



El Arado Natural:

Las Comunidades de Macroinvertebrados del Suelo en las Sabanas Neotropicales de Colombia

Editado por:

Juan J. Jiménez

y

Richard J. Thomas



© 1998 por derechos de autor

El Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) es una de las 16 organizaciones que investigan sobre alimentación y medio ambiente, conocidas como los centros Future Harvest (Cosecha del Futuro). Estos centros están localizados alrededor del mundo y hacen investigación en colaboración con agricultores, científicos y formuladores de políticas, para contribuir a la reducción de la pobreza y al aumento de la seguridad alimentaria sin dejar de proteger el acervo de recursos naturales. Los centros Future Harvest son financiados principalmente por 58 países, fundaciones privadas y organizaciones regionales e internacionales, que constituyen el Grupo Consultivo para la Investigación Agrícola Internacional (GCAI).

En el 2002, el CIAT recibió el apoyo de los siguientes países donantes: Alemania, Australia, Bélgica, Brasil, Canadá, Colombia, España, Estados Unidos de América, Francia, Holanda, Irán, Italia, Japón, México, Noruega, Nueva Zelanda, Perú, Reino Unido, República de Sudáfrica, Suecia, Suiza y Tailandia.

Nuestro trabajo fue financiado también por las siguientes organizaciones y fundaciones: el Banco Asiático de Desarrollo (ADB), el Banco Mundial, el Centro Internacional de Investigaciones para el Desarrollo (CIID), la Corporación Andina de Fomento (CAF), el Fondo Internacional para el Desarrollo Agrícola (IFAD), la Fundación Kellogg, la Fundación Nippon, la Fundación Polar, la Fundación Rockefeller, la Fundación Wallace, la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), el Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA) y la Unión Europea (UE).

El CIAT recibe también fondos para servicios de investigación y desarrollo que se prestan, bajo contrato, a un número creciente de clientes institucionales.

La información y las conclusiones contenidas en esta publicación no reflejan necesariamente los puntos de vista de los donantes.

ISBN 958-694-059-4

El Arado Natural:
Las Comunidades de
Macroinvertebrados del
Suelo en las Sabanas
Neotropicales de
Colombia

Editado por:
Juan J. Jiménez
y
Richard J. Thomas



Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)
International Center for Tropical Agriculture
Apartado Aéreo 6713
Cali, Colombia

Fax: +57 (2) 4450073
Correo electrónico: e.barrios@cgiar.org

Publicación CIAT No. 336
ISBN 958-694-059-4
Tiraje: 500
Impreso en Colombia
Noviembre 2003

El arado natural: Las comunidades de macroinvertebrados del suelo en las sabanas neotropicales de Colombia / editado por Juan J. Jiménez y Richard J. Thomas.
Cali, CO : Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), 2003.
444 p. -- (Publicación CIAT no. 336)
ISBN 958-694-059-4

Descriptores AGROVOC en español:

1. Biología del suelo. 2. Biodiversidad. 3. Ecosistema. 4. Fauna del suelo.
5. Lumbricidae. 6. Dinámica de la población. 7. Materia orgánica del suelo.
8. Química del suelo. 9. Pastizales. 10. Suelo ácido. 11. Sabanas.
12. Sostenibilidad. 13. Colombia.

Descriptores AGROVOC en inglés:

1. Soil biology. 2. Biodiversity. 3. Ecosystems. 4. Soil fauna. 5. Lumbricidae.
6. Population dynamics. 7. Soil organic matter. 8. Soil chemistry. 9. Pastures.
10. Acid soils. 11. Savannas. 12. Sustainability. 13. Colombia.

I. Jiménez Jaén, Juan José. II. Thomas, Richard J. III. Centro Internacional de Agricultura Tropical. IV. Ser.

Categoría de materia AGRIS: P34 Biología del suelo / Soil biology

Clasificación LC: QH 84 .8 A7

Traducción de la versión inglesa "Nature's plow: Soil macroinvertebrate communities in the neotropical savannas of Colombia", editada por Juan J. Jiménez y Richard J. Thomas, CIAT, Cali, Colombia, 2001.
(ISBN 958-694-038-1)

Derechos de Autor CIAT 2003. Todos los derechos reservados

El CIAT propicia la amplia disseminación de sus publicaciones impresas y electrónicas para que el público obtenga de ellas el máximo beneficio. Por tanto, en la mayoría de los casos, los colegas que trabajan en investigación y desarrollo no deben sentirse limitados en el uso de los materiales del CIAT para fines no comerciales. Sin embargo, el Centro prohíbe la modificación de estos materiales y espera recibir los créditos merecidos por ellos. Aunque el CIAT elabora sus publicaciones con sumo cuidado, no garantiza que sean exactas ni que contengan toda la información.

Contenido

	Página
Prólogo	vii
Prefacio	ix
Capítulo	
1 La macrofauna del suelo: Un recurso natural aprovechable pero poco conocido <i>J. J. Jiménez, T. Decaëns, R. J. Thomas y P. Lavelle</i>	1
PARTE I	
Impacto de los Agroecosistemas en las Comunidades de Macroinvertebrados del Suelo	
2 Impacto del uso de la tierra en la macrofauna del suelo de los Llanos Orientales de Colombia <i>T. Decaëns, P. Lavelle, J. J. Jiménez, G. Escobar, G. Rippstein, J. Schneidmadl, J. I. Sanz, P. Hoyos y R. J. Thomas</i>	21
3 Cuantificación de la macrofauna del suelo en una cuenca hidrográfica de Colombia <i>A. Feijoo, E. B. Knapp, P. Lavelle y A. G. Moreno</i>	46
PARTE II	
Ciclo de Vida y Biología de las Lombrices de Tierra de la Sabana	
4 Las comunidades de lombrices en las sabanas nativas y en los pastizales introducidos de los Llanos Orientales de Colombia <i>J. J. Jiménez, A. G. Moreno, T. Decaëns, P. Lavelle, M. J. Fishery y R. J. Thomas</i>	57
5 Dinámica de poblaciones y estrategias adaptativas de <i>Martiodrilus carimaguensis</i> (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una especie nativa de las sabanas bien drenadas de Colombia <i>J. J. Jiménez, A. G. Moreno, P. Lavelle y T. Decaëns</i>	76
6 Estrategias reproductoras de tres especies de lombrices nativas de las sabanas de Carimagua (Colombia) <i>J. J. Jiménez, A. G. Moreno y P. Lavelle</i>	87

Capítulo	Página
7 Distribución vertical de las lombrices de tierra en los suelos de los “Llanos” de Colombia cubiertos por especies forrajeras <i>J. J. Jiménez y T. Decaëns</i>	96
8 Distribución espacial de las lombrices en las sabanas de suelos ácidos de los Llanos Orientales de Colombia <i>J. J. Jiménez, J.-P. Rossi y P. Lavelle</i>	115
9 Diferencias en la programación de la diapausa y en los patrones de estivación de algunas especies de lombriz de tierra del trópico <i>J. J. Jiménez, G. G. Brown, T. Decaëns, A. Feijoo y P. Lavelle</i>	135
10 La dieta de una lombriz anécica de las sabanas colombianas: Una cuestión relacionada con las categorías ecológicas <i>L. Mariani, N. Bernier, J. J. Jiménez y T. Decaëns</i>	154
 PARTE III Efectos Producidos por los Ingenieros del Ecosistema en las Propiedades Físicas del Suelo, a Escala de las Estructuras Biogénicas	
11 Propiedades de las estructuras construidas por los ingenieros del ecosistema en la superficie del suelo de una sabana colombiana <i>T. Decaëns, J. H. Galvis y E. Amézquita</i>	171
12 Dinámica de la degradación de las heces superficiales de la lombriz de tierra en áreas de sabana y de pastizal en los Llanos Orientales de Colombia <i>T. Decaëns</i>	198
 PARTE IV Efectos Producidos por los Ingenieros del Ecosistema en la Materia Orgánica y en el Ciclo de Nutrientes del Suelo, a Escala de las Estructuras Biogénicas	
13 Dinámica del nitrógeno en las heces de las lombrices de tierra de la especie <i>Martiodrilus carimaguensis</i> Jiménez y Moreno, en un Oxisol de las sabanas de Colombia <i>A. F. Rangel, R. J. Thomas, J. J. Jiménez y T. Decaëns</i>	219
14 Disponibilidad de fósforo en las heces de una especie anécica de lombriz de tierra de las sabanas de suelo Oxisol en Colombia <i>J. J. Jiménez, A. Cepeda, D. K. Friesen, T. Decaëns y A. Oberson</i>	224
15 Materia orgánica del suelo contenida en las heces que produce una comunidad de lombrices anécico-endógea de un pastizal tropical, en Colombia <i>G. Guggenberger, R. J. Thomas y W. Zech</i>	238

Capítulo	Página
16 Dinámica del carbono y del nitrógeno en las heces de diferente edad depositadas por lombrices en áreas de sabana y de pastizal en los Llanos Orientales de Colombia <i>T. Decaëns, A. F. Rangel, N. Asakawa y R. J. Thomas</i>	255
17 Características del intercambio iónico en las heces de la lombriz de tierra anécica <i>Martiodrilus carimaguensis</i> Jiménez y Moreno, en un Oxisol de una sabana de Colombia <i>A. F. Rangel, E. Madero, R. J. Thomas, D. K. Friesen y T. Decaëns</i>	274
PARTE V	
Efectos Producidos por los Ingenieros del Ecosistema en la Biodiversidad del Suelo, a Escala de las Estructuras Biogénicas	
18 Las comunidades de la macrofauna de la superficie del suelo asociadas con las heces de las lombrices de tierra en los Llanos Orientales de Colombia <i>T. Decaëns, L. Mariani y P. Lavelle</i>	285
19 Efectos causados por las lombrices en el banco de semillas permanente del suelo en sistemas de sabana y de pastizal en Colombia <i>T. Decaëns, L. Mariani, N. Betancourt y J. J. Jiménez</i>	306
PARTE VI	
Efectos Producidos por los Ingenieros del Ecosistema desde la Dimensión de la Muestra Unitaria hasta la Parcela Experimental	
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 nativa <i>G. Guggenberger, L. Haumaier, R. J. Thomas y W. Zech</i>	333
21 Alteración de la lignina y de los carbohidratos en los agregados de un Oxisol, en pastizales tropicales derivados de la sabana nativa <i>G. Guggenberger, W. Zech y R. J. Thomas</i>	349
22 Efecto de la exclusión de la lombriz anécica <i>Martiodrilus carimaguensis</i> Jiménez y Moreno en las propiedades del suelo y en el crecimiento de las plantas, en pastizales de los Llanos Orientales de Colombia <i>T. Decaëns, J. J. Jiménez y P. Lavelle</i>	370
23 Estructura espacio-temporal de una comunidad de lombrices de tierra y heterogeneidad del suelo en un pastizal tropical en Carimagua, Colombia <i>T. Decaëns y J.-P. Rossi</i>	380

PARTE VII
Conclusiones Generales y Prioridades para
la Investigación Futura

Capítulo

24	Conclusiones generales, resultados importantes de la investigación y necesidades futuras <i>J. J. Jiménez, T. Decaëns, R. J. Thomas, L. Mariani y P. Lavelle</i>	407
	Acrónimos y Abreviaturas Usados en el Texto	439

Prólogo

Los suelos han sido estudiados exhaustivamente respecto a sus atributos químicos y físicos; sin embargo, los conocimientos adquiridos sobre sus propiedades biológicas, tanto de la microflora como de la macrofauna, son todavía muy escasos. Las razones que explican esta escasez son muy sencillas: existe, primero, una gran diversidad de suelos; éstos albergan, a su vez, un sinnúmero de taxones vivientes de bacterias, de hongos, de protozoarios y de animales invertebrados; y no es tarea fácil, finalmente, aplicar al suelo los métodos que requiere su estudio. Esta deficiencia científica es crítica porque hay pruebas abundantes de que la comunidad de organismos del suelo ofrece una extensa gama de servicios que son esenciales para el funcionamiento de un ecosistema.

Entre los animales invertebrados que habitan en el suelo, las lombrices de tierra son, generalmente, el grupo más abundante considerando su biomasa. Las lombrices participan en la regulación de la dinámica de la materia orgánica del suelo y del ciclo biogeoquímico de los nutrientes, en la purificación del agua, en la neutralización de las toxinas generadas por los productos agroquímicos, y en la modificación de la estructura del suelo. Estos servicios son esenciales para el funcionamiento de un ecosistema y

constituyen, además, un recurso importante para el manejo sostenible y la durabilidad de los ecosistemas agrícolas.

La capacidad de que disponemos para gestionar estas funciones en pro de la agricultura sostenible se halla seriamente limitada, en los agroecosistemas tropicales, por una ausencia de conocimientos fundamentales sobre la biodiversidad presente en sus suelos, sobre la biología y la ecología básicas de las diferentes especies que constituyen esa biodiversidad, y sobre la función de dichas especies en el funcionamiento del ecosistema.

Esta obra reúne diversos estudios realizados, principalmente, en las sabanas de Colombia, y constituye uno de los trabajos más completos desarrollados hasta la fecha sobre cualquier agroecosistema tropical. Como tal, la obra es una contribución importante al conocimiento actual del papel que desempeña la macrofauna en los procesos funcionales del suelo.

Abrigamos la esperanza de que este estudio sea el primero de muchos similares que nos permitirán manejar los organismos del suelo, en forma tal que se beneficien de ellos los que labran la tierra y se protejan, al mismo tiempo, el ambiente y la diversidad biológica del suelo.

Prof. Mike Swift
Ex-director, Programa de Biología y Fertilidad de
los Suelos Tropicales (TSBF)
Nairobi, Kenya

Prefacio

Con el fin de entender mejor el papel vital que desempeña el suelo en el funcionamiento de un ecosistema, hay que multiplicar las oportunidades de combinar la ciencia del suelo con la ecología y la biología. La ciencia del suelo se aparta de su paradigma original cuya propuesta es la siguiente: superar las limitantes del suelo que reducen la producción agrícola, ajustándose así a los requerimientos nutricionales de las plantas, mediante la aplicación al suelo de insumos externos como fertilizantes y otros agroquímicos. El nuevo paradigma, que actualmente se adopta en muchos sitios, se concentra principalmente en los procesos biológicos, los cuales comprenden el uso de germoplasma adaptado a las condiciones adversas presentes en el suelo, la estimulación de la actividad biológica del suelo, y la obtención de un óptimo ciclo de nutrientes que permita que éstos se empleen del modo más eficiente posible. El papel que los organismos, principalmente la macrofauna, desempeñan en el suelo ha pasado a ser un área importante de la investigación que pretende mejorar el manejo sostenible de los suelos y desarrollar guías y pautas para lograrlo.

Un grupo multi-institucional ubicado en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), en

Colombia, ha desarrollado, como contribución a este nuevo enfoque, una serie de estudios dirigidos a la determinación del papel de la macrofauna del suelo —en especial, el que cumplen las lombrices de tierra— en los ecosistemas naturales y en los agroecosistemas de los Llanos Orientales de Colombia, región ésta caracterizada por la presencia de sabanas de clima y vegetación bien definidos. Estos estudios comprenden un conjunto de trabajos comparativos de campo, un análisis concienzudo de los datos recolectados, y una fase de experimentación *in situ* y *ex situ* que permite probar varias de las hipótesis surgidas en la primera fase del estudio. Los resultados obtenidos se usaron después para generar un modelo de las funciones de la macrofauna tanto en los ecosistemas naturales como en los intervenidos por el hombre.

En este libro se compilan los resultados de la investigación realizada por los colaboradores de un grupo de exploración y estudio, que fueron publicados en diferentes revistas científicas. Por esta razón, cada capítulo puede ser leído con independencia de los otros. En la Parte I del libro se describen las poblaciones de la macrofauna del suelo que se hallaron en diferentes sistemas de uso de la tierra en las sabanas de Colombia, en particular

en el Centro Nacional de Investigaciones (CNI) Carimagua. En la Parte II se describen la biología y la ecología de las lombrices en las sabanas, incluyendo aquí su diversidad, su densidad, su biomasa, la dinámica de sus poblaciones, y las estrategias adaptativas de las diferentes especies frente a la estacionalidad ambiental. De la Parte III a la Parte VI del libro se analizan los efectos que causa, en diversos procesos físicos, químicos y biológicos del suelo a diferentes escalas espaciales, un importante “ingeniero del ecosistema”.

Los lectores percibirán que, aunque el CNI Carimagua representa un área fitogeográfica con similitudes en las extensas sabanas de Colombia, los resultados obtenidos no son extrapolables necesariamente a otras áreas fuera de la región mencionada, aunque éstas posean un clima y una fisiogeografía similares.

Ahora bien, puesto que la literatura sobre la macrofauna del suelo en el medio tropical es limitada, el trabajo aquí descrito representa un importante paso hacia el conocimiento de la biología y de la ecología funcional de estos organismos y, por ende, de su importancia para el manejo de los recursos naturales.

La mayoría de los trabajos presentados en esta obra sirvieron al proyecto Macrofauna financiado por la Unión Europea (EC-STD), el cual fue dirigido por el Profesor Patrick Lavelle del Laboratorio de Ecología de Suelos Tropicales del Instituto de Investigación para el Desarrollo (IRD, anteriormente ORSTOM) de Francia. Este proyecto congrega un grupo de investigadores de diferentes universidades europeas y de centros de investigación situados en el trópico.

En cada capítulo¹ se mencionan las instituciones que participaron en la investigación; de ellas, las principales fueron el CIAT, el Laboratorio de Ecología de Suelos Tropicales (IRD), el Consorcio para el Manejo de Suelos Acidos (MAS) del programa global del GCAI sobre el Manejo de Suelos, Agua y Nutrientes (SWNM), la Universidad Complutense (Madrid, España) y la Universidad de Bayreuth (Alemania).

Esta obra puede considerarse también un complemento a la publicación reciente titulada “Earthworm Management in Tropical Agroecosystems”, que fue editada por Lavelle, Brussaard y Hendrix (1999).

1. La versión en español de este libro proviene de la obra original en inglés, publicada en el año 2001; de los 24 capítulos que contiene ésta, 21 fueron traducidos por Juan J. Jiménez. (Nota del editor)

CAPÍTULO 1

La Macrofauna del Suelo: Un Recurso Natural Aprovechable pero Poco Conocido

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

Un observador espontáneo de la naturaleza se sorprendería al saber que los suelos albergan algunas de las comunidades biológicas más diversificadas del planeta, ya que contienen de 5 a 80 millones de especies animales pertenecientes, principalmente, a los artrópodos (Giller et al. 1997). En un bosque de hayas de Europa, 1 g de suelo puede contener hasta 40,000 especies de bacterias (Tiedje 1995) y en 1 m² de ese suelo puede haber más de 1000 especies de invertebrados (Schaefer y Schauermann 1990).

A pesar de este extraordinario despliegue de formas de vida, la taxonomía de los organismos del suelo se conoce aún de manera insuficiente y hay muchos géneros taxonómicos cuyas especies no han podido aún ser identificadas ni clasificadas (Brussaard et al. 1997; Giller 1996; Giller et al. 1997; Lavelle 1996). Se han descrito hasta la fecha unas 3700 especies de

lombrices de tierra que son, probablemente, menos de la mitad del número real de especies existentes (Fragoso et al. 1999; Reynolds 1994). Este desconocimiento es mucho más notorio respecto a los suelos tropicales, que son actualmente los más amenazados por los cambios ligados a una intensificación de la agricultura cuya secuela es la disminución de la biodiversidad (Giller et al. 1997).

Los Organismos del Suelo como Entidad Funcional de Diversidad

La biodiversidad —en el sentido que le dan Wilson y Peter (1988), o sea, la diversidad biológica— se define como “la cantidad y la estructura de la información biológica contenida en los ecosistemas vivos organizados jerárquicamente” (Blondel 1995). Se trata de un atributo de los sistemas vivos que puede ser considerado bajo diferentes niveles de organización, desde los genes hasta la biosfera, la cual abarca, a su vez, desde poblaciones de especies y comunidades hasta paisajes ecológicos (Solbrig 1991b, 1994). Un ecosistema que se caracterice por presentar una diversidad específica

* Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas, CIAT, AA 6713, Cali, Colombia.
** Laboratoire d'Ecologie, UFR Sciences, Université de Rouen, F-76821 Mt Saint Aignan Cedex, Francia.
*** Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), 32 Av. Henri Varagnat, F-93143 Bondy Cedex, Francia.

alta se define por la pluralidad de sus comunidades y por las relaciones existentes entre los elementos constitutivos de dicha pluralidad (Blondel 1995).

Petersen y Luxton (1982) recopilaron la mayor parte de los datos obtenidos hasta la fecha sobre las comunidades de microorganismos, sobre los macroinvertebrados y sobre los equivalentes energéticos de ambos, dentro del Programa Biológico Internacional (IBP) de la Unión Internacional de Ciencias Biológicas (IUBS). Swift et al. (1979) contribuyeron también a sintetizar los conocimientos disponibles sobre los procesos de descomposición, y desarrollaron una nueva concepción de las interacciones que ocurren entre los componentes biológicos, químicos y físicos de tales procesos.

Durante la última década, la diversidad biológica ha sido un tema extenso de preocupación y de apuesta política debido a los cambios causados en los ecosistemas terrestres y acuáticos por el hombre a diferentes escalas, desde el paisaje ecológico hasta la biosfera (Blondel 1995; Schulze y Mooney 1994; Solbrig 1991b). Estos cambios son de naturaleza diversa: la intensificación agrícola, la modificación del ciclo del carbono y del nitrógeno, la contaminación, el efecto invernadero, la urbanización y la desertificación, entre otros (Asner et al. 1997; Pimm y Sugden 1994; Schulze y Mooney 1994; Solbrig 1991b, 1994).

La pérdida de biodiversidad en un ecosistema conduce, inexorablemente, a una alteración de sus funciones principales. Diversos autores han hallado una relación directa entre la abundancia de especies, la intensidad de ciertos procesos fundamentales —como la

respiración, la descomposición, el almacenamiento de nutrientes, la productividad primaria— y la retención de agua (Asner et al. 1997; Pimm y Sugden 1994; Schulze y Mooney 1994; Solbrig 1991b, 1994). Los suelos, por ejemplo, albergan comunidades complejas de microinvertebrados que estimulan los procesos de descomposición de la materia orgánica (Coleman et al. 1998; Setälä et al. 1991; Vedder et al. 1996).

En años más recientes, ciertos estudios han sugerido la posible existencia de especies redundantes o de equivalentes ecológicos (Lawton y Brown 1994). Estas especies realizan, en esencia, una misma función ecológica y, si una u otra especie faltara, no se apreciarían cambios en el funcionamiento del ecosistema: es una situación muy similar a la de una fábrica que puede continuar operando aunque falte uno de los trabajadores. Ahora bien, si un grupo funcional, es decir, un conjunto completo de especies que desempeñan, cada una, una función dada equivalente (Blondel 1995) desapareciera, se afectaría sin duda el funcionamiento del ecosistema. La presencia de esta redundancia confiere a los ecosistemas cierta estabilidad funcional frente a una disminución accidental de la diversidad específica de las comunidades (Blondel 1995; Lawton y Brown 1994). Los resultados experimentales de numerosos estudios recientes apoyan esta teoría (Grime 1997; Hooper y Vitousek 1997; Tilman et al. 1996, 1997).

La Regulación Jerárquica de los Procesos del Suelo

El modelo jerárquico de la Figura 1-1 explica el funcionamiento de los procesos del suelo mediante

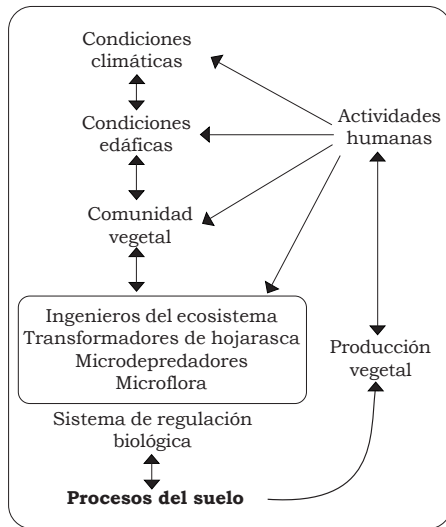


Figura 1-1. Modelo jerárquico de los principales factores determinantes de los procesos del suelo (adaptado de Lavelle et al. 1993).

una serie de factores que están determinados, dentro de la jerarquía, por escalas de espacio y de tiempo (Lavelle et al. 1993).

La jerarquía propuesta es una “jerarquía de control” (*sensu* Solbrig

1991b), en la que los factores que operan a una escala espacio-temporal más alta controlan los factores que operan a escalas más bajas. El modelo, sin embargo, no tiene rigidez jerárquica, ya que los factores que influyen en una gran variedad de procesos pueden actuar a diferentes escalas, y en éstas puede variar la importancia relativa de los factores determinantes (Lavelle 1996).

Clasificación Funcional de la Fauna del Suelo

Las funciones que cumplen los invertebrados del suelo dependen, en gran medida, de la eficacia de su sistema digestivo —el cual depende, a su vez, del tipo de interacción que mantiene con la microflora del suelo— y de la naturaleza y la abundancia de las estructuras biológicas que esos invertebrados producen en el suelo (Lavelle 1996, 1997). Partiendo de estos dos criterios, se pueden distinguir tres grandes grupos funcionales de invertebrados (Figura 1-2).

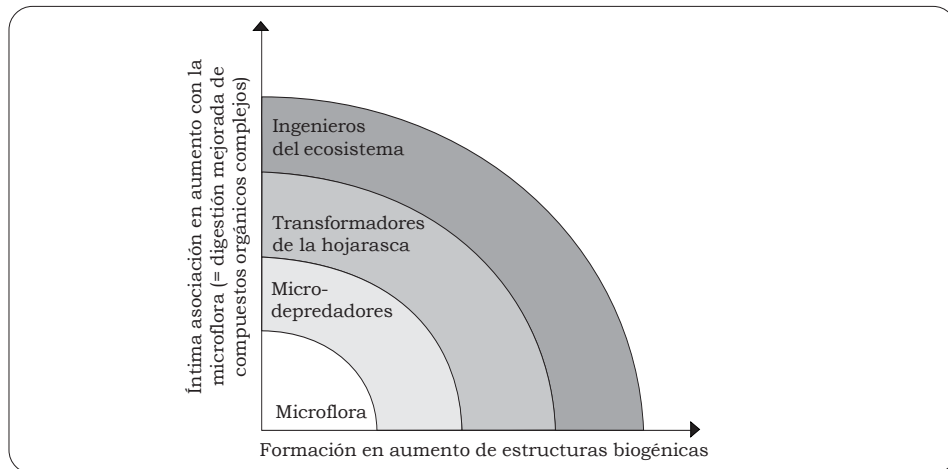


Figura 1-2. Relaciones de interacción entre los microorganismos y los macroorganismos del suelo. A medida que aumenta el tamaño del organismo, sus relaciones con la microflora van desde la depredación hasta el mutualismo externo e interno; además, las estructuras biogénicas son cada vez más sólidas (Lavelle 1997).

Microdepredadores

Este grupo incluye a los invertebrados más pequeños, los protozoos y los nematodos. Estos organismos no producen ninguna estructura órgano-mineral (Lavelle 1996, 1997) y su efecto principal es estimular la mineralización de la materia orgánica (MO) (Coûteaux et al. 1991; Ingham et al. 1985).

Transformadores de la hojarasca

En este grupo se encuentran los representantes de la mesofauna y de parte de la macrofauna (Lavelle 1996). Cuando estos invertebrados reingieren sus deyecciones, que sirven de incubadoras de la microflora, asimilan los metabolitos liberados por la acción microbiana.

Ingenieros del ecosistema

Los “ingenieros del ecosistema” o “ingenieros ecológicos” (*sensu* Jones et al. 1994) son aquellos organismos que producen estructuras físicas con las cuales modifican la disponibilidad o accesibilidad de un recurso para otros organismos. Su actividad y la producción de estructuras biogénicas pueden modificar la abundancia o la estructura de otras comunidades de organismos (Jones et al. 1994, 1997).

De las innumerables formas de vida que habitan los suelos, sólo un pequeño número de macroinvertebrados (lombrices, termitas y hormigas) se distinguen por su capacidad de horadar el suelo y producir una gran variedad de estructuras órgano-minerales: deyecciones, nidos, montículos, macroporos, galerías y cámaras. Estos organismos han sido descritos como ingenieros ecológicos del suelo, y las estructuras que producen han

sido llamadas “estructuras biogénicas” (Anderson 1995; Lavelle 1996, 1997). Se cree que la acción funcional de estas estructuras en el ecosistema es importante y que representan sitios en que ocurren algunos procesos pedológicos fundamentales, como la estimulación de la actividad microbiana, la formación de la estructura del suelo, la dinámica de la MO, y el intercambio de agua y gas en el suelo (Anderson 1995; Beare y Lavelle 1998; Lavelle 1996).

La visión clásica del estudio de la biología de cada especie de una comunidad ha dado paso al estudio de las estructuras biogénicas producidas por los ingenieros del ecosistema. En efecto, este último concepto y los dominios funcionales asociados con las actividades de los ingenieros han sido herramientas útiles para entender el papel funcional de la biodiversidad y sus efectos en el suelo (Jones et al. 1994; Lavelle 2000; Lavelle et al. 1997). Este concepto ha facilitado también la comprensión de los efectos indirectos ligados a las estructuras biogénicas que pueden existir entre el nivel de los macroinvertebrados del suelo y el de otros organismos de inferior tamaño.

Los dominios funcionales son lugares específicos del suelo influidos por un regulador principal que puede ser biótico (p.ej., un ingeniero del ecosistema o una raíz) o abiótico (p.ej., alternancia de periodos secos y húmedos, o de frío y calor). En estos sitios, caracterizados por el recurso orgánico que contienen (hojarasca u otro tipo de MO), el regulador biótico crea una serie de estructuras, como deyecciones, galerías y fisuras, que son ocupadas por invertebrados más pequeños y por microorganismos. Una comunidad biológica depende, en última instancia, de estos organismos tan pequeños (Lavelle 2000).

Los dominios funcionales se pueden identificar físicamente en el suelo y cada estructura presente en el suelo es parte de un dominio funcional. A veces, los límites de un dominio son tan difusos que la identificación de otros dominios próximos o adyacentes resulta difícil.

En las comunidades de invertebrados existen especies que, debido a su intensa acción mecánica y a su relación eficaz con la microflora, determinan la abundancia y la actividad de los organismos que no poseen esas aptitudes. Por ejemplo, los macroartrópodos y los microartrópodos, los enquitreidos y los transformadores de la hojarasca dependen de la actividad de un regulador principal. Esos organismos, que son esencialmente las lombrices, las hormigas y las termitas, crean en el suelo sus dominios funcionales, es decir, la drilosfera, la mirmecosfera y la termitosfera, respectivamente. Existen otros dominios funcionales, como la rizosfera (el área de influencia de las raíces) (Hiltner 1904) y la detritosfera (área de influencia de los artrópodos que transforman la hojarasca) (Beare et al. 1994).

Aunque no todos los grupos de organismos del suelo han sido estudiados en detalle, cualquier cambio producido en las poblaciones de los ingenieros del ecosistema tendrá, obviamente, consecuencias directas en la diversidad y en la actividad de los grupos subordinados a éstos. Por ejemplo, la actividad de las lombrices determina tanto la abundancia como las actividades de los microartrópodos (Loranger et al. 1998) y de los nematodos (Boyer 1998).

Las Lombrices y sus Estructuras Biogénicas como Ejemplo

Las lombrices son el grupo de macrofauna del suelo más abundante en cuanto a biomasa se refiere (Lee 1985). Intervienen de manera directa o indirecta en diversos procesos físicos, químicos y biológicos del suelo (Anderson 1988; Lavelle 1988). Las lombrices y los macroinvertebrados, en general, intervienen mediante sus dominios funcionales en la regulación de funciones importantes del suelo.

Propiedades físicas del suelo

Las lombrices ingieren, de manera selectiva, una gran cantidad de material orgánico y mineral y su actividad conduce a la producción de estructuras que influyen, directamente, en propiedades físicas del suelo (Figura 1-3) como el aumento de la porosidad y de la aireación, el mejoramiento de la conductividad hidráulica, y una mejor estabilidad estructural que incluye la formación de macroagregados y microagregados (Aina 1984; Casenave y Valentin 1988; Lavelle 1997; Lee 1985; Urbanek y Dolezal 1992).

Las lombrices influyen también en la estructura física del suelo produciendo grandes cantidades de agregados órgano-minerales en sus turrículos y en las paredes de sus galerías. Los primeros son inestables cuando están frescos pero, una vez secos, son más estables que los agregados del suelo circundante (Blanchart et al. 1993; Marinissen 1990, 1994; Shipitalo y Protz 1989). Asimismo, el tamaño de los turrículos determina, en gran medida, los efectos causados en la estructura del suelo. En las sabanas de Costa de Marfil (Africa

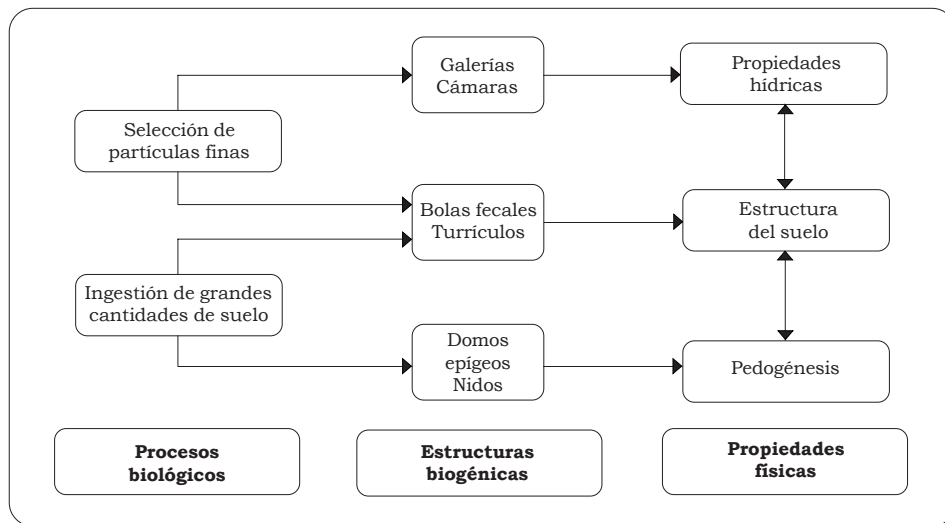


Figura 1-3. Efectos causados por los ingenieros ecológicos en las propiedades físicas del suelo (Lavelle 1997).

Occidental), se han encontrado dos tipos de turrículos producidos por dos grupos diferentes de lombrices, las especies “compactantes” (que producen turrículos compactos de gran tamaño) y las “decompactantes” (que producen turrículos pequeños) (Blanchart et al. 1997); de estos turrículos depende la formación y el mantenimiento de la estructura del suelo (Blanchart 1998; Blanchart et al. 1999; Rossi 1998).

Dinámica de la MO

Las lombrices digieren la MO empleando enzimas producidas por

ellas mismas y mediante la microflora mutualista que se encuentra en su tracto digestivo. Los efectos causados por las lombrices en la dinámica de la MO dependen de las escalas espacio-temporales consideradas (Figura 1-4).

En un intervalo corto de tiempo, por ejemplo, de unas horas, la digestión de la lombriz rompe los residuos orgánicos y libera algunos nutrientes, como el nitrógeno (N) y el fósforo (P), que pueden entonces ser asimilados por las plantas (Barois et al. 1987; Lavelle et al. 1992; Sharpley y Syers 1976). En períodos intermedios de tiempo (de días a

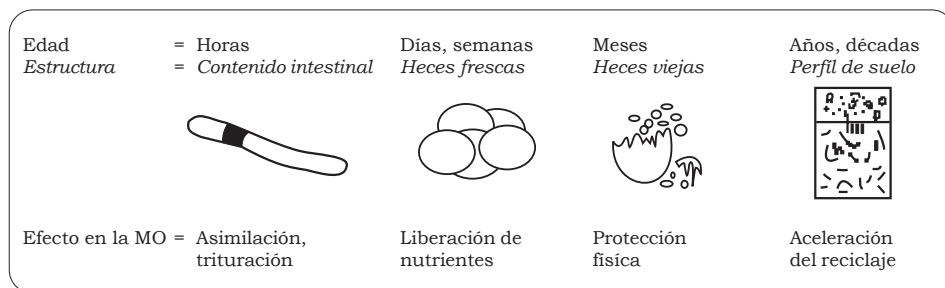


Figura 1-4. Efectos causados por las lombrices en la materia orgánica (MO) del suelo a diferentes niveles de una escala temporal y una espacial (Lavelle 1997).

meses), se altera la dinámica de la MO en el interior de las estructuras biogénicas. En un período más largo se produce un descenso en la tasa de mineralización de la MO hasta llegar a la inmovilización del proceso (Martin 1991). No se conoce aún el efecto general a largo plazo (de años a décadas), porque no se han realizado experimentos tan prolongados en el tiempo (Lavelle 1997).

Crecimiento de las plantas

El efecto de conjunto que causan las lombrices en tres aspectos: la estructura del suelo, la dinámica de la MO y la liberación de nutrientes, conduce generalmente a una estimulación del crecimiento vegetal. La mayoría de los estudios muestran que los efectos son positivos (Curry y Boyle 1987; Derouard et al. 1997; Gilot-Villeneuve et al. 1996; Hoogerkamp 1987; Hoogerkamp et al. 1983; Pashanasi et al. 1992; Rose y Wood 1980; Stephens et al. 1994; Stockdill 1982), aunque no todas las plantas responden por igual y esa respuesta es proporcional a la biomasa de las lombrices. La respuesta se considera 'significativa' cuando dicha biomasa fresca es superior a 30 g/m² (Brown et al. 1999).

Papel clave de las estructuras biogénicas

Jones et al. (1994, 1997) han demostrado que la cantidad, la naturaleza y la función de las estructuras biogénicas producidas por las lombrices y otros ingenieros del ecosistema son muy importantes.

La abundancia y la diversidad de las estructuras biogénicas son, sin duda, dos aspectos importantes del

mantenimiento de las funciones del suelo en el ecosistema (Lavelle 1996). Un ejemplo claro es el de los efectos complementarios de las lombrices compactantes y decompactantes (Blanchart et al. 1997; ver antes, p. 6). En un suelo que haya sido alterado drásticamente y en el que sólo exista una especie de lombriz de efecto compactante, la producción de grandes cantidades de turrículos conduce a la compactación del suelo, la reducción de la tasa de infiltración de agua y la disminución del crecimiento vegetal (Barros et al. 1998; Blanchart et al. 1999; Chauvel et al. 1999; Rose y Wood 1980).

Las estructuras particulares producidas por las lombrices causan, igualmente, efectos en la diversidad y la abundancia de otras comunidades de organismos menos móviles (hipótesis de las biodiversidades 'encajadas' o anidadas de Lavelle, 1996). La regulación de la actividad microbiana por acción de las lombrices ha sido documentada ampliamente (Barois y Lavelle 1986; Daniel y Anderson 1992; Scheu 1987; Trigo y Lavelle 1993). El efecto de las estructuras biogénicas de las lombrices en la actividad de la microfauna y la mesofauna ha sido demostrado también en varios trabajos (ver síntesis de Brown 1995).

Las Sabanas Neotropicales

Las sabanas neotropicales ocupan una superficie de, aproximadamente, 275 millones de hectáreas, que comprende las de Brasil (250 millones), Colombia (17 millones), Venezuela (10 millones), Guyana, Surinam, Guyana Francesa y Paraguay, es decir, el 45% de la superficie total del continente

sudamericano (Cole 1986). Su posición en el planeta les confiere un clima caracterizado por temperaturas altas y un período seco muy notorio, es decir, estas sabanas se encuentran, principalmente, entre las selvas ecuatoriales y los desiertos de latitud media. La vegetación de una sabana consiste en un estrato herbáceo continuo, que puede estar arborizado o no estarlo; puede tener también arbustos de densidad y altura variables. La presencia de las sabanas en dicha zona climática, donde la formación vegetal dominante debería ser la selva húmeda tropical, es quizás el resultado de una época seca muy fuerte, de las diferencias edáficas existentes y de la aparición frecuente de incendios y quemadas (Blydenstein 1967; Cochrane 1978).

La duración y la severidad de la época seca varían con cada tipo de sabana, pero en todas ellas están presentes algunas especies vegetales que poseen ciertas estrategias adaptativas funcionales y estructurales, que les confieren resistencia a períodos secos cuya duración es de 3 a 8 meses del año. Estas plantas pueden extraer agua desde capas del suelo relativamente profundas y evadir además el estrés debido a la escasez de agua deshaciéndose de algunas hojas (estivación); de este modo sobreviven a un período seco (Cole 1986). Las sabanas constituyen, por tanto, un ecosistema dinámico porque muestran ritmos periódicos en que hay etapas de crecimiento y productividad.

Las Sabanas de Colombia

Los "Llanos" colombianos, conocidos como "Llanos Orientales" de Colombia, ocupan, aproximadamente, el 19% del territorio nacional (16.9 millones de

hectáreas). Cerca del 80% de esa superficie está cubierta por una vegetación herbácea (pastos) en la que se ha desarrollado una ganadería de tipo extensivo (Vera y Seré 1985), aunque el valor nutritivo de esa vegetación nativa es pobre (Álvarez y Lascano 1987).

Aunque se cree que el fuego ha sido el principal determinante de la fisionomía actual de las sabanas, porque las mantiene como estructuras abiertas, la distribución que tienen hoy sugiere que no derivaron de selvas arrasadas por el fuego.

Las sabanas de los Llanos Orientales de Colombia se dividen en cinco unidades fitogeográficas: el piedemonte andino, las terrazas aluviales, la altillanura plana, la altillanura disectada (o serranía) y la sabana de inundación (Botero 1989; Kleinheisterkamp y Hábich 1985). Las diferencias edáficas (el microrrelieve) y el grado de inundación de una sabana determinan la composición de su vegetación (Cole 1986).

Suelos

Los suelos de los Llanos Orientales de Colombia (Orinoquia colombiana) pueden dividirse en dos grandes grupos: los Oxisoles y los Ultisoles (clasificación USDA). Los Oxisoles ocupan el 75% de la superficie de la sabana en Colombia (Rippstein et al. 1996). La presencia de una costra laterítica en el subsuelo que a veces aflora a la superficie por la acción de la erosión es una de las características más relevantes de los Llanos. Esta costra está formada por óxidos de hierro y aluminio y condiciona, en gran medida, la fisionomía de las sabanas. Sólo pocas especies arbóreas son capaces de penetrar la costra laterítica y, por ello, las plantas herbáceas dominan

la vegetación de sabana (Cole 1986). Los árboles que consiguen crecer en la sabana desarrollan un sistema radicular extenso aunque superficial, por ejemplo, *Curatella americana* (Dilleniaceae), *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) y *Bowdichia virgiloides* (Leguminosae).

El morichal, constituido por las palmas moriche del género *Mauritia* (*M. minor* y *M. flexuosa*) es otro componente de la vegetación de las sabanas y se encuentra en el reborde de los esteros y en los 'bajos'.

Manejo

Los Llanos Orientales de Colombia son explotados para la ganadería extensiva, aunque en ellos las tasas de producción animal y de reproducción son bajas, es decir, las ganancias de peso anuales oscilan entre los 15 y los 30 kg/ha de peso vivo (Kleinheisterkamp y Hábich 1985; Lascano 1991; Paladines 1975; Rippstein et al. 1996; Vera y Seré 1985; Vera et al. 1989). Estas tasas de crecimiento están asociadas, a su vez, con valores bajos de carga animal que van de 0.2 a 0.3 animal/ha (Guzmán y Vera 1991).

La producción animal está restringida principalmente por la baja calidad nutricional de los pastos de la sabana nativa que, por lo demás, solamente producen forraje al inicio de la época lluviosa (Rippstein et al. 1996). Rara vez usa el productor pecuario un suplemento mineral en la alimentación del ganado. A medida que el pastizal crece, su valor nutritivo disminuye y los animales que lo pastan presentan síntomas de deficiencia alimenticia. La quema periódica es una práctica que busca eliminar el exceso de forraje seco acumulado y estimular el rebrote de las especies

nativas de mayor valor nutritivo (Rippstein et al. 1996). Este tipo de manejo determina la estructura de las comunidades vegetales de las sabanas.

Durante los últimos 20 años ha aumentado en los Llanos la cantidad de tierra utilizada para la producción intensiva de recursos alimenticios. Estos sistemas de producción consisten en pastizales mejorados que se basan en gramíneas africanas, *Brachiaria* spp. y *Panicum* spp., principalmente, ya sea asociadas con leguminosas pertenecientes a los géneros *Stylosanthes*, *Arachis* y *Pueraria* o ya en siembra pura. Se han establecido también sistemas de cultivos anuales, arroz y soya generalmente, para condiciones de secano y con aplicaciones de insumos como fertilizantes y cal agrícola. Todos estos sistemas permiten un aumento rápido de la producción agrícola, pero su sostenibilidad y su durabilidad a largo plazo están muy restringidas.

Un factor limitante de la durabilidad de los sistemas de producción mencionados está relacionado con el escaso número de cultivares adaptados a las condiciones físico-químicas de los suelos ácidos. En el caso de los monocultivos, las prácticas agrícolas empleadas conducen al deterioro de las propiedades físicas del suelo y a la aparición de problemas ligados a plagas, enfermedades y malezas. Los pastizales en que se asocian gramíneas y leguminosas mantienen o mejoran las propiedades del suelo, aunque dependen de pequeñas aplicaciones de algún fertilizante inorgánico, que pueden resultar demasiado costosas para la mayoría de los productores. La poca durabilidad (contando periodos largos) de las leguminosas en esas asociaciones es otra de las

limitaciones de estos sistemas (Friesen et al. 1996; Thomas et al. 1995).

Antes de que se hiciera la investigación aquí presentada, no se había realizado ningún estudio sobre los efectos que ejercen los cambios hechos en los sistemas de uso de la tierra sobre las poblaciones y las comunidades de la macrofauna del suelo o de otros organismos de los Llanos Orientales de Colombia.

El Significado de “Intervención”

Los estudios que se hicieron en las sabanas fueron motivados por la excesiva presión ejercida sobre la selva tropical, la cual es no sólo un reservorio de biodiversidad sino un actor decisivo en la regulación del ciclo del carbono atmosférico y de los gases de efecto invernadero. Se cree que la intervención en las sabanas puede ayudar a detener la elevada tasa de explotación de los bosques tropicales. La sustitución de las sabanas naturales por pastizales de especies introducidas, generalmente gramíneas de África, es una técnica agrícola ampliamente aceptada en los Llanos Orientales y en las sabanas del “Cerrado” brasileño. Sin embargo, se sabe poco sobre los procesos biológicos que se desarrollan en estos ecosistemas; además, se desconoce la forma en que los cambios mencionados alterarían dichos procesos y los servicios fundamentales del ecosistema, por ejemplo, la cantidad y la calidad del agua. Los estudios hechos en el Cerrado brasileño han mostrado, además, que la biodiversidad de las sabanas neotropicales está, de hecho, más amenazada que la de los bosques amazónicos (Smith et al. 1998).

El estudio de la diversidad y de los procesos ecológicos asociados con los patrones de diversidad y con el funcionamiento del ecosistema son el punto de partida para comprender y manejar los ecosistemas naturales y los perturbados (Giller 1996). Las comunidades de la fauna del suelo son, en general, sensibles a los factores climáticos y edáficos que determinan tanto las reservas alimenticias disponibles como las condiciones microclimáticas. Por ello, las perturbaciones que experimenten los ecosistemas naturales alterarán las comunidades de macroinvertebrados del suelo.

Hay que considerar la fauna del suelo como un recurso natural que tiene un potencial de uso sostenible en los sistemas de producción agrícola. Para lograr ese objetivo se necesitan dos acciones:

- conocer los ciclos de vida de las diferentes especies que constituyen la comunidad de organismos del suelo, y
- evaluar los efectos producidos por los ingenieros ecológicos en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, a diferentes escalas espacio-temporales.

Una vez adquiridos estos conocimientos, se podrán desarrollar guías para el manejo de las actividades de la macrofauna del suelo en diferentes agroecosistemas.

En este trabajo se decidió evaluar el papel de las lombrices en el ecosistema descrito, porque son organismos representativos de la sabana que han sufrido una drástica modificación, o aun la destrucción, de sus comunidades por las prácticas agrícolas empleadas. Lavelle et al. (1989), Stork y Eggleton (1992) y Swift (1984) han documentado los aspectos benéficos

de la actividad biológica de las lombrices en diferentes agroecosistemas, y han señalado que los efectos producidos dependen de la estructura funcional, es decir, de la composición ecológica de sus comunidades (Lavelle 1988). Las lombrices presentan algún grado de resistencia (o sea, capacidad de recuperación o 'resiliencia') a la perturbación, ya se trate de individuos o de una población entera; sin embargo, en una comunidad, en la que hay diferentes poblaciones de diferentes especies, la diversidad de las especies y de la estructura funcional pueden cambiar, lo que causaría diferentes efectos en el ecosistema. Esta capacidad de respuesta podría encerrar una técnica que permita la "manipulación" de estas comunidades en beneficio del productor agropecuario (Lavelle et al. 1994), aunque debe mencionarse que, en algunos casos, la acción de las lombrices, unida a un mal uso del sistema de producción, pueden causar la degradación del suelo (Chauvel et al. 1999).

La Organización del Libro

El trabajo presentado en este libro comprende tres partes principales e incluye una síntesis al final:

Parte I. Impacto de los agroecosistemas en las comunidades de macroinvertebrados del suelo

Antes de desarrollar guías de uso de la macrofauna del suelo, hay que conocer bien la composición de ésta. Esta sección es, entonces, un inventario de las comunidades de macrofauna que encierran los suelos bajo diferentes prácticas de manejo de la tierra.

Parte II. Ciclo de vida y biología de las lombrices de tierra de la sabana

Los capítulos de esta sección tratan sobre la ecología y la biología de las lombrices, que son los representantes principales de los macroinvertebrados del suelo. Los detalles de la ecología de estos importantes organismos son una fuente de información excepcional y poco frecuente sobre los agroecosistemas tropicales.

Partes III-VI. Efectos producidos por los ingenieros ecológicos en los procesos del suelo a diferentes escalas de observación

En esta sección se presentan los efectos que causan los ingenieros ecológicos, en este caso las lombrices, en los procesos físicos, químicos y biológicos del suelo, desde la dimensión de las estructuras biogénicas producidas hasta la dimensión de la parcela.

Parte VII. Síntesis y perspectivas

Finalmente, en un capítulo de conclusiones, se sintetizan los principales hallazgos de este estudio y se relacionan con las posibilidades de uso de la macrofauna del suelo, con el fin de obtener mayor producción vegetal y de mejorar la calidad del ecosistema.

Referencias

- Aina PO. 1984. Contribution of earthworms to porosity and water infiltration in a tropical soil under forest and long-term cultivation. *Pedobiologia* 26:131-136.

- Álvarez A; Lascano CE. 1987. Valor nutritivo de la sabana bien drenada de los Llanos Orientales de Colombia. *Past Trop* 9(3):9-17.
- Anderson JM. 1988. Invertebrate-mediated transport processes in soils. *Agric Ecosyst Environ* 24:5-19.
- 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.
- Asner GP; Seastedt TR; Townsend AR. 1997. The decoupling of terrestrial carbon and nitrogen cycles: human influences on land cover and nitrogen supply are altering natural biogeochemical links in the biosphere. *Bioscience* 47:226-234.
- Barois I; Lavelle P. 1986. Changes in respiration rate and some physico-chemical properties of tropical soil during gut transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta). *Soil Biol Biochem* 18:539-541.
- Barois I; Verdier B; Kaiser P; Mariotti A; Rangel P; Lavelle P. 1987. Influence of the tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae) on the fixation and mineralization of nitrogen. En: Bonvicini Pagliai AM; Omodeo P, eds. *On earthworms: selected symposia and monographs*. Módena, Italia. p 151-158.
- Barros E; Grimaldi M; Desjardins T; Sarrazin M; Chauvel A; Lavelle P. 1998. Conversion of forest into pastures in Amazonia: effects on soil macrofaunal diversity and soil water dynamics. En: *Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science*, 20-26 Agosto 1998, Montpellier, Francia. ISSS, AISS, IBG, SICS y AFES, Montpellier, Francia. Vol 1, p 203. (Disponible también en CD-ROM.)
- Beare MH; Lavelle P. 1998. Regulation of microbial activity and organic matter dynamics by macroorganisms: integrating biological function in soil. En: *Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science*, 20-26 Agosto 1998. Montpellier, Francia. ISSS, AISS, IBG, SICS y AFES, Montpellier, Francia. (Disponible también en CD-ROM.)
- Beare MH; Hendrix PF; Coleman DC. 1994. Water-stable aggregates and organic matter fractions in conventional and no-tillage soils. *Soil Sci Soc Am J* 58:777-786.
- Blanchart E. 1998. Earthworms and soil structure and physical properties in kaolinic and smectitic tropical soils. En: *Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science*, 20-26 Agosto 1998, Montpellier, Francia. ISSS, AISS, IBG, SICS y AFES, Montpellier, Francia. (Disponible también en CD-ROM.)
- Blanchart E; Bruand A; Lavelle P. 1993. The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaeta: Megascolecidae) in shrub savanna soils (Côte d'Ivoire). *Geoderma* 56:119-132.
- 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(3/4):431-439.
- Blanchart E; Albrecht A; Alegre J; Duboisset A; Gilot-Villenave C; Pashanasi B; Lavelle P; Brussaard L. 1999. Effects of earthworms on soil structure and physical properties. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. *Earthworm management in tropical agroecosystems*. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 149-172.
- Blondel J. 1995. *Biogéographie: Approche écologique et évolutive*. Masson, París, Francia. 297 p.

- Blydenstein J. 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology* 48:1-15.
- Botero BR. 1989. Manejo de explotaciones ganaderas en las sabanas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia. Serie Boletines Técnicos No. 2. Programa de Pastos Tropicales. CIAT, Cali, Colombia. 9 p.
- Boyer J. 1998. Interactions biologiques (faune, ravageur, parasites, microflore) dans des sols sous cultures en milieu tropical humide (Ile de la Reunion). Tesis. Université Paris VI, Francia.
- Brown GG. 1995. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? *Plant Soil* 170:209-231.
- Brown GG; Pashanasi B; Gilot-Villeneuve C; Patrón JC; Senapati BK; Giri S; Barois I; Lavelle P; Blanchart E; Blakemore RJ; Spain AV; Boyer J. 1999. Effects of earthworms on plant production. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. *Earthworm management in tropical agroecosystems*. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 87-147.
- Brussaard LJ; Behan-Pelletier VM; Bignell DE; Brown VK; Didden W; Folgarait P; Fragoso C; Freckman DW; Gupta VSR; Hattori T; Hawksworth DL; Klopatek C; Lavelle P; Malloch DW; Rusek J; Söderström B; Tiedje JM; Virginia RA. 1997. Biodiversity and ecosystem functioning in the soil. *Ambio* 26(8):563-570.
- Casenave A; Valentin C. 1988. Les états de surface: Une des clefs de l'hydrologie sahélienne. En: Demissie M; Stout GE, eds. *Proceedings of the Sahel Forum on the State-of-the-Art of Hydrology and Hydrogeology in the Arid and Semi-Arid Areas of Africa*. Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO) y Norwegian National Committee for Hydrology, Ouagadougou, Burkina Faso, Noviembre 7-12, 1988. p 61-72.
- Chauvel A; Grimaldi M; Barros E; Blanchart E; Desjardins T; Sarrazin M; Lavelle P. 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature* 398:32-33.
- Cochrane TT. 1978. An ongoing appraisal of the savanna ecosystem of tropical America for beef cattle production. En: Sánchez PA; Tergas LE, eds. *Producción de forrajes en los suelos ácidos de los trópicos*. CIAT, Cali, Colombia. p 1-12.
- Cole M. 1986. *The savannas: biogeography and botany*. Academic Press, Londres. 438 p.
- Coleman DC; Heneghan L; Crossley DA Jr. 1998. Biodiversity and decomposition in temperate and tropical forests. En: *Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science*, 20-26 Agosto 1998, Montpellier, Francia. ISSS, AISS, IBG, SICS y AFES, Montpellier, Francia. (Disponible también en CD-ROM.)
- Coûteaux MM; Mousseau M; Célérier ML; Bottner P. 1991. Increased atmospheric CO₂ and litter quality: decomposition of sweet chestnut leaf with animal food webs of different complexities. *Oikos* 61:54-64.
- Curry JP; Boyle KE. 1987. Growth rates, establishment and effects on herbage yield of introduced earthworms in grassland on reclaimed cutover peat. *Biol Fertil Soils* 3:95-98.
- Daniel O; Anderson JM. 1992. Microbial biomass and activity in contrasting soil materials after passage through the gut of the earthworm *Lumbricus rubellus* Hoffmeister. *Soil Biol Biochem* 24:465-470.
- 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.

- Fragoso C; Lavelle P; Blanchart E; Senapati BK; Jiménez JJ; Martínez MA; Decaëns T; Tondoh J. 1999. Earthworm communities of tropical agroecosystems: origin, structure and influence of management practices. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 27-55.
- Friesen DK; Thomas RJ; Sanz JI; Rao IM; Amézquita E; Decaëns T; Rippstein G; Vera RR. 1996. Productive soil conserving/improving systems for the tropical American savannas. Poster presented at the Congress on Crop Productivity and Sustainability "Shaping the Future", Nueva Delhi, India.
- Giller PS. 1996. The diversity of soil communities, the "poor man's tropical rainforest". *Biodivers Conserv* 5:135-168.
- Giller KE; Beare MH; Lavelle P; Izac A-MN; Swift MJ. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Appl Soil Ecol* 6:3-16.
- Gilot-Villenave C; Lavelle P; Granry F. 1996. Effects of a tropical geophagous earthworm, *Millsonia anomala*, on some soil characteristics, on maize-residue decomposition and on maize production in Ivory Coast. *Appl Soil Ecol* 4:201-211.
- Grime JP. 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science* 277:1260-1261.
- Guzmán S; Vera RR. 1991. Establecimiento de pasturas en los Llanos Orientales de Colombia. En: Lascano CE; Spain JM, eds. Establecimiento y renovación de pasturas. Conceptos, experiencias y enfoque de la investigación. CIAT, Cali, Colombia. p 385-398.
- Hiltner R. 1904. Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache. *Arb Deutsche Landw Ges* 98:59-78.
- Hoogerkamp M. 1987. Effect of earthworms on the productivity of grassland. An evaluation. En: Bonvicini Pagliai AM; Omodeo P, eds. On earthworms selected symposia and monographs. Modena, Italia. p 485-495.
- Hoogerkamp M; Rogaar H; Eijsackers HPJ. 1983. Effect of earthworms on grassland in recently reclaimed polder soils in the Netherlands. En: Satchell JE, ed. Earthworm ecology: from Darwin to vermiculture. Chapman and Hall, Londres. p 85-105.
- Hooper DU; Vitousek PM. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277:1302-1305.
- Ingham RE; Trofymov JA; Ingham ER; Coleman DC. 1985. Interactions of bacteria, fungi and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecol Monogr* 55:119-140.
- 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(7):1946-1957.
- Kleinheisterkamp I; Häbich G. 1985. Colombia: estudio biológico y técnico. En: Vera RR; Seré C, eds. Sistemas de producción pecuaria extensiva: Brasil, Colombia, Venezuela. Informe final del proyecto ETES, 1978-1982. CIAT, Cali, Colombia. p 213-278.
- Lascano CE. 1991. Managing the grazing resource for animal production in savannas of tropical America. *Trop Grassl* 25:66-72.

- Lavelle P. 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biol Fertil Soils* 6:237-251.
- 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. 2000. Ecological challenges for soil science. *Soil Sci* 165:73-86.
- Lavelle P; Barois I; Martin A; Zaidi Z; Schaefer R. 1989. Management of earthworm populations in agroecosystems: a possible way to maintain soil quality. En: Clarholm M; Bergström L, eds. *Ecology of arable land*. Kluwer Academic Publishers, La Haya, Países Bajos. p 109-122.
- 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 in soils of the tropics*. Special publication. Soil Science Society of America (SSSA), Madison, WI, Estados Unidos. p 157-185.
- Lavelle P; Blanchart E; Martin A; Martin S; Spain AV; Toutain F; Barois I; Schaefer R. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25(2):130-150.
- Lavelle P; Dangerfield M; Fragoso C; Eschenbrenner V; López-Hernández D; Pashanasi B. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. En: Woormer PL; Swift MJ, eds. *The biological management of tropical soil fertility*. Wiley & Sons, Chichester, Reino Unido. p 137-169.
- Lavelle P; Bignell D; Lepage M.; Wolters V; Roger P; Ineson P; Heal OW; Dhillion S. 1997. Soil function in a changing world: the role of ecosystem engineers. *Eur J Soil Biol* 33(4):159-193.
- Lawton JH; Brown VK. 1994. Redundancy in ecosystems. En: Schulze ED; Mooney HA, eds. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin. p 255-270.
- Lee KE. 1985. *Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press, Nueva York. 411 p.
- Loranger G; Ponge JF; Blanchart E; Lavelle P. 1998. Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique). *Biol Fertil Soils* 27(1):21-26.
- Marinissen JCY. 1990. Mechanisms of stabilization of casts and artificial casts. *Biol Fertil Soils* 9:163-167.
- Marinissen JCY. 1994. Earthworm populations and stability of soil structure in a silt loam soil of recently reclaimed polder in the Netherlands. *Agric Ecosyst Environ* 51:75-87.
- 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* 11:234-238.
- Paladines O. 1975. El manejo y la utilización de las praderas naturales en el trópico americano. En: *El potencial para la producción de ganado de carne en América Latina*. CIAT, Cali, Colombia. p 331-346.

- 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 a pot experiment. *Soil Biol Biochem* 24(12):1655-1659.
- Petersen H; Luxton M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39(3):287-388.
- Pimm SL; Sudegen AM. 1994. Tropical diversity and global change. *Science* 263:933-934.
- Reynolds J. 1994. Earthworms of the world. *Global Divers* 4:11-16.
- Rippstein G; Lascano CE; Decaëns T. 1996. La production fourragère dans les savanes d'Amérique de Sud intertropicale. *Fourrages* 145:33-52.
- Rose CJ; Wood AW. 1980. Some environmental factors affecting earthworm populations and sweet potato production in the Tari Basin, Papua New Guinea Highlands. *Papua New Guinea Agric J* 31:1-10.
- Rossi J-P. 1998. Rôle fonctionnel de la distribution spatiale des vers de terre dans une savane humide de Côte d'Ivoire. Tesis Doctoral. Université Paris VI, Francia. 240 p.
- Schaefer M; Schauermann J. 1990. The soil fauna of beech forests: a comparison between a mull and a moder soil. *Pedobiologia* 34:299-314.
- Scheu S. 1987. Microbial activity and nutrient dynamics in earthworm casts (Lumbricidae). *Biol Fertil Soils* 5:230-234.
- Schulze ED; Mooney HA. 1994. Ecosystem function of biodiversity: a summary. En: Schulze ED; Mooney HA, eds. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin. p 497-510.
- Setälä H; Tyynisma M; Martikainen E; Huhta V. 1991. Mineralisation of C, N, P in relation to decomposition community structure in coniferous forest soil. *Pedobiologia* 35:285-296.
- Sharpley AN; Syers JK. 1976. Potential role of earthworm casts for the phosphorous enrichment of run-off waters. *Soil Biol Biochem* 8:341-346.
- Shipitalo MJ; Protz R. 1989. Chemistry and micromorphology of aggregation in earthworm casts. *Geoderma* 45:357-374.
- Smith J; Winograd W; Gallopin G; Pachico D. 1998. Dynamics of the agricultural frontier in the Amazon and savannas of Brazil: analyzing the impact of policy and technology. *Environ Model Assess* 3:31-46.
- Solbrig OT. 1991a. Ecosystem complexity in time and space. En: Solbrig OT; Nicolis G, eds. *Perspectives on biological complexity*. International Union of Biological Sciences (IUBS), Paris, Francia. p 163-188.
- Solbrig OT. 1991b. The IUBS-SCOPE-UNESCO Program of Research in Biodiversity. En: Solbrig OT, ed. *From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity*. International Union of Biological Sciences (IUBS), Cambridge, Reino Unido. p 5-11.
- Solbrig OT. 1994. Biodiversity: an introduction. En: Solbrig OT; Emden HM; Oordt PGWJ, eds. *Biodiversity and global change*. CAB International e International Union of Biological Sciences (IUBS), Paris, Francia. p 13-20.
- Stephens PM; Davoren CW; Doube BM; Ryder MH. 1994. Ability of the earthworms *Aporrectodea rosea* and *A. trapezoides* to increase plant growth and the foliar concentration of elements in wheat (*Triticum aestivum* cv. Spear) in a sandy loam soil. *Biol Fertil Soils* 18:150-154.

