

PARTE VI

Efectos Producidos por los Ingenieros del Ecosistema desde la Dimensión de la Muestra Unitaria hasta la Parcela Experimental

CAPÍTULO 20

Determinación, mediante la Espectroscopía de RMN con ^{31}P , del Nivel de Fósforo Orgánico de un Oxisol, en Pastizales del Trópico Derivados de la Sabana Nativa¹

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

Resumen

Se evaluaron —mediante la espectroscopía de la resonancia magnética nuclear (RMN) con ^{31}P , el fraccionamiento del P y la absorción de P— los cambios que experimenta el contenido de P en el horizonte A (0-10 cm) de los suelos ácidos de sabana en Colombia, que fueron fertilizados con aplicaciones bajas de P y en los cuales habían crecido continuamente durante 15 años un pastizal de una sola gramínea (*Brachiaria decumbens*) y otro en que se asociaban la gramínea y una leguminosa forrajera (*B. decumbens* + *Pueraria phaseoloides*). El P disponible, analizado mediante el método Bray, fue bajo en la sabana nativa (1.3 mg/kg suelo) y dio una respuesta moderada al establecimiento del pastizal. Al mismo tiempo, la afinidad del suelo por el P inorgánico disminuyó ligeramente después de dicho establecimiento. La espectroscopía de RMN con ^{31}P mostró que el P

asociado con los ácidos húmicos estaba dominado por un P-monoéster y, en segundo lugar, por un P-diéster. Se observaron cantidades proporcionalmente más bajas de fosfonatos, de ácido teicóico, de ortofosfato y de pirofosfato. El P asociado con los ácidos fúlvicos presentó una relación proporcional más bajas del P-diéster y un contenido mayor de ortofosfato. En la sabana nativa, las reservas de las especies de P orgánico inestable (fosfonatos y P-diéster, además del ácido teicóico) asociadas con los ácidos húmico y fúlvico fueron de 12.4 y 1.1 kg/ha, respectivamente; estas asociaciones aumentaron, respectivamente, hasta 18.1 y 1.8 kg/ha en el pastizal sin leguminosa y hasta 19.5 y 2.3 kg/ha en el pastizal con leguminosa. Los datos muestran la importancia de las especies de P orgánico inestable para el suministro de P a las plantas en los pastizales mejorados de los trópicos; indican, además, que el P del ácido húmico, en particular, responde a los cambios que presenta el uso de la tierra dentro de una escala de tiempo relativamente corta. Las heces de las lombrices de tierra fueron muy abundantes en el pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* y estaban enriquecidas con especies de P orgánico inestable. La conclusión

1. Publicado en *Biology and Fertility of Soils* 23, p 332-339, por Guggenberger et al. Copyright © 1996 de Springer. Impreso con permiso de la casa editorial.

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

** CIAT, AA 6713, Cali, Colombia.

extraída de este estudio es que la actividad de las lombrices mejora el aporte de P en los suelos de estos pastizales, porque genera una reserva de P orgánico fácilmente asimilable.

Palabras clave: especies orgánicas de P, espectroscopía de RMN con ^{31}P , fósforo del suelo, heces de lombriz de tierra, pastizales tropicales mejorados, suelos de sabana ácidos

Este trabajo está dedicado al Profesor J.C.G. Ottow con motivo de su 60º cumpleaños (G.G.)

Introducción

Hay una firme convicción de que los suelos del trópico húmedo están sometidos a deficiencias de P, N, K, Ca, Mg, S, Zn y Mo, la cual reviste especial importancia para los Ultisoles y Oxisoles del neotrópico, que son viejos y están intensamente meteorizados. En los suelos ácidos de las sabanas de América Latina, el P constituye un problema particular porque es fijado por los óxidos e hidróxidos de Fe y de Al, y se convierte así en una limitante química para la producción agrícola en esos suelos.

Ball-Coelho et al. (1993) demostraron que el P orgánico del suelo contribuye a la nutrición de las plantas en los suelos fuertemente meteorizados. El conocimiento detallado de la composición del P orgánico puede revelar su contribución potencial en la cadena que va desde la descomposición microbiana de la materia orgánica (MO) hasta el P inorgánico suministrado a las plantas. Newman y Tate (1980) y Tate y Newman (1982) fueron pioneros en el uso de la espectroscopía de resonancia magnética nuclear (RMN) con ^{31}P para cuantificar las especies de P orgánico

e inorgánico de los extractos alcalinos del suelo. En condiciones tropicales, la fracción soluble de NaOH puede formar una reserva relativamente activa de P y puede reaccionar más sensiblemente a los cambios en el sistema de uso de la tierra dentro de una escala de tiempo relativamente corta, representando así una fracción más lábil de P (Obersson et al. 1995; Tiessen et al. 1992). De los diferentes tipos de compuestos de P identificados por el análisis de RMN con ^{31}P , los diésteres de ortofosfato, incluyendo en ellos los fosfolípidos y los ácidos nucleicos, se convierten muy fácilmente en P inorgánico, que está disponible para las plantas, cuando el suelo ofrece un ambiente favorable (Hinedi et al. 1988; Tate y Newman 1982).

Los pastizales se han convertido en un sistema de uso de la tierra muy extendido, tras la deforestación o el desarrollo de cultivos en los suelos de la sabana tropical. Hay pruebas muy claras de que el establecimiento de pastizales mejorados en los suelos ácidos de fertilidad baja de una sabana, especialmente cuando se siembran en él especies vegetales que produzcan una gran cantidad de biomasa en el interior del suelo, puede incrementar realmente el contenido de la MO y la fertilidad de ese suelo (Thomas et al. 1995).

En el presente estudio se empleó la RMN con ^{31}P en los ácidos fúlvico y húmico para estudiar la composición química del P moderadamente resistente en el horizonte A de un Oxisol. Los datos obtenidos se han usado para establecer posibles diferencias entre estas fracciones de P, tanto en la sabana nativa como en un pastizal de gramínea sola, en otro de gramínea asociada con leguminosa, y en las heces de las lombrices, muy abundantes en el sistema en que se sembraron la gramínea y la leguminosa. Se discute

la importancia que tienen para la disponibilidad del P las especies de P identificadas, partiendo de los datos del fraccionamiento de P y de un experimento de sorción (o sea, de absorción o adsorción) de P.

Materiales y Métodos

Descripción del sitio del ensayo

El sitio de estudio representa las sabanas isohipertérmicas bien drenadas y se encuentra en el Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias (CNIA) Carimagua, en Colombia (4°37' N, 71°19' O, 175 msnm). Los valores medios anuales de la temperatura y la precipitación fueron 26 °C y 2200 mm, respectivamente, distribuidos desde abril hasta diciembre. Los suelos son, en su mayoría, Oxisoles de baja fertilidad caracterizados por un pH bajo (< 5, en agua), una saturación de Al alta (> 75%) y niveles bajos de los cationes intercambiables de Ca, Mg y K. Los factores que contribuyen a la infertilidad de estos suelos son complejos y entre ellos están la toxicidad debida al Al, y los bajos contenidos de cationes básicos intercambiables y de P disponible. En 1978 se sembró la especie forrajera tropical de raíces profundas *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk junto con la leguminosa *Pueraria phaseoloides* CIAT 9900 (kudzú) en un área ocupada antes por la sabana nativa. Ambas especies forrajeras están muy bien adaptadas a las condiciones de estos suelos ácidos. La aplicación de fertilizante (kg/ha) durante 15 años (1978-1993) a los pastizales introducidos fue de 0 N, 103 P, 63 K, 648 Ca, 56 Mg y 77 S a la gramínea y de 0 N, 106 P, 80 K, 648 Ca, 63 Mg y 90 S a las franjas de leguminosa.

El establecimiento del pastizal causó un impacto significativo en la abundancia de la macrofauna del suelo. La biomasa de lombrices en la sabana, en el pastizal de gramínea sola y en el de gramínea con leguminosa fue, respectivamente, de 4.78, 22.95 y 51.09 g peso fresco/m² (Decaëns et al. 1994). La ingestión anual de suelo por las lombrices en el sistema *B. decumbens* + *P. phaseoloides* se calculó en 680 Mg suelo/ha (Jiménez et al. 1994).

Muestreo del suelo

En septiembre de 1993 se tomaron al azar, manualmente, cuatro muestras de suelo en cada uno de los tratamientos, los cuales habían sido sometidos a 15 años de pastoreo. Las muestras se tomaron en el horizonte mineral A (0-10 cm) solamente, ya que la MO del suelo del pastizal es más abundante cerca de su superficie y decrece al descender en el perfil del suelo (Rao et al. 1994). Se recogieron además al azar unas 20 heces de lombriz de tierra en el pastizal de 1 ha de *B. decumbens* + *P. phaseoloides*. En el laboratorio, las muestras fueron homogeneizadas y se extrajeron de ellas los restos visibles de raíces. Todas las muestras de suelo se almacenaron secas y su temperatura de secado, 105 °C, se tomó como base de los resultados.

Extracción

Los extractos alcalinos de los suelos se obtuvieron agregando, a 50 g de suelo fino (< 2 mm) secado al aire, 200 ml de NaOH 0.1 M durante 24 h bajo una atmósfera de N₂. Una vez centrifugada la mezcla, el sobrenadante se acidificó hasta pH 2 con HCl 2 M, y luego se centrifugó para separar las fracciones húmica y fúlvica ácidas. Los residuos se dispersaron mediante ultrasonido empleando 200 ml de NaOH 0.5 M

durante 10 minutos, y un desintegrador de tipo sonda (Heat Systems-Ultrasonics, Modelo W 185-F). La cantidad de energía total disipada fue de 270 J/ml. Las suspensiones se centrifugaron y los sobrenadantes se acidificaron hasta pH 2 con HCl 2 M, y se centrifugaron de nuevo para separar por segunda vez las fracciones húmica y fúlvica. A todas las fracciones se les practicó una diálisis extensa. Terminada ésta, las dos fracciones húmicas ácidas se combinaron en una sola, así como las dos fracciones fúlvicas ácidas, se secaron ambas en frío y se analizaron respecto a su contenido de C en un analizador "EL CNS Elementar Vario".

El P contenido en los ácidos húmico y fúlvico correspondió a la suma de las fracciones de P obtenidas con NaOH, es decir, por el método del fraccionamiento secuencial de P según Hedley et al. (1982). El P orgánico soluble en agua y el P inorgánico soluble en agua y en NaHCO₃ (las formas inestables del procedimiento de Hedley et al. 1982) no pudieron ser extraídos, probablemente, con el método aquí indicado, ya que las moléculas muy pequeñas extraídas con NaOH atraviesan el tubo de la diálisis.

Análisis químico del P

El P total del suelo se extrajo mediante la adición en secuencia de H₂SO₄ concentrado, H₂O₂ y ácido fluorhídrico (HF) (Bowman 1988); el P inorgánico se determinó a partir de la extracción en secuencia con H₂SO₄ y HF solamente, y el P orgánico se calculó como la diferencia entre esos dos valores. Los valores del P orgánico son cantidades mínimas, ya que parte de ese P puede ser hidrolizado por el H₂SO₄. Para calcular el P disponible para las plantas se empleó el método Bray II (Olsen y Sommers 1982). El P total

de las fracciones húmica y fúlvica se determinó tras la ignición (550 °C) y la disolución de los residuos en H₂SO₄ 0.1 M; el P inorgánico se midió directamente en los extractos; y el P orgánico de estas fracciones se calculó como la diferencia entre los valores anteriores. En todos estos casos, el P se analizó mediante un método modificado que emplea azul de molibdeno.

Sorción de P inorgánico

La sorción (absorción o adsorción) por el suelo del P inorgánico se determinó agitando 10 g de suelo con 100 ml de agua deionizada que contenían, alternativamente, 4.96, 9.92, 14.88, 19.84 y 24.80 mg/L de P como KH₂PO₄, durante 24 h a temperatura ambiente constante (25±1 °C) y sin ajustar el pH. Tras la centrifugación y la filtración, el P inorgánico se determinó colorimétricamente en el sobrenadante (Olsen y Sommers 1982). La diferencia entre el P inorgánico en solución antes del experimento y después del experimento dio la cantidad de P inorgánico extraído de la solución.

Mediciones de RMN con ³¹P

Una muestra de 150 mg secada en frío se disolvió en 3 cm³ de NaOD 0.5 M en tubos de RMN de 10 mm y se analizó a los 2 días. Se usó un espectrómetro Bruker AM 500 que funcionaba a una frecuencia de 202 MHz, para obtener, una vez recolectadas entre 8,000 y 20,000 imágenes de barrido, los espectros no desacoplados de ¹H. Los espectros se registraron a una temperatura de 20 °C, con un ángulo de impulso de 90°, con un retraso del impulso de 0.2 s, y con un tiempo de adquisición de 0.1 s. En estudios preliminares en que el retraso del impulso fue de 2 s se obtuvo una distribución de las diferentes especies de P que se

equipara a la anterior, aunque la resolución de los espectros obtenida no fue mejor que cuando se trabajó con un retraso de impulso de 0.2 s.

Las mediciones se hicieron con respecto al ácido ortofosfórico al 85%. Los picos fueron asignados según la información obtenida en la literatura (Condrón et al. 1990; Newman y Tate 1980) y las áreas bajo los picos se midieron por integración electrónica. Dado que el ortofosfato orgánico asociado a especies paramagnéticas, como el hierro, no sería detectado por el análisis RMN con ³¹P (Bedrock et al. 1995), los resultados de este trabajo no son cuantitativos, pero pueden usarse para hacer comparaciones; en efecto, el contenido de hierro de la fracción húmica fue comparable en las cuatro muestras de suelo empleadas (ácido húmico: 56-81 g/kg, ácido fúlvico: 1.4-1.9 g/kg).

Resultados

Distribución del C

La cantidad de C orgánico del suelo aumentó desde 22 g/kg en la sabana hasta 26 g/kg en el pastizal, sin leguminosa o con ella (Guggenberger et al. 1995). El contenido de C orgánico de las heces de las lombrices fue de 56 g/kg.

De las cuatro muestras de suelo se extrajeron 330 g/kg de C orgánico

mediante el procedimiento de extracción en secuencia (Cuadro 20-1). La mayor parte de este C fue separado como ácido húmico. Oberson et al. (1995) hicieron extracciones en los mismos suelos mediante el esquema de fraccionamiento de Hedley et al. (1982). La suma de las fracciones de C orgánico soluble, extraídas secuencialmente en agua, en NaHCO₃ y en NaOH, fue de 470 g/kg. Sin embargo, el rendimiento del C orgánico de los extractos alcalinos de Oberson et al. (1995) pudo compararse a la suma del C orgánico de las fracciones húmica y fúlvica de las muestras de este estudio. Estos resultados indicaron que la fracción lábil de P, soluble en NaHCO₃ y en agua, se perdió durante la diálisis.

Concentraciones de P

Los niveles de P total (Cuadro 20-2) aumentaron ligeramente en el orden siguiente:

sabana nativa pastizal de gramínea pastizal de gramínea y leguminosa

(332 mg/kg) (358 mg/kg) <(382 mg/kg)

Estos valores fueron 1.6 veces superiores a los obtenidos mediante la digestión con ácido perclórico (Oberson et al. 1995). Según Olsen y Sommers (1982), la digestión con ácido perclórico puede subestimar el contenido de P en los suelos altamente meteorizados. Esta

Cuadro 20-1. Distribución del carbono entre las fracciones del ácido húmico (AH), del ácido fúlvico (AF) y de la humina en los suelos de Carimagua. La suma de C-AH, C-AF y C-humina es < 1000 g/kg C debido a la pérdida de C durante la centrifugación y, principalmente, a la diálisis de los compuestos de peso molecular bajo.

Muestra de:	Carbono (g/kg C) en la fracción:		
	C-AH	C-AF	C-humina
Sabana nativa	226	87	325
<i>Brachiaria decumbens</i>	248	82	271
<i>B. decumbens</i> + <i>Pueraria phaseoloides</i> (B+P)	239	85	277
Heces de lombrices en B+P	236	80	395

Cuadro 20-2. Concentración de P (mg/kg de suelo) y su distribución en los ácidos húmicos y fúlvicos de los suelos de Carimagua. Los valores se basan en dos repeticiones, $n = 2$; el coeficiente de variación del P en las fracciones individuales fue $< 5\%$; PT = P total en el suelo; P_i = P inorgánico; P_o = P orgánico; P Bray = P extraíble en NH_4F-HCl .

Muestra de:	PT	P_i	P_o	P Bray	P de ácido húmico			P de ácido fúlvico		
					PT	P_o	P_i	PT	P_o	P_i
Sabana nativa	332	144	188	1.3	23.1	18.9	4.9	4.0	2.3	1.7
<i>B. decumbens</i>	358	163	195	1.4	32.9	25.7	7.2	5.7	3.6	2.1
<i>B. decumbens</i> + <i>P. phaseoloides</i> (B+P)	382	188	194	2.2	30.8	24.2	6.6	6.5	4.0	2.5
Heces de lombrices en B+P	592	392	200	n.a. ^a	69.9	60.1	9.8	31.4	0	31.4

a. No analizado.

discrepancia refleja, sin duda, los problemas que surgen cuando se determina el P en los suelos tropicales. La cantidad de P inorgánico fluctuó entre 144 y 188 mg/kg de suelo, mientras que la de P orgánico fue aproximadamente de 190 mg/kg suelo. El método Bray arrojó una cantidad pequeña de P en el suelo de la sabana nativa (1.3 mg/kg suelo) y una cantidad apenas un poco mayor que ésta en el pastizal de la asociación de gramínea y leguminosa.

La mayor parte del P extraíble estaba asociado a los ácidos húmicos. Al establecer los pastizales mejorados, aumentó la cantidad de P total de los ácidos húmico y fúlvico en más de un 40%, si se compara con la obtenida para ellos en la sabana nativa (Cuadro 20-2). Estos valores fueron de dos a cuatro veces superiores en las heces de las lombrices que en el suelo que las circundaba, lo que indica un enriquecimiento notable del P extraíble.

El P orgánico dominó invariablemente al P de los ácidos húmicos y la relación proporcional del P inorgánico en dichos ácidos fue muy alta en las muestras de las heces de las lombrices. En general, la relación proporcional del P inorgánico fue mayor respecto al P del ácido fúlvico que respecto al P

del ácido húmico; en las heces, el P contenido en el ácido fúlvico fue totalmente inorgánico cuando se determinó por los procedimientos húmedos de la química.

Sorción de P

El fraccionamiento del P inorgánico entre la solución y las fases de sorción (Figura 20-1) mostró que el suelo de Carimagua tenía una afinidad por el P inorgánico entre baja e intermedia, según los criterios de

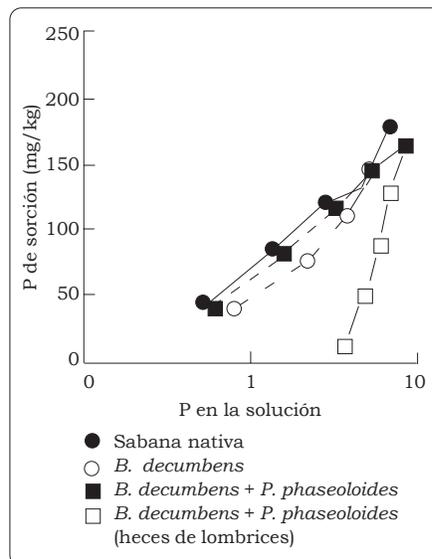


Figura 20-1. Isotermas de sorción de P en los suelos de Carimagua.

Juo y Fox (1977). La MO del suelo superficial pudo haber contribuido a la sorción relativamente baja del P por el suelo. Juo y Fox (1977) reportaron isotermas de sorción similares en la superficie de Ultisoles que se desarrollaron sobre rocas ácidas. La afinidad del suelo por el P inorgánico disminuyó un poco tras el establecimiento de los pastizales. Las heces de las lombrices presentaron una concentración de P inorgánico en equilibrio mucho mayor que el suelo que las circundaba, cuando se añadieron a la solución cantidades pequeñas de P inorgánico. Sin embargo, cuando se aplicó la cantidad más alta posible de P, los valores fueron similares.

Espectroscopía de RMN con ^{31}P

Los espectros de RMN con ^{31}P de los ácidos húmicos y fúlvico que se extrajeron de las muestras de Carimagua (Figuras 20-2 y 20-3) presentaron señales intensas en $\delta = [4.3-5.6]$ ppm, que provenían de monoésteres de ortofosfato, una forma diversa de P que comprende fosfatos de inositol, fosfatos de azúcares y mononucleótidos. La señal en $\delta = 4.3$ ppm puede ser asignada a la fosfocolina. Los diésteres de ortofosfato, por ejemplo los fosfolípidos y el ADN (Newman y Tate 1980), dieron resonancia en $\delta = [0.0-0.2]$ ppm. Las señales separadas de los diésteres obtenidas en $\delta = [1.0-2.0]$ ppm pueden provenir del ácido teicóico, un diéster de ortofosfato que consta de unidades de un azúcar ligadas a grupos fosfato (Condron et al. 1990). Puesto que el ácido teicóico no es un compuesto simple sino uno complejo, se manifiesta en un rango de δ ppm. El pico de señal obtenido en $\delta = 19.2$ ppm procedía de los fosfonatos. Las señales correspondientes al P inorgánico hicieron picos en $\delta = 6.5$ ppm

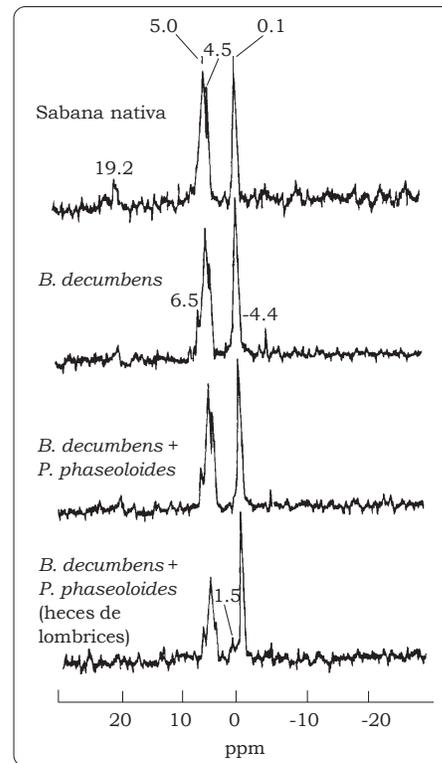


Figura 20-2. Espectros de resonancia magnética nuclear (RMN) con ^{31}P de los ácidos húmicos extraídos de los suelos de Carimagua. El contenido de P en los ácidos húmicos fue el siguiente: sabana nativa, 1146 mg/kg; *B. decumbens*, 1294 mg/kg; *B. decumbens* + *P. phaseoloides*, 1320 mg/kg; heces de las lombrices en *B. decumbens* + *P. phaseoloides*, 2138 mg/kg.

(ortofosfato) y en $\delta = -4.4$ ppm (pirofosfatos). En el Cuadro 20-3 se muestra la distribución de las especies de P mencionadas.

Los datos obtenidos con la química desarrollada en medio húmedo concuerdan con la espectroscopía de RMN con ^{31}P en lo siguiente: las especies de P orgánico dominan los ácidos húmicos (> 94% de toda la intensidad de la señal). El P monoéster constituyó un porcentaje significativo del P de los ácidos húmicos (44% a 59% de la

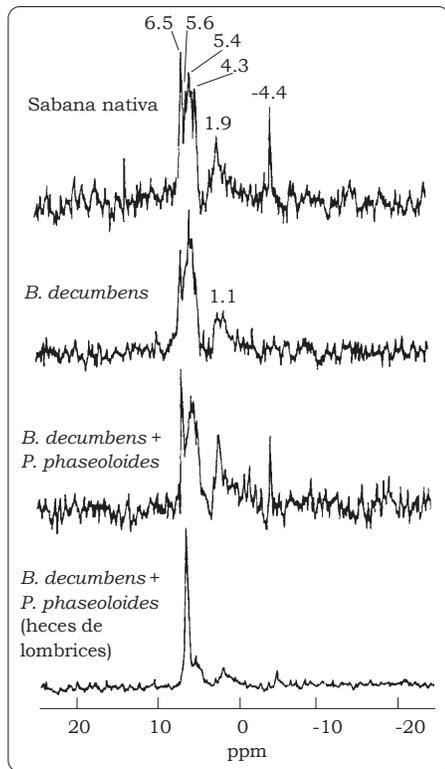


Figura 20-3. Espectros de RMN con ^{31}P de los ácidos fúlvicos extraídos de los suelos de Carimagua. El contenido de P en los ácidos fúlvicos fue el siguiente: sabana nativa, 705 mg/kg; *B. decumbens*, 901 mg/kg; *B. decumbens* + *P. phaseoloides*, 971 mg/kg; heces de las lombrices en *B. decumbens* + *P. phaseoloides*, 2207 mg/kg.

intensidad total de la señal) y disminuyó según el siguiente orden: sabana nativa > pastizal de gramínea = pastizal de gramínea con leguminosa > heces de las lombrices. En cambio, el P diéster aumentó desde un 30% de la intensidad total de la señal hasta un 44% de la misma, en las heces de las lombrices. Por tanto, la relación monoéster:diéster del P disminuyó desde 1.9 (en la sabana nativa) hasta 1.3 y 1.4 (en los dos pastizales introducidos) y hasta 0.9 (en las heces de las lombrices). La relación

proporcional de los fosfonatos fue baja en la sabana nativa y disminuyó progresivamente desde el establecimiento de los pastizales tropicales; no se detectaron fosfonatos en los ácidos húmicos extraídos de las heces de las lombrices.

La participación del P inorgánico fue proporcionalmente mayor en los ácidos fúlvicos (Cuadro 20-2) que en los ácidos húmicos relacionados con ellos. Lo ocurrido con los ácidos húmicos se repitió en los ácidos fúlvicos: una cantidad relativamente más alta de P orgánico se determinó con el análisis de RMN con ^{31}P que con la determinación química húmeda. Los monoésteres dominaron en los ácidos fúlvicos extraídos del suelo que provenían de la sabana nativa, del pastizal de *B. decumbens* y del pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* (54% a 64% de la intensidad total de la señal), mientras que las moléculas de ortofosfato dominaron en los ácidos fúlvicos de las heces de las lombrices (68% de la intensidad total de la señal). En todas las muestras tomadas, sólo se detectaron trazas de P-diéster no perteneciente al ácido teicóico, aunque los ácidos teicóicos representaban una parte proporcionalmente significativa del P de los ácidos fúlvicos. Un porcentaje significativo de P proveniente del ácido teicóico es aceptable, al parecer, ya que la espectroscopía de RMN con ^{13}C mostró que el C de los ácidos fúlvicos corresponde, principalmente, a carbohidratos (70% a 80% de C alquil-O de la intensidad total de la señal; G. Guggenberger, datos sin publicar). La relación [P-monoéster:P-diéster] aumentó desde 2.7 en la sabana nativa hasta 3.0 en el pastizal de gramínea, pero disminuyó a 2.3 en

Cuadro 20-3. Distribución de los compuestos de P (porcentaje del total de la intensidad de la señal) en los ácidos húmicos y fúlvicos de los suelos de Carimagua, tal como la presenta el análisis de RMN con ³¹P (las cifras entre paréntesis indican el punto de salto o cambio químico, en ppm).

