizar rápidamente la superficie del suelo después del paso del fuego.

Casi todos los resultados aquí obtenidos indican que la presencia de los turrículos de *M. carimaguensis* sobre la superficie del suelo aumentan, de preferencia, las poblaciones de los invertebrados anécicos y epígeos en detrimento de los endógeos. Pueden darse dos razones:

- la concentración de recursos orgánicos cerca de la superficie, en las heces superficiales;
- la formación de nuevos hábitat específicos sobre la superficie del suelo.

Las estructuras creadas en el interior del suelo (galerías y heces) pueden causar efectos diferentes en

otros grupos de invertebrados, como ocurre con la pequeña lombriz polihúmica de la familia Ocnerodrilidae, que se encuentra generalmente alimentándose de las heces de los individuos de *M. carimaguensis* hasta una profundidad de 70 cm (Jiménez et al. 1998a).

## Conclusiones Generales

Los resultados presentados en este estudio apoyan la hipótesis de Lavelle (1996) sobre las biodiversidades encajadas, en la que sostiene que los ingenieros del ecosistema (*sensu* Jones et al. 1994) determinan la estructura de las comunidades de otros organismos más pequeños.

Se ha demostrado también en este estudio que las heces de una lombriz anécica pueden ejercer efectos significativos en las comunidades de macrofauna que habitan el suelo. Cuando estas heces son superficiales (los turrículos), se produce un aumento global de la densidad de las poblaciones de macroinvertebrados y se favorecen las especies epígeas y anécicas en detrimento de las endógeas. Es posible lanzar la hipótesis de que estos resultados se deben a modificaciones en los siguientes aspectos:

- el tamaño y la abundancia de microhábitat específicos para los invertebrados más pequeños (fisuras en las heces o galerías);
- la localización y la dinámica de los recursos orgánicos que emplea, normalmente, una gran parte de la comunidad de organismos del suelo (carbono en las heces y en el córtex de la galería).

Las actividades de las lombrices de tierra, sin embargo, no están restringidas a la superficie del suelo. Una gran cantidad de sus estructuras se crean en el perfil del suelo y pueden actuar, por tanto, sobre otras especies a diferentes profundidades. La investigación futura debería centrarse en este aspecto y permitir así el desarrollo de una buena perspectiva del impacto que hacen las lombrices en la biodiversidad del suelo.

La producción de estructuras biogénicas por especies de lombrices grandes parece ser un factor importante en la determinación de la estructura de las comunidades de macroinvertebrados del suelo. ¿Causan ellas el mismo efecto en otros grupos funcionales de organismos del suelo? ¿Qué implicaciones tendrían en tales procesos otras especies de ingenieros del ecosistema? Los termiteros, por ejemplo, albergan normalmente un gran número de invertebrados (Wood y Sands 1978), aunque faltan estudios que describan este fenómeno. Elaborar una tipología de las estructuras biogénicas, junto con los efectos que ellas producen en los organismos del suelo, es un paso necesario para poder describir los nexos existentes entre los diferentes grupos funcionales aquí mencionados.

La colonización de las heces de tamaño grande por otros invertebrados es un aspecto crítico de la conservación y la dinámica de la MO y de la regulación de las propiedades físicas del suelo. Cuando los invertebrados pequeños ingieren las heces grandes y compactas de las lombrices, evitan su excesiva acumulación en la superficie del suelo la cual, de presentarse, conduciría a una compactación superficial del suelo y afectaría negativamente el crecimiento vegetal (Chauvel et al.

1999; Rose y Wood 1980). Por otro lado, dichos invertebrados pueden reactivar la dinámica de la MO haciendo que ciertos recursos orgánicos, que estaban inmovilizados en las heces secas, queden disponibles para los microorganismos (Lavelle 1996). La prueba de esta hipótesis se considera crítica para poder identificar las funciones de los invertebrados en relación con el impacto que causan en las propiedades del suelo, y para establecer la importancia funcional que tiene realmente la biodiversidad en el suelo.

## Agradecimientos

Los autores quieren agradecer a R.J. Thomas y D.K. Friesen (CIAT) por el apoyo técnico y económico recibido de ellos. Agradecen también a A.V. Spain (CSIRO), I. Poudevigne (Universidad de Rouen) y J.-P. Rossi (ORSTOM) por sus comentarios útiles sobre una primera versión de este artículo. Finalmente, a E. Baudry, X. Graves y E. Mariani por la gran ayuda que prestaron en el cálculo de los estimadores del procedimiento "jackknife".

## Referencias

- Adams JE; McCune ED. 1979. Application of the generalized jackknife to Shannon's measure of information used as an index of diversity. En: Grassle JF; Patil GP; Smith WK; Taillie C, eds. Ecological diversity in theory and practice. International Co-operative Publisher House, Fairland, MD, Estados Unidos. p 117-132.
- Anderson JM. 1995. Soil organisms as engineers: microsite modulation of macroscale processes. En: Jones CG; Lawton JH, eds. Linking species and ecosystems. Chapman and Hall, Londres. p 94-106.

- Anderson JM; Ingram J, eds. 1993. Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. 2a. ed. CAB, Oxford, Reino Unido. 221 p.
- Barois I; Lavelle P. 1986. Changes in respiration rate and some physico-chemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus*. Soil Biol Biochem 18:539-541.
- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. En: Lohm U; Persson T, eds. Soil organisms as component of ecosystems. Ecol Bull 25:122-132.
- Brown G. 1995. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? Plant Soil 170:209-231.
- Chauvel A; Grimaldi M; Barros E; Blanchart E; Desjardins T; Sarrazin M; Lavelle P. 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. Nature 398:32-33.
- Cooper DW. 1968. The significance level in multiple tests made simultaneously. Heredity 23:614-617.
- Daniel O; Anderson JM. 1992. Microbial biomass and activity in contrasting soil materials after passage through the gut of the earthworm *Lumbricus rubellus* Hoffmeister. Soil Biol Biochem 24:465-470.
- Decaëns T; Rangel AF; Asakawa N; Thomas R.J. 1999. Carbon and nitrogen dynamics in ageing casts in grasslands 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 30:157-168.
- Guggenberger G; Thomas RJ; Zech W. 1996. Soil organic matter within earthworm casts of an anecic-endogeic tropical pasture community, Colombia. Appl Soil Ecol 3:263-274.
- Haukka J. 1991. Spatial distribution and formation of earthworm burrows. Pedobiologia 35:175-178.
- Heltshe JF; Forrester NE. 1983. Estimating species richness using the jackknife procedure. Biometrics 39:1-11.
- Heltshe JF; Forrester NE. 1985. Statistical evaluation of the jackknife estimate of diversity when using quadrant sample. Ecology 66:107-111.
- Hurlbert SH. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameter. Ecology 52:577-586.
- 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 well-drained savannas of Colombia. Appl Soil Ecol 9:153-160.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69:373-386.
- Kirk VM. 1981. Earthworm burrows as oviposition sites for western and northern corn rootworms (*Diabrotica* : Coleoptera). J Kansas Entomol Soc 54:68-74.
- Lavelle P. 1996. Diversity of soil fauna and ecosystem function. Biol Int 33:3-16.

- Lavelle P. 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Adv Ecol Res* 27:93-132.
- Legendre L; Legendre P. 1979. *Écologie numérique; Tome 2: La structure des Données Écologiques*. Masson, Paris, Francia, y Presses de l'Université du Québec, Montreal, Canadá. 197 p.
- Legendre P; Vaudor A. 1991. The R-package: multidimensional analysis, spatial analysis. Université de Montréal, Département des Sciences Biologiques, Montreal, Canadá.
- Lilliefors HW. 1967. The Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *J Am Stat Assoc* 62:399-402.
- Loranger G; Ponge JF; Blanchart E; Lavelle P. 1998. Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique). *Biol Fertil Soils* 27:21-27.
- Marinissen JCY; Bok J. 1988. Earthworm-amended soil structure: its influence on Collembola populations in grasslands. *Pedobiologia* 32:243-252.
- Oliver I; Beattie AJ. 1995. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case of study. *Conserv Biol* 10:99-109.
- Parkinson D; McLean MA. 1998. Impacts of earthworms on the community structure of other biota in forest soils. En: Edwards CA, ed. *Earthworm ecology*. St Lucie Press, Columbus, OH, Estados Unidos. p 213-226.
- Pielou EC. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J Theor Biol* 13:131-144.
- Rangel AF; Madero E; Thomas RJ; Friesen DK; Decaëns T. 1999. Ion exchange properties of casts of the anecic earthworm (*Martiodrilus carimaguensis* Jiménez and Moreno) in a Colombian savanna Oxisol. *Pedobiologia* 43:795-801.
- Rose CJ; Wood AW. 1980. Some environmental factors affecting earthworms populations and sweet potato production in the Tari Basin, Papua New Guinea Highlands. *Papua New Guinea Agric J* 31:1-10.
- Scheu S. 1987. Microbial activity and nutrient dynamics in earthworm casts (Lumbricidae). *Biol Fertil Soils* 5:230-234.
- Scheu S. 1993. Analysis of the microbial nutrient status in soil microcompartments: earthworm faeces from a basalt-limestone gradient. *Geoderma* 56:575-586.
- Sokal RR; Rohlf FJ. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3a. ed. WH Freeman and Company, Nueva York, Estados Unidos.
- Sørensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biol Srk* 5:1-34.
- Szlavec K. 1985. The effect of microhabitats on the leaf litter decomposition and on the distribution of soil animals. *Holarct Ecol* 8:33-38.
- Thompson L; Thomas CD; Radley JMA; Williamson S; Lawton JH. 1993. The effects of earthworms and snails in a simple plant community. *Oecologia* 95:171-178.
- Tukey JW. 1958. Bias and confidence in not quite large samples. *Ann Math Stat* 29:614.
- Wood TG; Sands WA. 1978. The role of termites in ecosystems. En: Brian MV, ed. *Production ecology of ants and termites*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. p 245-292.

## CAPÍTULO 19

# Efectos Causados por las Lombrices en el Banco de Semillas Permanente del Suelo en Sistemas de Sabana y de Pastizal en Colombia<sup>1</sup>

T. Decaëns\*, L. Mariani\*\*, N. Betancourt\*\*\* y  
J. J. Jiménez\*\*\*

### Resumen

Se investigaron los efectos causados por la especie de lombriz de tierra *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae) en el banco de semillas del suelo de una parcela de sabana y de dos pastizales introducidos, en Colombia. Mediante técnicas de germinación y aplicando el método de lavado seguido de tamizado, se comparó la densidad, la diversidad y las tasas de germinación de las semillas en las heces producidas por las lombrices y en el suelo que las circundaba. Se encontraron grandes cantidades de semillas en las heces (desde 58 hasta 163 semillas/100 g de heces secas), cuyas tasas de germinación fueron de 3 a 40 veces menores que en las encontradas en el suelo a causa, posiblemente, del daño que sufrieron

durante su tránsito por el intestino de las lombrices. La composición de especies de las semillas viables halladas en las heces fue muy diferente de la que se observó en las muestras del suelo, tal vez a causa de la ingestión selectiva de semillas que hicieron las lombrices. Cada año se deposita, en las heces superficiales, del 1% al 13% del banco total de semillas del suelo. Tanto en la sabana como en uno de los pastizales estudiados, la composición de especies de las semillas que germinaron se asemejó más a la vegetación epígea presente cuando las semillas provenían de las heces que cuando provenían del suelo. Estos resultados indican que las semillas que, después de ser ingeridas por las lombrices, sobreviven al tránsito intestinal, presentan mayores oportunidades de germinar que las que forman parte del banco de semillas del suelo. En consecuencia, las heces se consideran nichos de regeneración de plantas, y la actividad de las lombrices de tierra es, por ello, un factor que favorece la expresión, en la vegetación epígea, del banco de semillas del suelo.