- Stockdill, SMJ. 1982. Effects of introduced earthworms on the productivity of New Zealand pastures. *Pedobiologia* 24:29-35.
- Stork NE; Eggleton P. 1992. Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. *Am J Alt Agric* 7(1, 2):38-47.
- Swift MJ. 1984. Soil biological processes and tropical soil fertility: a proposal for collaborative program of research. *Biol Int* 5:1-38.
- Swift MJ; Heal OW; Anderson JM. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Blackwell Scientific, Oxford.
- Thomas RJ; Fisher MJ; Ayarza M; Sanz JI. 1995. The role of forage grasses and legumes in maintaining the productivity of acid soils in Latin America. En: Lal R; Stewart BA, eds. *Soil management: experimental basis for sustainability and environmental quality*. Advances in Soil Science Series. Lewis Publishers, Boca Raton, FL, Estados Unidos. p 61-83.
- Tiedje JM. 1995. Approaches to the comprehensive evaluation of Prokaryote diversity of a habitat. En: Allsop D; Colwell RR; Hawksworth DL, eds. *Microbial diversity and ecosystem function*. United Nations Environment Programme (UNEP) y CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 73-82.
- Tilman D; Wedin D; Knops J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379:718-720.
- Tilman D; Knops J; Wedin D; Reich P; Ritchie M; Siemann E. 1997. The influence of functional diversity and composition of ecosystem processes. *Science* 277:1300-1302.
- Trigo D; Lavelle P. 1993. Changes in respiration rate and some physicochemical properties of soil during gut transit through *Allolobophora molleri* (Lumbricidae, Oligochaeta). *Biol Fertil Soils* 15:185-188.
- Urbanek J; Dolezal F. 1992. Review of some case studies on the abundance and the hydrolic efficiency of earthworm channels in Czechoslovak soils, with reference to the subsurface pipe drainage. *Soil Biol Biochem* 24:1563-1571.
- USDA (U.S. Department of Agriculture). 1975. *Soil taxonomy*. Washington, DC. 754 p.
- Vedder B; Kampichler C; Bachmann G; Bruchner A; Kandeler E. 1996. Impact of faunal complexity on microbial biomass and N turnover in field mesocosms from a spruce forest soil. *Biol Fertil Soils* 22:22-30.
- Vera RR; Seré C. 1985. Brasil, Colombia, Venezuela. Los sistemas de producción pecuaria extensiva del trópico sudamericano. Análisis comparativo. En: *Sistemas de producción pecuaria extensiva: Brasil, Colombia, Venezuela*. Informe final del proyecto ETES, 1978-1982. CIAT, Cali, Colombia. p 433-450.
- Vera RR; Rivera B; Weniger JH. 1989. Composition of the diet of cattle grazing integrated in sown tropical pasture-savanna production systems. En: *Seizième Congrès International des Herbages*, 4-15 octubre 1989, Niza, Francia. Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), Montpellier, Francia.
- Wilson EO; Peter FM. 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC.

PARTE I

Impacto de los Agroecosistemas en las Comunidades de Macroinvertebrados del Suelo

CAPÍTULO 2

Impacto del Uso de la Tierra en la Macrofauna del Suelo de los Llanos Orientales de Colombia¹

T. Decaëns*, P. Lavelle*, J. J. Jiménez**, G. Escobar***, G. Rippstein***, J. Schneidmadl***, J. I. Sanz***, P. Hoyos*** y R. J. Thomas***

Resumen

Se determinó, mediante la metodología TSBF, el efecto que causan diferentes sistemas de uso de la tierra en las comunidades de macroinvertebrados del suelo en las sabanas ácidas de Colombia. Los invertebrados se identificaron hasta el nivel de orden o familia, se contabilizaron y se agruparon en grandes unidades taxonómicas (UT), por ejemplo, lombrices, termitas, hormigas, coleópteros, arañas, miriápodos y “otros invertebrados”. La riqueza taxonómica y la densidad poblacional más altas se registraron en el bosque de galería y en la sabana (valores medios de 4293 y 2830 individuos/m², respectivamente) y la biomasa tuvo en ambos un valor intermedio (13.6 y 15.3 g/m², respectivamente).

Las termitas (47%) y las lombrices (31%) fueron los grupos más abundantes en la biomasa. La quema de la sabana redujo fuertemente la macrofauna, aunque después de 6 meses se habían recuperado los valores iniciales: la biomasa y la densidad no fueron diferentes significativamente a las obtenidas antes de la quema, y la riqueza taxonómica aumentó hasta 20 UT.

La biomasa y la riqueza taxonómica de las comunidades de macroinvertebrados en los pastizales introducidos fueron altas mientras que el valor de la densidad poblacional fue intermedio. Los pastizales en que se asociaban gramíneas africanas con leguminosas forrajeras presentaron los mayores valores de biomasa de lombrices (de 22.9 a 51.1 g/m²), es decir, de 4 a 10 veces más que los valores obtenidos en la sabana. Las poblaciones de lombrices de los pastizales estaban compuestas por las especies nativas de la sabana y hubo en ellas una gran diversidad de grupos de macrofauna (de 26 a 32 UT representadas). Los monocultivos anuales (arroz y yuca) exhibieron los valores más bajos de biomasa (3.2 a 4.3 g/m²) y de densidad (429 a 592 individuos/m²) y su riqueza taxonómica fue baja (18 UT). Las comunidades de macroinvertebrados

1. Algunas partes de este trabajo han sido publicadas en *European Journal of Soil Biology* 30, p 157-168, por Decaëns, Lavelle, Jiménez, Escobar, y Rippstein. Copyright © 1994 de Elsevier. Impreso con permiso de la casa editorial.

* Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), 32 Av. Henri Varagnat, F-93143 Bondy Cedex, Francia.

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

*** CIAT, AA 6713, Cali, Colombia.

de las sabanas bien drenadas de Colombia son muy sensibles a los cambios ambientales originados en la intensificación agrícola. Los resultados obtenidos en estos estudios permiten establecer varias alternativas de uso del suelo que conservan y estimulan las actividades de la macrofauna del suelo.

Palabras clave: biomasa, Colombia, densidad, intensificación agrícola, lombrices, macrofauna del suelo, riqueza taxonómica, sabana, selva de galería, uso del suelo

Introducción

Los Llanos Orientales de Colombia son una vasta extensión de sabana pobremente explotada por un pastoreo extensivo. La intensificación agrícola ha ocurrido ya en las áreas más accesibles de esa región. Los pastizales naturales y mejorados, y la rotación de los cultivos con pastizales mejorados, son algunas de las técnicas agrícolas empleadas en la actualidad; sin embargo, la sostenibilidad de estas técnicas y el impacto que causan en la calidad del suelo son todavía poco conocidos (Fisher et al. 1992). Los efectos que causan en el suelo la introducción de gramíneas africanas, la simplificación de la comunidad vegetal o los diferentes niveles de carga animal han sido ignorados. La rápida degradación de extensas áreas de pastizales en las sabanas latinoamericanas hacen temer a los ecologistas que estos sistemas no son ni sostenibles ni capaces de conservar la biodiversidad.

Entre los diversos factores que determinan la calidad del suelo, los factores biológicos reguladores, que son operados por los

macroorganismos del suelo (raíces vivas y macroinvertebrados), pueden ser los más importantes (Lavelle et al. 1994). Estos sistemas de regulación tienen un papel clave en la conservación de la fertilidad del suelo, ya que afectan las propiedades físicas y químicas, la MO, el ciclo de nutrientes y el crecimiento vegetal (Lavelle et al. 1994; Stork y Eggleton 1992).

Los macroinvertebrados ejercen diferentes efectos en los procesos que determinan la fertilidad del suelo. Regulan, por ejemplo, las comunidades de microorganismos responsables de la mineralización y la humificación y, en consecuencia, influyen en el ciclo de la MO y en la disponibilidad de nutrientes asimilables por las plantas. A través de su acción mecánica en el suelo, contribuyen a la formación de agregados estables que pueden proteger parte de la MO de una mineralización rápida y que constituyen, por tanto, una reserva de nutrientes potencialmente disponibles para las plantas. Los macroinvertebrados pueden modificar la textura y las propiedades físicas del suelo en los horizontes superficiales en que habitan (Lavelle et al. 1994). Las actividades de la macrofauna favorecen también el crecimiento de las plantas (Spain et al. 1992). La diversidad y la abundancia de las comunidades de macroinvertebrados, así como la importancia relativa de sus principales grupos, es decir, las termitas, las lombrices y las hormigas, pueden utilizarse como indicadores de la calidad del suelo (Stork y Eggleton 1992).

El presente estudio se realizó en dos sitios de las sabanas colombianas: uno en la estación de investigación Carimagua (CIAT-CORPOICA) y el otro en una granja cerca a Matazul, en el departamento del Meta. Se consideró especialmente el efecto que tenían

diferentes técnicas de manejo de los pastizales —como la quema de la sabana, la introducción de gramíneas africanas (*Brachiaria decumbens*), su asociación con leguminosas (*Pueraria phaseoloides*, *Arachis pintoi* y *Centrosema acutifolium*) y el uso de diferentes valores de carga animal— en la macrofauna del suelo. Por otro lado, se intentó probar la hipótesis de que los pastizales crean “desiertos verdes” cuando son establecidos a costa de las selvas o de las sabanas nativas.

Materiales y Métodos

Características del área de estudio

Carimagua

La estación experimental Carimagua (4°30' N, 71°30' O) está ubicada en la unidad fitogeográfica denominada “Altillanura plana”. La vegetación característica consiste en pastos de sabana bien drenados en las zonas altas (“altos”) y en selvas de galería en las zonas bajas (“bajos”).

El clima es subhúmedo tropical con una temperatura media anual de 26 °C y una precipitación de 2300 mm (media de los años 1972-1992, datos del CIAT). Hay dos ‘estaciones’ muy marcadas: una época seca con una precipitación media mensual inferior a los 100 mm, que transcurre desde diciembre a marzo; y una época lluviosa cuya precipitación media mensual supera los 100 mm y va de abril a noviembre.

En Carimagua se encuentran dos tipos de suelos: los Oxisoles (Tropeptic Haplustox

Isohyperthermic) en los “altos” y los Ultisoles (Ultic Aeric Plintaquox) en los “bajos”. Presentan buenas propiedades físicas (porosidad, retención de agua), pero son deficientes en elementos químicos (CEC < 5 meq/100 g), altamente ácidos (pH < 5) y con una saturación de aluminio muy elevada (> 80%).

Granja Matazol

La granja (o finca) Matazol se encuentra en el municipio de Puerto López, en el departamento del Meta, Colombia (4°9' N, 72°39' O), pertenece a la Altillanura plana, y tiene sabanas de *Trachypogon vestitus* Anders sobre un suelo Oxisol. El clima es idéntico al de Carimagua, aunque la precipitación media anual es un poco mayor (2700 mm).

Elección de las prácticas de uso de la tierra

En Carimagua

El muestreo se hizo en Oxisoles franco-arcillosos cubiertos por la sabana nativa o por agroecosistemas (como pastizales y cultivos), durante la época lluviosa, desde mayo hasta agosto de 1993. Las muestras de macrofauna del suelo se tomaron en 10 sistemas diferentes de uso de la tierra:

- I. Selva de galería nativa.
- II. Sabana nativa protegida contra el fuego y dedicada a pastoreo durante más de 4 años.
- III, IV, V. Sabana quemada y bajo pastoreo, con carga animal baja (0.25 animales/ha), muestreada 15 días después del fuego, DDF (III), 6 meses DDF (IV) y un año DDF (V).

- VI, VII. Sabana quemada y bajo pastoreo, con carga animal moderada (VI) y alta (VII) (0.5 y 0.75 animales/ha, respectivamente), 16 meses DDF.
- VIII. Pastizal de 15 años de edad de *Brachiaria decumbens*, establecido en la sabana nativa, con 1.67 animales/ha.
- IX. Pastizal de 15 años de edad de *B. decumbens* + kudzú (*Pueraria phaseoloides*), establecido en la sabana nativa, con 1.67 animales/ha.
- X. Cultivo de arroz de 2 meses de edad, sembrado con un nivel alto de insumos en la sabana nativa.
- XI. Cultivo de yuca de 8 meses de edad, plantado con un nivel alto de insumos en un terreno en que se plantó yuca durante 20 años en la sabana nativa.

El pastoreo extensivo tradicional en pastizales naturales está representado por los sitios III, IV, V, VI y VII, y el pastoreo intensivo en pastizales mejorados se muestreó en los sitios VIII y IX. Los monocultivos anuales con niveles altos de insumos corresponden a los sitios X y XI.

En Granja Matazol

Se tomaron muestras en cinco parcelas en que se emplearon diferentes sistemas de uso de la tierra, en agosto de 1995:

- Parcela 1: Sabana nativa que fue quemada 8 meses antes de tomar muestras, y que ha sido pastoreada desde 1989 a razón de 0.25 animales/ha.
- Parcela 2: Pastizal de 6 años de *Brachiaria humidicola* (Rendle), pastoreado de manera continua a razón de 1.5 animales/ha.

Parcela 3: Pastizal de 2 años de *B. humidicola*, pastoreado de manera continua a razón de 2.17 animales/ha; fue establecido inicialmente con un cultivo pionero de arroz sembrado en 1989 y se resembró con arroz y pastos en 1993.

Parcela 4: Pastizal de 2 años en que se asociaban *B. humidicola*, *Arachis pintoii* Krap and Greg y *Centrosema acutifolium* Benth., pastoreado de manera continua a razón de 1.79 animales/ha.

Parcela 5: Monocultivo de arroz cultivado continuamente desde 1989.

Método de muestreo y análisis de los datos

El muestreo se realizó siguiendo la metodología recomendada por el Programa de Biología y Fertilidad de los Suelos Tropicales, TSBF (Anderson e Ingram 1993; Lavelle y Pashanasi 1989). En Carimagua se tomaron 10 muestras de 25 x 25 x 30 cm a intervalos regulares de 5 m, a lo largo de un transecto cuyo origen y dirección fueron escogidos al azar. Se empleó un marco metálico para aislar el monolito de suelo, el cual fue extraído con una pala y dividido en cuatro capas sucesivas (hojarasca, 0-10, 10-20, 20-30 cm). En Matazol se tomaron ocho muestras en la sabana nativa y seis en el resto de las parcelas. Cada estrato fue desmenuzado y revisado cuidadosamente en bandejas grandes de 40 x 60 cm. Los macroinvertebrados se recolectaron, se contaron, se pesaron y se guardaron en alcohol 75%, excepto las lombrices, que fueron previamente fijadas en formalina al 4% durante 2 ó 3 días.

En **Carimagua**, los invertebrados fueron identificados como pertenecientes a 57 UT amplias (orden o familia), se contaron y se agruparon luego en siete grandes grupos: lombrices, termitas, hormigas, coleópteros, arañas, miriápodos y “otros invertebrados”. Se determinó la densidad y la biomasa de cada uno de estos siete grupos; la biomasa se corrigió posteriormente debido a las pérdidas de peso debida al proceso de fijación (un 19% en las lombrices y las termitas, un 9% en las hormigas, un 11% en coleópteros, un 6% en arañas y miriápodos y un 13% en “otros invertebrados”).

Se realizó luego un análisis de componentes principales (ACP) con los programas GraphMu y MacMul (Thioulouse 1989, 1990) con el fin de comparar las comunidades de macroinvertebrados respecto a los diferentes tipos de uso de la tierra e identificar los factores determinantes de su distribución. Se emplearon 39 variables que describen la macrofauna, las propiedades físicas y químicas del suelo, la carga animal y las características de la vegetación herbácea. Los sitios X y XI no se incluyeron en el análisis porque no se contó con información sobre las propiedades de sus suelos. Los resultados obtenidos en los diferentes tratamientos se compararon con la prueba de t de Student.

En **Matazul**, los invertebrados se contaron, se pesaron y se identificaron sólo hasta el nivel de familia. Se emplearon criterios morfológicos (morfotipos) para identificar el número de especies de lombrices, a diferencia de los muestreos hechos en Carimagua, donde se hizo un trabajo más detallado (Jiménez 1999). Los otros grupos se identificaron hasta el nivel de UT morfológicamente diferentes (morfotipos).

La riqueza taxonómica (S), definida como el número total de UT presentes en un sistema, se calculó con dos niveles de precisión: uno, el número de familias, y otro, el número de morfotipos y especies. Todos los resultados provienen de una compilación de 10 muestras individuales, excepto en el sitio XI, donde sólo se tomaron 4 muestras.

Resultados y Discusión

En Carimagua

La lista de las UT observadas en Carimagua aparece en el Apéndice (p. 44). Los resultados del análisis de componentes principales (ACP) que se hizo con los datos de esta estación aparecen en la Figura 2-1 y en el Cuadro 2-1. Se extrajeron dos factores que explicaron el 66.4% de la varianza total.

Factor I

Este factor explica el 42.0% de la varianza. Se define como el **efecto global de la vegetación**. Las selvas

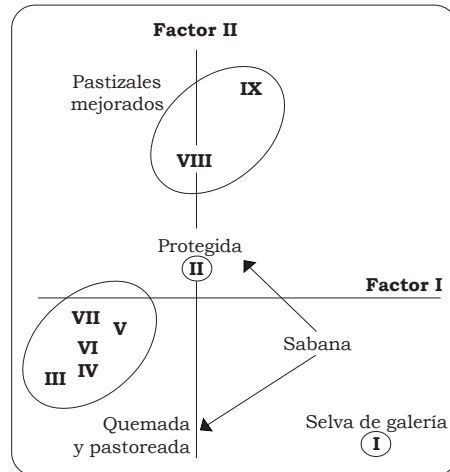


Figura 2-1. Localización de los diferentes sitios estudiados respecto a los dos primeros factores extraídos en el ACP.

Cuadro 2-1. Principales correlaciones entre las variables con los dos primeros factores extraídos del ACP.

Factor I: 41.96% de la varianza total			
Densidad de lombrices	0.74	Densidad (%) en la hojarasca	0.58
Densidad de termitas	0.80	Contenido de Mg	0.75
Densidad de hormigas	0.68	Contenido de K	0.86
Densidad de miriápodos	0.98	Saturación de aluminio (%)	0.91
Densidad de macrofauna	0.90	Arcilla (%)	-0.91
Biomasa de miriápodos	0.83	Infiltración de agua	0.97
Biomasa de "otros"	0.83	Densidad del suelo	-0.86
Número de taxones	0.81	Porosidad	0.99
Factor II: 24.4% de la varianza total			
Densidad de hormigas	0.85	pH	0.83
Densidad de "otros"	0.68	Contenido de Ca	0.90
Biomasa de lombrices	0.91	Resistencia a la penetración	-0.77
Biomasa de coleópteros	0.60	Leguminosa (%)	0.84
Biomasa de macrofauna	0.92	Carga animal	0.88

de galería están claramente separadas de los pastizales, especialmente en los sitios que presentan cobertura mínima, como la sabana a los 15 DDF o cuando tiene una carga animal alta. Este factor separa suelos con contenidos de limo altos (63%), buena porosidad (60%), saturación de aluminio alta (88%) y elevados contenidos de Mg (0.2 meq/100 g) y de K (0.1 meq/100 g). En estos suelos, la densidad y la riqueza taxonómica de la macrofauna (número de taxones recolectados) son altas. Los miriápodos y otros artrópodos (especialmente las larvas de la familia Cicadidae, los blátidos y los isópodos) presentan un valor alto de biomasa; las lombrices, las hormigas, las termitas y los miriápodos son abundantes.

Factor II

Este factor explica el 24.4% de la varianza y representa **el efecto de la fertilidad del suelo**. Este factor separa con claridad la selva de galería y las sabanas de los pastizales mejorados. Aquí se encuentran suelos con poca resistencia a la penetración (12-14 g/cm²) y con

contenido de Ca alto (0.53 meq/100 g), que presentan una vegetación con gran proporción de leguminosas (48%) y reciben una carga animal más alta (1.67 animales/ha). La biomasa de macroinvertebrados es considerable a causa de la enorme contribución de las lombrices. Hay poca representación de las hormigas, aunque mucha de los coleópteros, cuya densidad y biomasa son altas.

Se pueden distinguir por tanto cinco situaciones principales: la selva de galería, la sabana protegida del fuego, los pastizales naturales, los pastizales introducidos y los monocultivos (Figura 2-1).

La **selva de galería** presentó la riqueza taxonómica y la densidad poblacional más altas, aunque los valores de su biomasa son de nivel intermedio (Cuadros 2-2 y 2-3). Los invertebrados ocuparon, principalmente, los primeros 10 cm de suelo (84%) y sólo el 4% de ellos se encontró en la hojarasca (Figura 2-2). Las lombrices, las termitas, las hormigas, los miriápodos y "otros artrópodos" presentaron las densidades más altas (Cuadro 2-3, Figura 2-3). El mayor componente de

Cuadro 2-2. Biomasa (g/m²) de la macrofauna en los 11 sitios estudiados. Las letras indican diferencias significativas (90%) obtenidas en las pruebas de la t de Student: a = valor diferente de II; b = valor diferente de I; c = valor diferente de V; d = valor diferente a IX; e = valor diferente a VIII; el sitio XI no se incluyó en el análisis. Los datos son medias de 10 muestras individuales (ES entre paréntesis), excepto en el sitio XI (4 muestras).

	Selva de galería		Sabana					Pastizales ^b		Cultivos	
			Protegida	Quemada y pastoreada ^a					<i>B. dec.</i>	<i>B. dec.</i> + kudzú	Arroz
	Carga animal baja (después fuego)			Carga an. moderada	Carga an. alta	VIII	IX	X			
	I	II	15 días III	6 meses IV	1 año V				16 meses VI	16 meses VII	
Lombrices	4.72 (1.02) d,e	4.78 (1.96) c,d,e	6.13 (2.00) d,e	7.10 (2.57) d,e	13.77 (5.03) a,d,e	7.08 (3.99) d	4.48 (1.77) d,e	22.95 (9.11) a,b,c,d	51.09 (18.76) a,b,c,e	2.30 (2.11) d,e	0.53 (0.34)
Termitas	2.50 (0.71) a	7.14 (5.07) b,c,e	0.20 (0.12) a	1.04 (0.55) a	0.65 (0.20) a	2.70 (1.33) a	1.73 (0.74) a	2.74 (2.01) a	3.64 (2.12)	0.18 (0.19) a	0.59 (0.35)
Hormigas	0.95 (0.46)	1.00 (0.63)	0.60 (0.40)	1.50 (1.26) e	1.16 (0.58)	0.49 (0.42)	0.63 (0.34)	0.04 (0.02)	0.49 (0.18)	0 (0)	0.09 (0.09)
Coleópteros	1.22 (0.52) d	0.99 (0.29) d,e	0.77 (0.29) d,e	0.75 (0.34) d,e	1.20 (0.30) d,e	1.04 (0.31) d,e	3.21 (1.26) a,c	2.38 (0.59) a,c	2.49 (0.31) a,b,c	0.43 (0.15) d,e	1.29 (1.18)
Arácnidos	0.07 (0.04)	0.83 (0.78)	0.24 (0.13)	0.07 (0.05)	0.05 (0.03)	0.20 (0.15)	2.61 (2.73) b,c,d,e	0.08 (0.09)	0.49 (0.31)	0.03 (0.04)	0 (0)
Miriápodos	1.53 (0.72) a,c,e	0.24 (0.08) b,c,d	0.03 (0.04) b,d	0.02 (0.02) b,d	0 (0) a,b,d	0.03 (0.04) b,d	0.66 (0.57) d	0.39 (0.18) b,d	1.46 (0.76) a,c,e	0.27 (0.23) b,d	1.41 (0.83)
Otros invertebrados	2.59 (1.67) a,c,e	0.35 (0.15) b,d	0 (0) d,e	0.02 (0.02) b,d	0 (0) b,d	0.09 (0.04) b,d	0.07 (0.04) b,d	0.24 (0.10) b,d	2.80 (1.64) a,c,e	0.02 (0.02) b,d	0.57 (0.06)
Total	13.58 (2.29) d	15.33 (5.31) d	7.97 (1.89) a,d,e	10.50 (2.61) d	16.83 (5.03) d	11.64 (5.12) d,e	13.40 (3.33) d	28.82 (10.27) d	62.46 (18.84) a,b,c,e	3.23 (2.25) a,d,e	4.31 (1.19)

a. Carga an. = carga animal.

b. *B. dec.* = *Brachiaria decumbens*.

Cuadro 2-3. Densidad de la macrofauna en los 11 sitios estudiados. Las letras indican diferencias significativas (90%) obtenidas en las pruebas de la t de Student: a = valor diferente a II; b = valor diferente a I; c = valor diferente a V; d = valor diferente a IX; e = valor diferente a VIII; el sitio XI no se incluyó en el análisis. Densidad (individuos/m²). Los datos son medias de 10 muestras individuales (ES entre paréntesis), excepto en el sitio XI (4 muestras).

	Selva de galería		Sabana					Pastizales ^b		Cultivos	
			Protegida	Quemada y pastoreada ^a					<i>B. dec.</i>	<i>B. dec.</i> + kudzú	Arroz
	Carga animal baja (después fuego)			Carga an. moderada	Carga an. alta						
	I	II		15 días III	6 meses IV	1 año V	16 meses VI	16 meses VII			
Lombrices	251 (44) a,d	157 (65) b	48 (9) a,b,c,d,e	46 (12) a,b,c,d,e	192 (45)	32 (10) a,b,c,d,e	56 (16) a,b,c,d,e	213 (24) d	139 (25) b,e	18 (6) a,b,c,d,e	27 (12)
Termitas	2806 (895) c,d,e	1955 (1053)	147 (106) a,b,c	1181 (762) b	845 (231) b	1443 (457) b	1050 (374) b	992 (709) b	1034 (600) b	222 (214) a,b	195 (105)
Hormigas	862 (329) d	472 (294)	371 (316)	325 (126) b	685 (351) e	331 (185)	331 (156)	75 (15) b,c	534 (281)	11 (8) b,c	19 (12)
Coleópteros	110 (18) c,d,e	131 (35) c,d	107 (26) c,d,e	104 (33) c	198 (37) a,b	152 (20) d	126 (21) c,d	187 (28) b	240 (31) a,b	99 (16) c,d,e	104 (23)
Arácnidos	19 (6) e	18 (7)	21 (4) c,e	6 (3) a,b,d	10 (4) d	10 (4) d	10 (4) d	8 (4) b,d	22 (8) c,e	3 (2) a,b,d	11 (12)
Miriápodos	125 (20) a,c,d,e	34 (8) b,c	3 (2) a,b,d	13 (5) a,b,d	3 (2) a,b,d	11 (5) a,b,d	10 (5) a,b,d	18 (5) b,d	38 (10) b,c,e	14 (10) b,d	91 (18)
Otros invertebrados	118 (30) a,c,d,e	64 (9) b,d	0 (0) a,b,c,d	29 (8) b,d	38 (8) b,d	50 (12) b,d	26 (5) b,d	48 (8) b,d	259 (55) a,b,c,e	61 (22) b,d	144 (21)
Total	4293 (1077) c,d,e	2830 (1059)	698 (333) b,a	1704 (745) b	1971 (432) b	2029 (497) b	1608 (477) b	1541 (747) b	2267 (871) b	429 (230) a,b,d	592 (125)

a. Carga an. = carga animal.

b. *B. dec.* = *Brachiaria decumbens*.

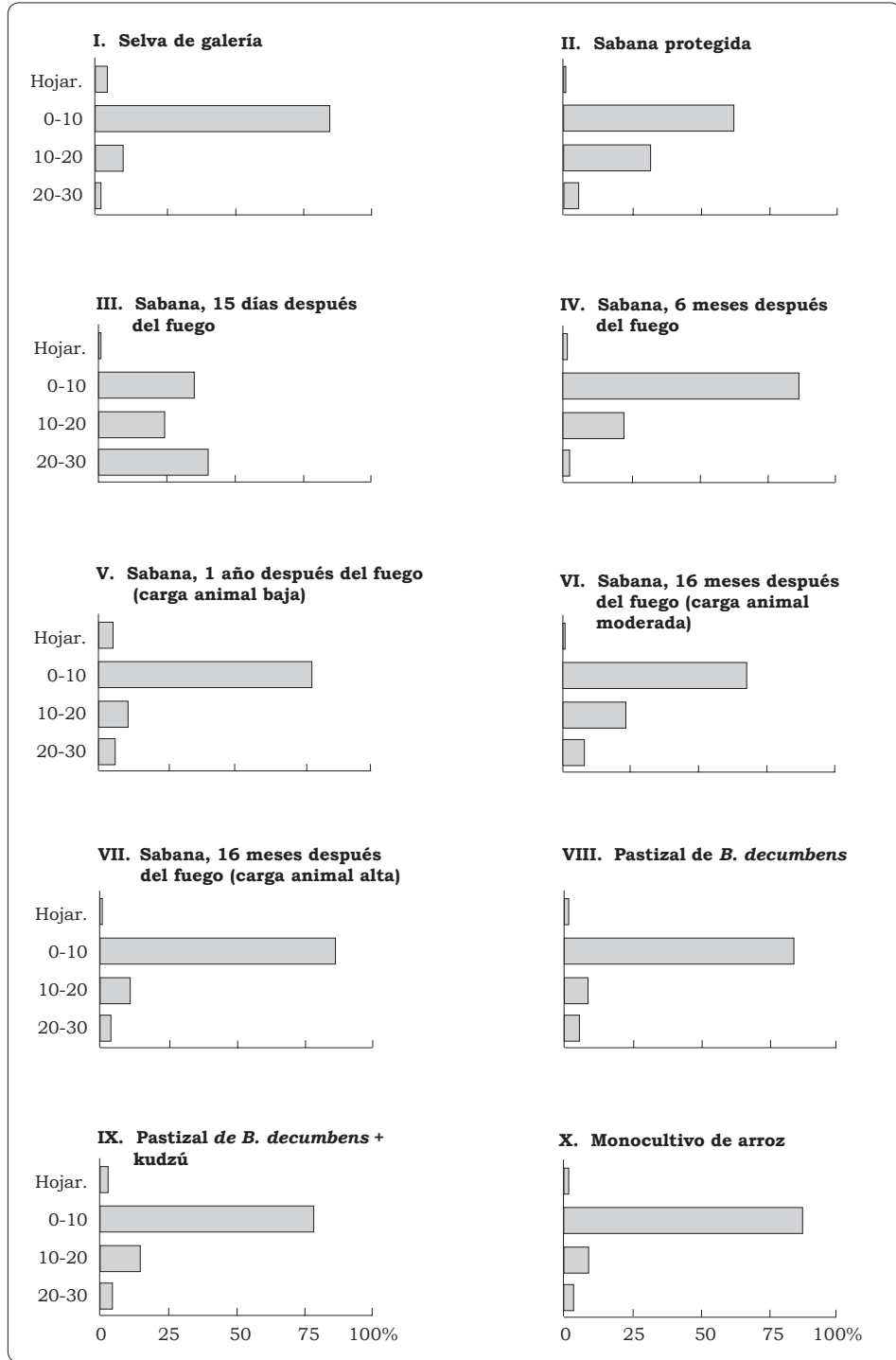


Figura 2-2. Distribución vertical de la densidad de la macrofauna en 10 sitios estudiados. (Hojar. = hojarasca.)

la biomasa fueron las lombrices (35%), seguido de las termitas (18%) y de los miriápodos (11%). Otros artrópodos, principalmente los pertenecientes a los miembros de

Gryllotalpinae, Cicadidae, Blattodea e Isopoda, constituían el 19% de la biomasa (Cuadro 2-2, Figuras 2-4 y 2-5).

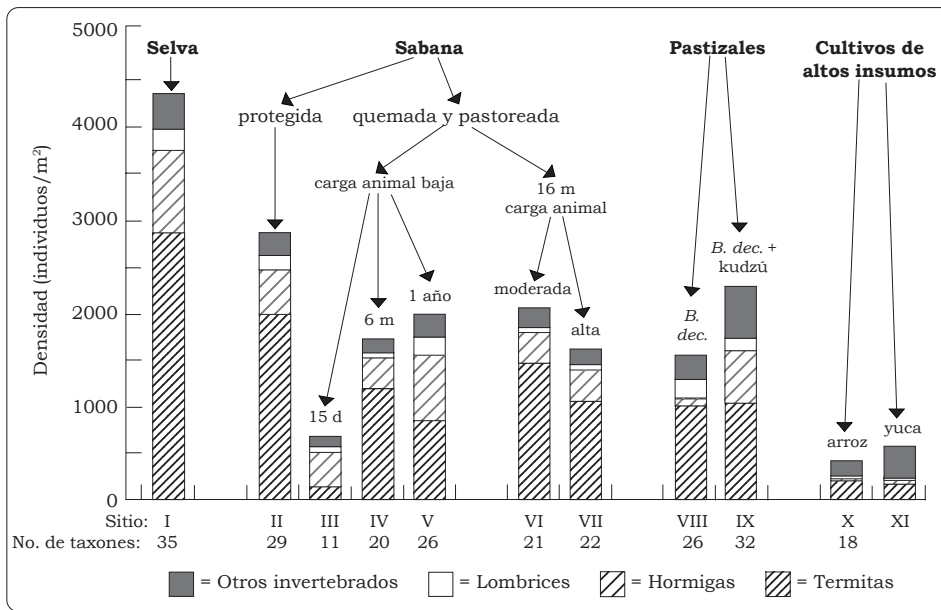


Figura 2-3. Distribución de la densidad de la macrofauna en los 11 sitios estudiados. (d = días; m = meses; *B. dec* = *Brachiaria decumbens*.)

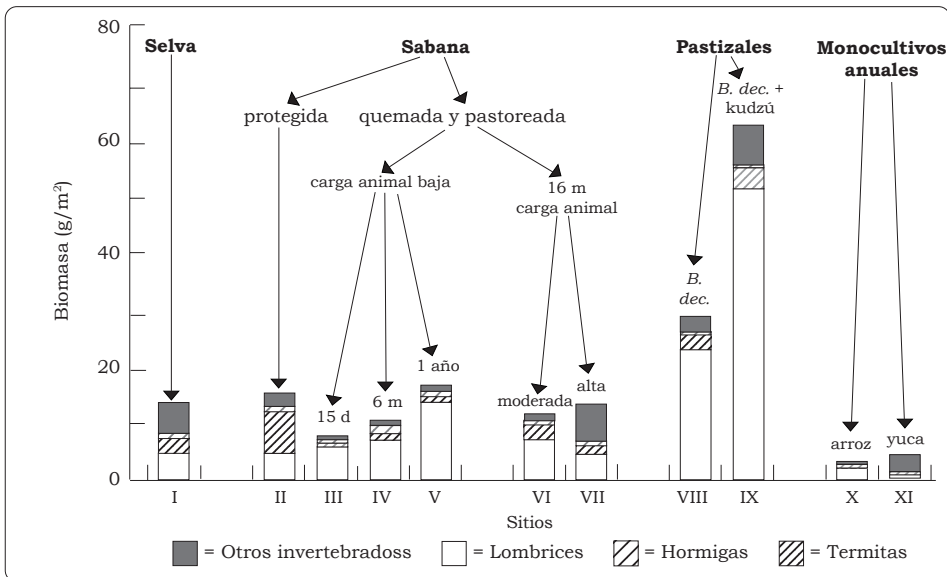


Figura 2-4. Distribución de la biomasa de la macrofauna en los 11 sitios estudiados. (d = días; m = meses; *B. dec* = *Brachiaria decumbens*.)

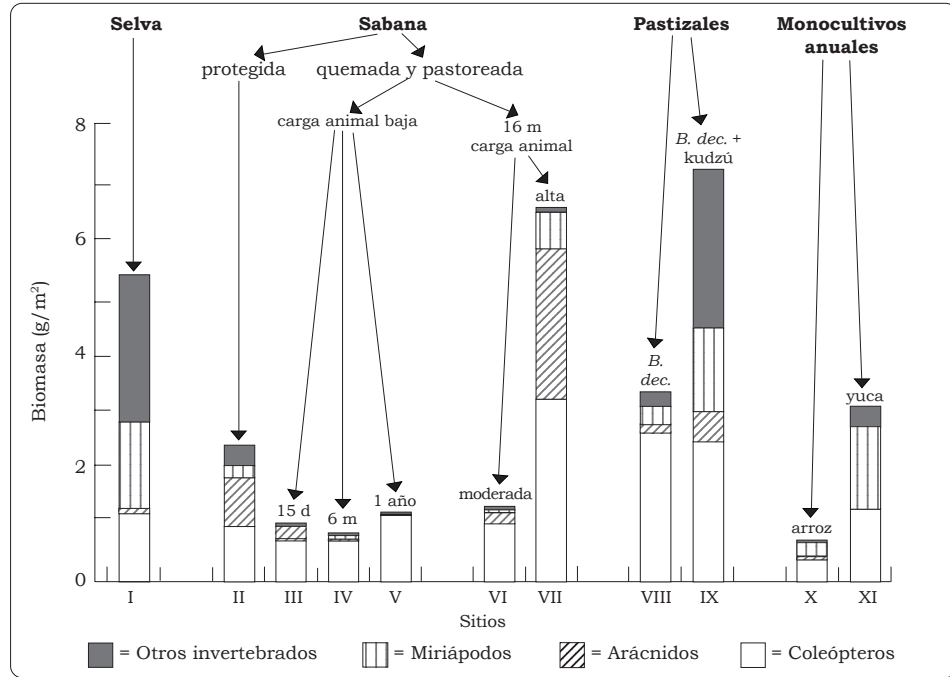


Figura 2-5. Distribución de la biomasa de la macrofauna en otros grupos principales de invertebrados (diferentes de lombrices, termitas y hormigas) en los 11 sitios estudiados. (d = días; m = meses; *B. dec.* = *Brachiaria decumbens.*)

En la **sabana protegida de la quema**, la densidad y la riqueza taxonómica fueron elevadas y la biomasa intermedia. El suelo estaba densamente colonizado hasta los 20 cm, pero sólo el 1% de los invertebrados se encontraron en la hojarasca. Las termitas (47%) y las lombrices (31%) fueron los que más aportaron a la biomasa total (Figura 2-6).

En la **sabana quemada y pastoreada**, en que la carga animal era baja (0,25 animales/ha) y había pasado 1 año después del fuego (sitio V), la biomasa y la densidad de la macrofauna presentó valores similares a los de la sabana protegida del fuego, pero la riqueza taxonómica fue menor. Las poblaciones se concentraron en la parte superior del suelo, el 5% en la hojarasca y el 78% en el estrato de 0 a 10 cm. Las lombrices dominaron

ampliamente la biomasa (82%) y las termitas fueron escasas (4%).

El aumento de la carga animal no tuvo efectos significativos en la biomasa y la densidad, aunque la riqueza taxonómica disminuyó hasta 22 taxones. La contribución relativa de las lombrices a la biomasa descendió desde el 82% (carga baja) hasta el 61% (carga moderada) y el 34% (carga alta), mientras que otros grupos fueron más importantes, como las termitas (13% de la biomasa), los coleópteros (24%), los arácnidos (20%) y los miriápodos (5%) (Figuras 2-5 y 2-6). La distribución vertical no sufrió cambios y los invertebrados se concentraron en el estrato 0 a 10 cm (68% a 78% de los individuos).

Se observó un efecto espectacular, a corto plazo, del fuego sobre la macrofauna. La densidad, la biomasa y la riqueza taxonómica de las

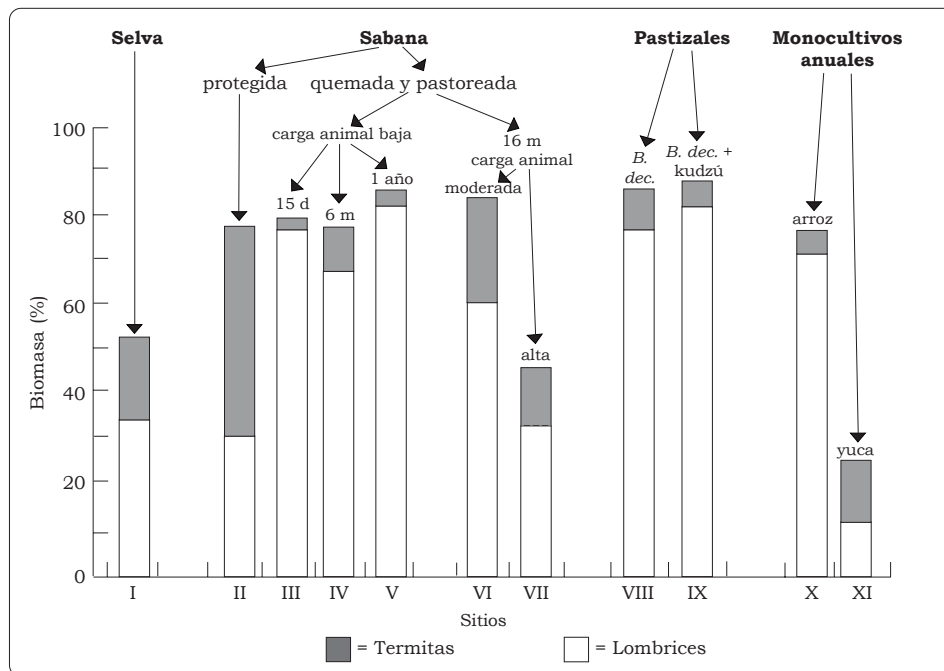


Figura 2-6. Contribución relativa de las lombrices y las termitas a la biomasa en los 11 sitios estudiados. (d = días; m = meses; *B. dec* = *Brachiaria decumbens*.)

comunidades de invertebrados, 15 días después de la quema de la sabana, fueron muy bajas. Hubo cambios en la distribución vertical, donde se observó una gran proporción de individuos en el estrato de 10 a 20 cm (24%) y en el de 20 a 30 cm (40%) (Figura 2-4). Las lombrices fueron de nuevo el grupo dominante (más del 70% de la biomasa), ya que las termitas y los “otros invertebrados” fueron muy castigados por el fuego (Figuras 2-5 y 2-6).

Transcurridos 6 meses, la fauna del suelo recuperó su abundancia inicial. La biomasa y la densidad no fueron significativamente diferentes a los valores obtenidos inicialmente en la sabana y la riqueza taxonómica aumentó a 20 UT. El estrato 0-10 cm había sido recolonizado y en él se encontró el 80% de la población total.

En los **pastizales introducidos**, las comunidades de

macroinvertebrados se caracterizaron porque su biomasa y su riqueza específica fueron altas y su densidad poblacional moderada. Las lombrices dominaron ampliamente la comunidad con el 80% de la biomasa total (Figura 2-2); dos especies nativas, una anécica (*Martiodrilus* sp., Glossoscolecidae) y la endógea mesohúmica (*Andiodrilus* sp., Glossoscolecidae), fueron las dominantes. Los pastizales en que se asociaban *B. decumbens* y *P. phaseoloides* (kudzú) presentaron las densidades más altas de coleópteros, arácnidos y “otros invertebrados”, así como una biomasa alta de lombrices, miriápodos y “otros invertebrados” (Figura 2-5). La distribución vertical fue similar a la encontrada en el pastizal tradicional (sitio V), ya que la mayoría de los invertebrados se concentraron en el estrato 0-10 cm (78% a 84%).

Los **monocultivos anuales (arroz y yuca) de altos insumos** presentaron los valores más bajos de densidad, biomasa y riqueza taxonómica. En el cultivo de arroz, las lombrices fueron las más abundantes en términos de biomasa (48%), y las termitas sólo representaron el 37% de ésta (Figura 2-6). La macrofauna se concentró claramente en el estrato 0-10 cm (87%).

En Granja Matazul

La comunidad de macroinvertebrados de Matazul tuvo la misma respuesta general a la intensificación agrícola que la de Carimagua: los pastizales presentaron un aumento notable de la biomasa, mientras que en los cultivos anuales se redujeron tanto la densidad como la biomasa de las poblaciones de macroinvertebrados (Figuras 2-7 y 2-8). Sin embargo, y de modo general, las diferencias de biomasa y de densidad observadas

no son significativas según los análisis estadísticos. Las lombrices son, también, menos abundantes que en Carimagua, especialmente en la sabana natural pastoreada y en los pastizales introducidos.

La riqueza taxonómica (número de familias de invertebrados) de la sabana nativa de Carimagua se redujo, en general, ligeramente en los pastizales extensivos e intensivos (Cuadro 2-4). Sin embargo, sólo el número de familias ha disminuido (entre 3 y 8), mientras que el número de morfotipos se mantuvo, generalmente, en todos los grupos de invertebrados (3 a 13 morfotipos). El paso del fuego sobre la sabana disminuye el número de UT (28 morfotipos y 11 familias), aunque la riqueza inicial se recupera parcialmente después de 6 meses (Cuadro 2-4).

La incorporación de cultivos anuales (monocultivo de arroz) en la sabana nativa entraña una disminución de la riqueza

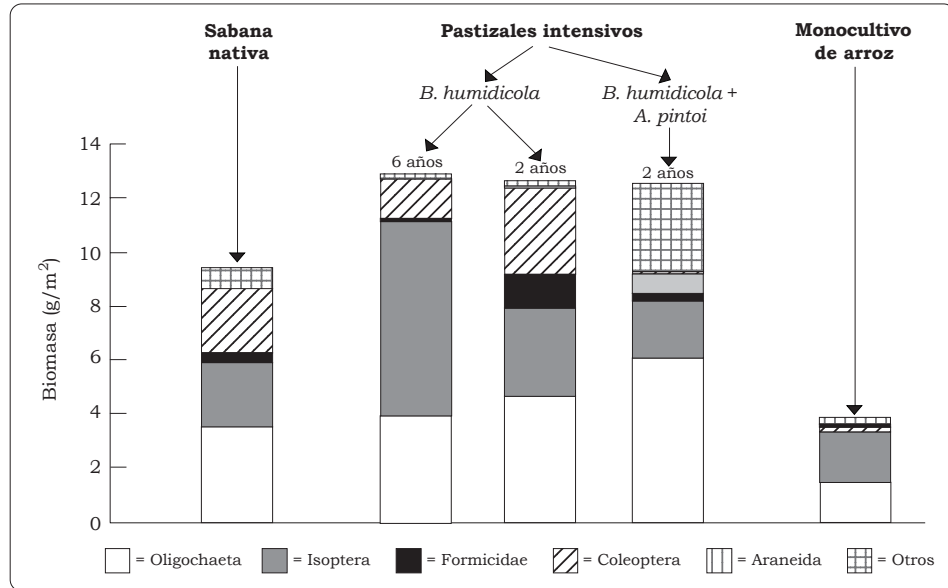


Figura 2-7. Biomasa de los macroinvertebrados del suelo en las cinco parcelas muestreadas de Matazul (Decaëns et al., datos sin publicar).

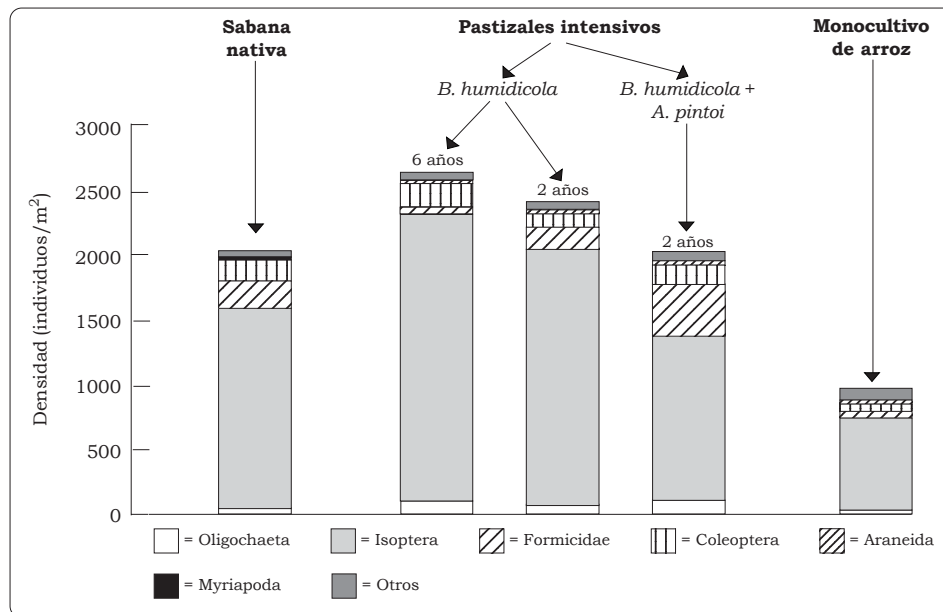


Figura 2-8. Densidad de los macroinvertebrados del suelo en las cinco parcelas muestreadas de Matazul (Decaëns et al., datos sin publicar).

taxonómica en todos los niveles de identificación y en todos los grupos de invertebrados, o sea, de 19 morfotipos (42-23) y de 11 familias (29-18). En las parcelas de Matazul, el número de familias de macroinvertebrados permaneció más o menos igual en todos los sistemas muestreados. El número de especies de lombrices es menor que en Carimagua, y pasa de tres en los pastizales a una en la parcela de arroz.

En Carimagua, la composición específica de las poblaciones de macroinvertebrados es relativamente similar a la de las parcelas de la sabana (Cuadros 2-4 y 2-5). La similitud se reduce cuando se compara la comunidad de los pastizales naturales y la de los pastizales antrópicos intensivos. La diferencia es mucho más notoria entre los pastizales y el monocultivo de arroz. Sin embargo, en todos los agroecosistemas intensivos

estudiados, más del 50% de los morfotipos diferenciados fueron recolectados también en los suelos de la sabana natural.

Las diferentes prácticas de manejo de la tierra en Carimagua dieron como resultado modificaciones drásticas en las comunidades de macroinvertebrados del suelo. Las lombrices dominan la biomasa en la mayoría de los sitios estudiados, especialmente una especie anéctica de gran tamaño (*Martiodrilus* sp., Glossoscolecidae) y, en algunos casos, una endógena mesohúmica (*Andiodrilus* sp., Glossoscolecidae). Las termitas dominan, generalmente, la densidad poblacional.

Comparación con otros agroecosistemas tropicales

La fauna de la **selva de galería** de las sabanas colombianas es diversa y abundante. La densidad de población es más baja que en las de Costa de

Cuadro 2-4. Riqueza en especies (S = número de especies, morfotipos o familias) de las comunidades de macroinvertebrados en las 14 parcelas muestreadas en Carimagua y Matazul (Coleo = coleópteros; Otros = otros grupos taxonómicos; Macro = macrofauna en su totalidad).

Sistemas	Riqueza taxonómica, S								
	Especies (no.)	Morfotipos (no.)							Familias (no.)
	Lombrices	Termitas	Hormigas	Coleo	Arácnidos	Miriápodos	Otros	Macro	Macro
CARIMAGUA									
Sabana natural									
Sin quema, sin pastoreo	5	3	5	13	5	2	9	42	29
Carga baja, 15 días después del fuego	5	3	7	7	5	1	0	28	11
Carga baja, 6 meses después del fuego	5	4	7	16	3	2	4	41	20
Carga baja, 1 año después del fuego	5	5	13	19	4	1	8	55	26
Carga media, 16 meses después del fuego	5	4	11	13	3	2	8	46	21
Carga fuerte, 16 meses después del fuego	5	4	8	16	3	3	5	44	22
Pastizal intensivo									
<i>Brachiaria decumbens</i>	5	3	7	10	4	2	8	39	26
<i>B. decumbens/Pueraria phaseoloides</i>	6	2	10	16	5	4	11	54	32
Cultivos anuales									
Monocultivo de arroz	3	1	1	11	2	2	3	23	18
MATAZUL									
Sabana natural									
Carga baja, 6 meses después del fuego	3	-	-	-	-	-	-	-	26
Pastizal intensivo									
<i>Brachiaria humidicola</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	26
<i>B. humidicola/ Arachis pintoi</i> (1)	3	-	-	-	-	-	-	-	27
<i>B. humidicola/A. pintoi</i> (2)	3	-	-	-	-	-	-	-	28
Cultivos anuales									
Monocultivo de arroz	1	-	-	-	-	-	-	-	25

Cuadro 2-5. Índices de similitud de Sørensen calculados para nueve parcelas muestreadas en Carimagua y porcentaje de especies nativas observadas en los agroecosistemas intensivos (especie nativa = especie ya observada en el área de la sabana nativa; SN = sabana nativa protegida del fuego; SP = sabana nativa pastoreada; 15d = 15 días después del fuego; 6m = 6 meses después del fuego; 1a = 1 año después del fuego; CM = carga animal media; CA = carga animal alta; Bd = pastizal de *Brachiaria decumbens*; BdPp = pastizal de *B. decumbens* asociada con *Pueraria phaseoloides*; MR = monocultivo de arroz).

Prácticas de uso de la tierra comparadas	SN	SP15d	SP6m	SP1a	CM	CA	Bd	BdPp	MR
SN	-	0.39	0.49	0.42	0.48	0.43	0.37	0.36	0.22
SP15d	-	-	0.42	0.40	0.22	0.41	0.30	0.25	0.25
SP6m	-	-	-	0.43	0.47	0.46	0.35	0.32	0.29
SP1a	-	-	-	-	0.44	0.39	0.34	0.28	0.29
CM	-	-	-	-	-	0.54	0.28	0.30	0.29
CA	-	-	-	-	-	-	0.31	0.33	0.31
Bd	-	-	-	-	-	-	-	0.47	0.32
BdPp	-	-	-	-	-	-	-	-	0.21
Morfotipos de la sabana (%)	100	100	100	100	100	100	55	54	73

Marfil, comparable con la obtenida en la Amazonia peruana y en los bosques de hayas de Europa, y superior a la de los bosques tropicales de México, Nigeria y Sarawak. La biomasa es similar a la encontrada en los hayedos europeos y en algunos bosques de México y Nigeria, de 2 a 6 veces superior a la de Sarawak, pero bastante inferior a los valores obtenidos en Perú y en Costa de Marfil (Cuadro 2-6 y sus referencias). Esto se debe a la biomasa de las lombrices, que es 3 veces inferior al valor medio (12.9 g/m²) calculado por Fragoso y Lavelle (1992) en 12 bosques de América del Centro y del Sur, en África y en Asia. Los miriápodos representan el 11% de la biomasa, como ocurre en Perú y México (Lavelle y Kohlman 1984; Lavelle y Pashanasi 1989) y otros grupos, como Grylotalpinae, Cicadidae, Isopoda o Blattodea, tienen relativa importancia en Carimagua (Figura 2-5).

En la **sabana protegida de la quema**, la densidad y la biomasa de la macrofauna son

significativamente más bajas que en las sabanas africanas de Costa de Marfil. La biomasa de las lombrices es de 3 a 10 veces más baja que en las sabanas africanas (Cuadro 2-6) y representa solamente el 31.2% de la biomasa total; las termitas fueron, en cambio, el mayor componente de la biomasa (46.6%).

La **práctica de manejo tradicional** no afecta ni a la biomasa ni a la densidad de la macrofauna, aunque reduce ligeramente la riqueza taxonómica. La biomasa es mucho más baja que en los pastizales tradicionales de Perú, mientras que la densidad de población es bastante similar (Cuadro 2-6). Este manejo afecta mucho a las termitas; por ello, su contribución a la biomasa se redujo a 3.9% de 46.6%, el valor que tenía en la sabana protegida del fuego. Las lombrices, en cambio, resultan favorecidas por este tipo de manejo, ya que su biomasa es tres veces superior y representa el 82% de la biomasa total (Figura 2-4). Estos resultados confirman lo que se observó anteriormente en América

Cuadro 2-6. Comparación de la densidad (individuos/m²) y biomasa (g/m²) de la macrofauna del suelo y de las lombrices de tierra en varios lugares estudiados.

Localidad	Tipo de vegetación	Macrofauna		Lombrices		Referencia
		Biomasa	Densidad	Biomasa	Densidad	
Colombia	Selva de galería	13.6	4294	4.7	251	Este estudio
Costa de Marfil	Selva tropical	74.2	5747	52.3	171.2	Gilot et al. 1995
Nigeria	Selva tropical	16.4	3119	10.2	34	Madge 1969
México	Selva tropical	16.4-18.9	888-3011	9.8-10.7	8-132	Lavelle y Kohlmann 1984; Lavelle et al. 1981
Perú	Selva tropical	24.1-53.9	4099-4303	11.9-28.2	85-120	Lavelle y Pashanasi 1989
Sarawak	Selva tropical	2.4-6.8	663-2579	0.4-1	24-42	Collins 1980
Alemania	Bosque de hayas	12.7	4035	10.7	205	Schaefer 1990
Colombia	Sabana	15.3	1830	4.8	157	Este estudio
Costa de Marfil	Sabana	29.7-84.8	2015-10,905	17-48.6	188-400	Lavelle 1983; Lavelle et al. 1992
Colombia	Pastizal tradicional	8-16.8	698-2029	4.5-13.8	32-192	Este estudio
Perú	Pastizal tradicional	82.3-121.2	1768-2347	78-116.4	474-573	Lavelle y Pashanasi 1989
Colombia	Pastizal mejorado	28.8-62.5	1541-2267	22.9-51.1	139-213	Este estudio
Perú	Pastizal mejorado	110.9-159.2	922-1546	103.2-153	546-740	Lavelle y Pashanasi 1989
México	Pastizal mejorado	-	-	35.8-55.5	620-948	Lavelle et al. 1981
India	Pastizal mejorado	-	-	30.2-56	17.4-800	Dash y Patra 1977; Sepanati 1980

del Norte y en Costa de Marfil (James 1988; Lavelle 1983), donde el pastoreo incrementa las poblaciones de lombrices.

La quema de la sabana destruye, al parecer, gran parte de la macrofauna del suelo. La densidad, la biomasa y la riqueza taxonómica de la comunidad disminuyeron claramente; las termitas parecen ser el grupo más sensible (Figura 2-6). El fuego también afectó la distribución vertical de la macrofauna, ya que 15 días después de la quema sólo se encontró el 35% de los invertebrados en el estrato de 0 a 10 cm (Figura 2-2). Los niveles de macrofauna se recuperaron rápidamente y 6 meses después del fuego habían recobrado sus valores iniciales de biomasa, densidad y diversidad taxonómica; el estrato 0-10 cm había sido recolonizado. Estas observaciones contradicen los resultados obtenidos por Athias et al. (1975) en Costa de Marfil, los cuales indican que habrá un efecto retrasado de la quema, siempre que no se observe un efecto inmediato. Es posible que la diferencia entre ambos casos pueda provenir del tiempo en que se hace la quema. En Costa de Marfil se ha observado que las quemaduras realizadas durante la época seca, cuando la mayor parte de la fauna del suelo está adaptada al estrés de sequía, no afectan a las termitas porque éstas viven a gran profundidad en el suelo o en termiteros de paredes muy gruesas (Josens 1972). En Carimagua no existe, al parecer, preadaptación al estrés provocado por la quema.

El sobrepastoreo no afecta ni la biomasa ni la densidad poblacional, aunque reduce la riqueza taxonómica. El aumento de la carga animal reduce la importancia relativa de las lombrices, que aportan sólo el 33.4% de la biomasa en los pastizales más pastoreados

(Figura 2-6). Esto puede deberse a la modificación que experimenta el microclima del suelo por la disminución de la vegetación herbácea. Los coleópteros son abundantes en estos pastizales (Figura 2-5) (7.1% y 24% de la biomasa en el pastizal con carga animal media y alta, respectivamente), pero son menos importantes que en los pastizales de México (de 25 a 48 g/m²) (Villalobos y Lavelle 1990). Una mayor incorporación de deposiciones del ganado en el suelo puede explicar esta diferencia.

Las comunidades de macrofauna de los **pastizales mejorados** presentan una densidad poblacional moderadamente abundante; su biomasa y su riqueza en especies son altas, aunque la biomasa es inferior a la reportada en otros pastizales tropicales. Las especies nativas de la sabana son el mayor componente de esta biomasa (80%) y tienen valores absolutos de 22.9 a 51.1 g/m², un valor equivalente al de otros pastizales de México o de la India, pero inferior al hallado en Perú (Cuadro 2-6). Este aumento de biomasa se debe, en realidad, a la mejor calidad de los desechos del suelo, que están conformados por estiércol del ganado y por el material aéreo y radical de la leguminosa. La adición de hojas de leguminosa, ricas en nitrógeno, a la hojarasca del pastizal de *B. decumbens* + kudzú, mantiene la riqueza taxonómica e incrementa la biomasa hasta un valor cuatro veces superior al obtenido en la sabana protegida de la quema.

Al revés de lo que ocurre en los pastizales establecidos donde hubo antes selva tropical, las comunidades de macrofauna parecen haber sido favorecidas por el mejoramiento de las condiciones tróficas; sin embargo, no hay proliferación de

lombrices alóctonas, como ocurre en muchos otros pastizales tropicales (Lavelle et al. 1981; Lavelle y Pashanasi 1989). Otros grupos de importancia son los isópodos, que indican la presencia de un microclima húmedo en el suelo, y los coleópteros, a los que ciertamente favorecen el estiércol del ganado y la biomasa de las raíces (Figura 2-5).

Los **monocultivos de altos insumos** ocasionan un descenso drástico de la riqueza taxonómica, de la densidad y de la biomasa poblacional. Estos resultados confirman las observaciones realizadas en Perú (Cuadro 2-6) y pueden ser explicados por la acción negativa del laboreo del suelo, por la fertilización (especialmente cuando induce una mayor acidificación en el suelo), por la modificación del microclima del suelo, por la acción de pesticidas no específicos y por la reducción de las reservas orgánicas de carbono disponibles en el suelo a causa de la destrucción de la vegetación perenne (House y Parmelee 1985; Reddy y Goud 1987).

Los resultados obtenidos en la finca de Matazul confirman las observaciones realizadas previamente en Carimagua. En efecto, se observan allí las mismas tendencias en el efecto positivo de los pastizales y en el negativo de los cultivos anuales, las pequeñas o nulas diferencias entre las prácticas aplicadas en los pastizales, y la ausencia de efectos en la riqueza en especies de las comunidades de invertebrados. La biomasa de macroinvertebrados obtenida en los Llanos Orientales es, en general, baja en comparación con los valores medios de biomasa calculados por Lavelle et al. (1994). Las causas de estos resultados están ligadas, en parte, a ciertas propiedades físicas de los suelos (acidez, saturación de aluminio) o a la presencia de una

época seca muy definida que reduce a 8 meses el período de actividad de los invertebrados.

La comparación de los datos obtenidos en Carimagua y en Matazul pone en evidencia la gran variabilidad, entre un sitio y otro, de las comunidades de macroinvertebrados. Se puede decir, en general, y para tipos de uso del suelo similares en ambos sitios, que la biomasa de la macrofauna es más baja en Matazul. Las especies de lombrices de tierra no son las mismas en los dos sitios (Jiménez, Decaëns, Feijoo, datos no publicados) y la densidad es mucho más reducida en Matazul que en Carimagua. Estos resultados pueden explicarse por la cantidad de MO presente en los primeros 20 cm del suelo de Matazul (Fisher et al. 1994) o porque la tierra de Matazul se dedicó a fines agrícolas mucho antes que la de Carimagua.

La composición taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados de los pastizales intensivos de Carimagua difiere sensiblemente de la obtenida en la sabana. Sin embargo, la mayoría de los morfotipos encontrados pertenecen a taxones que también se encontraron en la sabana, y son las especies autóctonas las que parecen aprovechar el mejoramiento de las condiciones tróficas. En el caso de las lombrices, por ejemplo, no hubo una proliferación de especies alóctonas de distribución pantropical, como suele observarse en otros pastizales establecidos en regiones selváticas tropicales (Barros et al. 1998; Lavelle et al. 1981; Lavelle y Pashanasi 1989). La riqueza en especies se ha mantenido en la mayor parte de los grupos, a excepción de las termitas y los coleópteros. Ciertos grupos, como las lombrices, muestran gran adaptabilidad al mejoramiento de las

condiciones ambientales de los pastizales, estableciendo grandes poblaciones que dominan la biomasa de la comunidad de invertebrados.

Conclusiones

Las comunidades de macroinvertebrados de las sabanas bien drenadas de Colombia son muy sensibles a los cambios ambientales derivados de la intensificación agrícola. Se pueden distinguir tres tipos de agroecosistemas que tienen efectos diferentes sobre la macrofauna del suelo:

1. Pastizales naturales extensivos, cuyos efectos en la macrofauna son poco significativos y donde la recolonización del suelo después de la quema ocurre en un tiempo relativamente corto. Las lombrices se benefician del pastoreo y del fuego, aunque su importancia disminuye si hay sobrepastoreo. Las termitas responden en forma abiertamente opuesta, de modo que la relación lombrices/termitas puede considerarse un indicador sensible del estado del ambiente.

2. Pastizales introducidos, que favorecen a los principales componentes de los grupos de macroinvertebrados. La siembra de especies forrajeras introducidas y el incremento de la producción animal en pastos mejorados hacen un fuerte impacto en la macrofauna del suelo, especialmente en las poblaciones de lombrices, cuya biomasa aumenta de 4.8 a 51.1 g/m². La asociación *B. decumbens* + kudzú es, al parecer, de alto valor respecto al mantenimiento y al mejoramiento de la calidad del suelo y de la biodiversidad, ya que también mantiene la riqueza taxonómica de la sabana nativa. Estos resultados se explican por el mejoramiento de la calidad de la hojarasca y por la gran

cantidad de deposiciones del ganado que recibe el suelo. Por tanto, el establecimiento de pastizales mejorados sobre la sabana nativa no transforma el medio en un “desierto verde” sino que, por el contrario, aumenta la actividad de las comunidades locales de macrofauna.