Muestra de:	Fosfonato (19.2)	Ortofosfato (6.5)	P-monoéster (4.3-5.6)	P-ácido teicóico (1.0-2.0)	P diéster (0-0.2)	Pirofosfato (-4.4)	P-monoéster: (P-diéster + P-ácido teicóico)
Ácidos húmicos							
Sabana nativa	7	3	59	1	30	tr. ^a	1.9
<i>B. decumbens</i>	3	4	51	3	37	2	1.3
<i>B. decumbens</i> + <i>P. phaseoloides</i> (B+P)	4	3	53	1	38	1	1.4
Heces de lombrices en B+P	-	6	44	6	44	tr.	0.9
Ácidos fúlvicos							
Sabana nativa	-	18	54	20	tr.	8	2.7
<i>B. decumbens</i>	-	15	64	21	tr.	tr.	3.0
<i>B. decumbens</i> + <i>P. phaseoloides</i> (B+P)	-	16	54	24	tr.	6	2.3
Heces de lombrices en B+P	-	68	18	12	tr.	2	1.6

a. Trazas.

el pastizal de gramínea con leguminosa. Las heces de las lombrices presentaron los valores más bajos de esta relación del P.

Discusión

La cantidad de P calculada a partir de los resultados obtenidos indicó que el incremento en las reservas del P total, una vez establecido el pastizal (Cuadro 20-4) fue menor que el P total añadido en forma de fertilizante (103 kg/ha de P en el pastizal de gramínea y 106 kg/ha de P en el pastizal de gramínea asociada con leguminosa). El P que no se pudo contabilizar ascendió a 63 kg/ha en el pastizal de *B. decumbens* y a 30 kg/ha en el pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides*. Las pérdidas de P en el suelo del pastizal de gramínea con leguminosa se atribuyeron al pastoreo (36 kg/ha, Oberson et al. 1995), aunque en el suelo del pastizal de gramínea sola la cantidad de P que se pierde como consecuencia del pastoreo (24 kg/ha, Oberson et al. 1995) fue muy pequeña como para responder por todo el P que no pudo ser cuantificado. En concordancia con Oberson et al. (1995), el movimiento del P orgánico soluble y constituido en partículas desde la superficie del suelo hasta los horizontes más profundos fue, probablemente, el responsable del balance negativo del

P en la superficie del suelo de la parcela de *B. decumbens* en el presente estudio. De este modo, la diferencia entre el pastizal de gramínea sola y el de gramínea asociada con leguminosa se atribuyó a la mayor eficiencia de la leguminosa respecto a la gramínea para extraer el P desde el subsuelo hasta la superficie.

La fuerte interacción entre el ion fosfato y los hidróxidos de Fe y de Al es típica de los Oxisoles y fue responsable de las bajas concentraciones del P disponible para las plantas obtenidas con el método Bray. Como lo reportaron Oberson et al. (1995), el establecimiento de los pastizales mejorados y la concurrente aplicación de P en forma de fertilizante aumentaron la cantidad de P inorgánico fácilmente disponible.

Los resultados obtenidos en este estudio mediante el análisis de RMN con ^{31}P indicaron que las especies de P orgánico solubles en álcali estaban unidas, principalmente, por enlaces estéricos a la MO del suelo, de tal modo que quedaban integradas a esas moléculas orgánicas (Stewart y Tiessen 1987). La mayor parte del P orgánico estaba asociada con los ácidos húmicos (Cuadro 20-2). Sin embargo, tanto los datos obtenidos mediante los análisis químicos y el análisis de RMN con ^{31}P indicaron

Cuadro 20-4. Reservas calculadas (kg/ha) de P total (PT), de P Bray y de las diferentes especies de P asociadas con los ácidos húmicos y fúlvicos en la capa superficial del suelo (0-10 cm) de Carimagua. El P inorgánico incluye a los ortofosfatos y al pirofosfato; el P-diéster incluye al P del ácido teicóico.

Muestra de:	PT	P Bray	P de ácido húmico			P de ácido fúlvico		
			Inorgánico	Mono-éster	Diéster + fosfonato	Inorgánico	Mono-éster	Diéster + fosfonato
Sabana nativa	461	1.8	0.8	19.1	12.4	1.4	3.0	1.1
<i>B. decumbens</i>	501	1.9	2.5	23.6	20.0	0.9	5.4	1.8
<i>B. decumbens</i> + <i>P. phaseoloides</i>	534	3.0	2.1	22.5	18.1	1.5	5.2	2.3

que los ácidos húmicos intensamente dializados y los ácidos fúlvicos, en especial, presentaban contenidos significativos de P inorgánico. Este efecto no es, probablemente, un resultado de la hidrólisis alcalina del P-monoéster y del P-diéster en la solución de NaOH preparada para la espectroscopía de RMN. Newman y Tate (1980) encontraron que los extractos alcalinos pueden almacenarse durante algunos días sin que aparezcan cambios significativos en los espectros; los resultados del presente estudio indicaron solamente cambios menores en la distribución de las especies de P tras una semana de almacenamiento (L. Haumaier, datos sin publicar). Las diferencias detectadas entre los resultados del método químico en medio húmedo y la espectroscopía se debieron, en parte, a las incertidumbres que genera el método químico indirecto en la determinación del P orgánico. Sin embargo, la cantidad de P inorgánico de los extractos analizados mediante RMN con ^{31}P fue siempre menor, proporcionalmente, que la obtenida mediante la química en húmedo, lo que indica un error sistemático. Bedrock et al. (1995) reportaron que las moléculas de ortofosfato inorgánico asociadas con especies paramagnéticas, como el Fe, no son detectadas por la prueba de RMN con ^{31}P .

Bowman y Cole (1978) demostraron que la MO extraíble con NaOH contenía cantidades proporcionalmente altas de P mineral. En varios estudios se ha mostrado que el P inorgánico está ligado a los ácidos fúlvico y húmico mediante puentes catiónicos, como los complejos P-Ca-humato (o -fulvato) (Dormaar 1972) o el P-Fe(Al)-humato (o -fulvato) (Gerke y Hermann 1992). Estos complejos pueden ser lo suficientemente

grandes como para tolerar la diálisis. La degradación y la mineralización de la MO hace disponible el P mineral que se encuentra unido a las moléculas orgánicas (Bowman y Cole 1978).

Se acepta que el P orgánico soluble en NaOH fluctúa, en general, de moderadamente lábil a moderadamente estable (Bowman y Cole 1978). Numerosas investigaciones han mostrado que la espectroscopía de RMN con ^{31}P es muy apropiada para distinguir los compuestos de P que presenten diferentes grados de estabilidad frente a la acción microbiana. Hinedi et al. (1988) encontraron que la fracción de P-diéster puede convertirse con relativa rapidez en P inorgánico en suelos favorables, mientras que la de P-monoéster es mucho más estable. De este modo, el descenso en la tasa P-monoéster:P-diéster encontrada en los ácidos húmicos sugiere que los niveles de P orgánico lábil aumentan tras el establecimiento de un pastizal tropical. Hay evidencias que prueban que los productos derivados de la acción microbiana contribuyen, de modo importante, a la cantidad de P diéster, incluyendo los ácidos teicóicos (Condron et al. 1990). Tate y Newman (1982) encontraron una fuerte correlación entre el P diéster y varios índices obtenidos a partir de la biomasa microbiana. Según estos mismos autores, los fosfonatos pueden contribuir también a las concentraciones del P orgánico lábil derivado de la actividad microbiana.

Las relaciones [P diéster:P monoéster] encontradas en los ácidos húmicos (1-3:1) fueron más bajas que las referenciadas en la literatura para los extractos alcalinos (4-20:1) (Condron et al. 1990; Hawkes et al. 1984; Zech et al. 1987); esto indica que las especies de P orgánico lábil enriquecían los

ácidos húmicos de los suelos de Carimagua. Estas elevadas concentraciones de especies de P orgánico lábil asociadas a ácidos húmicos entran en conflicto con la mayor parte de los hallazgos anteriores, en los que el P orgánico de los ácidos húmicos se consideró el reflejo de la larga y lenta transformación que experimenta el P (Bowman y Cole 1978). Ahora bien, según Ball-Coelho et al. (1983), cualquier asignación que se haga ordinariamente a la estabilidad del P no refleja, necesariamente, los procesos que se desarrollan en el campo; además, Tiessen et al. (1992) mostraron, en los suelos cercanos a Brasilia, que la fracción de P orgánico soluble en NaOH reflejó los cambios globales experimentados por la MO del suelo y por los niveles de P orgánico cuando se modificó el uso dado a la tierra. La fracción de P orgánico encontrada en los ácidos húmicos era representativa de la fracción de P orgánico alcalino-soluble determinada por Oberson et al. (1995), ya que los ácidos húmicos de los suelos de Carimagua contenían 90% del total del P orgánico alcalino-soluble (Cuadro 20-2). Los mismos autores concluyeron que se debe ajustar la interpretación actual del P orgánico alcalino-soluble a las condiciones tropicales, porque esta fracción reacciona, en períodos cortos de tiempo, ante los cambios que ocurren en el uso de la tierra.

A diferencia de lo ocurrido en la relación [P monoéster:P diéster] de los ácidos húmicos, esta clase de relación no mostró, en los ácidos fúlvicos, una tendencia definida cuando cambió el uso de la tierra. Es más, la relación [P monoéster:P diéster] de los ácidos fúlvicos fue mayor que la correspondiente de los ácidos húmicos, al menos en las fracciones extraídas del suelo

cubierto con pastizales mejorados. Estos resultados sugieren que el P orgánico de los ácidos fúlvicos es más estable, lo que concuerda, a su vez, con la medida más alta de la relación [C:P orgánico] que se halló en los ácidos fúlvicos. En los ácidos húmicos, la relación [C:P orgánico] fue de 225:1 (sabana nativa), 200:1 (*B. decumbens*) y 220:1 (*B. decumbens* + *P. phaseoloides*), y el valor de esta relación correspondiente a los ácidos fúlvicos fue de 620:1 (sabana nativa), 450:1 (*B. decumbens*) y 430:1 (*B. decumbens* + *P. phaseoloides*). El P se mineraliza cuando la relación [C:P orgánico] es igual a 22 o menor que este valor, según Dalal (1977), y la inmovilización del P inorgánico ocurre cuando esa relación es igual a 300 o es mayor que este valor. Ahora bien, Oberson et al. (1995) pusieron en duda las tasas críticas de la relación [C:P orgánico] empleadas y sugieren su revisión para adaptarlas a las condiciones encontradas en los suelos tropicales.

El P que se encuentra en los grupos fosfonato y diéster, en particular (incluyendo aquí el P del ácido teicóico) podría suministrar rápidamente, si se mineraliza, el P inorgánico disponible para las plantas (Tate y Newman 1982). El cálculo de la reserva de las diferentes fracciones de P en el suelo superficial (0 a 10 cm) demostró que las reservas de P-diéster lábil y de P fosfonado que se asocian con los ácidos húmicos excedieron con creces la reserva del P disponible para las plantas (Bray P; Cuadro 20-4). Las reservas de P orgánico lábil asociadas con los ácidos fúlvicos fueron similares a las obtenidas por el método Bray. El manejo del pastizal de gramínea sola o asociada con leguminosa, junto con una aplicación de fertilizante, incrementó ligeramente la cantidad

del P determinado por el método Bray y causó un incremento significativo en las reservas de las especies lábiles de P orgánico. Este resultado se debió, principalmente, a una relación proporcional más alta del P-diéster en los extractos.

Es difícil establecer, empleando solamente los datos de la RMN con ^{31}P , si una reserva grande de P orgánico fácilmente disponible pueda atribuirse al aumento de la actividad microbiana y a tasas de reciclaje altas o, en cambio, a una acumulación de P orgánico lábil debida a una actividad microbiana limitada. Condrón et al. (1990) y Hawkes et al. (1984), por ejemplo, informaron que el descenso de la MO asociado con el cultivo de pastizales en los suelos de Europa y Canadá coincidía con una pérdida constante de P-diéster. Ahora bien, las relaciones proporcionalmente más altas de P-diéster y de fosfonatos se han encontrado en suelos hidromórficos, los cuales presentan una actividad microbiana reducida (Condrón et al. 1990; Zech et al. 1987). Por consiguiente, los resultados obtenidos mediante el análisis de RMN con ^{31}P en el presente estudio deberían relacionarse con otros estudios realizados en los suelos de Carimagua.

Oberson et al. (1995) aportaron pruebas evidentes de que, combinando una aplicación baja de fertilizantes con el establecimiento de un pastizal mejorado, se modificaban los parámetros químicos del suelo y se favorecía su actividad biológica. Estos autores concluyeron que el P orgánico de los residuos vegetales y de las deposiciones del ganado fue reciclado con más eficiencia en los pastizales mejorados que en la sabana nativa, habida cuenta de la actividad relativamente alta de la fosfatasa y del alto valor de las

reservas de P encontradas. Asimismo, la concentración y la distribución de los carbohidratos y de la lignina en los agregados de diferente tamaño indicaron que la MO estaba más disponible para las bacterias, como fuente de C y de energía, en los pastizales que en la sabana nativa. Guggenberger et al. (1995) y Rao et al. (1994) encontraron tasas potenciales crecientes de mineralización del N en el pastizal cubierto con gramínea y leguminosa. Se sugiere, por tanto, que la concentración más alta, con respecto a la de la sabana nativa, de las especies de P orgánico lábil encontradas en los pastizales mejorados en el presente estudio indica que la situación nutricional de las poblaciones microbianas y de la macrofauna del suelo han mejorado y que se intensificaron, por ello, el ciclo de los nutrientes y el de la MO del suelo.

Los resultados de este estudio mostraron también que la actividad de las lombrices de tierra tuvo un fuerte efecto en la disponibilidad del P en los Oxisoles estudiados, y pudo haber causado un efecto mayor al aumentar las reservas del P activo. La biomasa debida a las lombrices en el pastizal de gramínea con leguminosa fue dos veces superior a la encontrada en el pastizal de gramínea sola, la cual fue, por su parte, cinco veces mayor que la registrada en la sabana nativa (Decaëns et al. 1994). En las heces de las lombrices se detectó menor afinidad por el P inorgánico (experimento de sorción) que en el suelo que las circundaba, lo que sugiere una disponibilidad más alta de P en las heces. Asimismo, la concentración del P extraíble con álcali fue mucho mayor en las heces que en el suelo testigo, destacándose más en esto las especies de P orgánico lábil de los ácidos húmicos. Lavelle y Martin (1992) reportaron

también un aumento en la disponibilidad de P a corto plazo, gracias a la actividad de las lombrices.

Las heces de las lombrices que componen las comunidades de la sabana neotropical son estructuras resistentes (Lavelle y Martin 1992). La acumulación de las reservas de P orgánico lábil se debió a su estabilización física en el interior de las heces, puesto que la inclusión física de un material orgánico en microagregados, a los cuales los microorganismos no tienen acceso, es el principal control ejercido sobre los procesos de descomposición en los que intervienen las bacterias (van Veen y Kuikman 1990). Lavelle y Martin (1992) señalaron que esta estabilización física de la MO del suelo en las estructuras compactas de las heces de las lombrices es una fase intermedia porque, a largo plazo, la actividad de las lombrices tiende a acelerar el ciclo de la MO y de los nutrientes asociados con ella, proceso en que gran parte de esta MO se halla en forma activa más que en forma pasiva.

En las heces de las lombrices, los fulvatos son elementos constitutivos importantes para la sorción de P, dado que se han hallado concentraciones altas de P inorgánico en los ácidos fúlvicos. Lavelle y Martin (1992) encontraron que el P inorgánico intercambiable era más abundante en los suelos ingeridos por las lombrices que en aquéllos que no lo fueron. Probablemente, el P inorgánico unido a los ácidos fúlvicos está más disponible que el que ha sido fijado por los óxidos e hidróxidos de Fe y Al.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Tanja Gonter por los análisis químicos en húmedo

del P y a Iris Zimmermann por la preparación de los extractos alcalinos. Están también altamente agradecidos con Astrid Oberson por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito.

Referencias

- Ball-Coelho B; Salcedo H; Tiessen H; Stewart JWB. 1993. Short- and long-term phosphorus dynamics in a fertilized ultisol under sugarcane. *Soil Sci Soc Am J* 57:1027-1034.
- Bedrock CN; Cheshire MV; Chudek JA; Fraser AR; Goodman BA; Shand CA. 1995. Effect of pH on precipitation of humic acid from peat and mineral soils on the distribution of phosphorus forms in humic and fulvic acid fractions. *Commun Soil Sci Plant Anal* 26:1411-1425.
- Bowman RA. 1988. A rapid method to determine total phosphorus in soils. *Soil Sci Soc Am J* 52:1301-1304.
- Bowman RA; Cole CV. 1978. An exploratory method for fractionation of organic phosphorus from grassland soils. *Soil Sci* 125:95-101.
- Condron LM; Frossard E; Tiessen H; Newman RH; Stewart JWB. 1990. Chemical nature of organic phosphorus in cultivated and uncultivated soils under different environmental conditions. *J Soil Sci* 41:41-50.
- Dalal RC. 1977. Soil organic phosphorus. *Adv Agron* 29:83-117.
- 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.
- Dormaar JF. 1972. Seasonal patterns of soil organic phosphorus. *Can J Soil Sci* 52:107-112.

- Gerke J; Hermann R. 1992. Adsorption of orthophosphate to humic-Fe-complexes and to amorphous Fe-oxides. *Z Pflanzenernaehr Bodenkd* 155:233-236.
- Guggenberger G; Zech W; Thomas RJ. 1995. Lignin and carbohydrate alteration in particle-size separates of an Oxisol under tropical pastures following native savanna. *Soil Biol Biochem* 27:1629-1638.
- Guggenberger G; Haumaier L; Thomas RJ; Zech W. 1996. Assessing the organic phosphorus status of an Oxisol under tropical pastures following native savanna using ³¹P NMR spectroscopy. *Biol Fertil Soils* 23:332-339.
- Hawkes GE; Powlson DS; Randall EW; Tate KR. 1984. A ³¹P nuclear magnetic resonance study of the phosphorus species in soils from long continued field experiments. *J Soil Sci* 35:35-45.
- Hedley MJ; Stewart JWB; Chauhan BS. 1982. Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. *Soil Sci Soc Am J* 46:970-976.
- Hinedi ZR; Chang AC; Lee RWK. 1988. Mineralization of phosphorus in sludge-amended soils monitored by phosphorus-31-nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Soil Sci Soc Am J* 52:1593-1596.
- Jiménez JJ; Decaëns T; Moreno AG; Rossi J.-P.; Lavelle P. 1994. Dynamics and short-term effects of earthworms in natural and managed savannas of the eastern plains of Colombia. CIAT Report, Cali, Colombia.
- Juo ASR; Fox RL. 1977. Phosphate sorption characteristics of some bench-mark soils of West Africa. *Soil Sci* 124:370-376.
- Lavelle P; Martin A. 1992. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. *Soil Biol Biochem* 24:1491-1498.
- Newman RH; Tate KR. 1980. Soil phosphorus characterization by ³¹P nuclear magnetic resonance. *Commun Soil Sci Plant Anal* 11:835-842.
- Oberson A; Friesen DK; Tiessen H; Moir JO; Borrero G. 1995. Phosphorus transformations in improved pastures. En: CIAT, ed. *Tropical lowlands program annual report 1994. Documento de trabajo no. 148.* CIAT, Cali, Colombia. p 182-187.
- Olsen SR; Sommers LE. 1982. Phosphorus. En: Page AL; Miller RH; Keeney DR, eds. *Methods of soil analysis, Part 2. 2a. ed.* ASA-SSSA, Madison, WI, Estados Unidos. p 404-430.
- Rao IM; Ayarza MA; Thomas RJ. 1994. The use of carbon isotope ratios to evaluate legume contribution to soil enhancement in tropical pastures. *Plant Soil* 162:177-182.
- Stewart JWB; Tiessen H. 1987. Dynamics of soil organic phosphorus. *Biogeochemistry* 4:41-60.
- Tate KR; Newman RH. 1982. Phosphorus fractions of a climosequence of soils in New Zealand tussock grassland. *Soil Biol Biochem* 14:191-196.
- Tiessen H; Salcedo IH; Sampaio EVSB. 1992. Nutrient and soil organic matter dynamics under shifting cultivation in semi-arid northeastern Brazil. *Agric Ecosyst Environ* 38:139-151.

Thomas RJ; Fisher MJ; Ayarza MA; Sanz JI. 1995. The role of forage grasses and legumes in maintaining the productivity of acid soils in Latin America. En: Lal R; Stewart BA, eds. Soil management: experimental basis for sustainability and environmental quality. Lewis Publishers, Boca Ratón, FL, Estados Unidos. p 61-83.

Van Veen JA; Kuikman PJ. 1990. Soil structural aspects of decomposition of organic matter by micro-organisms. *Biogeochemistry* 11:213-233.

Zech W; Alt HG; Haumaier L; Blasek R. 1987. Characterization of phosphorus fractions in mountain soils of the Bavarian Alps by ³¹P NMR spectroscopy. *Z Pflanzenernaehr Bodenkd* 150:119-123.

CAPÍTULO 21

Alteración de la Lignina y de los Carbohidratos en los Agregados de un Oxisol, en Pastizales Tropicales Derivados de la Sabana Nativa¹

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

Resumen

Los pastizales mejorados establecidos en los suelos ácidos de las sabanas tropicales pueden incrementar tanto el contenido de la materia orgánica (MO) como la fertilidad de un suelo. El objetivo de este estudio fue seguir los cambios cuantitativos y cualitativos de la MO asociada a las fracciones de arenas, de limos y de arcillas en los suelos de las sabanas isohipertérmicas de Colombia, después de establecer en ellos pastizales de gramínea sola (*Brachiaria decumbens*) y pastizales de gramínea con leguminosa (*B. decumbens* + *Pueraria phaseoloides*). Se investigaron, asimismo, las heces de las lombrices anécicas y endo-anécicas provenientes del pastizal que contenía la leguminosa. Se determinaron el C, el N, los fenoles derivados de la lignina (oxidación alcalina con CuO) y los carbohidratos (hidrólisis ácida con

ácido trifluoroacético 4 M), en el suelo total y en sus agregados.

El contenido de C se incrementó, desde la sabana hasta el pastizal con leguminosa, en el siguiente orden (en g/kg de fracción de suelo): en arenas (1.6 a 3.3) < en limos (25.8 a 32.1) < en arcillas (38.8 a 43.0); además, la relación C:N disminuyó en el mismo orden. Después de 15 años contados desde la introducción del pastizal, la cantidad de C se incrementó, respecto a los valores obtenidos en la sabana nativa, en los siguientes factores: 2 (fracción de arenas), 1.3 (fracción de limos) y 1.1 (fracción de arcillas). El descenso observado en la producción de compuestos de oxidación de CuO de tipo fenólico y el incremento en la oxidación de la cadena lateral de la lignina remanente indicaron que hay una alteración progresiva de la lignina relacionada con la disminución en el tamaño de las partículas del suelo. En el suelo de la sabana se encontró una cantidad menor de fragmentos intactos de lignina que en el suelo de los dos tipos de pastizal. Los factores de enriquecimiento, $E = (\text{mg/kg de suelo del pastizal} / \text{mg/kg de suelo de la sabana})$, de los fenoles derivados de la lignina tras el establecimiento de los pastizales de *B. decumbens* y *B. decumbens* +

1. Publicado en *Soil Biology and Biochemistry* 27, p 1629-1638, por Guggenberger et al. Copyright © 1995 de Elsevier. Impreso con permiso de la casa editorial.

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

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

P. phaseoloides fueron, respectivamente, 3.9 y 2.7, 4.3 y 2.4 y 2.6 y 2.6 para las respectivas fracciones de arenas, de limos y de arcillas. La MO asociada con las arcillas tenía azúcares derivados de la actividad microbiana, mientras que los azúcares encontrados en la MO asociada con las arenas provenían de las plantas. La MO asociada con la fracción de limos presentó, por otro lado, concentraciones bajas de ambas clases de azúcar. El establecimiento del pastizal de gramínea y del que tiene leguminosa incrementó, respectivamente, la cantidad de azúcares fácilmente degradables en los siguientes factores: 3.0 y 3.5 (en la fracción de arenas), 1.9 y 1.3 (en la fracción de limos) y 1.1 y 1.1 (en la fracción de arcillas). La distribución de la MO en los agregados del suelo sugiere que hubo, tras la introducción de los pastizales, un aumento en la cantidad de la macro-MO no protegida. Al mismo tiempo, las trazas de lignina y de carbohidratos indicaron niveles bastante altos de MO vegetal sin descomponer, en especial en la fracción de arenas. Se concluyó que el aumento de esta fracción de la MO tiene efectos benéficos en el ciclo interno del N, en lo que concierne a la mineralización e inmovilización de éste. En comparación con el suelo que la circunda, las heces de las lombrices se caracterizaron por un enriquecimiento muy grande, en la fracción arenosa, en C, en lignina y en azúcares derivados de las plantas. Estos resultados sugieren que la hojarasca fresca se incorpora, de manera notoria, a la parte mineral del suelo (efecto anécico), que los procesos de descomposición adoptan un ritmo lento en las heces, y que se desarrolla una reserva de MO en el suelo que, aunque relativamente lábil, está protegida físicamente en las heces.

Palabras clave: agregados, heces, lombrices, materia orgánica del suelo, nitrógeno, pastizales, suelos de sabana

Introducción

La materia orgánica (MO) del suelo se compone de un variado conjunto de residuos vegetales, animales y microbianos, en todos los estados posibles de descomposición debido a la compleja interacción de los procesos biológicos, químicos y físicos que se desarrollan en el suelo (Swift et al. 1979). Por cuestiones de análisis funcional, en la MO del suelo se clasifican unas pocas entidades, y las diferentes tasas de descomposición de dicha MO se interpretan conceptualmente como modelos matemáticos que consideran la cinética de los diferentes compartimentos (Jenkinson y Rayner 1977; Parton et al. 1987).

Los cambios en las prácticas agrícolas de manejo de los cultivos influyen en la cantidad de la MO presente en el suelo y en su tasa de descomposición. En las revisiones de literatura realizadas, se halló la sugerencia de que la pérdida de MO que sigue a la tala del bosque tropical y a su conversión en pastizal fluctúa entre un 20% y un 50% (Bouwman 1990; Sombroek et al. 1993). Las prácticas relacionadas con el uso dado a la tierra afectan también la distribución de la MO del suelo entre su fracción lábil y su fracción estable (Cambardella y Elliott 1992; Christensen 1992; Tiessen y Stewart 1983). Las labores del cultivo disminuyen, de manera mucho más notoria, la cantidad de MO en el suelo, en especial en la fracción lábil. La eliminación de esta fracción lábil y el enriquecimiento relativo en materiales biológicamente resistentes, conduce a un suministro

menor de nutrientes de tipo orgánico, en especial los de N y los de P. La reducción en la fertilidad del suelo asociada con la situación anterior es, probablemente, mayor que la hallada cuando se compara la MO total de un suelo virgen y de otro cultivado (Tiessen y Stewart 1983).