**Palabras clave:** banco de semillas del suelo, heces de lombrices, pastizales tropicales, sabanas

1. Una versión diferente de este trabajo ha sido publicado en *Acta Oecologica* 24, p 175-185, por Decaëns et al. Copyright © 2003 de Elsevier. Impreso con permiso de la casa editorial.

\* Laboratoire d'Ecologie, UPRES EA 1293, UFR Sciences, Université de Rouen, F-76821 Mont Saint Aignan Cedex, Francia.

\*\* 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.



## Introducción

Los bancos de semillas del suelo se originan en la acumulación de semillas en el suelo y en su persistencia en él. Thompson y Grime (1979) los definieron como “todas las semillas viables de una especie en un tiempo dado, incluyendo en ellas las que están en la superficie del suelo y las que se hallan debajo de ésta”. Harper (1977) considera que las semillas constituyen la “memoria” de las plantas porque, durante décadas, conservan los genotipos que no se han manifestado aún en la vegetación epigea.

Además del papel que desempeñan en la dinámica de las formaciones vegetales naturales (Dutoit y Alard 1995; McIvor y Gardener 1994), los bancos de semillas que están en el suelo de los agroecosistemas actúan, a menudo, como factor de permanencia de las malezas (Benoit et al. 1992; Cavers 1995). La evaluación del potencial de germinación de las semillas que están en el suelo se ha utilizado, generalmente, como un indicador del estado de infestación con malezas que presenta un cultivo. Ahora bien, pese a la importancia económica de los bancos de semillas, se sabe muy poco sobre aquéllos que se encuentran en suelos dedicados a la producción agrícola en el trópico (García 1995).

Los animales, así como la variación espacio-temporal de las condiciones ambientales, pueden influir en la supervivencia de las semillas, en la duración de su latencia y en su tasa de germinación (Mayer y Poljakoff-Mayber 1989). Se considera, además, que la actividad de los animales puede devolver las semillas a la superficie del suelo contribuyendo así, posiblemente, a la composición de la vegetación epigea

(Willems y Huijsmans 1994). La perturbación del suelo (pedoturbación) debida a los macroinvertebrados grandes que lo habitan y se definen como “ingenieros del ecosistema” (*sensu* Jones et al. 1994) —las termitas, las hormigas y las lombrices, principalmente— puede tener un impacto significativo en la dinámica del banco de semillas del suelo.

Las especies de lombrices catalogadas como anécicas (*sensu* Bouché 1977) horadan el suelo, viven en galerías verticales o subverticales y se alimentan de la hojarasca en la superficie del suelo o de una mezcla de hojarasca y suelo. Los individuos de estas especies pueden ingerir también semillas, de manera selectiva, cuando consumen suelo u hojarasca. Por consiguiente, estas semillas pueden ser dispersadas verticalmente por la acción de las lombrices, ya que son excretadas en sus heces, bien sea en el interior del suelo (por ejemplo, dentro de las galerías) o en la superficie del suelo (a la entrada de la galería) (Grant 1983; Reest y Rogaar 1988; Thompson et al. 1994; Willems y Huijsmans 1994). Las lombrices de estas especies participan, al enterrar esas semillas, en la formación de grandes bancos de semillas en los ecosistemas de pastizal (Grant 1983). Durante el tránsito por el intestino de las lombrices, algunas semillas quedan inservibles, pero en las que sobreviven se estimula su potencial de germinación puesto que mejoraron para ellas las condiciones químicas que encontraron en las heces (McRill y Sagar 1973; van Tooren y During 1988).

El objetivo del presente estudio fue cuantificar el efecto que una especie de lombriz anécica grande (*Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, Glossoscolecidae,



Oligochaeta) ejercía en la dinámica del banco de semillas del suelo en la sabana natural y en la sabana dedicada a la explotación agrícola en los Llanos Orientales Colombia. Los individuos de la especie *M. carimaguensis* son los más grandes recolectados hasta el momento en el sitio del estudio y los únicos que depositan cantidades significativas de heces en las galerías y en la superficie del suelo. Se prestó atención especialmente al transporte vertical de las semillas, a los cambios producidos en el potencial de germinación de éstas, y a las semejanzas entre el banco de semillas y la vegetación epígea. Se discute, también, en este trabajo el significado ecológico de dichos procesos respecto a la dispersión vertical de las semillas, a la permanencia de los bancos de semillas en el suelo y al ciclo que recorren, a la dinámica de la germinación de las especies consideradas como malezas, y a la conservación de la diversidad vegetal en la sabana nativa.

## Materiales y Métodos

### Sitio del estudio

El estudio se realizó en la estación experimental Carimagua (4°37' N, 71°19' O) del convenio CIAT-CORPOICA, perteneciente a la unidad fitogeográfica de las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia. El clima es de tipo subhúmedo tropical, con un valor medio anual de 26 °C para la temperatura y de 2300 mm para la precipitación, y con una época seca que va desde noviembre hasta marzo (datos de CIAT). La topografía determina la vegetación nativa: hay sabanas abiertas en las zonas altas ("altos" y "planos") y bosques de galería o

sabanas inundables en las zonas bajas ("bajos"). Los suelos pertenecen al grupo de los Oxisoles (Tropeptic Haplustox Isohipertérmico) en los altos y al de los Ultisoles (Ultic Aeric Plintaquox) en los bajos. Ambos grupos de suelos se caracterizan por sus propiedades físicas agronómicas favorables (agregación, porosidad, retención de agua), por su acidez alta (pH (H<sub>2</sub>O) < 5), y por su fertilidad química baja (saturación de Al > 80%, CIC < 5 meq/100 g).

### Parcelas de muestreo

Las parcelas de muestreo estaban ubicadas en un alto, sobre un Oxisol bien drenado. Las parcelas median 7200 m<sup>2</sup> y estaban separadas unos 100 m unas de otras; se asumió, por tanto, que no había diferencia entre una y otra respecto al potencial de lluvia de semillas. Se eligieron tres tratamientos que permitían comparar la sabana nativa con diferentes sistemas agropastoriles que se hallaban en estudio en la estación experimental (Friesen et al. 1995; Tergas et al. 1984):

1. Una parcela de sabana nativa donde crecían las especies *Paspalum pectinatum* Nees, *Axonopus purpusii* (Mez.) Chase y *Trachypogon vestitus* Anders.; no fue pastoreada durante 4 años y se quemaba anualmente durante la época seca.
2. Un pastizal de 18 años de edad en que se asociaban las especies *Brachiaria decumbens* Stapf. y *Pueraria phaseoloides* Benth. (pastizal A); se hallaba bajo pastoreo con una carga animal de 1 animal/ha durante la época seca y 2 animales/ha durante la época lluviosa.
3. Un pastizal de 3 años en que se asociaban las especies *Brachiaria*

*humidicola* (Rendle), *Arachis pintoi* Krap. y Greg., *Stylosanthes capitata* Vog. y *Centrosema acutifolium* Benth. (pastizal B); se hallaba bajo pastoreo con una carga animal media de 2 animales/ha.

### **Toma de muestras en el banco de semillas**

El muestreo se realizó en la mitad de la época de lluvias (agosto de 1996). Las muestras correspondían, por tanto, al banco de semillas permanente del suelo, porque es probable que la mayor parte del banco de semillas temporal haya germinado justo al inicio de la época lluviosa. Se supuso que este método, tomado de la literatura actual, permitía detectar la mayoría de las especies en los ecosistemas de pastizales tropicales, y también evaluar la densidad de las semillas de las especies más comunes, por lo menos. En cada una de las tres parcelas experimentales se tomaron al azar 20 muestras de suelo, con un cilindro de 8 cm de diámetro y 6 cm de altura. Cuando se toma un número de muestras tan pequeño, disminuye la precisión en la determinación de la densidad de las semillas recolectadas (Bigwood y Inouye 1988; Thompson 1986); sin embargo, las restricciones logísticas y de espacio y tiempo del invernadero favorecieron la elección de este procedimiento. No obstante, la superficie y el volumen total muestreados (1005 cm<sup>2</sup> y 6032 cm<sup>3</sup>, respectivamente) superaron los valores mínimos recomendados para la recolección de la mayoría de las especies del banco de semillas de un pastizal (1000 cm<sup>2</sup> y 1200 cm<sup>3</sup>, respectivamente) (Forcella 1984; Roberts 1981). En cada parcela se recolectaron, también al azar, 300 heces frescas de *M. carimaguensis*, que se separaron en 20 grupos de

15 heces "contiguas". El volumen total de las heces recolectadas varió de 4000 cm<sup>3</sup> a 10,000 cm<sup>3</sup>, según la parcela experimental estudiada.

Tanto las muestras de suelo como las de heces se secaron al aire durante 15 días y después se pesaron. Cada muestra de suelo o de heces se depositó en una bandeja plástica (26 x 27 x 6 cm) que contenía una capa de arena de río de 2 cm de altura. Para que pudiera germinar la mayoría de las semillas, la capa de suelo colocada en las bandejas era inferior a 5 mm (Dalling et al. 1994) y las heces se ubicaron respetando la posición que presentaban en el campo. Se utilizaron 40 bandejas, 20 para el suelo y otras 20 para las heces; en 10 bandejas más se incluyó arena sola que sirvió de testigo para evaluar la posible contaminación de semillas de este sustrato. Las bandejas de germinación se colocaron aleatoriamente en el invernadero, se mantuvieron húmedas y se expusieron a condiciones naturales de luz y de temperatura (aproximadamente, 12 h/12 h de oscuridad/luz y 26 °C, respectivamente). Una vez por semana, las plántulas germinadas se identificaban hasta el nivel de especie y se retiraban de la bandeja. Después de 3 meses, las heces fueron reducidas a pequeños fragmentos (< 5 mm de diámetro) y se colocaron de nuevo en las bandejas para continuar la evaluación.

La evaluación y la comparación de la cantidad total de semillas contenidas en el suelo y en las heces se realizó mediante un método derivado de Malone (1967) (Benoit et al. 1989). Las tasas de germinación de las semillas provenientes tanto del suelo como de las heces se calcularon a partir del número de semillas que germinaron en la

primera parte del experimento. De cada muestra se tomaron al azar 40 g de suelo o de heces secas al comienzo del experimento, que equivalían a 20 submuestras de suelo o de heces en cada sistema estudiado y representaban del 5% al 10% de la muestra total inicial. Cada submuestra se agitó durante un mínimo de 30 minutos en una solución de hexametáfosfato de sodio (50 g/l) y de bicarbonato de sodio (25 g/l) para dispersar todos los agregados del suelo. La suspensión se tamizó después (en trama de 0.125 mm) y los restos orgánicos se lavaron con una fina aspersion de agua y se secaron durante 48 horas a 70 °C. Una vez secas, las semillas dañadas y las que no recibieron daño (es decir, las que visualmente parecían intactas y resistían una presión leve) se separaron y se contaron bajo una lupa binocular. No fue posible identificarlas porque las referencias respecto a las especies a que pertenecen las semillas encontradas en esta región del mundo es muy escasa.

### ***Vegetación epígea***

La composición de la vegetación epígea se determinó en cada parcela a partir de 100 datos puntuales tomados cada 20 cm a lo largo de un transecto de 20 m, cuyo origen y dirección se escogieron al azar. La identificación de las plantas se realizó según los estudios de Escobar et al. (1993) y de Mejía (1984). Estos datos se emplearon para establecer la frecuencia relativa de cada especie dentro de la vegetación. En total, se estudiaron cuatro transectos por parcela.