3. Cultivos anuales, que afectan fuertemente las poblaciones de lombrices y de artrópodos, causando una reducción espectacular de su biomasa, su densidad y su riqueza taxonómica. Las prácticas agrícolas, como el laboreo, la fertilización y la aplicación de herbicidas, así como la reducción de la biomasa radical y la modificación de las condiciones microclimáticas tras la desaparición de la cubierta vegetal, son los factores que explican el anterior fenómeno. La pérdida conjunta de la abundancia y la diversidad de dichas comunidades en los cultivos anuales conduce, invariablemente, a una pérdida de ciertas funciones importantes del suelo (Giller et al. 1997; Lavelle 1996). En efecto, la mayor parte de los organismos del suelo intervienen, en distinto grado, en la dinámica de la MO del suelo y en la regulación de la estructura de éste, las cuales determinan la fertilidad del suelo y la sostenibilidad de la producción vegetal (Lal 1988; Lavelle 1997; Lee y Foster 1991).

El estudio de alternativas sostenibles para la producción agrícola extensiva puede articularse con el estudio de las comunidades de invertebrados como indicadores sencillos de la estabilidad de los agroecosistemas. Para identificar sistemas alternativos que conserven e incrementen la macrofauna, puede ayudar la comprensión de la respuesta de la macrofauna a las perturbaciones inducidas por el hombre. El estudio de la dinámica espacio-temporal de los

invertebrados "clave" (los ingenieros del ecosistema) es de importancia capital. Es necesario prestar atención a los fenómenos de recolonización que se presentan en las poblaciones de macrofauna una vez ocurrida la perturbación, así como a la posible migración de especies de un sistema favorable a otro desfavorable.

Los resultados obtenidos en este estudio permiten identificar varias alternativas posibles para conservar o estimular las actividades de la macrofauna del suelo:

- El efecto negativo de los cultivos anuales, por ejemplo, podría ser atenuado si se reducen la intensidad y la frecuencia de la perturbación (disminución de la labranza y de la aplicación de pesticidas), o si se incrementan la cantidad y la calidad del recurso energético utilizado por los macroinvertebrados (p.ej., cultivar leguminosas como cobertura del suelo, mantener los residuos que dejan los cultivos).
- Los sistemas que integran fases cortas de cultivo en alternancia con largos períodos de pastizal (3 a 5 años) parecen también una buena opción para mantener las poblaciones de macroinvertebrados y para traer otros beneficios a las propiedades físicas y químicas del suelo (Thomas et al. 1995).
- Con nuevos trabajos de investigación podrán determinarse, en forma más precisa, los efectos negativos o positivos de diferentes períodos de cultivo o de pastizal, respectivamente; estos efectos influyen en el tiempo requerido para que una población efectiva de macroinvertebrados se restablezca.

Agradecimientos

Agradecemos a los trabajadores del Programa de Sabana Nativa (CIAT/IEMVT) y de otros programas de la estación de Carimagua por la ayuda prestada en el trabajo de campo. Agradecemos a J.P. Rossi (ORSTOM) por los análisis estadísticos realizados. Queremos dar las gracias también a Rainer Herrmann por el tiempo que empleó en ayudarnos a completar este trabajo después de realizado el suyo propio.

Referencias

- Anderson JM; Ingram J, eds. 1993. Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. 2a. ed. C.A.B., Oxford. 221p.
- Athias F; Josens G; Lavelle P. 1975. Influence du feu de brousse annuel sur le peuplement endogé de la savane de Lamto. En: Vanek J, ed. Progress in soil biology. Praga, República Checa. p 389-396.
- Barros E; Grimaldi M; Desjardins T; Sarrazin M; Chauvel A; Lavelle P. 1998. Conversion of forests into pastures in Amazonia: Effects on soil macrofaunal diversity and soil water dynamics. En: ISSS-AISS-IBG-SICS-AFES, eds. Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science. Montpellier, Francia, agosto 1998.
- Collins NM. 1980. The distribution of soil macrofauna on the West Ridge of Gunung (Mount) Mulu, Sarawak. *Oecologia* 44:263-275.
- Dash MC; Patra UC. 1977. Density, biomass and energy budget of tropical earthworm population from a grassland site in Orissa, India. *Rev Ecol Biol Sol* 14:461-471.

- Fisher MJ; Lascano CE; Vera RR; Rippstein G. 1992. Integrating the native savanna resource with improved pastures. En: CIAT, Pastures for tropical lowlands: CIAT's contribution. Cali, Colombia. p 75-99.
- Fisher MJ; Rao IM; Ayarza MJ; 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.
- Fragoso C; Lavelle P. 1992. Earthworm communities of tropical rain forests. *Soil Biol Biochem* 24:1397-1408.
- Giller KE; Beare MH; Lavelle P; Izac A-MN; Swift MJ. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Appl Soil Ecol* 6:3-16.
- Gilot C; Lavelle P; Keli J; Kouassi P; Guillaume G. 1995. Biological activity of soil under rubber plantation in Côte d'Ivoire. *Acta Zool Fenn* 196:186-189.
- House GJ; Parmelee RW. 1985. Comparison of soil arthropods and earthworms from conventional and no-tillage agroecosystems. *Soil Till Res* 5:351-360.
- James SW. 1988. The postfire environment and earthworm populations in tallgrass prairie. *Ecology* 69:476-483.
- Jiménez JJ. 1999. Estructura de las comunidades y dinámica de las poblaciones de lombrices de tierra en sabanas naturales y perturbadas de Carimagua (Colombia). Tesis Doctoral. Universidad Complutense, Madrid. 311 p.
- Josens G. 1972. Etudes biologiques et écologiques des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte d'Ivoire). Tesis de doctorado. Université Libre de Bruxelles.
- Lal R. 1988. Effects of macrofauna on soil properties in tropical systems. *Agric Ecosyst Environ* 24:101-116.
- Lavelle P. 1983. The soil fauna of tropical savannas; II: The earthworms. En: Bourlière F, eds. *Tropical savannas*. E.S.P.C., Amsterdam. p 485-504.
- 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; Kohlmann B. 1984. Etude quantitative de la macrofaune du sol dans une forêt tropicale du Mexique (Bonampak, Chiapas). *Pedobiologia* 27:377-393.
- Lavelle P; Maury ME; Serrano V. 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la región de Laguna Verde, Veracruz: Época de lluvias. *Inst Ecol Publ* 6:75-105.
- Lavelle P; Pashanasi B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia* 33:283-291.
- Lavelle P; Dangerfield M; Fragoso C; Eschenbrenner V; López D; Pashanasi B; Brussaard L. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. En: Voormer PL; Swift MJ, eds. *The biological management of tropical soil fertility*. John Wiley & Sons, Chichester, Reino Unido. p 137-169.
- Lee KE; Foster RC. 1991. Soil fauna and soil structure. *Aust J Soil Res* 29:745-775.
- Madge DS. 1969. Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia* 9:188-214.
- Reddy MV; Goud AN. 1987. Impact of inorganic fertilizers on the earthworm population density of wetland rice (*Oryza sativa*) agroecosystems. *Proc Nat Ecotoxic* (1987), p 154-158.

- Senapati BK. 1980. Aspects of ecophysiological studies on tropical earthworms. Distribution, population dynamics, production, energetics, and their role in decomposing processes. Tesis. Sambalpur University, Sambalpur, India. 154 p.
- Schaefer M. 1990. The soil fauna of a beech forest on limestone: trophic structure and energy budget. *Oecologia* 82:128-136.
- Spain AV; Lavelle P; Mariotti A. 1992. Stimulation of plant growth by tropical earthworms. *Soil Biol Biochem* 24:1629-1633.
- Stork NE; Eggleton P. 1992. Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. *Am J Alt Agr* 7:38-55.
- Thioulouse J. 1989. Statistical analysis and graphical display of multivariate data on the Macintosh. *Comp Appl Bio* 5:287-292.
- Thioulouse J. 1990. MacMul and GraphMu: two Macintosh programs for the display and analysis of multivariate data. *Comp Geosc* 16:1235-1240.
- 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 Pubs.*, Boca Ratón, Estados Unidos. p 61-83.
- Villalobos FJ; Lavelle P. 1990. The soil Coleoptera community of a tropical grassland from Laguna Verde, Veracruz (Mexico). *Rev Ecol Biol Sol* 27:73-93.

Apéndice. Lista de las unidades taxonómicas encontradas en las muestras recolectadas de suelo durante el período de muestreo.

Unidades taxonómicas	Sitios
OLIGOCHAETA	
Glossoscolecidae	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X
Megascolecoida (Acanthodrilidae u Ocnerodrilidae, o ambas)	I, II, V, VI, VII
ISOPTERA	
Rhinotermitidae	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X
Termitidae	I, VII
Kalotermitidae	I
HYMENOPTERA	
Formicidae	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X
Otros	I, II, V, VI, VIII
COLEOPTERA	
Carabidae	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X
Elateridae	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X
Scarabaeidae	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X
Chrysomelidae	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X
Staphylinidae	I, II, IV, V, VII, VIII, IX, X
Curculionidae	I, II, IV, V, VI, VII, IX, X
Tenebrionidae	I, II, IV, V, VI, IX, X
Lampyridae	VI, VIII, IX
Otros	I, II, VI, X
Alleculidae	III, IV
Scaphidiidae	V, VII
Pselaphidae	V, IX
Cicindelidae	IV
Eucteridae	VII
Clavigeridae	IX
Sylphidae	IX
Leiodidae	IX
Passalidae	V
Byrrhidae	X
Coccinellidae	I
ARACHNIDA	
Araneida	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X
Acarina	I, II, V, VIII
Phalangida	II, VIII
Chelonethida	I, II
MYRIAPODA	
Geophilomorpha	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII
Opisthospermophora	I, III, V, VII, VIII, IX, X

(Continúa)

Apéndice. (Continuación).

Unidades taxonómicas	Sitios
MYRIAPODA	
Scolopendromorpha	I, II, IV, V, VI, VIII, IX
Otros	V, VI, VIII, IX, X
Polydesmida	I, II, VIII, IX
NEMATODA	I, II, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X
HOMOPTERA	
Cercopidae	VII, VIII, IX
Cicadidae	I, IV, V, X
Cicadellidae	II, IX
HEMIPTERA	
Otros	I, II, IV, V, VI, VII
Corimelaenidae	VI, VII
Reduvidae	I, II, IX
Cydnidae	II,
ORTHOPTERA	
Blattidae	I, II, V, VIII, IX
Gryllotalpinae	IV, VII
Gryllinae	IX
Mantidae	IX
LEPIDOPTERA	I, IV, VII, IX
EMBIOPTERA	I, V
CRUSTACEA	
Isopoda	I, II, VIII, IX
THYSANURA	
Lepismatidae	II
DIPTERA	I, II, VI, VIII, IX, X
DERMAPTERA	I
MOLLUSCA	
Helicidae	I, VIII, IX
Limacidae	IX
DIPLURA	I

CAPÍTULO 3

Cuantificación de la Macrofauna del Suelo en una Cuenca Hidrográfica de Colombia^{1,2}

A. Feijoo*, E. B. Knapp*, P. Lavelle** y
A. G. Moreno***

Resumen

Durante el período comprendido entre abril y septiembre de 1994, se cuantificaron la densidad de macrofauna, la biomasa total y la diversidad de especies de las lombrices de tierra en diferentes sistemas de uso de la tierra, en la cuenca del río Cabuyal. En este trabajo se empleó la metodología recomendada en el Programa de Biología y Fertilidad de los Suelos Tropicales (TSBF). La densidad de macrofauna, la biomasa y la biodiversidad de las lombrices varió considerablemente según el sistema considerado y la profundidad del

suelo. El análisis factorial inicial permitió extraer tres factores que explicaron el 71.8% de la varianza total. Se observó una riqueza taxonómica alta en la selva andina (98 unidades taxonómicas, UT), que desciende abruptamente en los pastizales (va de 28 a 13 UT) y en las tierras cultivadas (de 31 a 18 UT).

Palabras clave: Cabuyal, cuenca hidrográfica, diversidad, lombrices, macrofauna del suelo, uso de la tierra

Introducción

En los ecosistemas tropicales, algunos procesos del suelo están determinados por los invertebrados. Algunos grupos clave, como las lombrices, las termitas, las hormigas y los artrópodos que se alimentan de hojarasca, afectan la estructura física del suelo e influyen en la dinámica de los nutrientes mediante el efecto que causan en la inmovilización y la humificación de la MO (Anderson y Flanagan 1989; Lavelle et al. 1992, 1994).

Sólo algunos estudios recientes han sido enfocados hacia la importancia de los macroinvertebrados en las regiones paleotropical y neotropical, y hacia el

1. Publicado en *Pedobiología*, vol. 43, p 513-517, por Feijoo et al. Copyright © 1999 de Urban & Fischer Verlag. Impreso con permiso de la casa editorial.
 2. Aunque este trabajo no se relaciona específicamente con los Llanos Orientales, se ha incluido en el libro con el fin de mostrar el impacto del uso de la tierra en la región andina. Eds.
- * CIAT, Proyecto de Laderas, AA 6713, Cali, Colombia, y Universidad Nacional de Colombia, AA 237, Palmira, Colombia.
- ** Laboratoire d'Ecologie et Biologie des Sols Tropicaux, ORSTOM/Université Paris VI, 32 Av. Henri Varagnat, F-93143 Bondy Cedex, Francia.
- *** Departamento de Biología Animal I (Zoología), Facultad de Biología, Universidad Complutense, 28040 Madrid, España.

impacto que causa en ellos una perturbación ambiental restringida a los sistemas de uso de la tierra (Collins 1980; Decaëns et al. 1994; Lavelle y Kohlmann 1984; Lavelle y Pashanasi 1989).

El programa de laderas del CIAT ha estado investigando en cuatro frentes; en uno de ellos, conocido como 'efectos de la degradación del suelo', tiene dos objetivos:

- desarrollar alternativas de manejo de la tierra que mantengan la biodiversidad del suelo y que mejoren, al mismo tiempo, la fertilidad del suelo;
- emplear la macrofauna del suelo como un indicador de la perturbación que éste reciba.

En este estudio se ha comparado la diversidad, la abundancia y la biomasa de la macrofauna del suelo, en áreas de ladera y bajo 10 diferentes sistemas de uso.

Materiales y Métodos

Sitios del estudio

El estudio se realizó en la cuenca del río Cabuyal, en los Andes colombianos. La cuenca ocupa una extensión de 7000 ha y está situada a 120 km de Cali (va de 76°33' a 76°30' O y de 2°42' a 2°52' N). Las muestras se tomaron en las zonas intermedia (1450-1550 msnm) y alta (2000-2200 msnm) de la cuenca. El estudio duró desde abril hasta septiembre de 1994, durante la época seca, y se llevó a cabo en los 10 sitios siguientes, que diferían según el tipo de tierra y la frecuencia de uso de ésta:

1. Selva secundaria (SS)
2. Selva de 40 años (S40)
3. Selva de más de 40 años (S40+)

4. Barbecho (B) (helechal con malezas arbustivas)
5. Cultivo tradicional de café (CC)
6. Plantación de pino (PP)
7. Yuca asociada con frijol y maíz (YA)
8. Pastizal de kikuyo (*Pennisetum clandestinum*) (PK)
9. Pastizal de yaraguá (*Melinis minutiflora*) (PY)
10. Pastizal de *Brachiaria humidicola* (BH).

Métodos

Las muestras se tomaron siguiendo la metodología del programa TSBF (Anderson e Ingram 1993). Los invertebrados fueron agrupados en unidades taxonómicas (UT, Cuadro 3-1) y se cuantificó su densidad y su biomasa. Las lombrices se conservaron en formalina al 5% y el resto de los invertebrados en alcohol al 70%. Las 23 UT procedentes de los 10 sitios fueron sometidas a un análisis de componentes principales (ACP, versión 609 de SAS). También se determinó el tipo de vegetación y el uso dado a la tierra.

Resultados

Tres factores explicaron el 71.8% de la varianza total de la macrofauna (Cuadro 3-1):

- El **Factor I** (43.6% de la varianza) se interpretó como el efecto de la vegetación densa y de la hojarasca sobre la superficie del suelo. La diversidad de macroinvertebrados fue alta: habían termitas, miriápodos, arácnidos, dípteros, lepidópteros, isópodos, dermápteros, moluscos e hirudíneos.

Cuadro 3-1. Correlaciones obtenidas entre los factores extraídos del ACP aplicado a la densidad de macroinvertebrados.

Unidades taxonómicas (UT)	Factor I (43.6%)	Factor II (15.4%)	Factor III (12.8%)
Diversidad	0.90	-0.14	0.32
Termitas	0.95	0.05	0.12
Miriápodos	0.88	0.004	-0.32
Dípteros	0.88	0.04	-0.14
Arácnidos	0.96	0.09	0.06
Lepidópteros	0.95	0.01	0.15
Isópodos	0.90	0.34	-0.09
Moluscos	0.92	-0.14	0.08
Hirudíneos	0.95	0.06	0.17
Lombrices epigeas	-0.17	0.83	0.08
Lombrices endógeas	-0.13	0.72	-0.15
<i>P. corethrus</i>	-0.18	0.72	0.52
Lombrices endógeas oligohúmicas	0.10	-0.58	-0.16
Coleópteros	0.26	-0.77	0.12
Blátidos	0.24	0.31	0.25
Hormigas	-0.08	-0.45	0.66
Mermítidos	-0.10	-0.21	0.71

- El **Factor II** explicó el 15.4% de la varianza y se consideró como el efecto de la tala y la quema. Los sitios se caracterizaron por la presencia de numerosas raíces y por la sombra del follaje de los árboles, por las sucesiones seriadas, los cultivos perennes y los pastizales de kikuyo. La diversidad epigea, endógea y oligohúmica endógea fue intermedia, incluyendo aquí a *Pontoscolex corethrus*, especies de coleópteros y de blátidos (Figura 3-1).
- El **Factor III** (12.8% de la varianza) se interpretó como el

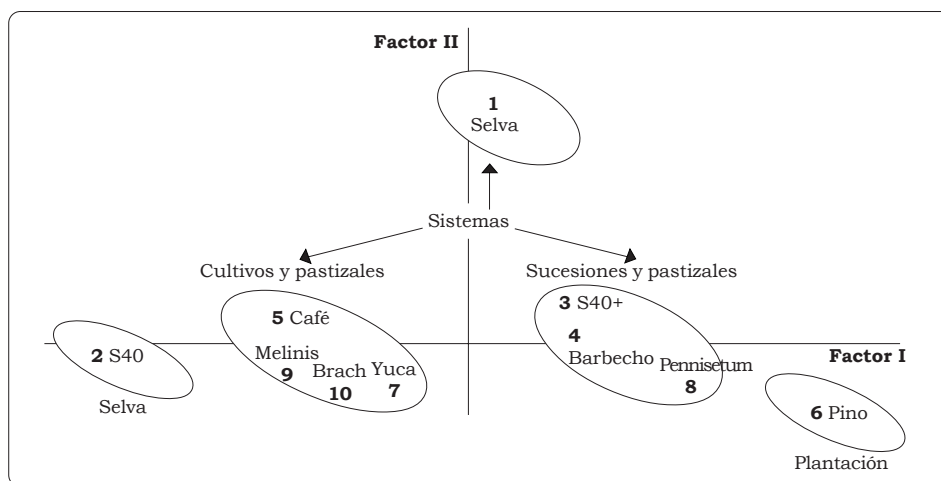


Figura 3-1. Ordenamiento de los sitios estudiados según los dos primeros ejes extraídos del ACP. (Brach = *Brachiaria humidicola*.)

efecto de la erosión que separa los sitios preparados con tracción animal, donde la degradación del suelo era muy alta y la diversidad, la abundancia y la biomasa de la macrofauna del suelo eran bajas. Los organismos más abundantes fueron *P. corethrurus* y los de la familia Mermithidae.

La selva secundaria (SS) posee una gran riqueza taxonómica (98 UT) y tiene una densidad poblacional (6790 individuos/m²) y una biomasa (98.6 g/m²) altas. Las comunidades de coleópteros constituyeron el mayor componente de la biomasa (52.2%), seguido por el de las termitas (13.2%) y el de las lombrices (12.5%). La diversidad de lombrices fue alta y se registraron las nueve especies siguientes: *Martiodrilus savanicola*, *M. agricola*, *Martiodrilus* sp., *Glossodrilus* sp., *Onoreodrilus* sp., *Periscolex* sp., *Thamnodrilus* sp., *Dichogaster* sp. y una especie sin identificar. La selva secundaria de 40 años (S40) y la de más de 40 años (S40+) tuvieron valores similares de diversidad (27 y 31 especies, respectivamente), y valores diferentes de densidad poblacional (2056 y 3932 individuos/m²) y de biomasa (27.04 y 91.42 g/m²), respectivamente. Las lombrices constituyen el mayor componente de esta biomasa (para S40, 81%, y para S40+, 26.6%) así como los coleópteros (para S40, 10.4%, y para S40+, 20.6%). La diversidad de lombrices fue alta también en los dos sitios. En S40 se encontraron las siete especies siguientes: *Martiodrilus heterostichon*, *Glossodrilus* sp., *Periscolex* sp., *P. corethrurus*, *Dichogaster* sp., *Amyntas gracilis* y *Periscolex* sp.; en S40+ aparecieron cinco especies: *Martiodrilus* sp., *M. agricola*, *Thamnodrilus* sp., *Periscolex* sp., *A. corticis* y *Dichogaster* sp.

Los sistemas de uso CC, YA y PP presentaron diferencias en la densidad poblacional de fauna (3352, 1187 y 870 individuos/m², respectivamente); tanto en CC como en YA, la biomasa fue bastante alta (115.7 y 78.9 g/m², respectivamente), mientras que en PP se obtuvieron los valores de biomasa más bajos de todos los sitios muestreados (3.2 g/m²). En comparación con la selva secundaria (SS), la diversidad de estos sistemas, medida en UT, fue baja: CC = 31, YA = 18, PP = 15. Los invertebrados fueron más abundantes en los estratos de 0-10 cm y de 10-20 cm. En CC y YA las lombrices dominaron la biomasa (79.5% y 80.8%, respectivamente). Cuatro especies nativas (*M. savanicola*, *Periscolex* sp., *P. corethrurus* y *A. gracilis*) y una exótica (*P. corethrurus*) se concentraron en los primeros 10 cm (62.1% en CC y 40.9% en YA), seguidas por los coleópteros (8.9% y 17.1%, respectivamente). Las poblaciones de invertebrados fueron bajas en PP, siendo los coleópteros los más abundantes (73.98%). Sólo una especie de lombriz (*Glossodrilus* sp.) se recolectó en este sitio y generalmente en los primeros 10 cm de suelo (40.9%).

La fauna se ubicó principalmente en los primeros 10 cm de suelo en PK (78.4%), PY (62.9%) y BH (52.1%), y los valores de riqueza específica fueron, respectivamente, de 20, 28 y 13 UT. La densidad fluctuó entre 2038 individuos/m² en PK y 6443 y 1965 individuos/m² en PY y BH, respectivamente; las hormigas predominaron especialmente en PY (*Ectatoma tuberculatum*, *Dolichoderus* sp., *Hypoponera* sp., *Solenopsis* sp. y *Tranopelta* sp.) y en PK (*Linepithema* sp., *Pheidole* sp., *Neivamyrmex* sp., *Acropyga* sp.). La biomasa fue de 67.9 g/m² en PK, 33.9 en PY y

73.4 g/m² en BH, siendo las lombrices y los coleópteros los principales contribuyentes (los porcentajes son respectivos) a la biomasa en PK (83.4%, 13.8%) y en BH (77.9%, 16%), mientras que los coleópteros y las hormigas lo fueron en PY (64% y 21.5%, respectivamente). En PK se encontraron nueve especies de lombrices, o sea, *Martiodrilus* sp., *M. agricola*, *M. savanicola*, *Glossodrilus* sp., *Thamnodrilus* sp., *Dichogaster* sp., *A. gracilis*, *A. corticis* y *Dendrobaena octaedra*; en PY cuatro especies: *P. corethrus*, *Glossodrilus* sp., *Periscolex* y *Dichogaster* sp.; y en BH una sola: *P. corethrus*. En los tres pastizales, la mayor incidencia de lombrices ocurrió en los primeros 10 cm: en PK 53.1%, en PY 63.3% y en BH 73.8%. Los valores obtenidos en B (helechal en barbecho) fueron intermedios entre los de los grupos anteriores. La diversidad fue baja (19 UT), la densidad poblacional alta (4464 individuos/m²) y la biomasa baja (26.28 g/m²). La mayor parte de la biomasa fue aportada principalmente por las lombrices (64%) y las hormigas (17%). La macrofauna del suelo se concentró en los estratos de 0-10 (44.6%) y de 10-20 cm (37.9%). Aquí se encontraron cinco especies de lombrices: *Martiodrilus* sp., *Thamnodrilus* sp., *Glossodrilus* sp., *A. corticis* y *Dendrobaena octaedra*.

Discusión

Los resultados obtenidos muestran cambios en la diversidad, la abundancia y la estructura funcional de las comunidades de fauna del suelo, según el sistema de uso de la tierra que se considere en la cuenca del río Cabuyal.

- La riqueza específica disminuye según la degradación del suelo:

por ejemplo, en la selva secundaria (SS) hay 98 UT y 9 especies de lombrices, pero sólo hay 13 UT y una especie de lombriz en BH.

- En los sitios donde existe la sucesión natural, hay una tendencia a mantener la biodiversidad: por ejemplo, de 19 UT y 5 especies de lombrices en S40, a 31 UT y 5 especies en la selva secundaria de más de 40 años (S40+).
- El cultivo tradicional de café (CC) mostró valores altos de UT y de especies de lombrices en comparación con los sistemas de sucesión natural, mientras que los valores en YA fueron bajos (18 y 1, respectivamente).
- En PK se encontraron 9 especies de lombrices y 20 UT (Figura 3-2).

Fue posible distinguir varios organismos indicadores de ambientes perturbados. En el caso de las lombrices de tierra, las siguientes especies: *A. corticis*, *A. gracilis*, *D. octaedra* y *P. corethrus*; por los coleópteros, las siguientes: *Dichotomius* aff. *septentrionalis*, *Heterogomphus chevrolatti*, *Oxisternom conspicillatum* y *Passalus* sp.

En los ambientes con muchos residuos vegetales en la superficie del suelo ('mulch'), los organismos epigeos y endógeos oligohúmicos fueron los más abundantes, mientras que en los ambientes herbáceos abundaron principalmente los epigeos. La densidad y la biomasa en SS (Cuadro 3-2) fueron mucho más altas (hasta 7 veces mayores) que en ambientes similares del trópico de México (Lavelle et al. 1981; Lavelle y Kohlmann 1984), de Nigeria (Madge 1969), de Sarawak (Collins 1980), de

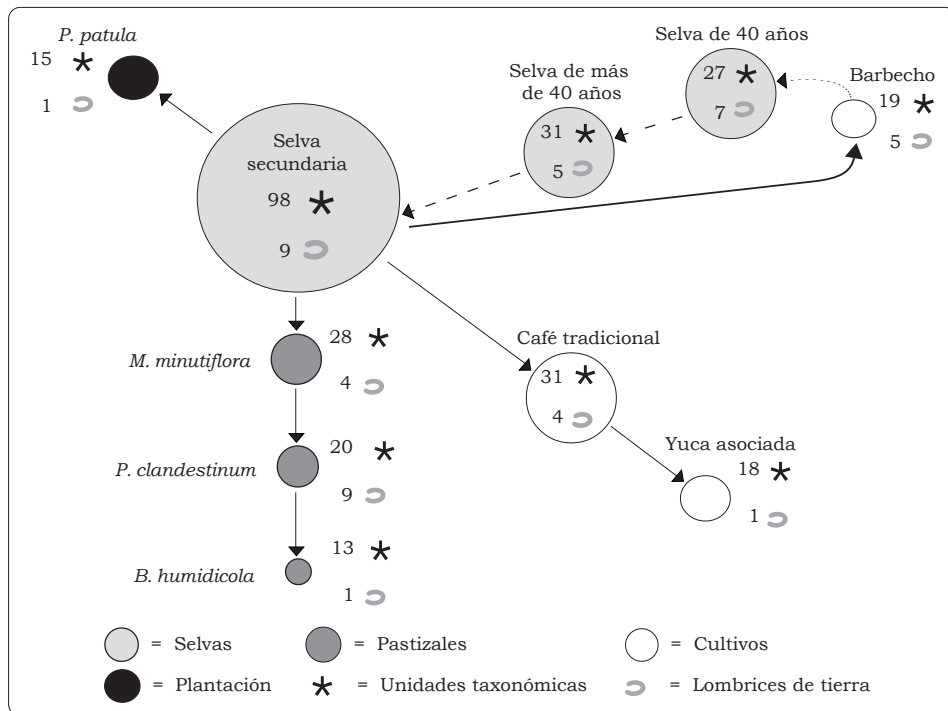


Figura 3-2. Unidades taxonómicas de la macrofauna del suelo y riqueza específica de lombrices en 10 tipos de uso de la tierra.

Perú (Lavelle y Pashanasi 1989) y de la estación Carimagua, en Colombia (Decaëns et al. 1994).

Agradecimientos

Nuestro agradecimiento más sincero a los siguientes científicos: Dr. Heimar Quintero, Universidad Nacional de Colombia; Rosa Aldana, Universidad del Valle, Colombia; Luis C. Pardo, INCIVA, Colombia; y Juan José Jiménez, Universidad Complutense, Madrid. Nuestro reconocimiento especial a Manuel Antonio Trujillo, granjero de la región, quien fue nuestro compañero diario durante todo el estudio.

Referencias

- Anderson JM; Flanagan PW. 1989. Biological processes regulating organic matter dynamics in tropical soils. En: Coleman DC; Oades JM; Uehara G, eds. Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems. University of Hawaii Press, Honolulu, Hawaii.
- Anderson J; Ingram J. eds. 1993. Tropical soil biology and fertility. A handbook of methods, 2a. ed. CAB International, Wallingford, Reino Unido. 221 p.
- Collins NM. 1980. The distribution of soil macrofauna of the west Ridge of Gunung (Mount) Mulu, Sarawak. Oecologia 44:263-275.
- Decaëns T; Lavelle P; Jiménez JJ; Escobar G; Rippstein G. 1994. Impact of land management in the Oriental Llanos of Colombia. Eur J Soil Biol 30(4):157-168.

Cuadro 3-2. Densidad (individuos/m²) y biomasa (g/m²) de la macrofauna del suelo y de las lombrices obtenidas en diferentes localidades.

Sitio	Tipo de vegetación	Macrofauna		Lombrices		Referencia
		Biomasa	Densidad	Biomasa	Densidad	
Colombia	Selva secundaria	98.6	6790	12.3	210	Este estudio
Colombia	Selva de galería	13.6	4294	4.7	251	Decaëns et al. 1994
Colombia	Cultivo tradicional de café	115.7	3352	92	498	Este estudio
Colombia	Yuca asociada	78.9	1187	63.8	637	Este estudio
México	Selva húmeda tropical	16.4-18.9	888-3011	9.8-10.7	8-132	Lavelle et al. 1984
Perú	Selva húmeda tropical	24.1-53.9	4099-4303	11.9-28.2	85-120	Lavelle et al. 1989
Sarawak	Selva húmeda tropical	2.4-6.8	663-2579	0.4-1	24-42	Collins 1980
Colombia	<i>P. clandestinum</i>	67.9	2507	56.6	438	Este estudio
Colombia	Sabana	15.3	1830	4.8	157	Decaëns et al. 1994
Colombia	<i>Pinus patula</i>	3.2	870	0.13	29	Este estudio
Colombia	Pastizal tradicional	8-16.8	698-2029	4.5-13.8	32-192	Decaëns et al. 1994
Perú	Pastizal tradicional	82.3-121.2	1768-2347	78-116.4	474-573	Lavelle et al. 1989
Colombia	Pastizal introducido	28.8-62.5	1541-2267	22.9-51.1	139-213	Decaëns et al. 1994
Perú	Pastizal introducido	110.9-159.2	922-1546	103.2-153	546-740	Lavelle et al. 1989
México	Pastizal introducido	-	-	35.8-55.5	620-948	Lavelle et al. 1981
Colombia	<i>B. humidicola</i>	73.4	1965	57.2	363	Este estudio
Colombia	Monocultivo anual	3.2-4.3	429-592	0.5-2.3	18-27	Decaëns et al. 1994
Perú	Monocultivo anual	3.1	730	1.5	14	Lavelle et al. 1989

- Lavelle P. 1981. Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecol* 2:117-133.
- Lavelle P; Kohlman B. 1984. Étude quantitative de la macrofaune du sol dans un forêt tropicale du Mexique (Bonampak, Chiapas). *Pedobiologia* 27:377-393.
- Lavelle P; Pashanasi B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia* 33:283-291.
- Lavelle P; Blanchart E; Martin A; Spain AV; Martin S. 1992. The impact of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics. En: Lal R; Sánchez P, eds. *Myths and science of soil of the tropics*. Special Publication No. 29. Soil Science Society of America, Washington DC.
- Lavelle P; Dangerfield M; Fragoso C; Eschenbrenner V; López-Hernández D; Pashanasi B; Brussaard L. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. En: Woomer PL; Swift MJ, eds. *The biological management of tropical soil fertility*. John Wiley & Sons, Chichester, Reino Unido. p 137-169.
- Madge DS. 1969. Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia* 9:119-129.

PARTE II

Ciclo de Vida y Biología de las Lombrices de Tierra de la Sabana

CAPÍTULO 4

Las Comunidades de Lombrices en las Sabanas Nativas y en los Pastizales Introducidos de los Llanos Orientales de Colombia¹

J. J. Jiménez*, A. G. Moreno*, T. Decaëns**, P. Lavelle***, M. J. Fisher† y R. J. Thomas†

Resumen

A lo largo de 18 meses se evaluaron la estructura y la variación estacional de las comunidades de lombrices de una sabana natural y de un pastizal introducido, en un Oxisol de Colombia. En cada uno de estos sistemas se delimitó un área de 90 x 90 m y cada mes se extrajeron de ella al azar 5 muestras de 1 m² x 0.5 m y 10 muestras de 20 x 20 x 20 cm, en un diseño de bloques estratificados. La riqueza específica fue similar en las dos parcelas estudiadas (siete especies), mientras que el índice de diversidad H' (Shannon y Weaver 1949) fue muy diferente, es decir, 2.89 en la sabana y 1.29 en el pastizal. Las diferencias observadas en la estructura de la

comunidad de lombrices respecto a ambos sistemas son la explicación de estos resultados. La densidad media anual de la sabana fue de 49.8 individuos/m² y osciló entre 10.8 y 135.8 individuos/m²; la biomasa fue de 3.3 g/m² (método de extracción manual), con valores que oscilaron entre 0.9 y 11.5 g/m². En el pastizal introducido, la densidad media anual fue de 80.1 individuos/m² y fluctuó entre 24 y 215.8 individuos/m²; la biomasa fue más de 10 veces superior y osciló entre 29.2 y 110.4 g/m². Esto se debió, principalmente, a la presencia de una especie anécica de gran tamaño, *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, perteneciente a la familia Glossoscolecidae, la cual resultó favorecida al sustituir la sabana nativa por el pastizal introducido. Las especies endógeas dominaron la comunidad de lombrices de la sabana, donde el 88% de la biomasa total de lombrices del pastizal era aportada por *M. carimaguensis*. La densidad y la biomasa total de las lombrices fueron significativamente diferentes en los dos sistemas estudiados (*t*-test). Estos resultados indican una respuesta clara de las lombrices a los pastizales introducidos, un sistema agropastoril que ha sido adoptado progresivamente en las sabanas húmedas neotropicales.

1. Publicado en *Biology and Fertility of Soils*, vol. 28, p 101-110, por Jiménez et al. Copyright © 1998 de Springer. Impreso con permiso de la casa editorial.

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

** Laboratoire d'Ecologie Vegetal, UFR Sciences/Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas, CIAT, Université de Rouen, 76821 Mont Saint Aignan Cx, Francia.

*** Laboratoire d'Ecologie et Biologie des Sols Tropicaux, IRD (ex-ORSTOM), 72, route d'Aulnay, 93143, Bondy Cx, Francia.

† Programa de Trópico Bajo (actualmente, Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas), CIAT, AA 6713, Cali, Colombia.

Palabras clave: abundancia, biomasa, comunidad de lombrices, diversidad, pastizal, manejo de tierra, sabanas tropicales

Introducción

Las sabanas tropicales, cuya extensión es de casi 250 millones de hectáreas, constituyen uno de los ecosistemas predominantes en América del Sur. Las sabanas son, por definición, comunidades vegetales con una capa herbácea dominante y una capa arbórea discontinua, la cual puede constituir el 10% o el 50% de toda la cubierta vegetal (Johnson y Tothill 1985).

Los Oxisoles cubren un área del trópico superior al 60%, y presentan valores de pH y contenidos de nutrientes bajos (Sánchez y Salinas 1983). Estos suelos son el resultado de largos procesos pedogénicos que han llevado al establecimiento de una fauna tolerante y activa (Lavelle et al. 1995). Los Llanos Orientales de Colombia, cubiertos por sabanas ácidas, se dedican a sistemas extensivos de pastoreo en inmensas fincas cuya productividad animal es baja; en algunas áreas interviene el hombre sembrando pastizales introducidos a los que se aplican fertilizantes (Fisher et al. 1995).

El número de especies de una comunidad de lombrices es, generalmente, menor después de sustituir el ecosistema original, ya que los recursos explotados por la comunidad se vuelven uniformes y, por tanto, la biodiversidad disminuye (Lavelle 1986). En los suelos ácidos tropicales, los pastizales derivados de selvas o de sabanas pueden presentar biomasa alta de macroinvertebrados del suelo (Decaëns et al. 1994; Lavelle y

Pashanasi 1989). Las especies exóticas tienden a colonizar estos nuevos hábitat y a eliminar las especies endémicas que no consiguen adaptarse a las nuevas condiciones. La gran cantidad de poblaciones exóticas puede ser un factor de la degradación del suelo. Por ejemplo, las poblaciones de *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae), una especie de distribución pantropical, compactan el suelo y a veces ocasionan problemas (Barros et al. 1996; Pashanasi et al. 1992; Rose y Wood 1980).

Hay un gran vacío de información sobre la composición de especies y la estructura de las comunidades de lombrices en las sabanas tropicales. Sólo unos pocos estudios han considerado dicho tema: Dash y Patra (1977) y Senapati (1980) realizaron contribuciones importantes al estudio de las lombrices de la India; Lavelle (1978) y Lavelle et al. (1981) estudiaron la fauna oligoquetológica de las sabanas de Costa de Marfil y México, respectivamente.

El objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto que causan los pastizales introducidos en la estructura y en la abundancia de las comunidades de lombrices de tierra de la sabana. La investigación se realizó en la estación experimental de Carimagua, en los Llanos Orientales de Colombia, donde investigan CORPOICA y el CIAT. Un muestreo preliminar de las comunidades de macrofauna del suelo mostró una respuesta espectacular de las poblaciones de macroinvertebrados a los cambios inducidos por el manejo de la tierra (Decaëns et al. 1994). La sabana natural, que posee una comunidad vegetal muy diversa pero poco productiva, es remplazada por un sistema mucho más productivo en el cual se asocian dos especies cuya producción de forraje es de alta calidad. La biomasa de lombrices en

la sabana sin pastoreo fue de 4.8 g/m², mientras que en el pastizal de gramínea con leguminosa se incrementó hasta 50.0 g/m² (Cuadro 4-1).

Con el fin de observar la dinámica de las diferentes poblaciones de lombrices de tierra, se hizo también un muestreo de sus comunidades durante los 18 meses de este estudio.

Materiales y Métodos

Descripción del sitio de trabajo

El área de estudio se sitúa en el Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias (CNIA) de Carimagua,

en los Llanos Orientales de Colombia (4°37' N, 71°19' O y 175 msnm). La media anual de precipitación y de temperatura es 2280 mm y 26 °C, respectivamente, y la época seca va de diciembre a marzo (Figura 4-1). La vegetación está dominada por sabanas isohipertérmicas bien drenadas situadas sobre Oxisoles infértiles, en los 'altos', y sobre Ultisoles, en los 'bajos'. Los primeros se caracterizan por su acidez alta (pH en agua = 4.5), una saturación alta de Al (> 90%) y por contenidos bajos de Ca, Mg y K intercambiables (Lascano y Estrada 1989). Los factores químicos que contribuyen a la infertilidad del suelo ácido y los efectos que causan en el crecimiento de las plantas son bastante complejos; entre ellos están la toxicidad debida al Al, el bajo contenido de P y las tasas bajas de

Cuadro 4-1. Biomasa total de lombrices (LB) y de macrofauna (MC) obtenida en diferentes ecosistemas de Carimagua mediante el muestreo TSBF (Decaëns et al. 1994).

Ecosistema	Biomasa LB (g peso fresco/m ²)	Biomasa MC (g peso fresco/m ²)	Biomasa LB (%)
Pastizal introducido	51.1	62.5	82
Sabana nativa	4.8	15.3	31
Selva de galería	4.7	13.6	35
Monocultivo anual	2.3	3.2	71

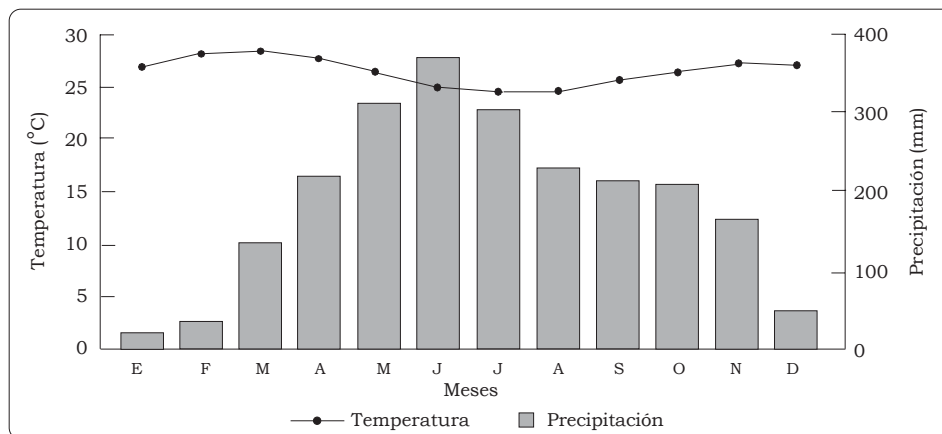


Figura 4-1. Media mensual de temperatura y de precipitación en Carimagua, durante 22 años (1973-1995).

FUENTE: Base de datos del CIAT.

mineralización del N (Rao et al. 1993). Los suelos de la zona estudiada se pueden definir como de un Haplustox típico, finos, caolinitico e isohipertérmico (suelos franco-arcillosos). Las especies vegetales predominantes son *Andropogon bicornis*, *Gymnopogon* sp., *Panicum* sp., *Trachypogon* sp. y *Axonopus* sp.

Se evaluaron dos sistemas de manejo que presentaban fuertes contrastes: una sabana natural y un pastizal de 17 años en que se asociaron una gramínea africana exótica, *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk, y una leguminosa herbácea forrajera, la especie *Pueraria phaseoloides* CIAT 9900 (el "kudzú"), adaptadas ambas a las condiciones de los suelos ácidos. El pastizal se estableció en un área ocupada antes por la sabana, y se fertilizó con 44 P, 40 K, 14 Mg y 22 S en el momento de la siembra y con 10 P, 9 K, 92.5 Ca, 9 Mg y 11.5 S cada 2 años (las cifras en kg/ha) en los 9 años siguientes (Lascano y Estrada 1989). La carga animal en el pastizal fue de 1 animal/ha en la época seca y 2 animales/ha en la época lluviosa. Las principales características físicas y químicas de los suelos donde se

hicieron los muestreos aparecen en el Cuadro 4-2. No hay diferencias significativas aparentes entre los dos sitios muestreados respecto a sus condiciones físicas y químicas, ya que se localizan en la misma unidad edafológica (IGAC 1974).

Muestreo de lombrices

Los muestreos se realizaron cada mes en ambos sistemas desde marzo de 1994 hasta septiembre de 1995, excepto en junio de 1994. En cada sistema se delimitó un área o lote de 90 x 90 m que fue dividido en parcelas cuadradas regulares de 10 x 10 m hasta obtener un número de 81 unidades de muestreo. La extracción de las lombrices se hizo por combinación de una recolección manual directa de muestras de suelo de 1 m² x 0.5 m de profundidad y del lavado y tamizado de monolitos de 20 x 20 x 20 cm de profundidad (Lavelle 1978). En cada lote (y sistema) se tomaron al mes cinco muestras al azar de 1 m² y 10 muestras de lavado y tamizado (excepto en marzo de 1994, donde éstas fueron 3 y 6, respectivamente).

Cuadro 4-2. Principales propiedades físicas y químicas de los sistemas estudiados (Análisis CIAT). Los datos son medias \pm desviación típica (dt).

Propiedades del suelo	Sabana nativa	Pastizal mejorado
Carbono (%) ^a	3.44 \pm 1.67	3.41 \pm 1.46
P (μ g/g suelo; Bray II)	1.26 \pm 0.38	2.91 \pm 2.22
P (μ g/g suelo) ^b	3.85 \pm 0.85	4.82 \pm 2.04
pH	3.97 \pm 1.55	4.97 \pm 0.07
Al (meq/100 g suelo)	2.42 \pm 0.12	1.90 \pm 0.19
Ca (meq/100 g suelo)	0.36 \pm 0.26	0.89 \pm 0.20
Mg (meq/100 g suelo)	1.22 \pm 2.43	0.33 \pm 0.27
K (meq/100 g suelo)	0.32 \pm 0.68	0.71 \pm 1.37
H (meq/100 g suelo)	2.01 \pm 2.17	1.44 \pm 2.44
N total (μ g/g suelo)	1538.87 \pm 250.77	1670.37 \pm 116.03
P total (μ g/g suelo)	184.75 \pm 8.74	226.75 \pm 12.83
Textura	Arcillosa	Arcillosa

a. Walkey-Black modificado (con calor).

b. Bray II modificado.

La profundidad de muestreo varió estacionalmente a causa de las migraciones verticales de algunas especies, como *Martiodrilus carimaguensis* (Glossoscolecidae), la cual se encuentra normalmente a 80 cm de profundidad durante la época seca (Jiménez et al. 1998). Con el fin de facilitar la separación de los diferentes estratos analizados y evitar la migración lateral de algunas lombrices fuera del monolito, se cavó una zanja alrededor de éste. La muestra fue subdividida en capas de 10 cm de grosor y todas las lombrices fueron recogidas manualmente, lavadas en agua y fijadas en formol al 4% (10% de la dilución comercial). Las lombrices fueron separadas según su especie y también en adultos, jóvenes e inmaduros, y fueron luego contadas y pesadas en cada grupo (el peso fresco en formol es, en promedio, un 15% menor que su peso vivo).

Cálculo del peso de las lombrices

Una de las desventajas del muestreo de extracción manual es que gran parte de los individuos, principalmente los más grandes, quedan fragmentados, por lo que es bastante difícil conocer su peso individual. Se han buscado algunas relaciones que permitan establecer el peso completo de un individuo a partir de algunas variables biométricas de la parte anterior de su cuerpo de lombriz. El diámetro preclitelar máximo se usó para estimar el peso total de los individuos incompletos. La relación encontrada era o bien lineal o exponencial, y se hacían las correcciones pertinentes (Figura 4-2).

Medida de la humedad del suelo

En cada capa analizada manualmente en el monolito de 1 m² se tomaron muestras de suelo que fueron introducidas en bolsas plásticas y llevadas al laboratorio. De cada bolsa se tomaron seis submuestras de aproximadamente 100 g de peso húmedo y se secaron al horno durante un mínimo de 4 días. El contenido de agua en el suelo se calculó según la expresión:

$$\frac{[(\text{Peso húmedo del suelo} - \text{peso seco del suelo}) / \text{Peso seco del suelo}] \times 100}{}$$

Deposición de heces superficiales

Las heces superficiales depositadas por la especie anécica de gran tamaño *M. carimaguensis* (Glossoscolecidae), que tienen forma de torre y se distinguen muy bien de las deposiciones de otras especies, fueron contadas en ambos sistemas con el fin de calcular la densidad poblacional. Las heces se retiraron de la unidad de muestreo escogida poco antes de la extracción del bloque de 1 m² y se clasificaron en diferentes categorías: secas, frescas y frescas no recientes (de más de un día). Cada mes, en dos de las cinco muestras de 1 m² se recogían todas las heces, se secaban y se pesaban para evaluar su producción en ambos sistemas de uso de la tierra.

Resultados

Riqueza específica, diversidad y equitatividad

En la región de Carimagua se han recolectado 21 especies de lombrices. La riqueza en especies de los dos sistemas estudiados fue muy similar: 8 especies en la sabana nativa y 7 en el pastizal (Cuadro 4-3). *Andiorrhinus*

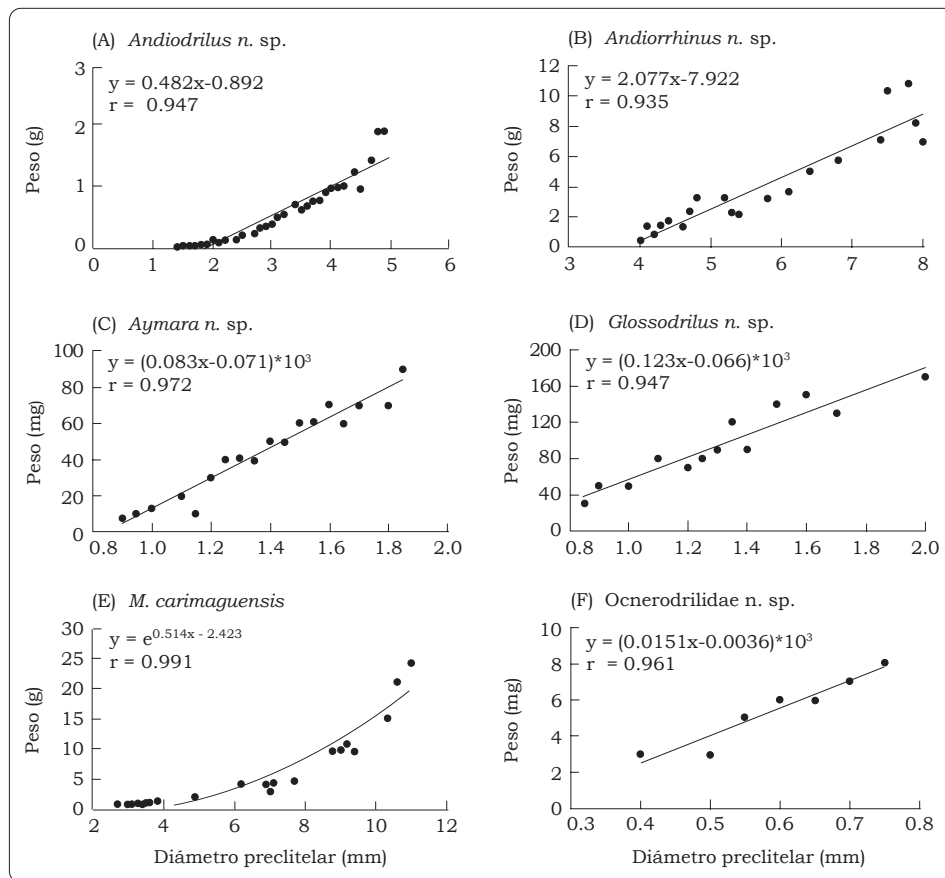


Figura 4-2. Cálculo del peso fresco de algunas lombrices estudiadas en Carimagua (todas las regresiones fueron significativas, $P < 0.01$); n. sp. = nueva especie.

Cuadro 4-3. Lista de las especies de lombrices de tierra encontradas en los dos sistemas de uso de la tierra estudiados en Carimagua.

Especies ^a	Familia	Sitio ^b	Categoría ecológica ^c	Peso del adulto (g) ^d	
				Máximo	Medio
<i>Andiodrilus n. sp.</i>	Glossoscolecidae	SN, PI	Endógea	2.50	1.3
<i>Andiorrhinus n. sp.</i>	Glossoscolecidae	SN, PI	Endo-anécica	10.7	7.1
<i>Andiorrhinus n. sp. 2</i>	Glossoscolecidae	SN	Endo-anécica	4.9 ^e	—
<i>Dichogaster n. sp.</i>	Octochaetidae	SN, PI	Epígea	0.03	0.02
<i>Aymara n. sp.</i>	Glossoscolecidae	SN, PI	Epígea	0.10	0.06
<i>Glossodrilus n. sp.</i>	Glossoscolecidae	SN, PI	Endógea	0.20	0.09
<i>Martiodrilus carimaguensis n. sp.</i>	Glossoscolecidae	SN, PI	Anécica	25	11.2
<i>Ocnerodrilidae n. sp.</i>	Ocnerodrilidae	SN, PI	Endógea	0.013	0.006

a. n. sp. = nueva especie.

b. SN = Sabana nativa; PI = pastizal introducido.

c. Anécica: vive en el suelo pero se alimenta en la superficie; Epígea: vive y se alimenta sobre la superficie del suelo; Endógea: vive y se alimenta en el suelo (según Bouché 1972 y Lavelle 1981, 1983).

d. En formalina.

e. Sólo un individuo.

n. sp. 2 fue la única especie de la sabana nativa que no se encontró en el pastizal, aunque es muy rara en la sabana pues sólo se registró en ella un solo individuo durante todo el periodo de muestreo. No aparecieron especies exóticas en el pastizal y las 7 recolectadas provenían de la sabana.

El índice de diversidad se calculó mediante valores del promedio anual de biomasa, ya que es éste el procedimiento recomendado cuando se dispone de esos datos (Barbault 1992; Ludwig y Reynolds 1988). El índice de Shannon transformado que se obtuvo para la sabana fue 2.89 y el obtenido para el pastizal fue 1.29; los valores respectivos de equitatividad, $H'/\ln S$ (Pielou 1975), fueron 0.51 y 0.27.

La familia Glossoscolecidae, endémica en el neotrópico, fue la más abundante; de ella se encontraron 6 especies: *Andiodrilus* n. sp., *Andiorrhinus* n. sp. 1, *Andiorrhinus* n. sp. 2, *M. carimaguensis*, *Glossodrilus* n. sp. y *Aymara* n. sp. Se recolectaron dos especies más, pertenecientes una a la familia Octochaetidae y la otra a la familia Onerodrilidae.

La comunidad de lombrices de Carimagua está compuesta por especies cuyo tamaño y función ecológica son diversos; dos especies son epígeas, cuatro endógeas y una anécica. En los estratos profundos del suelo, donde el contenido de MO es menor, se encontraron ejemplares de la familia Onerodrilidae en las heces depositadas por individuos grandes de *M. carimaguensis* en el interior de galerías verticales. Esta especie disgrega estas masas compactas de heces en estructuras granulares más finas.

Densidad y biomasa

El valor medio anual de la densidad y de la biomasa obtenidas en la sabana fueron 49.8 individuos/m² y 3.26 g/m², respectivamente, mientras que en el pastizal la densidad fue de 80.1 individuos/m² y la biomasa de 57.1 g/m², es decir, más de 10 veces el valor respectivo en la sabana. Las diferencias entre los sistemas en cuanto a la densidad y la biomasa fueron significativas ($P < 0.002$ y $P < 0.001$) a causa, principalmente, del notable incremento que experimentan las poblaciones de *M. carimaguensis* cuando la sabana se sustituye por un pastizal mejorado (Figura 4-3).

Las diferencias entre las parcelas de los dos sistemas respecto a los valores del promedio mensual de la humedad del suelo fueron significativos ($P = 0.028$, *t*-test). La sabana natural estaba más húmeda que el pastizal mejorado (Cuadro 4-4) y los valores de densidad y de biomasa estuvieron fuertemente correlacionados (al 1% de significación) con la humedad media del suelo, excepto los valores de biomasa obtenidos en la sabana natural (éstos lo están a un 5%). Por el contrario, las diferencias en humedad del suelo a lo largo de los estratos, entre ambos sistemas de uso de la tierra, no fueron significativas (ANOVA).

Los valores mensuales de densidad y biomasa estuvieron estrechamente ligados con la humedad del suelo, y la presencia de una época seca de 4 meses de duración disminuyó drásticamente la densidad poblacional. La densidad mínima de lombrices en la sabana se obtuvo en febrero de 1995 (10.8 individuos/m²) y la máxima en julio de 1994 (135.8). En el pastizal, la densidad mínima se obtuvo también en febrero de 1995

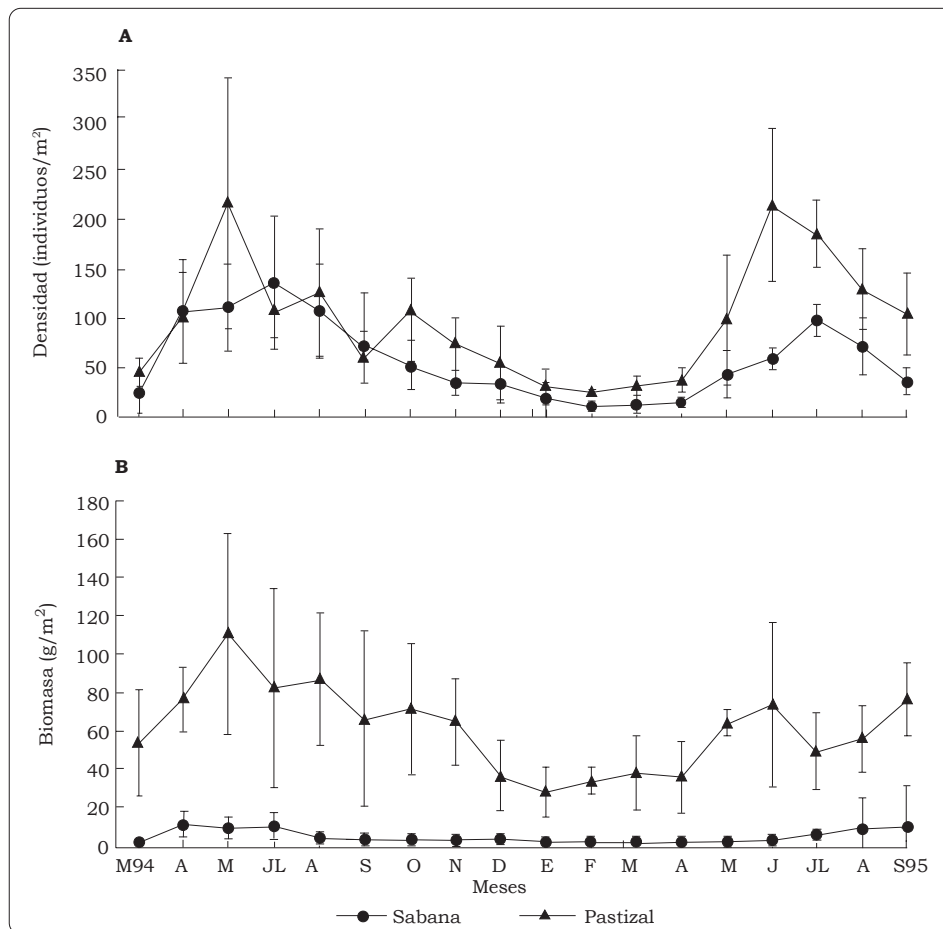


Figura 4-3. Cambios mensuales (valor medio) de la densidad (A) y de la biomasa (B) de las lombrices estudiadas en Carimagua (individuos/m² ± dt; método de extracción manual).

Cuadro 4-4. Humedad del suelo, HS (porcentaje respecto al suelo seco) de cada mes en la sabana y en el pastizal durante todo el período de estudio. Cada dato es una media ± dt.

Mes	HS en sabana nativa	HS en pastizal introducido
Marzo 1994	20.3 ± 1.4	22.7 ± 0.8
Abril	23.7 ± 0.8	24.6 ± 0.5
Mayo	25.0 ± 1.0	24.5 ± 0.7
Julio	25.8 ± 1.3	25.1 ± 0.5
Agosto	26.1 ± 1.1	25.3 ± 0.6
Septiembre	25.5 ± 1.0	24.5 ± 0.9
Octubre	23.5 ± 1.0	23.5 ± 0.7
Noviembre	26.2 ± 1.4	24.7 ± 1.1
Diciembre	23.3 ± 1.0	22.7 ± 0.5
Enero 1995	17.8 ± 0.8	18.0 ± 1.0
Febrero	16.5 ± 0.8	16.2 ± 0.5
Marzo	20.7 ± 1.3	18.0 ± 0.6
Abril	21.7 ± 0.6	19.0 ± 0.7
Mayo	24.6 ± 1.2	23.9 ± 1.0
Junio	26.4 ± 0.9	26.4 ± 0.8
Julio	25.6 ± 1.0	25.7 ± 1.7
Agosto	25.2 ± 1.0	23.3 ± 0.5
Septiembre	24.9 ± 1.1	22.8 ± 0.2

(24 individuos/m²) y la máxima en mayo de 1994 (215.8). La biomasa en la sabana fue mínima en marzo de 1994 (0.74 g/m²) y máxima en septiembre de 1995 (11.5 g/m²). En el pastizal, la biomasa fue mínima en enero de 1995 (29.2 g/m²) y máxima en mayo de 1994 (110.4 g/m²). En el segundo año de muestreo, se observó un retraso en el inicio de la actividad de las lombrices, ya que la época lluviosa comenzó casi un mes más tarde de lo habitual. En septiembre de 1994, la profundidad de muestreo se incrementó para seguir tras las migraciones verticales de las poblaciones de *M. carimaguensis*, que comienzan de julio en adelante; en agosto de 1994, la densidad y la biomasa fueron tal vez subvaloradas puesto que, probablemente, parte de la población había comenzado ya a migrar hacia los horizontes más profundos.

Se encontraron también diferencias en la estructura de la comunidad de lombrices. En la sabana nativa, la especie más abundante, en términos de biomasa, fue *Glossodrilus* n. sp., una especie endógena de tamaño mediano y delgada, que vive a una profundidad media de 7 cm; las especies endógeas aportaron el 80% de la biomasa total contabilizada. En el pastizal, *M. carimaguensis* fue el principal componente de la biomasa (con un 88% del total) y las especies endógeas, en este caso, sólo contribuyeron con el 12% a la biomasa total de lombrices (Figura 4-4). En el pastizal, sólo tres especies incrementaron sus poblaciones significativamente en comparación con las de la sabana natural, y ellas son: *Andiodrilus* n. sp., *Andiorrhinus* n. sp. 1 y *M. carimaguensis* (Cuadro 4-5).

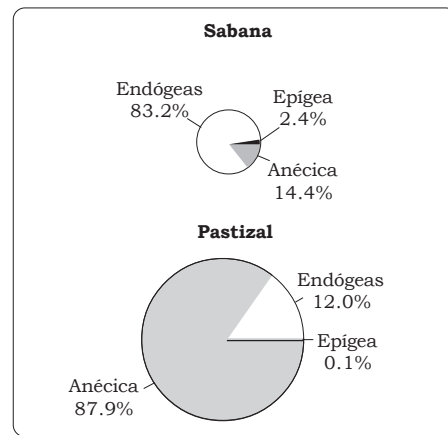


Figura 4-4. Contribución relativa anual de las diferentes categorías ecológicas de lombrices a la biomasa total de éstas. El tamaño de los círculos es proporcional a la biomasa obtenida.

Cuadro 4-5. Diferencias encontradas en la densidad (letra normal) y en la biomasa (letra cursiva) de la media anual de lombrices por m² en los dos sistemas de uso de la tierra estudiados.

Especies	Sabana	Pastizal
<i>Andiodrilus</i> n. sp.	2.3 <i>0.82</i>	5.0 <i>2.39*</i>
<i>Andiorrhinus</i> n. sp.	0 <i>0</i>	0.6* <i>1.78*</i>
<i>Aymara</i> n. sp.	13.1 <i>0.25</i>	6.6 <i>0.15</i>
<i>Glossodrilus</i> n. sp.	50.1 <i>3.04</i>	51.2 <i>4.43</i>
<i>M. carimaguensis</i>	0.2 <i>0.47</i>	18.2** <i>50.74**</i>
Ocnerodrilidae n. sp.	14.9 <i>0.08</i>	22.6 <i>0.13</i>

*, ** = P < 0.05, P < 0.001.

Deposición de heces superficiales

M. carimaguensis deposita, sobre la superficie del suelo, heces grandes con forma de torre que llegan a medir hasta 10 cm de altura y 5 cm de ancho. Esta especie de gran tamaño, cuyos adultos miden, en promedio, 9.3 mm de diámetro y 194 mm de longitud, habita en

galerías verticales que no son permanentes.

La producción de estas heces varió mucho de la sabana al pastizal pues casi la totalidad de la superficie de éste último estaba cubierta por ellas. Las heces frescas indicaban la presencia de un individuo activo. Se encontró una relación significativa ($P < 0.01$) entre el número de heces frescas y el número de individuos de esta especie encontrados en los primeros 10 cm del suelo durante la época lluviosa (Figura 4-5). El coeficiente r estuvo muy próximo a 1, lo que indica que cada deposición fresca es depositada por un individuo que está activo en su galería.