Los pastizales son un sistema de uso de la tierra que se ha extendido enormemente tras la deforestación de los ecosistemas tropicales y la siembra en sus suelos de cultivos introducidos (Sombroek et al. 1993). Hay indicios de que el establecimiento de pastizales en suelos de fertilidad baja, como los de las sabanas ácidas, y en especial cuando se emplean especies que producen niveles altos de biomasa radicular, pueden aumentar la cantidad de MO y mejorar la fertilidad del suelo (Serrão et al. 1979; Sombroek et al. 1993; Thomas et al. 1995). Estos pastizales tropicales se basan, a menudo, en mezclas de gramíneas y leguminosas forrajeras. Rao et al. (1994) emplearon la relación de isótopos del C para evaluar la contribución de las leguminosas al mejoramiento de la calidad del suelo. Estos autores demostraron que la creciente contribución de MO derivada de las leguminosas está ligada a un incremento de la fertilidad del suelo, como lo indica el aumento de las tasas potenciales de mineralización del N.

El fraccionamiento del suelo según el tamaño de sus agregados (arenas, limos y arcillas) genera fracciones órgano-minerales cuyas propiedades se diferencian mucho de las que caracterizan el ciclo de la MO (Anderson y Paul 1984; Tiessen y Stewart 1983). Algunos estudios han demostrado que la MO del suelo asociada a la fracción de arenas es importante en los ciclos a corto plazo de la MO, mientras que la fracción de

arcillas domina en los de plazo intermedio, y la de limos participa en los de largo plazo (Christensen 1992). Guggenberger et al. (1994) demostraron la utilidad de la oxidación de CuO de tipo alcalino y de la hidrólisis ácida para determinar, respectivamente, la alteración de la lignina y de los carbohidratos, y esto desde los agregados más gruesos hasta los más finos y después de un cambio en el sistema de uso de la tierra.

El objetivo de este estudio fue seguir los cambios cuantitativos y cualitativos de la MO del suelo en el horizonte A de un Oxisol, después del establecimiento de un pastizal de gramíneas introducidas en un área de sabana nativa. Se empleó la separación de los agregados según su tamaño para calcular la cantidad de MO libre en el suelo en partículas (en la fracción de arenas) y la de MO estabilizada por la asociación con las fracciones de limos y de arcillas. Se emplearon la oxidación del CuO de tipo alcalino y la hidrólisis de los carbohidratos con ácido trifluoroacético (ATF) para detectar la alteración de la lignina y de los carbohidratos. Los datos se discutieron respecto a la disponibilidad del C y a los efectos que puede ejercer el fenómeno estudiado en el ciclo del N del suelo.

Materiales y Métodos

Descripción del sitio

El área del estudio se encuentra en el Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias (CNIA) Carimagua (4°37' N, 71°19' O, 175 msnm), en Colombia. La temperatura media anual es de 26 °C y la precipitación media anual es de unos 2200 mm, que se distribuyen desde abril hasta diciembre. El área es representativa

de las sabanas isohipertérmicas bien drenadas, donde predominan los Oxisoles de fertilidad baja. Estos suelos se caracterizan por un pH bajo (4.5, en agua), 96% de saturación de Al, y cantidades pequeñas de cationes intercambiables, como los de Ca, Mg y K (Lascano y Estrada 1989). Los factores que contribuyen a la escasa fertilidad de estos suelos ácidos y los efectos que causan en el crecimiento de las plantas son complejos; entre ellos figuran la toxicidad debida al Al, los niveles bajos de P disponible, y las tasas bajas de mineralización del N (Rao et al. 1993).

En 1978 se sembraron tanto la gramínea tropical *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk como la leguminosa *Pueraria phaseoloides* CIAT 9900 (kudzú), sola o en asociación, en un terreno donde antes había sólo vegetación de sabana. Ambas especies están bien adaptadas a las condiciones de los suelos ácidos. Se aplicaron las siguientes dosis de fertilizante (kg/ha) durante 15 años (1978-1993) en los pastizales establecidos: 0 N, 103 P, 63 K, 648 Ca, 56 Mg y 77 S en el de gramínea sola, y 0 N, 106 P, 80 K, 648 Ca, 63 Mg y 90 S en el de gramínea asociada con la leguminosa. La caracterización de las variables físicas y químicas (por ejemplo, la textura, los óxidos e hidróxidos de Al o de Fe) del suelo confirmaron que el origen de éste era similar en todos los tratamientos.

El establecimiento del pastizal introducido ejerció un efecto significativo en la abundancia de la macrofauna del suelo. La biomasa de lombrices en la sabana nativa, en el pastizal de gramínea sola y en el pastizal en que se asocian gramínea y leguminosa fueron, respectivamente, 4.78, 22.95 y 51.09 g PF/m², respectivamente (Decaens et al. 1994). J.J. Jiménez

estimó una ingestión de 680 Mg suelo/ha en el pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides*. Las especies de lombriz de tierra que predominaron fueron *Martiodrilus* sp., de tipo anécico, y *Andiorrhinus* sp., que es endo-anécica, ambas pertenecientes a la familia Glossoscolecidae.

Muestreo del suelo

En 1993 y tras 15 años de pastoreo, se tomaron muestras del suelo en la sabana nativa, en el pastizal de gramínea y en el de gramínea con leguminosa. En cada tratamiento se extrajeron, manualmente, cuatro muestras al azar. Se tomaron muestras solamente del horizonte mineral A, puesto que el contenido de C del pastizal era muy alto en la superficie del suelo y descendía gradualmente según la profundidad. Rao et al. (1994) informaron que el C derivado del pastizal introducido constituía el 29% del C orgánico en el intervalo de 0 a 2 cm de profundidad y menos del 7% en los horizontes inferiores. Por tanto, se esperaba obtener diferencias significativas en la distribución y en la composición del C orgánico solamente en la superficie del suelo. Los cambios que se puedan presentar a través del perfil del suelo, especialmente los más sutiles en los horizontes profundos, pueden tardar décadas y aun siglos en desarrollarse totalmente.

Se tomaron también muestras de las heces depositadas por las lombrices en la superficie del pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides*, en el que había gran cantidad de heces de tamaño considerable (2 a 8 cm Ø). Se recogieron al azar 20 heces superficiales en la parcela de 1 ha. Las muestras se llevaron al laboratorio en donde se secaron al aire, se tamizaron a una trama de

2 mm y, finalmente, se volvieron a secar a 40 °C durante 5 días. Los resultados obtenidos en los análisis químicos se calcularon a partir de muestras que se habían secado a 105 °C.

Aislamiento de las partículas del suelo según su tamaño

La separación de las partículas de suelo por tamaños se realizó por triplicado en un material < 2 mm, según el método de Christensen (1985); las raíces visibles se retiraron antes del fraccionamiento. Empleando un desintegrador ("Heat Systems-Ultrasonics", Modelo W 185-F) se dispersaron mediante ultrasonido 30 g de suelo en 150 ml de agua. La energía total disipada fue de 1500 J/ml. Las fracciones de arcillas (< 2 µm) y de limos (2-20 µm) se separaron por sedimentación gravitacional en agua y el sedimento obtenido, tras el aislamiento de las arcillas y los limos, constituyó la fracción de arenas (20-2000 µm). Los resultados del estudio se expresan en materiales secados a 40 °C. Antes del análisis, la fracción de arenas se molió (a < 20 µm).

Análisis químicos

Los contenidos totales de C y de N del suelo y de cada una de las fracciones se determinaron con un analizador de combustión seca ("Elementary Vario EL C:N Analyzer"). Los coeficientes de variación entre las repeticiones de los análisis fueron de ± 2%.

La cantidad y el estado de descomposición oxidativa de la lignina en el suelo y en las fracciones del suelo se calcularon mediante el sistema de parámetros de la lignina obtenidos de la oxidación alcalina de CuO (Ertel y Hedges 1984; Kögel-Knabner et al. 1991). El CuO se

empleó para oxidar muestras de [100(arcilla) – 1000(arena)] mg junto con NaOH 2 M durante 2 h, a 170 °C bajo una atmósfera de N₂ (Hedges y Ertel 1982). Los productos fenólicos de la oxidación de CuO fueron analizados mediante cromatografía de gas capilar (a lo largo de una columna de sílice fundido OV-1) obteniendo derivados del trimetil-silil, en un aparato HP 5890 equipado con un detector FID ("Flame Ionization Detector"). El ácido fenilacético se empleó como estándar de control interno.

La suma de las unidades de vanililo (V), siringilo (S) y cinamilo (C) (V+S+C) se tomó como un indicador de la cantidad de residuos intactos de lignina. No se calculó la cantidad de lignina dentro de las muestras porque la cantidad de fenoles que rinde la lignina difiere según las especies vegetales (Sarkanen y Ludwig 1971) y porque no existe, además, una forma independiente de calcular la cantidad de lignina contenida en la MO del suelo (Kögel-Knabner et al. 1991). En cambio, fue más oportuno usar los rendimientos brutos de modo comparativo. Se consideraron las relaciones ácido-aldehído de las unidades de vanililo (ac/al)_v y siringilo (ac/al)_s para establecer el grado de oxidación de la cadena restante de lignina debido a las bacterias. El coeficiente de variación obtenido en la determinación de un fenol a nivel individual fue de 8% y de 6% para las tasas de (ac/al)_v y (ac/al)_s que se calcularon (Kögel-Knabner et al. 1991).

La concentración y la composición de los carbohidratos se determinaron mediante el análisis de los monómeros de azúcar liberados en la hidrólisis ácida. Se hidrolizaron muestras de 100 mg (arcillas) – 1000 mg (arenas) con ácido trifluoroacético (ATF) a 100 °C

durante 4 h bajo una atmósfera enriquecida con N_2 . Los monosacáridos liberados se separaron de los residuos húmicos y de los cationes con C activo (Charcoal) y con resina Dowex 50, respectivamente (Boas 1953). La derivación de los azúcares incluye, también, la oximación con O-metilhidroxilamina y la siliación con bis-trimetilsilil-trifluoroacetamida (Andrews 1989). Los monómeros de los azúcares se analizaron en un cromatógrafo de gas HP 5890 equipado con una columna de sílice fundida HP-5 y un detector selectivo de masa HP 5971A. La cuantificación se logró mediante la integración del área bajo los picos de la respuesta de los fragmentos de masa de características selectas, empleando el 1,3-difenoxibenceno como elemento estándar de control interno. El coeficiente de variación en los análisis de los monosacáridos osciló entre el 1% y el 17% (J. Hejzlar, com. pers.).

Puesto que los carbohidratos cristalinos (la celulosa) no son digeridos por el ATF, los azúcares monoméricos liberados por la hidrólisis ácida provinieron de la hemicelulosa de las plantas y de los metabolitos de origen microbiano. Los polisacáridos encontrados en las células vegetales se caracterizan por presentar una relación alta, proporcionalmente, de las pentosas (azúcares con cinco átomos de C) arabinosa y xylosa, mientras que las poblaciones microbianas sintetizan, principalmente, las hexosas (seis átomos de C) galactosa y manosa, los oxiazúcares ramnosa y fucosa y otros azúcares menores (Moers et al. 1990). La cantidad proporcional de carbohidratos derivados de las plantas y de la actividad microbiana pueden calcularse a partir de la relación molar simple de los monómeros del azúcar. Oades (1984) estableció que la relación

galactosa+manosa/
arabinosa+xylosa $[(G+M)/(A+X)]$ es baja (< 0.5) en el caso de los carbohidratos derivados de las plantas y alta (> 2.0) en el caso de los polisacáridos bacterianos. Murayama (1984) usó la relación creciente ramnosa+fucosa/
arabinosa+xylosa $[(R+F)/(A+X)]$ para investigar la síntesis de los carbohidratos bacterianos durante la descomposición de la paja.

Resultados

Carbono y nitrógeno

La cantidad de sólidos del suelo obtenidos por dispersión ultrasónica y sedimentación gravitacional varió desde 973 hasta 999 g/kg de suelo total (Cuadro 21-1). No hubo diferencias significativas entre los tratamientos en la fracción de arenas; por su parte, el suelo de los dos pastizales introducidos tenía un contenido menor de limos y mayor de arcillas que el de la sabana nativa. La textura global de los suelos indicó, en términos de peso, que éstos eran comparables. Las heces de las lombrices presentaban mayor contenido de partículas de la fracción de limos que de la de arcillas.

La cantidad de C total del suelo de sabana fue de 22.6 g/kg de suelo. El establecimiento del pastizal introducido de gramínea sola aumentó esta cantidad de C hasta 26.6 g/kg de suelo y el de gramínea con leguminosa hasta 26.0 g/kg de suelo. La mayor cantidad de C se registró, sin embargo, en las heces de las lombrices (56.3 g/kg) recolectadas en el pastizal de gramínea con leguminosa. La cantidad de C en la fracción de arenas fue

Cuadro 21-1. Peso seco (g/kg de suelo total) de los agregados del suelo aislados de las muestras de suelo del horizonte A. Las diferencias marcadas en cada valor corresponden al error estándar de las diferencias entre las medias ($n = 3$).

Parcela o muestra	Arenas (20-2000 μm)	Limos (2-20 μm)	Arcillas ($< 2 \mu\text{m}$)	Suma de las fracciones
Sabana nativa	418 \pm 1	167 \pm 10	394 \pm 4	979 \pm 7
<i>Brachiaria decumbens</i>	416 \pm 3	152 \pm 1	408 \pm 5	977 \pm 8
<i>B. decumbens</i> + <i>Pueraria phaseoloides</i> (B+P)	406 \pm 23	159 \pm 4	406 \pm 4	973 \pm 9
Heces de lombriz en B+P	415 \pm 4	272 \pm 5	313 \pm 5	999 \pm 14

extremadamente baja, excepto en las heces de las lombrices (Cuadro 21-2). Por consiguiente, aunque la fracción de arenas representaba más del 40% de la masa de suelo, sólo una pequeña proporción del C total estaba asociada a dicha fracción (3.4% en la sabana nativa), es decir, correspondía a la MO del suelo en forma de partículas. Sin embargo, la MO del suelo asociada a la fracción de arenas presentó el mayor aumento relativo en los pastizales de gramínea sola y de gramínea con leguminosa. Hubo también, al parecer, una respuesta positiva de la actividad de cultivo respecto al C total en las fracciones de limos y de arcillas. La concentración de C alcanzó su valor máximo en la fracción arcillosa del suelo que provenía ya sea de la sabana, del pastizal de gramínea sola

o del pastizal de gramínea con leguminosa; en las heces, en cambio, ese valor máximo se registró en la fracción de limos.

Lignina

La serie de fenoles liberados de las muestras de suelo mediante la oxidación alcalina de CuO comprende los radicales *p*-hidroxifenilo (P), vanililo (V), siringilo (S) y cinamilo (C). Se identificaron, además, algunos dímeros de la lignina a partir de la cromatografía de gas y de la espectroscopía de masa. Sólo se empleó, para interpretar los datos, la suma V+S+C, porque el P proviene de fuentes adicionales diferentes de la lignina (Hedges y Parker 1976) y las cantidades de dímeros de lignina eran muy bajas para poder cuantificarlas con precisión.

Cuadro 21-2. Contenidos de C y relación C:N de las fracciones de suelo aisladas de las muestras de suelo del horizonte A.^a

Parcela o muestra	C (g/kg)			Relación C:N		
	Arenas	Limos	Arcillas	Arenas	Limos	Arcillas
Sabana nativa	1.6	25.8	38.8	26.7	23.4	14.5
<i>B. decumbens</i>	3.3 ^b	36.7 ^b	41.0	23.5 ^b	20.1 ^b	13.0 ^b
<i>B. decumbens</i> + <i>P. phaseoloides</i> (B+P)	2.8 ^b	32.1 ^b	43.0	22.8 ^b	21.7 ^b	12.9 ^b
Heces de lombriz en B+P	35.0 ^d	63.3 ^d	57.8 ^d	22.2	16.9	12.4

- Letras diferentes a la derecha de las cifras indican diferencias significativas entre las medias según la prueba de la *t* de Student, a $P < 0.05$.
- Diferencias significativas entre cada uno de los pastizales introducidos y la sabana nativa.
- Diferencias significativas entre los pastizales *B. decumbens* y *B. decumbens* + *P. phaseoloides*.
- Diferencias significativas entre las heces de las lombrices encontradas en el pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* y el suelo que las circundaba.

En el suelo de la sabana nativa se registró la menor cantidad de unidades de V+S+C (3.5 g/kg C), mientras que en los pastizales los valores observados fueron 11.5 g/kg C (en *B. decumbens*) y 9.7 g/kg C (en *B. decumbens* + *P. phaseoloides*) (Cuadro 21-3). Las heces de lombriz depositadas en el pastizal de gramínea con leguminosa presentaron los valores más altos de V+S+C (19.2 g/kg C). La suma de los productos de oxidación de CuO disminuyó en el orden siguiente: arenas > limos > arcillas. Como el suelo total, también los agregados del suelo de la sabana nativa presentaron la cantidad más baja observada de V+S+C. Una vez establecido un pastizal, el mayor incremento en los productos de la oxidación fenólica de CuO se produjo en la fracción de arenas. Aunque la suma V+S+C en los agregados contenidos en las heces no fue significativamente mayor que en los respectivos agregados del suelo que las circundaba, las mediciones en las muestras de suelo total arrojaron valores mucho más altos que los anteriores en los productos de la oxidación fenólica de CuO de las heces. Estos resultados se explican porque la MO asociada a la fracción de arenas contribuye, en gran parte,

al total de MO del suelo presente en las heces (Cuadro 21-2).

Las relaciones ácido:aldehído de los radicales vanililo y siringilo, [(ac/al)_v, (ac/al)_s] muestran el grado de alteración microbiana de la lignina, y el aumento en la relación (ac/al)_v refleja directamente un incremento en la oxidación de la cadena lateral del radical fenilpropano (Hedges et al. 1988). En todos los suelos analizados, la disminución del tamaño de las partículas del suelo trajo consigo un aumento de las relaciones (ac/al)_v y (ac/al)_s (Cuadro 21-4), lo que indica un incremento en la degradación de la lignina según el orden siguiente: arenas > limos > arcillas. En todas las fracciones de suelo analizadas, las relaciones (ac/al)_v y (ac/al)_s más altas se observaron en la sabana nativa. En los pastizales, los valores de estas relaciones fueron menores que los anteriores y fueron los más bajos en las heces analizadas.

En la Figura 21-1 se muestran los cambios de la lignina respecto a la tasa C:N. Según la Figura 21-1A, el valor generado por la suma V+S+C disminuía cuando la relación C:N se reducía, es decir, cuando aumentaba la descomposición de la MO del suelo. Al mismo tiempo, la oxidación

Cuadro 21-3. Rendimiento (expresado como la suma de los radicales V, S y C) de los productos de oxidación de CuO, en la MO del suelo asociada con las fracciones aisladas de muestras tomadas en el horizonte A del suelo.

Parcela o muestra	V + S + C (g/kg C) en:				
	Arenas	Limos	Arcillas	Suma de las fracciones	Suelo total
Sabana nativa	24.8	5.8	2.8	3.9	3.5
<i>B. decumbens</i>	48.2 ^b	19.1 ^b	6.6 ^b	10.9 ^b	11.5 ^b
<i>B. decumbens</i> + <i>P. phaseoloides</i> (B+P)	39.9 ^b	13.7 ^b	4.9 ^{b,c}	7.6 ^b	9.7 ^b
Heces de lombriz en B+P	44.3	18.1	6.8	19.1 ^d	19.2 ^d

- Letras diferentes a la derecha de las cifras indican diferencias significativas entre las medias según la prueba de la *t* de Student, a $P < 0.05$.
- Diferencias significativas entre cada uno de los pastizales introducidos y la sabana nativa.
- Diferencias significativas entre los pastizales *B. decumbens* y *B. decumbens* + *P. phaseoloides*.
- Diferencias significativas entre las heces de las lombrices encontradas en el pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* y el suelo que las circundaba.

Cuadro 21-4. Relaciones $(ac/al)_v$ y $(ac/al)_s$ de la MO del suelo asociada con las fracciones de suelo aisladas de las muestras recolectadas en el horizonte A.^a

Parcela o muestra	$(ac/al)_v$			$(ac/al)_s$		
	Arenas	Limos	Arcillas	Arenas	Limos	Arcillas
Sabana nativa	0.77	1.33	1.54	1.27	1.56	1.95
<i>B. decumbens</i>	0.45	1.16	1.21	0.66 ^b	1.00 ^b	1.42 ^b
<i>B. decumbens</i> + <i>P. phaseoloides</i> (B+P)	0.39 ^b	0.80 ^b	1.10 ^b	0.58 ^b	0.84 ^b	0.88 ^{b,c}
Heces de lombriz en B+P	0.22	0.47 ^d	0.62 ^d	0.33 ^d	0.62	0.84

- a. Letras diferentes a la derecha de las cifras indican diferencias significativas entre las medias según la prueba de la *t* de Student, a $P < 0.05$.
- b. Diferencias significativas entre cada uno de los pastizales introducidos y la sabana nativa.
- c. Diferencias significativas entre los pastizales *B. decumbens* y *B. decumbens* + *P. phaseoloides*.
- d. Diferencias significativas entre las heces de las lombrices encontradas en el pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* y el suelo que las circundaba.

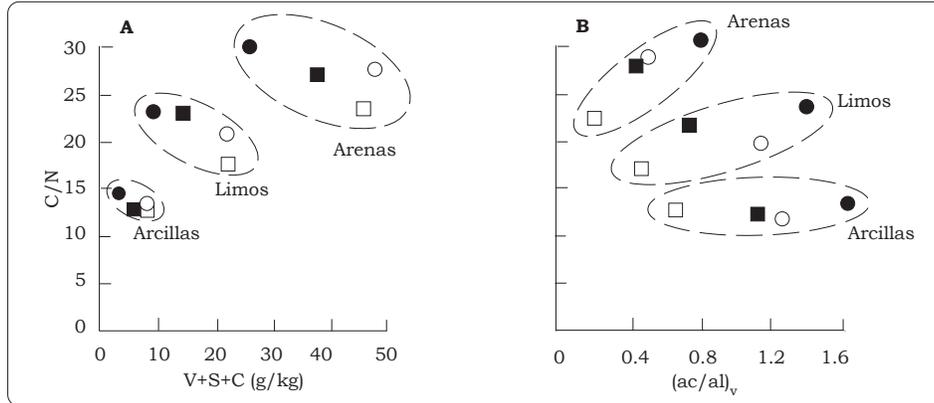


Figura 21-1. (A) Cambios en el rendimiento de los productos de oxidación de CuO ($V+S+C$) y (B) cambios en las relaciones $(ac/al)_v$ al aumentar la descomposición, desde la fracción de arenas hasta la de arcillas, en muestras de suelo tomadas en el horizonte A. ● = sabana nativa; ○ = *Brachiaria decumbens*; ■ = *B. decumbens* + *Pueraria phaseoloides*. □ = heces de lombrices en *B. decumbens* + *P. phaseoloides*.

de la cadena lateral de la lignina remanente, es decir, la relación $(ac/al)_v$, aumentó al disminuir la relación C:N (Figura 21-1B). Ahora bien, al comparar los diferentes sistemas de uso de la tierra, los parámetros de la lignina sugieren que la descomposición de ésta alcanza un estado más avanzado cuando aumenta la relación C:N, en el siguiente orden:

heces de lombrices en el pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* <

< pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* <

< pastizal de *B. decumbens* < sabana nativa.

Carbohidratos

La concentración de los carbohidratos del suelo recolectado en la sabana nativa, en el pastizal de gramínea y en el pastizal de gramínea asociada con leguminosa fueron similares (190 g/kg C, aproximadamente), y fue un poco

superior (200 g/kg de C) en las heces de las lombrices. En el Cuadro 21-5 se muestra que no se encontraban carbohidratos, generalmente, en la MO del suelo asociada a la fracción de limos, y que había más carbohidratos en la MO del suelo asociada a las fracciones de arenas y de arcillas. El efecto del sistema de uso de la tierra es visible solamente en la fracción arenosa del suelo. La concentración de carbohidratos de la MO asociada a la fracción de arenas aumentó así:

sabana nativa < pastizal de
B. decumbens <
< pastizal de *B. decumbens* +
P. phaseoloides <

< heces de lombrices del pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides*.

No obstante, este incremento no se manifestó en una mayor concentración de carbohidratos del suelo total a causa de la pequeña cantidad de C asociado a la fracción arenosa, aunque sí se observó en las heces de las lombrices (Cuadro 21-1).

Las diferencias en la composición de los carbohidratos fue significativa según la fracción considerada del suelo (Cuadro 21-6). Las relaciones bajas de [(M+G)/(A+X)] y [(R+F)/(A+X)] de la fracción de arenas indicaron un predominio de los carbohidratos de origen vegetal. En

Cuadro 21-5. Rendimiento de carbohidratos (expresados como la suma de los monómeros identificados por CG-EM) obtenidos en la MO del suelo asociada con las fracciones de suelo aisladas en muestras tomadas en el horizonte A.^a

Parcela o muestra	Carbohidratos (g/kg C) en:				
	Arenas	Limos	Arcillas	Suma de las fracciones	Suelo total
Sabana nativa	124	103	215	188	187
<i>B. decumbens</i>	171 ^b	115	210	186	183
<i>B. decumbens</i> + <i>P. phaseoloides</i> (B+P)	237 ^b	110	212	192	188
Heces de lombriz en B+P	249	137	222	200	203

- Letras diferentes a la derecha de las cifras indican diferencias significativas entre las medias según la prueba de la *t* de Student, a $P < 0.05$.
- Diferencias significativas entre cada uno de los pastizales introducidos y la sabana nativa.
- Diferencias significativas entre los pastizales *B. decumbens* y *B. decumbens* + *P. phaseoloides*.
- Diferencias significativas entre las heces de las lombrices encontradas en el pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* y el suelo que las circundaba.