### ***Producción de heces superficiales***

Se evaluó la producción individual diaria de heces superficiales

depositadas por individuos de *M. carimaguensis* señalando, en todas las parcelas experimentales, 40 galerías en las que se presumía que la lombriz estaba presente, es decir, cuando había una deposición fresca a la entrada de la galería. Las heces superficiales se recolectaron diariamente durante 8 días y, antes de pesarlas, se secaron a 70 °C. Se midió la producción total de heces superficiales en g/m<sup>2</sup> por año, partiendo de los datos existentes de densidad poblacional de *M. carimaguensis* (Decaëns, datos sin publicar; Jiménez et al. 1998a) y considerando que la época de plena actividad de esta especie va desde mayo hasta octubre de cada año, es decir, durante 180 días del año (Jiménez et al. 1998a); se obtuvo así el siguiente resultado:

$$PA = N \times PID \times 180$$

donde *PA* = producción anual;  
*PID* = producción individual diaria;  
*N* = número de individuos por m<sup>2</sup>, que equivale al número de heces frescas por m<sup>2</sup> (Jiménez et al. 1998a).

Se calculó la producción total de heces (superficiales y del interior del suelo) en la sabana y en el pastizal A usando la misma ecuación y los datos existentes de producción de heces obtenidos por Rangel (1996) en un experimento de microcosmos.

### ***Procesamiento de los datos***

Se usó el índice de similitud de Sørensen (*Cs*) para comparar la composición del banco de semillas del suelo, del banco de semillas de las heces y de la vegetación epígea, dentro de cada parcela experimental y entre las parcelas (Sørensen 1948):

$$Cs = 2j(a + b)$$

donde *j* es el número de especies comunes a las dos muestras, *a* y *b* representan el número total de

especies registradas en cada muestra al comparar, respectivamente, la situación *a* con la *b*.

La riqueza específica se define como el número total de especies encontradas en una situación dada (por ejemplo, en las parcelas experimentales, en el suelo o en las heces). La diversidad (*H*) y la equitatividad (*H'*) se calcularon a partir del índice de diversidad de Shannon-Wiener (Pielou 1966):

$$H = -\sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$$

donde  $p_i$  es la frecuencia de la especie *i*

$$H' = H / \log_2 S$$

### **Estadística**

#### **Datos cuantitativos**

Con el fin de reducir la asimetría de la distribución de los datos, éstos se transformaron mediante la transformación Box-Cox (Sokal y Rohlf 1995). Para ello se empleó el programa VerNorm 3.0 contenido en el paquete estadístico R package que desarrollaron Legendre y Vaudor (1991).

Los análisis de varianza (ANOVA) de dos vías se realizaron considerando el “sistema” (de uso de la tierra) y el “tipo de muestra” (por ejemplo, suelo o heces) como efectos fijos principales. El análisis incluía el número total de semillas (semillas/100 g de suelo o de heces), el número total de semillas viables (semillas/100 g de suelo o de heces), la relación proporcional de semillas dañadas, la tasa de germinación y la densidad del banco de semillas viables (semillas/m<sup>2</sup>). Se realizaron cinco análisis, cada uno de los cuales comprendía tres pruebas (dos efectos principales y una interacción). Se usó la corrección Bonferroni para pruebas

encajadas (Cooper 1968) con el fin de controlar el error estadístico; los niveles de probabilidad 0.05, 0.01 y 0.001 quedaron ajustados, respectivamente, así: 0.0033 [= 0.05/(3x5)], 0.0007 [= 0.01/(3x5)] y 0.00007 [= 0.001/(3x5)]. Las medias se compararon aplicando la prueba de Fisher PLSD.

Se hicieron también análisis de varianza simples tomando el “sistema” como efecto principal o fuente de variación en las siguientes situaciones:

- a. la densidad de heces frescas, la densidad total de las heces (heces/m<sup>2</sup>), la producción individual de heces (g/individuo por día) y la producción global de heces (g/m<sup>2</sup> por año);
- b. la densidad de semillas viables respecto a las heces, el número de semillas viables excretadas en las heces (n/m<sup>2</sup> por año) y el porcentaje del banco de semillas del suelo que es excretado en las heces cada año.

Se usó la corrección de Bonferroni para pruebas encajadas; los niveles de probabilidad 0.05, 0.01 y 0.001 quedaron ajustados, respectivamente, así: en a., 0.0125, 0.0250 y 0.00025, y en b., 0.0167, 0.0033 y 0.0003.

#### **Indices de diversidad**

El procedimiento general “jackknife” de primer orden (Tukey 1958) se usó para calcular mejor la riqueza taxonómica (*S*) y la diversidad (*H*) y generar así intervalos de confianza que sirvieran para comparar, respecto a esos dos parámetros, las comunidades de plántulas. No se hallaron

referencias explícitas sobre el uso de esta prueba en la equitatividad ( $H$ ) y en el índice de Sørensen ( $C_s$ ); por consiguiente, no fue posible hacer comparaciones muy rigurosas. Al comparar después estos índices, sólo se interpretaron las diferencias más grandes (por ejemplo  $> +0.20$  entre el valor más bajo y el más alto comparados).

El procedimiento "jackknife" se basa en el cómputo de  $n$  valores del estadístico deseado mediante la exclusión sucesiva de una de las  $n$  muestras. La media de estas valoraciones se usa en la reducción del sesgo del estadístico y la variabilidad existente entre estos valores se emplea para estimar el error estándar (Sokal y Rohlf 1995). Tukey (1958) conjeturó que los pseudo-valores ( $f$ ) obtenidos a partir del procedimiento "jackknife" son asintóticamente independientes y siguen la distribución normal. En consecuencia, computamos un intervalo de confianza usando una tabla de distribución de  $t$ .

En el caso del índice de diversidad de Shannon-Wiener, la valoración de  $H$  ( $\hat{H}_n$ ) y del error estándar ( $\sigma \hat{H}_n$ ) se calculó a partir de las siguientes ecuaciones (Adams y McCune 1979; Heltshe y Forrester 1985):

$$\hat{H}_n = \sum_{i=1}^n \phi_i / n = \bar{\phi}$$

donde el pseudo-valor es:

$$\phi_i = nH_n - (n-1)H_{n-i}$$

$$\sigma \hat{H}_n = \sqrt{\text{var}^2 / n} = \sqrt{\sum (\phi_i - \bar{\phi})^2 / (n(n-1))}$$

Para la riqueza específica, la valoración de  $S$  ( $\hat{S}$ ) y la del error estándar ( $\sigma \hat{S}$ ) se calcularon según las siguientes ecuaciones (Heltshe y Forrester 1983):

$$\hat{S} = S + K(n-1)/n$$

donde  $S$  es la riqueza específica de todo el conjunto de las muestras y  $K$  es el número correspondiente a las especies que se encontraron solamente en una bandeja de germinación ("especie única").

$$\sigma \hat{S} = S + \left( \sum_{j=0}^R j^2 F_j - K^2 / n \right) (n-1) / n$$

donde  $F_j$  es el número de muestras en que estaba la especie única  $j$ .

Los cálculos se realizaron con el programa informático "EstimateS 5" (Colwell 1997). En todas las valoraciones realizadas, los límites de confianza al 95% son:

$$\text{Valores calculados} \pm \sigma x t_{0.05(n-1)}$$

donde  $t_{0.05(n-1)}$  es la distribución de la  $t$  de Student para  $n-1$  grados de libertad.

## Resultados

La germinación de las semillas duró, en total, 4½ meses. Al final del experimento no se observó ningún tipo de germinación en las bandejas testigo. La densidad de semillas viables por m<sup>2</sup> fue significativamente menor en el suelo de la sabana nativa y en el pastizal B que en el pastizal A (Cuadro 19-1, Figura 19-1,A).

La producción individual de heces de *M. carimaguensis* fue muy constante cuando se compararon los sistemas de uso de la tierra, aunque el efecto del sistema en la densidad poblacional afectó la producción global de heces de toda la población de estas lombrices de tierra (Cuadros 19-2 y 19-3). La densidad de heces frescas y, en consecuencia, de individuos de *M. carimaguensis* fue mínima en la sabana y en el pastizal B, pero aumentó significativamente en el pastizal A.

Cuadro 19-1. Promedio de la densidad (semillas/m<sup>2</sup>) y de la aparición (%) de las semillas (según el taxón a que pertenecen) germinadas en el suelo y en las heces de las lombrices, y porcentaje de aparición de las especies de vegetación epigea registradas en los tres tratamientos del estudio (Sem. = semillas; germ. = germinadas).

| Especies                        | Sabana nativa    |               |                  |               |                   | Pastizal A       |               |                  |               |                   | Pastizal B       |               |                  |               |                   |
|---------------------------------|------------------|---------------|------------------|---------------|-------------------|------------------|---------------|------------------|---------------|-------------------|------------------|---------------|------------------|---------------|-------------------|
|                                 | En suelo:        |               | En heces:        |               | En veget. epigea: | En suelo:        |               | En heces:        |               | En veget. epigea: | En suelo:        |               | En heces:        |               | En veget. epigea: |
|                                 | Sem. germ. (no.) | Del total (%) | Sem. germ. (no.) | Del total (%) | Aparición (%)     | Sem. germ. (no.) | Del total (%) | Sem. germ. (no.) | Del total (%) | Aparición (%)     | Sem. germ. (no.) | Del total (%) | Sem. germ. (no.) | Del total (%) | Aparición (%)     |
| <i>Amaranthus dubius</i>        | -                | -             | 0.15             | 4.3           | -                 | 0.30             | 0.8           | 1.50             | 5.0           | -                 | 0.20             | 2.1           | 0.85             | 10.4          | -                 |
| <i>Andropogon bicornis</i>      | -                | -             | -                | -             | 4.5               | -                | -             | -                | -             | 0.2               | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Andropogon gayanus</i>       | -                | -             | -                | -             | -                 | 0.20             | 0.5           | 0.15             | 0.5           | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Andropogon leucostachyus</i> | -                | -             | -                | -             | 3.0               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Andropogon selloanus</i>     | -                | -             | -                | -             | 1.9               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Arachis pintoii</i>          | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 | 0.10             | 1.1           | -                | -             | 13.0              |
| <i>Aristida capillacea</i>      | -                | -             | 0.05             | 1.4           | 2.5               | -                | -             | 0.10             | 0.3           | -                 | -                | -             | 0.05             | 0.6           | -                 |
| <i>Aristida riparia</i>         | -                | -             | -                | -             | 0.1               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Aristida tinctoria</i>       | -                | -             | -                | -             | 0.5               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Axonopus aureus</i>          | -                | -             | -                | -             | 0.7               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Axonopus chrysoblepharis</i> | -                | -             | -                | -             | 0.1               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Axonopus compressus</i>      | -                | -             | 0.45             | 12.9          | -                 | 0.05             | 0.1           | 1.15             | 3.8           | -                 | 0.30             | 3.2           | 1.65             | 20.1          | 0.2               |
| <i>Axonopus purpusii</i>        | -                | -             | -                | -             | 17.3              | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | 2.9               |
| <i>Borreria</i> sp.             | 1.25             | 9.6           | 0.15             | 4.3           | 2.1               | 3.95             | 10.3          | 0.70             | 2.3           | 0.5               | 0.75             | 8.0           | 0.15             | 1.8           | -                 |
| <i>Brachiaria decumbens</i>     | -                | -             | -                | -             | -                 | 0.15             | 0.4           | 1.05             | 3.5           | 40.2              | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Brachiaria humidicola</i>    | -                | -             | -                | -             | -                 | 0.05             | 0.1           | 0.10             | 0.3           | -                 | 0.35             | 3.7           | 0.20             | 2.4           | 74.7              |
| <i>Casuarina ulmifolia</i>      | -                | -             | -                | -             | 0.2               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Chamaecrista diphylla</i>    | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | 0.8               |
| <i>Clidemia rubra</i>           | -                | -             | -                | -             | 0.2               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Clitoria guianensis</i>      | -                | -             | -                | -             | 0.4               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Croton trinitatis</i>        | -                | -             | 0.15             | 4.3           | -                 | 0.10             | 0.3           | 1.90             | 6.3           | 1.6               | -                | -             | 0.10             | 1.2           | -                 |
| <i>Cyperus haspan</i>           | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | 0.3               |
| <i>Cypripedium paludosum</i>    | -                | -             | -                | -             | 0.1               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Declieuxia fruticosa</i>     | -                | -             | -                | -             | 0.1               | -                | -             | 0.15             | 0.5           | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Desmodium barbatum</i>       | -                | -             | -                | -             | 0.1               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Desmodium ovalifolium</i>    | -                | -             | -                | -             | 0.2               | 0.25             | 0.7           | 0.65             | 2.2           | 11.3              | -                | -             | -                | -             | 0.2               |
| <i>Dichromena ciliata</i>       | 0.25             | 1.9           | 0.30             | 8.6           | 0.1               | -                | -             | 0.20             | 0.7           | -                 | 0.10             | 1.1           | -                | -             | 0.2               |
| <i>Digitaria neesiana</i>       | 1.00             | 7.7           | 0.15             | 4.3           | -                 | -                | -             | 0.90             | 3.0           | -                 | 0.20             | 2.1           | 0.20             | 2.4           | -                 |
| <i>Elyonurus candidus</i>       | -                | -             | -                | -             | 0.1               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Emilia sonchifolia</i>       | 0.60             | 4.6           | -                | -             | 0.1               | 0.05             | 0.1           | -                | -             | 0.1               | 0.20             | 2.1           | 0.05             | 0.6           | -                 |
| <i>Fimbristylis complanata</i>  | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 | 0.05             | 0.5           | -                | -             | -                 |
| <i>Galactia glaucescens</i>     | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | 0.2               | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Gimnopogon foliosus</i>      | 0.25             | 1.9           | -                | -             | 1.0               | -                | -             | 0.05             | 0.2           | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |

(Continúa)

Cuadro 19-1. (Continuación).

| Especies                           | Sabana nativa    |               |                  |               |                   | Pastizal A       |               |                  |               |                   | Pastizal B       |               |                  |               |                   |
|------------------------------------|------------------|---------------|------------------|---------------|-------------------|------------------|---------------|------------------|---------------|-------------------|------------------|---------------|------------------|---------------|-------------------|
|                                    | En suelo:        |               | En heces:        |               | En veget. epígea: | En suelo:        |               | En heces:        |               | En veget. epígea: | En suelo:        |               | En heces:        |               | En veget. epígea: |
|                                    | Sem. germ. (no.) | Del total (%) | Sem. germ. (no.) | Del total (%) | Aparición (%)     | Sem. germ. (no.) | Del total (%) | Sem. germ. (no.) | Del total (%) | Aparición (%)     | Sem. germ. (no.) | Del total (%) | Sem. germ. (no.) | Del total (%) | Aparición (%)     |
| <i>Hyptis capitata</i>             | -                | -             | -                | -             | 3.1               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | 0.2               |
| <i>Leptocoryphium lanatum</i>      | -                | -             | -                | -             | 1.3               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Lindernia diffusa</i>           | 8.20             | 63.1          | 1.25             | 35.7          | 1.0               | 31.75            | 82.9          | 14.25            | 47.3          | -                 | 6.45             | 68.6          | 4.00             | 48.8          | 0.4               |
| <i>Mesosetum loliforme</i>         | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | 0.10             | 0.3           | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Mimosa pudica</i>               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | 0.7               | -                | -             | -                | -             | 0.5               |
| Monocotiledónea sp.                | -                | -             | -                | -             | 0.4               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Oryza sativa</i>                | 0.05             | 0.4           | -                | -             | -                 | 0.20             | 0.5           | -                | -             | -                 | 0.10             | 1.1           | -                | -             | -                 |
| <i>Panicum laxum</i>               | 0.15             | 1.2           | -                | -             | -                 | -                | -             | 0.05             | 0.2           | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Panicum rudgei</i>              | 0.05             | 0.4           | 0.05             | 1.4           | 3.4               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Panicum stellatum</i>           | -                | -             | -                | -             | 0.2               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Panicum versicolor</i>          | -                | -             | -                | -             | 1.8               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Paspalum campestre</i>          | -                | -             | -                | -             | 0.7               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Paspalum clavuliferum</i>       | 0.50             | 3.9           | 0.60             | 17.1          | 2.6               | 0.70             | 1.8           | 4.45             | 14.8          | -                 | -                | -             | 0.70             | 8.5           | -                 |
| <i>Paspalum conjugatum</i>         | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | 0.15             | 0.5           | 1.0               | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Paspalum contractum</i>         | -                | -             | -                | -             | 0.3               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Paspalum parviflorum</i>        | -                | -             | -                | -             | 0.6               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Paspalum pectinatum</i>         | -                | -             | -                | -             | 25.0              | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Paspalum plicatulum</i>         | 0.30             | 2.3           | -                | -             | 0.1               | -                | -             | -                | -             | 0.1               | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Peltaea speciosa</i>            | -                | -             | -                | -             | 1.1               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Phyllanthus niruri</i>          | 0.05             | 0.4           | -                | -             | 0.2               | 0.25             | 0.7           | 0.10             | 0.3           | -                 | 0.15             | 1.6           | -                | -             | -                 |
| <i>Pseudoelephantopus spiralis</i> | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | 0.1               | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Pueraria phaseoloides</i>       | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | 0.10             | 0.3           | 43.0              | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Rhynchospora barbata</i>        | -                | -             | -                | -             | 1.9               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Rhynchospora confinis</i>       | -                | -             | 0.05             | 1.4           | 2.5               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Ruellia geminiflora</i>         | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Schizachyrium hirtiflorum</i>   | -                | -             | -                | -             | 2.9               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Sida</i> sp.                    | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | 0.05             | 0.2           | 0.5               | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Sipanea pratensis</i>           | -                | -             | -                | -             | 0.7               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Stilnopapus pittieri</i>        | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | 0.2               |
| <i>Stylosanthes capitata</i>       | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 | 0.20             | 2.1           | -                | -             | 6.4               |
| <i>Trachypogon vestitus</i>        | 0.25             | 1.9           | -                | -             | 12.8              | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Trasya petrosa</i>              | 0.10             | 0.8           | 0.10             | 2.9           | 1.8               | -                | -             | 1.80             | 6.0           | 0.1               | -                | -             | 0.25             | 3.0           | -                 |
| <i>Trichopoda</i> sp.              | -                | -             | -                | -             | 0.1               | -                | -             | -                | -             | -                 | -                | -             | -                | -             | -                 |
| <i>Wedelia</i> sp.                 | -                | -             | 0.05             | 1.4           | -                 | 0.25             | 0.7           | 0.40             | 1.3           | 0.2               | 0.20             | 2.1           | -                | -             | -                 |



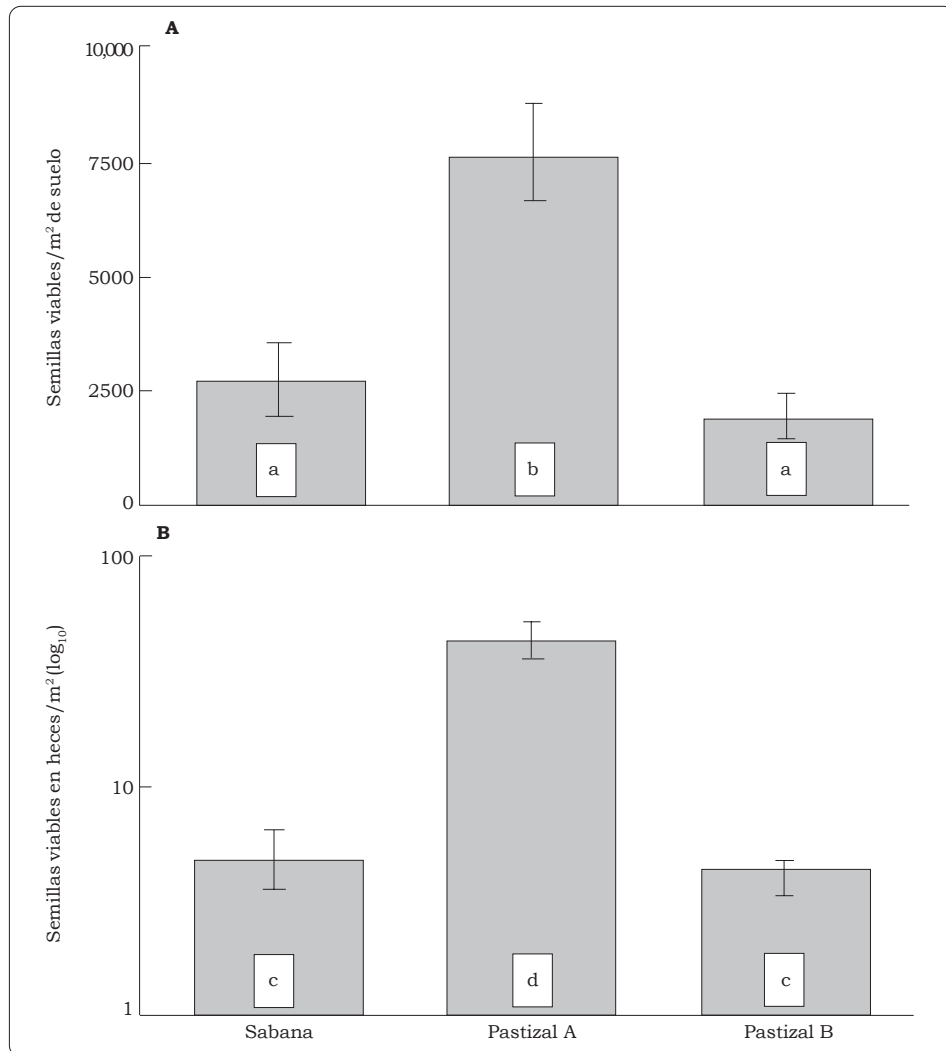


Figura 19-1. Densidad de semillas viables en el suelo (A) y en las heces (B) en los tres sistemas de uso de la tierra. Las barras indican el error estándar; las letras indican diferencias a  $P < 0.05$  (prueba de  $t$ ).

Las plántulas provenientes de las heces de las lombrices se observaron en todos los sistemas (Cuadro 19-1). Sólo el 40% de las semillas, en promedio, pudieron germinar en las heces que aún estaban intactas; para que el restante 60%, contenido probablemente en la parte más interna de las heces, pudiera germinar, fue necesario desintegrar dichas heces (datos no presentados). El promedio de semillas viables

encontradas en una sola deposición fue significativamente superior en las muestras de los pastizales que en las de la sabana (Cuadros 19-4 y 19-5). El número de semillas viables encontradas, por  $m^2$ , en las heces fue insignificante si se compara con las que fueron encontradas en el suelo. Según el sistema de uso de la tierra, ese número representó el 0.2% y el 0.6% del banco de semillas viables del suelo, en la sabana y en



Cuadro 19-2. Densidad y producción de turrículos de individuos (ind.) de *Martiodrilus carimaguensis* en los tres tratamientos del estudio. Los datos de densidad fueron tomados de Jiménez et al. (1998a) y de Decaëns T. (información no publicada). El error estándar aparece entre paréntesis; las letras distintas indican diferencias significativas a  $P < 0.05$  (prueba de  $t$ ).

| Sistema de uso de la tierra | Producción de turrículos superficiales |                                   |   |  | Producción total de turrículos                |  |
|-----------------------------|--|-----------------------------------|---|--|---|--|
|                             | Heces frescas por m <sup>2</sup>       | Total de heces por m <sup>2</sup> | Producción individual diaria (g/ind. por día) | Producción global calculada por año (g/m <sup>2</sup> por año) | Producción individual diaria (g/ind. por día) | Producción global calculada por año (g/m <sup>2</sup> por año) |
| Sabana nativa               | 1.5 a<br>(0.2)                         | 15.4 a<br>(0.5)                   | 16.6 a<br>(2.6)                               | 4482 a<br>(709)  | 28  | 7560   |
| Pastizal A                  | 3.8 b<br>(0.6)                         | 21.1 b<br>(1.5)                   | 20.8 a<br>(6.1)                               | 12,181 b<br>(3577)   | 26  | 18,000   |
| Pastizal B                  | 1.6 ab<br>(0.4)                        | 7.5 a<br>(2.5)                    | 18.7 a<br>(8.0)                               | 5376 a<br>(2312)   | -   | -  |

Cuadro 19-3. ANOVA simple sobre la densidad de las heces frescas y secas de individuos de *M. carimaguensis* y sobre la producción individual y global de heces. Se indican el valor de la F y el del error medio cuadrático. Cada prueba es significativa dentro de la probabilidad corregida de Bonferroni: [probabilidad total/(n de variables x n de pruebas)] para niveles de significación globales de 0.05, 0.01 y 0.001.

| Fuente de variación         | gl | Heces frescas por m <sup>2</sup> | Heces totales por m <sup>2</sup> | Producción individual de heces | Producción global de heces |
|-----------------------------|----|----------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|----------------------------|
| Sistema de uso de la tierra | 2  | 6.81**                           | 25.5***                          | 0.12 NS                        | 4.85*                      |
| Error cuadrático medio      |    | 0.66                             | 3.05                             | 1.17E-5                        | 2.13E-3                    |
| gl del error                |    | 172                              | 172                              | 11                             | 11                         |

Nivel global de significación: \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ ; NS = no significativo.