La producción de heces mostró también fluctuaciones estacionales muy notorias: fue máxima al inicio de la época lluviosa y nula durante la época seca (Figura 4-6). El número de heces frescas obtenidas en el pastizal fue 11 veces mayor que las halladas en la sabana (Cuadro 4-6). Sin embargo, en el

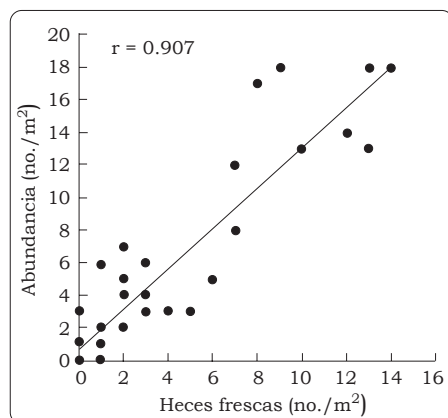


Figura 4-5. Correlación entre el número de heces frescas y la abundancia de individuos de *M. carimaguensis* en un pastizal introducido ($P < 0.01$). Los datos fueron obtenidos durante la época lluviosa, desde abril hasta diciembre de 1994.

transcurso de un año, desde octubre de 1994 hasta septiembre de 1995, el peso total de las heces recolectadas, frescas y secas, fue de 31.3 t/ha en la sabana y de 37.7 t/ha en el pastizal.

Variación estacional de la actividad

Las sabanas tropicales se caracterizan por una notoria estacionalidad de las condiciones ambientales. En Carimagua, la humedad del suelo descendía a valores que fluctuaban entre el 12.6% y el 16.5% (pF 4.2 = 15.4%) en los primeros 10 cm de suelo (peso seco) durante la época seca. El valor mínimo obtenido durante dicha época en el pastizal fue 13.5%. Durante la época de lluvias, los valores más altos obtenidos en la sabana y en el pastizal fueron 34.7% y 34.6% y los valores medios fueron 26% y 24.7%, respectivamente. Respecto a las lombrices, tanto en las sabanas naturales como en los pastizales se observaron diferencias en su actividad, según la especie. Todas las lombrices de tierra estuvieron inactivas durante la época seca, desde diciembre hasta marzo. Puesto que el contenido de agua del suelo también varió con la profundidad, esto explica las diferencias en el ciclo estacional de las diferentes especies.

Andiodrilus n. sp. y *Andiorrhinus* n. sp. 1, dos especies endógeas, no presentaron, aparentemente, ninguna estrategia o forma de resistencia a la época seca. Descendieron simplemente unas decenas de centímetros en el suelo (hasta la capa de 30-50 cm) y entraron en una fase de quiescencia. Muchos individuos murieron y los supervivientes empezaron a reproducirse al inicio de la época de lluvias para poder incrementar sus

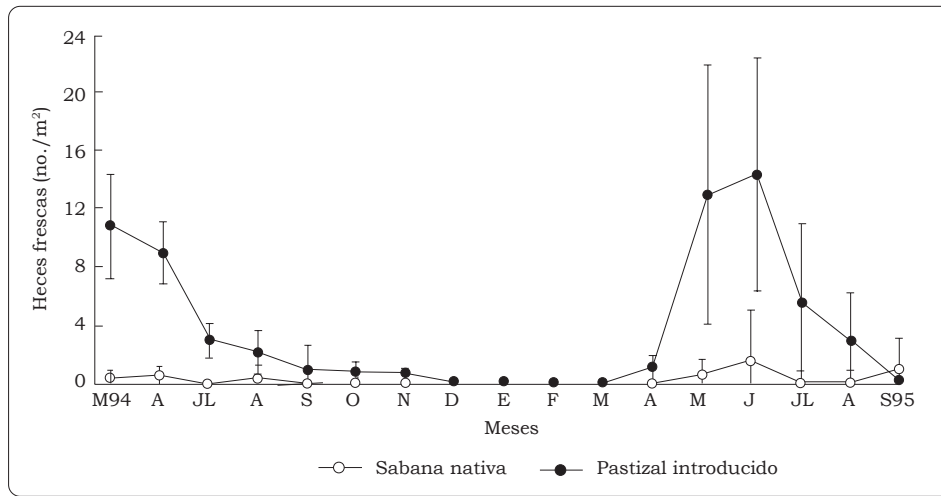


Figura 4-6. Número medio mensual de heces frescas de *M. carimaguensis* en los dos sistemas estudiados de uso de la tierra.

Cuadro 4-6. Número de heces por m² y por mes de *M. carimaguensis* en dos sistemas de uso de la tierra en Carimagua. Cada dato es una media ± dt.

Condición de las heces	En sabana nativa (no.)		En pastizal introducido (no.)	
	Epoca lluviosa	Período de estudio	Epoca lluviosa	Período de estudio
Secas	7.2 ± 3.5	6.4 ± 3.4	20.4 ± 7.9	17.4 ± 8.9
Frescas (recientes)	0.3 ± 0.5	0.2 ± 0.5	3.2 ± 3.8	2.5 ± 3.6
Frescas (no recientes)	0.1 ± 0.2	0.1 ± 0.2	1.8 ± 2.1	1.4 ± 2.0
Total	7.6 ± 3.6	6.7 ± 3.6	25.4 ± 10.3	21.2 ± 11.9

poblaciones rápidamente. Gran número de ejemplares fueron hallados muertos con el tegumento completamente seco.

Glossodrilus n. sp. combinó dos estrategias: la quiescencia de individuos enrollados en una cavidad mucosa y la producción de capullos al final de la época lluviosa, en noviembre. Al comienzo de las lluvias todos los individuos que estaban en quiescencia se activaron y los capullos supervivientes eclosionaron.

Martiodrilus carimaguensis exhibió el comportamiento más sorprendente ya que presentó diapausa verdadera, pero con patrones diferentes para los adultos

y para los juveniles. Estos últimos estuvieron activos durante sólo 4 meses, desde abril hasta julio, mientras que los adultos permanecieron activos hasta diciembre, durante 8 meses. La población inició el período de inactividad después de que los individuos descendieron hasta una profundidad de 60 a 100 cm (la profundidad media en que se encuentra la especie es de 30.1 cm) y construyeron una cámara de estivación, en la cual se enrollaron tras vaciar su contenido intestinal. La población permaneció así hasta la siguiente temporada de lluvias. En condiciones controladas de laboratorio, no hubo respuesta alguna cuando se introdujeron

individuos inactivos en un suelo humedecido hasta la capacidad de campo, lo que indica la presencia de un fenómeno de diapausa fisiológicamente inducida. Otra característica importante de la lombriz que estiva es que, generalmente, sella el final de su galería con varios tabiques formados con heces para evitar la pérdida de humedad del tegumento, la cual es vital para mantener una tasa mínima de respiración cutánea. La combinación de estos dos patrones de comportamiento permite a la especie reducir un riesgo de mortalidad que sería alto, dadas las condiciones tan desfavorables de la época seca.

Los capullos de esta especie anécica son ovals, de color marrón claro y miden 25 x 15 mm; las lombrices los depositan entre los 20 y los 50 cm de profundidad, excepto aquellos adultos y juveniles que se encuentren a mayor profundidad durante su diapausa. De cada capullo surgen dos individuos de 760 mg de peso medio cada uno (n = 33) los cuales, durante el periodo de agosto a diciembre descienden rápidamente a las capas inferiores a inactivarse (Jiménez et al. 1998). La relación existente entre el peso del capullo y el del adulto es la más alta obtenida hasta la fecha

en los estudios de las comunidades de lombrices (Cuadro 4-7).

La pequeña especie oligohúmica de la familia Ocnerodrilidae (20 a 30 mm de longitud) se encontró inactiva a gran profundidad durante toda la época seca. En la época lluviosa se alimentaba de las heces de *M. carimaguensis*, ingiriéndolas y formando agregados mucho más pequeños. Esta especie se alimentó también de otros recursos orgánicos, por ejemplo, algunos nidos de coleópteros de la subfamilia Scarabeinae.

Discusión

Dos objetivos perseguía este trabajo: uno, contribuir al estudio de las lombrices de las sabanas de América del Sur, y otro, investigar los efectos del establecimiento de pastizales introducidos en la comunidad de lombrices que habita un suelo de sabana cuya fertilidad se supone baja. Se estudiaron estos efectos, en especial, porque se sembraron especies vegetales muy productivas que aumentaban la disponibilidad de la hojarasca y la MO del suelo (Sombroek et al. 1993; Thomas et al. 1995).

Hay estudios sobre la ecología de las lombrices en los ecosistemas

Cuadro 4-7. Aspectos cuantitativos de la reproducción de algunas especies anécicas de latitudes templadas y tropicales.

Especies	Categoría ecológica	Peso del adulto, PA (mg)	Peso del capullo, PC (mg)	Fecundidad	PC/PA	Referencia
<i>Millsonia lamtoiana</i>	Epianécica	32,000	320	3.1	0.01	Lavelle 1978
<i>Lampito mauritii</i>	Epianécica (?)	1220	26	9.3	0.02	Senapati 1980
<i>Allolobophora longa</i>	Anécica	2150	60	8	0.03	Evans y Guild 1948
<i>Lumbricus terrestris</i>	Epianécica	5230	57.1	-	-	Evans y Guild 1948
<i>M. carimaguensis</i>	Anécica	9580	1804	0.49	0.19	Este estudio

tropicales que han considerado tanto la función que cumplen las especies endémicas como su capacidad de adaptación cuando los ecosistemas naturales son sustituidos por la acción humana (Fragoso 1993; Lavelle 1978; Lavelle y Pashanasi 1989; Nemeth 1981; Senapati 1980). En Carimagua se presenta una situación muy diferente de la encontrada en muchos pastizales neotropicales que han sustituido la selva primaria: en éstos, la comunidad de lombrices está dominada por una especie exótica que es endógena mesohúmica neotropical y pertenece a la familia Glossoscolecidae, es decir, *Pontoscolex corethrurus* Müller 1857. Tal es el caso de Yurimaguas en Perú (Lavelle y Pashanasi 1989), de Florencia en Colombia (Jiménez, obs. pers.), de Manaos en Brasil, de México y Costa Rica (Fragoso y Lavelle 1992) y de Ecuador (Lavelle, com. pers.)

Los pastizales son similares a las sabanas, en términos funcionales (Lavelle et al. 1994). Cuando aquéllos se establecen en áreas selváticas de alta precipitación, aparecen, generalmente, especies alóctonas de lombrices, por ejemplo, *P. corethrurus* Müller 1857 y *Polypheretima elongata* Perrier 1872. Los pastizales establecidos en suelos de sabana, ya estén conformados sólo por gramíneas o ya asociados con leguminosas forrajeras, son más propensos a conservar la comunidad nativa de lombrices que aquellos establecidos en sitios cubiertos antes por el bosque húmedo tropical.

Aunque en Carimagua la introducción del pastizal mejorado es, sin duda, una perturbación del medio, se conserva en él la riqueza de especies de lombrices que poseía originalmente la sabana, tanto si el pasto está solo en el pastizal o asociado con leguminosas. Ahora

bien, la diversidad del pastizal es menor que la de la sabana cuando se calcula el índice H' de Shannon (Shannon y Weaver 1949) y no todas las especies de la sabana resultaron favorecidas por la adopción del sistema mejorado.

La drilosfera, uno de los cuatro componentes de los sistemas biológicos de regulación del suelo (Lavelle et al. 1993), desempeña un papel importante en los pastizales, donde está muy desarrollada y es muy activa. Lee (1985) y Syers y Springett (1984) resaltan los altos valores de densidad y de biomasa de lombrices que se han hallado en esos ecosistemas. Kouassi (1987) estudió la macrofauna endógena de las sabanas y de los pastizales de Costa de Marfil y encontró que las lombrices fueron el principal componente de la biomasa total de ambos sistemas, con algunas diferencias entre ellos:

- en los pastizales, la biomasa de lombrices varió desde 6.5 g/m², en la época seca, hasta 70.9 g/m² en la época lluviosa;
- en las sabanas, la variación respectiva de la biomasa fue de 3.0 y 26.3 g/m².

El número de lombrices de la sabana nativa de Carimagua, que se encontró y estudió, es bajo si se compara con el de otras sabanas tropicales (Cuadro 4-8), pero la biomasa del pastizal es alta comparada con la de otros lugares tropicales; sin embargo, estas comparaciones deben hacerse con cierta cautela ya que se emplearon métodos diferentes de extracción de lombrices en esos lugares. En el Cuadro 4-9 se comparan la densidad y la biomasa de las lombrices de Carimagua, así como la contribución relativa de las diferentes especies a ambos parámetros (abundancia y

Cuadro 4-8. Abundancia y biomasa de las lombrices en varios sitios de las sabanas tropicales.

Localidad	Tipo de sabana	Precipitación (mm)	Duración del estudio (meses)	Superficie muestreada (m ²) ^a	Profundidad (cm) ^b	Método de extracción	Densidad (individuos/m ²)	Biomasa (g PF/m ²)	Referencia
Berhampur, Orissa (India)	Pastizales de <i>Cynodon dactylon</i> e <i>Hygorrhiza</i> sp.	1250	18	11.3	20	EM	64-800	30.2	Dash y Patra 1977
Sambalpur, Orissa (India)	Pastizal irrigado en pastoreo	1343	13	4.1	40	LT	17.4	41.0	Senapati 1980
	Pastizal irrigado sin pastoreo	1343	19	5.9	40	LT	24.7	56.0	Senapati 1980
Lamto (Costa de Marfil)	Sabana herbácea	1183	24	288 + 23.04	60	EM, LT	188	38.0	Lavelle 1978
	Sabana arbustiva	1183	24	288 + 23.04	60	EM, LT	287	48.6	Lavelle 1978
	Sabana arbustiva sin quema	1276	12	288 + 23.04	60	EM, LT	400	35.9	Lavelle 1978
Carimagua (Colombia)	Sabana de <i>Andropogon</i> spp.	2280	18	88 + 7.04	50	EM, LT	58.0	5.0	Este estudio
	Pastizal en pastoreo	2280	18	88 + 7.04	50	EM, LT	96.9	62.1	Este estudio

- a. Cuando se emplean dos métodos de extracción diferentes, el segundo valor representa la capa superficial de suelo extraída en el lavado.
b. En Carimagua, la profundidad de muestreo varió estacionalmente hasta un máximo de 90 cm en la época seca.
c. EM = extracción manual, LT = lavado-tamizado.

Cuadro 4-9. Riqueza en especies, densidad, biomasa y relación proporcional de lombrices epigeas, endógeas y anécicas en Carimagua y en otros sitios del trópico.

Región	Ecosistema	Densidad, D (individuos/m ²)	Biomasa, B (g/m ²)	Especies (no.)	Epigeas		Endógeas		Anécicas	
					D (%) ^b	B (%) ^c	D (%)	B (%)	D (%)	B (%)
Carimagua	Pastizal	96.4 (24-215.8)	62.2 (29.2-110.4)	7	1.9	0.1	79.8	12.0	18.3	87.9
	Sabana	57.8 (10.8-135.8)	5.0 (0.7-11.5)	8	6.8	2.5	92.8	83.2	0.4	14.3
Trópico húmedo ^a	Pastizal	310 (93-740)	59.7 (0.6-153)	6.5 (2-9)	0.75	1.75	99.25	98.25	0	0
	Sabana	236 (187-286)	44.1 (38-50.1)	8 (8)	3.5	6.5	96.5	93.5	0	0

a. FUENTE: Fragoso (1992).

b. Porcentaje de la densidad total.

c. Porcentaje de la biomasa total.

biomasa totales), con los valores obtenidos en otros sitios del trópico húmedo.

Barois et al. (1988) y Lavelle y Pashanasi (1989) han reportado valores de biomasa de 1000 a 3000 kg/ha en los pastizales mejorados. Ambas comunidades estudiadas estaban dominadas por poblaciones de una única especie exótica que aportaba del 80% al 100% de la biomasa total. En Carimagua, en cambio, la biomasa debida a las lombrices fue de 620 kg/ha y una especie anécica contribuyó con el 88% del valor de esa biomasa total.

La deposición de heces de *M. carimaguensis* estuvo limitada a la época lluviosa, un resultado que Gates (1961) y Madge (1969) reportaron también para otras especies tropicales de lombrices. Según Edwards y Bohlen (1996), el recuento de las heces superficiales da una idea de la actividad de las lombrices aunque no es, en absoluto, un método válido de la abundancia real y de la actividad total de las lombrices. En este estudio se demuestra que existe una relación muy estrecha entre el número de heces frescas depositadas por *M. carimaguensis* en la superficie del suelo y el número de individuos que habitan en los primeros 10 cm de suelo. Por tanto, la densidad de población puede calcularse, en algunos casos, a partir del número de heces frescas. Evans y Guild (1947) observaron también una fuerte correlación entre dos especies de lombrícidos, *Allolobophora longa* y *A. caliginosa*. Por otro lado, Lavelle (1978) indicó que el 1.7% y el 3.5% del suelo total ingerido, respectivamente, por *Millsonia anomala* (Megascolecidae) y por lombrices pequeñas de la familia Eudrilidae, se deposita como heces superficiales.

Aunque se encontraron grandes diferencias respecto a la deposición de heces frescas de *M. carimaguensis* en uno u otro de los sistemas estudiados, el peso total de las heces no fue muy diferente en ambos sistemas. Cabría una explicación alterna para este resultado: o existe quizás en el pastizal mejorado una reingestión de las heces después de la incubación microbiana que ocurre en ellas —lo que es considerado por Swift et al. (1979) como un “rumen externo”— o esa especie es más activa en la sabana y produce así mayor cantidad de heces por unidad de biomasa. Lavelle et al. (1989) mostraron, por su parte, que las lombrices ingerían mayor cantidad de suelo cuando se alimentaban en suelos poco fértiles.

Es preciso investigar lo siguiente: la mayoría de los pastizales del neotrópico dan pruebas evidentes de su progresiva degradación, y lo contrario ocurre en Carimagua, donde no hay hasta la fecha ninguna prueba de esa degradación. Este interrogante permanece aún sin respuesta y se sabe muy poco sobre los procesos que contribuyen a la sostenibilidad o a la degradación de los pastizales en el trópico (Fisher et al. 1995). Por otra parte, hay que considerar la posible contribución de las especies endémicas de lombrices adaptables a los cambios que acompañan el establecimiento de un pastizal, con el fin de diseñar prácticas agrícolas que causen un impacto dañino mínimo.

Agradecimientos

Este estudio fue incorporado a un esquema de colaboración en la investigación en que intervinieron el proyecto Macrofauna STD-3 —un programa internacional subvencionado por la Comunidad

Europea y enfocado a la biología, la ecología y las posibilidades de manejo de las lombrices presentes en los ecosistemas naturales y perturbados del trópico— y el Programa de Trópico Bajo (actualmente, Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas) del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), situado en Cali, Colombia. Este estudio fue subvencionado, en parte, por una beca proveniente del programa MACROFAUNA.

Los autores agradecen al CIAT, especialmente a todo el personal del antiguo Programa de Trópico Bajo, por el apoyo científico, técnico y humano recibido. Expresan también su sincero agradecimiento por la valiosa ayuda de los trabajadores de Carimagua en el duro trabajo realizado. Finalmente, el primer autor desea agradecer los comentarios útiles que recibió de dos opiniones anónimas emitidas sobre el manuscrito preliminar.

Referencias

- Barbault R. 1992. *Ecologie des peuplements: Structure, dynamique et évolution*. Masson, París. 273 p.
- Barois I; Cadet P; Albrecht A; Lavelle P. 1988. Systèmes de culture et faune des sols: Quelques données. En: Feller C, ed. *Fertilité des sols dans les agricultures paysannes caribéennes; Effets des restitutions organiques*. ORSTOM-Martinique. París, Francia.
- Barros ME; Blanchart E; Neves A; Desjardins T; Chauvel A; Lavelle P. 1996. Relação entre a macrofauna e agregação do solo em tres sistemas na Amazonia central. En: Solo/ Suelo, XII Congresso Latinoamericano de Ciencia do Solo, Aguas de Lindoia, Brasil.
- Bouché MB 1972. *Lombriciens de France. Ecologie et systematique*. I.N.R.A., París. 671 p.
- Dash MC; Patra UC. 1977. Density, biomass and energy budget of a tropical earthworm population from a grassland site in Orissa, India. *Rev Ecol Biol Sol* 14:461-471.
- Decaëns T; Lavelle P; Jiménez JJ; Escobar G; Rippstein G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *Eur J Soil Biol* 30(4):157-168.
- Edwards CA; Bohlen PJ. 1996. *Biology and ecology of earthworms*. 3a. ed. Chapman and Hall, Reino Unido. 426 p.
- Evans AC; Guild WJ. 1947. Method of studying the burrowing activity of earthworms. *Ann Mag Nat Hist* 11(14):643-650.
- Fisher MJ; Rao IM; Thomas RJ; Lascano C. 1995. Grasslands in the well-watered tropical lowlands. En: Hodgson J; Illius AW, eds. *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Reino Unido. p 393-425.
- Fragoso C. 1992. EWDATA BASE: a survey of communities and selected species of earthworms for their potential use in tropical agricultural systems. En: Lavelle P, ed. *Conservation of soil fertility in low input agricultural systems of the humid tropics by manipulating earthworm communities*. Final Report, EEC/STD2 Programme. Comunidad Económica Europea (EEC), Bruselas, Bélgica.
- Fragoso C. 1993. *Les peuplements de vers de terre dans l'est et sud-est du Mexique*. Thèse de doctorat, Université Paris 6. 228 p. + anexos.
- Fragoso C; Lavelle P. 1992. Earthworm communities of tropical rain forests. *Soil Biol Biochem* 24(12):1397-1408.
- Gates G. 1961. Ecology of some earthworms with special reference to seasonal activity. *Am Midl Nat* 66:61-86.

- IGAC (Instituto Geográfico Agustín Codazzi). 1974. Reconocimiento general de los suelos del Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias Carimagua (Departamento del Meta). Bogotá, DC.
- Jiménez JJ; Moreno AG. *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una nueva especie de lombriz de tierra para Colombia. Megadrilogica. (En revisión.)
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998. 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.
- Johnson RW; Tothill JC. 1985. Definition and broad geographical outline of savanna lands. En: Tothill JC; Mott JJ, eds. Ecology and management of the world's savannas. CAB, Reino Unido. p 1-13.
- Kouassi PK. 1987. Étude comparative de la macrofaune endogée d'écosystèmes guinéens naturels et transformés de Côte d'Ivoire. Tesis de doctorado. Université d'Abidjan, Costa de Marfil. 129 p.
- 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. 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Tesis de doctorado. Paris VI. Publ Lab Zool ENS 12. 301 p.
- Lavelle P. 1981. Strategies de reproduction chez les vers de terre. Acta Oecol 2:117-133.
- Lavelle P. 1983. The soil fauna of tropical savannas. II. The earthworms. En: Bourlière F, ed. Tropical savannas. Elsevier, Amsterdam. p 485-504.
- Lavelle P. 1986. Associations mutualistes avec la microflore du sol et richesse spécifique sous les tropiques: l'hypothèse du premier maillon. Ecologie générale. C R Acad Sci Ser III 302(1):11-14.
- Lavelle P; Pashanasi B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). Pedobiologia 33:283-291.
- Lavelle P; Chauvel A; Fragoso C. 1995. Faunal activity in acid soils. En: Date RA, ed. Plant soil interactions at low pH. Kluwer Academic Publishers, Holanda. p 201-211.
- Lavelle P; Maury ME; Serrano V. 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la región de Laguna Verde (Veracruz, México); época de lluvias. En: Reyes P, ed. Estudios Ecológicos en el Trópico Mexicano. Instituto de Ecología, México. p 65-100.
- Lavelle P; Schaefer R; Zaidi Z. 1989. Soil ingestion and growth in *Millsomia anomala*, a tropical earthworm, as influenced by the quality of the organic matter ingested. Pedobiologia 33:379-388.
- Lavelle P; Dangerfield M; Fragoso C; Eschenbrenner V; López-Hernández D; Pashanasi B; Brussaard L. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. En: Woomer PL; Swift MJ, eds. The biological management of tropical soil fertility. Wiley, Chichester, Reino Unido. p 137-169.
- Lavelle P; Blanchart E; Martin A; Martin S; Spain A; Toutain F; Barois I; Schaefer R. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. Biotropica 25(2):130-150.

- Lee K. 1985. Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press, Nueva York. 411 p.
- Ludwig JA; Reynolds JF. 1988. Statistical ecology: a primer on methods and computing. John Wiley and Sons, Nueva York. 337 p.
- Madge DS. 1969. Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia* 9(8):188-214.
- Nemeth A. 1981. Estudio ecológico de las lombrices de tierra (*Oligochaeta*) en ecosistemas de bosque húmedo tropical en San Carlos de Río Negro, Territorio Federal Amazonas. Tesis. Universidad Central de Venezuela. 92 p.
- 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 a pot experiment. *Soil Biol Biochem* 24:1655-1660.
- Pielou EC. 1975. Ecological diversity. Wiley, Nueva York.
- 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.
- Rose CJ; Wood AW. 1980. Some environmental factors affecting earthworm populations and sweet potato production on the Tari Basin, Papua New Guinea highlands. *Papua New Guinea Agric J* 31:1-13.
- Sánchez P; Salinas JG. 1983. Low input technology for managing Oxisols and Ultisols in tropical America. *Adv Agron* 34:279-405.
- Senapati BK. 1980. Aspects of ecophysiological studies on tropical earthworms: distribution, population dynamics, production, energetics and their role in the decomposition process. Tesis (Ph.D.). Sambalpur University, India. 154 p.
- Shannon CE; Weaver W. 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, IL, Estados Unidos.
- 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: studies in ecology, Vol. 5. Blackwell, Oxford. 372 p.
- Syers JK; Springett JA. 1984. Earthworms and soil fertility. *Plant Soil* 76:93-104.
- Thomas R; Fisher MJ; Ayarza M; Sanz JI. 1995. The role of forage grasses and legumes in maintaining the productivity of acid soils in Latin America. En: Lal R; Stewart BA, eds. Soil management: experimental basis for sustainability and environmental quality. *Advances in Soil Science Series*, Lewis publishers, Boca Ratón, Estados Unidos. p 61-83.

CAPÍTULO 5

Dinámica de Poblaciones y Estrategias Adaptativas de *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una Especie Nativa de las Sabanas Bien Drenadas de Colombia¹

J. J. Jiménez*, A. G. Moreno*, P. Lavelle** y T. Decaëns***

Resumen

Martiodrilus carimaguensis (Oligochaeta, Glossoscolecidae) es una lombriz nativa, grande, de hábito anécico, gris oscura por el dorso, que se encontró en las sabanas ácidas, tanto naturales como perturbadas, de los Llanos Orientales de Colombia. Desde abril de 1994 hasta septiembre de 1995 (excepto en junio de 1994) se estudió la dinámica de poblaciones de esta especie en una sabana nativa y en un pastizal introducido sometido a pastoreo durante 17 años, en que se asociaron una gramínea y una leguminosa forrajera. La densidad y la biomasa fueron mayores en el pastizal que en la sabana. Se encontraron también diferencias en el número de heces frescas depositadas sobre la superficie del

suelo: en el pastizal introducido había 38.4×10^3 de estas heces por hectárea, o sea, 11 veces más que lo calculado para la sabana. Se halló una correlación muy estrecha entre el número de individuos de *M. carimaguensis* y el de heces frescas superficiales. Se encontraron un patrón de adaptación a la estación seca en la población adulta y otro diferente en la población juvenil de esta especie. Los adultos son activos durante 8 meses, mientras que los juveniles inician un período de diapausa de 3 a 4 meses antes del final de la etapa de actividad de los adultos. La distribución vertical de la población de lombrices de tierra reflejó también los fuertes cambios estacionales del ecosistema.

Palabras clave: dinámica de poblaciones, estrategias adaptativas, Glossoscolecidae, *Martiodrilus carimaguensis*, Oligochaeta, sabanas

Introducción

La información disponible sobre la biología de las lombrices tropicales es escasa (Dash y Patra 1977; Lavelle 1978). Pocas especies han sido estudiadas en detalle, tanto en los ecosistemas de latitudes templadas como en los tropicales; de

1. Publicado en *Applied Soil Ecology* 9(1-3), p 153-160, por Jiménez et al. Copyright © 1998 de Elsevier. Impreso con permiso de la casa editorial.

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

** Laboratoire d'Ecologie et Biologie des Sols Tropicaux, ORSTOM, 72, route d'Aulnay, 93143 Bondy Cedex, Francia.

*** Laboratoire d'Ecologie Vegetal, UFR Sciences/Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas, CIAT, Université de Rouen, 76821 Mont Saint Aignan Cedex, Francia.

ellas, la mayoría han sido introducidas por el hombre, por ejemplo, *Pontoscolex corethrurus* Müller y *Dichogaster bolau* (Michaelson). En la mayor parte de las áreas perturbadas, las comunidades de lombrices locales desaparecen cuando son remplazadas por especies introducidas (Bohlen et al. 1995; Lavelle y Pashanasi 1989; Lavelle et al. 1987).

Ahora bien, poca atención se ha prestado al papel que hacen las especies nativas que se adaptan bien a las perturbaciones experimentadas por los ecosistemas naturales. En Carimagua, los pastizales introducidos en las sabanas naturales han conservado la biodiversidad original de las lombrices y su biomasa llegó a 51.1 g PF/m² desde los 4.8 que tenía la sabana nativa (Decaëns et al. 1994). Esta clase de manejo que se le dio a la tierra favoreció a una especie, *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, cuya densidad y biomasa aumentaron significativamente ($P < 0.001$).

M. carimaguensis es una especie anécica grande, perteneciente a la familia Glossoscolecidae; tiene, en promedio, 9.3 mm de diámetro y 194.3 mm de longitud y un peso fresco (en formalina al 4%) de 11.2 g ($n = 29$). El color del cuerpo del adulto es gris oscuro por la parte dorsal y gris claro por la ventral (Jiménez y Moreno, en revisión).

Materiales y Métodos

Sitio del estudio

La zona en que se hizo este estudio se encuentra en la estación experimental Carimagua de CIAT-CORPOICA (resultado de un convenio entre el Centro Internacional de

Agricultura Tropical y la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria), la cual está asentada en las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia (4°37' N y 71°19' O, a 175 msnm). Como medias anuales, la precipitación es de 2280 mm y la temperatura de 26 °C; hay una época seca entre diciembre y marzo. Los suelos son de dos tipos: Oxisoles de baja fertilidad en las zonas altas de la sabana (los "altos") y Ultisoles en las zonas bajas (los "bajos"). Los Oxisoles se caracterizan por su acidez alta ($pH_{(H_2O)} = 4.5$), una saturación alta de Al (> 90%) y un contenido bajo de los cationes intercambiables Ca, Mg y K. Los factores químicos que contribuyen a la infertilidad del suelo ácido y a la aparición de los efectos derivados de él en el crecimiento vegetal son bastante complejos; entre ellos están la toxicidad debida al Al, el bajo contenido de P y las tasas bajas de mineralización del N (Rao et al. 1993).

Se evaluaron dos sistemas diferentes de uso de la tierra que presentan contrastes: una sabana natural (SN) sin ninguna intervención humana, en la que las plantas *Andropogon bicornis*, *Gymnopogon* sp., *Panicum* spp., *Trachypogon* spp. e *Imperata* sp. dominaban la vegetación, y un pastizal mejorado (PM) de 17 años en que se asociaban la gramínea africana *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk y la leguminosa herbácea forrajera *Pueraria phaseoloides* CIAT 9900 ("kudzú").

Muestreo de lombrices

En cada sistema se delimitó un área de 90 x 90 m, que fue dividida en cuadrados regulares de 10 x 10 m. Durante 17 meses, las lombrices se recogieron cada mes manualmente

de 5 monolitos de suelo de 1 x 1 x 0.5 m (según Lavelle 1978), que fueron extraídos en 5 cuadrados escogidos al azar en cada sistema. La profundidad de muestreo cambió estacionalmente a causa de las migraciones verticales de la especie estudiada. La muestra se subdividía en capas de 10 cm y todas las lombrices recogidas en cada capa se lavaban en agua y se fijaban en formalina al 4%. En el laboratorio se separaban los adultos (que tenían clitelo y glándulas sexuales asociadas) de los individuos jóvenes (sin clitelo ni glándulas); ambos se contaban y se pesaban, lo mismo que los capullos.

Deposición de heces superficiales

Como especie anécica, *M. carimaguensis* puede depositar, sobre la superficie del suelo, heces de gran tamaño con forma de torre que pueden alcanzar 15 cm de altura. En ambos sistemas de manejo de la tierra se escogieron al azar dos monolitos de 1 m², y en ellos se contaron estas heces superficiales, fácilmente distinguibles de otras deposiciones, y se clasificaron en dos categorías: frescas y secas. Las heces se secaron al horno a 60 °C durante 72 horas y se pesaron.

Resultados

Densidad y biomasa

La densidad media de las poblaciones de *M. carimaguensis* varió en la sabana desde 0 individuos/m² en noviembre de 1994 hasta 1.06 individuos/m² en septiembre de 1995; en el pastizal varió desde 11 individuos/m² en septiembre de 1994 hasta

23.2 individuos/m² en mayo de 1995 (Figura 5-1). Los valores más altos de densidad se registraron al comienzo de la época lluviosa y el incremento de la densidad en octubre de 1994 se debió a la eclosión de nuevos jóvenes. La densidad media en el pastizal introducido y en la sabana nativa fue, respectivamente, 17.9 y 0.2 individuos/m².

En la sabana, la biomasa osciló entre 0.24 g/m² (en marzo de 1994) y 8.76 g/m² (en septiembre de 1995). En el pastizal, la biomasa varió desde 26.5 g/m² (enero de 1995) hasta 94.8 g/m² (mayo de 1994). Hubo una correlación significativa entre la biomasa media mensual y la precipitación, aunque sólo en el pastizal introducido ($r = 0.821$; $P < 0.01$). Los valores de biomasa más altos se obtuvieron al comienzo de la época lluviosa, cuando toda la población estaba activa. Durante julio y agosto, la biomasa descendió porque los individuos juveniles se inactivaron. Al final de la temporada de lluvias, la biomasa se redujo en un 50% porque los adultos descendieron a cierta profundidad en el suelo y se inactivaron tras vaciar su contenido intestinal.

En la sabana nativa, *M. carimaguensis* representó el 15.1% de la biomasa total de lombrices y en el pastizal introducido el 85.1%. Otras cinco especies nativas, cuatro endógeas y una epígea, aportaron el resto de la biomasa.

No se encontró ninguna relación entre la densidad media mensual de población y la humedad del suelo; se halló, en cambio, correlación significativa entre la humedad del suelo y la biomasa ($r = 0.651$; $P < 0.01$) y entre dicha humedad y el porcentaje de actividad de la población total ($r = 0.673$; $P < 0.01$).

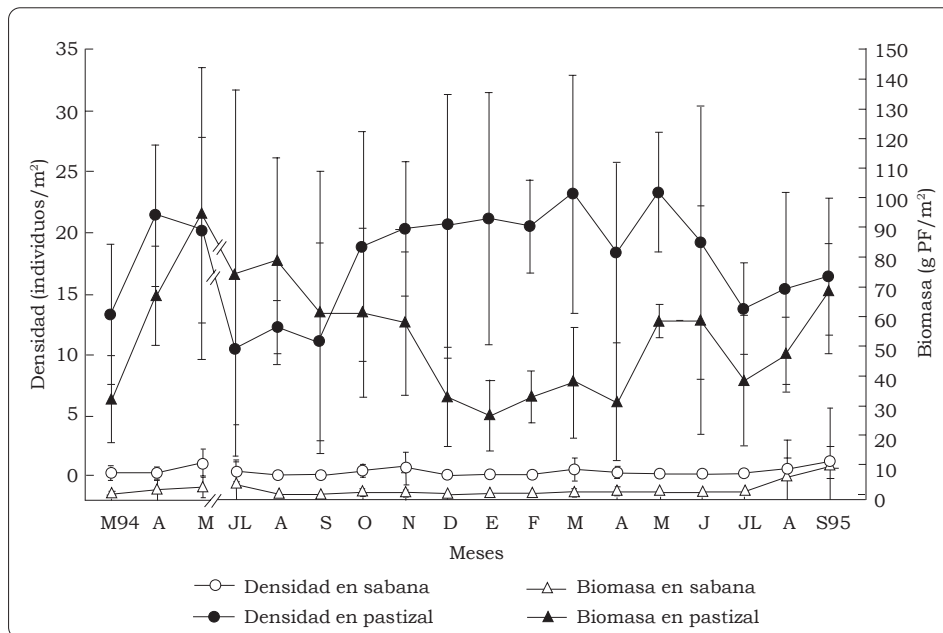


Figura 5-1. Valores de abundancia y biomasa (\pm d.t.) de *Martiodrilus carimaguensis* en la sabana nativa y en el pastizal mejorado. PF = peso fresco.

Producción de heces superficiales

La producción media de heces superficiales en el pastizal introducido fue 11 veces superior a la observada en la sabana nativa (Cuadro 5-1). El peso total de las heces recolectadas durante un año en la sabana fue de 31.3 Mg/ha, mientras que en el pastizal fue de 37.7 Mg/ha.

Tanto el promedio mensual de producción de heces frescas como la producción total (Cuadro 5-1) fueron significativamente mayores ($P < 0.01$, prueba de t) en el pastizal que en la sabana, lo que muestra las diferencias existentes en la densidad de población de *M. carimaguensis* (Figura 5-2). La producción de heces frescas disminuyó en julio de 1994 y en julio de 1995, cuando todos los individuos jóvenes habían descendido algunas decenas de centímetros para iniciar la diapausa

y sólo los adultos permanecían activos. Se observó, también, en el pastizal una correlación positiva entre el número de heces frescas sobre la superficie del suelo y la densidad de individuos en los primeros 10 cm de suelo ($r = 0.907$; $P < 0.01$).

Distribución vertical

Los datos disponibles de la distribución vertical de *M. carimaguensis* provienen sólo del pastizal, ya que su densidad en la sabana fue muy baja y no permitió establecer un patrón claro en el perfil de suelo (Figura 5-3). La población de lombrices se encontró a una profundidad promedio de 30.1 cm, con un mínimo en mayo (13.5 cm) y un máximo durante la época seca (47.6 cm). Más del 50% de la población total se localizó en los primeros 30 cm; en la época lluviosa, más del 80% de los individuos se

Cuadro 5-1. Producción media mensual de heces de *Martiodrilus carimaguensis* por m² (valores ± d.t.) en los dos sistemas estudiados (sabana y pastizal).

Condición de las heces	Sabana nativa		Pastizal mejorado	
	Epoca lluviosa	Periodo de estudio	Epoca lluviosa	Periodo de estudio
Heces secas	7.15 ± 3.5	6.38 ± 3.4	20.38 ± 7.9	17.35 ± 8.9
Heces frescas recientes	0.31 ± 0.5	0.23 ± 0.5	3.25 ± 3.8	2.48 ± 3.6
Heces frescas no recientes ^a	0.12 ± 0.2	0.09 ± 0.21	1.77 ± 2.1	1.39 ± 2.0
Total	7.58 ± 3.6	6.72 ± 3.6	25.43 ± 10.3	21.21 ± 11.9

a. Deposición fresca con la base seca.

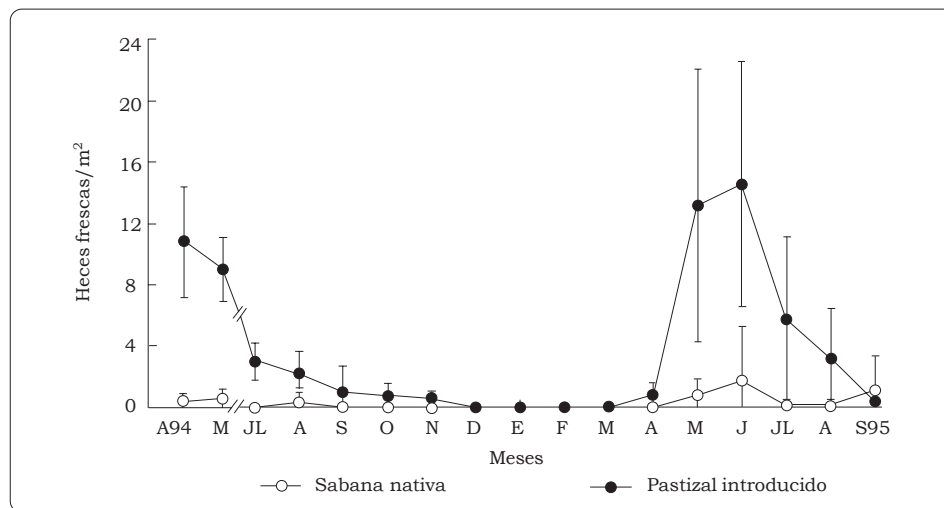


Figura 5-2. Valor medio mensual (± d.t.) de la cantidad de heces frescas de *M. carimaguensis* por m².

encontraban próximos a la superficie, donde el contenido de materia orgánica era mayor. Los capullos fueron depositados a una profundidad de 20 a 50 cm.

Adaptación a la época seca

Martiodrilus carimaguensis exhibió un comportamiento interesante que incluyó un fenómeno de diapausa verdadera, aunque con patrones diferentes entre los adultos y los individuos jóvenes. Estos últimos estuvieron activos sólo durante 4 meses, de abril a julio, de modo que iniciaron la diapausa mucho antes que los adultos: éstos, en

efecto, permanecieron activos hasta diciembre (8 meses). La inactividad comenzó cuando los individuos descendieron hasta una profundidad de 60 a 100 cm; cada uno de ellos construyó una cámara de estivación al final de su galería semipermanente, en la que se enrollaron tras vaciar su contenido intestinal y suspendieron toda actividad hasta el inicio de la siguiente época lluviosa. Generalmente, el final de la galería estaba sellado con varios tabiques elaborados con heces para impedir la pérdida de humedad del tegumento, la cual es vital para mantener una tasa mínima de respiración. El

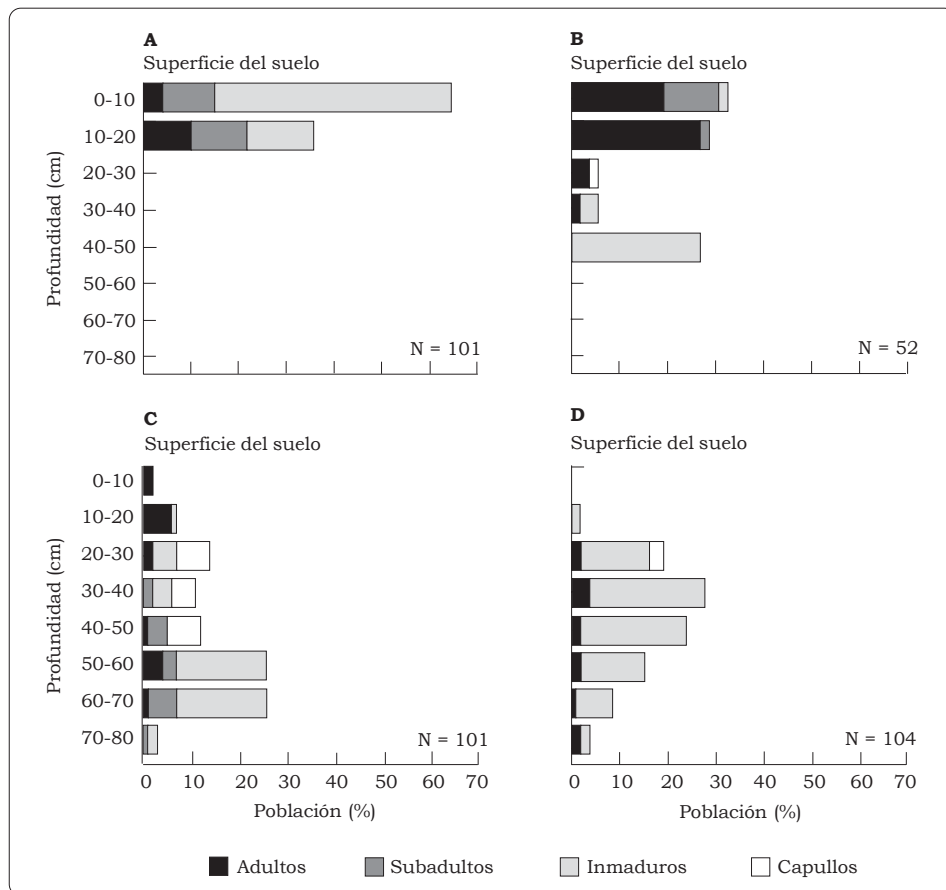


Figura 5-3. Distribución vertical de *M. carimaguensis* en el suelo del pastizal mejorado en mayo (A), julio (B), noviembre de 1994 (C) y enero de 1995 (D).

grado de actividad de las lombrices durante todo el período de estudio se muestra en la Figura 5-4. En el segundo año de muestreo hubo, al parecer, un retraso en el comienzo de la actividad, dado que la precipitación en abril de 1995 (155.7 mm) fue muy similar a la de marzo de 1994; el 60% de la población, aproximadamente, estaba activa. En mayo de 1995 toda la población había recuperado de nuevo su actividad.

Estrategia reproductora

En agosto de ese año, después de que los individuos jóvenes quedaron

inactivos, los adultos comenzaron a reproducirse y, un mes más tarde, los primeros capullos aparecieron a una profundidad de 20 a 50 cm. Los capullos recolectados en las muestras de campo, que se tomaron casi siempre en el pastizal, se cultivaron en condiciones controladas de laboratorio y se halló que su periodo de incubación máximo era de 48 días. Este tiempo de incubación se considera largo, si se compara con el de otras especies tropicales, ya que éstas están sometidas a una mínima variación ambiental a esa profundidad.

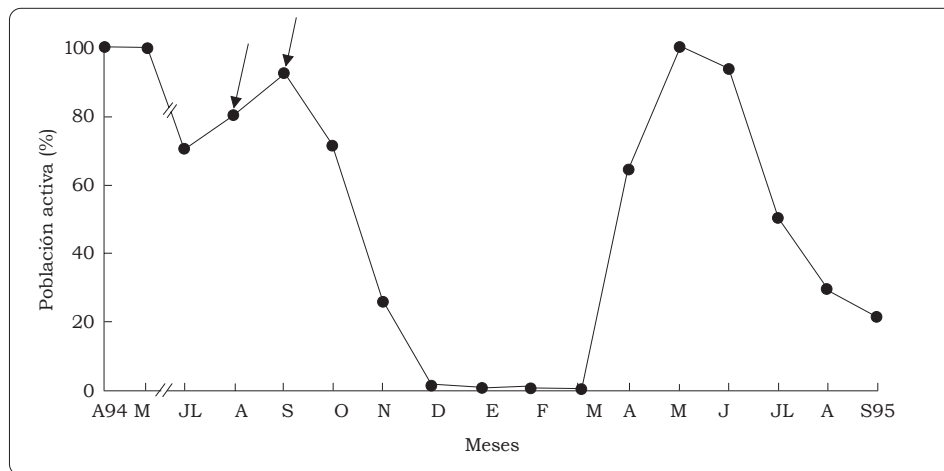


Figura 5-4. Actividad de la población total de *Martiodrilus carimaguensis* en el pastizal mejorado (las flechas indican meses en que los valores fueron subestimados).

Los capullos, que son amarillentos y adquieren un color marrón claro justo antes de la eclosión, tienen forma oval (25 x 15 mm) y un peso medio de 1804 mg. Dos individuos (densidad 1.91 ± 0.3 ; $n = 46$) de 760 mg de peso medio salieron de cada capullo y descendieron rápidamente en el suelo para entrar en diapausa.

La fecundidad (número de capullos por adulto y por año) fue baja (0.49), aunque la relación entre el peso del capullo y el del adulto fue 0.19, la más alta obtenida hasta la fecha, tanto en los ecosistemas tropicales como en los de latitudes templadas. En agosto de 1994 se observó un solo punto máximo en el número de capullos (Figura 5-5), justo después de que los individuos jóvenes descendieran a las capas profundas del suelo y los adultos iniciaran su período de reproducción.

Discusión

Hay poca información sobre la dinámica de las poblaciones de especies anécicas en lugares comparables al de Carimagua. Los

datos obtenidos por Lavelle (1978) en las sabanas de Lamto (Costa de Marfil) indican que la densidad de la especie anécica *Millsonia lamtoiana* (Omodeo y Vaillaud 1967) fluctuó entre 0.02 y 1.43 individuos/m² y la biomasa entre 0.01 y 8.43 g PF/m², valores muy similares a los obtenidos en este estudio.

Martiodrilus carimaguensis presenta una distribución espacial que es agregada y en la que hay parches de densidad alta que alternan con parches de densidad baja (Jiménez, información sin publicar). Hay pruebas serias de que los individuos de esta especie migran verticalmente cuando perciben condiciones ambientales desfavorables, de modo que el grueso de la población ha llegado ya hasta los 80 cm de profundidad antes de la entrada del verano. La capacidad que tiene esta especie de iniciar la diapausa antes del comienzo del verano y de construir galerías profundas semipermanentes es la razón de que la sequía afecte menos a sus poblaciones y de que éstas puedan mantener su densidad durante la época seca. La estivación

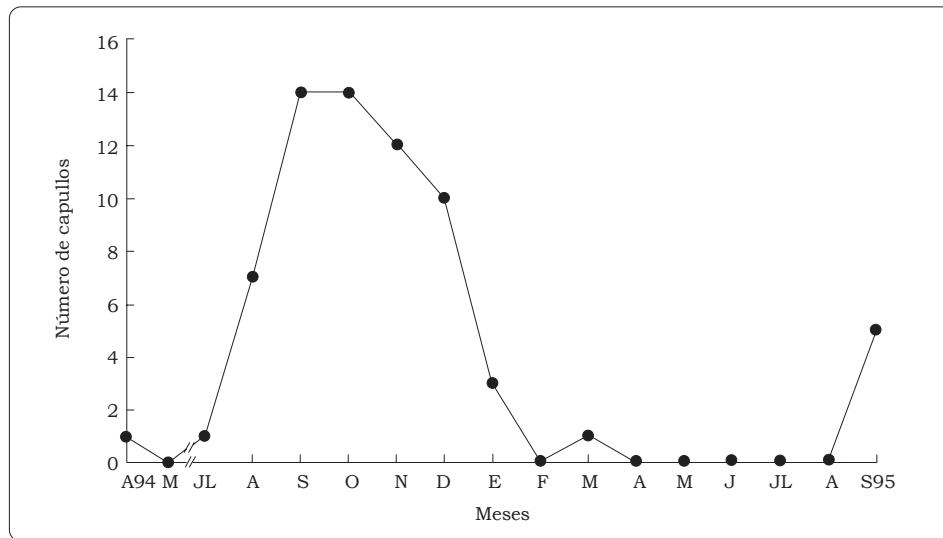


Figura 5-5. Capullos de *M. carimaguensis* obtenidos por mes en cinco muestras de 1 m² tomadas en el pastizal mejorado.

de las lombrices se ha observado en las zonas templadas (Anderson 1980; Evans y Guild 1948; Nordstrom 1975), en Africa (Madge 1969) y en Australia (Garnsey 1994), pero se estudia por primera vez (con este trabajo) en lombrices de tierra de la familia Glossoscolecidae en América del Sur.

La deposición de heces superficiales ha sido reportada por Madge (1969) y Lavelle (1978) y hay algunos informes sobre las heces producidas por lombrices de tierra en algunos agroecosistemas (Bhadauria y Ramakrishnan 1989). Watanabe y Ruaysoongnern (1984) reportaron 24.5 Mg/ha al año de heces sobre la superficie —menos que lo obtenido en Carimagua en ambos sistemas— y de 15.7 a 40 Mg/ha año en barbechos de 5 y 15 años de edad, respectivamente (Bhadauria y Ramakrishnan 1989).

Cuando el contenido de N del suelo es alto, la relación C/N se reduce en él y, cuando esto ocurre, la densidad de las poblaciones de lombrices de tierra disminuye (Kale y

Krishnamoorthy 1981). Ahora bien, los pastizales de Carimagua introducen también C al suelo (Fisher et al. 1994), de modo que la relación C/N es aquí más alta y, por consiguiente, puede relacionarse con un aumento de la densidad poblacional de las lombrices. La relación C/N es 25 en las sabanas, tres veces más que en los suelos de latitudes templadas: en los pastizales del trópico, con leguminosas y sin ellas, es 30 y 35, respectivamente (Fisher, com. pers.). Es necesario que haya más estudios enfocados hacia el papel de la actividad de las lombrices en el ciclo del C y de los nutrientes.

Los pastizales mantienen poblaciones de lombrices de tierra de densidad y biomasa altas (Lee 1985; Syers y Springett 1983). La composición de la hojarasca es el primer factor que determina esta característica (Cuendet 1984; Mishra y Ramakrishnan 1988). Esta diferencia en calidad de la hojarasca y la gran cantidad de deposiciones del ganado, que son rápidamente

incorporadas en el suelo por esta especie de lombriz y por algunos escarabajos, serían los factores responsables del incremento de la actividad de *M. carimaguensis* en los pastizales mejorados.

Hay que tener en cuenta el comportamiento anécico de *M. carimaguensis*, que es de gran importancia en relación con el ciclo del C y de otros nutrientes. El pastizal que contiene una leguminosa necesita el nitrógeno suministrado por ésta. Se ha observado también que las raíces de la gramínea y de la leguminosa colonizan las heces situadas en el interior de las galerías y que una lombriz oligohúmica pequeña, de la familia Ocnerodrilidae, se alimenta de estas heces (Jiménez et al. 1994). No hay datos, hasta la fecha, sobre las interrelaciones que hay entre las lombrices, las heces depositadas en sus galerías y las raíces que se aproximan a a estas heces en el perfil del suelo; tampoco los hay sobre el papel de las lombrices en el ciclo del C y de los nutrientes, en los pastizales en que se asocian gramíneas y leguminosas. Los autores creen que estos estudios serán muy relevantes si pueden demostrar que *M. carimaguensis* es responsable, en parte, del crecimiento de estas raíces y que estaría contribuyendo, por tanto, a la acumulación de C en el suelo.

Aunque en la sabana nativa es baja la densidad de esta especie y pocas las heces frescas halladas en su superficie, el peso total de las heces recolectadas en ella durante un año no difiere mucho del obtenido en un pastizal mejorado. Es posible que, en este último sistema, la intensa actividad de las lombrices se traduzca en una reingestión de sus propias heces después de que éstas

han experimentado una incubación microbiana (Swift et al. 1979).

Finalmente, los pastizales introducidos presentan una fuerte actividad macrobiológica y microbiológica que mejora sus propiedades físicas y químicas, es decir, los parámetros de calidad del suelo. En estudios desarrollados recientemente en Carimagua, se ha considerado la posibilidad de manejar los agroecosistemas de manera que las áreas donde la actividad de las lombrices es intensa, o sea, los pastizales introducidos, se sitúen adyacentes a los cultivos anuales para facilitar la difusión de poblaciones de lombrices hacia ellos con el fin de que los colonicen. Lavelle et al. (1994) han logrado avanzar en la comprensión de las actividades de la fauna del suelo local y en el uso potencial de las especies nativas en los agroecosistemas tropicales; conviene ahora sugerir que se hagan más estudios para considerar la influencia de dicha actividad biológica en las propiedades físicas y químicas del suelo.

Agradecimientos

Este trabajo fue sostenido por una subvención para investigación del proyecto Macrofauna (STD3, programa de la UE), por la cual estamos profundamente agradecidos. Queremos agradecer también al CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical), especialmente al antiguo Programa de Trópico Bajo, por su apoyo humano y técnico y por las discusiones científicas surgidas de este estudio. Nuestro más profundo agradecimiento para la gente de Carimagua y, especialmente, para los operarios de campo por su inestimable ayuda.

Referencias

- Anderson C. 1980. The influence of climatic conditions on activity and vertical distribution of earthworms in a Danish arable soil. *K Vet-Landbohojsk. Arsskrift* 57-68.
- Bhadauria T; Ramakrishnan PS. 1989. Earthworm population dynamics and contribution to nutrient cycling during cropping and fallow phases of shifting agriculture (Jhum) in North-east India. *J Appl Ecol* 26:505-520.
- Bohlen PJ; Edwards WM; Edwards CA. 1995. Earthworm community structure and diversity in experimental agricultural watersheds in Northeastern Ohio. *Plant Soil* 170:233-239.
- Bouché M. 1972. *Lombriciens de France. Ecologie et Systematique*. I.N.R.A., Paris. 671 p.
- Cuendet G. 1984. A comparative study of the earthworm population of four different woodland types in Wytham woods, Oxford. *Pedobiologia* 26:421-439.
- Dash MC; Patra UC. 1977. Density, biomass and energy budget of a tropical earthworm population from a grassland site in Orissa, India. *Rev Ecol Biol Sol* 14:461-471.
- Decaëns T; Lavelle P; Jiménez JJ; Escobar G; Rippstein G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *Eur J Soil Biol* 30(4):157-168.
- Evans AC; Guild WJ. 1948. Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. IV. On the life cycles of some British Lumbricidae. *Ann Appl Biol* 35(4):473-493.
- 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.
- Garnsey RB. 1994. Seasonal activity and aestivation of Lumbricid earthworms in the Midlands of Tasmania. *Aust J Soil Res* 32:1355-1367.
- 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. En: Lavelle P, ed. *Conservation of soil fertility in low-input agricultural systems of the humid tropics by manipulating earthworm communities (Macrofauna Project, STD2 EC)*. p 52-61.
- Jiménez JJ; Moreno AG. *Martiodrilus carimaguensis* sp. nov. (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una nueva especie de lombriz de tierra para Colombia. *Megadrilogica*. (En revisión.)
- Kale RD; Krishnamoorthy RV. 1981. What affects the abundance and diversity of earthworms in soils? *Proc Indian Acad Sci* 90(1):117-121.
- Lavelle P. 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Tesis (Doctorado). Paris VI. Publ. Lab. Zool. ENS 12, Paris. 301 p.
- Lavelle P. 1981. Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecol* 2(2):117-133.
- Lavelle P. 1983. The soil fauna of tropical savannas. II. The earthworms. En: Bourlière F, ed. *Tropical savannas*. Elsevier Scientific Publishing Company, Paises Bajos. p 485-504.
- Lavelle P; Barois I; Cruz I; Fragoso C; Hernández A; Pineda A; Rangel P. 1987. Adaptive strategies of *P. corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a peregrine geophagous earthworm of the humid tropics. *Biol Fertil Soils* 5:188-194.

- Lavelle P; Dangerfield M; Fragoso C; Eschenbrenner V; López-Hernández D; Pashanasi B; Brussard L. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. En: Woomer PL; Swift MJ, eds. The biological management of tropical soil fertility. John Wiley & Sons, Chichester, Reino Unido. p 137-169.
- Lavelle P; Pashanasi B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia* 33:283-291.
- Lee K. 1985. Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press, Nueva York. 411 p.
- Madge DS. 1969. Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia* 9:188-214.
- Mishra KC; Ramakrishnan PS. 1988. Earthworm population dynamics in different jhum fallows developed after slash and burn agriculture in north-eastern India. *Proc Indian Acad Sci* 97(4):309-318.
- Nordström S. 1975. Seasonal activity of lumbricids in Southern Sweden. *Oikos* 26:307-315.
- Omodeo P; Vaillaud M. 1967. Les oligochètes de la Savanna de Gpakobo en Côte d'Ivoire. *Bull IFAN* 29 Sér A 3:925-944.
- Rao IM; Zeigler RS; Vera R; Sakarung S. 1993. Selection and breeding for acid-soil tolerance in crops: upland rice and tropical forages as case studies. *Bioscience* 43:454-465.
- Sahu SK; Mishra SK; Senapati BK. 1988. Population biology and reproductive strategie of *Dichogaster bolauii* (Oligochaeta: Octochaetidae) in two tropical agroecosystems. *Proc Indian Acad Sci* 97(3):239-250.
- Senapati BK. 1980. Aspects of ecophysiological studies on tropical earthworms (distribution, population dynamics, production, energetics and their role in the decomposition process). Tesis (Ph.D.). Sambalpur University, India. 154 p.
- Swift MJ; Heal OW; Anderson JM. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems: Studies in ecology, Vol. 5. Blackwell, Oxford. 372 p.
- Syers JK; Springett JA. 1983. Earthworm ecology in grassland soils. En: Satchell JE, ed. *Earthworm ecology*. Chapman and Hall, Londres. p 67-84.
- Watanabe H; Ruaysoongnern S. 1984. Cast production by the megascolecid earthworm *Pheretima* sp. in North-eastern Thailand. *Pedobiologia* 26:37-44.

CAPÍTULO 6

Estrategias Reproductoras de Tres Especies de Lombrices Nativas de las Sabanas de Carimagua (Colombia)¹

J. J. Jiménez*, A. G. Moreno* y P. Lavelle**

Resumen

Este trabajo presenta información sobre la biología de la reproducción de tres especies de lombrices de tierra de la familia Glossoscolecidae, que son nativas de los Llanos Orientales de Colombia. La dinámica estacional de la reproducción varió entre las especies estudiadas que presentaban uno o dos periodos de reproducción por año. Las lombrices depositaban los capullos a diferentes profundidades, siendo la máxima 50 cm. La relación entre el peso del capullo y el del adulto fue la misma (un 6%) en dos especies de lombrices endógeas, mientras que la relación observada en una especie anécica (alrededor de 16%) ha sido la más alta obtenida hasta la fecha para cualquier lombriz del trópico o de las zonas templadas.

Palabras clave: capullo, ciclos de vida, distribución vertical,

1. Publicado en *Pedobiología* 43, p 851-858, por Jiménez et al. Copyright © 1999 de Urban & Fischer Verlag. Impreso con permiso de la casa editorial.

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

** Laboratoire d'Ecologie et Biologie des Sols Tropicaux, IRD (ex-ORSTOM), 32 Av. Henri Varagnat, F-93143 Bondy Cedex, Francia.

estrategias reproductoras,
lombrices

Introducción

Los estudios realizados sobre diferentes aspectos de las estrategias reproductoras de las lombrices de tierra son los siguientes:

Stephenson (1930), Walsh (1936), Evans y Guild (1948), Gerard (1967), Satchell (1967), Bouché (1972), Reynolds (1973), Nowak (1975), Phillipson y Bolton (1977), Lavelle (1971, 1978, 1979), Senapati (1980) y Garnsey (1994), entre otros.

Bouché (1977) y Lavelle (1977) establecieron una relación muy estrecha entre las estrategias reproductoras y las categorías ecológicas de las lombrices. Las epígeas, que se alimentan y viven en la hojarasca, sobreviven generalmente al estrés ambiental porque producen capullos. Las endógeas, que viven en el suelo y se alimentan de él, presentan una forma de resistencia llamada quiescencia durante las condiciones ambientales desfavorables y entran rápidamente en la fase reproductora cuando éstas son favorables. Finalmente, las anécicas, que viven en el suelo pero se alimentan en la superficie, emplean dos mecanismos para evitar la mortalidad de la

población: la diapausa, que puede ser diferente para los adultos y los individuos juveniles, y los capullos, que aparecen al final de la época lluviosa (Jiménez et al. 1998a).

Son relativamente escasos actualmente los conocimientos básicos sobre la biología y la ecología de las lombrices de tierra de la región neotropical del planeta, porque se han emprendido muy pocos estudios sobre este tema. Németh (1981) estudió la fauna de lombrices de la selva tropical de Venezuela, Fragoso (1993) la de ambientes naturales y perturbados del sur de México, Feijoo (sin publicar) la de las laderas del departamento de Cauca en Colombia, y Muñoz-Pedrerros (1997) la de Chile.

En un artículo previo (Jiménez et al. 1998a) se dan algunos datos sobre la estrategia reproductora de *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno (en revisión). En este trabajo se presentan, más detalladamente, el ciclo de vida y la dinámica reproductora de tres especies nativas de los Llanos Orientales de Colombia, *Andiodrilus* sp., *Glossodrilus* sp. y *M. carimaguensis*.

Materiales y Métodos

Sitio del estudio

El sitio del estudio se halla en las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia, en la estación de investigación Carimagua. El valor medio anual de la precipitación y de la temperatura es 2280 mm y 26 °C, respectivamente, y la época seca se extiende de diciembre a marzo. Los suelos son Oxisoles caracterizados por su alta acidez [pH (H₂O) 4.5], saturación de Al > 90%, y un contenido bajo de los cationes

intercambiables Ca, Mg y K. Se evaluaron dos sistemas de uso de la tierra que presentan fuertes contrastes: la sabana nativa herbácea y el pastizal mejorado en que se sembró una asociación de gramínea y leguminosa (*Brachiaria decumbens* cv. Basilisk y *Pueraria phaseoloides* CIAT 9900). La carga animal de este sistema era de 1 animal/ha en la época seca y de 2 animales/ha en la época lluviosa; ningún tipo de manejo se empleó en el primer sistema.