Cuadro 21-6. Relaciones [(M + G)/(A + X)] y [(R + F)/(A + X)] de la MO del suelo asociada con las fracciones del suelo aisladas en las muestras tomadas en el horizonte A.^a

Parcela o muestra	(ac/al) _v			(ac/al) _s		
	Arenas	Limos	Arcillas	Arenas	Limos	Arcillas
Sabana nativa	0.39	1.27	2.13	0.05	0.15	0.46
<i>B. decumbens</i>	0.26	0.80	1.90	0.03	0.12	0.46
<i>B. decumbens</i> + <i>P. phaseoloides</i> (B+P)	0.28	0.94	2.38	0.03	0.12	0.50
Heces de lombriz en B+P	0.52 ^d	1.17	1.89 ^d	0.08 ^d	0.14	0.39

- Letras diferentes a la derecha de las cifras indican diferencias significativas entre las medias según la prueba de la *t* de Student, a $P < 0.05$.
- Diferencias significativas entre cada uno de los pastizales introducidos y la sabana nativa.
- Diferencias significativas entre los pastizales *B. decumbens* y *B. decumbens* + *P. phaseoloides*.
- Diferencias significativas entre las heces de las lombrices encontradas en el pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* y el suelo que las circundaba.

cambio, estas relaciones fueron altas en las fracciones de limos y de arcillas, e indicaron así la presencia de carbohidratos sintetizados por las bacterias. Las relaciones $[(M+G)/(A+X)]$ y $[(R+F)/(A+X)]$ fueron algo menores en las fracciones de arenas y de limos de los dos pastizales introducidos que en las fracciones correspondientes de la sabana nativa, lo que ilustra la gran importancia de las plantas en la presencia de los carbohidratos detectados en las señales. En la fracción de arenas de las heces de las lombrices se encontró mayor cantidad de azúcares microbianos que en la respectiva fracción de las demás muestras.

Discusión

El objetivo de este estudio fue investigar las posibles diferencias existentes entre la composición de los carbohidratos y de la lignina del suelo tras la introducción de pastizales tropicales mejorados. Puesto que el ciclo de la MO del suelo está muy influido por su asociación con las partículas minerales primarias (Anderson y Paul 1984), se trató de distinguir, ante todo, entre la MO del suelo que no había sido estabilizada por las interacciones con la matriz mineral y la MO que se hallaba dentro de los complejos órgano-minerales. Christensen (1992) señaló que la separación de las partículas del suelo por medio de la dispersión ultrasónica es un mecanismo útil para separar la MO del suelo en forma de complejos órgano-minerales de arcillas y de limos, y como MO libre y reducida a partículas que se fraccionaban junto con los minerales de la fracción de arenas. Este mismo

autor recomienda que la energía adecuada para la dispersión del suelo sea de 1500 J/ml; sin embargo, se desconoce aún la potencia de sonda efectiva.

En la literatura científica consultada se discuten aún las limitaciones de la dispersión ultrasónica del suelo. Una de las principales limitantes asociadas al uso del ultrasonido (sonicación) para dispersar el suelo es la posible redistribución, entre las fracciones del suelo, de la fracción ligera de la MO del suelo (Elliott y Cambardella 1991). La MO libre y la fracción ligera de la MO puede permanecer en las fracciones de limos y de arcillas después de un tratamiento ultrasónico. Ahora bien, los datos obtenidos sobre la composición química de la MO del suelo asociada a la fracción de limos y de arcillas no confirmaron la existencia de una considerable redistribución de la fracción ligera de la MO. La MO asociada a las fracciones del suelo de menor tamaño aparece mucho más degradada que la fracción ligera de la MO asociada a la fracción de arenas (Baldock et al. 1992; Guggenberger et al. 1994). Otra desventaja de la aplicación del ultrasonido se relaciona con la redistribución del C microbiano. Los tratamientos ultrasónicos, aún los de acción limitada, liberan el contenido de muchas células bacterianas (Ahmed y Oades 1984), que es adsorbido, probablemente, por las fracciones de limos y de arcillas. La biomasa microbiana no excede, normalmente, el 5% de la MO del suelo (Jenkinson y Powlson 1976); por consiguiente, la redistribución de la MO se limita a una parte proporcionalmente pequeña de la MO total.

Alteración de la cantidad y la distribución de la MO total

La reducción de la MO asociada a la fracción de arenas del suelo y el aumento de la MO asociada a las fracciones de limos y de arcillas conforman un proceso que se observa a menudo en el suelo (Christensen 1992). En consonancia con Christensen (1986), la MO del suelo asociada a la fracción arenosa consiste en macro-MO que no forma complejos órgano-minerales (= la fracción liviana de la MO) y, por tanto, es mucho más susceptible a la mineralización que la MO unida a los limos y a las arcillas. En comparación con la fracción arenosa de los suelos de las praderas norteamericanas (Anderson et al. 1981; Tiessen y Stewart 1983), la arena aislada del suelo de las sabanas isohipertérmicas tenía una cantidad de MO mucho menor, lo que subraya la importancia de las asociaciones órgano-minerales en la estabilización de la MO en los suelos tropicales. De acuerdo con Duxbury et al. (1989), las condiciones climáticas cálidas y húmedas conducen a una mayor y más completa descomposición de los materiales orgánicos que no estén protegidos. En cambio, la MO del suelo estabilizada en los complejos órgano-minerales fue menos afectada por los cambios de humedad y de temperatura (Duxbury et al. 1989).

Es probable que la introducción de *B. decumbens* y de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* en los pastizales incrementa el contenido de C en el suelo, principalmente porque en ellos se genera un volumen considerable de desechos de raíces (Serrão et al. 1979; Sombroek et al. 1993). Muertas las raíces, entran en primer lugar en la fracción arenosa porque son partículas

discretas. El cálculo del enriquecimiento en C (E_C) tras la introducción de los pastizales, es decir:

$$E_C = \frac{\text{g C/kg de fracción del suelo o de suelo total del pastizal}}{\text{g C/kg de fracción del suelo o de suelo total de la sabana}} \quad (\text{Ecuación 1})$$

indicó que ese contenido de C se duplicaba en la fracción de arenas (Cuadro 21-7). Durante los procesos que siguen a la descomposición y humificación de la hojarasca, hay partes de la MO del suelo que pueden formar complejos con los minerales de la fracción de arcillas y de limos (Anderson y Flanagan 1989; Baldock et al. 1992). No se produjo un aumento significativo en el contenido de C del complejo de arcillas ($E_C = 1.1$) 15 años después de la introducción del pastizal, puesto que la cantidad de C en la fracción de arcillas era relativamente alta y la transformación de los residuos vegetales frescos en complejos órgano-minerales era lenta.

La actividad de las lombrices de tierra tuvo un efecto considerable en el proceso de redistribución de la MO en el suelo; la fracción de arenas de las heces, especialmente, era más abundante en C que el suelo que las circundaba ($E_C = 12.8$). Puesto que las especies de lombrices que predominaban en el pastizal pertenecían a las categorías anécica y endo-anécica —las cuales se alimentan, al menos en parte, de hojarasca aunque vivan en galerías construidas en el suelo (Lee 1985)— esta hojarasca se mezcló íntimamente con la fracción mineral del suelo en el tracto digestivo de las lombrices. De acuerdo con E. Blanchart [tesis doctoral sin publicar, Universidad de Rennes I, 1990, citado en Lavelle y Martin (1992)], las heces grandes depositadas por las lombrices en las

Cuadro 21-7. Enriquecimiento en carbono (C), en productos de oxidación de CuO derivados de la lignina (V+S+C), y en arabinosa más xilosa (A+X), tiempo después de establecido el pastizal y expresándolos como factores de enriquecimiento según las respectivas ecuaciones (1), (2) y (3) del texto.^a

Parcela o muestra	E _C				E _{V+S+C}				E _{A+X}			
	Arenas	Limos	Arcillas	Suelo total	Arenas	Limos	Arcillas	Suelo total	Arenas	Limos	Arcillas	Suelo total
<i>B. decumbens</i>	2.0 ^b	1.4 ^b	1.1	1.2 ^b	3.9 ^b	4.3 ^b	2.6 ^b	3.6 ^b	3.0 ^b	1.9 ^b	1.1	1.4
<i>B. decumbens</i> + <i>P. phaseoloides</i> (B+P)	1.7 ^b	1.3 ^b	1.1	1.2 ^b	2.7 ^{b,c}	2.4 ^{b,c}	2.6 ^b	2.5 ^b	3.5 ^b	1.3	1.1	1.3
Hece de lombrices en B+P	(12.8) ^d	(2.0) ^d	(1.3) ^d	(2.2) ^d	(14.4) ^d	(2.6) ^d	(1.9) ^d	(4.4) ^d	(10.3) ^d	(2.1) ^d	(1.7) ^d	(3.3) ^d

- a. Letras diferentes a la derecha de las cifras indican diferencias significativas entre las medias según la prueba de la *t* de Student, a $P < 0.05$.
- b. Diferencias significativas entre cada uno de los pastizales introducidos y la sabana nativa.
- c. Diferencias significativas entre los pastizales *B. decumbens* y *B. decumbens* + *P. phaseoloides*.
- d. Diferencias significativas entre las heces de las lombrices encontradas en el pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* y el suelo que las circundaba.

sabanas tropicales son estructuras resistentes. Los estudios preliminares sobre estabilidad de los agregados demostraron que había una cantidad mucho mayor de agregados estables en agua en las heces analizadas que en el suelo alrededor de ellas (Guggenberger, información sin publicar). Lavelle y Martin (1992) mostraron que los procesos de descomposición son considerablemente lentos en las heces viejas, especialmente a causa de la protección física que recibe la MO en las estructuras compactas de las heces. Esta MO del suelo protegida físicamente deja de serlo en la fracción arenosa después de la aplicación del ultrasonido (Christensen 1992).

El aumento de la fracción de limos en detrimento de la de arcillas (Cuadro 21-1) se debió, probablemente, a la unión fuerte de las partículas de arcilla con la fracción de limos mediante el mucílago segregado por las lombrices, fracción que no fue destruida por el ultrasonido. La MO del suelo presente en los microagregados puede ser muy estable frente a la acción de las bacterias puesto que está protegida físicamente en las heces (Skjemstad et al. 1993).

Alteración de la lignina del suelo

Tanto los rendimientos totales obtenidos de la suma V+S+C como las relaciones $(ac/al)_v$ y $(ac/al)_s$ de la MO del suelo asociada a la fracción arenosa fueron muy parecidos a los de la MO ligeramente alterada en los estratos orgánicos del suelo (Kögel et al. 1988; Ziegler et al. 1986); este hecho apoya la idea de que la MO del suelo distribuida en la fracción de arenas presenta las características bioquímicas de aquellos residuos

vegetales que no han sido alterados (Baldock et al. 1992; Christensen 1992).

La biodegradación de la lignina lleva a una modificación de los polímeros de ésta y aparecen, entonces, contenidos más bajos de residuos intactos de lignina que se deben a la descomposición de los anillos y a un mayor grado de oxidación de las cadenas laterales (Kögel-Knabner et al. 1988; Zech y Kögel-Knabner 1994). Por lo tanto, la disminución del rendimiento en productos de la oxidación de CuO, junto con el aumento de las relaciones $(ac/al)_v$ y $(ac/al)_s$, son indicadores del proceso de descomposición de la lignina que se observa cuando aumenta la profundidad del suelo (Kögel-Knabner et al. 1988; Zech y Kögel-Knabner 1994) y cuando disminuye el tamaño de las partículas del suelo (Guggenberger et al. 1994).

Los datos indicaron también que la lignina de la sabana nativa se encontraba en un estado de descomposición muy avanzado. La cantidad de lignina que rindió el suelo total fue bastante baja y las relaciones $(ac/al)_v$ y $(ac/al)_s$ correspondientes fueron considerablemente más altas que las encontradas habitualmente en los suelos de bosque de las zonas templadas ($V+S+C = 8$ a 20 mg/g C; $(ac/al)_v = 0.4$ a 1.0 mg/g C; Zech et al. 1992). Este resultado se explicaría por el régimen de temperaturas altas de la sabana tropical. Los procesos de descomposición de la MO en el suelo ocurren, generalmente, a una velocidad varias veces mayor en los climas tropicales que en los templados (Coleman et al. 1989). No obstante, la descomposición de la lignina se hallaba en un punto muy bajo tras el establecimiento de los pastizales.

El notable incremento en rendimiento de los productos de oxidación del CuO, junto con el descenso del valor de las relaciones $(ac/al)_v$ y $(ac/al)_s$, en los pastizales productivos de gramínea sola o de gramínea con leguminosa ocasionó, probablemente, en comparación con la sabana nativa, un nivel relativamente alto de incorporación de la hojarasca (Serrão et al. 1979). Los tejidos vasculares sin descomponer de los vegetales no leñosos se caracterizan porque la suma de V+S+C rinde entre 30 y 80 g/kg C y porque presentan una relación $(ac/al)_v$ de 0.15 ± 0.05 (Hedges y Mann 1979). Por consiguiente, un aporte mayor de residuos vegetales frescos no sólo aumenta la cantidad de macro-MO del suelo (ver más arriba) sino también la cantidad de lignina intacta del suelo (y mucho más que la anterior). Hay pruebas evidentes de que la lignina se descompone más en un sistema en que haya limitaciones de N (Fog 1988; Haider 1986). De ahí que el contenido más alto de N que se registró en los pastizales pudo aminorar la velocidad de la lignólisis, lo que no ocurrió en el suelo más pobre en N de la sabana nativa.

Los factores de enriquecimiento relacionados con la suma V+S+C, que se expresan como:

$$E_{V+S+C} = \frac{\text{g (V+S+C)/kg de fracción del suelo o de suelo total del pastizal}}{\text{g (V+S+C)/kg de fracción del suelo o de suelo total de la sabana}} \quad (\text{Ecuación 2})$$

indican que, después del establecimiento de un pastizal, hay un enriquecimiento en productos de oxidación del CuO mayor que en C total, en cada fracción por tamaño analizada (Cuadro 21-7). Puesto que un valor alto de la suma de V+S+C es un indicador de la presencia de material vegetal sin descomponer

(Kögel-Knabner et al. 1988; Ziegler et al. 1986), los resultados obtenidos indicarían que la MO adicional consiste, principalmente, en recursos primarios (de origen vegetal).

El valor de la suma V+S+C obtenido en las heces de las lombrices fue el doble del obtenido en el suelo que las circundaba, en el pastizal de *B. decumbens* + *P. phaseoloides* (Cuadro 21-3); además, el 60% de los productos de la oxidación fenólica de CuO estaba asociado a la fracción arenosa. En el cálculo de estos datos se ponderó la suma V+S+C con el contenido de C y con la masa de cada fracción. En relación con esto, el valor 0.22 de la relación $(ac/al)_v$ es sólo ligeramente superior al del tejido vascular vegetal que no se ha degradado (Hedges y Mann 1979). Estos resultados sugieren que, considerada la estrategia ecológica de las lombrices de hábito anécico o endo-anécico, la hojarasca se incorporó fuertemente a la fracción mineral del suelo [efecto anécico según Lavelle (1988)] y la lignina quedó bien preservada dentro de las heces de las lombrices.

Alteración de los carbohidratos del suelo

La concentración del total de carbohidratos hidrolizables se registró, en cada caso, en todo el rango de 50 a 250 mg de C (derivado de carbohidratos)/g de C, tal como lo reportó Cheshire (1979). Asimismo, la distribución de los carbohidratos en las diferentes fracciones resultó comparable con los datos encontrados en suelos de latitudes templadas (Angers y Mehuys 1990; Guggenberger et al. 1994).

El enriquecimiento relativo en azúcares (derivados de plantas) de la fracción de arenas confirmó la hipótesis de que la MO del suelo asociada a esta fracción estaba

compuesta, en gran parte, por residuos vegetales. Por su parte, los valores altos de $[(M+G)/(A+X)]$ y $[(R+F)/(A+X)]$ de la fracción de arcillas indicaron ya sea tasas elevadas de síntesis de carbohidratos por las bacterias o ya estabilización de los metabolitos de origen bacteriano. De acuerdo con Christensen (1992), la colonización bacteriana se concentra dentro de las partículas de la fracción de arcillas y hay pruebas claras de que los carbohidratos provenientes de microorganismos se estabilizan mediante una asociación íntima con componentes inorgánicos, entre ellos el Fe, en la fracción de arcillas (Oades et al. 1987; Oades 1989). La MO del suelo asociada a la fracción de limos estuvo ausente en ambos tipos de azúcares (de origen vegetal o bacteriano). Oades (1989) señaló que la fracción de limos está enriquecida en ácidos húmicos, que son químicamente complejos y amorfos, y presentan un contenido bajo de carbohidratos (Kögel-Knabner et al. 1988).

En el Cuadro 21-7 se consideró que la cantidad de carbohidratos de origen vegetal estaba representada por la suma de la arabinosa y la xilosa (A+X), y de ahí se calculó el enriquecimiento de A+X tras la introducción del pastizal:

$$E_{A+X} = \frac{\text{g (A+X)/kg de fracción del suelo o de suelo total del pastizal}}{\text{g (A+X)/kg de fracción del suelo o de suelo total de la sabana}} \quad (\text{Ecuación 3})$$

El sistema de uso de la tierra afectó principalmente la cantidad de carbohidratos de la fracción arenosa. Esta fracción se caracterizó, después de establecido el pastizal, por un enriquecimiento proporcionalmente mayor en carbohidratos de origen vegetal que en C total. Los resultados indicaron un incremento

en el componente lábil de la MO del suelo, ya que las hemicelulosas se degradan fácilmente. La diversidad de la vegetación afectó menos la cantidad y la composición de los carbohidratos asociados a las fracciones de limos y de arcillas.

Las señales detectadas para carbohidratos en los análisis de las heces indicaron que el efecto principal de la actividad de las lombrices no fue una alteración de la concentración del C de los carbohidratos asociado a cada una de las fracciones, sino el notable enriquecimiento en carbohidratos de origen vegetal debido a la concentración alta de C en la fracción de arenas.

Consecuencias para el ciclo del C y del N

Rao et al. (1994) demostraron, empleando los isótopos del C, que 11 años después de la introducción del pastizal, la MO del suelo derivada de éste contribuyó significativamente a la MO total; por ejemplo, en los primeros 2 cm del suelo, el 29% del C orgánico del suelo del pastizal que contenía gramínea y leguminosa provenía de residuos de la leguminosa. En el presente estudio, la mayor parte de la MO adicional encontrada en el pastizal se había separado como fracción arenosa. Las señales detectadas en el análisis para la lignina y los carbohidratos revelaron, además, que esta situación correspondía a un aumento en la cantidad de sustancias de origen vegetal ligeramente alteradas.

En algunos estudios (Schulten y Hempfling 1992; Schulten y Leinweber 1993; Preston et al. 1994) se ha señalado que la MO de un suelo que no esté degradado presenta, generalmente, concentraciones más altas de

recursos primarios que se pueden descomponer, que la MO de un suelo degradado adyacente al anterior; éste se caracteriza por una cantidad considerable de sustancias completamente humificadas. Se observan, en general, cantidades decrecientes de sustancias lábiles tras el cultivo de un suelo nativo en que haya un débil retorno de residuos vegetales al suelo (Christensen 1992).

A diferencia de la anterior situación, el Oxisol investigado en este estudio se caracterizó por tener concentraciones bajas de sustancias fácilmente degradables que no estaban protegidas dentro de complejos órgano-minerales. La mineralización del N se reduce también cuando hay cantidades bajas de MO lábil (Duxbury et al. 1989). Aunque no fue posible distinguir entre los efectos de la sola fertilización y del establecimiento de la gramínea y la leguminosa, la sinergia de ambas acciones produjo concentraciones mayores de recursos primarios. Rao et al. (1994) encontraron que los residuos provenientes de la leguminosa contribuían a la fertilidad del suelo al aumentar las tasas potenciales de mineralización del N. Avanzando en esta línea, Follett y Schimel (1989) y Schulten y Hempfling (1992) hallaron que la baja disponibilidad o calidad (en cuanto a la capacidad de degradación) de las fuentes de C propicia un crecimiento bacteriano limitado, que reduce a su vez la capacidad de inmovilizar y conservar el N mineral. El incremento de la reserva de fuentes de C disponible que se presenta tras el establecimiento de un pastizal permite, por tanto, estimular el crecimiento bacteriano y evitar las pérdidas de N del suelo por lixiviación (puesto que aumenta la

capacidad del suelo para almacenar N) (Follett y Schimel 1989).

Las señales detectadas en el análisis para la lignina y los carbohidratos sugieren que en las heces de las lombrices se incrementan los residuos vegetales ligeramente alterados en la fracción de arenas. Estos resultados apoyan la hipótesis de que los procesos de descomposición adquieren, temporalmente, un ritmo lento en las heces de las lombrices, donde se crea una reserva lábil de MO que está protegida físicamente (Lavelle y Martin 1992). La actividad de las lombrices aumenta también la incorporación de MO en el horizonte mineral puesto que, al excavar sus galerías, las lombrices incorporan la hojarasca fresca en el suelo. Dado que los suelos de la sabana presentan, a menudo, una intensa actividad de lombrices de tierra (Lavelle 1988) cuyas heces cubren completamente, a veces, la superficie del suelo (como en el caso de la parcela de *B. decumbens* + *P. phaseoloides*), el papel de estas lombrices en la transformación de la MO del suelo y en la liberación de los nutrientes unidos a complejos orgánicos (N, P, S) merece ser investigado con más detenimiento.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Bent T. Christensen por su apoyo en la introducción del método de separación de fracciones del suelo en el laboratorio de que ellos disponían. Asimismo, a Ludwig Haumaier por sus comentarios útiles sobre el manuscrito. Gracias también a Tanja Gonter y a Iris Zimmermann por su apoyo técnico durante la realización de este trabajo.

Referencias

- Ahmed M; Oades JM. 1984. Distribution of organic matter and adenosine triphosphate after fractionation of soils by physical procedures. *Soil Biol Biochem* 16:465-470.
- Anderson DW; Paul EA. 1984. Organomineral complexes and their study by radiocarbon dating. *Soil Sci Soc Am J* 48:298-301.
- Anderson DW; Saggar S; Bettany JR; Stewart JWB. 1981. Particle size fractions and their use in studies of soil organic matter: I. The nature and distribution of forms of carbon, nitrogen and sulfur. *Soil Sci Soc Am J* 45:767-772.
- Anderson JM; Flanagan PW. 1989. Biological processes regulating organic matter dynamics in tropical soils. En: Coleman DC; Oades JM; Uehara G, eds. *Tropical soil organic matter*. University of Hawaii Press, Honolulu, Estados Unidos. p 97-123.
- Andrews MA. 1989. Capillary gas-chromatographic analysis of monosaccharides: improvements and comparisons using trifluoroacetylation and trimethylsilylation of sugar O-benzyl- and O-methyl-oximes. *Carbohydr Res* 194:1-19.
- Angers DA; Mehuys GR. 1990. Barley and alfalfa cropping effects on carbohydrate contents of a clay soil and its size fractions. *Soil Biol Biochem* 22:285-288.
- Baldock JA; Oades JM; Waters AG; Peng X; Vassallo AM; Wilson MA. 1992. Aspects of the chemical structure of soil organic materials as revealed by solid-state ¹³C NMR spectroscopy. *Biogeochemistry* 16:1-42.
- Boas NF. 1953. Method for the determination of hexosamines in tissues. *J Biol Chem* 204:553-563.
- Bouwman AF, ed. 1990. *Soils and the greenhouse effect*. John Wiley, Nueva York.
- Cambardella CA; Elliott ET. 1992. Particulate soil organic-matter changes across a grassland cultivation sequence. *Soil Sci Soc Am J* 56:777-783.
- Cheshire MV. 1979. *Nature and origin of carbohydrates in soils*. Academic Press, Londres.
- Christensen BT. 1985. Carbon and nitrogen in particle size fractions isolated from Danish arable soils by ultrasonic dispersion and gravity-sedimentation. *Acta Agr Scand* 35:175-187.
- Christensen BT. 1986. Straw incorporation and soil organic matter in macro-aggregates and particle size separates. *J Soil Sci* 37:125-135.
- Christensen BT. 1992. Physical fractionation of soil and organic matter in primary particle size and density separates. En: Stewart BA, ed. *Advances in soil science*. Springer-Verlag, Nueva York. Vol. 20, p 1-90.
- Coleman DC; Oades JM; Uehara G. 1989. Introduction: soil organic matter: tropical vs. temperate. En: Coleman DC; Oades JM; Uehara G, eds. *Tropical soil organic matter*. University of Hawaii Press, Honolulu, Estados Unidos. p 1-4.
- Duxbury JM; Smith MS; Doran JW. 1989. Soil organic matter as a source and a sink of plant nutrients. En: Coleman DC; Oades JM; Uehara G, eds. *Tropical soil organic matter*. University of Hawaii Press, Honolulu, Estados Unidos. p 33-67.
- Elliott ET; Cambadella CA. 1991. Physical separation of soil organic matter. *Agric Ecosyst Environ* 34:407-419.
- Ertel JR; Hedges JI. 1984. The lignin component of humic substances: distribution among soil sedimentary humic, fulvic, and base-insoluble fractions. *Geochim Cosmochim Acta* 48:2065-2074.

- Fog K. 1988. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biol Rev* 63:533-462.
- Follett RF; Schimel DS. 1989. Effect of tillage practices on microbial biomass dynamics. *Soil Sci Soc Am J* 53:1091-1096.
- Guggenberger G; Christensen BT; Zech W. 1994. Land use effects on the composition of organic matter in particle-size separates of soils; I: Lignin and carbohydrate signature. *Eur J Soil Sci* 45:449-458.
- Guggenberger G; Zech W; Thomas RJ. 1995. Lignin and carbohydrate alteration in particle-size separates of an Oxisol under tropical pastures following native savanna. *Soil Biol. Biochem* 27:11629-1638.
- Haider K. 1986. The synthesis and degradation of humic substances in soil. En: *Transaction of the XIII Congress International Society of Soil Science, Hamburgo, Alemania.* p 644-656.
- Hedges JI; Ertel JR. 1982. Characterization of lignin by gas capillary chromatography of cupric oxide oxidation products. *Ann Chem* 54:174-178.
- Hedges JI; Mann DC. 1979. The characterization of plant tissues by their lignin oxidation products. *Geochim Cosmochim Acta* 43:1803-1807.
- Hedges JI; Parker PL. 1976. Land-derived organic matter in surface sediments from the Gulf of Mexico. *Geochim Cosmochim Acta* 40:1803-1807.
- Hedges JI; Blanchette RA; Weliky K; Devol AH. 1988. Effects of fungal degradation on the CuO oxidation products of lignin: a controlled laboratory study. *Geochim Cosmochim Acta* 52:2717-2726.
- Jenkinson DS; Powlson DS. 1976. The effect of biocidal treatments on metabolism in soil; V: A method for measuring soil microbial biomass. *Soil Biol Biochem* 8:209-214.
- Jenkinson DS; Rayner JH. 1977. The turnover of soil organic matter in some of the Rothamsted classical experiments. *Soil Sci* 123:298-305.
- Kögel I; Hempfling R; Zech W; Hatcher PG; Schulden H-R. 1988. Chemical composition of the organic matter in forest soils; I: Forest litter. *Soil Sci* 146:124-136.
- Kögel-Knabner I; Zech W; Hatcher PG. 1988. Chemical composition of the organic matter in forest soils; III: The humus layer. *Z Pflanzenernaerh Bodenkd* 151:331-340.
- Kögel-Knabner I; Zech W; Hatcher PG. 1991. Chemical structural studies of forest soil humic acids: aromatic carbon fraction. *Soil Sci Soc Am J* 55:241-247.
- Lascano CL; Estrada J. 1989. Long-term productivity of legume-based and pure grass pastures in the eastern plains of Colombia. En: *Proceedings of the XVI International Grassland Congress, Niza, Francia.* p 1179-1180.
- Lavelle P. 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biol Fertil Soils* 6:237-251.
- Lavelle P; Martin A. 1992. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. *Soil Biol Biochem* 24:1491-1498.
- Lee KE. 1985. *Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use.* Academic Press, Londres.
- Moers MEC; Baas M; de Leeuw JW; Boon JJ; Schenk PA. 1990. Occurrence and origin of carbohydrates in peat samples from a red mangrove environment as reflected by abundances of neutral monosaccharides. *Geochim Cosmochim Acta* 54:367-381.