Cuadro 19-4. Movimientos de las semillas viables inducidos por la actividad productora de heces de *M. carimaguensis* en cada uno de los tres tratamientos. El error estándar figura entre paréntesis; las letras diferentes indican diferencias significativas a  $P < 0.05$  (prueba de  $t$ ).

| Sistema       | Semillas viables por turrículo | Semillas viables excretadas en los turrículos (n/m <sup>2</sup> por año) | Fracción del banco de semillas del suelo excretado en las heces cada año (%) |
|---------------|--------------------------------|--|--|
| Sabana nativa | 0.23 a<br>(0.05)               | 18.14 a<br>(4.30)  | 1.18 a<br>(0.36)   |
| Pastizal A    | 2.05 b<br>(0.22)               | 877.77 b<br>(100.93)   | 13.31 b<br>(1.98)  |
| Pastizal B    | 0.57 c<br>(0.09)               | 68.10 c<br>(15.23)   | 11.90 c<br>(4.15)  |

Cuadro 19-5. ANOVA del número de semillas viables en los turrículos de *M. carimaguensis*, del número de semillas excretadas en las heces (SEH) por año, y del porcentaje del banco de semillas del suelo que representa el número SEH. Se presentan el valor de la F y el error medio cuadrático. Cada prueba es significativa a la probabilidad corregida de Bonferroni [probabilidad global/(n de variables x n de pruebas)] para niveles de significación globales de 0.05, 0.01 y 0.001.

| Fuente de variación         | gl | Semillas viables por turrículo | Semillas viables excretadas por año | Fracción del banco de semillas del suelo excretado en las heces cada año (%) |
|-----------------------------|----|--------------------------------|-------------------------------------|--|
| Sistema de uso de la tierra | 2  | 62.09***                       | 104.79***                           | 10.97***   |
| Error cuadrático medio      |    | 0.02                           | 2.12                                | 2.79   |
| gl del error                |    | 59                             | 59                                  | 59   |

Nivel de significación global: \*\*\*  $P < 0.001$ .

el pastizal A, respectivamente (Figura 19-1,B). La intensidad de la deposición de heces por las lombrices determinó el número de semillas viables excretadas por año en las heces superficiales. Esta cantidad fue significativamente inferior en la sabana (180,000 semillas/ha por año) que en los pastizales (hasta 8.8 millones semillas/ha por año en el pastizal A). Esta cifra representa del 1% al 13% del banco total de semillas del suelo, en la sabana y en el pastizal A (Cuadros 19-4 y 19-5).

El número total de semillas recolectadas por flotación en 100 g de muestra fue mucho mayor en las heces que en el suelo y, en conjunto, fue mayor en la sabana que en los pastizales (Cuadro 19-6 y 19-7). En

cambio, el número de semillas viables fue superior en los sistemas introducidos que en la sabana, y mayor en el suelo que en las heces. En consecuencia, la tasa de germinación de las semillas fue de 1.5 a 20 veces superior en los agroecosistemas que en la sabana nativa y de 3 a 40 veces superior en el suelo que en las heces. En todos los sistemas, el porcentaje de semillas dañadas fue de 30% a 60% mayor en las heces que en el suelo.

La diversidad (H), la equitatividad (H') y la riqueza específica (S) de la vegetación epigea disminuyó dramáticamente en los agroecosistemas en comparación con la sabana nativa. El sistema de uso de la tierra no afectó la riqueza específica ni la diversidad del banco

Cuadro 19-6. Tasas de germinación de las semillas en el suelo y en las heces en cada uno de los tres tratamientos. El error estándar figura entre paréntesis; las letras diferentes indican diferencias a  $P < 0.05$  (prueba de *t*).

| Sistema de uso de la tierra | Semillas en el suelo       |                             |                      |                     | Semillas en las heces      |                             |                      |                   |
|-----------------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------|---------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------|-------------------|
|                             | Semillas viables por 100 g | Semillas en total por 100 g | Semillas dañadas (%) | Germinación (%)     | Semillas viables por 100 g | Semillas en total por 100 g | Semillas dañadas (%) | Germinación (%)   |
| Sabana nativa               | 4.16 a<br>(1.06)           | 19.20 a<br>(2.08)           | 48.28 a<br>(6.98)    | 27.27 a<br>(6.60)   | 0.40 c<br>(0.10)           | 163.25 a<br>(31.03)         | 77.10 b<br>(2.81)    | 0.67 b<br>(0.34)  |
| Pastizal A                  | 11.07 b<br>(1.32)          | 21.79 a<br>(1.87)           | 53.32 a<br>(7.69)    | 39.33 b<br>(12.07)  | 7.21 a<br>(0.83)           | 149.38 a<br>(42.21)         | 71.18 bc<br>(3.47)   | 14.21 c<br>(4.19) |
| Pastizal B                  | 2.40 a<br>(0.50)           | 5.88 b<br>(1.01)            | 47.44 a<br>(10.14)   | 38.48 ab<br>(11.77) | 1.68 e<br>(0.28)           | 58.38 b<br>(28.76)          | 64.29 c<br>(4.08)    | 9.40 d<br>(3.57)  |

Cuadro 19-7. Análisis de dos vías de la varianza del número de semillas viables y del número total de semillas por 100 g de material, del porcentaje de germinación, y del número de semillas viables por m<sup>2</sup>. La muestra significa turrículo o suelo. Se presentan el valor de la F y el error medio cuadrático. Cada prueba es significativa al nivel de probabilidad corregido de Bonferroni [probabilidad global/(n de variables x n de pruebas)] para los niveles de significación globales de 0.05, 0.01 y 0.001.

| Fuente de variación    | gl | Semillas en total por 100 g | Semillas viables por 100 g | Semillas dañadas (%) | Germinación (%) | Semillas viables por m <sup>2</sup> |
|------------------------|----|-----------------------------|----------------------------|----------------------|-----------------|-------------------------------------|
| Sistema (A)            | 2  | 18.36***                    | 46.24***                   | 4.40*                | 15.58***        | 20.95***                            |
| Muestra (B)            | 1  | 63.63***                    | 63.08***                   | 525.08***            | 50.74***        | 314.82***                           |
| A X B                  | 2  | 0.01 NS                     | 6.00**                     | 1.46 NS              | 4.21*           | 11.05***                            |
| Error cuadrático medio |    | 3.26                        | 0.30                       | 208.25               | 7.87            | 116.90                              |
| gl del error           |    | 114                         | 114                        | 114                  | 114             | 114                                 |

Nivel de significación global: \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ ; NS = no significativo.

Cuadro 19-8. Riqueza específica (R = número de especies), diversidad (H = índice de Shannon-Wiener) y equitatividad (H') de la vegetación epigea y de las plántulas registradas en las heces de *M. carimaguensis* y en el suelo, en cada uno de los tres tratamientos. Se presentan los valores registrados y los calculados (método "jackknife") junto con su correspondiente desviación estándar (entre paréntesis). Las letras simples diferentes indican diferencias significativas a  $P < 0.05$  (prueba de *t*); las letras en cursiva indican diferencias de más de +20% entre los valores más altos y más bajos que se comparen.

| Sistema de uso de la tierra | Origen de la muestra | <i>gl</i> | Riqueza específica (R) |                | Índice de Shannon-Wiener (H) |                | Equitatividad (H') |
|-----------------------------|----------------------|-----------|------------------------|----------------|------------------------------|----------------|--------------------|
|                             |                      |           | Registrada             | Calculada      | Registrada                   | Calculada      | Registrada         |
| Sabana nativa               | Heces                | 19        | 13                     | 17.75 (1.89) a | 2.93                         | 2.02 (0.03) a  | 0.79 <i>a</i>      |
|                             | Suelo                | 19        | 14                     | 19.70 (2.43) a | 2.09                         | 1.45 (0.07) b  | 0.55 <i>bd</i>     |
|                             | Vegetación           | 3         | 43                     | 50.75 (3.33) b | 3.90                         | 2.63 (0.02) c  | 0.72 <i>a</i>      |
| Pastizal A                  | Heces                | 19        | 23                     | 29.65 (2.08) c | 2.80                         | 1.94 (0.03) a  | 0.62 <i>ab</i>     |
|                             | Suelo                | 19        | 14                     | 16.85 (1.56) a | 1.03                         | 0.72 (0.02) d  | 0.27 <i>c</i>      |
|                             | Vegetación           | 3         | 15                     | 19.50 (2.60) a | 1.81                         | 1.23 (0.03) e  | 0.46 <i>d</i>      |
| Pastizal B                  | Heces                | 19        | 11                     | 13.85 (1.56) a | 2.30                         | 1.59 (0.04) fb | 0.67 <i>a</i>      |
|                             | Suelo                | 19        | 14                     | 15.90 (1.31) a | 1.94                         | 1.34 (0.04) be | 0.51 <i>bd</i>     |
|                             | Vegetación           | 3         | 13                     | 17.50 (1.50) a | 1.35                         | 0.93 (0.05) g  | 0.36 <i>e</i>      |

de semillas del suelo, aunque la equitatividad disminuyó ligeramente en el pastizal A (Cuadro 19-8). El índice de Shannon y la equitatividad de las plántulas provenientes de las heces disminuyó en el pastizal B respecto a la sabana, mientras que la riqueza específica aumentó en el pastizal A. Los valores más altos de índices se hallaron, en general, en la vegetación epigea de la sabana y fueron también más altos en las heces que en el banco de semillas del suelo.

El índice de similitud de Sørensen indicó que la composición de especies vegetales presentaba fuertes contrastes de un sistema a otro (Cuadro 19-9). Las especies nativas *P. pectinatum*, *A. purpusii* y *T. vestitus* dominaron la vegetación de la sabana; por su parte, las gramíneas *B. decumbens* y *B. humidicola* y las leguminosas *P. phaseoloides*, *A. pintoii*, *S. capitata* y *Desmodium ovalifolium* Wall. dominaron los pastizales sembrados (Cuadro 19-1).

En todos los sistemas, las semillas de *Lindernia diffusa* (L.) y

*Borreria* sp., dos especies nativas de las sabanas bien drenadas, fueron las que más germinaron en las muestras de suelo (Cuadro 19-1). La mayoría de las plántulas que provenían de semillas germinadas en las heces pertenecían también a la especie *L. diffusa*; *Amaranthus dubius* Mart., *Axonopus compressus* (Sw.) Beauv. y *Paspalum clavuliferum* Wright fueron las especies codominantes y presentaron una tasa diferente de aparición de sus plántulas. La frecuencia de aparición de plántulas de las especies *A. compressus*, *A. dubius* y *P. clavuliferum* fue mayor en las muestras de heces que en las de suelo; en éstas, en cambio, esa frecuencia fue mayor para las especies *L. diffusa* y *Borreria* sp.