Muestreo de lombrices

El diseño experimental se basa en un muestreo estratificado al azar. En ambos sistemas de manejo se delimitó un área de 90 x 90 m, que se dividió en cuadrículas regulares de 10 x 10 m. Durante 17 meses (desde abril de 1994 hasta septiembre de 1995, excepto en junio de 1994) se emplearon dos métodos físicos de extracción de lombrices: la extracción manual de cinco muestras de suelo de 1 x 1 x 0.5 m cada mes, y el lavado y tamizado de 10 muestras de suelo de 20 x 20 x 20 cm cada mes (según Lavelle 1978). Los monolitos fueron divididos en capas de 10 cm de grosor para determinar el patrón de distribución vertical de las lombrices, y todos los capullos recolectados en cada capa fueron lavados en agua y llevados al laboratorio. Los detalles del muestreo pueden consultarse en Lavelle (1978) y Jiménez et al. (1998a, 1998b).

Incubación de los capullos

Los capullos obtenidos en las muestras de campo se pesaron y se colocaron en placas de Petri sobre papel de filtro húmedo. Los cultivos se rehumedecían todos los días y se pesaban los individuos que salían al

hacer eclosión los capullos. La temperatura del laboratorio se mantuvo constante entre 26 y 28 °C.

Resultados

La cópula nunca pudo observarse porque ocurre, probablemente, durante la noche, tiempo en que no era posible salir de la estación experimental. Se evaluó, por tanto, mediante métodos indirectos.

Capullos: morfología, tamaño y período de incubación

Los capullos producidos por *Glossodrilus* sp. eran blanquecinos y esféricos (Cuadro 6-1) y tenían un extremo puntiagudo y extendido. Su tamaño medio era de 3.0 x 2.2 mm y su peso fresco *in vivo* de 6.2 mg. Ninguno de los 79 capullos recolectados en el campo pudo eclosionar bajo condiciones controladas de laboratorio, por lo que el período de incubación y el número y el peso de los individuos recién salidos de ellos no han podido determinarse para esta especie.

Los capullos de *Andiodrilus* sp. eran también esféricos, blanquecinos y algo translúcidos; su diámetro medio era de 5 mm y su peso fresco 78.9 mg. Un solo cigoto podía observarse a través de cada capullo, el cual tenía un periodo de incubación medio de 13 días y un peso fresco de 55.7 mg al momento de la eclosión. Aproximadamente, el 50% del número total de capullos recolectados no eclosionó en el laboratorio. El 71% del peso total de un capullo correspondía al peso de la lombriz.

El capullo de *M. carimaguensis* era amarillento, oval y de gran tamaño (23.6 x 14 mm) y su peso medio alcanzó los 1,808 mg. De cada capullo salían dos embriones (sólo un capullo arrojó un solo embrión) cuyo peso medio era de 760 mg (Figura 6-1). El período medio de incubación en esta especie, contando todos los capullos, fue de 23.5 días; en cada capullo, el 80% del peso era aportado por los embriones. La tasa de eclosión de capullos en el laboratorio fue de 73.9%.

Cuadro 6-1. Principales características biológicas de los capullos de tres especies de lombrices de tierra de Carimagua^a.

Características	<i>Glossodrilus</i> n. sp.	<i>Andiodrilus</i> n. sp.	<i>Martiodrilus carimaguensis</i>
Capullos estudiados	79	88	46
Morfología	Esférico	Esférico	Oval
Tamaño (mm)	3.0x2.2	6	23.6x14
Peso fresco <i>in vivo</i> (mg)	6.2 ± 1.4 (4.6-8.1)	78.9 ± 22.2 (30-130)	1808 ± 414.5 (890-3020)
Periodo de incubación (días)	—	12.8 ± 6.3 (1-28)	23.3 ± 12.9 (1-48)
Individuos por capullo	—	1.02 ± 0.15	1.91 ± 0.29
Peso de individuos al eclosionar capullo (mg)	5 ^b	55.7 ± 22.9 (20-120)	760 ± 219.4 (270-1760)
Peso adulto/peso capullo (%)	80.6	71	79.7
Tasa de eclosión en lab. (%)	0	48.3	73.9

a. Medias ± desviación típica (mínimo y máximo entre paréntesis). — = No fue determinado.

b. Datos de individuos hallados en el campo.

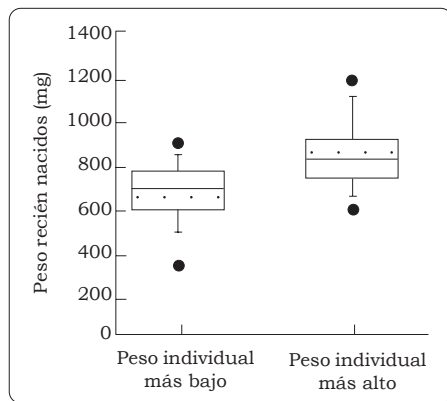


Figura 6-1. Gráfica encajada (box-plot) del peso de los individuos recién nacidos de *Martiodrilus carimaguensis* en la que aparecen la media (línea punteada) y los percentiles 5% y 95%.

Dinámica estacional

La producción de capullos en Carimagua indicó que las lombrices tendían a producirlos tanto al comienzo como al final de la época lluviosa, cuando las fluctuaciones de la humedad del suelo eran altas. *Glossodrilus* sp. y *M. carimaguensis* presentaron un solo periodo de reproducción anual, mientras que *Andiodrilus* sp. exhibió una dinámica estacional bimodal (Figura 6-2).

Glossodrilus sp. puso sus capullos al final del periodo de lluvias. En octubre de 1994 se encontraron los primeros capullos en la parcela de sabana y su número máximo se registró en enero de 1995, cuando toda la población, principalmente los inmaduros, estaba inactiva. En el pastizal, en cambio, los primeros capullos se encontraron en septiembre de 1994 y llegaron a un máximo en febrero de 1995. La mayoría de los capullos eclosionan al inicio de la época lluviosa. Esto explica la presencia de los picos máximos en la curva de aparición de capullos, que se observaron durante los meses de verano.

Los capullos de *Andiodrilus* sp. se encontraron en dos periodos diferentes durante la temporada de lluvias. En la sabana se recolectaron capullos principalmente al comienzo y en la mitad de la época húmeda. Durante el segundo año de estudio aparecieron dos picos (en la curva de abundancia) en los mismos meses, aunque el número de capullos registrado fue más bajo que el del primer año. En el pastizal se encontraron más capullos que en la sabana. Los picos máximos de la curva se observaron en mayo y octubre de 1994, y en mayo-junio y agosto del segundo año.

Martiodrilus carimaguensis depositó sus capullos al final de la época húmeda y el número máximo de éstos se registró en septiembre-octubre. En el siguiente año se encontraron capullos en marzo, lo que prueba que algunos de ellos no eclosionan hasta la siguiente temporada de lluvias.

Distribución vertical

A partir del número total de capullos recolectados en cada capa se ha calculado la profundidad media a la que éstos fueron depositados (Figura 6-3). Las especies *Andiodrilus* sp. y *Glossodrilus* sp. se encuentran cerca de la superficie del suelo, de modo que la mayoría de sus capullos se hallaban en los primeros 20 cm del perfil. La profundidad media a la que *Glossodrilus* sp. depositó los capullos en la sabana y en el pastizal fue de 8.8 cm y de 12.4 cm, respectivamente. Estos datos se basan en el número de capullos obtenidos por el método de lavado y tamizado. Algunos capullos se encontraron por debajo de los 20 cm de profundidad en las muestras de 1 m², lo que hizo necesaria una corrección en el porcentaje de capullos encontrados.

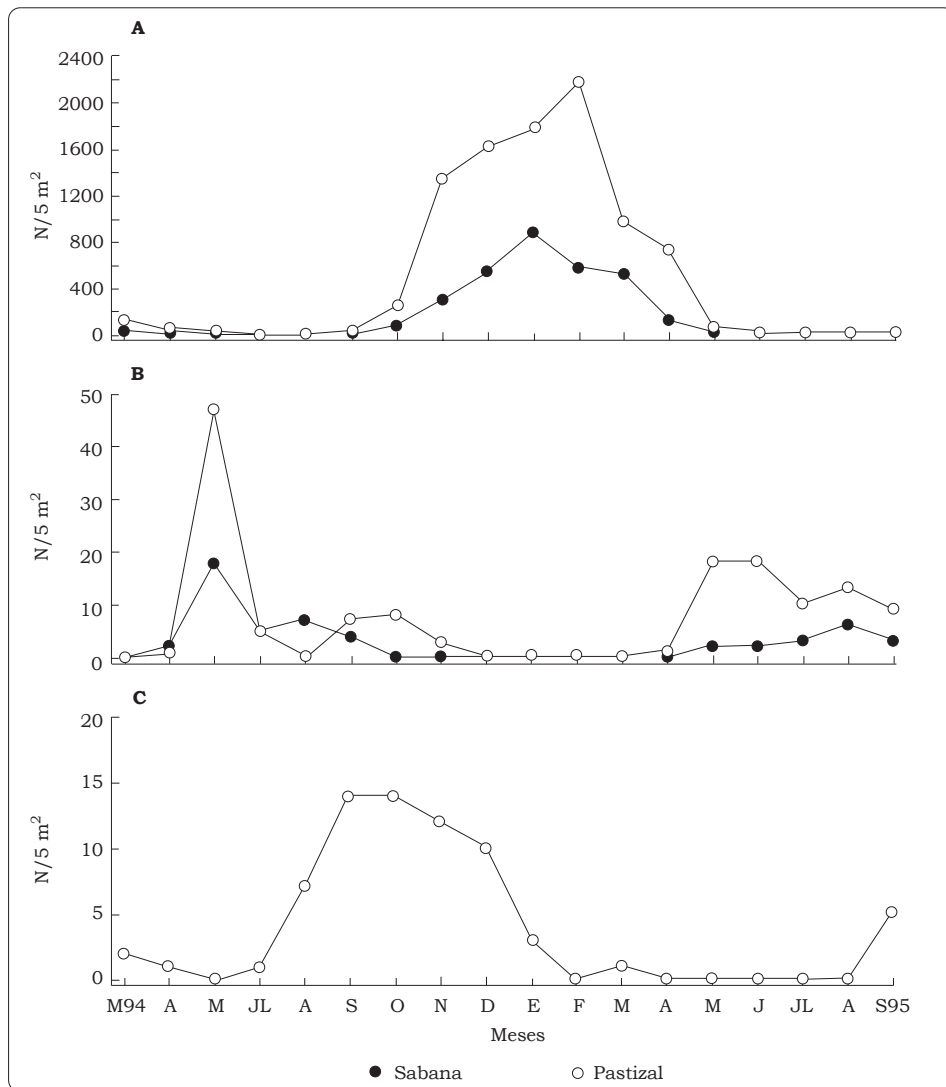


Figura 6-2. Número medio (N) de capullos recolectados cada mes en un área determinada (m^2), en ambos sistemas de uso de la tierra, que pertenecían a las especies (A) *Glossodrilus* sp. (método de lavado y tamizado), (B) *Andiodrilus* sp. (muestreo manual) y (C) *M. carimaguensis* (muestreo manual, sólo en el pastizal).

La distribución vertical de los capullos de *M. carimaguensis* se determinó solamente en el pastizal, ya que se encontró un solo capullo en el estrato de 20-30 cm de la sabana, en julio de 1994. Los capullos del pastizal se hallaron a una profundidad media de 26 cm, siendo la máxima 50 cm.

Tamaño del capullo vs. tamaño del adulto

Cuanto mayor es el adulto, mayor es el capullo que forma (Figura 6-4); sin embargo, la relación entre estas dos variables (peso del adulto y peso del capullo) fue la misma en dos especies, *Andiodrilus* sp. y

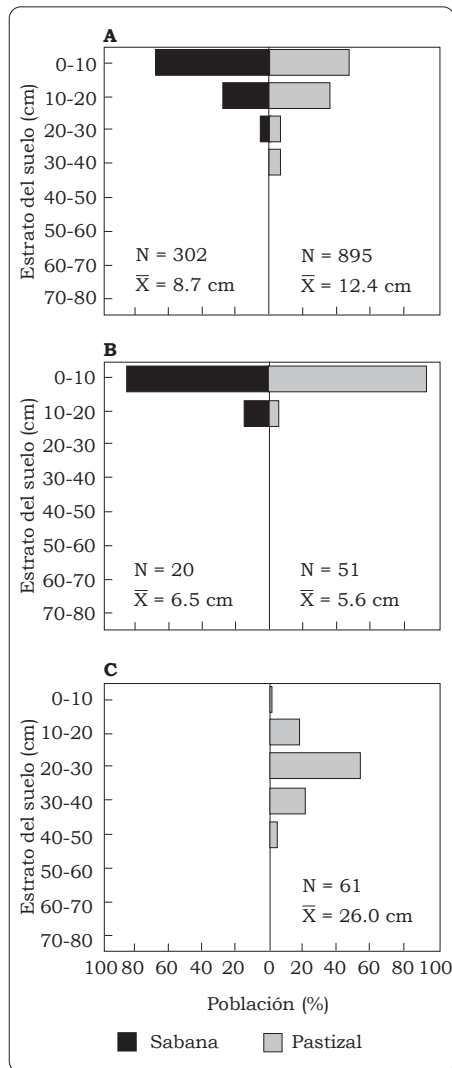


Figura 6-3. Distribución vertical media anual de capullos en la sabana y en el pastizal, de lombrices de las especies (A) *Glossodrilus* sp. (lavado y tamizado), (B) *Andiodrilus* sp. (muestreo manual), y (C) *M. carimaguensis* (muestreo manual, sólo en el pastizal).

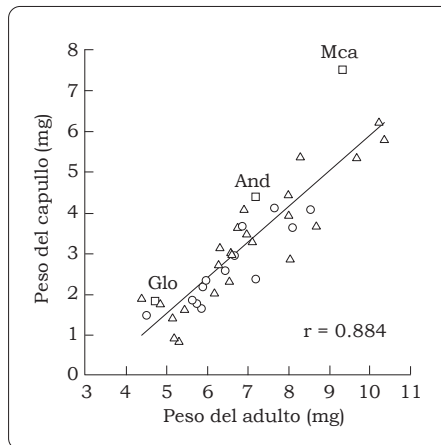


Figura 6-4. Relación entre el peso fresco (escala logarítmica) de los capullos y los adultos de 38 especies de lombrices de tierra de la zona intertropical (Δ) y de las zonas templadas (O), y también de tres especies de Carimagua (\square) ($P < 0.01$). Los datos fueron tomados de Lavelle (1981) y de Barois et al. (1996). (Glo = *Glossodrilus* sp.; And = *Andiodrilus*; Mca = *M. carimaguensis*.)

Glossodrilus sp., cuyos adultos tenían tamaños diferentes. En *M. carimaguensis*, el 16% del peso del adulto se invirtió en la formación del capullo (Cuadro 6-2).

Fecundidad

La fecundidad de las especies de lombrices de tierra se ha establecido a partir de los datos de campo obtenidos entre julio de 1994 y junio de 1995. Fue necesario emplear un factor de corrección con el fin de recalcular la densidad de la población de adultos de *Glossodrilus* sp., ya que el 50% de esa población,

Cuadro 6-2. Fracción del peso del adulto invertido en la formación del capullo de tres especies de lombrices de tierra.

Especie	Peso del adulto, PA (mg)	Peso del capullo, PC (mg)	PC/PA (%)
<i>Glossodrilus</i> n. sp.	110.6 (n = 32)	6.2 (n = 60)	6.2
<i>Andiodrilus</i> n. sp.	1340 (n = 26)	78.9 (n = 88)	5.9
<i>M. carimaguensis</i>	11,240 (n = 29)	1808 (n = 46)	16.1

aproximadamente, no pudo recogerse de los monolitos de 1 m² cuando se hizo el muestreo manual (Jiménez, información sin publicar). La fecundidad más alta, es decir, el mayor número de capullos producidos por un adulto en un año se registró en *Glossodrilus* sp. Esta especie produjo 9.9 y 13 capullos/adulto al año en la sabana y en el pastizal, respectivamente. *Andiodrilus* sp. y *M. carimaguensis* presentaron valores más bajos: para la primera especie se calcularon 0.61 y 0.50 capullos/adulto al año en la sabana y en el pastizal, respectivamente, y para *M. carimaguensis* 0.25 en el pastizal; de hecho, este valor era 0.49, o sea, el producto de 0.25 por 1.91 individuos que contenía cada capullo.

Discusión

Los factores que afectan la actividad reproductora de las lombrices de tierra son la temperatura y la humedad del suelo (Evans y Guild 1948). Michalis y Panidis (1993) concluyeron que ambos factores regulan el patrón reproductor de *Octodrilus complanatus* (Dugés) y Reinecke y Kriel (1980) realizaron observaciones similares en la lombriz *Eisenia fetida*. En Carimagua, las fuertes variaciones climáticas estacionales restringen la postura de capullos a sólo 8 meses del año, ya que en el resto del año la comunidad de lombrices está inactiva. Se encontraron en este estudio dos estrategias diferentes y generales: la deposición continua de *Andiodrilus* sp. y la deposición al final de la época lluviosa seguida de diapausa de los adultos (en *M. carimaguensis*) o de muerte de los adultos (en *Glossodrilus* sp.).

El tamaño del capullo no se relaciona siempre con el del adulto

(Edwards y Bohlen 1996). Sin embargo, Lavelle (1981) encontró una clara correlación positiva entre el tamaño de los adultos y el de los capullos que éstos forman, en varias especies tropicales y de latitudes templadas. La fuerte inversión de *M. carimaguensis* en su reproducción puede ser el resultado de una estrategia adaptativa más compleja. El valor obtenido para esta especie ha sido el más alto hasta la fecha, lo que explica su posición en la Figura 6-4: el punto más alejado de la recta principal de regresión.

La mayoría de los capullos que no eclosionaron presentaron una infección fungosa en su superficie. Esta afección pudo ser la causa de los valores bajos de eclosión obtenidos en condiciones de laboratorio, aunque no es posible asegurarlo: bien pudieron ser estos hongos el resultado de la inviabilidad del capullo, como lo mencionó Senapati (1980) estudiando las lombrices de tierra de la India.

Existe una relación entre el número de capullos producidos y su localización en el suelo (Satchell 1967). Este autor concluye que las especies de lombrices que viven en ambientes que propician una mortalidad elevada de sus individuos presentan una tasa mayor de producción de capullos. Pues bien, *Glossodrilus* sp. fue la especie que produjo, en este estudio, la mayor cantidad de capullos, y éstos se hallaban, principalmente, en los primeros 10 cm del perfil del suelo. Muchos de estos capullos no eclosionarán y morirán, es decir, la especie presenta una estrategia *r* típica (Pianka 1970). Por el contrario, *M. carimaguensis* es una especie que aplica la estrategia *K*, es decir, produce mucho menos capullos y es capaz de descender hasta capas profundas del suelo para pasar por una diapausa.

Agradecimientos

Este estudio formó parte del proyecto Macrofauna STD-3 de la Comunidad Europea y del antiguo Programa de Trópico Bajo del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), situado en Cali, Colombia. El primer autor expresa su más profundo agradecimiento a T. Decaëns por su ayuda en el trabajo de campo y por los comentarios que emitió relacionados con este estudio.

Referencias

- Barois I; Ángeles A; Blanchart E; Brossard M; Fragoso C; Jiménez JJ; Martínez MA; Moreno AG; Lattaud C; Lavelle P; Rossi J-P; Senapati BK; Giri S; Tondoh J. 1996. Ecology of species with large environmental tolerance and/or extended distributions. En: Lavelle P, ed. Conservation of soil fertility in low-input agricultural systems of the humid tropics by manipulating earthworm communities. Informe final del proyecto Macrofauna.
- Bouché MB. 1972. Lombriciens de France. Ecologie et systematique. INRA Publ. 72-2, Paris. 671 p.
- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. Ecol Bull 25: 122-132.
- Edwards CA; Bohlen PJ. 1996. Biology and ecology of earthworms. 3a. ed. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido. 426 p.
- Evans AC; Guild WJ McL. 1948. Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. IV: On the life cycles of some British Lumbricidae. Ann Appl Biol 35:471-484.
- Fragoso C. 1993. Les peuplements de vers de terre dans l'est et sud-est du Mexique. Tesis (Doctorado). Université Paris VI. 228 p + anexos.
- Garnsey RB. 1994. Seasonal activity and aestivation of lumbricid earthworms in the Midlands of Tasmania. Aust J Soil Res 32:1355-1367.
- Gerard BM. 1967. Factors affecting earthworms in pastures. J Anim Ecol 36:235-252.
- Jiménez JJ; Moreno AG. *Martiodrilus carmaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una nueva especie de lombriz de tierra para Colombia. Megadriologica. (En revisión.)
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a native species from the well-drained savannas of Colombia. Appl Soil Eco 9(1-3):153-160.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998. Earthworm communities in native savannas and man-made pastures of the eastern plains of Colombia. Biol Fertil Soils 28:101-110.
- Lavelle P. 1971. Recherches ecologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): production annuelle d'un ver de terre *Millsonia anomala*, Omodeo. Terre Vie 2-71:240-254.
- Lavelle P. 1977. Bilan energetique des populations naturelles du ver de terre geophage *Millsonia anomala* (Oligochetae-Acanthodrilidae) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Geo Eco Trop 1(2):149-157.
- Lavelle P. 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Tesis (Doctorado). Paris VI. Publ Lab Zool ENS. 12. 301 p.
- Lavelle P. 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. 1981. Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecol* 2(2):117-133.
- Michalis K; Panidis S. 1993. Seasonal variation in the reproductive activity of *Octodrilus complanatus* (Oligochaeta, Lumbricidae). *Eur J Soil Biol* 29(3-4):161-166.
- Muñoz-Pedrerros A; Ruiz E; Poblete C; Santelices M. 1997. Aspectos de la biología reproductiva de lumbricidos silvestres (Oligochaeta: Lumbricidae) en el sur de Chile. *Rev Chil Hist Nat* 70:101-108.
- Németh A. 1981. Estudio ecológico preliminar de las lombrices de tierra (Oligochaeta) en ecosistemas de bosque húmedo tropical en San Carlos de Río Negro, Territorio Federal Amazonas. Tesis. Universidad Central de Venezuela. 92 p.
- Nowak E. 1975. Population density of earthworms and some elements of their production in several grassland environments. *Ekol Pol* 23:459-491.
- Phillipson J; Bolton PJ. 1977. Growth and cocoon production by *Allolobophora rosea* (Oligochaeta: Lumbricidae). *Pedobiologia* 17:70-82.
- Pianka ER. 1970. On r- and K-selection. *Am Nat* 104:592-597.
- Reinecke AJ; Kriel JR. 1980. Influence of temperature on the reproduction of the earthworm *Eisenia fetida* (Oligochaeta). *S Afr J Zool* 16(2):96-100.
- Reynolds JW. 1973. Earthworm (Annelida: Oligochaeta) ecology and systematics. En: Dindal D, ed. *Proceedings 1st Soil Microcommunities Conference. Primera Reunión de Microcomunidades del Suelo, Siracusa, N.Y. octubre 1971.* p 95-120.
- Satchell JE. 1967. Lumbricidae. En: Burges A; Raw F, eds. *Soil biology.* Academic Press, Londres. p 259-322.
- Senapati BK. 1980. Aspects of ecophysiological studies on tropical earthworms. Distribution, population dynamics, production, energetics and their role in the decomposition process. Tesis (Ph.D.). Sambalpur University, India. 154 p.
- Stephenson J. 1930. *The Oligochaeta.* Oxford, Clarendon Press.
- Walsh AS. 1936. *Lumbricus* lore. *Turttox News* 14:57-60.

CAPÍTULO 7

Distribución Vertical de las Lombrices de Tierra en los Suelos de los “Llanos” de Colombia Cubiertos por Especies Forrajeras¹

J. J. Jiménez* y T. Decaëns**

Resumen

Durante 17 meses se estudió la distribución vertical de las lombrices de tierra nativas en las sabanas naturales y en las perturbadas cuyos suelos son Oxisoles de los Llanos Orientales de Colombia; el estudio se hizo en una sabana y en un pastizal de gramínea y leguminosa que había sido pastoreado durante 17 años. Se encontraron diferentes patrones de estratificación vertical en todas las especies evaluadas, y se observó una fuerte migración de las poblaciones hacia los estratos más profundos del suelo durante la época seca. Aunque las especies más grandes se encontraron a mayor profundidad, la correlación entre el tamaño de la lombriz y la profundidad media a la que ésta se encontraba no fue significativa ($P > 0.05$). Los hábitos de vida y las estrategias adaptativas de la especie más pequeña encontrada en los dos sistemas de manejo estudiados, *Ocnerodrilidae* n. sp., contribuyeron

a estos resultados. Esta especie endógena está relacionada con las acumulaciones orgánicas producidas por una especie anécica y deberá valorarse, en futuros estudios, respecto al papel que desempeña en el funcionamiento del ecosistema. Los individuos adultos de la especie anécica se localizaron a una profundidad mayor que los inmaduros ($P < 0.01$). Hubo un efecto importante de la humedad del suelo en la distribución vertical de las lombrices, aunque las diferencias encontradas en este parámetro entre los inmaduros y los adultos de la especie anécica *Martiodrilus carimaguensis* son también, probablemente, de origen biótico. Este trabajo presenta, además, datos nuevos sobre la biología y la ecología de las especies neotropicales estudiadas.

Palabras clave: distribución vertical, estrategias adaptativas, lombrices, perturbación, sabanas

Dedico este capítulo a la memoria de mi tío Juan Lobato y de mi tía Ramona Romero (J.J.J.)

Introducción

La distribución vertical de la fauna del suelo es uno de los factores que determinan la partición del nicho en las comunidades de macrofauna y

1. Publicado en *Biology and Fertility of Soils* 32(6), p 463-473, por Jiménez y Decaëns. Copyright © 2000 de Springer. Impreso con permiso de la casa editorial.

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

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

reducen la competencia tanto interespecífica como intraespecífica entre los taxones. Pocos estudios se han realizado en la fauna del suelo sobre diferenciación del nicho ecológico. Kaczmarek (1975) y Curry (1978) estudiaron la amplitud del nicho en los artrópodos del suelo, Vegter (1983) la estudiaron en algunas especies de Collembola distribuidas a lo largo de un gradiente de humedad, y Davidson (1985) y Lynch et al. (1980) la investigaron en hormigas granívoras. Krishnamoorthy (1985) encontró, en las lombrices de tierra, un cierto grado de diferenciación del nicho en relación con la distribución vertical, observando el contenido de materia orgánica y la humedad a diferentes profundidades.

La distribución de las lombrices dentro del perfil del suelo está determinada por factores abióticos (como la humedad y la temperatura) y bióticos (su comportamiento) (Martin y Lavelle 1992). La humedad del suelo es un factor esencial que determina el grado de actividad y la localización de las lombrices en el suelo, ya que son animales de respiración cutánea (Lavelle 1983; Lee 1985) que extraen agua del suelo que ingieren (Barois y Lavelle 1986).

La distribución vertical de las lombrices ha sido menos estudiada en los ecosistemas tropicales que en los de latitudes templadas. Reddy y Pasha (1993) estudiaron la distribución vertical de las lombrices en pastizales semiáridos de la India; Senapati (1980) en potreros bajo pastoreo y sin pastoreo de la India; Németh y Herrera (1982) en los suelos ácidos de una selva húmeda tropical de Venezuela; Lavelle (1978) en diferentes tipos de la sabana de Lamto (Costa de Marfil); y Fragoso (1993) en ecosistemas naturales y alterados del sureste mexicano. En los ecosistemas tropicales,

caracterizados por una fuerte estacionalidad, las lombrices migran hacia las capas inferiores del suelo para iniciar un estado de estivación de varios tipos, por ejemplo, la quiescencia o diapausa (Fragoso 1985, 1993; Jiménez et al. 1998a; Lavelle 1978).

Algunos autores han reportado también las diferencias en la distribución vertical que presentan los individuos inmaduros y los adultos. Satchell (1955) encontró que los adultos de algunas especies de lumbrícidos europeos se encontraban a una profundidad mayor que los inmaduros. Este fenómeno ha sido observado también por Gerard (1967) en pastizales de Gran Bretaña, donde los adultos maduros descendían a mayor profundidad antes de entrar en reposo. Pearce (1983) confirmó también este proceso y halló que los estadios juveniles estaban mucho más cerca de la superficie del suelo que los adultos, mientras que en el norte de España Mato et al. (1988) encontraron este mismo patrón en dos lumbrícidos. En Tasmania, Garnsey (1994) halló que los individuos juveniles se localizaban a una profundidad menor que los adultos al iniciarse la estivación. Las razones que explican, generalmente, este patrón son dos: una, la profundidad a la que son depositados los capullos y, por ende, a la que se encuentran los estadios juveniles al eclosionar aquéllos; y otra, la débil capacidad de excavación de los individuos juveniles pequeños en comparación con la de los adultos.

La distribución vertical de las lombrices en el suelo se usa, habitualmente, como criterio para su clasificación en categorías ecológicas (Bouché 1972; Lavelle 1981, 1988; Lee 1959, 1985). El tamaño de la lombriz es otro parámetro que

algunos autores han relacionado con su distribución vertical, es decir, que cuanto mayor es la lombriz mayor será la profundidad a la que desciende (Pearce 1983). Lavelle (1978) encontró una relación positiva entre la distribución vertical y el tamaño de las lombrices en las sabanas de Lamto (Costa de Marfil), y Fragoso (1993) la observó en los suelos ácidos aluviales de Chiapas (México).

Hay un interés creciente en la descripción de la biodiversidad del suelo y en la comprensión de los procesos que explican el funcionamiento de las comunidades que lo habitan, tanto en los ecosistemas naturales como en los alterados por el hombre (Giller 1996). En las sabanas de Carimagua, situadas en los Llanos Orientales de Colombia, se han llevado a cabo estudios que persiguen estos objetivos en un área donde no se había realizado, con anterioridad ningún intento de conocer la fauna del suelo (Decaëns et al. 1994, 1999a, 1999b; Jiménez et al. 1998a, 1998b, 1999).

La descripción de la distribución vertical de las lombrices de tierra y su explicación son elementos necesarios para el estudio de las poblaciones de éstas, con el fin de poseer todas las herramientas posibles para manejar, en el futuro, el recurso natural representado por dichas lombrices. El objetivo de este estudio fue establecer los patrones estacionales de distribución vertical de la comunidad de lombrices de tierra en una sabana nativa y en un pastizal intensivo, localizados en las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de Colombia. Se analiza y discute la relación que hay entre dicha distribución, de un lado, y la humedad del suelo y el tamaño de

las diferentes especies de lombrices, del otro.

Materiales y Métodos

Descripción del lugar de estudio

El estudio se realizó en la estación experimental de Carimagua (acuerdo CIAT-CORPOICA) situada en las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia (4°37' N, 71°19' O y 175 msnm). Los valores medios anuales de precipitación y de temperatura son 2280 mm y 26 °C, respectivamente (datos del CIAT, desde 1972 hasta 1995); hay una época seca muy fuerte de diciembre a marzo. Los suelos se han clasificado como finos, caoliniticos, isohipertérmicos, Haplustox típico USDA (suelo franco arcilloso), los cuales se suponen de baja fertilidad. Se caracterizan por su acidez (pH = 4.5, en agua), su saturación de Al alta (> 90%) y por valores bajos de los cationes intercambiables Ca, Mg y K (Lascano y Estrada 1989).

Se estudiaron dos parcelas diferentes:

- una sabana natural herbácea sin pastorear, en donde ocurrió un fuego accidental 2 años antes del inicio de los muestreos;
- un pastizal mantenido 17 años bajo pastoreo, en el cual una gramínea procedente de Africa (*Brachiaria decumbens* cv. Basilisk) se asoció con una leguminosa herbácea (*Pueraria phaseoloides* CIAT 9900) llamada "kudzú".

El pastizal se fertilizó con las dosis siguientes (en kg/ha): 44 de P, 40 de K, 14 de Mgy 22 de S durante el establecimiento, y con 10 de P,

9 de K, 92.5 de Ca, 9 de Mg y 11.5 de S cada segundo año, durante los siguientes 9 años (Lascano y Estrada 1989). La carga animal en el pastizal introducido era de 1 animal/ha en la época seca (el “verano”) y 2 animales/ha en la época lluviosa (el “invierno”).

Muestreo de lombrices

Tanto en la sabana como en el pastizal se tomaron muestras de suelo cada mes, desde marzo de 1994 hasta septiembre de 1995. En junio de 1994 no fue posible hacerlo debido a la ausencia de personal disponible. En cada uno de los dos sistemas de manejo se realizó un muestreo estratificado al azar en un área de 90 x 90 m dividida en cuadrantes regulares de 10 x 10 m, que fueron agrupados en cinco zonas. Se aplicaron dos métodos físicos (según Lavelle 1978): extracción manual en muestras de 1 m² x 0.5 m de profundidad, y lavado y tamizado en muestras de 20 cm² x 20 cm de profundidad. Cada mes y en cada sistema de manejo se tomaron al azar cinco muestras de 1 m² y 10 muestras de lavado y tamizado (excepto en marzo de 1994, cuando fueron 3 y 6, respectivamente). Las muestras empleadas para el proceso de lavado y tamizado se tomaron a ambos lados de la muestra de 1 m².

Alrededor de las muestras de 1 m² se excavó una zanja para evitar la posible salida lateral de las lombrices y para facilitar la separación de las diferentes capas de suelo de 10 cm de grosor cada una. La profundidad del muestreo varió estacionalmente porque algunas especies, por ejemplo, *Martiodrilus carimaguensis* (Jiménez y Moreno, en revisión), migraban verticalmente; esta especie presenta diapausa y suele descender hasta 80 cm de

profundidad durante la época seca (Jiménez et al. 1998a). Todas las lombrices observadas fueron recogidas, lavadas en agua y fijadas en formalina al 4% (10% de la dilución comercial). En el laboratorio se separaron según su especie, se contaron y se pesaron individualmente los adultos (con clitelo presente), los subadultos (sin clitelo, pero con marcas sexuales presentes), los inmaduros (sin clitelo ni marcas) y los capullos.

Humedad del suelo

En cada capa de suelo muestreada se tomaron, además, muestras del suelo. El contenido de agua del suelo (en porcentaje respecto al peso del suelo seco) se calculó a partir de seis submuestras obtenidas en cada capa, que se pesaron (unos 100 g de suelo húmedo) y se secaron al horno a 60 °C durante 4 días como mínimo.

Comunidad de lombrices en la sabana y en el pastizal

La comunidad de lombrices de la sabana y del pastizal está constituida por ocho especies nuevas para la ciencia. Todas ellas son nativas, incluso las del pastizal, y tienen tamaños y funciones ecológicas diversas (Jiménez et al. 1998b). Aunque se mantiene la riqueza específica, el índice H' (Shannon y Weaver 1949) disminuyó (desde 2.89 hasta 1.29) cuando el ecosistema natural fue remplazado por el pastizal introducido; esta disminución se debió a una especie anécica que contribuye con el 88% a la biomasa total debida a las lombrices (Jiménez et al. 1998b). Aunque la densidad de las lombrices es muy similar en el pastizal y en la sabana (130.3 frente a 114.5 individuos/m²), la biomasa de

aquéllas en el pastizal (59.4 g PF/m²) supera en más de 10 veces la registrada en la sabana (4.8 g PF/m²). Los patrones de distribución vertical se establecieron solamente en seis especies: *Andiodrilus* n. sp. (endógea mesohúmica), *Andiorrhinus* n. sp. (endoanécica), *Aymara* n. sp. (epígea), *Glossodrilus* n. sp. (endógea polihúmica), *M. carimaguensis* (anécica) y Ocnodrilidae n. sp. (endógea polihúmica).

Análisis estadísticos

El grado de correlación entre algunas variables, por ejemplo, entre la relación longitud/diámetro (L/D) y la relación peso/diámetro (P/D), de una parte, y la distribución vertical, de otra, o entre la densidad o la biomasa respecto a la humedad del suelo, se obtuvo mediante un análisis de regresión lineal simple (*r* de Pearson). Se emplearon también la prueba de *t* y el análisis de varianza (ANOVA) con el fin de establecer diferencias significativas entre las medias. Finalmente, se aplicó una prueba no paramétrica, el ANOVA de Kruskal Wallis, para comparar las variables bajo la presunción de que el tamaño de las muestras era diferente. Se empleó el paquete estadístico SPSS en todos los casos y se aplicó el programa (software) "SigmaPlot Jandel Scientific" para la presentación de las figuras.

Resultados

Distribución vertical de las especies

La evaluación del patrón de distribución vertical de las poblaciones de lombrices de tierra permite definir las capas de suelo explotadas por las diferentes especies que integran la comunidad de lombrices. La distribución vertical media anual de las especies desde julio de 1994 hasta junio de 1995, en los dos sistemas de manejo estudiados, se presenta en el Cuadro 7-1. El sistema de uso de la tierra no causó ningún efecto en la distribución vertical de las especies, excepto en *M. carimaguensis* (ANOVA, $P < 0.001$). La humedad media del suelo, obtenida cada mes, fue significativamente diferente entre los dos sistemas de uso ($P = 0.028$, prueba de η); sin embargo, las diferencias en el contenido de humedad entre los estratos de suelo de ambos sistemas no fueron significativas (ANOVA, $P > 0.05$).

Tres especies se encontraron a una profundidad media de 0 a 10 cm: *Andiodrilus* n. sp., *Aymara* n. sp. y *Glossodrilus* n. sp. *Andiorrhinus* n. sp. se encontró a una profundidad media de 12 cm en el pastizal; no se observaron individuos de esta especie en la sabana entre julio de 1994 y junio

Cuadro 7-1. Valor medio (cm) de la distribución vertical en que se encontraron algunas especies de lombrices de Carimagua. Los valores seguidos de diferente letra indican diferencias significativas (ANOVA, $P < 0.001$).

Especies	Categoría ecológica	Sabana nativa	Pastizal introducido
<i>Andiodrilus</i> n. sp.	Endógea (mesohúmica)	9.5a	8.3a
<i>Andiorrhinus</i> n. sp.	Endo-anécica	ND ¹	12.1
<i>Aymara</i> n. sp.	Epígea	10.8a	5.2a
<i>Glossodrilus</i> n. sp.	Endógea (polihúmica)	10.3a	6.7a
<i>Martiodrilus carimaguensis</i>	Anécica	39.3a	32.5b
Ocnodrilidae n. sp.	Endógea (polihúmica)	25.4a	22.7a

1. ND = no determinado.

de 1995. Otras dos especies se encontraron en las capas profundas del suelo de la sabana y del pastizal (los valores son respectivos a estos sistemas): *M. carimaguensis*, a 39.3 y 32.5 cm bajo el suelo, y la pequeña lombriz de la familia Ocnerodrilidae, a 25.4 y 22.7 cm de profundidad media.

El porcentaje de la población de *Andiodrilus* n. sp. encontrado en cada

capa diferente del suelo, en ambos sistemas de manejo, se ilustra en la Figura 7-1,A. En la sabana, la mayoría de la población se localizó en las dos primeras capas: 68.6% en el estrato de 0 a 10 cm y 20.4% en el segundo estrato; la máxima profundidad a que llegaron fue 40 cm. En el pastizal, los valores obtenidos fueron similares: un 74% del total de la población en los

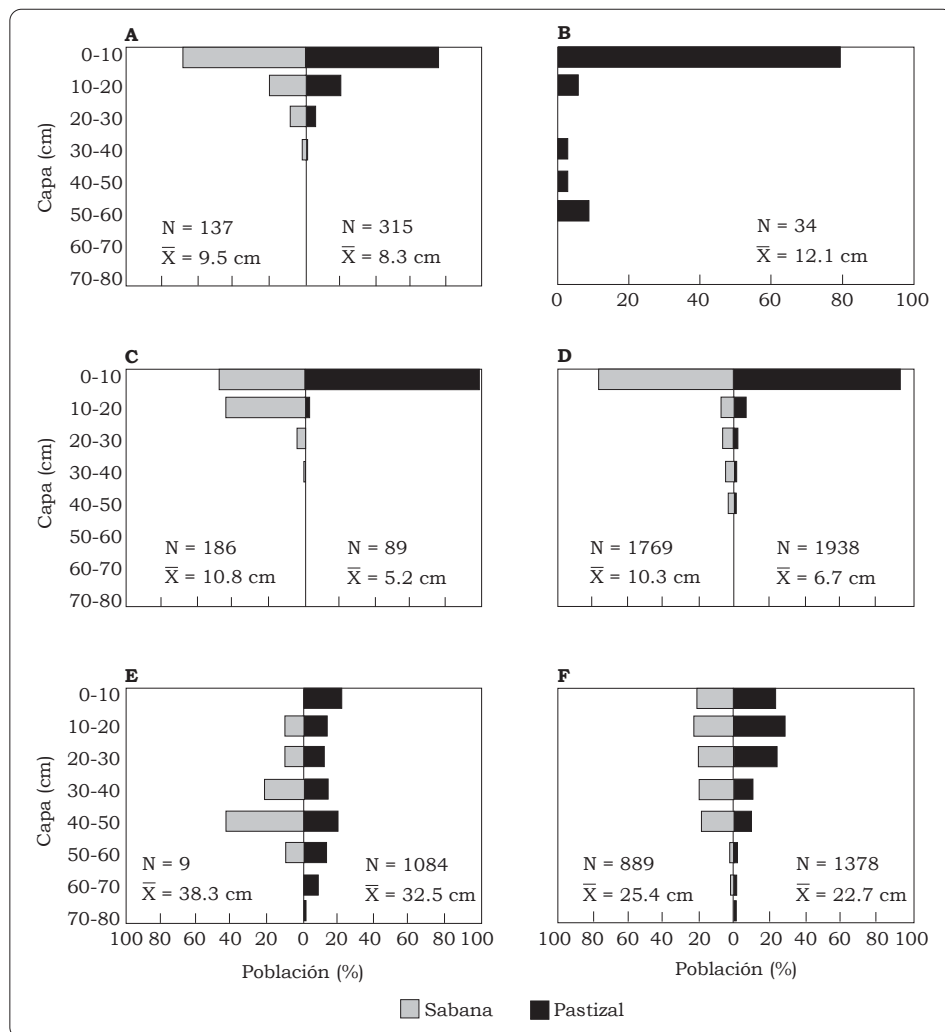


Figura 7-1. Valores medios anuales de la distribución vertical de algunas especies de lombrices de tierra en la sabana nativa y en el pastizal. (A) *Andiodrilus* n. sp., (B) *Andiorrhinus* n. sp., (C) *Aymara* n. sp., (D) *Glossodrilus* n. sp., (E) *Martiodrilus carimaguensis*, (F) Ocnerodrilidae n. sp.

primeros 10 cm y un 19.7% en la segunda capa.

Andiorrhinus n. sp. no se encontró en la sabana, por lo que la distribución vertical de esta especie está representada por los valores obtenidos en el pastizal (Figura 7-1,B). Los pocos individuos observados indicaron que casi el 80% del total de la población se encontraba en la primera capa, y que la profundidad máxima que alcanzaban era 60 cm.

En la sabana, *Aymara* n. sp. se distribuyó por igual en las dos primeras capas de suelo y sólo el 5.4% se encontró en la capa de 20 a 30 cm (Figura 7-1,C). En el pastizal, casi toda la población se encontró en los primeros 10 cm de profundidad.

Glossodrilus n. sp. se encontró, principalmente, en las capas más superficiales del suelo. Durante la época seca, la máxima profundidad en la que se observaron lombrices de esta especie fue de 80 cm (Figura 7-1,D). En la sabana, el 76% de la población se halló en el estrato de 0 a 10 cm y los demás porcentajes disminuían según la profundidad. En el pastizal, el 90.2% de los individuos se encontraron en los primeros 10 cm; algunos ejemplares aparecieron hasta en la capa de 70 a 80 cm.

La distribución vertical media anual de *M. carimaguensis* se muestra en la Figura 7-1,E. En la sabana se encontraron solamente 9 individuos en un lapso de 1 año; por tanto, la comparación de esta distribución vertical de la especie con la del pastizal es tentativa. En el pastizal, las capas de 0 a 10 cm y de 40 a 50 cm presentaron los valores más altos de población, es decir, 21.3% y 19.2%, respectivamente. Estos resultados reflejan la variación estacional de la distribución vertical de esta especie. Porcentajes de

población aproximadamente iguales se observaron en cada una de las capas restantes, hasta llegar a los 60 cm de profundidad (los valores oscilaron entre el 11.2% y el 13.4%). En las capas de 60 a 70 cm y de 70 a 80 cm se encontraron el 8.2% y el 1.7%, respectivamente, de la densidad total de la población.

Respecto a la especie *Ocnodrilidae* n. sp., cerca del 95% de su población, en la sabana, estaba distribuida homogéneamente hasta los 50 cm de profundidad (Figura 7-1,F). Menos del 5% del total se encontró a una profundidad mayor, cuyo valor máximo fue 80 cm. En el pastizal, el 22.6% de los individuos se hallaron en la capa de 0 a 10 cm y se obtuvieron valores similares en las dos capas siguientes. En las capas de 30 a 40 cm y de 40 a 50 cm se encontró el 10.5% y el 9.9% de la población total, respectivamente, y sólo el 5% entre los 50 y los 80 cm.

Tamaño de la lombriz vs. distribución vertical

Algunos autores han establecido relaciones entre algunas variables biométricas de las lombrices de tierra y su distribución vertical en el perfil del suelo (Fragoso 1993; Lavelle 1978). Pearce (1983) reveló la existencia de una correlación positiva entre la longitud del cuerpo de la lombriz de tierra y la profundidad a la que excava el suelo.

Las relaciones L/D y P/D se han correlacionado con la distribución vertical media anual (Figura 7-2). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas ($P > 0.05$) por la presencia de la especie *Ocnodrilidae* n. sp. Si esta especie no hubiera estado presente en la comunidad de lombrices, las correlaciones habrían sido significativas, ya que ella está asociada con los lugares donde el

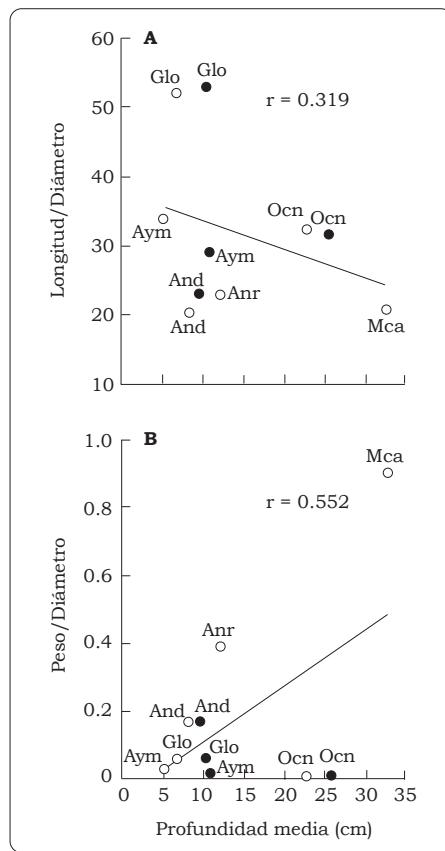


Figura 7-2. (A) Correlación entre la longitud relativa (L/D) de la lombriz y la profundidad media en que se hallan varias especies de la sabana (●) y del pastizal (○); (B) Correlación entre el peso relativo (P/D) de la lombriz y la profundidad media en que se encuentran varias especies de la sabana (●) y del pastizal (○) (no significativo). (And = *Andiodrilus* n. sp.; Anr = *Andiorrhinus* n. sp.; Aym = *Aymara* n. sp.; Glo = *Glossodrilus* n. sp.; Mca = *M. carimaguensis*; Ocn = *Ocnerodrilidae* n. sp.)

contenido de materia orgánica es alto, por ejemplo, donde se produce la descomposición de la hojarasca y de las raíces (T. Decaëns, datos no publicados), con los nidos de especies de coleópteros y con las galerías de *M. carimaguensis* (Jiménez et al. 1998a). Estas galerías penetran

profundamente en el suelo, de modo que *Ocnerodrilidae* n. sp., a pesar de su tamaño, puede encontrarse a gran profundidad. Por otra parte, las especies de lombrices más grandes no están localizadas, necesariamente, en las capas más profundas del suelo.

La clasificación ecológica de las lombrices desarrollada por Lee (1959, op. cit. en 1985) sitúa especies en la hojarasca ('litter'), en la capa superficial ('topsoil') del suelo, y en las zonas más profundas ('subsoil') del suelo:

- *Aymara* n. sp. es una especie de la hojarasca con una relación L/D que oscila entre 33 en la sabana hasta 29.0 en el pastizal;
- *Andiodrilus* n. sp. y *Glossodrilus* sp. son especies superficiales cuya relación L/D es de 20 y 53, respectivamente;
- *Andiorrhinus* sp. y *Ocnerodrilidae* n. sp. son especies intermedias entre la superficie y los estratos profundos y su relación L/D oscila entre 22.9 y 32.4, respectivamente, aunque la inclusión de la última especie en dicha categoría ecológica no está muy clara;
- *M. carimaguensis* es una especie superficial con una relación L/D de 20.7.

Las relaciones P/D oscilaron entre 7×10^{-3} en *Ocnerodrilidae* n. sp. hasta 0.90 en *M. carimaguensis* (Cuadro 7-2).

Distribución vertical de la estivación en *M. carimaguensis*

Martiodrilus carimaguensis es una especie nativa perteneciente a la familia Glossoscolecidae; sus dimensiones medias, en estado adulto, son 9.3 mm de diámetro y 194.3 mm de longitud, y su peso fresco es de

Cuadro 7-2. Características biométricas de la comunidad de lombrices estudiada en la sabana y en el pastizal (cada dato indica la media \pm desviación típica).

Especie	Longitud/Diámetro		Peso/Diámetro		Muestra (n) en:	
	Sabana	Pastizal	Sabana	Pastizal	Sabana	Pastizal
<i>Andiodrilus</i> n. sp.	23.0 \pm 3.5	20.2 \pm 4.3	0.17 \pm 0.1	0.17 \pm 0.1	31	52
<i>Andiorrhinus</i> n. sp.	ND ¹	22.9 \pm 0.7	ND	0.39 \pm 0.2	ND	24
<i>Aymara</i> n. sp.	29.0 \pm 5.1	33.9 \pm 5.3	0.02 \pm 0.01	0.03 \pm 0.01	64	23
<i>Glossodrilus</i> n. sp.	52.9 \pm 4.8	52.0 \pm 6.2	0.06 \pm 0.01	0.06 \pm 0.01	68	99
<i>M. carimaguensis</i>	ND	20.7 \pm 0.6	ND	0.90 \pm 0.4	ND	99
Ocnodrilidae n. sp.	31.6 \pm 1.0	32.4 \pm 0.9	8.10 ⁻³ \pm 0.002	7.10 ⁻³ \pm 0.002	135	198

1. ND = no determinado.

11.2 g (en formalina 4%; n = 29). El color del cuerpo es gris oscuro en el lado dorsal y gris claro en el lado ventral (Jiménez et al. 1998a). Esta especie es un anécico típico (*sensu* Bouché 1972) que ha dado pruebas claras de su migración vertical en el suelo y que presenta diferencias, respecto al inicio de la diapausa, entre los estados juveniles y los adultos: mientras éstos comienzan la diapausa al final de la época lluviosa, en noviembre o diciembre, los juveniles la inician 4 meses antes, en julio o en agosto (Jiménez et al. 1998a).

En general, se encontraron más lombrices en estivación en la capa de 40 a 50 cm que en otras capas del suelo, mientras que tanto los adultos como los subadultos se localizaban en la de 50 a 60 cm (Figura 7-3). Prescindiendo del estado demográfico de toda la población, se obtuvo una relación no lineal significativa entre el peso de las lombrices en diapausa y la profundidad a la cual se encontraban (ANOVA Kruskal-Wallis, $P = 0.011$). Cuanto más grande es la lombriz, mayor es la profundidad a la que se encuentra (Figura 7-4); además, el peso medio de los individuos en diapausa osciló entre 1 y 2.5 g (4 g fue el máximo), que es bastante bajo si se compara con el peso fresco del adulto. Esto se debe a que la lombriz expulsa su contenido intestinal antes de enrollarse en la cámara de estivación.

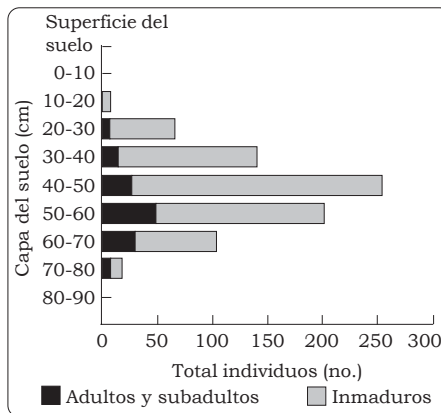


Figura 7-3. Distribución vertical de la diapausa de acuerdo a la edad de las lombrices, en la especie *M. carimaguensis* en un pastizal.

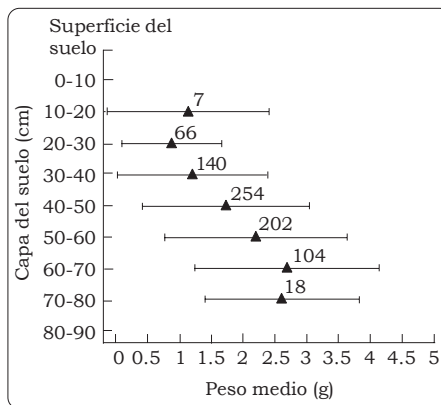


Figura 7-4. Relación entre el peso medio de los individuos de *M. carimaguensis* en estivación y la diferente profundidad a que se encuentran. (Las barras indican la desviación típica; las cifras sobre las barras indican número de individuos).

Distribución vertical de los capullos

Este patrón de distribución vertical sólo ha podido analizarse en tres especies: *Andiodrilus* n. sp., *Glossodrilus* n. sp. y *M. carimaguensis*. Los capullos de *Aymara* n. sp. y Ocneroдрilidae n. sp. no se recolectaron porque, probablemente, fueron destruidos por el método de lavado y tamizado. El valor medio de la profundidad a la que fueron depositados los capullos se calculó a partir del total de éstos que se recolectó en cada capa (Figura 7-5).

La profundidad media a la cual se depositaron los capullos de *Andiodrilus* n. sp. fue de 6.5 cm en la sabana y de 5.6 cm en el pastizal. La mayor parte de los capullos se hallaban en la capa más superficial del suelo (Figura 7-5,A).

La primera capa del suelo fue también la más utilizada por *Glossodrilus* n. sp. para colocar sus capullos; la profundidad media de deposición fue de 8.7 cm en la sabana y 12.4 cm en el pastizal (Figura 7-5,B). Estos datos se refieren al número de capullos obtenidos por el método de lavado y tamizado; dado que algunos capullos se encontraron por debajo de los 20 cm de profundidad en los muestreos de los monolitos de 1 m², fue necesario introducir una corrección en el porcentaje de capullos encontrados. Por consiguiente, se considera que, en la sabana, el 95% del total de capullos se hallaba en los primeros 20 cm de profundidad y el 5% restante en la capa de 20 a 30 cm. En el pastizal, en cambio, el 85% de los capullos se encontraron en la capa de 0 a 20 cm y el 15% en la de 20 a 40 cm. Probablemente, una pequeña fracción del total de capullos estaba por debajo de los 20 cm, pero no

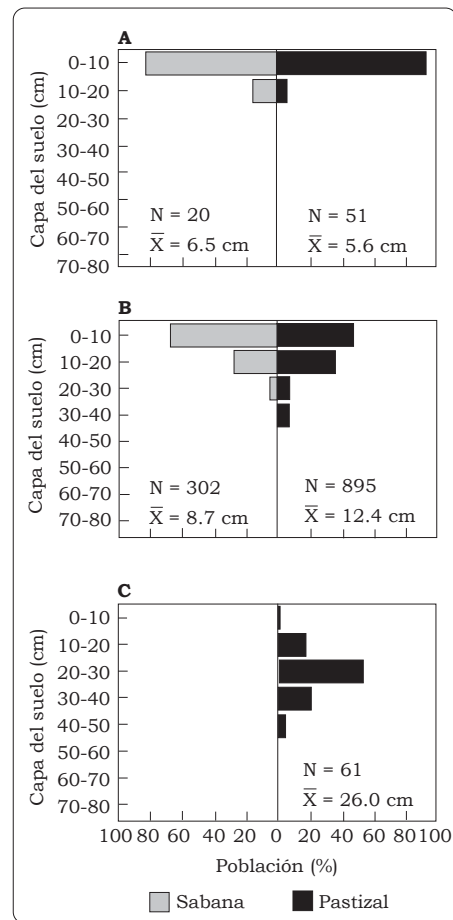


Figura 7-5. (A) Distribución vertical media de los capullos depositados por *Andiodrilus* n. sp. en la sabana y en el pastizal; muestreo manual de lombrices. (B) Distribución vertical media de los capullos depositados por *Glossodrilus* n. sp. en la sabana y en el pastizal; muestreo por el método de lavado y tamizado. (C) Distribución vertical media de los capullos depositados por *M. carimaguensis* en la sabana y en el pastizal; muestreo manual de lombrices.

podieron ser recolectados en el lavado y tamizado del suelo, método con que se trataron las muestras. En consecuencia, los datos de las muestras de 1 m² se consideraron válidos.

En el caso de *M. carimaguensis*, la distribución vertical de los capullos sólo se pudo determinar en el pastizal. En la sabana se recolectó solamente un capullo (cuarta muestra de julio de 1994) en la capa de 20 a 30 cm de profundidad; no se representa, por ello, gráficamente. Los capullos se encontraron a una profundidad media de 26 cm y a 50 cm como máximo. Más del 50% de los capullos se localizaron en la capa de 20 a 30 cm (Figura 7-5,C).

Variaciones estacionales

Todas las especies analizadas se ajustaron a un patrón de distribución vertical uniforme durante la época lluviosa, en la que una fracción grande de individuos se halló en los primeros 20 cm del perfil. En la época seca, las poblaciones siguieron los cambios que experimentaba la humedad del

suelo y se localizaron a mayor profundidad. En ambos sistemas de uso de la tierra se encontraron diferencias significativas (ANOVA de una vía) en el contenido de humedad de la capa de 0 a 10 cm entre la época húmeda y la seca (Figura 7-6). Cuando se introdujo dicho sistema como una covariable del análisis estadístico, sólo aparecieron diferencias significativas ($P < 0.05$) en las primeras tres capas (hasta la de 20 a 30 cm, inclusive). La gran variación que experimenta la humedad del suelo en las capas superficiales explica estos resultados. La humedad contenida en todas las capas, hasta 50 cm de profundidad, tanto en la época seca como en la lluviosa, se muestra en la Figura 7-7.

Se encontraron, sin embargo, diferencias en la distribución vertical de los adultos y de los estadios juveniles de dos especies, hacia la

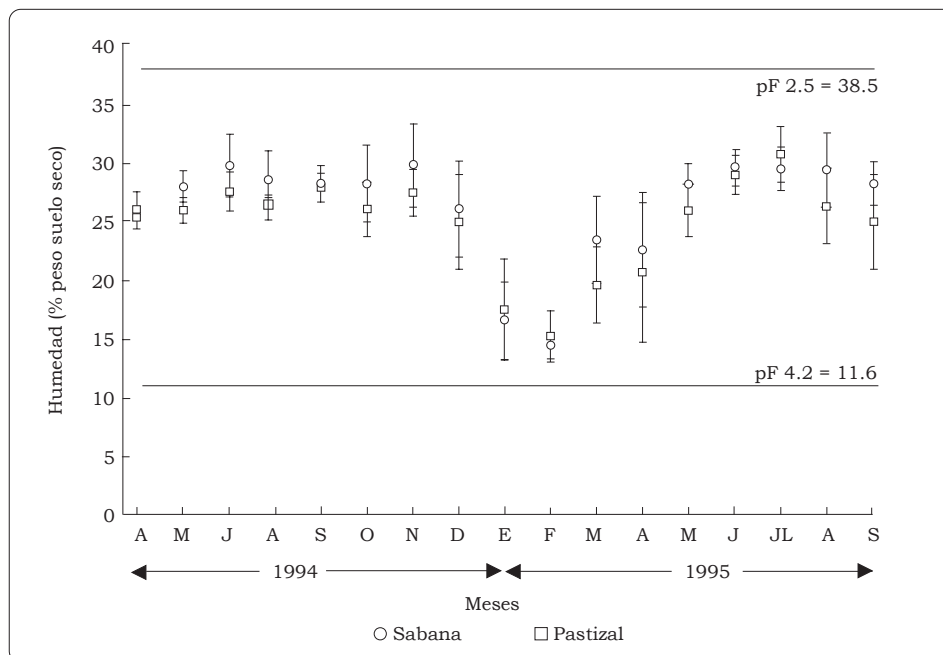


Figura 7-6. Variación estacional de la humedad en la capa del suelo de 0-10 cm, en la sabana y en el pastizal.

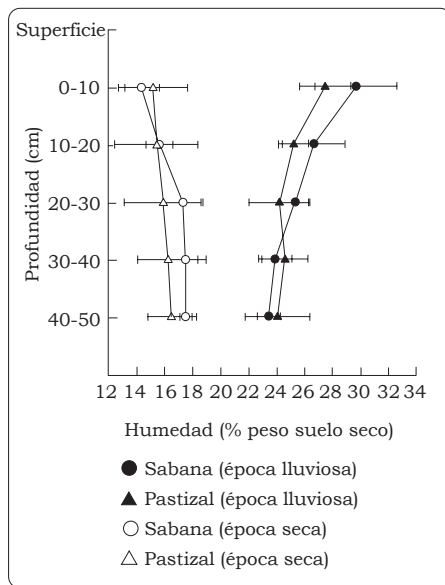


Figura 7-7. Humedad del suelo en diferentes capas del suelo en la época lluviosa (julio de 1994) y en la época seca (febrero de 1995), en la sabana y en el pastizal estudiados.

mitad de la época de lluvias: *M. carimaguensis* y *Glossodrilus n. sp.*

- Los individuos inmaduros de *M. carimaguensis* descendieron hacia las capas profundas del suelo para iniciar la diapausa, 4 meses antes que los adultos (Jiménez et al. 1998a). El patrón de distribución vertical de ambas especies se ilustra en la Figura 7-8. Durante el primer año de muestreo, al inicio de la época lluviosa, la mayor parte de la población de estas especies se localizó en los primeros 20 cm del perfil. Hacia la mitad de dicha época, además de los cambios ocurridos en el estado demográfico de las poblaciones, se observó que, en las capas más profundas del perfil, había un número importante de individuos inactivos, especialmente de los inmaduros, de *M. carimaguensis*; los adultos de la especie, en

cambio, se mantenían todavía activos en los primeros 20 cm.