- Murayama S. 1984. Changes in the monosaccharide composition during the decomposition of straws under field conditions. *Soil Sci Plant Nutr* 30:367-381.
- Oades JM. 1984. Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant Soil* 76:319-337.
- Oades JM. 1989. An introduction to organic matter in mineral soils. En: Dixon JB; Weed SB, eds. *Minerals in soil environments*. Book Series No. 1. Soil Science Society of America, Madison, Estados Unidos. p 89-159.
- Oades JM; Vassallo AM; Waters AG; Wilson MA. 1987. Characterization of organic matter in particle-size and density fractions from a red-brown earth by solid-state ^{13}C NMR. *Aust J Soil Res* 25:71-82.
- Parton WJ; Schimel DS; Cole CV; Ojima DS. 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. *Soil Sci Soc Am J* 51:1173-1179.
- Preston CM; Newman RH; Rother P. 1994. Using ^{13}C CP/MAS NMR to assess effects of cultivation on the organic matter of particle size fractions in a grassland soil. *Soil Sci* 157:26-35.
- Rao IM; Zeigler RS; Vera R; Sarkarung S. 1993. Selection and breeding for acid-soil tolerance in crops: upland rice and tropical forages as case studies. *Bioscience* 43:454-465.
- Rao IM; Ayarza MA; Thomas RJ. 1994. The use of carbon isotope ratios to evaluate legume contribution to soil enhancement in tropical pastures. *Plant Soil* 162:177-182.
- Sarkanen KV; Ludwig CH. 1971. *Lignins*. Wiley-Interscience, Nueva York.
- Schulten H-R; Hempfling R. 1992. Influence of agricultural soil management on humus composition and dynamics: classical and modern analytical techniques. *Plant Soil* 142:259-271.
- Schulten H-R; Leinweber P. 1993. Pyrolysis-field ionization mass spectrometry of agricultural soils and humic substances: effect of cropping systems and influence of the mineral matrix. *Plant Soil* 151:77-90.
- Serrão EAS; Fales IC; da Vega JB; Teixeira Neto JF. 1979. Productividad de los pastos cultivados en suelos de baja fertilidad de la región amazónica de Brasil. En: Sánchez PA; Tergas LE, eds. *Producción de pastos en suelos ácidos de los trópicos*. CIAT, Cali, Colombia. p 199-229.
- Skjemstad JO; Janik LJ; Head MJ; McClure SG. 1993. High energy ultraviolet photo-oxidation: a novel technique for studying physically protected organic matter in clay- and silt-sized aggregates. *J Soil Sci* 44:485-499.
- Sombroek WG; Nachtergaele FO; Hebel A. 1993. Amounts, dynamics and sequestering of carbon in tropical and subtropical soils. *Ambio* 22:417-426.
- Swift MJ; Heal OW; Anderson JM. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Thomas RJ; Fisher MJ; Ayarza MA; Sanz JI. 1995. The role of forage grasses and legumes in maintaining the productivity of acid soils in Latin America. En: Lal R; Stewart BA, eds. *Soil management: experimental basis for sustainability and environmental quality*. *Advances in Soil Science Series*, Lewis Pub., Boca Ratón, Estados Unidos. p 61-83.
- Tiessen H; Stewart JWB. 1983. Particle-size fractions and their use in studies of soil organic matter; II: Cultivation effects on organic matter composition in size fractions. *Soil Sci Soc Am J* 47:509-514.

Zech W; Kögel-Knabner I. 1994. Patterns and regulation of organic matter transformation in soils: litter decomposition and humification. En: Schulze ED, ed. Flux control in biological systems. Academic Press, Nueva York. p 303-334

Zech W; Ziegler F; Kögel-Knabner I; Haumaier L. 1992. Humic substances distribution and transformation in forest soils. *Sci Total Environ* 117/118:155-174.

Ziegler F; Kögel I; Zech W. 1986. Alteration of gymnosperm and angiosperm lignin during decomposition in forest humus layers. *Z Pflanzenernaerh Bodenkd* 149:323-331.

CAPÍTULO 22

Efecto de la Exclusión de la Lombriz Anécica *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno en las Propiedades del Suelo y en el Crecimiento de las Plantas, en Pastizales de los Llanos Orientales de Colombia¹

T. Decaëns*, J. J. Jiménez** y P. Lavelle*

Resumen

Se evaluaron los efectos que una especie de lombriz anécica que horada galerías profundas en el suelo, *Martiodrilus carimaguensis*, causa en la fertilidad del suelo y en el crecimiento de las plantas, en dos pastizales de los Llanos Orientales de Colombia. Esta especie permanece inactiva (en estivación) a cierta profundidad durante la época seca. Para impedir que estas lombrices colonicen la capa superficial del suelo al retornar a ella al inicio de la época lluviosa, se usó una red de fibra de vidrio. Mediante un análisis de componentes principales, se estudiaron los efectos de la ausencia de esta especie en las propiedades del

suelo y en la biomasa de las plantas. La manipulación experimental logró impedir la actividad de *M. carimaguensis* en la capa superficial del suelo. La mayor parte de la varianza registrada en este estudio (29.35%) se debió al efecto del tipo y la edad del pastizal en la estructura del suelo y en la materia orgánica. Una menor parte de la varianza (10.81%) se atribuyó al efecto de la leguminosa en las propiedades físicas del suelo. El efecto causado por la ausencia de las lombrices en las propiedades del suelo y en el crecimiento de las plantas explicó el 16.50% de la varianza total. La biomasa de los individuos de *M. carimaguensis* se relacionó con los siguientes factores: menor compactación del suelo, mayor contenido de C, menor saturación de Al, mayor biomasa herbácea y menor biomasa de malezas. Estos resultados apoyan la creencia general de que las lombrices afectan la fertilidad del suelo y el crecimiento de las plantas.

Palabras clave: ecología del suelo, fertilidad del suelo, lombrices anécicas, manipulación de lombrices, pastizales tropicales

1. Publicado en *Pedobiología* 43, p 835-841, por Decaëns et al. Copyright © 1999 de Urban & Fischer Verlag. Impreso con permiso de la casa editorial.

* Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux, IRD/Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas, CIAT, 32 Av. Henri Varagnat, F-93143 Bondy Cx, Francia.

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

Introducción

La mayoría de los estudios sobre el impacto que hace en el suelo la actividad de las lombrices de tierra han sido realizados en experimentos de laboratorio de corta duración (Derouard et al. 1997; Pashanasi et al. 1992; Spain et al. 1992). A pesar de que este enfoque ha permitido un avance significativo en la comprensión del papel que desempeñan las lombrices en los procesos desarrollados en el suelo, son aún incompletos los conocimientos actuales sobre la forma en que estos organismos influyen en los procesos relacionados con un ecosistema, en condiciones de campo *in situ* (Bohlen et al. 1995).

El objetivo de este estudio fue la valoración de un método innovador (Baker 1998) que excluyera selectivamente, de pequeñas unidades experimentales, las lombrices anécicas (*sensu* Bouché 1977). Se evaluó la eficiencia del método respecto a su capacidad de eliminar las lombrices anécicas grandes, pertenecientes a la especie *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, del suelo superficial de dos pastizales de gramínea y leguminosa en los Llanos Orientales de Colombia. Allí, en el CNI Carimagua, las poblaciones de esta especie han sido favorecidas por los pastizales intensivos, pero se han reducido dramáticamente en los cultivos anuales (Jiménez et al. 1998a). El estudio determina los efectos que produce la desaparición de esta especie en los procesos del suelo y en el crecimiento de las plantas, y los compara con los efectos debidos a otros factores ambientales.

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), en los Llanos Orientales (Meta), en Colombia. El clima es tropical húmedo con una temperatura y una precipitación de 26 °C y 2300 mm, respectivamente, como valor medio anual (datos del CIAT). La vegetación nativa está compuesta por parches de sabana abierta y de bosques de galería. Los suelos son Oxisoles bien agregados, de acidez alta y de fertilidad química baja.

Diseño y parcelas experimentales

El experimento se realizó en dos pastizales, cada uno de ellos sometido a pastoreo con 2.0 animales/ha: un pastizal A, de 3 años, que contiene *Brachiaria humidicola*, *Arachis pintoi*, *Stylosanthes capitata* y *Centrosema acutifolium*; un pastizal B, de 1 año, con *Panicum maximum* y *A. pintoi*.

La ecología de las lombrices de Carimagua puede consultarse en Jiménez et al. (1998a, 1998b). Todas las especies están inactivas en la época seca. Las lombrices de la especie anécica *M. carimaguensis* hacen galerías profundas en el suelo (60 a 100 cm) y entran en diapausa hasta la siguiente época lluviosa (Jiménez et al. 1998b). La idea del estudio fue impedir el retorno de los individuos hacia las capas superficiales del suelo cuando comenzaran las lluvias. Dado que otras especies estiven en esas capas superficiales, se esperaba que de ese modo el experimento tendría efectos específicos en los individuos de *M. carimaguensis*.

Al final de la época seca (finales de marzo de 1996) se establecieron 12 unidades experimentales pequeñas en cada pastizal mencionado, que fueron sometidas al pastoreo habitual. El protocolo de establecimiento se resume en la Figura 22-1:

1. Se extrajo, con una pala, un monolito de suelo de 40 x 40 x 30 cm;
2. Cada uno de los lados del monolito (excepto la parte superior) se envolvió en una red de fibra de vidrio de 0.5 mm de luz;
3. El monolito se introdujo de nuevo en el hueco que dejó la extracción y, para evitar

cualquier movimiento de las lombrices, se enterraron planchas metálicas alrededor de las unidades experimentales;

4. Se delimitó un área donde los individuos de *M. carimaguensis*, que se localizaban por la presencia de las heces frescas (Jiménez et al. 1998b), fueron sistemáticamente controlados con la inyección de 0.01 g de carbofuran activo en cada galería.

Se establecieron también 12 unidades sin red como testigo.

Se tomaron muestras de la vegetación y del suelo antes del

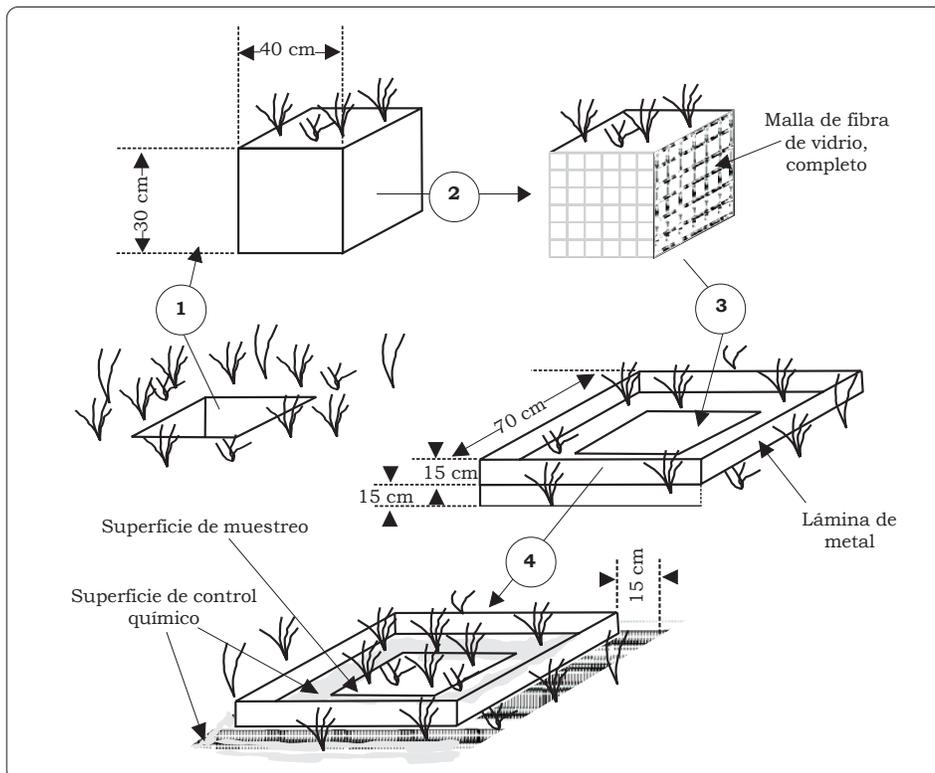


Figura 22-1. Descripción del procedimiento de muestreo. Los números corresponden al orden cronológico de los diferentes pasos del procedimiento empleado y se refieren a descripciones completas incluidas en el texto.

experimento, 6 meses después de su inicio y 18 meses después del mismo (en octubre de 1995, en agosto de 1996 y en junio de 1997, respectivamente). En cada fecha se tomaron cuatro unidades experimentales al azar en cada pastizal. Las muestras se usaron para caracterizar la vegetación (biomasas radicular y aérea), las propiedades del suelo (densidad aparente, densidad del tamaño medio de los agregados, resistencia a la penetración, sorción [capacidad de absorción o adsorción], infiltración y propiedades químicas), las poblaciones de lombrices (densidad y biomasa), las de hormigas y las de termitas (número de cámaras). Se emplearon los métodos recomendados por el programa TSBF (Programa de Biología y Fertilidad de los Suelos Tropicales) (Anderson e Ingram 1989). De cada muestra se tomaron cuatro repeticiones. Los sitios en que se establecían las unidades experimentales en el campo se ubicaron al azar, evitando siempre el efecto de borde del pastizal.

Estadística

Mediante la prueba PLSD de Fisher se probó el efecto de la manipulación experimental, tanto en la densidad y en la biomasa de las lombrices, como en la abundancia de las cámaras de las hormigas y de las termitas. La asimetría de los datos se redujo al aplicar una transformación Box-Cox (Sokal y Rohlf 1995) empleando el programa estadístico "Vernorm" (Legendre y Vaudor 1991). Se aplicó la corrección de Bonferroni y los niveles ajustados de significación al 0.05, 0.01 y 0.001 fueron 0.008, 0.002 y 0.0002, respectivamente.

El Análisis de Componentes Principales (ACP) se realizó con el programa (software) ADE (Thioulouse et al. 1997), con el fin de extraer la

principal fuente de variación de los datos ambientales. Se diseñó una matriz de 40 líneas (muestras) y 23 columnas (variables del suelo y de la vegetación). La biomasa de cada especie de lombriz y la abundancia de las cámaras de las hormigas y de las termitas se proyectaron sobre los ejes del ACP como columnas adicionales. Se hizo un análisis de regresión simple para comprobar las correlaciones entre los parámetros de la fauna del suelo y los ejes del ACP.

Resultados

Al final del experimento sólo se encontró un individuo de *M. carimaguensis* en el conjunto de las unidades experimentales. El gran tamaño de los individuos de *M. carimaguensis* fue la causa de que una ligera disminución de la densidad de las lombrices determinara una reducción brusca de su biomasa total (desde -89% hasta -100%, $P < 0.01$) (Figura 22-2). Las diferencias observadas en las otras especies (Figura 22-2) y en los artrópodos sociales (no se presentan aquí) no fueron significativas.

El **eje 1** extraído del ACP explicó el 29.33% de la inercia total de los datos (Cuadro 22-1). La correlación asociada con las variables dio valores negativos entre: (a) de un lado, biomasa alta de las gramíneas, de las raíces y del componente herbáceo; valores altos de densidad aparente en el estrato de 5 a 10 cm del suelo; alta resistencia a la penetración; pH alto; y contenido de nutrientes disponibles; y (b) del otro, saturación de Al alta (Figura 22-3,A, Cuadro 22-1). El ordenamiento de las muestras mostró una separación entre: (a) de un lado, las tomadas en las dos primeras fechas y las tomadas posteriormente (Figura 22-3,B); y (b) del otro, las tomadas en el pastizal A y las del

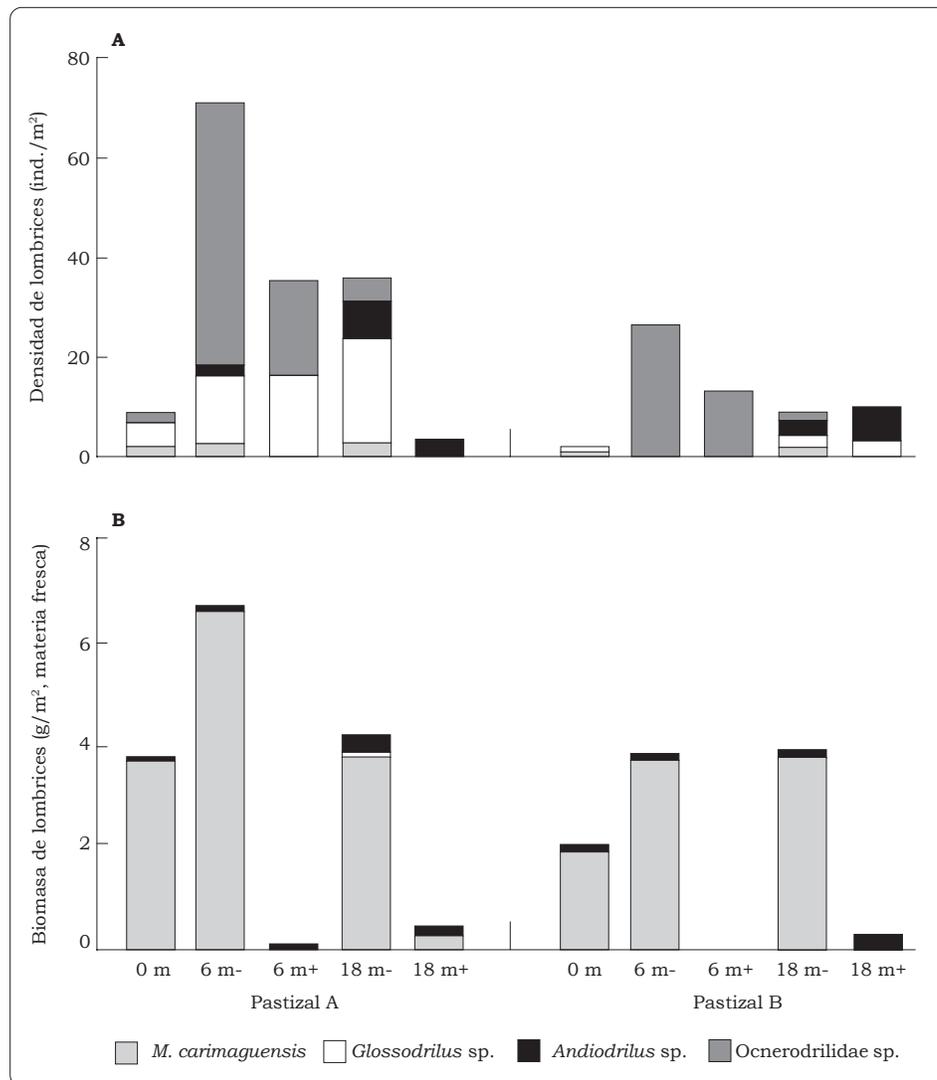


Figura 22-2. (A) Densidad y (B) biomasa de cada una de las especies de lombrices encontradas en las unidades experimentales con malla (+) y sin malla (-), en cada fecha de muestreo y en los dos pastizales (N = 8 para los controles y 4 para las otras fechas de muestreo; ind. = individuos; 0 m = antes; 6 m = 6 meses; 18 m = 18 meses).

pastizal B (Figura 22-3,C). Este eje se interpretó entonces como el efecto de las características y de la edad del pastizal en las propiedades físicas y químicas del suelo.

El **eje 2** explicó el 16.52% de la inercia total (Cuadro 22-1). Este eje opuso las siguientes variables:

(a) biomasa alta de malezas,

densidad aparente alta, alta resistencia a la penetración, contenidos de N altos, y saturación alta de Al, a estas otras variables: (b) biomasa alta, tanto herbácea como de las raíces (de la leguminosa y la gramínea), contenidos altos de C total, y diámetro medio de agregados del suelo alto (Figura 22-3,A,

Cuadro 22-1). Este eje separó, claramente, las muestras tomadas dentro de las unidades experimentales de exclusión de aquéllas tomadas en el suelo circundante (Figura 22-3,D) y se definió como el efecto de la exclusión de *M. carimaguensis* en la fertilidad del suelo y en el crecimiento de las plantas.

El **eje 3** explicó el 10.81% de varianza total. La abundancia de leguminosa en la cobertura vegetal y las propiedades hidráulicas del suelo (sorción [ver antes] e infiltración) definieron dicho eje (Cuadro 22-1). Este eje se interpretó como el efecto de la leguminosa en las propiedades físicas del suelo. Las muestras no se ordenaron a lo largo de este eje según un orden lógico, como en el caso de

los dos primeros ejes (datos no presentados).

La biomasa de los individuos de *M. carimaguensis* se correlacionó negativamente con el eje 2 cuando se proyectó en el plano definido por los dos primeros ejes del ACP (Figura 22-3,A). El coeficiente de regresión confirmó dicha relación negativa ($r = 0.63$; $P < 0.001$). La biomasa de las otras especies de lombrices y la abundancia de las cámaras de insectos sociales encontradas se localizaron en las intersecciones de los ejes, lo que indica que estas variables no estuvieron correlacionadas con ninguno de ellos (Figura 22-3,A). No se encontraron correlaciones significativas entre la biomasa de la macrofauna y el tercer eje del ACP.

Cuadro 22-1. Inercia relativa de cada uno de los tres ejes (entre paréntesis) y coeficientes de correlación asociados con las variables incluidas en el análisis de componentes principales (ACP) y relacionados con los ejes.

VARIABLES	Código	Eje 1 (29.33%)	Eje 2 (16.52%)	Eje 3 (10.81%)
Características de la vegetación				
Biomasa de gramínea	BG	-0.751	-0.447	-0.039
Biomasa de leguminosa	BL	-0.173	-0.402	-0.709
Biomasa de malezas	BM	-0.086	0.492	-0.044
Leguminosa (%)	%L	0.080	-0.101	-0.796
Biomasa herbácea	BH	-0.748	-0.464	-0.191
Biomasa radicular	BR	-0.707	-0.5	-0.245
Propiedades químicas del suelo (0-5 cm)				
pH	pH	-0.786	0.159	0.114
C total	C%	-0.168	-0.359	0.018
N total	N%	-0.188	0.532	-0.089
P total	PT	-0.738	0.190	0.030
Saturación de Al	Al	0.625	0.493	-0.360
Contenido de Ca	Ca	-0.817	-0.332	0.217
Contenido de Mg	Mg	-0.803	-0.347	0.262
Contenido de K	K	-0.336	-0.182	0.251
Propiedades físicas del suelo				
Densidad aparente (0-5 cm)	DA0-5	-0.281	0.518	-0.131
Densidad aparente (5-10 cm)	DA5-10	-0.612	0.515	-0.091
Diámetro medio de los agregados (0-10 cm)	DPM	-0.054	-0.377	0.167
Resistencia a la penetración (0-15 cm)	RP0-15	-0.623	0.538	0.205
Resistencia a la penetración (15-30 cm)	RP15-30	-0.651	0.499	-0.181
Resistencia a la penetración (30-60 cm)	RP30-60	-0.464	0.400	-0.198
Resistencia a la penetración (0-60 cm)	RP0-60	-0.703	0.579	-0.021
Sorción (ver texto, en Materiales y Métodos)	S	-0.164	-0.171	-0.645
Constante de infiltración	A	-0.174	0.030	-0.579

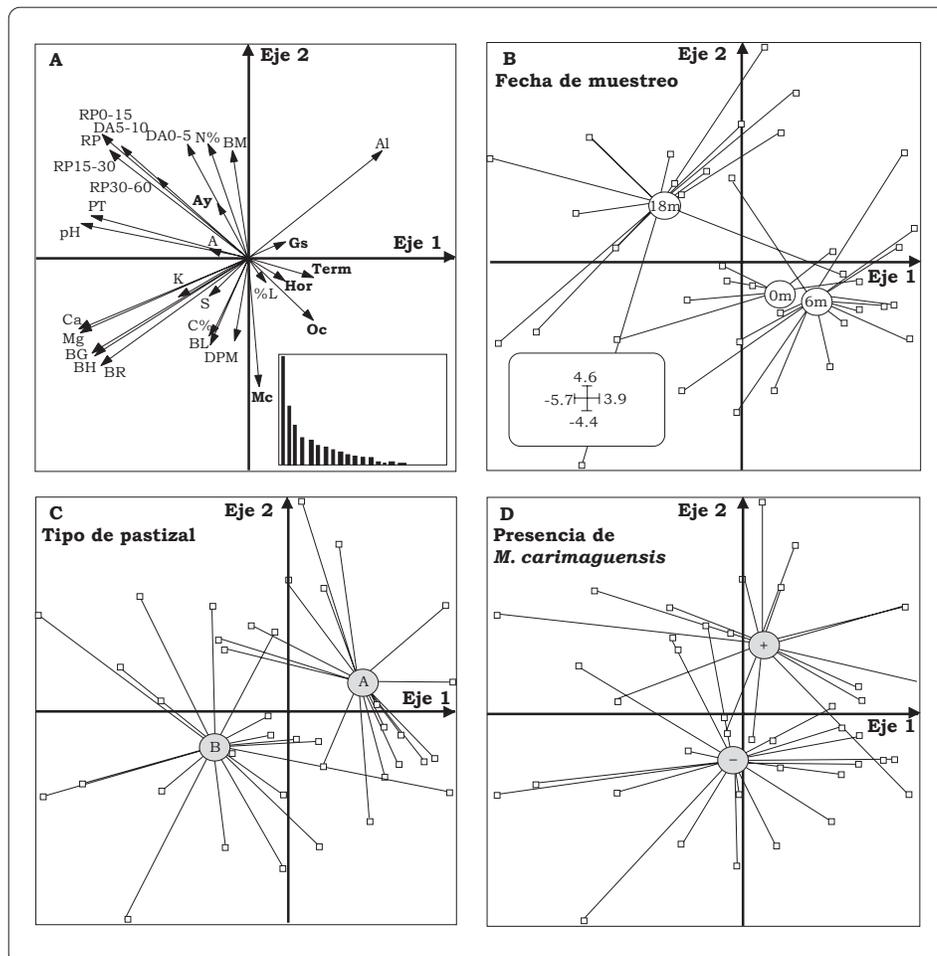


Figura 22-3. Resultados del análisis de componentes principales (ACP): (A): círculo de correlación y de valores propios o 'eigenvalues' (variables en letra sencilla; variables adicionales en negrita; códigos igual que en el Cuadro 22-1. Mc = biomasa de *M. carimaguensis*; Ay = biomasa de *Andiodrilus* n. sp.; Gs = biomasa de *Glossodrilus* n. sp.; Oc = biomasa de Ocnodrilidae sp.; Ant = abundancia de hormigas; Term = abundancia de termitas); (B) (C) y (D): ordenación de las muestras en el plano definido por los ejes 1 y 2 del ACP (el cuadro interno de (B) representa la escala de las figuras 3B, 3C y 3D; 0m = antes; 6m = 6 meses; 18m = 18 meses; A = pastizal de *B. humicola*; B = pastizal de *P. maximum*; + = con malla; - = sin malla).