La composición de las especies del banco de semillas del suelo fue relativamente similar en los dos pastizales, mientras que hubo diferencias más grandes entre los pastizales y la sabana (Cuadro 19-9). En todos los sistemas de uso de la tierra, el índice de similitud de Sørensen mostró una disparidad

Cuadro 19-9. Índice de similitud de Sørensen obtenido al comparar la composición florística del banco de semillas de las heces de *M. carimaguensis*, del banco de semillas del suelo, y de la vegetación epigea entre los tres tratamientos y dentro de ellos (BS = banco de semillas). Las letras en cursiva indican diferencias de más de +20% entre los valores más altos y más bajos que se comparan.

| Entidades comparadas                     | Sabana nativa | Pastizal A    | Pastizal B     |
|--|---------------|---------------|----------------|
| <b>Banco de semillas del suelo</b>       |               |               |                |
| Sabana nativa                            | -             | 0.42 <i>a</i> | 0.50 <i>a</i>  |
| Pastizal A                               | -             | -             | 0.64 <i>b</i>  |
| <b>Banco de semillas de las heces</b>    |               |               |                |
| Sabana nativa                            | -             | 0.60 <i>b</i> | 0.58 <i>ab</i> |
| Pastizal A                               | -             | -             | 0.64 <i>b</i>  |
| <b>Vegetación epigea</b>                 |               |               |                |
| Sabana nativa                            | -             | 0.20 <i>c</i> | 0.18 <i>c</i>  |
| Pastizal A                               | -             | -             | 0.14 <i>d</i>  |
| <b>BS del suelo/BS de las heces</b>      | 0.58 <i>a</i> | 0.65 <i>a</i> | 0.56 <i>a</i>  |
| <b>BS del suelo/vegetación epigea</b>    | 0.39 <i>b</i> | 0.41 <i>b</i> | 0.44 <i>b</i>  |
| <b>BS de las heces/vegetación epigea</b> | 0.48 <i>a</i> | 0.47 <i>b</i> | 0.25 <i>c</i>  |

importante entre la composición de las especies del banco de semillas del suelo y la vegetación epígea. Las principales especies dominantes de esa vegetación no se encontraron en el experimento realizado en el invernadero y, en cambio, las especies dominantes entre las plántulas provenientes de semillas germinadas en el suelo estaban ausentes o eran raras en la comunidad vegetal (Cuadro 19-1). La composición de especies entre las plántulas de semillas germinadas en las heces fue muy constante en todos los sistemas de uso de la tierra, y más o menos similar a la observada en las semillas provenientes del suelo (Cuadro 19-9). En la sabana nativa, la composición del banco de semillas de las heces estuvo ligeramente más próxima a la de la vegetación epígea que a la del banco de semillas del suelo, mientras que en el pastizal B se observó lo contrario.

La lista completa de familias, géneros y especies y de su presencia (+) o ausencia (-) en las heces, en el suelo y en la vegetación epígea, considerando los cinco sistemas como un todo, se presenta en el Apéndice (p. 329).

## Discusión

### ***Efectos del sistema de uso de la tierra en el banco de semillas del suelo***

El número de semillas germinadas en los agroecosistemas (de 1860 hasta 7600 semillas/m<sup>2</sup>) obtenido en este estudio está entre los más bajos que se han registrado en los pastizales tropicales (de 11,000 hasta 36,000 semillas/m<sup>2</sup>) (Kellman 1974, 1978; McIvor 1987). De los resultados de este estudio se desprende que, si se usan los pastizales durante mucho tiempo, aumenta considerablemente

la densidad de semillas en el suelo. Se sabe además que las condiciones ambientales que caracterizan el establecimiento de los pastizales son idóneas para muchas especies de malezas, las cuales producen grandes cantidades de semillas de larga viabilidad y contribuyen así al establecimiento de bancos de semillas importantes en el suelo (Thompson y Grime 1979). La persistencia de estas semillas en el suelo, incluso tras un largo período de uso del pastizal, confirma la longevidad sorprendente de estos propágulos y su habilidad para permanecer en los pastizales durante períodos largos de tiempo (Chancellor 1986; Dutoit y Alard 1995; Thompson et al. 1994). Más aún, las malezas que se presenten, aun de modo esporádico, en el pastizal que esté en uso, pueden haber participado en la formación de un banco de semillas permanente, de importancia relativa, en el pastizal más antiguo. Las diferencias encontradas entre los bancos de semillas viables de los dos pastizales se pueden interpretar como un resultado tanto de la edad de estos sistemas pastoriles como del manejo de las malezas durante el establecimiento del pastizal o después de él.

El gran aumento que experimentó el banco de semillas del suelo tras la aplicación de un sistema de uso de la tierra coincide con el descubrimiento de Thompson y Grime (1979), quienes demostraron que la importancia de los bancos de semillas se relaciona positivamente con su perturbación (por ejemplo, con la destrucción de la vegetación nativa) y negativamente con el estrés ambiental (por ejemplo, con las limitantes del crecimiento). En el caso presente, la acidez del suelo, la toxicidad debida al aluminio, y los suelos con un contenido bajo de

nutrientes son los tipos más frecuentes de estrés ambiental. En los pastizales, la fertilización, el encalado o los efectos positivos de la presencia de una leguminosa en las propiedades químicas del suelo, reducen estas limitantes, mientras que las perturbaciones las aumentan (al incrementar la carga animal y destruir la vegetación nativa). En tales casos, si las condiciones ambientales son aptas para la germinación de las semillas —por ejemplo, cuando el sobrepastoreo incrementa el área de suelo desprovisto de vegetación— el riesgo de una invasión rápida de malezas es más grande.

La ausencia de una correlación significativa entre la composición específica del banco de semillas del suelo y de la vegetación epigea concuerda con los resultados obtenidos en otros estudios (Dutoit y Alard 1995; Kellman 1974, 1978; Roberts 1986). Algunos factores ecológicos que actúan sobre la vegetación pueden explicar estos resultados (Harper 1977). Por ejemplo, la reproducción vegetativa, la quema de la sabana, la dispersión de las semillas por el viento o por los animales, pueden afectar los bancos de semillas y la flora epigea de modo específico (Dutoit y Alard 1995; Mayer y Poljakoff-Mayber 1989; Thompson y Grime 1979). La actividad humana relacionada con los agroecosistemas añade nuevos factores, como la presión del pastoreo sobre la vegetación o el impacto de las prácticas agrícolas en los ciclos de vida de las especies de malezas (Dutoit y Alard 1995; García 1995; Milberg 1992). La similitud entre el banco de semillas del suelo y la vegetación epigea fue mayor en el pastizal más antiguo que en los otros sistemas; esto se debe, probablemente, a una mayor presencia de suelo desnudo que

crea, a su vez, condiciones idóneas para la germinación de malezas oportunistas (García 1995).

### **Efectos de las lombrices de tierra en los bancos de semillas**

Los resultados obtenidos en este estudio confirman el complejo papel desempeñado por las lombrices tanto en el proceso de formación del banco de semillas como en la contribución a la vegetación epigea (Willems y Huijsmans 1994). En la sabana nativa, la densidad poblacional de *M. carimaguensis* es relativamente baja y representa sólo el 15% de la biomasa total de lombrices. Los efectos de las lombrices en el banco de semillas se han subestimado porque la actividad de las dos especies dominantes: *Andiodrilus* sp. (24% de la biomasa) y *Glossodrilus* sp. (54% de la biomasa) (Jiménez et al. 1998b) no se consideraron en este estudio. En cambio, los cálculos hechos en el pastizal, donde la población de *M. carimaguensis* representa el 86% de la biomasa total de lombrices (Jiménez et al. 1998a, 1998b), se acercan bastante a la realidad. El número de semillas viables excretadas anualmente en las heces superficiales de *M. carimaguensis*, en estos sistemas de uso de la tierra, es realmente considerable (hasta 8.7 millones de semillas por hectárea al año), si lo comparamos con el obtenido en la especie *Lumbricus terrestris* L. en latitudes templadas (890 mil semillas por hectárea al año, en promedio) (Willems y Huijsmans 1994).

Muchas especies animales (conejos, vacas, etc.) ingieren las semillas y modifican por ello su tasa de germinación (Jones et al. 1991; Mayer y Poljakoff-Mayer 1989). En este estudio, las semillas incluidas

dentro de las heces perdían de un 64% a un 97% de su viabilidad, lo que puede atribuirse al daño sufrido por ellas durante su tránsito por el intestino de *M. carimaguensis*; así lo sugiere el porcentaje relativamente alto de semillas dañadas que se registró en las heces. Otros estudios han demostrado el efecto negativo que causa en la germinación de las semillas su tránsito por el intestino de las lombrices, a causa de la digestión, la asimilación y la escarificación de parte de las semillas ingeridas (McRill y Sagar 1973; van Tooren y Daring 1988). Se sabe, además, que las heces superficiales producidas por las especies de individuos grandes están formadas por agregados estables, relativamente ricos en amonio y bastante impermeables al agua y a los gases (Blanchart et al. 1993; Rangel et al. 1999), condiciones que favorecen el mantenimiento de la latencia de la semilla o el retraso de su germinación (Grant 1983).

Otros estudios han señalado la relación positiva existente entre una población de lombrices y la densidad del banco de semillas del suelo en los pastizales (Grant 1983; Reest y Rogaar 1988). Se cree que las lombrices de la especie *M. carimaguensis* son anécicas, es decir, que ingieren una mezcla de suelo y de hojarasca, sustratos ambos que contienen cantidades importantes de semillas viables. Esta especie de lombriz deposita heces sobre la superficie del suelo, aunque también excreta cantidades considerables de heces bajo esa superficie. Si se comparan los datos obtenidos anteriormente sobre la producción total de heces de los individuos de *M. carimaguensis* (Rangel 1996) con los datos de la producción de heces superficiales obtenidos en este estudio (Cuadro 19-3), se estima que el 34% y el 68% de la cantidad total de heces se producen en el interior

del suelo de la sabana y del pastizal A, respectivamente. Estos datos indican que una gran parte de las semillas que sobreviven al tránsito intestinal es excretada en el interior de las galerías de las lombrices, hasta los primeros 20 cm de profundidad, principalmente, aunque a veces se encuentran hasta los 80 cm (Jiménez et al. 1998a). La acción que desarrollan las lombrices enterrando las semillas puede tener consecuencias importantes en la dinámica de la comunidad vegetal, porque las semillas de muchas especies vegetales sobreviven mejor si están enterradas que si están sobre la superficie del suelo; además, hay pocos mecanismos naturales que expliquen la forma en que las semillas se entierran en el suelo (Grant 1983). Por otra parte, las heces producidas por las lombrices pueden proteger las semillas de una germinación temprana y participan, así, en la formación de bancos de semillas persistentes en el suelo, cuya presencia es importante.

Otra parte de las semillas es excretada por las lombrices en la superficie del suelo. Cuando las semillas enterradas son transportadas hacia la superficie del suelo, aumentan sus oportunidades de germinación (Grant 1983; Reest y Rogaar 1988; Willems y Huijsmans 1994). Se ha demostrado, sin embargo, que gran parte de estas semillas (59%) se encuentran en el interior de las heces y éstas deben fragmentarse primero para que las semillas germinen. La fragmentación de las heces en la superficie del suelo es el resultado de una combinación de factores —por ejemplo, las precipitaciones fuertes, el fuego, el pisoteo del ganado— y ocurre probablemente a diferentes tasas que dependen del sistema de uso de la tierra y de la cubierta vegetal del suelo (Decaëns 2000). El 41% restante puede germinar en las heces



completas y su supervivencia dependerá de la calidad de este soporte físico. Las condiciones favorables para la germinación de estas semillas están relacionadas, por tanto, con los factores externos que intervienen en la durabilidad de las heces (por ejemplo, el fuego, la lluvia, la escorrentía y el pisoteo del ganado).