- Los individuos inmaduros de *Glossodrilus n. sp.* comenzaron a descender en el suelo de la sabana en agosto de 1994, y su número aumentó con el tiempo en las capas más profundas. En octubre de 1994, la población de *Glossodrilus n. sp.* estaba constituida completamente por adultos que preferían ubicarse en la capa de 0 a 10 cm. En cambio, la población de *M. carimaguensis* estaba dividida, al parecer, en dos grupos: los adultos aún se encontraban en los primeros 20 cm y más abajo había subadultos, individuos inmaduros y capullos (además de algunos adultos). En enero de 1995, no había ningún estímulo que hiciera retornar a su actividad a la comunidad de lombrices (Jiménez et al. 2000); por ello, la población de *Glossodrilus n. sp.* estaba compuesta sólo de capullos e individuos inmaduros, cada uno de los cuales estaba en el interior de una esfera transparente de moco similar a un capullo (J. J. Jiménez, datos sin publicar) en el estrato de 20 a 40 cm. Algunos adultos y muchos individuos inmaduros de *M. carimaguensis* se encontraban entonces a una profundidad que variaba entre 20 y 80 cm.
- Existió, al parecer, un retraso en el cese de actividades de la población de *Glossodrilus n. sp.* que se hallaba en el pastizal, en comparación con la encontrada en la sabana. Cuando llegó la época de lluvias, todas estas lombrices se ubicaron de nuevo en el estrato de 0 a 10 cm. Sin embargo, los individuos inmaduros del pastizal

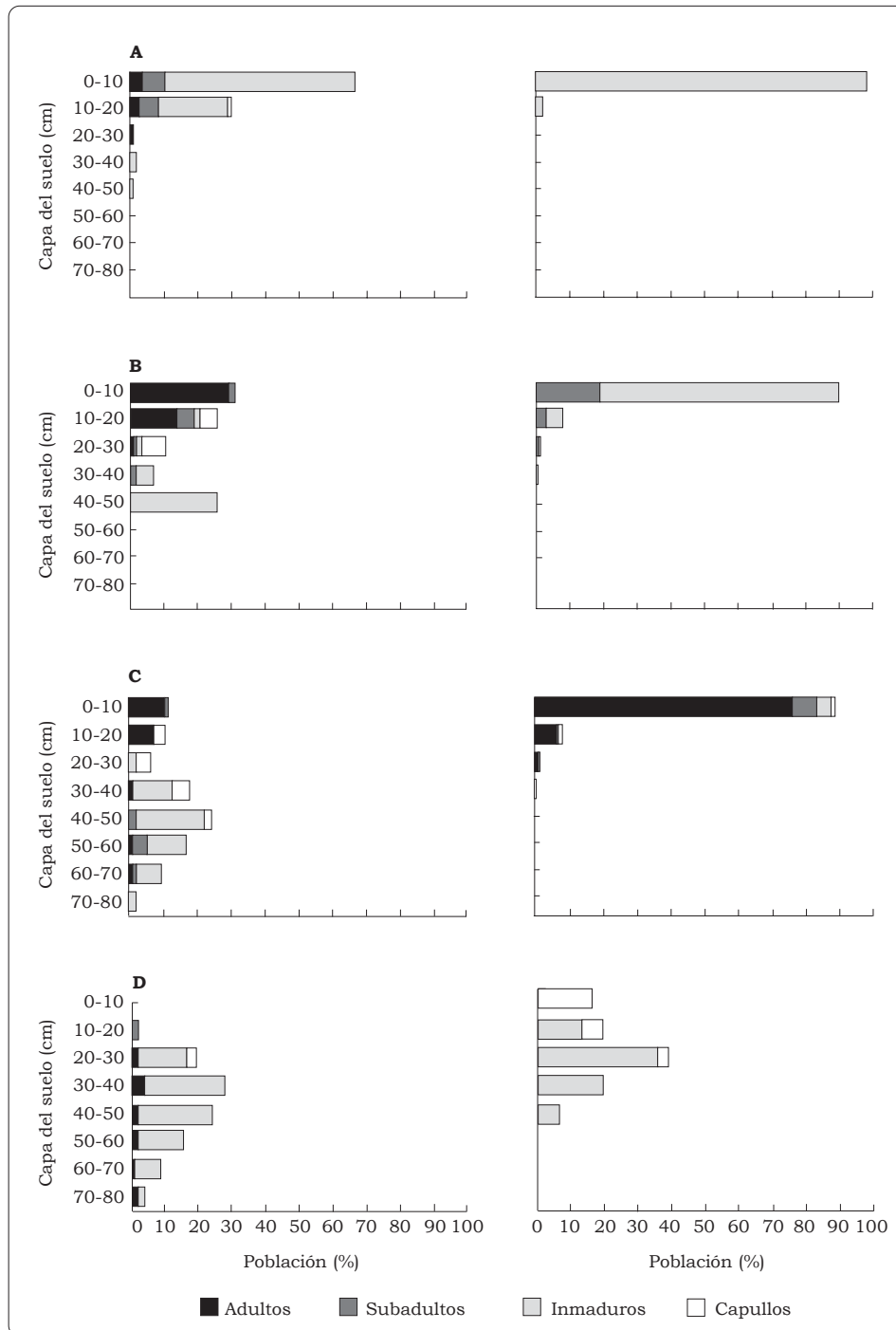


Figura 7-8. Variación estacional de la distribución vertical de dos especies de lombrices de tierra en un pastizal de Carimagua durante cuatro fechas de muestreo: *M. carimaguensis* (sección izquierda) y *Glossodrilus* n. sp. (sección derecha); (A) abril 1994, (B) agosto 1994, (C) octubre 1994, (D) enero 1995.

estuvieron más meses en ese primer estrato del suelo que los inmaduros de la sabana; al final de la época lluviosa, toda la población de esta especie estaba conformada por adultos.

Discusión

En general, la sustitución antrópica de un ecosistema original por un sistema diferente de uso de la tierra causa un gran impacto en el funcionamiento de dicho ecosistema. Por ejemplo, las comunidades de lombrices nativas son eliminadas o drásticamente reducidas cuando los ecosistemas tropicales son remplazados tanto por monocultivos anuales de alto nivel de insumos agrícolas o por pastizales de uso intensivo (Barros et al. 1998; Fragoso 1993; Fragoso y Lavelle 1992). No obstante, la conversión de la sabana en pastizal introducido no presentó efecto alguno en la distribución vertical de la comunidad de lombrices estudiada en Carimagua.

La falta de una clara relación entre las variables biométricas empleadas, es decir, entre las relaciones L/D y P/D, y la distribución vertical de las especies de lombrices no difiere respecto a los resultados obtenidos en otros estudios (Fragoso 1993; Lavelle 1978; Németh y Herrera 1982); en éstos se reporta que las especies de mayor tamaño se distribuyen en el perfil del suelo hasta una profundidad considerable. Los resultados de este trabajo pueden explicarse por el hábito de vida de la especie *Ocnerodrilidae* n. sp., una lombriz polihúmica (*sensu* Lavelle 1981) muy pequeña (5×10^{-3} g PF y 19.2 mm de longitud) que vive a una profundidad media de 25.4 cm en la sabana y de 22.7 cm en el pastizal.

Esta especie está, al menos parcialmente, asociada con las galerías horadadas por *M. carimaguensis*. Su distribución vertical dependerá, entonces, de la presencia de galerías llenas de heces de la especie anécica. *Ocnerodrilidae* n. sp. puede considerarse como una especie que pertenece a un grupo de lombrices de tierra adaptadas a ambientes muy particulares y específicos. Bouché (1972) propuso el término de lombrices 'foleófilas' ("pholéophiles", en francés) para aquellas especies epígeas que se encuentran en las galerías de otras especies. Saussey (1956), Bouché (1970) y Pearce (1983) encontraron que la lombriz epígea *Dendrobaena mammalis* (Lumbricidae) habitaba las galerías de la endógea *Allolobophora longa* (Lumbricidae). *Ocnerodrilidae* n. sp. sería un caso particular en el que una lombriz endógea está asociada con las galerías construidas por una lombriz anécica.

Las diferencias significativas obtenidas ($P < 0.05$) en el contenido de humedad de las tres primeras capas estudiadas del suelo, cuando el sistema de uso de la tierra se incluyó como covariable, tendrían su origen en varios factores. Por ejemplo, el tipo de vegetación, la cantidad de hojarasca sobre la superficie del suelo, la distribución de las raíces en el suelo y la estructura física de éste, entre otros, pueden afectar las propiedades hidráulicas del suelo, como su contenido de agua, en un sistema o en otro.

Aunque la humedad del suelo ejerce un efecto importante en la distribución vertical de las lombrices, las diferencias encontradas entre los adultos y los individuos inmaduros de *M. carimaguensis* tienen, probablemente, una causa biótica. La pronta entrada en diapausa de los

inmaduros está fisiológicamente inducida, ya que no hubo respuesta en ellos cuando fueron introducidos en un suelo humedecido hasta pH 2.8 (Jiménez et al. 1998a). La razón de este comportamiento sería una estrategia adaptativa de las especies grandes que habitan la parte superficial del suelo, con el fin de evitar densidades altas de individuos en las capas superiores durante el período reproductor. Esto coincide con Fragoso (1993), quien demostró que la competencia interespecífica por nutrientes en las capas superficiales del suelo puede ser un factor que determine tanto el tamaño como la distribución vertical de las lombrices endógeas.

Los resultados obtenidos en este y en otros estudios sugieren, como conclusión obvia, que los factores ambientales influyen sobre el patrón de distribución vertical de las especies de lombrices de tierra, aunque hay factores de orden fisiológico, en algunos casos, que pueden responder por dicho comportamiento. Los individuos inmaduros de *M. carimaguensis* descienden en el suelo, en mitad de la época lluviosa, unas decenas de centímetros para iniciar la diapausa. Sería necesario emprender nuevos estudios en el futuro para encontrar las razones que expliquen este patrón de comportamiento.

Lee (1959) clasificó la fauna oligoquetológica de Nueva Zelanda y concluyó que las especies de la hojarasca presentaban una relación L/D que iba de 8 a 17, las de las capas superficiales del suelo de 15 a 40, y las de las capas más profundas de 20 a 130. Lavelle (1978) obtuvo valores similares en la familia africana Megascolecidae. En Carimagua, *Glossodrilus* n. sp. es una especie del suelo superficial, aunque es una excepción ya que su relación L/D es 53 (larga y fina).

Andiodrilus n. sp. y *Glossodrilus* n. sp. son especies que viven cerca de la superficie del suelo y que depositan los capullos en los primeros 20 cm del perfil, principalmente en la capa de 0 a 10 cm. Tras la eclosión de los capullos, los individuos inmaduros de ambas especies se localizan a esa profundidad. A diferencia de ésta, *M. carimaguensis* es una especie anécica cuyos adultos depositan la mayor parte de sus capullos en la capa de 20 a 30 cm; la profundidad media a la que se encontraron los capullos fue de 35 cm. Los individuos inmaduros recién salidos de sus capullos al final de la época lluviosa descienden en el suelo para iniciar la diapausa (Jiménez et al. 1998a).

Tener un cuerpo de gran tamaño puede ser una adaptación para resistir la sequía y para soportar largos períodos de escasez de alimentos (Pearce 1983). *Martiodrilus carimaguensis* es la especie más grande que haya sido encontrada en las sabanas y en los pastizales de Carimagua y la estrategia que emplean sus individuos para superar la época seca es una de las más sorprendentes descubiertas hasta la fecha en los estudios sobre comunidades de lombrices (Jiménez et al. 1998a). Una relación L/D alta puede ser importante para lograr una respiración eficiente en un ambiente anaeróbico (Pearce 1983), como en el caso de *Allolobophora* (*sensu lato*) *oculata oculata* (Lumbricidae) o *Haplotaxis gordioides* (Haplotaxidae). En Carimagua, *Glossodrilus* n. sp. presenta la mayor relación L/D encontrada, lo que podría representar una ventaja frente a otras especies, especialmente en Carimagua cuando las lluvias fuertes inundan la superficie del suelo de los Llanos durante cierto tiempo.

Las especies de lombrices que coexisten en los sistemas de uso de la tierra estudiados en Carimagua, tanto

en el nativo como en el de pasturas introducidas, están muy especializadas; esto limita la exclusión competitiva puesto que hacen un uso diferencial de los recursos. Aunque dos especies que viven cerca de la superficie del suelo, *Andiodrilus* n. sp. y *Glossodrilus* n. sp., muestran un grado alto de superposición de nicho en la época de lluvias respecto a su distribución vertical, debe reducirse, al parecer, su competencia a lo largo de algún otro eje dimensional, por ejemplo, por la diferencia de tamaño de las especies, por la variación estacional de su densidad poblacional, por las estrategias adaptativas, y por el ciclo de vida (J. J. Jiménez, datos sin publicar). De este modo, las especies explotan diferentes capas del suelo y se alimentan de agregados del suelo de diversos tamaños y de detritus orgánicos cuya tasa de descomposición es variable.

La estrategia adaptativa de *M. carimaguensis* conduce a la reducción de la amplitud temporal del nicho. Los individuos inmaduros descienden hacia las capas profundas del suelo para comenzar la diapausa 4 meses antes que los adultos, quienes inician después su periodo de reproducción. Puesto que los adultos invierten casi el 16% de su peso en la formación de los capullos —el porcentaje más alto registrado hasta la fecha (Jiménez et al. 1999)— tal cantidad de energía debe provenir, al parecer, de recursos orgánicos muy energéticos, como la hojarasca. Un número elevado de individuos, tanto inmaduros como adultos, reunidos a un tiempo en el mismo nicho, reducirían este recurso alimenticio enormemente e intensificarían la competencia intraespecífica.

Tanto los factores abióticos como los bióticos (no cuantificados en este estudio) influyen en el grado de

competencia que hay entre las especies de lombrices y permiten una reducción de ésta mediante la partición de los recursos empleados. La especie que no reduzca la competencia en la dimensión vertical del suelo lo hará en una de las otras dos dimensiones principales, o sea, la temporal o la trófica (Giller 1984).

Por otro lado, las interacciones bióticas crean patrones en la partición de los recursos (Giller 1984). *Martiodrilus carimaguensis* es capaz de producir diversas estructuras biogénicas, por ejemplo, galerías, cámaras de estivación y gran cantidad de heces superficiales, las cuales afectan tanto el ambiente circundante (Decaëns et al. 1999b) como a otros organismos del suelo (Decaëns et al. 1999a) y al banco de semillas del suelo (Decaëns et al. 2003). Por consiguiente, se debe considerar el aspecto funcional de esta especie que es, sin duda alguna, un ingeniero del ecosistema (*sensu* Jones et al. 1994), ya que moldea, directa o indirectamente, los recursos y los hace disponibles para otras especies imprimiendo cambios físicos en los materiales bióticos o abióticos (Decaëns 2000; Decaëns et al. 2001). *Martiodrilus carimaguensis* elabora estructuras cuando se alimenta, excava sus galerías y deposita sus heces; las dos últimas pueden convertirse en un nuevo hábitat para otros organismos. No sólo la especie Ocerodrilidae n. sp. resulta favorecida por estos procesos, sino también las raíces, las cuales encuentran cantidades considerables de recursos tróficos en dichas estructuras. Una conclusión de este capítulo sería, por tanto, que la diversidad de obras de los ingenieros del suelo propicia la diversidad en otros niveles tróficos, lo que daría origen a una comunidad de biodiversidades encajadas (Lavelle 1996).

Agradecimientos

Este trabajo se realizó gracias a una subvención para la investigación en el proyecto Macrofauna (CE-STD2). Los autores agradecen al Profesor Patrick Lavelle (IRD, Francia) y a los Drs. Richard J. Thomas y Myles J. Fisher (Centro Internacional de Agricultura Tropical, CIAT, Cali, Colombia) por el ánimo recibido de ellos y por el entusiasmo que manifestaron en el estudio del papel de las lombrices en las sabanas y en los pastizales de Carimagua, una estación situada en los Llanos Orientales de Colombia. El primer autor quiere agradecer a Jean-Pierre Rossi (IRD, Francia) y a dos revisores anónimos por sus comentarios y sus críticas a una primera versión de este artículo.

Referencias

- Barois I; Lavelle P. 1986. Changes in respiration rate and some physicochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta). Soil Biol Biochem 18:539-541.
- Barros ME; Grimaldi M; Desjardins T; Sarrazin M; Chauvel A; Lavelle P. 1998. Conversion of forest into pastures in Amazonia: effects on soil macrofaunal diversity and soil water dynamics. En: ISSS-AISS-IBG-SICS, eds. Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science, 20-26 agosto 1998, Montpellier, Francia. p 203.
- Bouché MB. 1970. Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. En: Pesson P, ed. La vie dans le sol. Gauthiers-Villars, Paris. p 187-209.
- Bouché MB. 1972. Lombriciens de France: ecologie et systematique. I.N.R.A., Paris. 671 p.
- Curry JP. 1978. Relationships between microarthropod communities and soil and vegetational types. Sci Proc R Dublin Soc 6:131-141.
- Davidson DW. 1985. An experimental study of diffuse competition in harvester ants. Amer Nat 125:500-506.
- Decaëns T. 2000. Degradation dynamics of surface earthworm casts in grasslands of the eastern plains of Colombia. Biol Fertil Soils 32(2):149-156.
- Decaëns T; Galvis J; Amézquita E. 2001. Properties of those structures created by soil ecological engineers from the Colombian savannas. C R Acad Sci Sér III 324:465-478.
- Decaëns T; Mariani L; Lavelle P. 1999a. Soil surface macrofaunal communities associated with earthworm casts in grasslands of the eastern plains of Colombia. Appl Soil Ecol 13:87-100.
- Decaëns T; Jiménez JJ; Lavelle P. 1999b. Effect 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; Betancourt N; Jiménez JJ. 2003. Seed dispersion by surface casting activities of earthworms in Colombian grasslands. Acta Oecol 24(4):175-185.
- Decaëns T; Lavelle P; Jiménez JJ; Escobar G; Rippstein G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental llanos of Colombia. Eur J Soil Biol 30(4):157-168.
- Fragoso C. 1985. Ecología general de las lombrices terrestres (Oligochaeta: Annelida) de la región Boca del Chajul, Selva Lacandona (Chiapas, México). Tesis. UNAM, México.

- Fragoso C. 1993. Les peuplements de vers de terre dans l'est et sud-est du Mexique. Tesis (Doctorado). Université Paris 6. 228 p + anexos.
- Fragoso C; Lavelle P. 1992. Earthworm communities of tropical rain forests. *Soil Biol Biochem* 24(12):1397-1408.
- Garnsey RB. 1994. Seasonal activity and aestivation of lumbricid earthworms in the midlands of Tasmania. *Aust J Soil Res* 32:1355-1367.
- Gerard BM. 1967. Factors affecting earthworms in pastures. *J Anim Ecol* 36:235-252.
- Giller PS. 1984. The community structure and the niche. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido.
- Giller PS. 1996. The diversity of soil communities, the "poor man's tropical rainforest". *Biodiv Cons* 5:135-168.
- Jiménez JJ; Moreno AG. *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una nueva especie de lombriz de tierra para Colombia. *Megadrilogica*. (En revisión.)
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P. 1999. Reproductive strategies of three native earthworm species from the savannas of Carimagua (Colombia). *Pedobiologia* 43:851-858.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998a. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a native species from the well-drained savannas of Colombia. *Appl Soil Ecol* 9:153-160.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998b. Earthworm communities in natural savannas and man-made pastures of the eastern plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 28:101-110.
- Jiménez JJ; Brown GG; Decaëns T; Feijoo A; Lavelle P. 2000. Differences in the timing of diapause and patterns of aestivation in some tropical earthworms. *Pedobiologia* 44(6):677-694.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- Kaczmarek M. 1975. An analysis of Collembola communities in different pine forest environments. *Ekol Polska* 23:265-293.
- Krishnamoorthy RV. 1985. A comparative study of wormcast production by earthworm populations from grassland and woodland sites near Bangalore, India. *Rev Ecol Biol Sol* 22(2):209-219.
- Lascano CL; Estrada J. 1989. Long-term productivity of legume-based and pure grass pastures in the Eastern Plains of Colombia. En: *The French Grassland Society, ed. Proceedings of the XVI International Grassland Congress, 4-11 octubre 1989, Niza, Francia.* p 1179-1180.
- Lavelle P. 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Paris VI. *Publ Lab Zool ENS*, 12. 301 p.
- Lavelle P. 1981. Strategies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecol* 2(2):117-133.
- Lavelle P. 1983. The soil fauna of tropical savannas; II: The earthworms. En: Bourlière F, ed. *Tropical savannas.* Elsevier, Amsterdam. p 485-504.
- Lavelle P. 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biol Fertil Soils* 6:237-251.
- Lavelle P. 1996. Diversity of soil fauna and ecosystem function. *Biol Int* 33:3-16.
- Lee K. 1959. The earthworm fauna of New Zealand. New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Bulletin 130.

- Lee K. 1985. Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press, Nueva York. 411 p.
- Lynch J; Balinsky E; Vail S. 1980. Foraging patterns in three sympatric forest ant species, *Prenolepis imparis*, *Paratrechina melanderi* and *Aphaenogaster rudis* (Hymenoptera: Formicidae) in the soil and litter layers of a Maryland forest. Amer Midl Nat 119:31-44.
- Martin S; Lavelle P. 1992. A simulation model of the vertical movements of an earthworm population (*Millsonia anomala*, Omodeo, Megascolecidae) in an African savanna (Lamto, Ivory Coast). Soil Biol Biochem 24(12):1419-1424.
- Mato S; Mascato R; Trigo D; Díaz-Cosín DJ. 1988. Vertical distribution in soil of earthworms in Sierra del Caurel. 1. Species and vegetation types. Pedobiologia 32:193-200.
- Nemeth A; Herrera R. 1982. Earthworm populations in a Venezuelan rain forest. Pedobiologia 23:437-443.
- Pearce TG. 1983. Functional morphology of lumbricid earthworms with special reference to locomotion. J Nat Hist 17(1):95-111.
- Reddy MV; Pasha M. 1993. Influence of rainfall, temperature and some soil physico-chemical variables on seasonal population structure and vertical distribution of earthworms in two semi-arid tropical grassland soils. Int J Biometeor 37:19-26.
- Satchell JE. 1955. Some aspects of earthworm ecology. En: Kevan DK McE, ed. Soil zoology. Butterworth, Londres. p 180-201.
- Saussey M. 1956. Un cas de commensalisme chez les lombriciens. Bull Soc Fr 81:411-413.
- Senapati BK. 1980. Aspects of ecophysiological studies on tropical earthworms: distribution, population dynamics, production, energetics and their role in the decomposition process. Tesis (Ph.D.). Sambalpur University, India. 154 p.
- Shannon CE; Weaver W. 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, IL, Estados Unidos.
- Vegter JJ. 1983. Food and habitat specialisation in coexisting springtails (Collembola, Eubntomobryidae). Pedobiologia 25:253-262.

CAPÍTULO 8

Distribución Espacial de las Lombrices en las Sabanas de Suelos Acidos de los Llanos Orientales de Colombia¹

J. J. Jiménez*, J.-P. Rossi** y P. Lavelle**

Resumen

Mediante el cómputo de índices de agregación y empleando la geoestadística, se estudió la distribución espacial horizontal (DEH) de las lombrices de tierra en una sabana nativa y en un pastizal de 17 años de edad, en Carimagua (Colombia). Los índices I_d de Morisita y b de Taylor se calcularon a partir de los datos de campo obtenidos en muestras de suelo de 1 m² (monolitos) durante 17 meses; tanto los semivariogramas como los mapas de densidad se obtuvieron en tres fechas diferentes mediante un muestreo rápido de 64 bloques de suelo de 40 x 40 x 15 cm, distribuidos regularmente en los nodos de una red de 8 x 8 puntos (o sea, 70 x 70 m).

En los dos sistemas de uso de la tierra estudiados, se observó en las lombrices la tendencia a una distribución contagiosa, es decir, su

DEH resultó agregada; se encontró, además, una relación multivariada entre el tamaño de las lombrices y los índices de agregación empleados. El sistema de uso de la tierra no afectó la distribución espacial de las lombrices, las cuales pertenecían a categorías ecológicas diferentes, eran de tamaño variado y tenían su población distribuida en parches de varias decenas de metros. Los semivariogramas obtenidos reflejaban, en ocasiones, el tamaño de estos parches; en otras fechas de muestreo no se obtuvo ningún patrón espacial. La causa de esta ausencia pudo ser la distancia que había entre los puntos de muestreo (10 m), de modo que si se cambia la escala de observación podrían aparecer patrones no visualizados anteriormente. El objetivo de este estudio fue, en primer lugar, determinar la intensidad de la agregación espacial de los individuos de algunas especies de lombrices de la zona neotropical y, en segundo lugar, observar el movimiento de los parches de población en las dimensiones del área estudiada. Este tipo de análisis espacial, empleado junto con otros métodos, puede ser muy útil para establecer la dinámica de las poblaciones de lombrices de tierra en condiciones naturales.

1. Publicado en *Applied Soil Ecology* 17(3), p 267-278, por Jiménez et al. Copyright © 2001 de Elsevier. Impreso con permiso de la casa editorial.

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

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

Palabras clave: análisis de componentes principales, distribución espacial, ecología de poblaciones, geoestadística, índice de agregación, sabanas

Introducción

Muchos estudios se han realizado recientemente sobre la abundancia y la distribución espacial de diversos taxones del reino animal que viven en el suelo. El análisis geoestadístico se ha empleado para determinar la distribución espacial de microorganismos y de colémbolos (Fromm et al. 1993), nematodos (Delaville et al. 1996; Ettema et al. 1998; Robertson y Freckman 1995; Rossi et al. 1996; Wallace y Hawkins 1994) y de lombrices de tierra (Poier y Richter 1992; Rossi et al. 1995, 1997; Stein et al. 1992).

Aunque se sabe que la distribución de las lombrices en el suelo es irregular y agregada (Guild 1955; Satchell 1955; Svendsen 1957), Phillipson et al. (1976) trataron de cuantificar, por primera vez, el patrón espacial de las poblaciones de lombrices, trabajo que fue continuado más detalladamente por Boag et al. (1994), Decaëns y Rossi (2001), Frago (1993), Lavelle (1978, 1983a, 1988), Rossi (1998), Rossi y Lavelle (1998) y Rossi et al. (1995, 1997). Estos estudios mostraron que la fauna del suelo formaba, generalmente, estructuras espaciales a escala pequeña (< 100 m) (Robertson 1994).

El conocimiento actual de los factores que controlan los patrones de distribución espacial observados en la macrofauna del suelo, o que influyen en ellos, es muy escaso. Se presume que los factores abióticos explican, al menos en parte, la estructura espacial que presentan

los macroinvertebrados del suelo. Ahora bien, varios estudios han señalado la ausencia de relación entre los factores abióticos y la distribución espacial de varios taxones de invertebrados del suelo. Por ejemplo, Rossi et al. (1997) mostraron que la distribución espacial de la lombriz endógena (familia Megascolecidae) *Polypheretima elongata* Perrier era independiente del gradiente de la materia orgánica del suelo, su recurso alimenticio. Ettema et al. (1998) demostraron, en un estudio sobre la dinámica espacio-temporal de nematodos bacteriófagos, la falta de correlación entre los nematodos y los patrones de distribución de su recurso en el suelo, aunque explicaron los resultados por la poca edad de las parcelas estudiadas. Los organismos parecen estar distribuidos según ciertos factores abióticos expresados a una escala determinada (por ejemplo, la textura del suelo o la abundancia de nematodos fitoparásitos [Wallace et al. 193]), aunque Rossi y Quénéhervé (1998) mostraron que estos tipos de relaciones pueden ser, en algunos casos, muy débiles. Los patrones de distribución espacial de estas especies están controlados, generalmente, por muchos factores que actúan a diferentes escalas espaciales y temporales.

La cubierta vegetal es uno de los factores que influyen en la distribución espacial de los organismos del suelo, dando como resultado un mosaico horizontal de áreas con gradientes diferentes de disponibilidad de nutrientes y de condiciones microclimáticas (Lavelle 1983b). Dicho patrón es, probablemente, más notorio en los ecosistemas de sabana que en cualquier otro, en razón de la fuerte estacionalidad del medio, que afecta tanto al gradiente de temperatura

como al de humedad. Los sistemas de uso de la tierra y las prácticas agrícolas, por otro lado, afectan directamente el patrón de distribución en parches de los recursos del suelo (Robertson et al. 1993). A su vez, se supone que un cambio en la heterogeneidad de un recurso del suelo causaría un efecto potencial muy fuerte en la estructura de la comunidad vegetal y en la distribución de los organismos del suelo (Tilman 1988). Asimismo, la composición de la comunidad vegetal estaría determinada por el tipo de práctica agrícola empleada y por el estado de los nutrientes del suelo (Miles 1985; Wardle y Lavelle 1997). Más aún, si la comunidad vegetal influye, por ejemplo, en la composición de las termitas y las lombrices (Lavelle et al. 1997), debería afectar también su distribución espacial. El impacto de estos organismos en el funcionamiento del suelo está condicionado, obviamente, por el efecto *per capita* y también por la localización espacial de los individuos. Cuando se valoran los efectos de los ingenieros del ecosistema (*sensu* Jones et al. 1994), lo anterior cobra una relevancia especial.

El objetivo de este trabajo fue analizar el efecto potencial que ejercería el cambio de sabana nativa en pastizal mejorado —cambio debido a la introducción de gramíneas africanas y leguminosas herbáceas tropicales destinadas al pastoreo— en la distribución espacial de las lombrices de tierra y en sus caracteres morfológicos. Se examinó también la relación existente, según el uso dado a la tierra, entre la distribución espacial de las lombrices y los parámetros morfológicos de éstas, así como la utilidad de las técnicas geoestadísticas para describir convenientemente la distribución espacial de las

lombrices, dada la distancia que se dejó en el terreno entre una muestra y otra.

Se calcularon diferentes índices de agregación de las lombrices en una sabana natural y en otra perturbada, con el fin de determinar el efecto de la perturbación en la distribución espacial de sus poblaciones. Ahora bien, los índices de agregación no consideran la localización real de las unidades o puntos de muestreo y, por tanto, no suministran ninguna información sobre la distribución espacial de los organismos a una escala superior a la del tamaño de la unidad de muestreo (Rossi et al. 1995). Por esta razón se intentó caracterizar plenamente la distribución espacial de las lombrices empleando dos técnicas: el diseño de un esquema de muestreo que sea explícito en sentido espacial, y el análisis geoestadístico aplicado al procesamiento de los datos. Este método permite valorar la coherencia de los patrones de distribución espacial así como la escala en que éstos se manifiestan (Robertson 1994).

Materiales y Métodos

Descripción del sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la estación experimental de Carimagua (del convenio CIAT-CORPOICA) situada en las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia (4°37' N y 71°19' O), a 175 msnm. El valor medio anual de la precipitación y de la temperatura es 2280 mm y 26 °C, respectivamente, y la época seca se extiende desde diciembre hasta marzo. Los suelos de esa área son de dos tipos: Oxisoles de baja fertilidad en las zonas altas (los

“altos”) y Ultisoles en las sabanas bajas (los “bajos”). Los primeros se caracterizan por su acidez (pH 4.5, en agua), su alta saturación de Al (> 90%) y el valor bajo de sus cationes intercambiables Ca, Mg y K.

La investigación se realizó en dos sistemas de uso de uso de la tierra que contrastaban entre sí:

- una sabana nativa donde no se practicaban la quema ni el pastoreo (manejo tradicional) y cuyas especies vegetales más abundantes eran *Andropogon bicornis*, *Gymnopogon* sp., *Panicum* spp., *Trachypogon* spp. e *Imperata* sp.;
- un pastizal que llevaba 17 años sometido a pastoreo, en el que se combinaban una gramínea africana (*Brachiaria decumbens* cv. Basilisk) y una leguminosa herbácea tropical (*Pueraria phaseoloides* CIAT 9900) conocida como “kudzú”.

Historial biológico de las lombrices

En las parcelas estudiadas, la comunidad de lombrices estaba compuesta por ocho especies nativas que también se encontraron en el pastizal introducido (Jiménez et al. 1998b). La mayoría de estas especies pertenece a la familia Glossoscolecidae, la más abundante en la región neotropical: *Andiodrilus* sp. (endógea mesohúmica), *Andiorrhinus* sp. (endoanécica), *Andiorrhinus* sp. 2 (endoanécica?), *Aymara* sp. (epígea), *Glossodrilus* sp. (endógea polihúmica) y *Martiodrilus carimaguensis* (anécica). Hay dos géneros nuevos pertenecientes uno a la familia Ocnerodrilidae (endógea polihúmica) y otro a la familia Acanthodrilidae (epígea) (Jiménez y Moreno, datos sin publicar). Hay grandes diferencias en la estructura

de las comunidades de lombrices encontradas en las parcelas de sabana y de pastizal mejorado. En la comunidad de sabana, las especies endógeas constituyen el 83.2% de la biomasa de todas las lombrices, hay alrededor de 3.26 g PF/m², y *Glossodrilus* sp. es la especie más abundante; en la comunidad de pastizal, en cambio, las especies endógeas sólo representan el 12% de la biomasa total de lombrices, hay 57.1 g PF/m², y la especie anécica constituye el 88% de esa biomasa total (Jiménez et al. 1998b).

Muestreo de lombrices

En este estudio se emplearon dos estrategias de muestreo:

- **Muestreo mensual.** Durante 17 meses (desde abril de 1994 hasta septiembre de 1995, excepto en junio de 1994) se realizó un muestreo estratificado al azar en ambos sistemas de uso de la tierra. Las lombrices se recogieron manualmente de cinco monolitos de suelo de 1 x 1 x 0.5 m (Lavelle 1978) en cada sistema y se llevaron al laboratorio; en ellas se midieron tres variables: longitud (mm), diámetro preclitelar (mm) y peso (g).
- **Muestreo espacialmente explícito.** En ambos sistemas (sabana y pastizal) se tomaron muestras en 64 puntos ubicados en los nodos de una trama regular de 70 x 70 m. En cada punto nodal se extraía rápidamente un monolito de 40 x 40 x 15 cm, que se examinaba manualmente para anotar las especies presentes así como su categoría demográfica: adultos (con clitelo y protuberancias sexuales presentes), individuos juveniles (subadultos, con protuberancias

sexuales presentes pero sin clitelo visible), individuos inmaduros (sin clitelo ni protuberancias sexuales), y capullos. El método, que seguía el esquema de Rossi y Lavelle (1993) debió ser adaptado a causa del gran tamaño de la especie *M. carimaguensis*. Finalizado el muestreo, todas las lombrices fueron devueltas al agujero del suelo (en el nodo) de donde se extrajeron. Con el fin de evitar que, en diferentes fechas, se tomaran muestras en los mismos puntos, las muestras siguientes se tomaron siguiendo el curso de una espiral cuyo origen estaba representado por el punto muestreado en la primera fecha. Dado el tamaño de las parcelas estudiadas (varias hectáreas), la comparación de éstas con los puntos de muestreo de las diferentes fechas hace que éstos se consideren idénticos. En los dos sistemas estudiados (sabana y pastizal) se tomaron muestras en tres fechas diferentes: para la sabana nativa, en noviembre de 1993, noviembre de 1994 y mayo de 1995; para el pastizal mejorado, en septiembre de 1993, octubre de 1994 y junio de 1995.

Análisis de los datos

Índices de agregación

En un primer intento de determinar el patrón espacial de las lombrices se computaron dos índices de agregación: el I_d de Morisita (1959) y el b de Taylor (1961).

Índice de Morisita. Es preciso establecer un índice que no sea sensible a la media de la densidad de población cuando se compara la agregación espacial de poblaciones que presentan medias de densidad

muy diferentes. Morisita (1959, 1971) propuso un índice de agregación independiente de la media de las muestras y del número total de individuos recolectados en las muestras ($\sum x$). Ahora bien, este índice está muy ligado al número total de unidades de muestreo. El índice se expresa así:

$$I_d = n \left(\sum_{i=1}^n (Z_i^2) - \sum_{i=1}^n Z_i \right) / \left(\left(\sum_{i=1}^n Z_i \right)^2 - \sum_{i=1}^n Z_i \right)$$

donde n es el número de unidades de muestreo y Z_i el recuento de individuos en la unidad i de muestreo.

El índice de Morisita toma el valor 1 cuando la distribución es aleatoria, un valor menor que 1 si la distribución es regular, y un valor mayor que 1 si la distribución es agregada. Un análisis de chi-cuadrado (χ^2) permite decidir si la distribución agregada es significativa o no lo es (Elliot 1971).

Índice de Taylor. La Ley Exponencial de Taylor (Taylor 1961, 1984; Taylor et al. 1978) se basa en la relación empírica que se establece entre la media m y la varianza s^2 y se expresa mediante la siguiente función exponencial:

$$s^2 = am^b$$

Los parámetros a y b son parámetros de población. El parámetro b es una medida intrínseca de la agregación de la población y varía continuamente desde cero, valor que toma en la distribución regular ($s^2 = a$, siendo $a < 1$), pasando por el valor 1 en la distribución al azar ($s^2 = m$, siendo $a = 1$), hasta el valor ∞ en la distribución muy agregada (Taylor 1961).

El parámetro a es un factor escalar que depende del tamaño de la unidad de muestreo (Elliot 1971;

Taylor 1961). El exponente b se usa como índice de agregación; b se considera independiente de la media poblacional; de ese modo, es un valor que mide la agregación independientemente de los cambios producidos en la media de la densidad poblacional (Taylor 1961, 1984; Taylor et al. 1988).

Los parámetros a y b están determinados por la regresión lineal existente entre la media y la varianza de las muestras, una vez ejecutada la transformación logarítmica de estas últimas:

$$\log s^2 = \log a + b \log m$$

El índice de agregación de la Ley Exponencial de Taylor es propio de cada especie (índice específico, Taylor 1961, 1988) y está relacionado estrechamente con el ciclo de vida de varias especies de lombrices encontradas en Africa (Rossi y Lavelle 1998).

Análisis de Componentes Principales

Con el fin de estudiar la relación existente entre varios parámetros biológicos —por ejemplo, el peso del adulto (PA), la longitud del adulto (LA), el peso de los individuos inmaduros (PI), la longitud de los inmaduros (LI), la relación entre la longitud y el diámetro (L/D), y la relación entre el peso y el diámetro (P/D)— de una parte, y la distribución vertical anual (DV) junto con los índices de agregación de Morisita y de Taylor, de la otra, se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (ACP) (Webster y Oliver 1990). Para conocer la influencia que ejercía el sistema de uso de la tierra en dichas variables (o sea, en los índices de agregación y los caracteres biológicos), cuyos valores se registraron en las poblaciones de

lombrices presentes en las parcelas de pastizal y de sabana aquí estudiadas, estas parcelas se analizaron conjuntamente.

Geoestadística

La Geoestadística, también llamada Teoría de las Variables Regionalizadas (Matheron 1965, 1971), es una herramienta útil para describir la estructura espacial de cualquier variable del suelo. El aspecto central de la geoestadística es el semivariograma, o sea, la función que describe la evolución de la semi-varianza en relación con la distancia entre los puntos de muestreo (Webster y McBratney 1989). El semivariograma es la única herramienta sencilla realmente importante en la aplicación de la geoestadística a la distribución espacial de las variables del suelo (McBratney y Webster 1986). En la teoría de las variables regionalizadas, el parámetro $\gamma(h)$ es la semi-varianza y se calcula a partir de la siguiente expresión:

$$\gamma(h) = 1/2M(h) \sum_{i=1}^{M(h)} \{ [Z(x_i) - Z(x_i+h)]^2 \}$$

donde $M(h)$ es el número de pares de muestras en cada intervalo de distancia h (o sea, la distancia entre dos puntos de muestreo), y $Z(x_i)$ y $Z(x_i+h)$ son los valores de la variable en dos puntos de muestreo cualesquiera separados por una distancia h .

El semivariograma es la gráfica de la relación entre la semi-varianza y la distancia; la forma de esta curva indica si la variable depende espacialmente o no, es decir, si hay autocorrelación espacial. Cuanto más parecidos sean los valores separados por una distancia dada, menor será el valor de la semi-varianza. Esta aumenta, generalmente, al aumentar la

distancia y al disminuir la similitud entre los puntos de muestreo. Si la variable no presenta una estructura espacial, la semi-varianza fluctúa alrededor de la varianza de la muestra y el semivariograma obtenido será 'plano'.

Los valores calculados de la semi-varianza se adaptan a un modelo teórico (McBratney y Webster 1986; Rossi et al. 1995; Webster y Oliver 1990) que se ajusta al semivariograma calculado a partir de los valores obtenidos en las muestras. En general, sólo se emplean algunas funciones autorizadas cuando el semivariograma se ajusta a un modelo; consultar a Rossi et al. 1995 y a Webster 1985 para una revisión del tema y de los modelos utilizados habitualmente. Si existe autocorrelación espacial, el semivariograma alcanza un valor máximo (la varianza "sill" o 'de umbral') cuando se llega a una cierta distancia entre los puntos de muestreo (el rango). El rango marca el límite de la dependencia espacial o de la autocorrelación de la variable analizada en el semivariograma. Cuando las distancias son mayores que el rango, la semi-varianza permanece fija y genera así una meseta en el semivariograma. El punto en que hay intercepción del semivariograma (punto de corte) es, generalmente, un valor diferente de cero llamado la varianza "nugget" (o sea, mínima, C_0) que expresa la variabilidad debida a patrones no percibidos (y no determinados en el semivariograma), es decir, los que se presentan a una escala menor que la distancia mínima que separa los puntos de muestreo. La varianza máxima ("sill") menos la varianza mínima ("nugget") es la varianza espacial (C). Este valor corresponde a la parte de la varianza total que puede ser modelada por la

estructura espacial (McBratney y Webster 1986).

Los semivariogramas se calcularon aplicando el programa informático VAR 5 (Yost et al. 1989), que permite hacer una estimación del semivariograma y ajustar el modelo mediante un procedimiento modificado de diferencias mínimas cuadráticas (Cressie 1985).

Mapas de contorno

Los mapas clásicos de contorno fueron trazados con ayuda del comando "gráfico de contorno" que posee el programa informático Sigmplot 4.0.

Resultados

Respecto al muestreo geoestadístico, la densidad de las poblaciones de lombrices varió según la especie de lombriz y según la fecha. En los dos sistemas de uso de la tierra estudiados, la especie más abundante fue *Glossodrilus* sp. En la sabana nativa, su densidad media varió de 18.9 individuos/m² (noviembre de 1994) hasta 46.3 individuos/m² (noviembre de 1993); en el pastizal mejorado, esa densidad varió de 36.9 individuos/m² (1994) hasta 102.5 individuos/m² (1995). La especie epígea *Aymara* sp. se registró solamente en el muestreo de 1995, en el cual su densidad fue de 7.81 y 13.5 individuos/m² en la sabana y en el pastizal, respectivamente. La densidad de *M. carimaguensis* y de *Andiorrhinus* sp. fue inferior a 1 individuo/m², excepto en el muestreo realizado en el pastizal en 1995, cuando la primera especie obtuvo 14.5 individuos/m². La densidad de las lombrices pertenecientes a Ocneroдрilidae fue también baja: en la sabana, su valor osciló desde 2 individuos/m² en

1993, hasta 7 individuos/m² en 1995, y en el pastizal, desde 6.6 individuos/m² hasta 18.8 individuos/m² en 1994 y 1995, respectivamente. Finalmente, los valores de densidad obtenidos para *Andiodrilus* sp. oscilaron entre 1.97 individuos/m² (en 1993) hasta 2.7 individuos/m² (en 1995), en la sabana, y desde 3.5 individuos/m² (en 1993) hasta 6.2 individuos/m² (en 1995) en el pastizal. Los datos obtenidos sobre los diferentes estadios demográficos de todas las especies, tanto en la sabana como en el pastizal, aparecen resumidos en los Cuadros 8-1 y 8-2.

La distribución espacial de las especies de lombrices se manifestó como agregada. Tanto el índice I_d como el b mostraron que todas las especies estaban fuertemente agrupadas en ambos sistemas, la sabana y el pastizal (Cuadro 8-3). Todos los coeficientes de regresión fueron significativos a un nivel de confianza del 1%, excepto en el caso de *M. carimaguensis* ($P < 0.05$). Respecto al índice I_d , las especies *Andiodrilus* sp., *M. carimaguensis* y *Aymara* sp. presentaron la mayor agregación en la sabana; en el pastizal, esta agregación alta se registró en *Andiodrilus* sp., *Andiorrhinus* sp. y *Aymara* sp. Todos los valores obtenidos fueron significativos, es decir, diferentes de 1, según la prueba de χ^2 .

El ACP mostró una relación multivariada entre el tamaño de las lombrices y su agregación (Figura 8-1). El porcentaje de la varianza total explicada por los dos primeros ejes fue de 57.6% y 22.1%, respectivamente. Las variables biométricas y la distribución vertical, excepto la relación L/D, definieron el eje 1. El eje 2, por su parte, discrimina la relación L/D y los dos índices de agregación empleados. El eje 1 separó las especies grandes que

descienden en el suelo a bastante profundidad (*M. carimaguensis*) de aquellas más pequeñas que viven cerca de la superficie, mientras que el eje 2 separó las especies que presentan una relación L/D alta (como *Glossodrilus* sp.) de aquellas que tienen una distribución más agregada y una relación L/D menor (*Andiodrilus* sp.). El sistema de uso de la tierra no tuvo un efecto significativo en las variables, excepto en la distribución vertical anual (prueba de t , $P = 0.0123$). La distribución de las especies sobre los ejes factoriales 1 y 2 (Figura 8-2) indicó que el sistema de uso de la tierra no ejerció ningún efecto coherente, de modo que la distribución de las especies de lombrices debe ser explicada por factores biológicos.

La estructura espacial de los diferentes estadios demográficos de la población de lombrices sólo pudo valorarse en algunos semivariogramas. Esto significa que, en la mayoría de los casos, la distancia con que se separaron los puntos de muestreo, es decir, 10 m, fue muy grande y no permitió establecer correctamente la estructura espacial de la comunidad de lombrices estudiada. Es probable que los patrones de distribución agregados que indicaban los índices se expresen, en la mayoría de los casos, más allá de la escala de 10 m. Cuando los semivariogramas obtenidos fueron significativos, pertenecían, en su mayoría, al tipo esférico ("spherical") (Figura 8-3) e indicaban que la variabilidad espacial se expresaba en escalas que variaban desde 27.1 m hasta 57.4 m (Cuadro 8-4).

Las poblaciones de lombrices estuvieron distribuidas, en ambos sistemas de uso de la tierra, en parches de tamaño variable de una fecha de muestreo a otra. El tamaño

Cuadro 8-1. Resumen estadístico de la abundancia de lombrices (N/m²) en los 64 puntos de muestreo pertenecientes a un esquema regular de red, en tres fechas y en la sabana nativa.^a

Especie	Categoría	Fecha 1			Fecha 2			Fecha 3		
		Media	D.t.	E.S.	Media	D.t.	E.S.	Media	D.t.	E.S.
<i>Andiodrilus</i> sp.	Adultos	0.94	2.9	0.36	0.7	2.2	0.3	2.1	4.2	0.53
	Juveniles	1.03	2.9	0.37	2.1	3.7	0.5	0.4	1.5	0.18
	Capullos	0	0	0	0.4	1.8	0.2	0.5	1.6	0.20
<i>Andiorrhinus</i> sp.	Adultos	0	0	0	1.6	12.5	1.6	0.09	0.75	0.09
	Juveniles	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Capullos	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aymara</i> sp.	Adultos	0	0	0	0	0	0	4.5	6.4	0.80
	Juveniles	0	0	0	1.36	3.6	0.4	3.3	5.3	0.67
	Capullos	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glossodrilus</i> sp.	Adultos	19.3	19.6	2.5	14.3	17.2	2.2	0	0	0
	Juveniles	27.0	29.8	3.7	4.7	6.1	0.7	30.45	25.9	3.2
	Capullos	3.9	7.2	0.9	0.3	1.8	0.2	0	0	0
<i>Martiodrilus carimaguensis</i>	Adultos	0	0	0	0.09	0.75	0.09	0.3	1.78	0.22
	Juveniles	0	0	0	0	0	0	0.39	1.92	0.24
	Capullos	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ocneroдрilidae sp.	Adultos	1.9	6.0	0.75	3.13	6.23	0.78	4.8	1.63	0.2
	Juveniles	0.09	0.75	0.09	0	0	0	2.1	8.3	1.03
	Capullos	0	0	0	0	0	0	0	6.1	0.76

a. Datos tomados en el muestreo explícito espacial. D.t. = Desviación típica; E.S. = Error estándar.

Cuadro 8-2. Resumen estadístico de la abundancia de lombrices (N/m²) en los 64 puntos de muestreo pertenecientes a un esquema regular de red, en tres fechas y en el pastizal mejorado.^a

Especie	Categoría	Fecha 1			Fecha 2			Fecha 3		
		Media	D.t.	E.S.	Media	D.t.	E.S.	Media	D.t.	E.S.
<i>Andiodrilus</i> sp.	Adultos	0.6	2.1	0.26	1.5	3.9	0.48	2.4	5.4	0.67
	Juveniles	2.9	5.6	0.70	2.9	6.5	0.82	3.8	9.6	1.2
	Capullos	0	0	0	0.9	3.0	0.37	1.9	4.2	0.53
<i>Andiorrhinus</i> sp.	Adultos	0.56	1.76	0.22	0	0	0	0.4	1.5	0.18
	Juveniles	0.84	2.36	0.29	0.2	1.0	0.13	0	0	0
	Capullos	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aymara</i> sp.	Adultos	0	0	0	0.2	1.05	0.13	10.5	12.7	1.6
	Juveniles	0	0	0	0.3	1.28	0.16	3.0	5.8	0.7
	Capullos	0	0	0	0.7	3.34	0.42	0.8	6.2	0.8
<i>Glossodrilus</i> sp.	Adultos	6.9	9.4	1.18	34.3	22.0	2.7	0	0	0
	Juveniles	59.7	54.2	6.78	2.5	6.4	0.8	102.5	68.4	8.5
	Capullos	0.2	1.0	0.13	0	0	0	0	0	0
<i>M. carimaguensis</i>	Adultos	0.94	2.20	0.27	1.8	4.6	0.57	6.0	7.1	0.89
	Juveniles	0.09	0.75	0.09	0.1	0.7	0.09	8.5	10.4	1.30
	Capullos	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ocneroдрilidae sp.	Adultos	0	0	0	6.44	10.6	1.32	14.6	17.7	2.22
	Juveniles	0	0	0	0.2	1.62	0.20	4.2	8.2	1.02
	Capullos	0	0	0	0	0	0	0	0	0

a. Datos tomados en el muestreo explícito en sentido espacial. D.t. = Desviación típica; E.S. = Error estándar.

Cuadro 8-3. Índices de agregación obtenidos para varias especies de lombrices de tierra en las parcelas de la sabana y del pastizal.

Especie	Índice de Morisita		Índice <i>b</i> de Taylor		Valor medio de <i>b</i>	Error estándar
	Sabana	Pastizal	Sabana	Pastizal		
<i>Andiodrilus</i> sp.	2.903*	3.396*	1.889	1.704	1.797	0.131
<i>Andiorrhinus</i> sp.	ND ^a	3.759*	ND	1.801	1.801	ND
<i>Aymara</i> sp.	3.722*	3.505*	1.634	1.385	1.510	0.176
<i>Glossodrilus</i> sp.	1.833*	2.160*	1.476	1.615	1.546	0.098
<i>M. carimaguensis</i>	4.857*	1.137*	1.542	1.405	1.474	0.097
Ocnerodrilidae sp.	2.604*	2.234*	1.579	1.603	1.591	0.017

a. ND = no determinado.

* Indica un valor significativamente diferente de una distribución al azar (prueba de 'chi' cuadrado, χ^2).

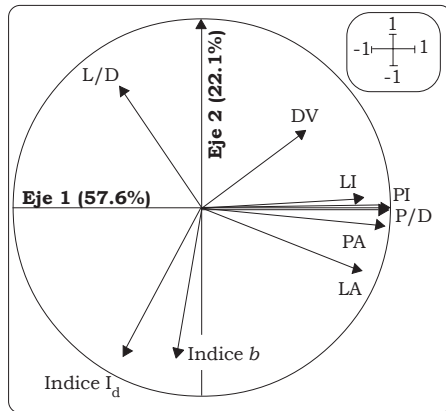


Figura 8-1. Mapa factorial del Análisis de Componentes Principales (ACP) ejecutado con algunas variables biométricas y con los dos índices de agregación empleados.

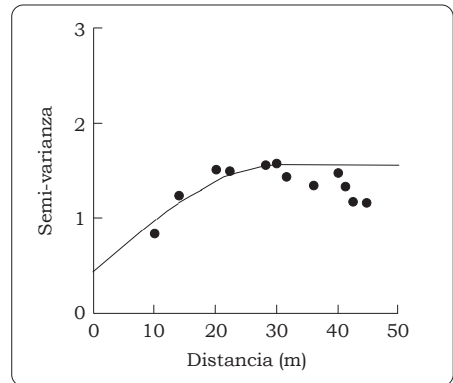


Figura 8-3. Semivariograma esférico obtenido en la especie *Andiodrilus* n. sp. con los datos recolectados en el pastizal en junio de 1995.

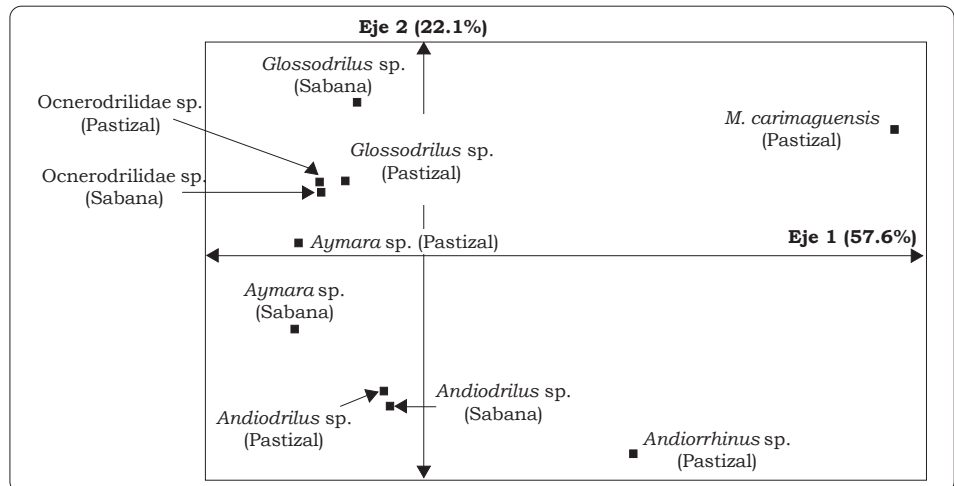


Figura 8-2. Proyección de los objetos (las especies de lombrices de los dos sistemas, sabana y pastizal) en los dos primeros ejes extraídos del ACP.

Cuadro 8-4. Modelo de los semivariogramas y rango obtenido (en m) para cada especie durante todo el periodo del estudio.

Nombre de la especie	Estadio demográfico	Sabana nativa			Pastizal introducido		
		1993	1994	1995	1993	1994	1995
<i>Andiodrilus</i> sp.	Adultos	— ^a	—	Esférico 44.7	—	Esférico 28.7	Esférico 54.5
	Juveniles	—	—	—	—	Esférico 27.1	Esférico 30.3
	Capullos	—	—	—	—	—	Esférico 32.1
<i>Aymara</i> sp.	Adultos	—	—	Esférico 41.2	—	—	—
	Juveniles	—	—	Lineal	—	—	—
	Capullos	—	—	—	—	—	—
<i>Glossodrilus</i> sp.	Adultos	Esférico 37.2	—	—	Lineal	—	—
	Juveniles	Esférico 29.8	Esférico 36.2	—	—	Esférico 57.4	Esférico 41.8
	Capullos	Lineal	—	—	—	—	—
Ocnerodrilidae sp.	Adultos	—	Esférico 30.9	—	—	—	Esférico 30.8
	Juveniles	—	—	—	—	—	—
	Capullos	ND ^b	ND	ND	ND	ND	ND

a. Semivariograma de varianza mínima ("nugget").

b. ND = no determinado.

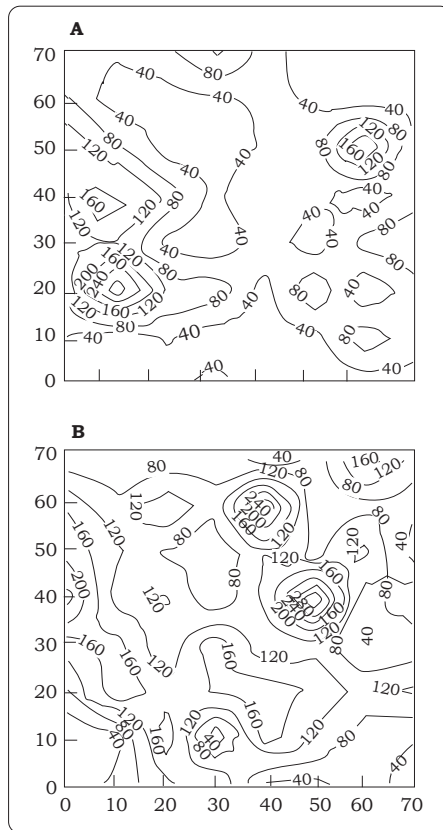


Figura 8-4. Mapas de contorno que muestran la abundancia (N/m^2) de individuos juveniles de *Glossodrilus* sp. en el pastizal, en dos fechas diferentes de muestreo.

medio de los parches en que se agregaron las especies de lombrices fluctuaba entre 30 y 40 m, y a veces era mayor. Por ejemplo, en septiembre de 1993, casi todos los individuos que constituían la especie *Glossodrilus* sp. en el pastizal eran juveniles (Figura 8-4). En dicha figura se observan dos parches de población: uno de ellos es grande y se localiza en el lado izquierdo de la parcela (Figura 8-4,A) y el otro, un poco menor que el primero, se encuentra en la esquina superior derecha. En junio de 1995, la totalidad de la población estaba formada por individuos juveniles,

puesto que los adultos suelen aparecer al final de la época lluviosa (Jiménez et al. 1998b). Al parecer, el parche de población más grande se había movido hacia la izquierda y en la esquina superior derecha se distinguían dos nuevos parches de población.

Discusión

Las lombrices son organismos que adoptan una distribución espacial fuertemente agregada (Rossi y Lavelle 1998). Los resultados de este estudio coinciden con Pearce (1982), quien encontró que, sin considerar el índice de agregación empleado, las lombrices estaban muy agrupadas en los suelos de las costas noroccidentales de Inglaterra. Los valores obtenidos aquí para el índice b de Taylor fueron muy similares a los obtenidos por Taylor et al. (1978), quienes usaron los datos de Gerard (1960). El valor alto del índice b obtenido en este estudio para la especie *Andiorrhinus* sp. puede explicarse por la abundancia de esta especie en los dos sistemas estudiados. Hairston (1959, citado en Lloyd [1967]) concluye que los valores de los índices de agregación son muy altos para las especies poco comunes y *Andiorrhinus* sp. es una especie escasa en Carimagua (Jiménez et al. 1998b).

La evaluación de los índices de agregación depende de la escala de medición empleada y se aplica a todos los métodos que dan un valor cuantitativo a la varianza espacial de la distribución de cualquier organismo (Horne y Schneider 1995). Curtis y McIntosh (1950) y, posteriormente, Pielou (1969) y Greig-Smith (1983) demostraron la dependencia de los índices de agregación respecto a la escala utilizada. Hurlbert (1990) concluyó,

sin embargo, que dicha evaluación es una medida de la agregación sin interpretación alguna. En este caso, la comparación de los índices de agregación entre las poblaciones sólo será válida cuando se realice en la misma escala espacial.

Martiodrilus carimaguensis es una especie cuyos individuos se encuentran activos en una misma galería, al menos durante la primera semana después de iniciada la deposición de heces sobre la superficie del suelo (Decaëns 2000; Jiménez et al. 1998a). Esta especie habita, de manera semipermanente, galerías verticales en forma de U (Jiménez y Decaëns, datos sin publicar) y su comportamiento es afectado por la estacionalidad ambiental. Lo normal es que la lombriz abandone la galería cuando ésta se satura de agua de lluvia, ya que la inundación ocasiona un déficit de O₂ en el suelo (Jiménez et al. 1998a). Es posible que este tipo de comportamiento ocasione los valores bajos del índice I_d obtenidos en el pastizal; es probable, también, que la caracterización de la distribución espacial de las diferentes categorías demográficas, por ejemplo de los adultos y de los individuos inmaduros, revele diferencias aún no percibidas.

Los dos índices empleados en este estudio fueron una herramienta valiosa para determinar el patrón espacial y su correlación con parámetros biológicos, por ejemplo el tamaño de las lombrices. Este tipo de relación se estableció también en el estudio realizado en una comunidad de lombrices de la sabana africana de Lamto (Rossi y Lavelle 1998). Estos dos autores encontraron también que las especies más pequeñas presentaban una fuerte agregación. En Carimagua, las especies de tamaño medio y grande arrojaron los índices

de agregación más altos; por tanto, estas conclusiones deben extraerse con sumo cuidado y es necesario estudiar otras comunidades de lombrices para establecer los patrones que definan la agregación de las especies. Una explicación plausible de esta diferencia puede ser la ausencia de una lombriz anécica, como *M. carimaguensis*, en Lamto. Coincidimos también con los autores mencionados en que este tipo de análisis debe emplearse para definir, de un modo más preciso, las categorías ecológicas de las lombrices, especialmente si el índice *b* es específico de cada especie, como sostuvieron Taylor et al. (1988).

Son varios los factores responsables del poco éxito obtenido en el análisis geoestadístico:

1. **Densidad.** La densidad de una población fluctúa estacionalmente a causa de las condiciones ambientales. El número de lombrices al final de la época lluviosa (1993 y 1994) es un poco bajo en algunas especies porque sus poblaciones iniciaron ya el periodo de inactividad.
2. **Tamaño de las especies.** El muestreo se realizó manualmente y no todos los individuos son recolectados cuando se aplica un método de muestreo manual. En algunas especies, como en *Aymara* sp., *Glossodrilus* sp. y *Ocnodrilidae* n. gen. n. sp., queda sin recolectar casi el 50% de la población cuando se aplica este método (Jiménez, datos sin publicar).
3. **Tamaño de la unidad de muestreo.** Es posible que el tamaño elegido no fuera realmente el óptimo como para recolectar individuos de la

especie anécica *M. carimaguensis*, que son de gran tamaño y se retraen rápidamente hacia el interior de la galería vertical.

4. **Distancia entre las muestras.**

Las poblaciones de lombrices presentan una estructura espacial agregada bastante clara, al menos en la escala de la unidad de muestreo; es probable, por tanto, que la distancia mínima entre los puntos de muestreo sea muy grande y no permita establecer un patrón claro de distribución espacial a una escala mayor que dicho valor mínimo. Los resultados de este estudio muestran que algunas especies están agregadas en parches que tienen menos de 10 m de diámetro.

5. **Estructura en mosaico.** Martin (1991) desarrolló la hipótesis de que la especie *Millsonia anomala* Omodeo presentaba subpoblaciones en diferentes fases demográficas. Es probable que los patrones observados en la comunidad de lombrices analizada en ambos sistemas de uso de la tierra correspondan a un mosaico espacio-temporal de parches de población. Esta hipótesis, sin embargo, debe ser demostrada en estudios futuros.

Los patrones de distribución en sentido horizontal de las lombrices son difíciles de establecer, ya que han sido descritos en varias escalas, desde la local (Lavelle 1978; Phillipson et al. 1976) hasta la regional (Evans y Guild 1948; Németh 1981) y la geográfica (Bouché 1972; Fragoso 1993). La variabilidad de la distribución espacial horizontal de las lombrices va desde 1 m (Rossi 1998) hasta

50 m (Poier y Richter 1992). La especie endógena tropical *Polypheretima elongata* Perrier se distribuye en parches de población que miden de 20 a 30 m de diámetro, y presenta una notoria oposición entre el patrón de los adultos y el de los individuos juveniles (Rossi et al. 1997). Ninguno de los estadios demográficos de esta especie presentó una autocorrelación con alguna variable del suelo, por ejemplo la materia orgánica o un gradiente en el contenido de arcilla. En el estudio antes mencionado, los autores explican los patrones observados basándose en procesos demográficos, como la competencia intraespecífica que conduce a un descenso de la fecundidad en áreas donde hay una densidad alta de adultos. El tamaño de los parches coincide con el que reportaron Rossi y Lavelle (1998) y Rossi et al. (1997) para algunas especies de la sabana de Lamto (Costa de Marfil). Asimismo, el límite establecido para la distribución espacial de las lombrices de tierra en este estudio, que es el de parches menores que 100 m, se ajusta al que describió Robertson (1994).

La estrategia de muestreo empleada en este estudio no fue muy útil al tratar de establecer, de manera precisa, la distribución espacial de las lombrices empleando el análisis geoestadístico, incluso tras haber demostrado que las especies estaban agregadas (los índices de agregación diferían de una distribución al azar). La agregación es una característica de la población de lombrices de tierra, y fue fácil demostrarla empleando los dos índices, I_d y b ; es necesario, sin embargo, aumentar la resolución del análisis geoestadístico para mostrar el patrón de distribución real de las poblaciones.

No se puede concluir, a partir de los resultados obtenidos, que la distribución observada se debe a factores dinámicos, internos o externos, incluidos en la población de lombrices. Rossi et al. (1997) establecieron la distribución espacial de *P. elongata* en las parcelas de producción comercial de flores de la isla de Martinica, empleando procesos internos contenidos en la población. En otro estudio, Rossi y Quénehervé (1998) no encontraron ninguna relación significativa entre los nematodos, tanto de vida libre como fitoparásitos, y varios parámetros de los suelos Vertisoles del mismo lugar, excepto entre la densidad del nematodo fitoparásito *Helicotylenchus retusus* Siddiqui y Brown y el contenido de arcilla de dichos suelos, cuya correlación fue negativa.

La perturbación de los sistemas ecológicos es un factor determinante en la estructuración de éstos puesto que crean un mosaico espacio-temporal de parches. Moloney y Levin (1996) sostienen que, en general, el patrón espacial de una perturbación ha sido ignorado y sólo se ha prestado atención a la comprensión de los efectos provocados por la tasa y la intensidad de la perturbación. La estructura espacial de las perturbaciones apenas ha sido considerada en los estudios realizados sobre ese tema. Asimismo, la dinámica espacio-temporal de las variables del suelo en los sistemas perturbados, por ejemplo la densidad de las lombrices, no ha sido estudiada en profundidad, excepto por Decaëns y Rossi (2001), Jiménez (1999) y Rossi (1998; datos sin publicar), quienes suministran información sobre este tema.

En este trabajo se ha resaltado la utilidad de las diferentes

herramientas estadísticas empleadas en el análisis espacial de las poblaciones de lombrices. Las prácticas del uso de la tierra, por su parte, no tuvieron un impacto claro en esa distribución, un hallazgo que resulta interesante. Este resultado apoya la hipótesis de que la distribución espacial de las lombrices está determinada por factores que actúan dentro de sus poblaciones, aunque es necesario investigar más este punto. Con ayuda de un método nuevo para detectar modelos de distribución espacial comunes en que se consideran diferentes fechas de muestreo (Jiménez et al., en revisión), se mostrará la estabilidad y la distribución opuesta que presentan las diferentes especies de lombrices.