Discusión

Los experimentos que se realizan con lombrices de tierra en condiciones de campo sirven para evaluar los efectos causados por ellas en los parámetros del suelo y en el crecimiento de las plantas. Este enfoque puede ser muy útil

cuando se trata de establecer el papel de las lombrices en la producción primaria de los ecosistemas naturales y de los que son explotados por el hombre (Bohlen et al. 1995). En nuestro estudio, el bloqueo del movimiento vertical de las lombrices, en la época y a la profundidad

adecuadas, resultó ser un método eficiente para eliminar la especie anécica deseada.

Los principales factores que influyeron en las propiedades del suelo fueron el tipo y la edad del pastizal. Este resultado puede atribuirse a los efectos específicos de las plantas, a la protección que da al suelo la cubierta vegetal, a la calidad y a la producción de la hojarasca, y al efecto acumulativo del pisoteo del ganado que puede variar según la historia y la naturaleza de los pastizales (Gijsman 1996; Gijsman y Thomas 1996; Sánchez et al. 1991). El efecto de las leguminosas en las propiedades físicas del suelo ocupó un tercer lugar en importancia; la explicación de este resultado estaría en el efecto de los canales que abren las raíces y aumentan la macroporosidad y la permeabilidad del suelo (Mytton et al. 1993).

La desaparición de *M. carimaguensis* produjo cambios significativos en las propiedades del suelo y en la biomasa de las plantas, aunque este impacto fue de importancia secundaria en comparación con el efecto del pastizal. La disminución de la biomasa de las lombrices se asoció con la degradación del suelo (aumentó la compactación del suelo y la saturación de Al y disminuyó el contenido de C) y de la biomasa herbácea. A su vez, la disminución de la biomasa vegetal favoreció la presencia de especies de malezas oportunistas. Estos resultados concuerdan con el conocimiento general de que las lombrices pueden influir en las propiedades del suelo y en el crecimiento de las plantas (ver revisión de Edwards y Bohlen 1996; Lal 1988; Lavelle 1997; Lee 1985). Se demuestra también que la pérdida de una especie en una comunidad de lombrices de tierra, cuando aquella especie está asociada

a un importante descenso de la biomasa total, puede originar pérdidas significativas en las funciones del ecosistema. Ahora bien, la rapidez e intensidad de los efectos observados en este estudio fueron acentuadas, probablemente, por el pastoreo intensivo. En condiciones naturales, sin perturbación del suelo, el impacto que hacen las lombrices de tierra en los procesos del suelo persiste a una escala grande de tiempo (de varios meses o años) (Blanchart 1992).

Las poblaciones de lombrices son muy sensibles a las prácticas de manejo del suelo (ver, por ejemplo, Lavelle y Pashanasi 1989; Reddy et al. 1995). En Carimagua, la biomasa de las especies nativas aumenta enormemente en los pastizales introducidos por el hombre; disminuye, en cambio, dramáticamente en los cultivos anuales (Decaëns et al. 1994; Jiménez et al. 1998a). Tales efectos pueden tener, a su vez, consecuencias decisivas para la función del suelo y su producción primaria (Lavelle 1996, 1997). Se debe centrar la atención ahora en el manejo de las poblaciones de lombrices en los agroecosistemas tropicales, con el fin de beneficiarse de su actividad y del impacto que causan en la fertilidad del suelo, para mejorar de este modo la sostenibilidad de la producción agrícola.

Agradecimientos

Los autores agradecen a R.J. Thomas, D.K. Friesen, E. Amézquita, C.G. Meléndez y N. Asakawa (CIAT) por su apoyo técnico y financiero. A J.-P. Rossi (IRD) y a dos revisores anónimos por la revisión útil que hicieron a una versión anterior de este artículo.

Referencias

- Anderson JM; Ingram JS, eds. 1989. Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. 2a. ed. CAB International, Oxford, Reino Unido. 221 p.
- Baker GH. 1998. The ecology, management, and benefits of earthworms in agricultural soils, with particular reference to Southern Australia. En: Edwards CA. ed. Earthworm ecology. St. Lucies Press, Boca Ratón, Estados Unidos. p 229-257.
- Blanchart E. 1992. Restoration by earthworms (Megascolecidae) of the macroaggregate structure of a destructured savanna soil under field conditions. *Soil Biol Biochem* 24:1587-1594.
- Bohlen PJ; Parmelee RW; Blair JM; Edwards CA; Stinner BR. 1995. Efficacy of methods for manipulating earthworm populations in large-scale field experiments in agroecosystems. *Soil Biol Biochem* 27:993-999.
- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. En: Lohm U; Persson T, ed. Soil organisms as component of ecosystems. *Ecological Bulletin* 25:122-132.
- 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.
- Derouard L; Tondoh J; Vilcosqui L; Lavelle P. 1997. Effects of earthworm introduction on soil processes and plant growth. *Soil Biol Biochem* 29:541-545.
- Edwards CA; Bohlen PJ. 1996. Biology and ecology of earthworms. 3a. ed. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido. 426 p.
- Gijsman AJ. 1996. Soil aggregate stability and soil organic matter fractions under agropastoral systems established in native savanna. *Aust J Soil Res* 34:891-907.
- Gijsman AJ; Thomas RJ. 1996. Evaluation of some physical properties of an Oxisol after conversion of native savanna into legume-based or pure grass pasture. *Trop Grassl* 30:237-248.
- 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.
- Lal R. 1988. Effects of macrofauna on soil properties in tropical systems. *Agric Ecosyst Environ* 24:101-116.
- 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.
- Lavelle P; Pashanasi B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia* 33:283-291.
- Lee KE. 1985. Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press, Orlando, Estados Unidos. 411 p.
- Legendre P; Vaudor A. 1991. The R package: multidimensional analysis, spatial analysis. Université de Montréal, Département des Sciences Biologiques, Montreal, Canadá.

- Mytton LR; Cresswell A; Colbourn P. 1993. Improvement in soil structure associated with white clover. *Grass Forage Sci* 48:84-90.
- Pashanasi B; Meléndez G; Szott L; Lavelle P. 1992. Effect of inoculation with the endogeic earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae) on N availability, soil microbial biomass and the growth of three tropical fruit tree seedlings in pot experiment. *Soil Biol Biochem* 24:1655-1659.
- Reddy MV; Kumar VPK; Reddy VR; Balashouri P; Yule DF; Cogle AL; Jangawad LS. 1995. Earthworm biomass response to soil management in a semi-arid tropical Alfisol agroecosystem. *Biol Fertil Soils* 19:317-321.
- Sánchez PA; Castilla CE; Alegre JC. 1991. Grazing pressure effects on the pasture degradation process. En: *Tropical Soils Technical Report*, 1988-1989. p 182-186.
- Sokal RR; Rohlf FJ. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3a. ed. W.H. Freeman and Company, Nueva York, Estados Unidos.
- Spain AV; Lavelle P; Mariotti A. 1992. Stimulation of plant growth by tropical earthworms. *Soil Biol Biochem* 24:1629-1633.
- Thioulouse J; Chessel D; Doledec S; Olivier JM. 1997. ADE 4: a multivariate analysis and graphical display software. *Stat Comput* 7:75-83.

CAPÍTULO 23

Estructura Espacio-Temporal de una Comunidad de Lombrices de Tierra y Heterogeneidad del Suelo en un Pastizal Tropical en Carimagua, Colombia¹

T. Decaëns* y J.-P. Rossi**

Resumen

Se estableció la estructura espacio-temporal de una comunidad de lombrices de tierra en un pastizal tropical en Colombia y se comparó dicha estructura con la heterogeneidad espacial del suelo. Se tomaron muestras de las lombrices en seis fechas distintas durante 1 año; las propiedades del suelo, en cambio, se establecieron en una sola muestra tomada al final de dicho periodo. El diseño del muestreo, que fue espacialmente explícito, consistió en una red regular de puntos separados entre sí 5 m. En cada fecha se tomaron 120 muestras de lombrices para determinar su densidad, pero se tomaron 60 puntos para establecer las propiedades del suelo. Con el fin de describir la estructura espacial de los datos recolectados se hicieron

análisis multivariados (variable múltiple) y análisis geoestadísticos. La prueba de Mantel y la prueba parcial de Mantel se usaron para establecer las relaciones entre los patrones de distribución espacio-temporal de las lombrices y la heterogeneidad del suelo. Los resultados obtenidos demostraron con claridad la existencia de un conjunto estructurado en la comunidad de lombrices. Parte de estos patrones fueron estables en el tiempo, al menos en la escala temporal correspondiente al período de estudio, y respondían a un dominio alterno de parches de población de determinados conjuntos de especies. A partir de estos resultados se discute el significado ecológico de estos grupos de especies.

Las propiedades del suelo manifestaron también una organización espacial significativa y sólo una parte pequeña de la estructura espacio-temporal de la distribución de las lombrices se relacionó con esas propiedades. Las especies pequeñas fueron más abundantes en áreas (parches) en que el suelo era más compacto, mientras que las especies grandes se asociaban con áreas en que la biomasa de las raíces y el nivel de C eran altos. Se discute también en

1. Publicado en *Ecography* 24(6), p 671-682, por Decaëns y Rossi. Copyright © 2001 de Ecography. Impreso con permiso de la casa editorial.

* Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux, IRD, 32 Av. Henri Varagnat, F-93143 Bondy Cedex, Francia/Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas, CIAT, AA 6713, Cali, Colombia.

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

este trabajo si la distribución espacio-temporal de las lombrices induce patrones similares de distribución en las propiedades físico-químicas del suelo o si, por el contrario, son éstas las que determinan la distribución de las lombrices. Los resultados de este trabajo sugieren que la organización de la comunidad de lombrices corresponde, en gran parte, a un sistema que no está en equilibrio, donde las poblaciones móviles de algunas especies de lombrices influyen en las propiedades del suelo. Es difícil establecer el efecto global de la comunidad de lombrices en el suelo porque en él predominan factores que se expresan, principalmente, a una escala mayor en la jerarquía ecológica.

Introducción

En los ecosistemas terrestres, los procesos que acontecen en el suelo ejercen una función reguladora en la mayoría de los ciclos biogeoquímicos (Anderson y Flanagan 1989; Swift et al. 1979). El papel que desempeñan en estos ciclos los macroinvertebrados excavadores de tamaño grande (por ejemplo, las lombrices, las termitas y las hormigas) se ha reconocido ampliamente (Lavelle et al. 1993), y dichos organismos han sido definidos como los ingenieros del ecosistema (Jones et al. 1994). Estos organismos producen, en efecto, estructuras físicas (heces, domos y galerías) que constituyen lugares específicos de regulación donde ocurren procesos importantes del suelo a una escala mayor (Anderson 1995; Lavelle 1996), que pueden influir o bien en la proliferación de otros organismos del suelo o bien en la estructura de las comunidades de éstos. Jones et al. (1994, 1997) señalaron la necesidad de establecer

los patrones de distribución espacial de las poblaciones de ingenieros ecológicos con el fin de comprender mejor la importancia que tienen las funciones que ellos cumplen.

Se sabe, desde hace algún tiempo, que las lombrices de tierra influyen en los procesos y en las propiedades del suelo a diferentes escalas de tiempo y de espacio (Lavelle et al. 1992; Syers y Springett 1984). Las heces que producen están compuestas por agregados órgano-minerales cuya estabilidad estructural es, generalmente, mayor que la de los agregados del suelo (Blanchart et al. 1997; Lal y Akinremi 1983; Lee y Foster 1991). Los procesos de mineralización de la materia orgánica (MO) se intensifican en las heces frescas y se reducen o desaparecen en las heces secas (Lavelle et al. 1998; Martin 1991). Se ha demostrado también, en experimentos realizados a nivel de microcosmos, que una comunidad sencilla de lombrices puede causar efectos significativos en las propiedades del suelo y en el crecimiento de las plantas (Bohlen y Edwards 1995; Derouard et al. 1997; Haimi y Huhta 1990). Por otro lado, falta información sobre el posible impacto in situ de conjuntos complejos de especies a escalas espacio-temporales más grandes.

La distribución de la fauna del suelo es, con frecuencia, agregada, al menos en una escala espacial de varias decenas de metros (Robertson y Freckman 1995; Rossi et al. 1995, 1997; Webster y Boag 1992). Los patrones de distribución espacial, incluso cuando varían de una especie a otra, son principalmente oposiciones o alternancias entre parches de alta densidad de individuos y parches de baja densidad. Esta heterogeneidad ocurre a una escala generalmente menor que 100 m y se extiende

desde 20 hasta 40 m para las lombrices, aunque se han observado estructuras más reducidas de 2 a 10 m (Rossi 1998). Se desconocen, en gran parte, los factores que propician esta ordenación relativa de la estructura espacial. Pueden ser muy complejos, probablemente, y pueden implicar el influjo que causan la heterogeneidad ambiental y los parámetros demográficos de las poblaciones (Rossi et al. 1997).

Se demostró, hace poco tiempo, que la distribución espacial de las comunidades de lombrices presenta una estabilidad temporal relativa, al menos durante periodos de 1 ó 2 años (Jiménez 1999; Rossi 1998). En algunos casos, las estructuras espacio-temporales consisten en una alternancia de áreas donde predominan determinados conjuntos de especies o algunos grupos funcionales. A consecuencia de esto, diferentes parches de población corresponderían a efectos diferentes en las propiedades del suelo y en el crecimiento de las plantas (Rossi 1998). Por tanto, el papel funcional de la organización espacio-temporal de la comunidad de lombrices puede tener un efecto regulador en algunos aspectos del funcionamiento del suelo, al menos a cierta escala espacio-temporal de observación (Rossi 1998).

El objetivo de este estudio fue establecer la posible relación entre la organización espacio-temporal de la comunidad de lombrices y la heterogeneidad espacial de algunas propiedades del suelo, en un pastizal tropical. Numerosos estudios realizados en el sitio experimental de este estudio y en otros lugares han demostrado que algunos procesos que acontecen en el suelo están regulados por la actividad de las lombrices, al menos a la escala de observación de la bioestructura que ellas producen (heces de algunos cm)

o en el entorno cercano (unas decenas de cm). La meta del trabajo fue verificar si el impacto causado por las lombrices en el suelo puede observarse a una escala mayor (una parcela de algunas decenas de metros). Se probó la hipótesis de que la estructura espacio-temporal de los conjuntos de especies de lombrices induce patrones similares de heterogeneidad espacial en el suelo (al mismo tamaño de resolución) y de que el fenómeno inverso, o sea, que dicha heterogeneidad influya en la agrupación de especies de la fauna de suelo, no se presenta.

Materiales y Métodos

Sitio del estudio

El estudio se realizó en la estación experimental Carimagua del convenio CORPOICA-CIAT (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 presenta un régimen tropical subhúmedo con una media anual de 26 °C de temperatura y 2300 mm de precipitación: la época seca está muy bien definida y va desde noviembre hasta marzo (datos del CIAT). La vegetación nativa varía con la topografía: hay sabanas abiertas en las zonas altas (los "altos") y bosques de galería o sabanas inundables en las zonas bajas (los "bajos"). Los suelos son Oxisoles (Tropeptic Haplustox Isohipertérmicos) en los altos y Ultisoles (Ultic Aeric Plintaquox) en los bajos. Ambos tipos de suelos se caracterizan por sus propiedades físicas favorables (agregación, porosidad, retención de agua), su acidez alta (pH (H₂O) < 5), y una fertilidad química baja (saturación de Al > 80%, CIC < 5 meq/100 g de suelo seco) (datos del CIAT).

Las muestras se tomaron en un pastizal previamente arado de *Brachiaria humidicola* (Rendle) (CIAT 679), *Arachis pintoii* Krap. y Greg. (CIAT 17434), *Stylosanthes capitata* Vog. (cv. Capica) y *Centrosema acutifolium* Benth. (cv. Vichada) que tenía 3 años. La parcela experimental estaba situada en un alto bien drenado y el ganado pastoreaba en ella con una carga animal de 2 animales/ha. Las muestras se tomaron en un área de 35 x 70 m que se delimitó en el centro de la parcela.

Muestreo de lombrices

Las fechas de muestreo se escogieron para cubrir, de manera precisa, un ciclo estacional completo. Las lombrices se muestrearon desde octubre de 1995 hasta octubre de 1996 en las siguientes fechas: (a) en octubre de 1995 y (b) cada 2 meses, entre febrero y octubre de 1996.

El método empleado para recolectar las lombrices se adaptó del aplicado en el programa de Biología y Fertilidad de los Suelos Tropicales (TSBF, acrónimo en inglés) de Anderson e Ingram (1993) y consistía en la extracción rápida de un monolito de suelo de 25 x 25 x 30 m. Este suelo se revisó manualmente en el campo sobre una lámina de plástico y las lombrices recolectadas se identificaron hasta el nivel de especie (según Jiménez 1999), se contaron, y se devolvieron al lugar en que se hallaba el monolito junto con todo el suelo ya revisado.

Antes de la extracción del monolito, se calculó la densidad de la especie anécica grande, *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, a partir del número de heces frescas depositadas sobre una superficie de 1 m², cuyo centro se hallaba en el área ocupada por el monolito. La relación existente entre el número de individuos y el de heces frescas

presentes sobre la superficie del suelo se ha considerado como el método más eficiente para determinar la densidad poblacional de esta especie (Jiménez et al. 1998a). En realidad, *M. carimaguensis* escapa fácilmente hacia los horizontes profundos del suelo cuando se emplea el método clásico de extracción manual, a causa de su gran tamaño y de las galerías profundas que excava.

Los sitios de muestreo se localizaron regularmente cada 5 m en la red diseñada de 35 x 70 m. Este procedimiento permitía ubicar los puntos en el espacio mediante coordenadas (x, y), y facilitaba la aplicación de técnicas de estadística espacial. Para evitar que se muestrearan dos monolitos exactamente en el mismo punto, las muestras se desplazaban, de una fecha a otra, a lo largo de una espiral cuyo origen correspondía al punto muestreado en la primera fecha. Esta diferencia de localización (unos 30 cm) se consideró despreciable al compararla con el tamaño total de la parcela estudiada; las coordenadas de los puntos, por tanto, fueron idénticas de una fecha a la otra. En total, se muestrearon 120 monolitos en cada fecha, número que excede en mucho el tamaño mínimo de la muestra, el cual se considera necesario para realizar la mayoría de los análisis espaciales (Legendre y Fortin 1989; Rossi 1996).

Propiedades del suelo y biomasa radicular

Se tomaron muestras de suelo al terminar el período en que se hizo el muestreo de las lombrices (septiembre de 1996). La dinámica temporal de la heterogeneidad del suelo no se tuvo en cuenta porque es difícil establecer vínculos entre ésta y la dinámica temporal reciente de la

distribución de las lombrices. Es posible, en realidad, que tanto las lombrices como las propiedades del suelo se influyeran mutuamente con un determinado intervalo temporal, que es el tiempo necesario para que las estructuras influyan en el ambiente cercano o para que los individuos ocupen áreas favorables. En consecuencia, es posible que estos dos compartimentos (las lombrices y las propiedades del suelo) no manifiesten simultáneamente patrones espacio-temporales. Este estudio partió, por tanto, del supuesto de que el diseño del muestreo arrojaría dos tipos posibles de resultados, que corresponderían a distintos tipos de interacciones entre el suelo y la fauna contenida en él.

- En primer lugar, la distribución de las lombrices es estable en el tiempo y muestra una correlación muy fuerte con los parámetros del suelo, lo que indica que la heterogeneidad del suelo presenta una inercia temporal alta e influye en la distribución de los organismos durante todo el período de muestreo (hipótesis del equilibrio).
- En segundo lugar, las poblaciones de lombrices son móviles y su distribución no se relaciona con los parámetros del suelo o, si existe, es muy débil; esto significa que los patrones de distribución espacial de la comunidad y del suelo pueden influirse mutuamente en un sistema que no está en equilibrio.

La biomasa de las raíces se calculó también en esta misma fecha del muestreo del suelo con el fin de conocer el efecto que causan las lombrices en el crecimiento de las plantas. En ningún caso se tomaron muestras de la biomasa de la parte aérea de las plantas, porque el pastoreo intensivo influye más en ella

que la actividad de las lombrices o las características del suelo. Las muestras que se tomaron del suelo y de las raíces provenían solamente de la capa de 0 a 10 cm, porque durante la época lluviosa la mayoría de las lombrices están activas a esa profundidad (Jiménez y Decaëns 2000).

La resistencia a la penetración se midió en cuatro profundidades (0, 2.5, 5 y 10 cm) con un penetrómetro DAIKI 5520 (diámetro del cono de 1 cm, ángulo de 26°). La densidad aparente se determinó en las capas de 0 a 5 cm y de 5 a 10 cm, partiendo del peso de un cilindro de suelo (5 cm de diámetro) que se había secado previamente durante una semana a 75 °C. El C total se calculó en la capa de 0 a 10 cm mediante el método de digestión ácida y posterior determinación colorimétrica, en muestras de 2 g de suelo secado al aire (Houba et al. 1988). Las raíces se recolectaron mediante el lavado y el tamizado (en malla de 0.053 mm) de muestras de suelo que habían sido tomadas con cilindros de 10 cm de diámetro hasta 10 cm de profundidad, y que se habían secado a 75 °C durante 48 horas.

Los puntos de muestreo se localizaron en la misma red diseñada para el muestreo de las lombrices. Aunque se tomaron muestras solamente en la mitad de estos 120 puntos, el total de 60 puntos sigue siendo superior al que se considera suficiente para aplicar el análisis estadístico espacial (Legendre y Fortin 1989; Rossi 1996).

Análisis estadísticos

Análisis triádico parcial

El análisis triádico parcial (ATP) es un método específico para conjuntos o matrices cúbicas de

datos. Este método es muy útil cuando se analiza una serie de tablas relacionadas con t fechas de muestreo que tuvieron lugar en la misma localidad (o estación) s . En cada fecha se establecen p variables en cada estación o cada punto de muestreo y el ATP permite extraer la estructura de inercia que es común a las diferentes fechas. El método implica la realización de tres pasos sucesivos (Centofanti et al. 1989; Thioulouse y Chessel 1987), de los cuales se hicieron dos en este estudio:

- El **análisis de la interestructura**: este análisis proporciona una descripción de las estaciones en función de la tipología de las fechas de muestreo y extrae la estructura que es común a las diferentes fechas, para cada una de las variables p .
- El **análisis de compromiso**: este análisis permite describir las estaciones en función de la tipología de las variables, y también identificar las variables que explican la estructura común a las diferentes fechas de muestreo.

En este estudio, la tabla o conjunto original de datos representaba seis tablas iniciales (correspondientes a las seis fechas de muestreo), cada una de ellas compuesta de 120 líneas (estación = punto de muestreo) y 5 columnas (variable = especie de lombriz). Las coordenadas factoriales de los puntos de muestreo, extraídas en el análisis de la interestructura, se representaron en un mapa con el fin de describir los patrones de distribución espacio-temporal de cada especie de lombriz. Asimismo, los patrones espaciales, comunes a las diferentes fechas, de los distintos conjuntos de especies se ubicaron en

un mapa con las coordenadas factoriales suministradas por el análisis de compromiso. Los análisis y sus cifras correspondientes fueron procesados en el módulo STATIS y en los módulos gráficos asociados del programa informático (software) ADE-4 (Thioulouse et al. 1997).

Análisis de componentes principales

Para analizar los parámetros del suelo y la biomasa de las raíces se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP). La tabla de datos comprendía 60 líneas (los puntos de muestreo) y 8 columnas (los parámetros del suelo y la biomasa radicular). Se trazaron mapas con las coordenadas factoriales de los puntos de muestreo con el propósito de identificar los patrones de variación espacial, tanto de las variables del suelo como de la biomasa de las raíces, siguiendo el mismo procedimiento descrito anteriormente para el ATP. Este análisis se realizó con el módulo ACP del programa informático ADE-4 (Thioulouse et al. 1997).

Cálculo de los valores faltantes mediante "kriging"

Se calcularon las coordenadas factoriales sobre el eje del ACP para los 60 puntos en que no se tomaron muestras de suelo ni de raíces, con el fin de comparar, posteriormente, los diferentes patrones espaciales revelados en el análisis factorial. Este cálculo se hizo empleando la técnica de interpolación mediante el "kriging" puntual (Burgess y Webster 1980; Yost et al. 1982a), un procedimiento que tiene en cuenta los valores de la variable en los puntos cercanos y su autocorrelación tal como se describe en su

semi-variograma (es decir, en la representación de su semivarianza en función de la distancia entre los pares de puntos muestreados). Tanto los semi-variogramas como los valores calculados con “kriging” se obtuvieron con el programa informático (software) VAR5, que fue desarrollado por la Universidad de Hawaii (Yost et al. 1989).

Autocorrelogramas de Moran

Las estructuras espacio-temporales extraídas del análisis de variable múltiple (multivariado) fueron probadas y descritas mediante los autocorrelogramas de Moran (Moran 1950). El índice de Moran se calculó para las coordenadas factoriales de los puntos de muestreo en los dos primeros ejes tanto del ACP como del análisis de compromiso. Los datos se asignaron a 14 clases de distancia (ver Cuadro 23-1, donde se muestran los límites y el número de pares de

Cuadro 23-1. Límites inferior y superior y número de pares de puntos en cada una de las 14 clases de distancia empleadas en el cómputo del correlograma.

Clase de distancia	Límite inferior (m)	Límite superior (m)	Pares de puntos (no.)
1	0	5.6	217
2	5.6	11.2	740
3	11.2	16.8	635
4	16.8	22.4	1044
5	22.4	28.0	753
6	28.0	33.5	988
7	33.5	39.1	715
8	39.1	44.7	554
9	44.7	50.3	558
10	50.3	55.9	390
11	55.9	61.5	240
12	61.5	67.1	196
13	67.1	72.7	86
14	72.7	78.3	24

puntos de cada clase). El nivel de significación estadística en que se probó cada coeficiente fue de $P = 0.05$. El correlograma entero se consideró significativo cuando al menos uno de los coeficientes lo fue al nivel de probabilidad corregido de Bonferroni: $0.003 = 0.05/14$ (14 = número de clases de distancia) (Cooper 1968). La prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov se utilizó para comprobar la normalidad de la distribución de la frecuencia de los datos, antes de hacer el cómputo de los índices. Cuando fue necesario reducir la asimetría de la distribución de los datos, se aplicó la transformación Box-Cox (Sokal y Rohlf 1995). Los diversos módulos del paquete estadístico “R Package” se usaron en todos estos pasos (Legendre y Vaudor 1991).