El comportamiento selectivo y activo que manifiestan los individuos de *M. carimaguensis* al ingerir las semillas puede explicar las diferencias encontradas entre la composición específica de plántulas provenientes del suelo o de las heces. Esta característica se ha observado también en lombrices de latitudes templadas y está ligada al tamaño de la semilla y a su 'gustosidad', es decir, a la percepción agradable (estímulo positivo en quimiorreceptores de la lombriz) que tienen las semillas para las lombrices (Grant 1983; Willems y Huijsmans 1994). Las semillas pequeñas y 'gustosas' (o 'palatables') son ingeridas primero que las demás y tienen, por ello, mayor oportunidad de estar presentes en las heces. En este estudio fue imposible verificar esta relación porque no se dispone en la literatura de descripciones de las semillas de las especies vegetales que crecen en las sabanas colombianas. Otra consecuencia de esta actitud selectiva sería la homogeneidad relativa del banco de semillas de las heces en todos los sistemas de uso de la tierra, a pesar de que éstos modifican profundamente la comunidad vegetal y el banco de semillas del suelo. Puesto que la mayoría de las plántulas provenientes de las heces pertenecían a especies de la sabana, la actividad que ejercen las lombrices de tierra en el banco de semillas puede considerarse como un factor de inercia que actúa frente a las perturbaciones antrópicas. Para

probar esta hipótesis, hay que investigar los efectos que ejercen las comunidades de lombrices en la sucesión vegetal secundaria, tras el cese de la actividad humana.

Las diferencias de riqueza específica y de diversidad encontradas entre las plántulas provenientes de las heces y las del suelo que circunda las heces es, ciertamente, uno de los rasgos más relevantes de este estudio; es difícil, sin embargo, explicar esas diferencias. Parece contradictorio que haya en la sabana y en el pastizal A un número mayor de taxones en las heces, ya que la ingestión selectiva de semillas por las lombrices debería favorecer la ausencia de especies desechadas, por ejemplo semillas poco 'gustosas' o de tamaño grande (o de ambas características) (Grant 1983; Willems y Huijsmans 1994). Este comportamiento debería, además, reducir la diversidad, ya que las lombrices seleccionarían las especies más atractivas que serían, por tanto, las dominantes; los datos experimentales muestran, en cambio, el efecto opuesto. Ahora bien, la interpretación que puede darse se basa en las mejores condiciones que ofrecen las heces para que las semillas germinen, lo que aumenta la equitatividad de las especies y permite su germinación por igual. Esta hipótesis podría probarse si se observa que las especies faltantes están en el suelo pero no germinaron. La prueba no pudo realizarse durante este estudio por falta de literatura relevante para identificar las semillas hasta nivel de especie. La germinación de algunas semillas, por su parte, dependerá de que abandonen su periodo de latencia, lo que ocurre tras la escarificación que les producen ya sea las contracciones o ya la actividad enzimática del tracto digestivo de las lombrices (Grant 1983).



En la sabana protegida de la quema, las heces permanecen a veces en la superficie del suelo durante más de un año; la quema, en cambio, lleva súbitamente a su destrucción porque elimina el efecto protector de la cubierta vegetal y de la hojarasca (Decaëns 2000). Este proceso conduce a la formación de una reserva de semillas potencialmente listas para germinar, que pueden dispersarse por el fuego en la superficie del suelo cercano, en donde se beneficiarán de las condiciones idóneas para germinar, es decir, de un suelo desnudo, de mayor intensidad lumínica y de nutrientes disponibles en las cenizas. Las limitaciones químicas importantes de la germinación de las semillas y de la supervivencia de las plántulas (por ejemplo, bajo contenido de nutrientes, saturación de aluminio alta) pueden desaparecer en las heces. En consecuencia, las semillas excretadas en la superficie del suelo tendrán más oportunidades de germinar y de participar en la vegetación epígea. Esta situación explicaría la composición del banco de semillas de las heces, la cual se parece más a la de la vegetación epígea de la sabana que la del banco de semillas del suelo. Las heces producidas por las lombrices pueden considerarse, finalmente, como un nicho importante de regeneración (*sensu* Grubb 1977) de la comunidad vegetal, y la actividad de esas lombrices como un factor indispensable para la sostenibilidad y la diversidad del ecosistema (Willems y Huijsmans 1994).

De los sistemas agropastoriles estudiados, el pastizal B tiene una densa cubierta herbácea que evita, probablemente, la germinación de las semillas que llegan a su superficie; en el pastizal A ocurre el efecto contrario debido a sus extensas áreas de suelo desnudo. Estas

características pueden explicar las diferencias observadas, respecto a la similitud de composición de especies, entre el banco de semillas de las heces o el del suelo y la vegetación epígea, en estos dos sistemas de uso de la tierra. Los mecanismos descritos tienen una importancia especial, dado que la mayoría de las especies encontradas en las heces son consideradas malezas por la mayor parte de los granjeros, tanto en los pastizales como en los demás cultivos. La comprensión de tales procesos es de gran importancia en el diseño de sistemas de producción agrícola sostenibles, si en ellos se espera una intensa actividad de las lombrices de tierra.

Estudios recientes han demostrado que la distribución espacial de las lombrices (Rossi y Lavelle 1998; Rossi et al. 1997) y de las semillas en el suelo (Benoit et al. 1992; Bigwood e Inouye 1988; Dessaint et al. 1991; Thompson et al. 1994) es de tipo agregado. Aunque se sabe que el número de plántulas que aparecen en el suelo desnudo es mucho mayor en presencia de las heces superficiales depositadas por las lombrices (Grant 1983), faltan más estudios sobre la relación entre la distribución espacial en sentido horizontal de las lombrices, de las semillas y de las plántulas. Es necesario aplicar un diseño de muestreo espacialmente explícito y herramientas geoestadísticas para abordar este tema en los estudios que se realicen más adelante.

Es posible que la limitación más importante de este estudio esté ligada a la ausencia actual de referencias que describan las semillas, aparte de las que versan sobre métodos de germinación. Esta restricción impidió responder aquí una pregunta interesante: ¿en qué

difieren las semillas ingeridas por las lombrices de las que ellas no ingieren? Fue imposible también determinar la especie de las semillas que son ingeridas y no sobreviven al tránsito por el intestino de las lombrices. Para subsanar esta ausencia, se requerirían descripciones detalladas de las semillas que pertenecen a las especies más comunes, por lo menos, en esta parte del mundo.

El presente estudio apoya y especifica más la “hipótesis de las biodiversidades encajadas” de Lavelle (1996), que propone lo siguiente:

- la diversidad de la comunidad vegetal epígea determina la diversidad de la fauna del suelo; y
- los ingenieros ecológicos del suelo determinan la estructura de las comunidades de los organismos más pequeños.

Las estructuras biogénicas producidas por los ingenieros del ecosistema (por ejemplo, las heces de las lombrices, los termiteros) originan cambios en el hábitat y en las condiciones tróficas de los organismos más pequeños o menos móviles. La hipótesis de Lavelle consideró, inicialmente, los efectos que ejercen los ingenieros del ecosistema en diferentes grupos de la fauna del suelo, como los mesoartrópodos y los microartrópodos, los enquitreidos, los nematodos y algunos microorganismos (bacterias). El impacto que causan las lombrices de tierra en los movimientos verticales, en la viabilidad y la diversidad de los bancos de semillas del suelo demuestran que estas interacciones no son de una sola vía sino de doble vía, y que los ingenieros del ecosistema pueden, por su parte, causar efectos indirectos en la

dinámica y en la diversidad de la vegetación mediante las estructuras biogénicas que producen.

## Agradecimientos

Los autores agradecen a R.J. Thomas (CIAT) y a D.K. Friesen (CIAT) por su apoyo técnico y económico. Asimismo, a P. Lavelle (IRD), A. Smith (CIAT), D. Alard (Universidad de Rouen, Francia), G. Rippstein (CIRAD) y J.P. Rossi (IRD) por sus muy útiles comentarios a una primera versión de este capítulo. También a E. Baudry, X. Graves y E. Mariani por su ayuda en el cómputo de estimadores aplicando el procedimiento “jackknife”.

## Referencias

- Adams JE; McCune ED. 1979. Application of the generalized jackknife to Shannon's measure of information used as an index of diversity. En: Grassle JF; Patil GP; Smith W; Taillie C, eds. Ecological diversity in theory and practice. International Co-operative Publishing House, Fairland, MD, Estados Unidos. p 117-131.
- Benoit DL; Derksen DA; Panneton B. 1992. Innovative approaches to seedbank studies. Weed Sci 40:660-669.
- Benoit DL; Kenkel NC; Cavers PB. 1989. Factors influencing the precision of soil seed bank estimates. Can J Bot 67:2833-2840.
- Bigwood DW; Inouye DW. 1988. Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. Ecology 69:497-507.
- Blanchart E; Bruand A; Lavelle P. 1993. The physical structure of casts of *Millsomia anomala* (Oligochaeta: Megascolecidae) in shrub savanna soils (Côte d'Ivoire). Geoderma 56:119-132.

- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. En: Lohm U; Persson T, eds. Soil organisms as a component of ecosystems. Ecol Bull 25:122-132.
- Cavers PB. 1995. Seed banks: memory in soil. Can J Soil Sci 75:11-13.
- Chancellor RJ. 1986. Decline of arable weed seeds during 20 years in soil under grass and the periodicity of seedling emergence after cultivation. J Appl Ecol 23:631-637.
- Colwell RK. 1997. EstimateS: statistical estimations of species richness and shared species from samples. Version 5. User's guide and application. Published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Cooper DW. 1968. The significance level in multiple tests made simultaneously. Heredity 23:614-617.
- Dalling JW; Swaine MD; Garwood NC. 1994. Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed-bank investigations. Funct Ecol 9:119-121.
- Decaëns T. 2000. Degradation dynamics of surface earthworm casts in grasslands of the eastern plains of Colombia. Biol Fertil Soils 32:146-156.
- Dessaint F; Chadoeuf R; Barralis G. 1991. Spatial pattern analysis of weed seeds in the cultivated soil seed bank. J Appl Ecol 28:721-730.
- Dutoit T; Alard D. 1995. Permanent seed banks in chalk grassland under various management regimes: their role in the restoration of species-rich plant communities. Biodivers Conserv 4:939-950.
- Escobar E; Belalcázar J; Ripstein G. 1993. Claves de las principales plantas de sabana de la altillanura de los Llanos Orientales en Carimagua, Meta, Colombia. CIAT, Cali, Colombia.
- Forcella F. 1984. A species-area curve for buried viable seeds. Aust J Agric Res 35:645-652.
- Friesen DK; Rao IM; Thomas RJ; Oberson A; Sanz JI. 1997. Phosphorus acquisition and cycling in crop and pasture systems in low fertility tropical soils. Plant Soil 196:289-294.
- García MA. 1995. Relationships between weed community and soil seed bank in a tropical agroecosystem. Agric Ecosys Environ 55:139-146.
- Grant JD. 1983. The activities of earthworms and the fates of seeds. En: Satchell JE, ed. Earthworm ecology: from Darwin to vermiculture. Chapman and Hall, Londres. p 107-122.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol Rev 52:107-145.
- Harper JL. 1977. Population biology of plants. 1a. ed. Academic Press, Nueva York.
- Heltshe JF; Forrester NE. 1983. Estimating species richness using the jackknife procedure. Biometrics 32:1-11.
- Heltshe JF; Forrester NE. 1985. Statistical evaluation of the jackknife estimate of diversity when using quadrat samples. Ecology 66:107-111.
- 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 savannas 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 RM; Noguchi M; Bunch GA. 1991. Levels of germinable seed in topsoil and cattle faeces in legume-grass and nitrogen-fertilized pasture in South-East Queensland. *Aust J Agric Res* 42:953-968.
- Kellman M. 1974. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. *J Appl Ecol* 2:669-677.
- Kellman M. 1978. Microdistribution of viable weed seeds in two tropical soils. *J Biogeogr* 5:291-300.
- Lavelle P. 1996. Diversity of soil fauna and ecosystem function. *Biol Int* 33:3-16.
- Legendre P; Vaudor A. 1991. The R package: multidimensional analysis, spatial analysis. Université de Montréal, Département des Sciences Biologiques, Montreal.
- Malone CR. 1967. A rapid method for enumeration of viable seeds in soil. *Weeds* 15:381-382.
- Mayer AM; Poljakoff-Mayber A. 1989. The germination of seeds. 4a. ed. Pergamon Press, Oxford.
- McIvor JG. 1987. Changes in the germinable seed levels in the soil beneath pastures in the seasonally dry tropics of north Queensland. *Aust J Exp Agric* 27:283-289.
- McIvor JG; Gardener CJ. 1994. Germinable soil seed banks in native pastures in north-eastern Australia. *Aust J Exp Agric* 34:1113-1119.
- McRill M; Sagar GR. 1973. Earthworms and seeds. *Nature* 243:482.
- Mejía MM. 1984. Nombres científicos y vulgares de especies forrajeras tropicales. CIAT, Cali, Colombia.
- Milberg P. 1992. Seed bank in a 35-year-old experiment with different systems of a semi-natural grassland. *Acta Oecol* 13:743-752.
- Pielou EC. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J Theor Biol* 13:131-144.
- Rangel AF. 1996. Efecto de la lombriz de tierra *Martiodrilus carimaguensis* sobre la dinámica del nitrógeno y el punto de carga cero en un Oxisol de los Llanos Orientales de Colombia. Tesis. Universidad Nacional de Colombia, Palmira.
- Rangel AF; Thomas RJ; Jiménez JJ; Decaëns T. 1999. Nitrogen dynamics associated with earthworm casts of *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez and Moreno in a Colombian savanna Oxisol. *Pedobiologia* 43:557-560.
- Reest PJvd; Rogaar H. 1988. The effects of earthworm activity on the vertical distribution of plant seeds in newly reclaimed polder soils in the Netherlands. *Pedobiologia* 31:211-218.
- Roberts HA. 1981. Seed banks in soils. *Adv Appl Biol* 6:1-55.
- Roberts HA. 1986. Seed persistence in soil and seasonal emergence in plant species from different habitats. *J Appl Ecol* 23:639-656.
- Rossi J-P; Lavelle P. 1998. Earthworm aggregation in the savanna of Lamto (Côte d'Ivoire). *Appl Soil Ecol* 7:195-199.
- Rossi J-P; Lavelle P; Albrecht A. 1997. Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* and soil heterogeneity. *Soil Biol Biochem* 29:485-488.
- Sokal RR; Rohlf FJ. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3a. ed. Freeman and Company, Nueva York.

- Sørensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biol Srk* 5:1-34.
- Tergas LE; Paladines O; Kleinheisterkamp I; Velásquez J. 1984. Productividad animal de *Brachiaria decumbens* sola y con pastoreo complementario en *Pueraria phaseoloides* en los Llanos Orientales de Colombia. *Produc Anim Trop* 9:1-13.
- Thompson K. 1986. Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. *J Ecol* 74:733-738.
- Thompson K; Grime JP. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J Ecol* 67:893-921.
- Thompson K; Green A; Jewels M. 1994. Seeds in soil and worm casts from a neutral grassland. *Funct Ecol* 8:29-35.
- Tooren BF van; During HJ. 1988. Viable diaspores in the gut of earthworms. *Acta Bot Neerl* 37:181-185.
- Tukey JW. 1958. Bias and confidence in not quite large samples. *Ann Math Stat* 29:614.
- Willems JH; Huijsmans KGA. 1994. Vertical seed dispersal by earthworms: a quantitative approach. *Ecography* 17:124-130.

**Apéndice. Familia, género y especie a que pertenecen las semillas presentes (+) o ausentes (-) en las heces de la lombriz de tierra estudiada, en el suelo que las circunda y en la vegetación epígea (como expresión de las semillas), considerando como un todo los tres sistemas de uso de la tierra ensayados.<sup>a</sup>**

| Familia  | Género, especie   | Descriptor                  | En bancos de semilla: |          | En vegetación epígea |
|--|---|-----------------------------|-----------------------|----------|----------------------|
|  |   |                             | De heces              | De suelo |                      |
| Amaranthaceae  | <i>Amaranthus dubius</i>  | Mart.                       | +                     | +        | +                    |
| Compositae<br>(= Asteraceae)                           | <i>Emilia sonchifolia</i>   | (L.) D.C.                   | +                     | +        | +                    |
|  | <i>Pseudoelephantopus spiralis</i>                                  | (Lees.) Cronq.              | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Stilnopapus pittieri</i>   | Gleason                     | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Wedelia</i> sp.  | —                           | +                     | +        | +                    |
| Cyperaceae   | <i>Cyperus haspan</i>   | L.                          | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Fimbristylis complanata</i>                                      | (Retz.) Vahl                | -                     | +        | -                    |
|  | <i>Rhynchospora barbata</i>   | (Vahl) Kunth                | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Rhynchospora blepharophora</i><br>(= <i>Dichromena ciliata</i> ) | (J. and C. Presl) H. Pfriff | +                     | +        | +                    |
|  | <i>Rhynchospora confinis</i>  | (Nees) C.B. Clarke          | -                     | +        | +                    |
| Euphorbiaceae  | <i>Croton trinitatis</i>  | Mills.                      | +                     | +        | +                    |
|  | <i>Phyllanthus niruri</i>   | L.                          | +                     | +        | +                    |
| Fabaceae<br>(= Caesalpinioideae)<br>(= Papilionoideae) | <i>Arachis pintoi</i>   | Krap. and Greg.             | -                     | +        | +                    |
|  | <i>Chamaecrista diphila</i>   | (L.) Greene                 | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Clitoria guianensis</i>  | (Aublet) Bentham            | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Desmodium barbatum</i>   | (L.) Benth.                 | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Desmodium ovalifolium</i>  | Wall.                       | +                     | +        | +                    |
|  | <i>Galactia glaucescens</i>   | Kunth                       | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Pueraria phaseoloides</i>  | Benth.                      | +                     | -        | -                    |
| <i>Stylosanthes capitata</i>                           | Vog.  | -                           | +                     | +        |                      |
| Flacourtiaceae   | <i>Cassearia ulmifolia</i>  | Vahl ex Benth.              | -                     | -        | +                    |
| Iridaceae  | <i>Cypura paludosa</i>  | Aubl.                       | -                     | -        | +                    |
| Lamiaceae<br>(= Labiaceae)                             | <i>Hyptis capitata</i>  | Jacq.                       | -                     | -        | +                    |
| Malvaceae  | <i>Peltaea speciosa</i>   | (H.B.K.) Stand.             | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Sida</i> sp.   | —                           | +                     | -        | -                    |
| Melastomataceae  | <i>Clidemia rubra</i>   | (Aublet) Mart.              | -                     | -        | +                    |
| Mimosaceae   | <i>Mimosa pudica</i>  | L.                          | -                     | -        | +                    |
| Poaceae<br>(= Gramineae)                               | <i>Andropogon bicornis</i>  | L.                          | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Andropogon gayanus</i>   | Kunth                       | +                     | +        | +                    |
|  | <i>Andropogon leucostachyus</i>                                     | H.B.K.                      | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Andropogon selloanus</i>   | (Hack.) Hack.               | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Aristida capillacea</i>  | Lam.                        | +                     | -        | +                    |
|  | <i>Aristida riparia</i>   | Trin.                       | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Aristida tincta</i>  | Trin. and Rupr.             | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Axonopus aureus</i>  | Beauv.                      | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Axonopus chrysoblepharis</i>                                     | (Lam.) Chase                | -                     | -        | +                    |
|  | <i>Axonopus compressus</i>  | (Sw.) Beauv.                | +                     | +        | +                    |
| <i>Axonopus purpusii</i>                               | (Mez.) Chase  | -                           | -                     | +        |                      |

(Continúa)

**Apéndice.** (Continuación).

| Familia                     | Género, especie   | Descriptor         | En bancos de semilla: |          | En vegetación epigea |
|-----------------------------|---|--------------------|-----------------------|----------|----------------------|
|                             |   |                    | De heces              | De suelo |                      |
| Poaceae<br>(= Gramineae)    | <i>Brachiaria decumbens</i>                             | Stapf.             | +                     | +        | +                    |
|                             | <i>Brachiaria humidicola</i>                            | (Rendle) Schweickt | +                     | +        | +                    |
|                             | <i>Digitaria neesiana</i>                               | Henrard            | +                     | +        | -                    |
|                             | <i>Elyonorus candidus</i>                               | (Trinius) Hackel   | -                     | -        | +                    |
|                             | <i>Gimnopogon foliosus</i>                              | (Willd.) Nees      | +                     | +        | +                    |
|                             | <i>Leptocoryphium lanatum</i>                           | (H.B.K.) Nees      | -                     | -        | +                    |
|                             | <i>Mesosetum loliiforme</i>                             | (Steud.) Chase     | +                     | -        | -                    |
|                             | <i>Oryza sativa</i>                                     | L.                 | -                     | +        | +                    |
|                             | <i>Panicum laxum</i>                                    | Swartz             | +                     | +        | -                    |
|                             | <i>Panicum rudgei</i>                                   | Roem. and Schult.  | +                     | +        | +                    |
|                             | <i>Panicum stellatum</i>                                | Humb. and Bonpl.   | -                     | -        | +                    |
|                             | <i>Panicum versicolor</i>                               | (Doell) Henrard    | -                     | -        | +                    |
|                             | <i>Paspalum campestre</i>                               | Nees               | -                     | -        | +                    |
|                             | <i>Paspalum clavuliferum</i>                            | Wright             | +                     | +        | +                    |
|                             | <i>Paspalum conjugatum</i>                              | Berg.              | +                     | -        | -                    |
|                             | <i>Paspalum contractum</i>                              | Flügge             | -                     | -        | +                    |
|                             | <i>Paspalum parviflorum</i>                             | Rohde              | -                     | -        | +                    |
|                             | <i>Paspalum pectinatum</i>                              | Nees               | -                     | -        | +                    |
|                             | <i>Paspalum plicatulum</i>                              | Michx.             | -                     | +        | +                    |
|                             | <i>Schizachyrium hirtiflorum</i>                        | (Retzius Alston)   | -                     | -        | +                    |
| <i>Thrasya petrosa</i>      | (Trin.) Chase   | +                  | +                     | +        |                      |
| <i>Trachypogon vestitus</i> | Anders.   | +                  | -                     | +        |                      |
| Rubiaceae                   | <i>Borreria</i> sp.                                     | —                  | +                     | +        | +                    |
|                             | <i>Declieuxia fruticosa</i>                             | (R. & S.) Kuntze   | +                     | -        | +                    |
|                             | <i>Sipanea pratensis</i>                                | Aublet             | -                     | -        | +                    |
| Scrophulariaceae            | <i>Lindernia diffusa</i>                                | (L.) Wettst.       | +                     | +        | +                    |
| Trichopodaceae              | <i>Trichopodium</i> sp.                                 | —                  | -                     | -        | +                    |
|                             | (= <i>Trichopus</i> sp.)<br><i>Monocotiledónea</i> sp.1 | —                  | -                     | -        | +                    |

a. La clasificación se basa en Mejía (1984) y Escobar et al. (1993).