Agradecimientos

Este estudio fue incorporado al Proyecto Macrofauna STD-2 de la Unión Europea. El primer autor quiere agradecer al CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical) por el apoyo técnico y humano recibido durante el tiempo del estudio, así como a T. Decaëns y a dos evaluadores anónimos por sus útiles comentarios a las primeras versiones de este trabajo.

Referencias

- Boag B; Legg RK; Neilson R; Palmer LF; Hackett CA. 1994. The use of Taylor's Power Law to describe the aggregated distribution of earthworms in permanent pasture and arable soil in Scotland. *Pedobiologia* 38:303-306.
- Bouché MB. 1972. Lombriciens de France: ecologie et systematique. INRA, Paris. 671 p.
- Cressie N. 1985. Fitting variogram models by weighted least squares. *Math Geol* 17:563-586.

- Curtis JT; McIntosh RP. 1950. The interrelation of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31:434-455.
- 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; Rossi J-P. 2001. Spatiotemporal structure of an earthworm community and soil heterogeneity in a tropical pasture (Carimagua, Colombia). *Ecography* 24:671-682.
- Delaville L; Rossi J-P; Quénéhervé P. 1996. Plant row and soil factors influencing the micro-spatial patterns of plant-parasitic nematodes on sugarcane in Martinique. *Fundam Appl Nematol* 19(4):321-328.
- Elliot JM. 1971. Some methods for statistical analysis of sampling of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Associates, The Ferry House, Ambleside, Reino Unido.* 144 p.
- Ettema CH; Coleman DC; Vellidis G; Lowrance R; Rathbun L. 1998. Spatiotemporal distribution of bacterivorous nematodes and soil resources in a restored riparian wetland. *Ecology* 79(8):721-734.
- Evans AC; Guild WJMcL. 1948. Studies on the relationships between earthworms and soil fertility; IV: On the life cycles of some British Lumbricidae. *Ann Appl Biol* 35:471-484.
- Fragoso C. 1993. Les peuplements de vers de terre dans l'est et sud-est du Mexique. Tesis (Doctorado). Université Paris 6. 228 p. + anexos.
- Fromm H; Winer K; Filser J; Hantschel R; Beese F. 1993. The influence of soil type and cultivation system on the spatial distributions of the soil fauna and microorganisms and their interactions. *Geoderma* 60:109-118.
- Gerard BM. 1960. The biology of certain British earthworms in relation to environmental conditions. Tesis (Ph.D.). Londres, Reino Unido.
- Greig-Smith P. 1983. Quantitative plant ecology. University of California Press, Berkeley, Estados Unidos.
- Guild WJMcL. 1955. Earthworms and soil structure. En: McKevan DK, ed. *Soil zoology*. Butterworths, Londres. p 83-98.
- Horne JK; Schneider DC. 1995. Spatial variance in ecology. *Oikos* 74: 18-26.
- Hurlbert SH. 1990. Spatial distribution of montane unicorn. *Oikos* 58: 257-271.
- 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 (Ph.D.). Universidad Complutense, Madrid. 311 p.
- Jiménez JJ; Decaëns T; Rossi J-P. Stability of the spatiotemporal distribution and competition in neotropical earthworm assemblages. (En revisión.)
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998a. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a native species from the well-drained savannas of Colombia. *Appl Soil Ecol* 9(1-3):153-160.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998b. Earthworm communities in native savannas and man-made pastures of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 28(1):101-110.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.

- Lavelle P. 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Tesis (Doctorado). Paris VI. Publ Lab Zool ENS, 12. 301 p.
- Lavelle P. 1983a. The structure of earthworm communities. En: Satchell JE, ed. Earthworm ecology: from Darwin to vermiculture. Chapman and Hall, Londres. p 449-466.
- Lavelle P. 1983b. The soil fauna of tropical savannas. I. The community structure. En: Bourlière F, ed. Tropical savannas. Elsevier, Amsterdam. p 477-484.
- Lavelle P. 1988. Assessing the abundance and role of invertebrate communities in tropical soils: Aims and methods. J Afr Zool 102: 275-283.
- Lavelle P; Bignell D; Lepage M; Wolters V; Roger P; Ineson P; Heal OW; Dhillon S. 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. Eur J Soil Biol 33(4):159-193.
- Lloyd M. 1967. Mean crowding. J Anim Ecol 36:1-30.
- Martin S. 1991. Modélisation de la dynamique et du rôle d'une population de vers de terre (*Millsonia anomala*) dans les savanes humides de Côte d'Ivoire. Tesis. Université Paris VI.
- Matheron G. 1965. Les variables regionalisées et leur estimation. Masson, Paris. 305 p.
- Matheron G. 1971. The theory of regionalized variables and its application. Cahiers du Centre de Morphologie Mathématique, N° 5. Fontainebleau, Francia.
- McBratney AB; Webster R. 1986. Choosing functions for semivariograms of soil properties and fitting them to sampling estimates. J Soil Sci 37:617-639.
- Miles J. 1985. Soil in the ecosystem. En: Atkinson D; Fitter AH; Read DJ; Usher MB, eds. Ecological interactions in soil, plants, microbes and animals. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido. p 407-427.
- Moloney KA; Levin SA. 1996. The effects of disturbance architecture on landscape-level population dynamics. Ecology 77(2):375-394.
- Morisita M. 1959. Measuring of the dispersion of individual and analysis of distribution patterns. Mem Fac Sci Kyushu Univ Ser E Biol 2:215-235.
- Morisita M. 1971. Composition of the I_q -index. Res Popul Ecol (Kyoto) 13:1-27.
- Németh A. 1981. Estudio ecológico preliminar de las lombrices de tierra (Oligochaeta) en ecosistemas de bosque húmedo tropical en San Carlos de Rio Negro, Territorio Federal Amazonas. Tesis. Universidad Central de Venezuela. 92 p.
- Phillipson J; Abel R; Steel J; Woodell SRJ. 1976. Earthworms and the factors governing their distribution in an English beechwood. Pedobiologia 16:258-285.
- Pearce TG. 1982. Recovery of earthworm populations following salt-water flooding. Pedobiologia 24:91-100.
- Pielou EC. 1969. An introduction to mathematical ecology. John Wiley, Nueva York, Estados Unidos.
- Poier KR; Richter J. 1992. Spatial distribution of earthworms and soil properties in an arable loess soil. Soil Biol Biochem 24:1601-1608.
- Robertson GP. 1994. The impact of soil and crop management practices on soil spatial heterogeneity. En: Pankhurst CE; Doube BM; Gupta VVSR; Grace PR, eds. Soil biota: management in sustainable farming systems. CSIRO, Melbourne, Australia. p 156-161.

- Robertson GP; Crum JR; Ellis BG. 1993. The spatial variability of soil resources following long-term disturbance. *Oecologia* 96:451-456.
- Robertson GP; Freckman D. 1995. The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. *Ecology* 76:1425-1432.
- Rossi J-P. 1998. Rôle fonctionnel de la distribution spatiale des vers de terre d'une savane humide de Côte d'Ivoire. Tesis. Université Pierre et Marie Curie, Paris 6. 192 p.
- Rossi J-P; Lavelle P. 1993. Statistical procedure for field surveys. En: Lavelle P, ed. Conservation of soil fertility in low-input agricultural systems by manipulating earthworm communities. Proyecto EC N° ERBTS3*CT920128. Informe N° 1. p 63-86.
- Rossi J-P; Lavelle P. 1998. Earthworm aggregation in the savannas of Lamto (Côte d'Ivoire). *Appl Soil Ecol* 7:195-199.
- Rossi J-P; Quénéhervé P. 1998. Relating species density to environmental variables in presence of spatial autocorrelation: a study case on soil nematodes distribution. *Ecography* 21(2):117-123.
- 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(3-4):485-488.
- Rossi J-P; Lavelle P; Tondoh JE. 1995. Statistical tool for soil biology; X: Geostatistical analysis. *Eur J Soil Biol* 31(4):173-181.
- Satchell JE. 1955. Some aspects of earthworm ecology. In: McKevan DK, ed. Soil zoology. Butterworths, Londres, Reino Unido. p 180-201.
- Stein A; Bekker RM; Blom JHC; Rogaar H. 1992. Spatial variability of earthworm populations in a permanent polder grassland. *Biol Fertil Soils* 14:260-266.
- Svendsen JA. 1957. The distribution of Lumbricidae in an area of Pennine moorland (Moor House Nature Reserve). *J Anim Ecol* 26:423-439.
- Taylor LR. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature* 189:732-735.
- Taylor LR. 1984. Assessing and interpreting the spatial distribution of insect populations. *Annu Rev Entomol* 29:321-357.
- Taylor LR; Woiwod IP; Perry JN. 1978. The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J Anim Ecol* 47: 383-406.
- Taylor LR; Perry JN; Woiwod IP; Taylor RAJ. 1988. Specificity of the spatial power-law exponent in ecology and agriculture. *Nature* 332:721-722.
- Tilman D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.
- Wallace MK; Hawkins DM. 1994. Application of geostatistics in plant nematology. *J Nematol* 26:626-634.
- Wallace MK; Rust RH; Hawkins DM; MacDonald DH. 1993. Correlation of edaphic factors with plant-parasitic nematode population densities in a forage field. *J Nematol* 25:642-653.
- Wardle D; Lavelle P. 1997. Linkages between soil biota, plant litter quality and decomposition. En: Cadisch G; Giller KE, eds. Driven by nature. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 107-125.
- Webster R. 1985. Quantitative spatial analysis of soil in the field. *Adv Soil Sci* 3:1-70.

Webster R; McBratney AB. 1989. On the Akaike Information Criterion for choosing models for variograms of soil properties. *J Soil Sci* 40:493-496.

Webster R; Oliver MA. 1990. *Statistical methods in soil and land resource survey*. Oxford University Press, Londres, Reino Unido. 316 p.

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

CAPÍTULO 9

Diferencias en la Programación de la Diapausa y en los Patrones de Estivación de Algunas Especies de Lombriz de Tierra del Trópico¹

J. J. Jiménez*, G. G. Brown**, T. Decaëns***,
A. Feijoo† y P. Lavelle**

Resumen

La estivación es un período de inactividad que forma parte del ciclo de vida de muchos organismos del suelo. Gracias a la heterogeneidad genética, fisiológica y ambiental de las lombrices de tierra, su estivación ocurre de muchas maneras. En este estudio se emplea el término estivación en el sentido de inactividad de una población de lombrices de tierra en cualquier época del año. Se muestran aquí también las diferentes estrategias de estivación encontradas en algunas lombrices tropicales. Los resultados obtenidos provienen de estudios detallados de las comunidades de lombrices de tierra encontradas en las sabanas de Colombia y México, en varios pastizales de este último

país, y en algunos agroecosistemas de Tanzania. Aunque todas las especies construían cámaras de estivación en las que se enrollaban en ciertas épocas del año, tenían, sin embargo, diferencias en sus patrones de estivación. Por ejemplo, las lombrices de dos especies neotropicales fueron halladas en el interior de una esfera recubierta con una secreción mucosa; las de otras dos de dichas especies no formaron ninguna estructura mucosa, pero sellaron el extremo de su galería con varios tabiques construidos con heces; las de una especie africana formaron su cámara de estivación con granos de arena grandes que se adherían al exterior de las lombrices e impedían así que éstas tocaran la superficie interna de la cámara.

Este capítulo presenta una descripción detallada, junto con los dibujos correspondientes, de las cámaras de estivación de cinco especies de lombrices; trae además un análisis completo de los procesos que determinan el mecanismo de este patrón de comportamiento en una especie anécica de Colombia. El comienzo de la estivación fue diferente para los adultos y los individuos jóvenes de dos especies neotropicales de la familia Glossoscolecidae: *Glossodrilus* n. sp. y *Martiodrilus carimaguensis*. Los

1. Publicado en *Pedobiología* 44(6), p 677-694, por Jiménez et al. Copyright © 2000 de Urban & Fischer Verlag. Impreso con permiso de la casa editorial.

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

** Laboratoire d'Ecologie et Biologie des Sols Tropicaux, Université Pierre et Marie Curie, centre IRD d'Île de France, 32 Av. Henri Varagnat, F-93143 Bondy Cedex, Francia.

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

† Proyecto de Laderas, CIAT, AA 6713, Cali, Colombia.

adultos de esta última especie, que es nativa de las sabanas de Colombia, inician el proceso de diapausa después de horadar una galería profunda en el suelo al final de la época lluviosa; los individuos jóvenes inician ese proceso 4 meses antes. Varios autores han establecido una relación entre los segmentos nuevos añadidos al cuerpo de la lombriz y el periodo de estivación; en este estudio no se halló ninguna relación de este tipo en la única especie que se estudió con más detenimiento.

Palabras clave: diapausa, estivación, estrategias adaptativas, lombrices, sabanas

Introducción

Algunos organismos vivos tienen capacidad de entrar en una fase de inactividad o en una especie de letargo, cuando las condiciones del ambiente son desfavorables. La estivación² es un período que forma parte del ciclo de vida de muchos organismos del suelo y se puede definir como la capacidad que tienen de suspender su actividad durante períodos de tiempo variables. Casi todas las especies de lombrices de tierra emplean este mecanismo como respuesta a las fluctuaciones estacionales de la humedad y de la temperatura del suelo. Durante esta fase de inactividad, los individuos permanecen en las capas profundas del suelo inmóviles y sin alimentarse; pueden incluso experimentar la reabsorción de sus caracteres sexuales primarios y secundarios.

De acuerdo con Bouché (1972, 1984) y con Olive y Clark (1978, op. cit. Lee 1985), se distinguen tres

2. Los autores se refieren a la inactividad de una población animal en cualquier época del año.

tipos de inactividad cuyos límites no están definidos claramente; puede haber, además, varios estadios intermedios que dependen del estrés ambiental (Lee 1985):

1. **Quiescencia.** Este proceso ocurre cuando cambian las condiciones ambientales favorables. Los individuos retoman la actividad cuando las condiciones que iniciaron el proceso se vuelven favorables para ellos. No construyen cámaras de estivación ni se enroscan, sino que permanecen extendidos, por lo que pueden experimentar una deshidratación muy severa. Pueden vaciar el contenido intestinal, pero sus caracteres sexuales no son reabsorbidos.
2. **Paradiapausa** (= diapausa facultativa, Saussey 1966, op. cit.; Lee 1985). Este tipo de letargo es inducido por la pérdida de humedad del suelo. La supresión de los factores que lo inducen propicia el reinicio de la actividad. Cada individuo construye una cámara de estivación y se enrolla en ella después de vaciar su contenido digestivo. Hay regresión de los caracteres sexuales. En este estado la deshidratación de las lombrices se reduce mucho.
3. **Diapausa.** Las condiciones adversas inducen, a nivel fisiológico, la diapausa obligatoria. Un factor ambiental le da origen, pero su final (o sea, el reinicio de la actividad) está determinado a nivel fisiológico. A diferencia de la paradiapausa, no hay aquí respuesta de los individuos cuando éstos se someten a condiciones favorables de un ambiente artificial, por ejemplo, cuando las lombrices se introducen en un suelo húmedo

hasta la capacidad de campo (pF 2.8). Los individuos que pasan por diapausa construyen también una cámara de estivación, pierden peso porque vacían su contenido intestinal y no sufren deshidratación. También se produce, durante esta fase, una reabsorción de los caracteres sexuales y a veces la regeneración de algunos tejidos.

Muchos autores han descrito las diferentes estrategias que presentan las lombrices al comenzar su fase de quiescencia o de diapausa (Abeloos y Avel 1928; Bouché 1972, 1984; Evans y Guild 1948; Lee 1951; Morgan y Winters 1991; Satchell 1967; Saussey 1966). Sin embargo, en pocos estudios se ha ilustrado el patrón de formación de las cámaras de estivación. El objetivo del presente trabajo fue, de un lado, ilustrar gráficamente las diversas cámaras de estivación observadas en varias especies tropicales de diferentes familias en dos continentes y, del otro, establecer los detalles de los mecanismos de estivación (inducción), tanto fisiológicos como edáficos, en una lombriz anécica de las sabanas de los Llanos Orientales de Colombia.

Materiales y Métodos

La estivación de las lombrices de tierra se estableció a partir tanto de estudios detallados de sus comunidades, que se realizaron durante 18 meses en Carimagua (Colombia) y en La Víbora (México), como de observaciones de campo en agroecosistemas cercanos a Gairo (Tanzania) y en Isla, Tuxpan y Carranza (México); esta investigación formó parte de tres proyectos internacionales (financiados por la UE, IFS y AECI). Las lombrices que presentaron estivación, así como sus

cámaras, se observaron durante un muestreo manual de aquéllas a diferente profundidad, en monolitos de suelo de tamaño variable (Anderson e Ingram 1993; Lavelle 1978).

Sitio experimental en Colombia

El trabajo principal de campo se realizó en la estación experimental de Carimagua (CIAT-CORPOICA) en los Llanos Orientales de Colombia (4°37' N y 71°19' O, 175 msnm). El valor medio anual de la precipitación fue de 2200 mm y el de la temperatura de 26 °C (en el periodo 1973-1995). La fuerte estacionalidad ambiental se refleja en una época seca de 4 meses de duración. Los suelos se clasifican como Oxisoles y Ultisoles infértiles (USDA 1975) y sobre ellos se asientan sabanas herbáceas con arbustos aislados y bosques de galería anastomosados; éstos comprenden, principalmente, palmas del género *Mauritia* y están asociados a los cursos de agua. Una parcela de sabana natural y un pastizal introducido de gramínea y leguminosa dedicado al pastoreo se eligieron como sitios de muestreo.

Se tomaron muestras detalladas de las comunidades de lombrices durante 18 meses (desde marzo de 1994 hasta septiembre de 1995, excepto en junio de 1994); en esas muestras se combinó el muestreo manual de bloques de suelo de 1 m² x 0.5 m, y el lavado y tamizado de monolitos pequeños de 20 x 20 cm. Aunque la profundidad habitual de muestreo fue de 50 cm, ésta varió según la época del año a causa de la migración vertical de algunas especies de lombrices (Jiménez et al. 1998a). Los bloques de suelo fueron divididos en capas de 10 cm de espesor y todas las

lombrices encontradas en ellas se introdujeron en formol al 4% (según la metodología de Lavelle 1978). El muestreo finalizaba cuando, en una capa determinada (nunca antes de 50 cm) no se encontraba ninguna lombriz. En algunos casos, especialmente en la época seca, la profundidad de muestreo llegó a 80 cm. Cada mes se extraían cinco monolitos de 1 m² y 10 muestras para lavado y tamizado, según un diseño de bloques estratificado y completamente al azar, para ambos sistemas de uso de la tierra.

La comunidad de lombrices de tierra de la sabana nativa y de los pastizales introducidos estaba constituida por ocho especies, todas ellas nativas (Cuadro 9-1). La riqueza en especies es similar en ambos sistemas, pero hay una especie en la sabana que no se encuentra en el pastizal. Sin embargo, los valores medios anuales de la densidad y de la biomasa de la comunidad de lombrices de la sabana fue de 49.8 individuos/m² y de 3.26 g pF/m², respectivamente; estos valores fueron mucho más bajos que los obtenidos en el pastizal (80.1 individuos/m² y 57.1 g pF/m², respectivamente) a causa de la abundante población de *Martiodrilus*

carimaguensis en este último sistema. Esta especie contribuye allí con un 88% a la biomasa total de lombrices de tierra (Jiménez et al. 1998b).

Sitios experimentales en México

Estos sitios se localizan al oriente de México, en el estado de Veracruz, en la franja de la costa atlántica (35 a 80 msnm); presentan un clima estacional húmedo y caluroso, con una precipitación anual superior a 1200 mm. Hay, sin embargo, una época seca de 4 a 6 meses, interrumpida intermitentemente por fuertes vientos procedentes del norte y por lluvias suaves llamadas "nortes." En Isla y en La Víbora, los suelos (un Ultisol y un Alfisol, respectivamente) son de textura arenosa o franco-arenosa, pobres en materia orgánica (< 1.5% C), cuya vegetación original era, probablemente, la de una sabana herbácea y arbustiva. En ambos lugares, la vegetación actual consiste en una gramínea nativa que sirve de pastura. En La Víbora, el muestreo se realizó mensualmente (desde junio de 1996 hasta septiembre de 1997); se extrajeron manualmente bloques de suelo de 25 x 25 cm², hasta una

Cuadro 9-1. Comunidad de lombrices de las sabanas y de los pastizales de Carimagua y tamaño máximo alcanzado por los adultos.

Especie	Familia	Categoría ecológica ^a	Peso adulto (g) ^b	Longitud adulto (mm) ^c
<i>Andiodrilus</i> n. sp.	Glossoscolecidae	Endógea	1.3 ± 0.3	109 ± 14.4
<i>Andiorrhinus</i> n. sp. 1	Glossoscolecidae	Endo-anécica	7.1 ± 2.1	188 ± 27.6
<i>Andiorrhinus</i> n. sp. 2	Glossoscolecidae	Endo-anécica	4.9 ^d	—
<i>Aymara</i> n. sp.	Glossoscolecidae	Epigea	0.06 ± 0.02	58.1 ± 10.3
<i>Glossodrilus</i> n. sp.	Glossoscolecidae	Endógea	0.09 ± 0.02	83.9 ± 10.7
<i>Martiodrilus carimaguensis</i>	Glossoscolecidae	Anécica	11.2 ± 2.1	194.3 ± 24.3
Octochaetidae n. gen.	Octochaetidae	Epigea	0.02 ± 0.01	45.2 ± 8.1
Ocnerodrilidae n. gen.	Ocnerodrilidae	Endógea	6·10 ⁻³ ± 2·10 ⁻³	22.8 ± 2.7

- a. Anécica: vive en el suelo, pero se alimenta en la superficie; Epigea: vive y se alimenta en la superficie del suelo; Endógea: vive y se alimenta en el suelo (según Bouché 1972 y Lavelle 1981).
 b. En formol.
 c. Los datos son medias ± desviación típica.
 d. Sólo un ejemplar.

profundidad de 20 cm (Brown et al. sin publicar). Todas las lombrices encontradas se introdujeron en formol al 4% y se llevaron al laboratorio donde fueron pesadas. Se encontraron siete especies, una de ellas exótica y el resto nativas; tres de ellas eran nuevas para la ciencia. En este capítulo se hará referencia exclusivamente a los ejemplares del género que pertenece a la familia Glossoscolecidae (gen. nov. 1). En Isla se tomaron muestras en la época lluviosa (septiembre a octubre) y en la seca (mayo) de 1998 y 1999, mediante calicatas rectangulares de 50 x 25 cm que tenían de 40 a 60 cm de profundidad.

En Carranza y Tuxpan, los suelos son Vertisoles cuyo contenido de arcillas es alto (> 40%) y cuya riqueza en C (> 2.5%) es mayor que en los antes mencionados. La vegetación original del sitio fue un bosque tropical semideciduo; actualmente, éste se ha convertido en un pastizal de la especie introducida *Digitaria decumbens*. Estos sitios fueron muestreados de igual manera y en las mismas fechas que los de Isla.

Otros sitios experimentales (en Tanzania y en Colombia)

El sitio de Tanzania se encuentra cerca del pueblo de Rubeho (SE), a unos 900 msnm. La vegetación original era el bosque de Miombo y el muestreo (metodología TSBF; Anderson e Ingram 1993) se realizó en un campo de girasoles en 1996. El suelo es un Alfisol, de textura gruesa y con valores de C intermedios. El sitio, que se encuentra en el lado oeste de una cordillera orientada hacia el océano (al este), cerca de Gairo, se caracteriza por una época seca muy prolongada. La precipitación media

anual es de 700 mm que se registran, en su mayor parte, entre noviembre y febrero. Es bien conocida aquí la gran diversidad de cienpiés (o milpiés), pero se sabe poco sobre la fauna relacionada con las lombrices de tierra. Durante el muestreo, el suelo estaba muy seco (8% p/p H₂O). Las lombrices de las muestras se conservaron en formol al 4%.

El sitio de Colombia se encuentra en la cuenca del río Cabuyal (departamento del Cauca), sobre las estribaciones de la cordillera andina, a 1400 msnm. Las muestras de lombrices de tierra se tomaron en un bosque secundario de más de 40 años, desde junio de 1995 hasta febrero de 1997. Los valores medios anuales de precipitación y temperatura son 1500 mm y 21 °C, respectivamente, y el régimen de precipitación es bimodal. Hay dos épocas secas: de diciembre a febrero y de junio a agosto, y dos épocas lluviosas: de marzo a mayo y de septiembre a noviembre. Los suelos se definen como Dystropept óxicos, provienen de cenizas volcánicas, y son de textura fina, bien drenados y ligeramente ácidos (pH = 5.3) (Feijoo, datos sin publicar).

Estivación vs. regeneración (en Colombia)

Se ha establecido una relación entre la estivación y la regeneración en *M. carimaguensis*, una especie anéctica nativa que sobrevive a la época desfavorable del año mediante la diapausa. Se probó la hipótesis de que ciertas especies de lombrices incrementan el número de segmentos de su cuerpo durante este periodo de inactividad. Se contó, por ello, el número de segmentos nuevos añadidos a la región posterior del cuerpo de las lombrices, tanto en los

adultos como en los individuos subadultos o inmaduros que habían pasado por la estivación.

Análisis de los datos

Los análisis estadísticos se realizaron con ayuda del paquete SPSS 6.0. Se calcularon las regresiones para obtener las ecuaciones que mejor se ajustaban a los datos. También se empleó el ANOVA de una sola vía de Kruskal-Wallis (una prueba no paramétrica) empleando el número de lombrices halladas a diferentes profundidades en las muestras de suelo.

Resultados

Cámaras de estivación

En las lombrices de tierra de distintas especies que se recolectaron durante la época seca en el interior de las cámaras de estivación se observaron diferentes estrategias adaptativas orientadas a evitar que se secaran los tejidos de esas lombrices. Estos diversos patrones de estivación se muestran en la Figura 9-1 (A-D):

- A. **Cámara de diapausa** de una especie de **gran tamaño** (15 a 30 cm de longitud) de las sabanas de Colombia: *M. carimaguensis* (Glossoscolecidae).

Cada individuo de esta especie construyó una cámara al final de la galería en que habitaba de manera semipermanente; se enroscó en la cámara después de vaciar su contenido intestinal y suspendió su actividad hasta el comienzo de la siguiente temporada de lluvias. La inactivación se produjo después de que la especie descendió hasta una profundidad de 60 a 110 cm. Casi siempre, el extremo de la galería

estaba sellado con heces que formaban tabiques con el fin de evitar la pérdida de humedad corporal de la lombriz, humedad que es vital para mantener una tasa mínima de respiración. Hubo diferencias en el comienzo de la estivación de los adultos y de los individuos jóvenes (Jiménez et al. 1998a).

- B. **Cámara de estivación** de la **especie pequeña** (de 2 a 2.5 cm) feofílica ("feofílica") (Bouché 1972; Lee 1985) perteneciente a Ocnodrilidae n. gen. y de la **especie epígea** *Aymara* n. sp. (Glossoscolecidae), halladas en Carimagua, Colombia.

Los individuos de estas especies formaron una cámara de estivación al final de su galería pero no la sellaron, a diferencia de los de *M. carimaguensis*.

- C. **Cámara de estivación** de *Glossodrilus* n. sp. (Glossoscolecidae), especie de **tamaño pequeño** (de 8 a 10 cm) de los Llanos Orientales de Colombia.

Estas lombrices se rodean de una esfera mucosa cuya estructura es muy similar a la de un capullo, aunque de mayor tamaño (unos 5 mm de diámetro); los capullos de esta especie son muy pequeños, ovales, y miden 3.0 x 2.2 mm (Jiménez et al. 1999). La cámara no debe confundirse con un capullo cuando se practica un muestreo.

- D. **Cámara de estivación** de una lombriz de **tamaño intermedio** (de 10 a 15 cm) de Tanzania aún no clasificada, y para *Chuniodrilus zielae* Omodeo 1963 (Eudrilidae) de Lamto, en Costa de Marfil.

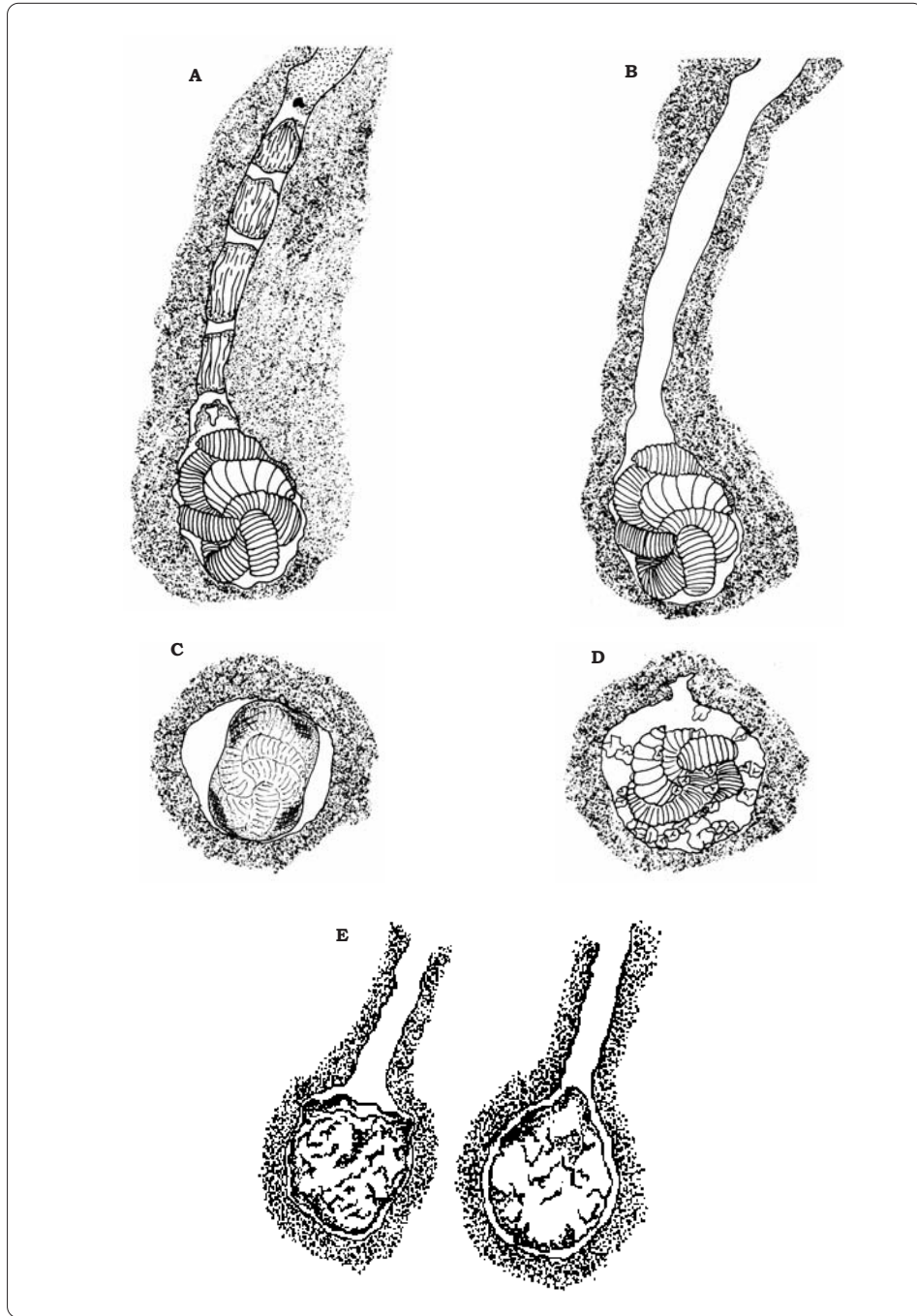


Figura 9-1. Diversas cámaras de estivación de varias lombrices tropicales. (A) *Martiodrilus carimaguensis* (Carimagua, Colombia); (B) *Ocnerodrilidae* n. gen. (Carimagua, Colombia); (C) *Glossodrilus* n. sp. (Carimagua, Colombia); (D) especie no identificada de Rubeho, Tanzania; (E) *M. heterostichon* (Cauca, Colombia). Dibujos realizados por AG Moreno.

Estas lombrices hacen que los granos grandes de arena queden adheridos a la superficie interna de la cámara para evitar, probablemente, que se seque el tegumento de su cuerpo, expuesto a perder humedad hacia dicha superficie interna de suelo. Hace ya más de un siglo, Darwin (1881) y Hensen (1877) observaron fenómenos similares. Esa superficie interna está recubierta con moco (que le da un aspecto brillante) y probablemente con arcillas que la lombriz compactaría con la presión de su cuerpo. Este recubrimiento ayudó a evitar también la pérdida de agua hacia el suelo seco circundante.

E. **Cámara de estivación** de una lombriz de **tamaño intermedio** (de 8 a 12 cm de longitud), aún no descrita, pero perteneciente a la subfamilia Acanthodrilinae, de Isla, México.

Esta especie formó una cámara a una profundidad de 30 a 50 cm y la usó incluso al final de la época lluviosa cuando el medio estaba tan seco que podía inducir el proceso de estivación. Las cámaras eran estructuras discretas que podían separarse fácilmente del suelo circundante y su interior estaba recubierto con una capa mucosa y arcillosa. Para construir esta cámara, la lombriz debió seleccionar partículas arcillosas de un suelo de textura franco-arenosa y depositarlas luego de manera que formaran una esfera completa, con la cual se cubrió para enroscarse en su interior.

F. **Cámara de estivación** de un género nuevo de lombriz de tierra de **tamaño intermedio** (de 8 a 12 cm) perteneciente a Glossoscolecidae gen. nov. 1, de La Víbora, México.

Esta cámara puede considerarse intermedia entre la que construye la

especie de Isla y la del género nuevo de la familia Ocnerodrilidae de Colombia. La lombriz formó una cámara cuyas paredes internas, recubiertas con moco (y probablemente con arcillas) y ligeramente compactadas, le permitieron enrollarse como un ovillo. La cámara como tal quedaba cerrada, aunque esta especie no forma estructuras discretas como la especie hallada en Isla.

G. **Cámara de estivación** de *Martiodrilus heterostichon* Schmarda 1861 (Glossoscolecidae), del departamento del Cauca, Colombia.

Esta especie endógena oligohúmica construye una cámara a 30 cm de profundidad (Figura 9-1,E), como mínimo, que usa incluso al final de la época lluviosa si la humedad del suelo desciende a menos de 22% (p/p H₂O), nivel al que se induce la diapausa. La cámara observada era una estructura discreta que podía separarse completamente del resto del suelo y estaba recubierta en su interior con moco y partículas arcillosas. Para construir esta cámara, la lombriz debió seleccionar partículas arcillosas de un suelo de textura franco-arenosa y depositarlas luego de manera que formaran una estructura globosa, con la cual se cubrió para enroscarse en su interior. Cuando empieza la época lluviosa, la lombriz abandona la cámara en cuyo interior hay heces, y asciende hacia los primeros 20 cm del suelo. Es muy común encontrar estas cámaras llenas de heces, que también se encuentran en las galerías que abre la lombriz.

Patrones de estivación

Se han observado diferentes estrategias de estivación en las

especies de Carimagua, donde las lombrices descienden a una profundidad mínima de 30 a 40 cm para permanecer inactivas.

Andiodrilus n. sp. y *Andiorrhinus* n. sp. no manifestaron ninguna adaptación al estrés ambiental. Estas lombrices descienden hasta una profundidad de 30 a 60 cm y permanecen quietas, extendidas en toda su longitud. No construyeron ninguna cámara de estivación y ninguno de sus individuos se enroscó en forma de ovillo; por ello, su superficie corporal estaba totalmente seca y no hubo respuesta física al estímulo táctil, aunque recuperaron cierto grado de movilidad al ser humedecidas en el laboratorio. Bouché (1984) clasificó estas especies como "hipohigrófilas", es decir, las que permanecen en las capas profundas y húmedas del suelo sin mostrar ningún letargo y mueren cuando el contenido de agua de su cuerpo desciende por debajo del nivel crítico.

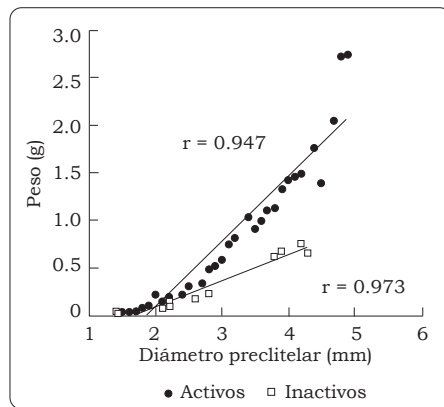


Figura 9-2. Diferencias entre los individuos inactivos y activos de la especie *Andiodrilus* n. sp. respecto a la relación entre su peso y su tamaño ($P < 0.01$). El peso de los activos se expresa como peso fresco *in vivo*, que es 18.8% mayor que el peso de éstos conservados en formol.

La relación entre el diámetro preclitelar y el peso fresco de estas lombrices (valoración preliminar en Jiménez et al. 1998b; Jiménez et al. 2000), cuando se hallan en estado inactivo, se obtuvo para las que fueron halladas en las muestras de febrero de 1994 (Figuras 9-2 y 9-3). Dado un mismo diámetro preclitelar, el peso de un individuo inactivo fue inferior al de otro activo, ya que aquél se ha deshidratado y ha vaciado su contenido intestinal. Se puede decir que, en general, los adultos de ambas especies pierden el 60% de su peso total durante la estivación (Figura 9-4). Se han observado pérdidas similares en lombrices de tierra del gen. nov. 1 (*Glossoscolecidae*) de La Víbora (México); los individuos inactivos recolectados fueron agrupados en ocho clases de peso y siempre fueron significativamente más livianos que los activos.

La estrategia adaptativa de las especies *Glossodrilus* n. sp., *Aymara* n. sp. y de un nuevo género de la

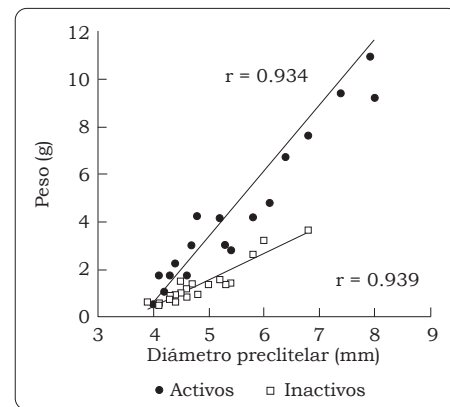


Figura 9-3. Diferencias entre los individuos inactivos y activos de la especie *Andiorrhinus* n. sp.1 respecto a la relación entre su peso y su tamaño ($P < 0.01$). El peso de los activos se expresa como peso fresco *in vivo*, que es 15.4% mayor que el peso de éstos conservados en formol.

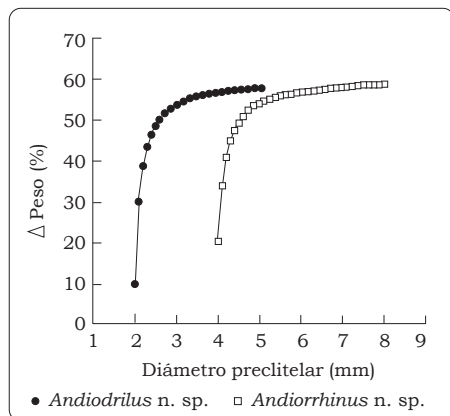


Figura 9-4. Relación entre el porcentaje de variación de la pérdida de peso fresco *in vivo* de los individuos inactivos y activos y su diámetro preclitelar, en dos especies: *Andiodrilus n. sp.* y *Andiorrhinus n. sp.* 1.

familia Octochaetidae fue la paradiapausa. Los especímenes inactivos de *Glossodrilus n. sp.* estaban enrollados a una profundidad de 50 a 60 cm en el interior de una esfera mucosa que podía confundirse con un capullo, ya que, en apariencia, era similar a éste, aunque su tamaño y su peso eran superiores (5 mm Ø y 0.04 g, respectivamente) a los del capullo. Los ejemplares inactivos de *Aymara n. sp.* y *Ocnerodrilidae n. sp.* se encontraron a una profundidad de 40 cm y de 70 a 80 cm, respectivamente, en cámaras de estivación parecidas a las de la Figura 9-1,B.

La especie *M. carimaguensis* presentó el comportamiento más sorprendente. Antes de iniciar la fase de inactividad, los individuos vaciaron su contenido intestinal, sellaron el extremo de su galería con varios tabiques elaborados con sus propias heces (4 a 5 tabiques) y construyeron una cámara esférica en la que se enrollaron como un ovillo compacto. Casi todos los individuos en letargo recogidos en febrero de

1994 murieron al ser introducidos en placas Petri de 10 cm Ø recubiertas con papel de filtro húmedo, porque absorbieron el agua y se rehidrataron hasta estallar. Sólo sobrevivió un adulto de 7.33 g de peso in vivo, que permaneció inactivo en el laboratorio desde el 16 de febrero hasta el 12 de mayo.

Variaciones estacionales de la actividad

La fuerte estacionalidad de Carimagua y de La Víbora determinaron los patrones de actividad de las comunidades de lombrices de tierra presentes en cada uno de esos sitios. Ahora bien, en Carimagua, el inicio del periodo de estivación puede ser diferente para los adultos y para los que todavía no son, en dos especies: *Glossodrilus n. sp.* y *M. carimaguensis*. La actividad de los individuos inmaduros de *Glossodrilus n. sp.* fue, al parecer, de mayor duración en el pastizal que en la sabana (Cuadro 9-2). En ambos sistemas, los adultos y los subadultos de *Glossodrilus n. sp.*, es decir, los estadios que constituyen la población al final de la época lluviosa, permanecieron activos durante esta época. La actividad de *M. carimaguensis* siguió la estacionalidad anual, no así los individuos inmaduros, los cuales se inactivaron en julio de 1994 y en junio de 1995 (Cuadro 9-2). En abril y en mayo de 1994, todos los individuos inmaduros estaban activos; iniciaron, probablemente, la diapausa en junio, pues sólo el 6% del total estaban activos en julio. Durante septiembre y octubre de ese mismo año, el porcentaje de inmaduros activos aumentó porque se incorporaron a esa población los que habían nacido recientemente, cuya diapausa se habría iniciado en ese lapso. En noviembre ya no se encontraban inmaduros activos, que reaparecieron

Cuadro 9-2. Variación estacional de la actividad de los individuos inmaduros (Inm) y no inmaduros (N Inm) de *Glossodrilus n. sp.* en la sabana y en el pastizal y de los inmaduros (Inm), subadultos (Su) y adultos (Ad) de *M. carimaguensis* en el pastizal.

Mes de muestreo	<i>Glossodrilus n. sp.</i>				<i>M. carimaguensis</i>		
	Sabana		Pastizal		Pastizal		
	Inm	N Inm	Inm	N Inm	Inm	Su	Ad
En 1994							
Abril	100	- ^a	100	-	100	100	100
Mayo	100	-	100	-	100	100	100
Julio	100	-	100	-	6	100	100
Agosto	97	100	100	-	5	84	100
Septiembre	88	100	100	100	11	-	100
Octubre	19	100	100	100	12	18	90
Noviembre	7	100	91	100	0	0	70
Diciembre	8	100	53	100	0	0	8
En 1995							
Enero	0	0	0	-	0	-	0
Febrero	0	-	0	-	0	-	0
Marzo	34	-	0	-	0	-	0
Abril	85	-	90	-	62	-	82
Mayo	100	-	100	-	100	100	100
Junio	100	-	100	-	96	100	100
Julio	100	-	100	-	43	-	100
Agosto	100	-	100	-	4	-	80
Septiembre	92	-	100	100	20	-	100

a. El signo - indica que no se recolectó ningún ejemplar durante el mes de muestreo; en el caso de *Glossodrilus n. sp.*, porque los adultos aparecen hacia el final de la época lluviosa.

al comienzo de la siguiente temporada de lluvias. En abril de 1995, el 62% de los individuos inmaduros estaban activos de nuevo y al mes siguiente el 100%. Estos iniciaron su diapausa en junio, de modo que la población de inmaduros activos descendió a un 3.8% en agosto. Hubo diferencias significativas ($P < 0.01$, ANOVA Kruskal-Wallis) en el peso medio de los individuos que se hallaban en estivación, según la capa de suelo que ocupaban (Figura 9-5).

En La Víbora, desde diciembre hasta junio todos los individuos del gen. nov. 1 se hallaban estivando a una profundidad mayor que 15 cm, generalmente, la cual dependía de la profundidad del horizonte A. Durante este periodo, la humedad del suelo fue inferior al punto de marchitamiento (pF 4.2, 4% H₂O, p/p). Los primeros individuos activos se encontraron a finales de junio —en conexión con la llegada de las primeras lluvias— y su actividad

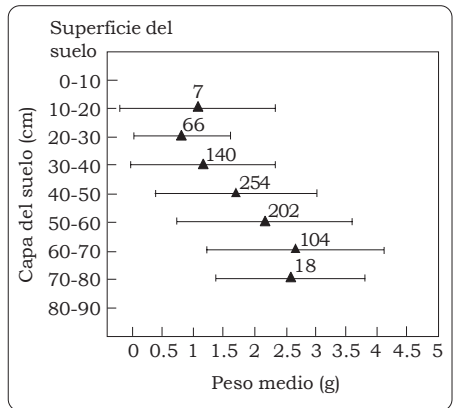


Figura 9-5. Relación entre la distribución vertical en diferentes capas del suelo (cm de espesor) y el peso medio (\pm desviación estándar) de los individuos de *M. carimaguensis* en estivación (ANOVA de Kruskal-Wallis, $P < 0.01$). Los números sobre cada punto indican el total de individuos encontrados en cada capa.

continuó hasta finales de diciembre —o hasta el tiempo en que finalizaba la época de lluvias.

Estivación vs. regeneración en *M. carimaguensis*

De todas las lombrices de tierra encontradas en estivación (790), sólo el 6.6% presentó regeneración; la relación proporcional equivalente para los individuos inmaduros fue de 5.7% (Cuadro 9-3). No se encontraron diferencias significativas en el número de segmentos nuevos añadidos según el estado de desarrollo de la lombriz (Kolmogorov-Smirnov, $P = 0.85$). Asimismo, no se encontró ninguna relación entre el número de segmentos nuevos de las lombrices que estaban estivando y el peso de éstas (Figura 9-6).

El porcentaje de adultos con segmentos nuevos totalmente formados estaría señalando una tasa de 'fragmentación individual' de las lombrices totalmente desarrolladas de

M. carimaguensis. El valor 8.8% corresponde a la pérdida de la parte posterior del cuerpo por causas naturales, por ejemplo, la depredación; cuando este valor se aplica a los individuos subadultos, la tasa mencionada es de 9.9% (18.7% menos 8.8%, Cuadro 9-3). Este valor es casi el doble del que se obtuvo para los individuos inmaduros (5.7%). Si se considera toda la población (790 individuos), los adultos y los subadultos con segmentos nuevos sólo representan el 1.8% de ese total, del cual representan los individuos inmaduros en iguales condiciones el 4.8%.

La relación entre el número de segmentos nuevos añadidos y el peso de las lombrices en estivación se muestra en la Figura 9-7. La

Cuadro 9-3 Número de lombrices de la especie *M. carimaguensis* (N) halladas en diapausa y que presentaban regeneración.

	Lombrices en estivación		Regeneración presente		N2/N1 (%)
	N1	%	N2	%	
Adultos	91	11.5	8	15.2	8.8
Subadultos	32	4.0	6	11.5	18.7
Inmaduros	667	84.4	38	73.1	5.7
Total	790	100	52	100	

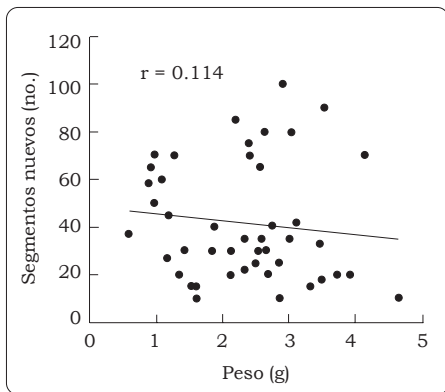


Figura 9-6. Regresión entre el número de segmentos nuevos añadidos y el peso de los individuos inmaduros en estivación de *M. carimaguensis* (n.s., $P > 0.05$).

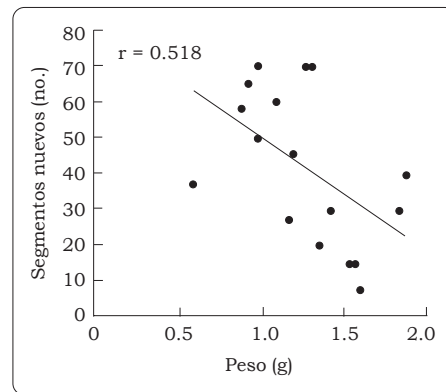


Figura 9-7. Regresión entre el número de segmentos nuevos añadidos y el peso de los individuos inmaduros (< 2 g) en estivación de *M. carimaguensis* ($P < 0.05$).

regresión no fue significativa, excepto cuando se consideraron las lombrices cuyo peso era inferior a 2 g ($P < 0.05$). Estos datos indican que los individuos de *M. carimaguensis* agregarán nuevos segmentos según su peso individual, y que ese aumento será mayor cuando tengan un peso inferior a 2 g.

Discusión

La estivación de las lombrices se ha estudiado en la zona templada de Europa y en Australia (Anderson 1980; Evans y Guild 1948; Garnsey 1994; Gerard 1967; Nordström 1975); en regiones de Africa tropical, para las especies *Hyperiodrilus africanus* Beddard 1893 y *Eudrilus eugeniae* Kinberg 1867 (Madge 1969); en Africa del Sur, para *Aporrectodea rosea* Savigny y *Allobophora trapezoides* Eisen 1874 (Reinecke y Ljungström 1969); y en India, para *Octochaetona surensis* Michaelsen (Senapati 1980). En este trabajo se estudian por primera vez y en detalle las lombrices de tierra neotropicales.

La duración de la diapausa de *M. carimaguensis* en el laboratorio fue similar a la que presentó en condiciones naturales (Jiménez et al. 1998b). Este patrón fue observado también por Saussey y Debout (1984) en *Aporrectodea giardi* Ribaucourt (Lumbricidae). Gates (1961) reportó, por su parte, que algunas especies asiáticas entran en una fase de quiescencia antes de que termine la época lluviosa, y permanecen inactivas aunque sean introducidas en un ambiente en que la humedad les sea favorable; esto indica, por tanto, la presencia de una diapausa obligatoria.

Reinecke (1983) reportó también que el inicio de la diapausa era

diferente para los adultos y para los individuos inmaduros de la especie surafricana *Microchaetus modestus* (Glossoscolecidae), aunque no identificó la señal que determina esas diferencias. Gerard (1967) encontró un patrón opuesto al encontrado en este estudio en algunos pastizales británicos, donde las lombrices de tierra, cuyo peso era superior a 3 g, se encontraban quiescentes y a mayor profundidad que los individuos recién nacidos, los cuales se mantenían activos y cerca de la superficie del suelo.

Se pueden proponer, por tanto, dos hipótesis sobre la adición de segmentos en las lombrices de tierra durante su período de estivación:

- que las lombrices presentan el mismo número de segmentos durante toda su vida;
- que algunos individuos presentan, en cambio, un número variable de segmentos durante su crecimiento y pueden incrementar ese número en los periodos de estivación.

Si esta última hipótesis resultara cierta, indicaría una estrategia adaptativa intraespecífica por la siguiente razón: estas lombrices podrían ingerir una cantidad mayor de suelo que permitiría, especialmente si los recursos orgánicos son limitados —contenidos de C y N bajos, por ejemplo— como ocurre en las sabanas de suelos ácidos, que se incrementara la asimilación de nutrientes en su tracto digestivo.

Los adultos de *Eisenia fetida* Savigny 1826 presentan un número de segmentos similar al de los individuos recién nacidos (Sun y Pratt 1931). Moment (1953) sostiene que la adquisición de nuevos segmentos finaliza en el momento de la eclosión y que, si ocurre una

amputación caudal, la lombriz producirá para repararla el mismo número de segmentos que tenía antes. No obstante, el número de segmentos de los adultos puede ser superior al de los individuos recién nacidos, como ocurre en las especies *Allolobophora terrestris* f. *longa* Savigny y *A. nocturna* (Evans y Guild 1947) y en *A. terrestris* f. *typica* (Saussey 1971b).

Evans (1946) informó que algunas especies adquieren segmentos adicionales durante el crecimiento (otras no los producen). Abeloos y Avel (1928) y Saussey (1971) han establecido relaciones entre el período de estivación de las lombrices de tierra y su regeneración en la especie *Allolobophora terrestris* f. *typica*, y Pearce (1983) en la especie *A. longa*. En este último estudio no se encontró ninguna relación entre la regeneración y la estivación en los individuos de una de las especies investigadas con más detenimiento.

Hay que realizar más estudios para determinar si la regeneración durante la estivación es una estrategia que les permite a las lombrices aumentar el número de segmentos o es, simplemente, un mecanismo de remplazo de la parte amputada. Es posible que ambos procesos ocurran y esto explicaría la ausencia de relación en los adultos de *M. carimaguensis*, aunque la segunda hipótesis no ha sido probada todavía. Por otra parte, los individuos inmaduros, cuyo peso osciló entre 0.5 y 1 g, tenían un mayor número de segmentos nuevos que los que pesaron entre 1 y 2 g. Estos resultados podrían explicarse por la extrema fragilidad de los individuos inmaduros (Edwards y Bohlen 1996), cuyas partes caudales se rompen fácilmente —o son más atacadas por algunos depredadores invertebrados— cuando descienden a

estivar, lo que no ocurre entre los adultos y los subadultos.

La incorporación de segmentos nuevos implica, o bien un crecimiento continuo (sin ninguna amputación) o bien una regeneración hipermérica tras producirse una amputación caudal, como encontró Saussey (1971b) en *A. terrestris*. Omodeo (1962) afirma que la regeneración no se debe a una reparación caudal sino que es una función normal del crecimiento. Hay tres veces más segmentos nuevos en los adultos de *A. caliginosa* Savigny que en los individuos inmaduros de la especie. Sería muy extraño que, en este caso, les fuera amputada la parte caudal a las lombrices antes de llegar al estado adulto. Vedovini (1968, 1969) sostiene también esta hipótesis en otras cuatro especies: *Eophila dollfusi* Tétrý, *E. dugesi* Rosa, *A. caliginosa* f. *typica* (Savigny) y *E. sanaryensis* Tétrý. Saussey (1971b) demostró que hubo un aumento caudal en 4 individuos de un total de 27 a los que se indujo artificialmente la diapausa.

La formación de segmentos nuevos en la región caudal de *A. terrestris* ocurre siempre durante la diapausa, en condiciones naturales (Abeloos y Avel 1928). Saussey (1971) demostró que los adultos de *A. terrestris* f. *typica* tienen más segmentos nuevos que las lombrices recién nacidas, aunque el porcentaje de individuos que experimentaron la regeneración fue muy similar tanto en los inmaduros (57.1%) como en los adultos (55%).

La diapausa puede considerarse una inversión realizada en un estilo de vida alternativo que ofrece sus propios beneficios, costos y compensaciones, y no es tanto una huida de las condiciones estacionales desfavorables (Bradshaw et al. 1998). Cuando el

alimento disponible escasea, se activa la diapausa en una gran variedad de organismos (Beck 1980; Gilbert y Schreiber 1998; Harper 1977); un efecto igual produce el fotoperíodo en algunos insectos (Tauber et al. 1986) y en algunos ácaros (Lees 1953). Tanto la temperatura como el fotoperíodo dan señales que inducen la diapausa en las lombrices de tierra (Reinecke 1983; Saussey y Debout 1984). En la lombriz paleártica anécica *Aporrectodea longa* (Ude), los factores que determinan el inicio de la diapausa son la temperatura del suelo, el estrés hídrico y el fotoperíodo, o sea, cuando la duración del día es superior a 15.3 horas (Heidet y Bouché 1991). Morgan y Winters (1991) observaron un aumento en las reservas energéticas de lípidos antes de iniciar la diapausa en la especie *A. longa*. Quizás los adultos segregan una sustancia inductora de la diapausa que es la responsable de la pronta entrada de los inmaduros en esta fase. Una gran cantidad de esta sustancia se produciría especialmente cuando los individuos inmaduros se inactivan en la mitad de la época de lluvias. Esto supondría, obviamente, un enorme esfuerzo energético para aquellas especies que viven en suelos donde los recursos orgánicos son bajos.

Después de la producción de los capullos, los adultos de *M. carimaguensis* descienden a las capas profundas del suelo tanto como lo permite su peso corporal (Jiménez y Decaëns 2000). Esta especie inicia la diapausa después de que sus adultos pierden el 20% del peso fresco, al final de la época lluviosa. En aquellos sitios donde la precipitación es escasa o donde existe una estacionalidad muy definida, como en las sabanas neotropicales, los mecanismos de

esta índole son, sin duda, esenciales para mantener la densidad de las poblaciones de lombrices a lo largo del tiempo. Por tanto, la diapausa desempeña, al parecer, un papel muy importante en el control del ciclo de vida de *M. carimaguensis*. En las lombrices de tierra, la diapausa estacional constituye una fase de regresión sexual, de ahorro energético (Gallisian 1971) y de crecimiento postcaudal (Saussey y Song 1981). Forma parte no sólo de la regulación del ciclo de las actividades trófica y sexual (Bouché 1984), sino también de la densidad poblacional.

Es poco probable que las condiciones abióticas sean las que propicien el inicio de la diapausa; en cambio, la evasión de la competencia intraespecífica e interespecífica, así como la depredación, pueden ser los factores responsables de ese comienzo. Se ha observado también que estos procesos son importantes en otros taxones, por ejemplo, en algunas especies de copépodos (Santer y Lampert 1995). Quizás la explicación posible del comportamiento de *M. carimaguensis* respecto a la diapausa se encuentre en la necesidad de reducir la competencia, en los hábitos reproductivos, en los factores ambientales y aun en la escasez de alimento (disponibilidad de hojarasca); sin embargo, todos estos fenómenos deben ser estudiados con más profundidad en investigaciones futuras.

La humedad del suelo es el factor responsable de los patrones estacionales observados en la distribución vertical de las comunidades de lombrices de tierra, aunque las diferencias observadas entre los adultos y los individuos inmaduros de *M. carimaguensis* pueden tener también un origen biótico. La diapausa anticipada de

los inmaduros responde a una inducción fisiológica (Jiménez et al. 1998b), pero no hay aún una evidencia experimental sobre la naturaleza de los factores que desencadenan ese fenómeno. Ahora bien, una explicación plausible sería la regulación de la densidad de población de las lombrices, ya que se ajusta especialmente a esta especie que necesita 3 años, al menos, para alcanzar la madurez sexual (Jiménez, datos sin publicar). La estrategia adaptativa de las especies más grandes, que explotan las capas superficiales del suelo para evitar una concentración elevada de individuos de la misma especie, y reducir así la competencia intra-específica, podría ser la que regula este tipo de comportamiento en *M. carimaguensis*. El fotoperíodo, como factor de inducción de la diapausa en las lombrices (Begon et al. 1996; Saussey y Debout 1984), puede afectar a los adultos y a los individuos inmaduros de modo diferente. Cabe la observación de que esta diversidad de hipótesis y respuestas requiere más estudios, principalmente de carácter fisiológico, que permitan definir las diferencias que existen entre los esquemas o patrones de estivación de las lombrices de tierra.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Carlos Fragoso y a Isabelle Barois por sus críticas a la primera versión del manuscrito, y a varios estudiantes y operarios de campo por la ayuda prestada para este estudio. Agradecen también a A.G. Moreno por los dibujos de las diferentes cámaras de estivación. La infraestructura y los fondos para realizar el estudio provinieron

principalmente del CIAT y del IRD (antiguo ORSTOM). Agradecen además el apoyo recibido, durante varias fases de este trabajo, del Programa de Biología y Fertilidad de los Suelos Tropicales (TSBF), de la Universidad Complutense (España), del Instituto de Ecología (México) y de la Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI). Agradecen, finalmente, por los comentarios y las sugerencias útiles de dos revisores anónimos.

Referencias

- Abeloos M; Avel M. 1928. Un cas de périodicité du pouvoir régénérateur: la régénération de la queue chez les Lombriciens *Allolobophora terrestris* et *A. caliginosa*. C R Soc Biol 99:737-738.
- Anderson C. 1980. The influence of climatic conditions on activity and vertical distribution of earthworms in a Danish arable soil. K Vet-Landbohojsk Arssk 57-68.
- Anderson JM; Ingram JSI. 1993. Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. 2a. ed. C.A.B. International, Londres, Reino Unido. 221 p.
- Beck SD. 1980. Insect photoperiodism. 2a. ed. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Begon M; Harper JL; Townsend CR. 1996. Ecology: individuals, populations and communities. 3a. ed. Blackwell Science, Oxford, Reino Unido. 1068 p.
- Bouché MB. 1972. Lombriciens de France: ecologie et systematique. INRA, Paris, Francia. 671 p.
- Bouché MB. 1984. Les modalités d'adaptation des lombriciennes à la sécheresse. Bull Soc Bot Fr 131:319-327.

- Bradshaw WE; Armbruter PA; Holzapfel CM. 1998. Fitness consequences of hibernant diapause in the pitcher-plant mosquito *Wyeomyia smithii*. Ecology 79:1458-1462.
- Darwin C. 1881. The formation of vegetable mould through the action of worms, with observations of their habits. Murray, Londres.
- Edwards CA; Bohlen PJ. 1996. Biology and ecology of earthworms. 3a. ed. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido. 426 p.
- Evans AC. 1946. Distribution of numbers of segments in earthworms and its significance. Nature 158:98.
- Evans AC; Guild WJ. 1947. Studies on the relationships between earthworms and soil fertility; I: Biological studies in the field. Ann Appl Biol 34:307-330.
- Evans AC; Guild WJ. 1948. Studies on the relationships between earthworms and soil fertility; IV: On the life cycles of some British Lumbricidae. Ann Appl Biol 35:473-493.
- Gallisian A. 1971. Diapause et régénération postérieure chez le lombricide *Eophila dollfussi* (Tetry). Tesis. Université de Provence, Francia. 243 p.
- Garnsey RB. 1994. Seasonal activity and aestivation of lumbricid earthworms in the midlands of Tasmania. Aust J Soil Res 32:1355-1367.
- Gates GE. 1961. Ecology of some earthworms with special reference to seasonal activity. Am Midl Nat 66:61-86.
- Gerard BM. 1967. Factors affecting earthworms in pastures. J Anim Ecol 36:235-252.
- Gilbert JJ; Schreiber DK. 1998. Asexual diapause induced by food limitation in the rotifer *Synchaeta pectinata*. Ecology 79:1371-1381.
- Harper JL. 1977. Population biology of plants. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Heidet J-C; Bouché MB. 1991. Regulation de l'activité lombricienne: influence de la temperature, de la photoperiode et de l'humidité in situ sur l'indice de mobilité de *Nicodrilus longus longus* (Ude) (Lumbricidae, Oligochaeta). En: Veeresh GK; Rajogopal D; Viraktamath CA, eds. Advances in management and conservation of soil fauna. Oxford and IBH, Nueva Delhi, India. p 643-655.
- Hensen V. 1877. Die Tätigkeit des Regenwurms (*Lumbricus terrestris* L.) für die Fruchtbarkeit des Erdbodens. Z Wiss Zool 28:354-364.
- Jiménez JJ; Decaëns T. 2000. Vertical distribution of earthworms in grassland soils of the Colombian Llanos. Biol Fertil Soils 32:463-473.
- Jiménez JJ; Mamolar E; Lavelle P. 2000. Biometric relationships in earthworms (Oligochaeta). Eur J Soil Biol 36:45-50.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P. 1999. Reproductive strategies of three native earthworm species from the savannas of Carimagua (Colombia). Pedobiologia 43:851-858.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998a. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* n. sp. (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a native species from the well-drained savannas of Colombia. Appl Soil Ecol 9:153-160.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998b. Earthworm communities in native savanna and man-made pastures of the eastern plains of Colombia. Biol Fertil Soils 28:101-110.