Prueba de Mantel

Se empleó la r estadística de la prueba sencilla de Mantel (Mantel 1967) para subrayar los patrones comunes tanto a la distribución espacio-temporal de las lombrices como a la distribución espacial de las propiedades del suelo y de la biomasa radicular. Esta prueba consiste en el cálculo y la comprobación de la correlación que existe entre dos matrices de distancia que reflejan la estructura espacial de dos variables dadas (Legendre y Fortin 1989; Legendre y Trousselier 1988). Se crearon cuatro matrices en este caso, que son las siguientes:

- EAW1 y EAW2, que contienen las coordenadas factoriales de las muestras situadas en los dos primeros ejes del análisis de compromiso; y
- SOIL1 y SOIL2, que contienen las coordenadas factoriales de las muestras situadas en los dos primeros ejes del ACP

(obtenidas una vez aplicado el "kriging").

De este modo, la prueba de Mantel se llevó a cabo entre cada una de las matrices EAW y SOIL.

Se puede lograr una estadística significativa en la prueba de Mantel a partir de un factor inesperado que ejerza un efecto similar y simultáneo en ambas variables estudiadas (Legendre y Fortin 1989; Rossi y Quénéhervé 1998). Se empleó, por tanto, en lo sucesivo la estadística de la prueba parcial de Mantel (Smouse et al. 1986) para comprobar esta eventualidad y resaltar las verdaderas relaciones entre las matrices EAW y SOIL. Esta prueba consiste en probar cada matriz EAW respecto a cada matriz SOIL, condicionando la prueba a una matriz de distancia SPACE que se constituye a partir de las coordenadas geográficas de los puntos de muestreo. Se presume, de este modo, que la matriz SPACE representa los patrones espaciales comunes a todas las variables analizadas (Legendre y Troussellier 1988; Rossi y Quénéhervé 1998).

El módulo "Mantel 3.0" del paquete estadístico "R Package" de Legendre y Vaudor (1991) se utilizó para llevar a cabo la prueba simple de Mantel y la prueba parcial de Mantel. La significación estadística se verificó mediante una prueba de permutación (1000 permutaciones) a un nivel de $P = 0.05$ (Legendre y Fortin 1989).

Resultados

Estructura espacio-temporal de la comunidad de lombrices

La comunidad de lombrices estudiada estaba constituida, en su mayor parte, por especies geófagas

(endógeas, *sensu* Bouché 1977) y contaba con la presencia de una especie polihúmica (*sensu* Lavelle 1979) que ingiere suelo rico en MO (Ocnodrilidae sp.), de una especie mesohúmica (*sensu* Lavelle 1979) que ingiere suelo con un contenido bajo de MO (*Andiodrilus* sp.), y de una especie intermedia entre las anteriores (*Glossodrilus* sp.). La especie de tamaño grande *M. carimaguensis*, que ingiere tanto hojarasca fresca como suelo y construye galerías subverticales, representaba la especie anécica (*sensu* Bouché 1977), mientras que una sola especie, *Aymara* sp., se consideró como transformadora de la hojarasca (epígea, *sensu* Bouché, 1977) (Jiménez et al. 1998b).

La densidad media de las lombrices fue de 4.8 y 95.4 individuos/m² durante febrero y junio, respectivamente. Las especies endógeas predominaron en la densidad poblacional: Ocnodrilidae sp. ($\cong 35\%$ de la densidad total de lombrices), *Andiodrilus* sp. ($\cong 35\%$) y *Glossodrilus* sp. ($\cong 20\%$). Sólo el 2% de la densidad total de las lombrices estaba representada por *M. carimaguensis*, pero esta especie dominó en la estructura de la comunidad en cuanto a la biomasa, dado su gran tamaño en comparación con el de las demás especies.

Análisis de la interestructura

El valor propio ("eigenvalue") del primer eje sobresalió entre los siguientes, en tanto que el decrecimiento global fue suave (Figura 23-1,A); este comportamiento sugirió que solamente el primer eje podía escogerse para el análisis de compromiso.

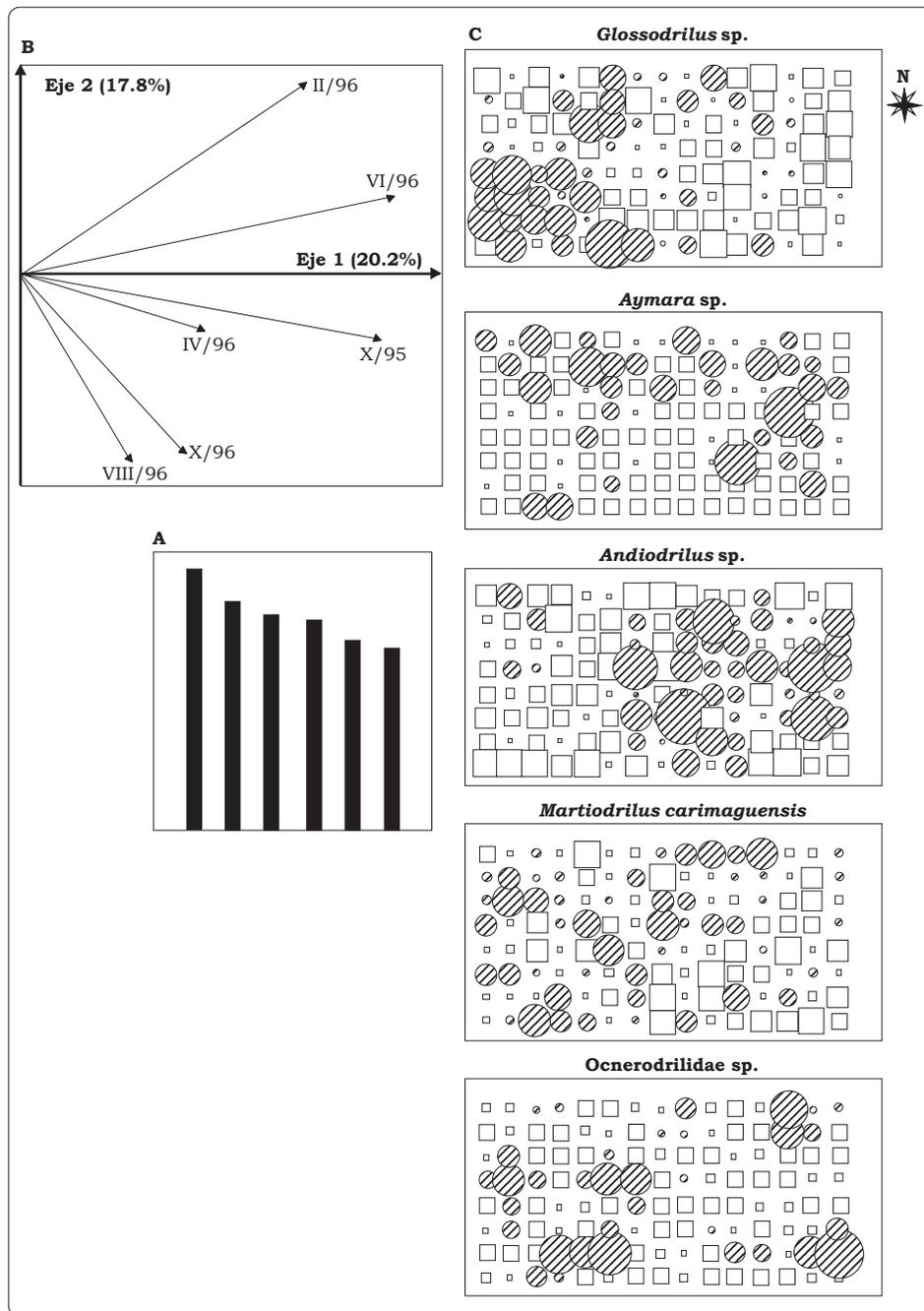


Figura 23-1. Resultados obtenidos en el análisis de la tabla de interestructura: (A) Diagrama de los valores propios o "eigenvalues". (B) Círculo de correlación con las fechas de muestreo proyectadas en el plano factorial definido por los dos primeros ejes del ACP de la matriz de interestructura. (C) Mapas de las coordenadas factoriales de los 120 puntos de muestreo sobre el primer componente del análisis para cada una de las cinco especies de lombriz (los círculos y los cuadrados representan, respectivamente, las coordenadas positivas y negativas; la superficie del símbolo es proporcional al valor correspondiente obtenido).

El primer eje (20.2% de la inercia total) correspondió claramente al llamado “efecto de tamaño” entre las tablas (todas las variables tuvieron el mismo signo en el eje 1) (Figura 23-1,B), y esto significa que las correlaciones entre las tablas fueron todas positivas. En otras palabras, no hubo inversión de la estructura espacial de una fecha a otra y los patrones observados en la distribución espacial de las lombrices fueron, al menos en parte, comunes a todas las fechas de muestreo. La variabilidad de los datos restantes no fue afectada por las estructuras espacio-temporales, lo que refleja la alta variabilidad espacio-temporal global de los conjuntos de especies.

Los mapas trazados con las coordenadas factoriales de los puntos de muestreo (Figura 23-1,C) revelaron la existencia de patrones espaciales agregados que eran estables en el tiempo, al menos en la escala temporal considerada en este estudio. La estructura agregada, en particular, fue muy clara respecto a la distribución espacio-temporal de *Glossodrilus* sp., especie que presentó un área o parche de densidad alta muy bien definida en la parte inferior izquierda de la red diseñada en la parcela. En cambio, la densidad de *Andiodrilus* sp. fue alta en la mitad derecha de dicha red y baja en su mitad izquierda. Las estructuras espaciales no fueron muy claras en el caso de *M. carimaguensis*, aunque se observó un área más densa en la mitad izquierda de la zona muestreada. Los parches de densidad alta que presentaron las especies *Glossodrilus* sp. y *M. carimaguensis* eran, en parte, superponibles y se oponían claramente al parche de alta densidad de *Andiodrilus* sp. De las demás especies se observaron pequeños parches distribuidos por toda la parcela (como para *Ocnerodrilidae* sp.) o agrupados en la

parte superior de ésta (como para *Aymara* sp.)

Primer análisis de compromiso

El descenso fuerte de los valores propios de los ejes justificó la elección de sólo los dos primeros ejes para la interpretación de los datos (Figura 23-2,A). Este análisis de compromiso se hizo con el primer eje del análisis de la interestructura, que sólo representaba el 20.2% de la inercia total de la matriz de datos.

El primer eje (34.2% de la inercia total) estuvo caracterizado, en gran parte, por una oposición entre dos conjuntos de especies: por un lado, *Andiodrilus* sp. y *Aymara* sp. y, por el otro, *Glossodrilus* sp. junto con *Ocnerodrilidae* sp. y *M. carimaguensis* (Figura 23-2,B). El mapa de las coordenadas de los puntos de muestreo sobre el primer eje del análisis reveló la presencia de dos zonas diferenciadas: la primera, situada en la parte inferior izquierda de la parcela, estaba dominada por el conjunto de las especies *Glossodrilus* sp.-*Ocnerodrilidae* sp.-*M. carimaguensis*; la segunda, en la parte superior derecha, estaba ocupada, en su mayor parte, por *Andiodrilus* sp. y *Aymara* sp. (Figura 23-2,C). El correlograma de Moran, calculado sobre las coordenadas factoriales de los puntos de muestreo, fue globalmente significativo ($P < 0.001$, Figura 23-3), donde las cuatro primeras clases de distancia tuvieron valores individuales positivos, que fueron negativos desde la sexta clase en adelante. Estos resultados indican que los conjuntos de especies descritos se localizaban en parches agregados que medían unos 20 m.

El segundo eje (23.0% de la inercia total) mostró la separación entre las especies pequeñas

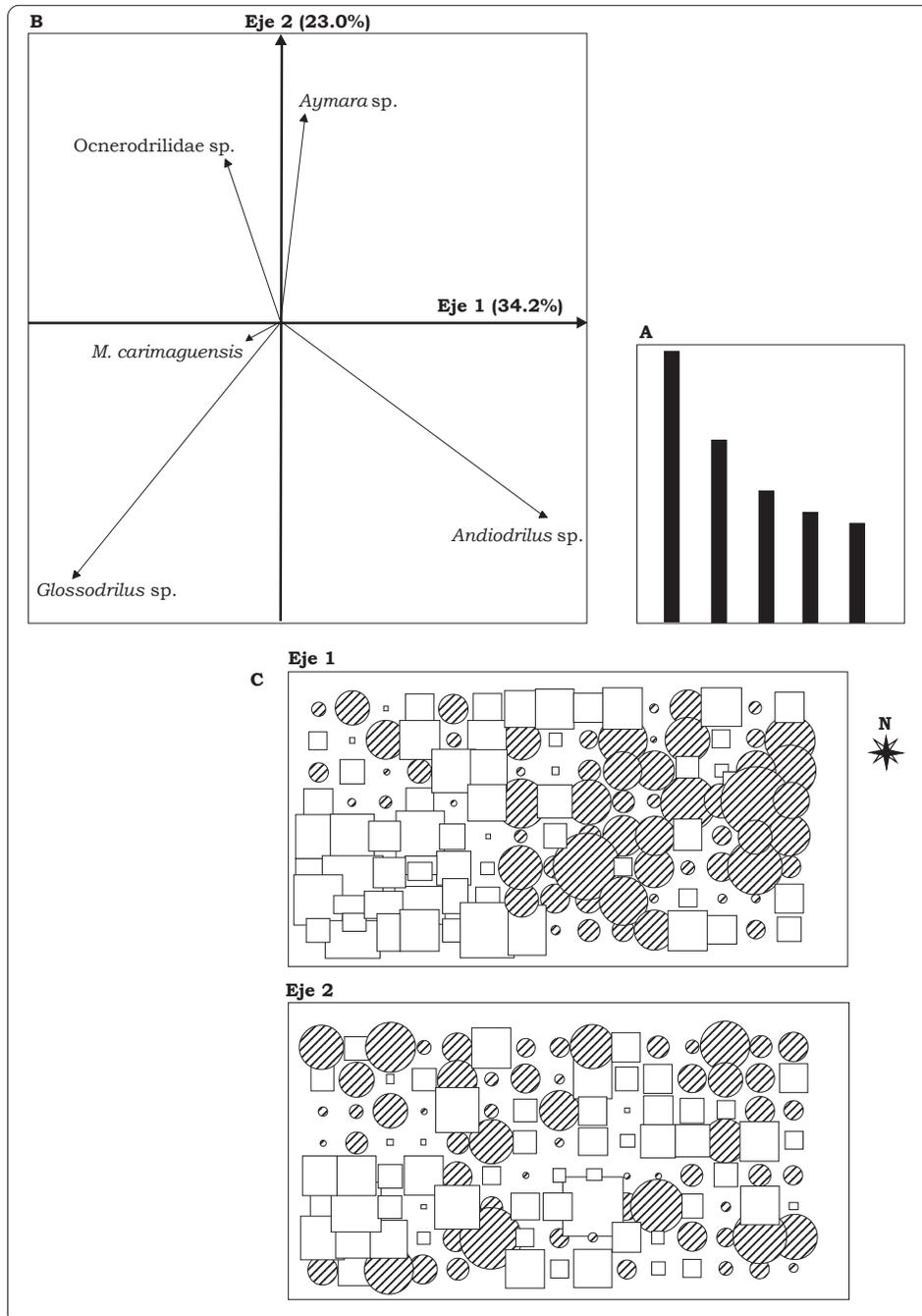


Figura 23-2. Resultados de la tabla del análisis de compromiso: (A) Diagrama de los valores propios o "eigenvalues". (B) Círculo de correlación con las variables (especies) proyectadas en el plano factorial definido por los dos primeros ejes del ACP de la matriz de compromiso. (C) Mapas de las coordenadas factoriales de los 120 puntos de muestreo sobre los primeros dos componentes del análisis (los círculos y los cuadrados representan, respectivamente, las coordenadas positivas y negativas; la superficie del símbolo es proporcional al valor correspondiente obtenido).

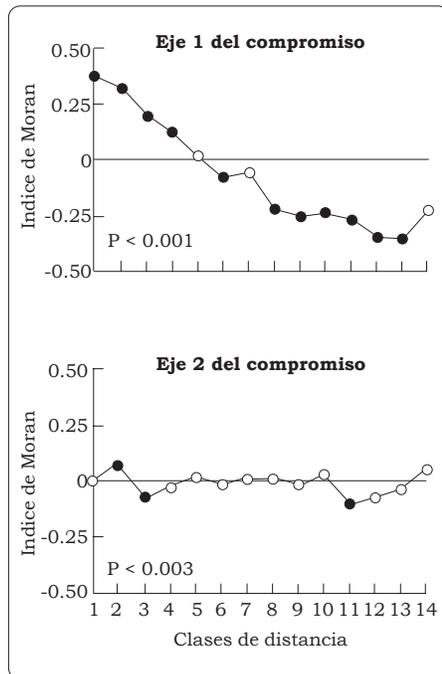


Figura 23-3. Correlogramas de Moran obtenidos a partir de las coordenadas factoriales de los 120 puntos de muestreo sobre los dos primeros ejes del ACP de la matriz de compromiso (● = valores significativos individuales al nivel de $P < 0.05$; ○ = valores no significativos; el valor de P se refiere al nivel de significación global del correlograma).

(*Aymara* sp. y *Ocnodrilidae* sp.) y las especies de mayor tamaño (*Glossodrilus* sp., *Andiodrilus* sp. y *M. carimaguensis*) (Figura 23-2,B). A diferencia del patrón descrito para el primer eje, el mapa trazado con las coordenadas factoriales sobre este eje no reflejó una estructura espacial clara (Figura 23-2,C). Sin embargo, se observaron pequeños parches de coordenadas positivas o negativas, las primeras en la parte inferior derecha y en la superior derecha de la parcela, y las segundas en el centro y en la parte inferior izquierda de ésta. El correlograma de Moran confirmó la presencia de estas estructuras espaciales ($P < 0.003$,

Figura 23-3), aunque sólo apareció una autocorrelación positiva en la segunda clase de distancia. De ahí que este eje reflejara la oposición que manifiestan en el espacio las especies de diferente tamaño que se localizaban en parches pequeños de unos 10 m.

Heterogeneidad del suelo

Los valores mínimos y máximos que se obtuvieron para las propiedades del suelo y para la biomasa radicular se muestran en el Cuadro 23-2. El descenso de los valores propios asociados con los ejes del ACP fue brusco, lo que indicó que sólo los dos primeros ejes debían tomarse para interpretar los datos (Figura 23-4,A).

El primer eje (44.3% de la inercia total) presentó la oposición entre el C total y la biomasa de las raíces, por un lado y, por el otro, entre algunas variables que describen la compactación del suelo (por ejemplo, la resistencia a la penetración y la densidad aparente) (Figura 23-4,B). El mapa trazado con las coordenadas factoriales reveló la presencia de dos áreas, fácilmente identificables, en

Cuadro 23-2. Valor medio de las propiedades del suelo y de la biomasa radicular (ss = suelo seco, rs = raíces secas).

Propiedades	Capa (cm)	Min.	Máx.
C orgánico total (%)	0-10	2.2	3.6
Densidad aparente (g/cm ³ de ss)	0-5	0.82	1.43
	5-10	1.07	1.77
Resistencia a la penetración (kg/cm ²)	0	0	4.3
	2.5	0	6.0
	6	0.7	8.3
	10	4.0	16.8
	20	8.8	17.8
	30	11.3	23.0
	40	15.2	25.0
	50	16.3	25.0
Biomasa radicular (g/m ² de rs)	0-10	21.4	141.0

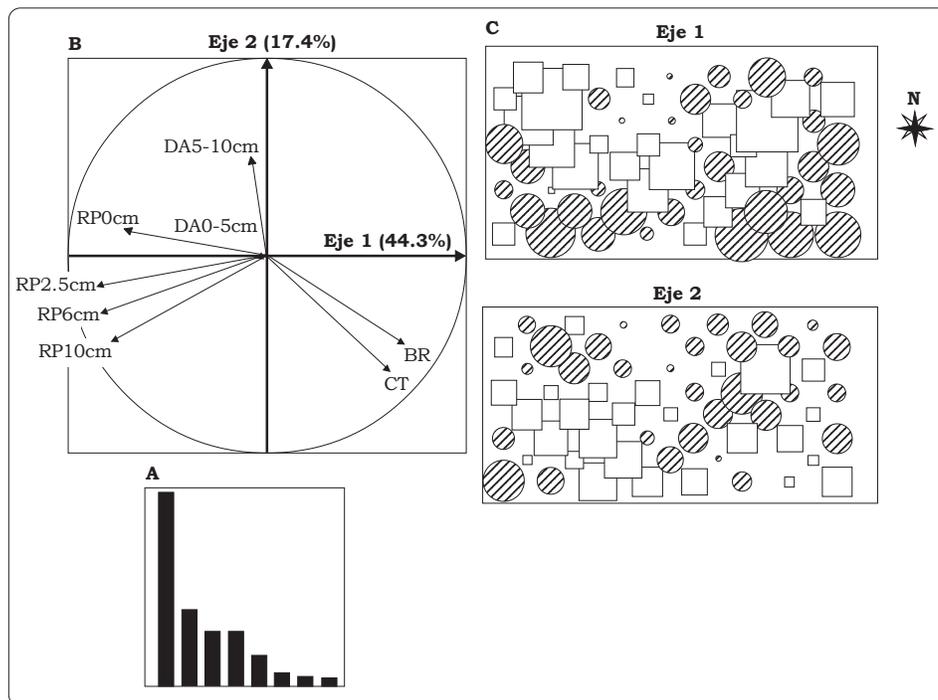


Figura 23-4. Resultados del ACP sobre los parámetros del suelo y la biomasa radicular: (A) Diagrama con los valores propios o "eigenvalues". (B) Círculo de correlación con las variables proyectadas sobre el plano factorial definido por los dos primeros ejes del ACP (BR = biomasa radicular; CT = carbono total; DA = densidad aparente; RP = resistencia a la penetración). (C) Mapas de las coordenadas factoriales de los 60 puntos de muestreo sobre los dos primeros componentes del análisis (los círculos y los cuadrados representan, respectivamente, las coordenadas positivas y negativas; la superficie del símbolo es proporcional al valor correspondiente obtenido).

las cuales los valores de las coordenadas eran positivos (en la parte inferior izquierda y derecha de la red diseñada) o negativos (en el centro de la red de la parcela) (Figura 23-4,C).

El segundo eje (17.4% de la inercia total) enfrentó la densidad aparente (en 5-10 cm del perfil) a la biomasa radicular y al C total (Figura 23-4,B). El mapa de las coordenadas factoriales mostró, principalmente, valores positivos en la mitad superior de la parcela y negativos en la mitad inferior (Figura 23-4,C).

Los correlogramas y los semi-variogramas obtenidos a partir de las

coordenadas axiales de los puntos de muestreo demostraron claramente una autocorrelación espacial en ambos ejes (Figura 23-5). Los correlogramas fueron significativos ($P < 0.001$) y los valores individuales fueron significativos en las dos primeras clases de distancia, es decir, había parches de unos 10 m caracterizados por propiedades específicas del suelo. Los modelos teóricos ajustados a los variogramas fueron esféricos en los dos casos y el rango fue de 30 y 20 m para el primero y el segundo eje, respectivamente. Por consiguiente, el análisis de la semivarianza (o sea, la forma del modelo teórico) conduce

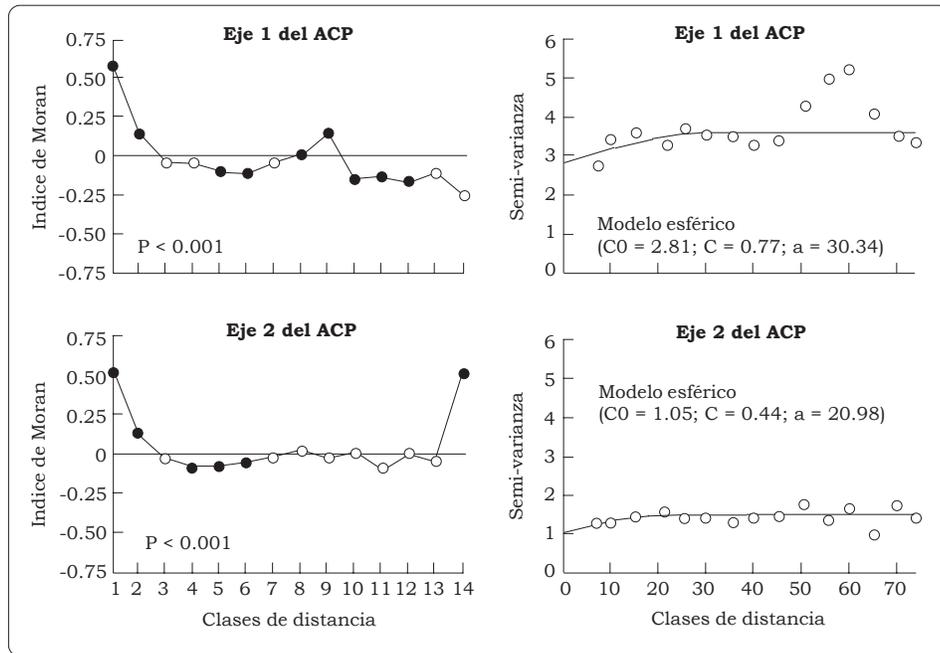


Figura 23-5. Correlogramas de Moran y semi-variogramas calculados a partir de las coordenadas factoriales de los 60 puntos de muestreo sobre los dos primeros ejes del ACP.

también a la conclusión de que las propiedades del suelo están espacialmente agregadas, aunque parece sobreestimar el tamaño de la estructura espacial (es decir, la distancia a la cual se alcanza el rango) cuando es comparado con el análisis de autocorrelación. La representación de las coordenadas factoriales en un mapa, después de aplicar el procedimiento “kriging”, se muestra en la Figura 23-6.

Correlaciones entre la comunidad de lombrices y la heterogeneidad del suelo

En la prueba de Mantel realizada solamente se halló una correlación significativa entre EAW2 y SOIL2 (Cuadro 23-3). Este resultado indica que las zonas en que predominaban las especies pequeñas de lombrices se caracterizaban también porque tenían valores altos de densidad

aparente, en la capa de 5-10 cm, y valores bajos en el contenido de C total y en la biomasa radicular. En cambio, las especies más grandes de lombriz dominaron en los parches donde la densidad aparente del suelo era menor en la capa de 5-10 cm y el contenido de C total y la biomasa radicular eran mayores. Sin embargo, esta correlación sólo representó una pequeña relación proporcional de la información total incluida en la matriz inicial de datos. En realidad, esta correlación sólo interesa al segundo eje del análisis de compromiso del ATP (23.0% de la inercia total), el cual se calcula a partir del primer eje del análisis de la interestructura (17.8% de la inercia total) y del segundo eje del ACP, que sólo representaba el 17.4% de la varianza de los parámetros del suelo y de las raíces.

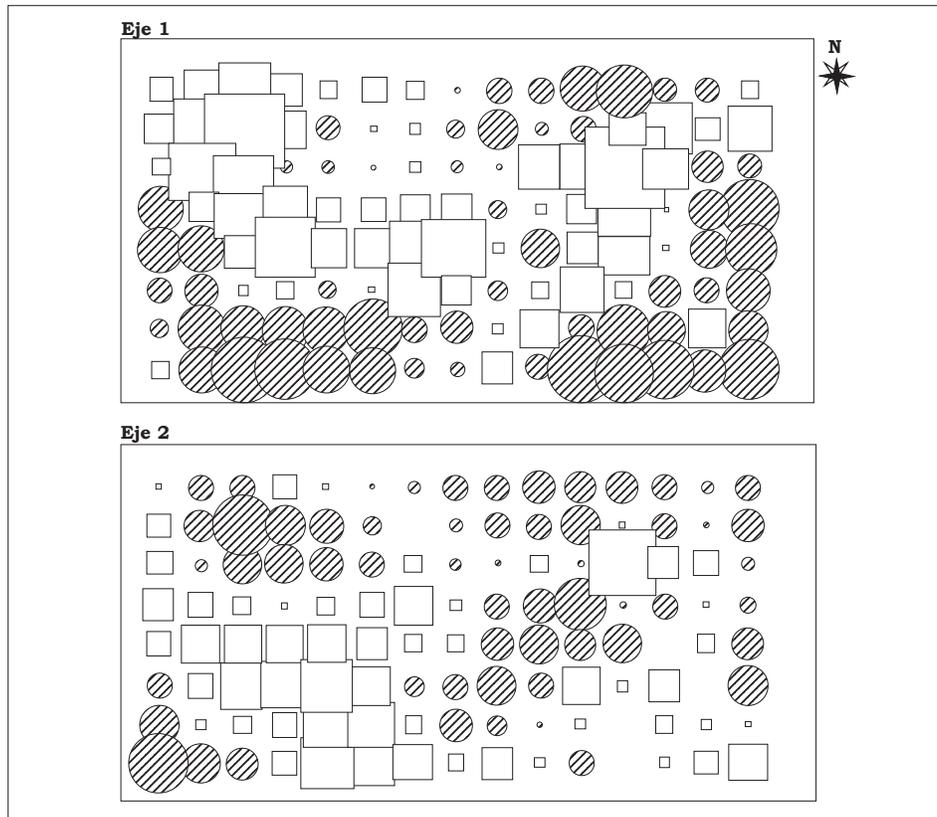


Figura 23-6. Mapas de las coordenadas factoriales de los 120 puntos de muestreo sobre los dos primeros ejes del ACP después de la interpolación puntual de “kriging” de los puntos no muestreados (valores ausentes). (Los círculos y los cuadrados representan, respectivamente, las coordenadas positivas y negativas; la superficie del símbolo es proporcional al valor correspondiente obtenido).

Cuadro 23-3. Coeficientes r estandarizados de Mantel y probabilidad asociada. (EAW1 y EAW2 = matrices de distancia para las coordenadas factoriales de los puntos de muestreo sobre el primero y el segundo ejes del análisis de compromiso, respectivamente; SOIL1 y SOIL2 = matrices de distancia para las coordenadas factoriales de los puntos de muestreo sobre el primero y el segundo ejes del ACP, respectivamente.)

	r estándar de Mantel	Probabilidad ^a
EAW1.SOIL1	0.079	0.332 NS
EAW1.SOIL2	0.170	0.257 NS
EAW2.SOIL1	-0.266	0.276 NS
EAW2.SOIL2	0.424	0.039*

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

La significación de la estadística de Mantel se examinó, una vez considerado el efecto de la matriz SPACE, para establecer si la correlación entre EAW2 y SOIL2 era verdadera o dudosa. La prueba parcial de Mantel [EAW2.SOIL2]. SPACE (que es una prueba parcial entre EAW2 y SOIL2 condicionada a SPACE) se llevó a cabo para verificar la validez de la correlación observada. El coeficiente r obtenido fue 0.42 ($P = 0.039$), cuyo significado es que la similitud observada entre los dos patrones de organización espacial correspondía a una correlación fuerte.

Discusión

Este estudio demuestra, en forma explícita, la existencia de un conjunto estructurado en las comunidades de lombrices, al menos en la escala temporal referida al período del estudio. Esta estructura corresponde, en gran parte, a la alternancia de parches donde predominan conjuntos de especies particulares. El patrón global se puede describir en diferentes niveles de organización espacial, que se encajan unos dentro de otros en un momento dado y que corresponden a distintos componentes del análisis de compromiso. Estas estructuras espacio-temporales han sido ya descritas para algunas comunidades de lombrices de las sabanas de Costa de Marfil (Rossi 1998; Tondoh 1998) y de pastizales de Colombia (Jiménez 1999). La escala espacial a la que se expresan estas estructuras (unos 20 m) concuerda con la que presentan otros autores respecto a la distribución espacial de las lombrices en estudios diseñados para una sola fecha de muestreo (Nuutinen et al. 1998; Rossi et al. 1995, 1997). Es importante recalcar que las estructuras descritas sólo representan un porcentaje bajo de la variabilidad total de la matriz de datos (57.0% del 20.2% que fue explicado por el primer eje de la interestructura). Esos resultados indican que los conjuntos de especies son relativamente móviles, aunque se observa una estabilidad espacial relativa en ciertas áreas de la parcela experimental. Esta falta de estabilidad en el patrón espacio-temporal de las lombrices reflejaría una situación en la que el sistema no está en equilibrio. De este modo, la oposición entre los conjuntos de especies sería el efecto de un fenómeno de exclusión competitiva, o también de una segregación espacial en el caso de que las lombrices respondan a factores ambientales que

no son estables ni en el tiempo ni en el espacio (es decir, cuando una característica de estos mismos factores es que no están en equilibrio).

El primer eje del análisis de compromiso expresó, principalmente, la segregación espacial entre *Andiodrilus* sp. y *Glossodrilus* sp. Este resultado fue observado ya en una sabana nativa y en un pastizal de muchos años de edad sembrado con gramínea y leguminosa en Carimagua (Jiménez 1999). Ambas especies son endógeas, presentan características biométricas similares y, por tanto, muestran un alto índice de superposición de nichos, que fue desarrollado (Jiménez 1999) a partir de los datos de biometría y de distribución vertical. Por consiguiente, se puede interpretar la oposición espacial entre estas dos especies como el resultado de un fenómeno de exclusión competitiva. De ahí que, en los parches en que predomina una u otra especie, la coexistencia con otras especies debe ser un efecto de los mecanismos de distribución del nicho ecológico. Parece que esta hipótesis es bastante real, ya que las especies que coexisten tienen tamaños diferentes, distintos hábitos alimenticios y diversas estrategias adaptativas. No obstante, se necesitan aún más datos ecológicos detallados (p.ej., el régimen alimenticio) para obtener los siguientes resultados:

- establecer el grado de separación de nichos que presenta realmente esta comunidad de lombrices;
- identificar las especies que compiten entre sí, los mecanismos de exclusión que se observan, el mejor competidor encontrado, y los factores ambientales que facilitan la presencia de otras especies.

El segundo eje manifestó la oposición entre las especies más o menos pequeñas (Ocnodrilidae sp. y *Aymara* sp.) y las grandes (*Glossodrilus* sp., *Andiodrilus* sp. y *M. carimaguensis*). Se supone que los hábitos de las especies grandes son diferentes de los que tienen las pequeñas y que probablemente por esto no compiten entre sí. De este modo, la alternancia de parches que describe este eje se puede interpretar como la respuesta de la comunidad de lombrices a la heterogeneidad ambiental (o sea, segregación espacial). El estiércol del ganado, por ejemplo, puede tener efectos positivos en las especies pequeñas, las cuales ingieren, de preferencia, sustratos ricos en MO y pueden presentar hábitos coprófagos oportunistas; las especies grandes, en cambio, se alimentan generalmente de hojarasca, de raicillas muertas o de MO humificada.

Los parches en que predominaban o bien las especies grandes o las pequeñas se encontraban en áreas que se caracterizaban por tener propiedades del suelo y valores de biomasa radical específicos. Sin embargo, este resultado no permitía establecer si la distribución espacial de las lombrices determinaba la heterogeneidad del suelo o si ocurría lo contrario. Se pueden postular, por consiguiente, dos hipótesis:

- **Hipótesis A.** Las lombrices pueden influir en las propiedades del suelo, de modo que su distribución espacial presenta patrones similares a los de la heterogeneidad del suelo. Esta hipótesis supone que las diferentes especies de lombrices producen heces de tamaño y propiedades distintas y tienen, por tanto, efectos diferentes en las propiedades del suelo

(Blanchart 1992; Derouard et al. 1997). En Carimagua, Ocnodrilidae sp. produce agregados pequeños y se cree que fragmenta las heces grandes depositadas por otras especies (Jiménez et al. 1998b), mientras que *Aymara* sp. produce, probablemente, pequeños gránulos holorgánicos cuyo efecto en la estructura del suelo es reducido. Las especies de tamaño grande producen heces estables, compactas y ricas en MO que se degradan en pocos meses por la actividad de otros invertebrados, los cuales horadan en ellas galerías y las fragmentan en agregados más pequeños y menos compactos (Decaëns 2000; Decaëns et al. 1999b, 1999c). Puede presentarse una regulación eficiente de la estructura del suelo en aquellos parches dominados por las especies grandes, la cual propiciaría una macroagregación más intensa y permitiría, probablemente, que se acumule una reserva de C dado que se protege físicamente la MO contra los procesos de mineralización. Estos efectos en la MO y en las propiedades físicas del suelo tendrían, lógicamente, consecuencias en el crecimiento de las plantas, las cuales se han observado en este estudio como aumento de la biomasa de las raíces. En cambio, el predominio de las especies pequeñas, que producen grandes cantidades de agregados poco estables y pequeños, puede hacer que el suelo desarrolle una estructura debilitada y sensible al pisoteo del ganado.

- **Hipótesis B.** La heterogeneidad espacial del suelo puede influir en el conjunto de las especies de

lombrices. Esta hipótesis postula que la segregación espacial es el mecanismo que conduce a la distribución del conjunto de especies que se ha observado. Las especies endógeas grandes (*Andiodrilus* sp. y *Glossodrilus* sp.) se localizan en zonas donde la disponibilidad del recurso trófico es grande, por ejemplo donde hay un alto contenido de C. Los valores altos de C están asociados a una alta biomasa de raíces y a una agregación del suelo también alta (Fisher et al. 1994; Gijsman 1996; Gijsman y Thomas 1995; Rao 1998). Cuando el contenido de MO de un parche es relativamente bajo, el suelo presentará una capacidad de carga menor, lo que lleva a una reducción en el número de especies endógeas grandes y a un aumento proporcional de las especies pequeñas. Además, el dominio de una especie polihúmica puede acentuarse por su aptitud para vivir en un suelo compacto. Esta habilidad ya ha sido demostrada por una especie pequeña africana de la familia Eudrilidae (Blanchart et al. 1997; Rossi 1998), que presenta similitudes morfológicas y ecológicas con *Ocnerodrilidae* sp.

Para elegir la hipótesis que se aproxima más a la realidad, conviene considerar que la correlación sólo afectó una pequeña parte de la variabilidad inicial de los datos. En realidad, se podría suponer que la variabilidad temporal de las propiedades del suelo es mucho menor que la variabilidad de la distribución espacial de las lombrices. Por tanto, si las comunidades de lombrices respondieran a la heterogeneidad ambiental —es decir, si las especies

se localizan en parches que presenten condiciones óptimas para la vida— se observaría una variabilidad temporal baja de sus patrones de organización espacial, así como una correlación alta con las propiedades del suelo. Ahora bien, la baja correlación observada indica que las lombrices influyen en el suelo, aunque estos efectos son difíciles de observar por la alta variabilidad espacio-temporal del conjunto de las especies. Así pues, la correlación entre la comunidad y el ambiente sólo es perceptible donde aparece una estabilidad temporal relativa en el conjunto de las especies (es decir, las estructuras observadas en el ATP).

Otros experimentos y varias observaciones empíricas sobre el impacto que hace *M. carimaguensis* en el funcionamiento del suelo apoyan la primera hipótesis. Los efectos producidos por esta especie en el suelo pueden ser desproporcionados si los relacionamos con su densidad (dado su peso individual tan alto) aun cuando la especie no participe significativamente en los patrones de distribución aquí descritos. Las heces superficiales producidas por esta especie tienen también importancia en los procesos relacionados con la estructura del suelo, la dinámica de la MO, la liberación de nutrientes, e incluso con los puntos del suelo en que se incrementa la biomasa radicular y que están situados justo debajo de esas bioestructuras (Decaëns 2000; Decaëns et al. 1999c). En un trabajo reciente, Decaëns et al. (1999a) demostraron que la desaparición de *M. carimaguensis* conducía a una compactación superficial rápida y a un descenso de los niveles de C en el suelo y de la biomasa vegetal, tanto de la parte aérea como de las raíces. Estos resultados concuerdan con la

idea general de que las lombrices regulan la estructura del suelo, la dinámica de la MO del suelo y el crecimiento de las plantas, a la escala de las heces y del suelo que las circunda (Edwards y Lofty 1978, 1980; Lavelle y Martin 1992; Lavelle et al. 1998; Martin 1991). Se describió recientemente, a la escala más grande de la parcela en el pastizal, el impacto que hace en la estructura del suelo de una sabana de Costa de Marfil la distribución espacial de las lombrices, cuando está caracterizada por una oposición de parches dominados por especies de diferente tamaño (Rossi 1998).

Un aspecto sorprendente de este estudio es que la mayor parte de la variabilidad de las propiedades del suelo y de la biomasa de las raíces no estaba ligada a la distribución espacio-temporal de las lombrices. Esto significa que son otros los factores que desempeñan un papel predominante en la regulación del funcionamiento del suelo o que el efecto debido a las lombrices se expresa en una escala espacio-temporal muy pequeña (por ejemplo, la escala de las bioestructuras que ellas producen) que difícilmente podía ser percibida por la red diseñada para el muestreo en el presente estudio. La biomasa de las raíces, por ejemplo, parece tener un papel predominante; el índice de correlación r obtenido en una prueba parcial de Mantel que se hizo adicionalmente, en la que se relacionó la biomasa radicular con el C total, fue de 0.62 ($P < 0.001$). Este resultado apoya las conclusiones obtenidas en estudios recientes realizados en los suelos de la sabana colombiana, donde se observó que una biomasa radicular alta conduce a la acumulación de C en el suelo (Fisher et al. 1994; Rao 1998), contribuye así al mejoramiento de la estructura del suelo (Gijssman 1996;

Gijssman y Thomas 1995), y mantiene finalmente las propiedades físicas de éste (Gijssman y Thomas 1996). Tanto las raíces como las lombrices se consideran ingenieros del ecosistema y la función de ambos en el suelo exhibe, al parecer, características convergentes, al menos para ciertos procesos específicos, por ejemplo la acumulación de C o la agregación del suelo. Es necesario emprender nuevos estudios para establecer la actividad funcional de un amplio espectro de organismos del suelo: este trabajo permitirá definir los grupos funcionales de los ingenieros del ecosistema.

Los atributos funcionales de una especie o de un grupo funcional pueden considerarse a diferentes niveles de observación, dentro de una jerarquía de sistemas que interactúan y se presentan encajados unos dentro de otros. Cuando se asciende en esta jerarquía, los niveles sucesivos describirán los mismos procesos, pero con una dinámica cada vez más lenta y en escalas espaciales cada vez más grandes (Allen y Starr 1982). Un método muy utilizado para definir la función de las lombrices de tierra es la descripción del impacto que hace cada especie individualmente. Este primer paso es necesario, aunque implica el riesgo de ejecutar ciertas extrapolaciones que permitirían trasladar los resultados obtenidos a la escala del ecosistema (el enfoque "bottom-up": de abajo a arriba o de lo inferior a lo superior, Anderson 1995). En este trabajo se aplicó, sin embargo, el enfoque "top-down" (de arriba a abajo o de lo superior a lo inferior) para deducir los atributos funcionales de una especie de lombriz partiendo de un estudio a gran escala. Se identificaron las correlaciones, aunque no fue tarea fácil llegar hasta ellas. Esta

situación es, probablemente, inevitable en el diseño experimental empleado, en razón de los efectos predominantes de los factores ambientales que regulan tanto los procesos del suelo como la dinámica de las comunidades en niveles muy altos de la escala jerárquica (Anderson 1995). Ahora bien, los estudios de tipo "top-down" sobre la actividad funcional de los organismos del suelo son necesarios para determinar el alcance a que puede llegar la extrapolación, a escalas espacio-temporales más grandes, de un estudio realizado a nivel de los individuos.

En conclusión, pocos indicios permiten afirmar que las lombrices influyen en las propiedades del suelo o que ocurre lo contrario. Algunos resultados indican, sin embargo, que el sistema se encontraba en un estado no equilibrado y que las poblaciones móviles de lombrices ejercían un influjo global en el suelo, el cual fue, por su parte, difícil de detectar. Probar esta hipótesis implica la realización de estudios comparativos de la dinámica espacio-temporal tanto de los conjuntos de lombrices como de las propiedades del suelo, con el fin de identificar los intervalos de tiempo y de establecer los enlaces de tipo causal que relacionan estos dos compartimentos.

Agradecimientos

Los autores agradecen a R.J. Thomas, D.K. Friesen, E. Amézquita y C.G. Meléndez (CIAT) y a D. Cárdenas (CORPOICA) por su ayuda científica y técnica. El programa global de los centros del GCIAT para el Manejo de Suelos, Agua y Nutrientes (SWNM, en inglés), perteneciente al consorcio del Manejo

de Suelos Acidos (MAS, en inglés) financió, en parte, este trabajo. Expresan además su más sincero agradecimiento a L. Mariani y P. Lavelle (IRD), a D. Alard y P. Margerie (Universidad de Rouen) y a R. Thomas, I. Rao y J.J. Jiménez (CIAT) por sus comentarios útiles a una versión preliminar del manuscrito.

Referencias

- Allen TFH; Starr TB. 1982. Hierarchy, perspectives for ecological complexity. The University of Chicago Press, Chicago, IL, Estados Unidos.
- 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; Flanagan P. 1989. Biological processes regulating organic matter dynamics in tropical soils. En: Coleman DC; Oades JM; Uheara G, eds. Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems. University of Hawaii Press, Honolulu, Estados Unidos. p 97-123.
- Anderson JM; Ingram J, eds. 1993. Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. CAB, Oxford, Reino Unido.
- Blanchart E. 1992. Restoration by earthworms (Megascolecidae) of the macroaggregate structure of a destructured savanna soil under field conditions. Soil Biol Biochem 24:1587-1594.
- Blanchart E; Lavelle P; Braudeau E; Bissonnais YL; Valentin C. 1997. Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. Soil Biol Biochem 29:431-439.

- Bohlen PJ; Edwards CA. 1995. Earthworm effects on N dynamics and soil respiration in microcosms receiving organic and inorganic nutrients. *Soil Biol Biochem* 27:341-348.
- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. En: Lohm U; Persson T, eds. *Soil organisms as component of ecosystems*. *Ecol Bull* 25:122-132.
- Burgess TM; Webster R. 1980. Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties; I: The semi-variogram and punctual kriging. *J Soil Sci* 31:315-331.
- Centofanti M; Chessel D; Doledec S. 1989. Stabilité d'une structure spatiale et compromis d'une analyse statistique multi-tableaux: Application à la physico-chimie d'un lac réservoir. *Rev Sci Eau* 2:71-93.
- Cooper DW. 1968. The significance level in multiple tests made simultaneously. *Heredity* 23:614-617.
- Decaëns T. 1999. Rôle fonctionnel et réponses aux pratiques agricoles des vers de terre et autres ingénieurs écologiques dans les savanes colombiennes. Tesis (Doctorado). Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Decaëns T. 2000. Degradation dynamics of surface earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 32:149-156.
- Decaëns T; Jiménez JJ; Lavelle P. 1999a. Effects of exclusion of the anecic earthworm *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez and Moreno on soil properties and plant growth in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Pedobiologia* 43:835-841.
- Decaëns T; Mariani L; Lavelle P. 1999b. Soil surface macrofaunal communities associated with earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Appl Soil Ecol* 13:87-100.
- Decaëns T; Rangel AF; Asakawa N; Thomas RJ. 1999c. Carbon and nitrogen dynamics in ageing earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 30:20-28.
- Derouard L; Tondoh J; Vilcosqui L; Lavelle P. 1997. Effects of earthworm introduction on soil processes and plant growth. *Soil Biol Biochem* 29:541-545.
- Edwards CA; Lofty JR. 1978. The influence of arthropods and earthworms upon root growth of direct drilled cereals. *J Appl Ecol* 15:789-795.
- Fisher MJ; Rao IM; Ayarza MA; Lascano CE; Sanz JI; Thomas RJ; Vera RR. 1994. Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. *Nature* 371:236-238.
- Gijsman AJ. 1996. Soil aggregate stability and soil organic matter fractions under agropastoral systems established in native savanna. *Aust J Soil Res* 34:891-907.
- Gijsman AJ; Thomas RJ. 1995. Aggregate size distribution and stability of an Oxisol under legume-based and pure grass pasture in the eastern Colombian savannas. *Aust J Soil Res* 33:153-165.
- Gijsman AJ; Thomas RJ. 1996. Evaluation of some physical properties of an Oxisol after conversion of native savanna into legume-based or pure grass pasture. *Trop Grassl* 30:237-248.
- Haimi J; Huhta V. 1990. Effects of earthworms on decomposition processes in raw humus forest soil: a microcosm study. *Biol Fertil Soils* 10:178-183.
- Houba VJC; van der Lee JJ; Novozamsky I; Walinga J. 1988. Soil and plant analysis. En: Department of Soil Science and Plant Nutrition, ed. *Soil analysis procedures*. 4a. ed. Agricultural University, Wageningen, Holanda. p 4-14.

- Jiménez JJ. 1999. Estructura de las comunidades y dinámica de las poblaciones de lombrices de tierra en las sabanas naturales y perturbadas de Carimagua (Colombia). Tesis (Doctorado). Universidad Complutense de Madrid. 311 p.
- Jiménez JJ; Decaëns T. 2000. Vertical distribution of earthworms in grassland soils of the Colombian "Llanos". *Biol Fertil Soils* 32:463-473.
- 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.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998a. 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 CG; Lawton JH; Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946-1957.
- Lal R; Akinremi OO. 1983. Physical properties of earthworm casts and surface soil as influenced by management. *Soil Sci* 135:114-123.
- Lavelle P. 1979. Relations entre types écologiques et profils démographiques chez les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev Ecol Biol Sol* 16:85-101.
- Lavelle P. 1996. Diversity of soil fauna and ecosystem function. *Biol Int* 33:3-16.
- Lavelle P; Martin A. 1992. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. *Soil Biol Biochem* 24:1491-1498.
- Lavelle P; Blanchart E; Martin A; Martin S. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25:130-150.
- Lavelle P; Blanchart E; Martin A; Spain AV; Martin S. 1992. Impact of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics. En: Segoe S, ed. *Myths and science of soils of the tropics*. Special Publication. Soil Soc Am, Madison, Estados Unidos. p 157-185.
- Lavelle P; Pashanasi B; Charpentier F; Gilot C; Rossi J-P; Derouard L; André J; Ponge JP; Bernier N. 1998. Large-scale effects of earthworms on soil organic matter and nutrient dynamics. En: Edwards CA, ed. *Earthworm ecology*. St. Lucies Press, Boca Ratón, Estados Unidos. p 103-122.
- Lee KE; Foster RC. 1991. Soil fauna and soil structure. *Aust J Soil Res* 29:745-775.
- Legendre P; Fortin MJ. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138.
- Legendre P; Troussellier M. 1988. Aquatic heterotrophic bacteria: modeling in the presence of spatial autocorrelation. *Limnol Oceanogr* 33:1055-1067.
- Legendre P; Vaudor A. 1991. The R package: multidimensional analysis, spatial analysis. Université de Montréal, Département des Sciences Biologiques, Montreal.
- Mantel N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res* 27:209-220.

- Martin A. 1991. Short- and long-term effects of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochaeta) of tropical savannas, on soil organic matter. *Biol Fertil Soils* 11:134-138.
- Moran PAP. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37:17-23.
- Nuutinen V; Pitkänen J; Kuusela E; Wildbom T; Lohilahti H. 1998. Spatial variation of earthworm community in relation to soil properties and yield on a grass-clover field. *Appl Soil Ecol* 8:85-94.
- Rangel AF; Thomas RJ; Jiménez JJ; Decaëns T. 1999. Nitrogen dynamic associated with earthworm casts (*Martiodrilus carimaguensis* Jiménez and Moreno) in a Colombian lowland Oxisol. *Pedobiologia* 43:557-560.
- Rao IM. 1998. Root distribution and production in native and introduced pastures in the South American savannas. En: Box JE, ed. *Root demography and their efficiencies in sustainable agriculture, grasslands and forest ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda. p 19-42.
- Robertson GP; Freckman D. 1995. The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. *Ecology* 76:1425-1432.
- Rossi J-P. 1996. Statistical tool for soil biology; XI: Autocorrelogram and Mantel test. *Eur J Soil Biol* 32:195-203.
- Rossi J-P. 1998. Rôle fonctionnel de la distribution spatiale des vers de terre dans une savane humide de Côte d'Ivoire. Tesis (Doctorado). Université Pierre et Marie Curie, Paris. 191 p + anexos.
- 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; Delaville L; Quénéhervé P. 1996. Microspatial structure of a plant-parasitic nematode community in a sugarcane field in Martinique. *Appl Soil Ecol* 3:17-26.
- 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.
- Rossi J-P; Lavelle P; Tondoh JE. 1995. Statistical tool for soil biology; X: Geostatistical analysis. *Eur J Soil Biol* 31:173-181.
- Smouse PE; Long JC; Sokal RR. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst Zool* 35:627-632.
- Sokal RR; Rohlf FJ. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3a. ed. W.H. Freeman and Company, Nueva York.
- Swift MJ; Heal OW; Anderson JM. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Syers JK; Springett JA. 1984. Earthworms and soil fertility. *Plant Soil* 76:93-104.
- Thioulouse J; Chessel D. 1987. Les analyses multitableaux en écologie factorielle; I: De la théorie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta Oecol* 8:463-480.
- Thioulouse J; Chessel D; Dolédec S; Olivier JM. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Stat Comput* 7:75-83.
- Tondoh JE. 1998. Dynamique des populations du vers de terre *Hyperodrilus africanus* dans une savane protégée du feu de Lamto (Côte d'Ivoire). Tesis (Doctorado). Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Yost RS; Trangmar BB; Ndiaye JP;
Yoshida NS. 1989 Geostatistical
software for PC-DOS and MS-DOS.
Department of Agronomy and Soil
Science, University of Hawaii,
Honolulu, Estados Unidos.

Yost RS; Uehara G; Fox RL. 1982a.
Geostatistical analysis of soil
chemical properties of large land
areas; I: Semi-variograms. Soil Sci
Soc Am J 46:1028-1032.

Yost RS; Uehara G; Fox RL. 1982b.
Geostatistical analysis of soil
chemical properties of large land
areas; II: Kriging. Soil Sci Soc Am J
46:1033-1037.