- Lavelle P. 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Tesis (Doctorado). Paris VI Publ Lab Zool ENS 12. 301 p.
- Lavelle P. 1981. Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecologica* 2:117-133.
- Lee KE. 1951. Role of earthworms in New Zealand soil. *Tuatara* 4:22-27.
- Lee KE. 1985. Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press, Nueva York. 411 p.
- Lees AD. 1953. Environmental factors controlling the evocation and termination of diapause in the fruit tree red spider mite *Metatetranychus ulmi* Koch (Acarina, Tetranychidae). *Ann Appl Biol* 40:449-486.
- Madge DS. 1969. Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia* 9:188-214.
- Moment GB. 1953. On the way a common earthworm, *Eisenia foetida*, grows in length. *J Morphol* 93:489-507.
- Morgan AJ; Winters C. 1991. Diapause in the earthworm *Aporrectodea longa*: morphological and quantitative X-ray microanalysis of cryosectioned chloragogenous tissue. *Scanning Microsc* 5:219-228.
- Nordström S. 1975. Seasonal activity of lumbricids in Southern Sweden. *Oikos* 26:307-315.
- Omodeo P. 1962. Oligochètes des Alpes; I. *Mem Mus Civ Stor Nat Verona* 10:71-96.
- Pearce TG. 1983. Functional morphology of lumbricid earthworms, with special reference to locomotion. *J Nat Hist* 17:95-111.
- Reinecke AJ. 1983. The ecology of earthworms in southern Africa. En: Satchell JE, ed. *Earthworm ecology: from Darwin to vermiculture*. Chapman and Hall, Londres. p 195-207.
- Reinecke AJ; Ljunstrom PO. 1969. An ecological study of the earthworms from the banks of Mooi River in Potchefstroom, South Africa. *Pedobiologia* 9:106-111.
- Santer B; Lampert W. 1995. Summer diapause in cyclopoid copepods: adaptive response to a food bottleneck? *J Anim Ecol* 64:600-613.
- Satchell JE. 1967. Lumbricidae. En: Burgess A; Raw F, eds. *Soil biology*. Academic Press, Londres. p 259-322.
- Saussey M. 1966. Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale chez *A. icterica* Sav. *Mém Soc Lin Norm* 1:1-158.
- Saussey M. 1971. Une technique d'élevage des lombriciens dans les conditions naturelles et ses applications: comportement d'*Allolobophora terrestris* (Savigny) f. *typica* après amputation de la moitié postérieure du corps. *Anim hors série*:557-569.
- Saussey M. 1971b. Étude préliminaire du problème de la croissance post-embryonnaire chez *Allolobophora terrestris* (Savigny) f. *typica* (Oligochète, Lombricien). *Bull Soc Linn Normandie* 102:93-104.
- Saussey M; Debout G. 1984. Nouvelles données sur le déterminisme de la diapause de *Nicodrilus giardi* (Ribacourt) (Oligochète, Lombricien). *C R Acad Sci Paris Serie III* 299(2):35-38.
- Saussey M; Song MJ. 1981. Le problème des néoformations caudales successives chez *Nicodrilus giardi* (Ribacourt) (Oligochète, Lombricien). *C R Acad Sci Paris Serie III* 292:49-53.

- Senapati BK. 1980. Aspects of ecophysiological studies on tropical earthworms: Distribution, population dynamics, production, energetics and their role in the decomposition process. Tesis (Ph.D.). School of Life Science, Sambalpur University, India. 154 p.
- Sun KH; Pratt KC. 1931 Do earthworms grow by adding segments? *Am Nat* 65:31-48.
- Tauber MJ; Tauber CA; Masaki S. 1986. Seasonal adaptation of insects. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- USDA Soil Survey Staff .1975. Soil taxonomy. Washington, D.C. 754 p.
- Vedovini A. 1968. Observations sur les *Eophila* (Lumbricidae) de Provence. *Bull Soc Zool France* 93:647-652.
- Vedovini A. 1969. Contribution à l'étude des variations de l'espèce *Allolobophora caliginosa* (Lumbricidae). *Bull Soc Zool France* 94:657-662.

CAPÍTULO 10

La Dieta de una Lombriz Anécica de las Sabanas Colombianas: Una Cuestión Relacionada con las Categorías Ecológicas¹

L. Mariani*, N. Bernier**, J. J. Jiménez*** y T. Decaëns†

Resumen

Se puede emplear una clasificación ecológica basada en una serie de caracteres morfológicos para describir las funciones que desempeñan las lombrices de tierra en el suelo, las cuales, en realidad, rara vez han sido verificadas. Se estudiaron las mollejas de *Martiodrilus carimaguensis* (Glossoscolecidae) para determinar si la morfología anécica correspondía a la dieta de la lombriz (ingestión de hojarasca y material órgano-mineral del suelo). Mediante la observación directa del contenido de la molleja de 13 adultos con una lupa binocular y un microscopio de contraste de fase, se determinó que el porcentaje (en volumen) de fragmentos vegetales, raíces, materia orgánica (MO) amorfa y partículas minerales era de 55, 6.3,

5.0 y 35% (v/v), respectivamente. El 80% de los fragmentos vegetales contenidos en la molleja eran microscópicos y, en su mayoría, estaban incorporados en la materia órgano-mineral de las heces de las lombrices, que se conservaban bien en sus mollejas. Las características predominantes de la dieta de *M. carimaguensis* fueron la coprofagia y la necrorizofagia. Ahora bien, las heces producidas indicaban una gran variabilidad en su dieta, hecho que podría relacionarse con la adopción transitoria de una dieta típicamente anécica durante ciertos periodos de tiempo.

Palabras clave: contenido intestinal, coprofagia, dieta, grupos ecológicos, lombrices anécicas, sabana, suelos tropicales

Introducción

Las lombrices constituyen un recurso potencial de gran interés en la sostenibilidad de la agricultura, ya que participan activamente en la regulación de las propiedades físicas del suelo, en la dinámica de la MO del entorno y en el crecimiento de las plantas (Lavelle et al. 1999). Las técnicas de inoculación con lombrices de tierra, en condiciones naturales, proporcionan beneficios, aunque su costo es muy alto; son, por tanto, una

1. Publicado en *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Séries III 324(8), p 733-742, por Mariani et al. Copyright © 2001 de Elsevier. Impreso con permiso de la casa editorial.

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

** Laboratoire d'Ecologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4 Av. du Petit Château, F-91800, Brunoy, Francia.

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

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

inversión que sólo debería hacerse en cultivos de alto valor comercial (Senapati et al. 1999). Estas técnicas no son aplicables a los cultivos más extendidos, como los cereales; por ello, el manejo indirecto de las poblaciones de macroinvertebrados del suelo parece ser la solución, ya que emplea una serie de prácticas agronómicas en un contexto espacial. Ahora bien, una etapa esencial de ese manejo es el conocimiento sólido de los hábitos alimenticios de las especies de lombrices elegidas, para comprender y, en ocasiones, incrementar la capacidad de carga de lombrices de las áreas cultivadas.

El régimen alimenticio de las lombrices es un componente esencial de su clasificación funcional. Bouché (1977) propuso una tipología basada en los caracteres morfológicos de las lombrices y en su relación con los hábitos alimenticios de éstas y, hasta cierto punto, con la función que se supone que ellas desempeñan en el suelo. Las lombrices epigeas, homogéneamente pigmentadas y fácilmente reconocibles, viven entre la hojarasca o justo en la capa de suelo situada bajo ella, y se alimentan de restos vegetales. Las lombrices endógeas no tienen pigmentación, presentan un sistema muscular apenas desarrollado y se alimentan, principalmente, del suelo y de algunas raíces. Las lombrices anécicas, cuya pigmentación antero-dorsal es muy notoria, presentan un sistema muscular muy desarrollado que está en consonancia con su actividad de introducir hojarasca en el suelo. La información sobre los hábitos alimenticios de las lombrices anécicas está restringida a seis especies solamente, ninguna de ellas perteneciente a una región tropical (Bernier 1998; Bolton y Phillipson 1976; Bouché y Kretschmar 1974;

Ferrière 1980; James y Cunningham 1989; James y Seastedt 1986; Judas 1992; Kakajondo 1984; Pearce 1972). Considerando la visión del manejo ecológico de los agroecosistemas, es importante establecer el alcance que tienen los criterios morfológicos definidos por Bouché (1977) como indicadores acertados del régimen alimenticio de las lombrices de tierra. Asimismo, es necesario conocer tanto el origen como el destino de la MO ingerida por una lombriz, una vez que aquélla ha pasado por su tracto digestivo.

La lombriz anécica *Martiodrilus carimaguensis* (Glossoscolecidae) es una especie nativa de las sabanas de los Llanos Orientales de Colombia. Sus individuos son de tamaño grande: 9 mm de diámetro, 190 mm de longitud y 11 g de peso fresco en estado adulto (Jiménez et al. 1998a). Se escogió esta especie para el estudio porque adquiere, en los pastizales introducidos, una biomasa muy alta y porque es capaz de colonizar con regularidad los cultivos intensivos adyacentes (Decaëns et al. 1994; Jiménez et al. 1998b). La lombriz forma galerías sub-verticales, abiertas a la superficie del suelo, donde deposita heces de gran tamaño (o turrículos) que pueden resistir las fuerzas de desagregación durante varios meses (Decaëns 2000). Estos turrículos constituyen una fuente de nutrientes asimilables cuando están frescos y una reserva de MO una vez que se secan (Decaëns et al. 1999c). Varios estudios han mostrado el efecto positivo que estos turrículos ejercen en la biomasa radical, así como en la densidad de algunos grupos de macroinvertebrados epigeos y anécicos (Decaëns et al. 1999b). Cuando se excluyó a *M. carimaguensis* de pequeñas parcelas experimentales durante 18 meses, los resultados fueron la

compactación del suelo, una reducción del contenido de C del suelo y de la biomasa vegetal, un incremento de la saturación de Al y un porcentaje más alto de malas hierbas (Decaëns et al. 1999a).

Materiales y Métodos

Sitio del estudio

Este estudio se realizó en la estación experimental de Carimagua (CORPOICA-CIAT) situada en los Llanos Orientales de Colombia (4°37' N, 71°19' O) a 175 msnm. La vegetación dominante corresponde a la de una sabana herbácea no inundable. El valor medio anual de la precipitación y de la temperatura es de 2280 mm y 26 °C, respectivamente (datos del CIAT) y hay una época seca muy definida de diciembre a marzo. Los suelos son Oxisoles bien estructurados, de poca fertilidad, con una acidez [pH (H₂O) 4.5] alta, y con una saturación de aluminio alta (más del 90% del complejo de absorción del suelo está saturado con Al³⁺); además, su contenido de cationes intercambiables (Ca²⁺, Mg²⁺ y K⁺) es bajo (datos del CIAT).

Las parcelas en que se desarrolló el muestreo pertenecen a un ensayo agropastoril multidisciplinario cuyo objetivo es estudiar el efecto que ejerce la intensificación agrícola en el funcionamiento del suelo en las sabanas de América del Sur. En dicho ensayo se prueban numerosos y diferentes agroecosistemas, desde los cultivos anuales que requieren aplicaciones altas de insumos hasta los pastizales de uso intensivo; la sabana nativa se toma como testigo.

Se escogieron, por tanto, dos sitios para llevar a cabo este estudio:

- Una sabana natural que no ha sido pastoreada, que se quema cada año antes del comienzo de la época seca, y donde *Trachypogon vestitus* Anderss., *Paspalum pectinatum* Nees, *Axonopus aureus* Beauv., *Schyzachyrium hirtiflorum* Ness, *Gymnopogon foliosus* Nees e *Hyptis conferta* Pohl ex Benth son las gramíneas más abundantes.
- Un pastizal introducido en que se asocian la gramínea alóctona *Brachiaria humidicola* Rendle y las leguminosas *Arachis pintoii* Krap. & Greg., *Desmodium ovalifolium* Guill. & Perr. y *Stylosanthes capitata* Vog.

En el pastizal introducido, las gramíneas desarrollaron un sistema radical profundo, aunque sus macollas se dispersen sobre la superficie del suelo, en el cual aparecen raíces superficiales espontáneas (Fisher et al. 1994). El suelo del pastizal está enriquecido en C, es decir, tiene 3.7% frente a 2.83% de la sabana en los primeros 5 cm del perfil (Decaëns et al. 1999c). Durante la época lluviosa, la carga animal es de 2 UA/ha en el pastizal, mientras que en la sabana nativa es de 1 UA por 2 ó 3 ha (1 UA = 250 kg). La capacidad de carga del pastizal para mantener lombrices es cinco veces mayor que la de la sabana [1.6 individuos/m² frente a 0.4 individuos/m² (Jiménez et al. 1998b) que equivalen a 24 y 6 g/m², respectivamente, de biomasa].

Muestreo de las lombrices y de la fracción liviana de MO en el suelo y en la hojarasca

Durante el mes de agosto de 1999, se recolectaron individuos adultos en cada parcela mediante la aplicación

directa de una solución de formol (0.2%) dentro de la galería de la lombriz. Estas lombrices se guardaron luego en una solución que contenía, en partes iguales, formol al 4% y alcohol al 70% y, finalmente, se conservaron en alcohol al 70%. Las lombrices se midieron y se pesaron después. Todas se recolectaron en las primeras horas de la mañana durante 2 semanas.

La hojarasca se obtuvo del interior de dos superficies circulares de 0.377 m² cada una, concéntricas, delimitadas por dos aros metálicos situados alrededor de la galería de la lombriz. La superficie interior era un círculo de 50 cm de diámetro y la exterior otro alejado de 50 a 70 cm de la entrada de la galería. La cantidad de hojarasca recolectada hacia el interior del primer círculo se consideró hojarasca de la galería, mientras que la recolectada entre éste y el círculo exterior se tomó como testigo. La hojarasca se lavó después con agua para quitar las partículas de suelo adheridas a ella y se secó en un horno a 75 °C durante 2 días.

Se recolectaron también muestras de suelo con un cilindro de aluminio de 10 cm de diámetro y 15 cm de altura, a 5 m de la galería de donde se había extraído previamente la lombriz. La MO del suelo —en este caso, la fracción ligera mayor que 0.125 mm— se aisló mediante la técnica de lavado y tamizado en cuatro clases según el tamaño: > 2mm, 1 a 2 mm, 0.5 a 1 mm y 0.125 a 0.5 mm. Cada clase o subfracción se secó en un horno a 75 °C durante 2 días y se pesó.

Se hizo también una colección de referencia con las especies vegetales más abundantes en las dos parcelas estudiadas; tanto la parte aérea como las raíces de las plantas recolectadas fueron conservadas en alcohol al 70%.

Contenido de la molleja

Se aisló el contenido intestinal de 8 lombrices adultas del pastizal introducido y de 5 de la sabana nativa y se analizó ya sea bajo una lupa binocular (magnificación 40X) cuando se trataba de materia órgano-mineral mayor que 500 µm o ya bajo un microscopio de contraste de fase (magnificación 630X) para percibir los fragmentos órgano-minerales más pequeños (Bernier 1998). El material que, una vez ingerido por la lombriz, está menos modificado es el que se encuentra en la molleja (Ferrière 1980).

Las observaciones realizadas bajo la lupa permitieron separar el material vegetal, los fragmentos minerales (contenido de Fe), los agregados órgano-minerales (masa órgano-mineral de textura fina con elementos no identificables), el carbón y las deyecciones holorgánicas (heces). La materia vegetal macroscópica se clasificó según su origen (de raíces, de parte aérea y sin determinar). Fue posible observar las estructuras órgano-minerales porque habían sido conservadas en etanol al 95%; éstas se clasificaron como agregados bien definidos procedentes de pequeñas bolas fecales depositadas por las lombrices, como agregados angulares, y como agregados sin clasificar (debido, probablemente, a la manipulación y a la conservación). Bajo el microscopio se identificaron la materia vegetal libre, el carbón, las estructuras minerales, la MO amorfa aislada y la incluida en complejos órgano-minerales, y la MO vegetal, amorfa y mineral (Bernier 1980). El porcentaje volumétrico de cada categoría se calculó por el método de conteo de puntos en una rejilla transparente. Cada punto de la muestra se seleccionó al azar porque la imagen se enfoca primero en la red y después en el portaobjetos. En

ambos casos se contabilizan cerca de 100 puntos por cada portaobjetos analizado. Ahora bien, este método puede sobreestimar la proporción de elementos alargados o aplastados, lo que se compensa, supuestamente, por la disposición relativamente aleatoria de estos elementos sobre el portaobjetos. Se registraron en 12 clases de tamaño los fragmentos que oscilaban entre 0.8 y 0.08 mm en el microscopio (para todos los componentes, excepto los amorfos) y entre 0.025 y 3 mm en la lupa. Estas dos escalas de observación se superponen parcialmente porque las clases comprendidas entre 0.025 y 0.05 mm y entre 0.05 y 1 mm son comunes a ambas escalas. Las pruebas de comparación empleadas inducen a elegir las observaciones realizadas bajo el microscopio en la clase de 0.025 a 0.05 mm, ya que bajo la lupa ocurre una subestimación importante. En la clase superior, en cambio, la elección de las observaciones realizadas bajo la lupa es arbitraria porque las dos medidas no son estadísticamente diferentes.

El contenido de la molleja que es, generalmente, menor que 1 cm^3 , se observó bajo la lupa, mientras que en el microscopio se empleó una alícuota órgano-mineral extraída al azar de numerosos agregados. El porcentaje de fragmentos observado en el microscopio fue corregido a una prorrata de los valores de los agregados observados en la lupa.

La colección de plantas de referencia se empleó para identificar el origen de los fragmentos vegetales que se observaron bajo la lupa, es decir, si provenían de la parte aérea o de la raíz.

Análisis estadísticos

El procedimiento Box-Cox permite transformar los datos para reducir la asimetría y la kurtosis de las distribuciones (Sokal y Rohlf 1995) mediante el programa estadístico R (Legendre y Vadour 1995). Se aplicó una serie de pruebas estadísticas no paramétricas a algunas de las variables analizadas, por dos razones: las muestras eran pocas y la presunción de la homogeneidad de las varianzas no se cumplió (Scherrer 1984). Se empleó la prueba de U Wilcoxon-Mann-Whitney para comparar las muestras que provenían de las dos parcelas y las clases (según tamaño) comunes que se midieron en el microscopio y en la lupa. Se emplearon las pruebas de Wilcoxon de muestras no pareadas para comparar algunas variables (los porcentajes de fragmentos de raíz y de parte aérea). Se hicieron correlaciones no paramétricas (de rango) con el fin de explicar la variabilidad intergrupos e intragrupos, entre la cantidad de hojarasca, la fracción liviana de la MO, la masa corporal de los individuos y las características de las mollejas.

Estas pruebas no paramétricas se realizan con variables o pares de variables y no emplean ningún criterio para manejar múltiples comparaciones partiendo de un conjunto especial de datos. Ahora bien, el riesgo de la primera especie (α) para k pruebas simultáneas es de $1 - (1 - \alpha^k)$, lo que da un valor de 0.4 en lugar del nivel 0.05 para las correlaciones entre las cinco variables (Scherrer 1984). Para ejecutar correctamente las pruebas estadísticas se pueden seguir dos caminos: (Legendre P., Université de Montreal, com. pers.), o bien probar la hipótesis general incluyendo todas las pruebas simultáneas tras efectuar cada prueba sin corrección,

o bien corregir el nivel de significación de cada prueba. En nuestro caso, se ha probado la hipótesis global de la diferencia entre la media multidimensional de los dos grupos (parcelas o clases según tamaño) con la prueba (test) de Mantel: ésta consiste en la comparación de una matriz que contiene la similitud entre todas las observaciones y una matriz modelo que representa la división de las observaciones en dos grupos (Legendre y Fortín 1989; Legendre y Legendre 1998). Esta prueba equivale a un análisis de la varianza multivariante no-paramétrica. Las similitudes entre las observaciones se calculan a partir del coeficiente cuantitativo y simétrico de Gower (Legendre y Legendre 1998, ecuación 7.20 p. 259). Para las correlaciones paramétricas no existe ninguna prueba disponible; en este caso se ha empleado la corrección múltiple de Bonferroni para pruebas múltiples, modificada por Hochberg y que se desarrolla en dos etapas (Hochberg 1998; Legendre y Legendre 1998). En general, se trata de probar la hipótesis nula en que, del conjunto de pruebas simultáneas realizadas al nivel α , hay al menos una prueba significativa al nivel de $\alpha/(\text{número de pruebas simultáneas})$. Después, y para probar la hipótesis nula en cada prueba, se ordenan en orden creciente las k probabilidades, se corrigen empleando el factor $k-i + 1$ (donde i es el nivel de probabilidad), y se comparan con α .

Para la representación de las variables se escogieron la mediana, los cuartiles y la desviación porque representan mucho mejor la distribución cuando las variables no se ajustan a una distribución normal. Por consiguiente, en el caso de una fuerte asimetría en la distribución de los datos, la suma de

las medianas podría ser ligeramente superior a 100.

Resultados

El contenido de las mollejas, conservado en alcohol y observado bajo la lupa, se mostró como una masa órgano-mineral de textura fina (que se analizará luego bajo el microscopio), en la que aparecieron fragmentos macroscópicos de naturaleza mineral y vegetal. Esta masa órgano-mineral puede estar o bien claramente moldeada o bien formada por un conjunto de gránulos que están dentro de la molleja. Estos se distinguen por su forma y son, de hecho, agregados bien definidos. Estos agregados fueron moldeados por otros animales y el alto contenido de suelo superficial indica que se trata de deyecciones de lombrices más pequeñas. Dentro de la masa descrita se encontraron también pequeños fragmentos de carbón. La estructura de la masa era más o menos desagregada, dada la cantidad de fragmentos vegetales de la muestra y el proceso de manipulación a que fue sometida.

Pese a la gran variabilidad individual observada (Figura 10-1), se pudo constatar que los agregados órgano-minerales de los 13 individuos analizados (mediana = 77%) fueron predominantes; los fragmentos vegetales y minerales $> 50 \mu\text{m}$ eran escasos, y presentaban medianas de 14% v/v y 11% v/v, respectivamente. Estos agregados órgano-minerales contenían grandes cantidades de fragmentos vegetales $< 50 \mu\text{m}$ (44% v/v) y su contenido total de MO fue mayor que el de los constituyentes macroscópicos y microscópicos juntos (Figura 10-1,B). La MO liviana representó el 63% del volumen total del contenido de las mollejas, mientras que se obtuvo un

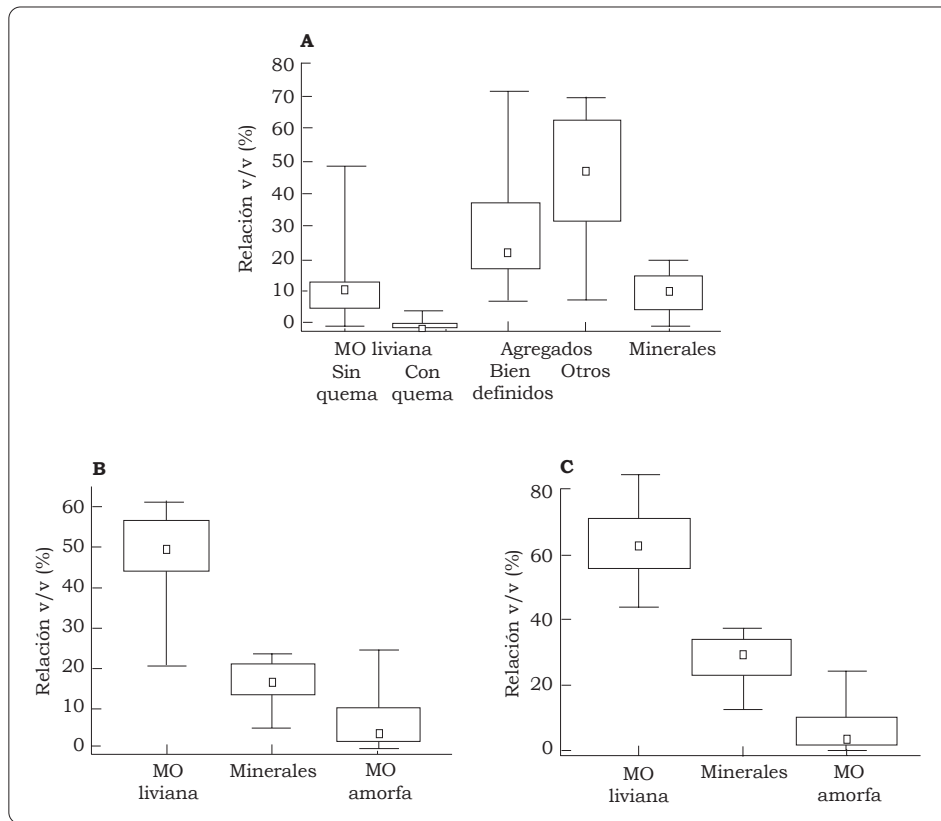


Figura 10-1. Características del contenido de una molleja que son comunes a las muestras de las dos parcelas estudiadas. (A) Elementos macroscópicos (>50 μm); (B) Elementos microscópicos (<50 μm), (C) Total; MO: materia orgánica. Los valores representan el mínimo, el máximo, los percentiles 25-75 y la mediana.

6.5% v/v para el valor de la MO amorfa y un 30% v/v para el de los minerales (Figura 10-1,C).

Las lombrices recolectadas en las dos parcelas ensayadas habían ingerido heces de otras lombrices más pequeñas, a excepción de una lombriz del pastizal introducido. Esos agregados pertenecían, en su mayoría, a la clase de tamaño de 0.2 a 0.75 mm y constituían del 9% al 71% del contenido total de las mollejas (Figura 10-1, A). Estos valores representaban una evaluación mínima de la fracción total de agregados redondeados, porque el reconocimiento de éstos dependía del grado de conservación de la muestra.

Los fragmentos de raíces representaron el 5% v/v en los 13 individuos estudiados, siendo 4% la mediana obtenida en el pastizal introducido y 9% la obtenida en la sabana nativa (diferencia no significativa). Los fragmentos de parte aérea fueron menos abundantes (mediana global de 0.2 v/v, 2.5% en la sabana natural y 0% en el pastizal introducido, Figura 10-2), aunque las diferencias no fueron significativamente diferentes. Sólo un individuo del pastizal se diferenció por la cantidad de fragmentos vegetales macroscópicos encontrados en la molleja (47% v/v), de los cuales el

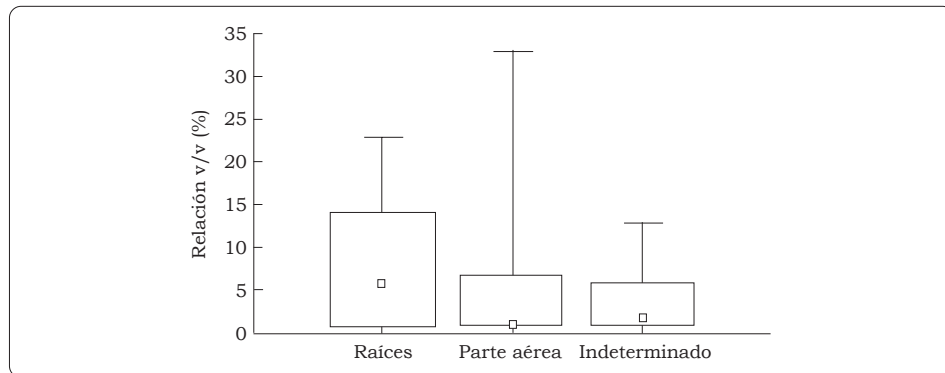


Figura 10-2. Naturaleza de los fragmentos vegetales macroscópicos en el conjunto del contenido de las mollejas analizadas. Lectura del gráfico: igual que en la Figura 10-1.

70% era de la parte aérea de las plantas. Esta lombriz ejerció también la coprofagia.

Como parte proporcional importante, las deyecciones holorgánicas se hallaron solamente en una lombriz del pastizal introducido.

Hubo una diferencia significativa, aunque débil, entre el contenido de la molleja de las lombrices de la sabana y de las del pastizal. En las lombrices de la sabana (respecto a las del pastizal) se observó una cantidad mayor de complejos órgano-minerales (18.5% frente a un 6%) y de fragmentos vegetales (8% frente a un 2%) y de minerales (6% frente a un 2%); además, la MO amorfa tuvo un valor alto en esos complejos y un valor bajo en la hojarasca cercana a las galerías de las lombrices (14 y 97 g/m² para la hojarasca testigo, 37 y 78 g/m² para la hojarasca de la galería, en la sabana y en el pastizal, respectivamente) (Figura 10-3).

La Figura 10-4 presenta los datos relativos al peso de los individuos, a la biomasa de la hojarasca y a la fracción liviana de la MO. Entre las 16 variables descriptivas empleadas, sólo una, que está relacionada con el contenido de MO en la molleja, tuvo

una correlación significativa con la cantidad de hojarasca testigo (Cuadro 10-1); esa variable fue el porcentaje volumétrico de los fragmentos vegetales incluidos en los complejos órgano-minerales ($r^2 = 0.706$, Cuadro 10-2).

No hubo correlación alguna entre la medición bajo la lupa de las características de las mollejas y su medición bajo el microscopio, mientras que la cantidad de hojarasca testigo y la de hojarasca de galería revelaron una fuerte correlación (Cuadro 10-2).

La relación entre la abundancia de las partículas orgánicas y minerales (en el contenido de la molleja) y su tamaño arrojó una curva bimodal (Figura 10-5), en la cual se aprecian dos granulometrías claras: la más fina que se haya observado en el estudio (0.8 μm) y dos fracciones gruesas (de 0.05 a 0.2 mm). La línea vertical interrumpida que aparece en la gráfica separa las fracciones observadas bajo la lupa de las observadas al microscopio. Estas dos escalas de observación (lupa y microscopio) corresponden, probablemente, a una dieta real compuesta por heces de otras lombrices (MO fina incluida en la fase mineral), por raíces >500 μm (que no

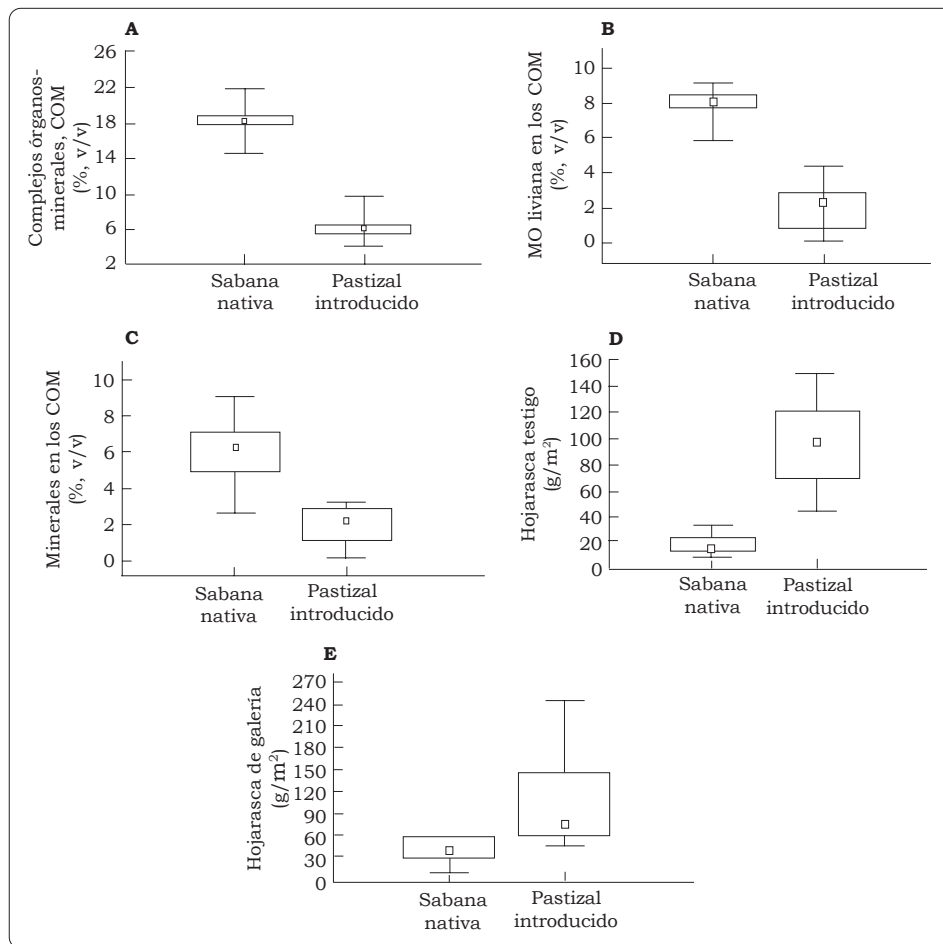


Figura 10-3. Comparación entre el contenido de las mollejas de los individuos de la sabana nativa y del pastizal introducido. Las 16 variables indicadas en el Cuadro 10-2 arrojaron diferencias significativas al comparar los dos sistemas de uso de la tierra (sabana y pastizal). (A) Complejos órgano-minerales totales; (B) MO liviana de los complejos órgano-minerales; (C) MO amorfa de los complejos órgano-minerales; (D) Hojarasca testigo; (E) Hojarasca de galería. Ver Figura 10-1 para interpretar el gráfico.

estaban incorporadas en el suelo) y por partículas minerales gruesas.

Discusión

Régimen alimenticio endógeo polihúmico o régimen anécico por redefinir

Las mollejas analizadas contenían un 38.5% de MO liviana (8.5% de fragmentos macroscópicos, de los

cuales la mayoría eran de raíces), 7% de MO amorfa y 54% de material mineral. Estas cifras se obtuvieron tras la conversión de los porcentajes volumétricos en porcentajes ponderados utilizando como factor las siguientes densidades: 2.7, 2.2 y 1 g/cm³ para las partículas minerales, la MO amorfa y la MO liviana, respectivamente (Bernier 1996; Christensen 1992). Se podría considerar que la especie de lombriz presenta un régimen

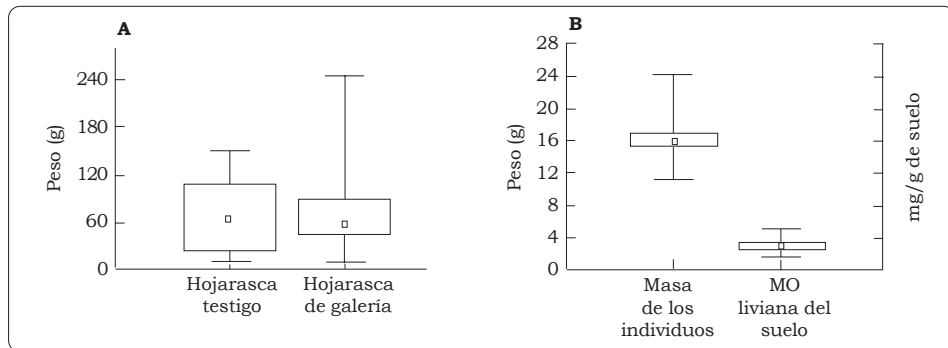


Figura 10-4. Biomasa de los individuos y características de los sistemas. (A) Masa de la hojarasca (g/m²); (B) Masa de los individuos (en gramos) y de la MO liviana del suelo (mg/g suelo). Ver Figura 10-1 para la interpretación.

Cuadro 10-1. Lista de las 16 variables empleadas en las correlaciones y en la comparación de las parcelas estudiadas.

Observaciones bajo la lupa (%, en volumen)	Fragmentos vegetales Agregados Minerales Raíz, fragmentos macroscópicos Parte aérea, fragmentos macroscópicos
Observaciones bajo el microscopio (%, en volumen)	Fragmentos vegetales y bacterias, total Minerales, contenido total Fragmentos vegetales y bacterias en los complejos órgano-minerales Minerales en los complejos organo-minerales MO amorfa en los complejos organo-minerales Complejos organo-minerales, total MO amorfa libre MO amorfa total MO total
Gramos, g	Peso de los individuos en alcohol
mg/g de suelo	Fragmentos vegetales del suelo
g/m ²	Hojarasca testigo Hojarasca de galería

Cuadro 10-2. Correlaciones significativas entre las variables descritas en el Cuadro 10-1.

	Hojarasca de galería
Hojarasca testigo	0.90***
Complejos organo-minerales	-0.84*

* = prueba significativa al 5%; *** = prueba significativa al 0.5%.

alimentario anécico si el 77% de los fragmentos vegetales no son microscópicos ni están ya incorporados en los agregados organo-minerales. La identificación de la mayoría de estos agregados como deyecciones de lombrices implica que otras lombrices habían incorporado este material al suelo. En consecuencia, la gestión

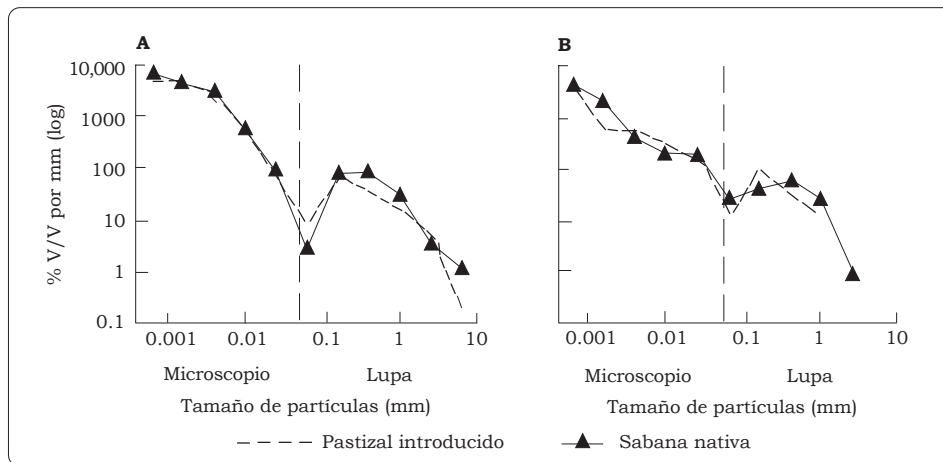


Figura 10-5. Densidad de la probabilidad de obtener partículas orgánicas (A) y minerales (B) en las mollejas de las lombrices de tierra (escala logarítmica).

directa de hojarasca no ocurre en la dieta de *M. carimaguensis* (de 0 al 20% g/g, con una mediana de 0).

Solamente un individuo analizado había incorporado una cierta cantidad de hojarasca y presentaba, por tanto, un régimen alimentario típico de una lombriz anécica. Los individuos recolectados en ambos sistemas estudiados compartieron las características predominantes de la dieta de *M. carimaguensis*, es decir, la rizofagia y la coprofagia; sin embargo, la incorporación de MO en la fracción mineral fue más clara en las lombrices de la sabana, al menos cuando se consideró el proceso digestivo a esta escala de observación.

Las lombrices endógeas polihúmicas produjeron heces que fueron ingeridas después por individuos de *M. carimaguensis*; esto es lo que sugiere la alta proporción de suelo y de material vegetal contenidos en las heces. Estas heces pudieron ser depositadas por tres especies endógeas presentes en el área de estudio: *Andiodrilus* sp., *Glossodrilus* sp. y la especie

perteneciente a la familia Ocnodrilidae; asimismo, por los estados juveniles de *M. carimaguensis* dado su peso medio y su diámetro preclitelar en estado adulto (Jiménez et al. 1998b). Se ha observado, además, que la especie más pequeña se alimenta de las heces subterráneas depositadas por *M. carimaguensis* (Jiménez et al. 1998a). Esta coprofagia colocaría a *M. carimaguensis* al final de la cadena trófica del suelo, mientras que la ingestión de hojarasca, una función asociada con las lombrices anécicas, estaría situada en el inicio de la cadena. En realidad, el consumo de grandes cantidades de deyecciones de lombrices junto con hojarasca muestra la gran complejidad de las cadenas tróficas del suelo, cuyos niveles diferentes no se han observado aún claramente (Ponsard y Arditi 2000).

Es poco probable que los individuos de *M. carimaguensis* exploren el suelo en busca de heces de otras lombrices, dadas la forma de la galería (probablemente en U) y las frecuentes salidas de aquéllos a la superficie del suelo (Jiménez, Decaëns y Mariani, datos sin

publicar). Hay además un número relativamente alto de heces en la superficie del suelo que fueron depositadas por lombrices de especies endógeas, como lo muestra la cartografía superficial de las estructuras biogénicas en la misma parcela de sabana nativa del estudio (Mariani, Decaëns y Jiménez, datos sin publicar). De hecho, este estudio revela que las heces superficiales de *Glossodrilus* sp. y de la especie de Ocnodrilidae son muy escasas, mientras que las de *Andiodrilus* sp. cubren el 2.2% de la superficie total del suelo, aunque la heterogeneidad espacial presente es bastante alta (132% CV). Ahora bien, es necesario realizar estudios sobre la composición de la hojarasca, del humus y de la distribución vertical de las heces, para comprender los factores que determinan la ingestión de una masa órgano-mineral por parte de *M. carimaguensis* y poder atribuirle a esta acción un significado ecológico. Si se confirma la hipótesis de la ingestión selectiva de una masa órgano-mineral en la superficie del suelo, se habrá encontrado entonces un comportamiento anécico típico, aunque con un sentido ecológico diferente. Este hecho sería la consecuencia de la adaptación de una especie anécica a la ausencia de hojarasca en las sabanas durante la quema periódica de éstas.

Variabilidad estacional del régimen alimentario en *M. carimaguensis*

El análisis de las heces superficiales da resultados poco coherentes frente a los datos obtenidos en este estudio; además, se ha probado claramente que *M. carimaguensis* incorpora hojarasca a la masa órgano-mineral (Guggenberger et al.

1995, 1996). Ahora bien, esos fragmentos de hojarasca pudieron haber sido incluidos durante la deyección de heces que hace la lombriz en la superficie del suelo. En realidad, estas heces contienen dos tipos de fragmentos vegetales: los primeros, grandes y rígidos, indican que no fueron ingeridos por la lombriz sino cubiertos, probablemente, por las heces de ésta en el momento de la deposición; los segundos son fragmentos muy finos (de algunos mm), visibles después de que las gotas de lluvia destruyen la envoltura fina (cortex) de la deyección (Mariani et al., datos sin publicar) y que, probablemente, pasaron por el intestino de la lombriz. Otras deyecciones, recogidas en las mismas parcelas y en las mismas fechas que las de este estudio, contenían más fragmentos de semillas que las muestras de suelo (Decaëns et al. 2003). Como resultado de lo anterior, la especie *M. carimaguensis* estaría seleccionando su alimento, lo que no se confirmó en este estudio, que trataba del contenido de sus mollejas. Al analizar las secciones finas cortadas en las heces frescas de *M. carimaguensis* que se recolectaron en el pastizal y en la sabana nativa, se halló una gran heterogeneidad en la distribución de los fragmentos vegetales finos dentro de las heces (Decaëns 2000). Dicha heterogeneidad se podría explicar mediante la variabilidad observada en el régimen alimenticio de las lombrices de *M. carimaguensis* según la escala de tiempo en que se formaron las heces, es decir, en un promedio de 3 días y con un máximo de 3 semanas (Decaëns 2000; Decaëns y Jiménez, com. pers.). Dada esta hipótesis, las lombrices de *M. carimaguensis* podrían adoptar, periódicamente, un régimen anécico típico.

Conclusiones

Este estudio demuestra que la dieta alimenticia de los individuos de *M. carimaguensis* no contiene, simplemente, una mezcla de suelo y de hojarasca, ya que estas lombrices pueden alimentarse también de raíces y de las heces de otras lombrices. Hace falta un análisis detallado del humus, de la hojarasca y del contenido intestinal de las lombrices, así como un estudio del ciclo nictameral, para lograr dos objetivos: descubrir el agente que incorpora la hojarasca a la parte mineral del suelo y la forma en que lo hace, y determinar el tipo de relación que existe entre *M. carimaguensis* y las otras especies de la macrofauna del suelo.

Agradecimientos

Los autores agradecen a P. Lavelle del LEST (IRD/Universidad de París VI, Francia) por sus comentarios útiles sobre una versión previa de este manuscrito; asimismo, a la gente de la estación de Carimagua, Colombia, por el trabajo realizado durante la temporada de muestreo. Agradecen también a P. Margerie, de la Universidad de Rouen, Francia, por su ayuda en la identificación de los fragmentos vegetales.

Referencias

- Bolton PJ; Phillipson J. 1976. Burrowing, feeding, egestion and energy budget of *Allolobophora rosea* (Savigny) (Lumbricidæ). *Oecologia* 23:225-245.
- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. En: Lohm U; Persson T, eds. Soil organisms as components of ecosystems. *Ecol Bull* 25:122-132.
- Bouché MB; Kretzschmar A. 1974. Fonction des lombriciens; II: Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station R.C.P.-165/P.B.I.). *Rev Ecol Biol Sol* 11:127-139.
- Christensen BT. 1992. Physical fractionation of soil and organic matter in primary particle size and density separates. *Adv Soil Sci* 20:1-90.
- Decaëns T. 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. Effect 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 R. 1999c. Carbon and nitrogen dynamics in in-situ ageing earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 30:20-28.
- Decaëns T; Mariani L; Betancourt N; Jiménez JJ. 2003. Seed dispersion by surface casting activities of earthworms in Colombian grasslands. *Acta Oecol* 24(4):175-185.
- 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.
- Bernier N. 1996. Altitudinal changes in humus form dynamics in a spruce forest at the montane level. *Plant Soil* 178:1-28.
- Bernier N. 1998. Earthworm feeding activity and development of the humus profile. *Biol Fertil Soils* 26:215-223.

- Ferrière G. 1980. Fonctions des lombriciens; VII: Une méthode d'analyse de la matière organique végétale ingérée. *Pedobiologia* 20:263-273.
- 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.
- Guggenberger G; Thomas RJ; Zech W. 1996. Soil organic matter within earthworm casts of an anecic-endogeic tropical pasture community, Colombia. *Appl Soil Ecol* 3:263-274.
- 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.
- Hochberg Y. 1988. A sharper Bonferroni procedure for multiple tests of significance. *Biometrika* 75:800-802.
- James SW; Cunningham MR. 1989. Feeding ecology of some earthworms in Kansas tallgrass prairie. *Am Midl Nat* 121:78-83.
- James SW; Seastedt TR. 1986. Nitrogen mineralization by native and introduced earthworms: effects on big bluestem growth. *Ecology* 67:1094-1097.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998a. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a native species from the well-drained savannas of Colombia. *Appl Soil Ecol* 9(1-3):153-160.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998b. Earthworm communities in native savannas and man-made pastures of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 28(1):101-110.
- Judas M. 1992. Gut content analysis of earthworms (Lumbricidae) in a beechwood. *Soil Biol Biochem* 24:1413-1417.
- Kanyonyo Kakajondo JB. 1984. Ecologie alimentaire du ver de terre detritivore *Millsonia lamtoiana* (Oligochaeta, Acanthodrilidae) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire), Tesis (3er. ciclo). Université de Paris VI.
- Lavelle P; Brussaard L; Hendrix P. (eds). 1999. Earthworm management in tropical agroecosystems. CABI Publishing. Oxon y Nueva York. 300 p.
- Legendre L; Legendre P. 1998. Numerical ecology: developments in environmental modelling 20. 2a. ed. Elsevier, Amsterdam.
- Pearce TG. 1972. The calcium relations of selected Lumbricidae. *J Anim Ecol* 41:167-188.
- Ponsard S; Arditì R. 2000. What can stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) tell about the food web of soil macroinvertebrates? *Ecology* 81:852-864.
- Scherrer B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur. Montreal, Canada.
- Senapati BK; Lavelle P; Giri S; Pashanasi B; Alegre J; Decaëns T; Jiménez JJ; Albrecht A; Blanchart E; Mahieux M; Rousseaux L; Thomas RJ; Panigrahi PK; Venkatachalam M. 1999. In-soil earthworm technologies for tropical ecosystems. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix P, eds. Earthworm management in tropical agrosystems. CABI Publishing, Oxon y Nueva York. p 199-238.

PARTE III

Efectos Producidos por los Ingenieros del Ecosistema en las Propiedades Físicas del Suelo, a Escala de las Estructuras Biogénicas

CAPÍTULO 11

Propiedades de las Estructuras Construidas por los Ingenieros del Ecosistema en la Superficie del Suelo de una Sabana Colombiana¹

T. Decaëns*, J. H. Galvis** y E. Amézquita**

Resumen

Se tomaron muestras de 14 tipos de estructuras físicas construidas por los ingenieros del ecosistema sobre la superficie del suelo de los Llanos Orientales de Colombia. Se identificaron, además, los invertebrados que produjeron esas estructuras. Se realizaron análisis físicos (de tamaño de agregados y de estabilidad, de densidad aparente) y químicos (de contenidos totales de C, N y P y de pH). Se identificaron así tres grandes grupos de estructuras: (a) las heces de lombrices que presentaban las siguientes características: una densidad aparente (DA) alta (1.3 a 1.4 g/cm³), agregados de gran tamaño (7 a 10 mm), altos contenidos de C (3% a 4%) y nutrientes asimilables; (b) los termiteros, cuya DA era baja (0.6 a 0.9 g/cm³), estaban formados por agregados de gran tamaño (8 a 9 mm), y tenían altos contenidos de

C (3.5% a 10%) y de nutrientes asimilables; (c) las galerías superficiales elaboradas por termitas y los hormigueros, que son ligeramente compactos (0.4 a 0.7 g/cm³) y granulares (tamaño de agregados <1.5 mm), tienen un contenido bajo de C orgánico (menos de 1.5%) y de nutrientes asimilables. Estos resultados indican que se produce una gran diversidad de estructuras biogénicas en los suelos estudiados y sugieren una posible clasificación funcional de los organismos ingenieros, que se basaría en los diferentes atributos funcionales de dichas estructuras.

Palabras clave: Colombia, ecología del suelo, estructuras biogénicas, estructura del suelo, hormigas, ingenieros del ecosistema, lombrices, materia orgánica, sabana, termitas

Introducción

Los “ingenieros del ecosistema”, o “ingenieros ecológicos” (*sensu* Jones et al. 1994) se definen como organismos que manifiestan la capacidad de estructurar físicamente el medio en el cual viven, mediante la producción de artefactos o estructuras biogénicas. Con ellas, los organismos ingenieros pueden afectar la disponibilidad o la

1. Publicado en *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences*, Série III 324(5), p 465-478, por Decaëns et al. Copyright © 2001 de Elsevier. Impreso con permiso de la casa editorial.

* Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux del Institut de Recherche pour le Développement (IRD)/Unidad de Suelos y Nutrición de Plantas (CIAT), IRD-Bondy, 32 Av. Henri Varagnat, F-93143 Bondy Cedex, Francia.

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

accesibilidad de uno o más recursos utilizados por otros organismos. Sus actividades, entre ellas la producción de las estructuras biogénicas, pueden modificar, por tanto, la abundancia o la estructura comunitaria de otras poblaciones de organismos sin que ello implique ninguna relación directa de tipo trófico (o sea, de predación, de parasitismo, de mutualismo o de competencia) entre los organismos (Jones et al. 1994, 1997).

Las lombrices de tierra, las termitas y las hormigas son los grupos que principalmente se consideran ingenieros del suelo; además, la escala espacio-temporal de las estructuras biogénicas que ellos producen (p.ej., turrículos, galerías, domos) puede ayudar a evaluar el impacto de dichas estructuras en el suelo y en los organismos que viven en él (Anderson e Ingram 1993; Lavelle 1997). La naturaleza fisicoquímica, la abundancia, el tamaño y, en especial, la dinámica de la producción y la degradación de estas estructuras son, por tanto, parámetros que permiten evaluar el tipo y la amplitud de los efectos indirectos que los ingenieros ecológicos ejercen en el ambiente (Jones et al. 1994, 1997). Las estructuras biogénicas son el reflejo de ciertos atributos funcionales de las especies que las producen, atributos que están ligados directamente a la definición de ingenieros del ecosistema; asimismo, la descripción de dichas estructuras puede servir para hacer una clasificación funcional de los ingenieros del suelo.

El objetivo de este estudio es clasificar los ingenieros ecológicos partiendo de la naturaleza de las estructuras físicas que ellos producen. Con tal fin, se han descrito las estructuras biogénicas más comunes observadas sobre la superficie del suelo de una sabana bien drenada de Colombia. Se ha

establecido así una tipología de estas estructuras partiendo de 12 variables que describen la naturaleza física de los agregados producidos [densidad aparente (DA), tamaño de los agregados], su estabilidad estructural, y su naturaleza orgánica y química (pH, C orgánico, N, P, Ca, K, Mg, P, Al y saturación de aluminio).

Materiales y Métodos

Area del estudio

Este estudio se realizó en el Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias de Carimagua (del convenio CORPOICA-CIAT), situado a 4°37' N y 71°19' O, en la región fitogeográfica de las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia. El clima es de tipo subhúmedo tropical, el valor medio anual de la temperatura es de 26 °C, el de la precipitación es de 2300 mm, y hay una época seca muy fuerte de noviembre a marzo. La vegetación está determinada por la topografía: hay sabanas herbáceas en las áreas más altas (los "altos") y también bosques de galería y sabanas inundables en las partes bajas (los "bajos"). Los suelos son ferralíticos y caoliniticos (Oxisoles) en las áreas más altas; en las zonas inundables aparecen ferrisoles y plintitas (Ultisoles). Los dos tipos de suelos se caracterizan por su estructura granular y por tener una fertilidad química muy baja: pH (H₂O) < 5, saturación de aluminio >80%, y CIC < 5 meq/100 g (datos del CIAT).

Parcelas experimentales

Las observaciones y el muestreo se realizaron en una sabana de suelo ferralítico. La vegetación es propia de una sabana natural no

pastoreada, y está dominada por *Trachypogon vestitus* Anders. y por *Paspalum pectinatum* Nees. La parcela se manejó siguiendo el método tradicional en que la quema se realiza cada año durante la estación seca (en febrero). Las muestras se tomaron en 1996 al inicio de la época lluviosa (durante el mes de mayo), período de máxima actividad de la macrofauna del suelo.

Identificación y descripción morfológica

Las parcelas fueron minuciosamente revisadas (se empleó 1 hora en cada parcela) por tres personas. Todas las estructuras biogénicas encontradas sobre la superficie de la sabana natural fueron descritas y los macroinvertebrados responsables de su formación se identificaron hasta el nivel más preciso posible (familia, género o especie). Con este muestreo no se pretendía elaborar una lista exhaustiva de todas las estructuras biogénicas producidas en la sabana, sino hacer una descripción detallada de las más representativas donde hubiera ese tipo de vegetación.

Se describió el color, el tamaño, la forma y el aspecto general de las estructuras en cada especie inventariada. Se usaron formas geométricas simples con el fin de evaluar fácilmente el volumen de suelo trasladado, en cada tipo de estructura, hasta la superficie del terreno (ver Apéndice 1). Alrededor de 500 g de material fresco se recolectaron en cada una de las estructuras encontradas.

Análisis químicos

El contenido de C orgánico y el de elementos minerales se determinaron en las estructuras biogénicas cuya presencia permitía la recolección de material abundante. Se muestreó el

estrato superficial del suelo, de 0 a 10 cm de profundidad, con la ayuda de un cilindro de 5 cm de diámetro y 10 cm de altura. Los análisis se efectuaron siguiendo los métodos estándar recomendados por el programa TSBF (Programa de Biología y Fertilidad de los Suelos Tropicales) (Anderson e Ingram 1993).

Los carbohidratos hidrosolubles son un factor importante en la estabilización de los agregados del suelo (Gijssman y Thomas 1995; Haynes y Swift 1990; Tisdall 1994). Se midió entonces su concentración tanto en la capa de 0 a 10 cm de dichos agregados como en un grupo selecto y representativo de estructuras biogénicas: 2 tipos de turrículos de lombrices, 2 de termiteros y 2 de hormigueros; todos ellos fueron escogidos en razón de su abundancia en la superficie del suelo estudiado. Las estructuras se secaron al aire y fueron tamizadas para obtener tamaños de 0.250 y 2 mm. Se tomaron luego 2 g de cada muestra (suelo superficial y estructuras) que fueron agitados durante 8 horas en 20 ml de agua caliente (80 °C). La solución obtenida se centrifugó durante 6 minutos a 13,000 rpm y el sobrenadante se recogió y se centrifugó también en las mismas condiciones. Los carbohidratos se determinaron mediante un método colorimétrico estándar (Cheschire 1979).

Densidad aparente

Se evaluó la DA de todas las estructuras biogénicas a partir de muestras secadas a 75 °C durante 48 horas. En las estructuras blandas (los hormigueros), esta densidad se determinó a partir del volumen ocupado por la muestra en una probeta graduada. En las

estructuras duras (los turrículos de las lombrices y los termiteros), se determinó mediante el método del agua desplazada por la muestra, una vez impermeabilizada ésta con papel de parafina ('Parafilm'). La DA del suelo de la sabana se calculó al pesar un volumen conocido del mismo, es decir, una muestra de suelo obtenida con un cilindro de 5 cm de diámetro y 10 cm de alto, previamente secado a 75 °C durante 48 horas.

Distribución de los agregados en clases de tamaño y estabilidad estructural

Los agregados de todas las estructuras biogénicas se distribuyeron en clases según su tamaño. Se recolectaron en la sabana, como mínimo, cuatro muestras de cada estructura descrita. Se extrajeron, además, ocho cilindros de suelo (8 cm de diámetro y 10 cm de altura) con el fin de comparar los agregados de las estructuras con los de la capa superficial del suelo.

La distribución de los agregados en clases de tamaño se evaluó mediante el método de tamizado en seco (Blanchart 1990; Kemper y Rousenau 1986), utilizado anteriormente en estudios sobre los suelos de las sabanas colombianas (Gijsman 1996; Gijsman y Thomas 1996). Las muestras se secaron al aire durante 4 días y luego se dejaron caer desde una altura de 2 m sobre una superficie dura con el fin de disociar los agregados. A continuación, se tamizaron 20 veces a través de un juego completo de tamices de 0.053, 0.125, 0.250, 0.5, 1, 2, 5 y 10 mm; cada una de estas fracciones se secó durante 48 horas a 75 °C antes de ser pesada. La distribución de los agregados de una muestra completa se expresó como el diámetro ponderado medio (DPM) según las siguientes ecuaciones:

$$DPM = \sum_{i=1}^n \bar{x}_i w_i \quad [1]$$

y la fracción de los agregados:

$$(w_i) = \frac{M_{tamiz\ i}}{M_{muestra\ total}} \quad [2]$$

donde,

\bar{x}_i es el diámetro medio de cada fracción de agregados;

$M_{tamiz\ i}$ es el peso seco de las partículas retenidas en el tamiz i ;

$M_{muestra\ total}$ es el peso seco de la muestra total.

La estabilidad de los agregados en agua (EAA) se determinó en las muestras evaluadas para calcular la concentración de los carbohidratos solubles en agua. El método empleado supone la aplicación de una fuerza destructiva de cierta magnitud (Gijsman y Thomas 1996; Kemper y Rousenau 1986). Se toman 5 g de agregados (\emptyset de 2 a 5 cm), se secan al aire y luego se humedecen colocándolos sobre una capa de arena húmeda a una succión de 1 cm de agua durante menos de 45 minutos. La muestra se coloca luego sobre un tamiz de 1 mm de malla, se sumerge en agua y, con la ayuda de un aparato automático, se agita de arriba abajo (amplitud: 3 cm) durante 3 minutos, a razón de 34 oscilaciones por minuto. El suelo que permanece sobre el tamiz se seca luego a 105 °C y se pesa.

Se calculó también la cantidad de arena de la muestra total y del suelo retenido por el tamiz de 1 mm. Para lograrlo, los agregados se dispersaron en una solución al 5% de hexametáfosfato antes de ser pasados por el tamiz de 1 mm de malla. La EAA se expresa como el peso de los agregados estables (corregido según su contenido de arena) dividido por el peso de la

muestra inicial (corregido según el contenido de arena), del modo siguiente:

$$EAA(\%) = \frac{M_{m. estable} - M_{arena en m. estable}}{M_{m. total} - M_{arena en m. total}} \times 100$$

donde,

$M_{m. total}$ es el peso seco de la muestra inicial ($m.$ = muestra);

$M_{m. estable}$ es el peso seco de las partículas retenidas en el tamiz después de ser dispersadas en agua;

$M_{arena en m. total}$ y $M_{arena en m. estable}$ son los pesos secos de la arena contenida en la muestra inicial y de la arena dispersada en agua, respectivamente.

Análisis estadístico

Las comparaciones entre las medias se obtuvieron mediante un ANOVA y con las pruebas PLSD de Fisher, a un nivel de significación de 0.05.

La tipología de las estructuras se estableció mediante un análisis de componentes principales (ACP). Se utilizaron los parámetros químicos y físicos que se calcularon en cada una de las estructuras identificadas (propiedades químicas, DA y DPM). De las estructuras producidas por las hormigas sólo se emplearon aquellas en las que se disponía de un juego completo de datos. La matriz utilizada contenía 11 filas (objetos = 11 estructuras muestreadas) y 12 columnas (variables = características físicas y químicas). El análisis se realizó con la ayuda del paquete informático ADE-4 (Thioulouse et al. 1997).

Se emplearon regresiones lineales para evaluar las relaciones que pudieran existir entre el contenido de carbohidratos de las muestras y la EAA. La normalidad de los datos se

había verificado previamente mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors 1967), ejecutada siguiendo el programa estadístico VerNorm 3.0 del paquete "R package" (Legendre y Vadour 1991). La normalidad de los datos se aceptó con un nivel de significación de 0.05 para todos los juegos de datos.

Resultados

Identificación micromorfológica y descripciones

Se identificaron 14 especies de macroinvertebrados como responsables de la formación de las estructuras biogénicas superficiales halladas en la sabana nativa. De éstas se recolectaron ocho tipos de hormigueros (Fotos 11-1 y 11-2), tres tipos de domos epigeos producidos por las termitas —de los cuales uno parece construido con una pasta acartonada y los otros dos con una mezcla órgano-mineral (Fotos 11-3 y 11-4)—, un tipo de placa superficial (o galería superficial sólida) producida por una especie de termita (Foto 11-5), y dos tipos de turrículos producidos por lombrices de tierra (Fotos 11-5 y 11-6). En el Cuadro 11-1 se indican las 14 especies de macroinvertebrados y se describen brevemente las estructuras que ellos elaboran. En el Apéndice 2 se presentan las demás estructuras biogénicas encontradas sobre la superficie de la sabana de Carimagua (Fotos 11-8A a 11-15A).

Desde un punto de vista micromorfológico, una bioestructura biogénica puede considerarse según las siguientes definiciones de Bal (1973):



Foto 11-1. Montículo epigeo y entrada de una colonia de hormigas *Trachymyrmex* sp. en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 40 cm).

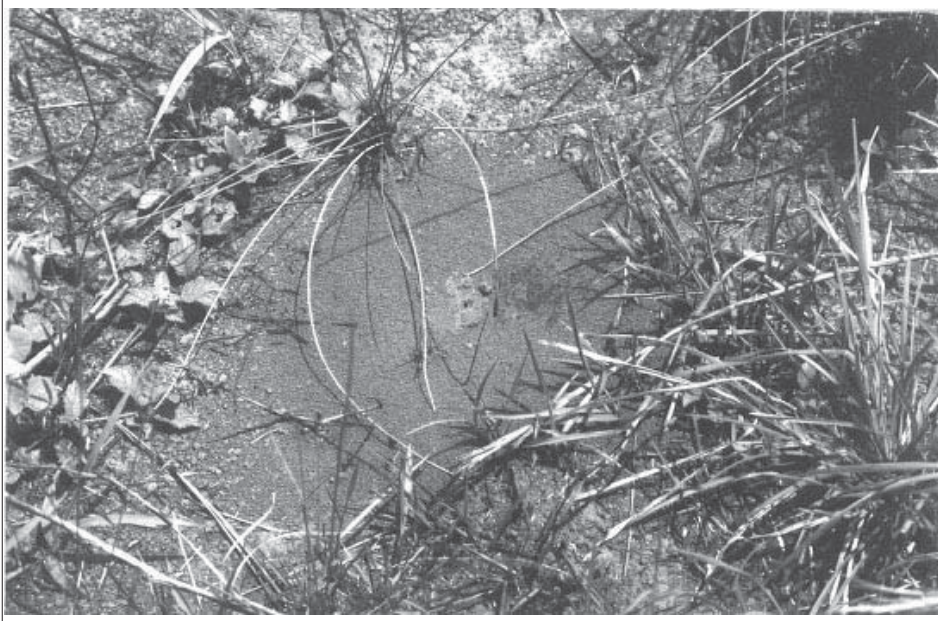


Foto 11-2. Montículo epigeo y entrada de una colonia de hormigas *Camponotus* sp. en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 50 cm).

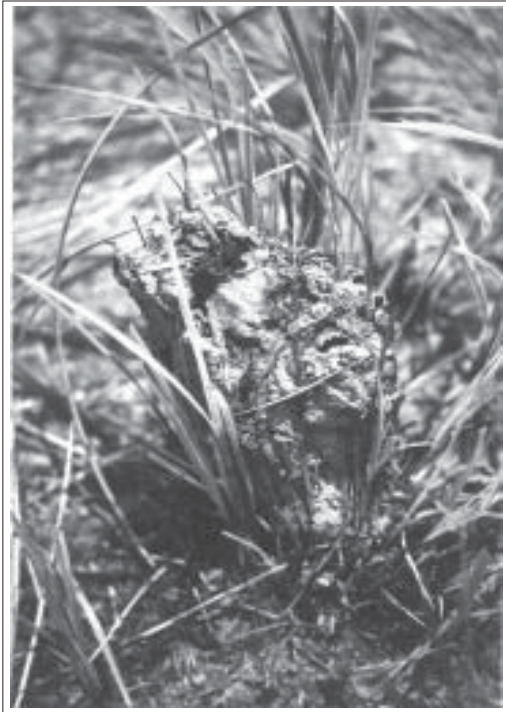


Foto 11-3. Montículo epigeo de una colonia de termitas *Velocitermes* sp. en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 30 cm).



Foto 11-4. Montículo epigeo de una colonia de termitas *Spinitermes* sp. en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 1 metro).



Foto 11-5. Placas de *Ruptitermes* sp. y turrículos de *Andiodrilus* sp. en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 30 cm).



Foto 11-6. Turrículos de *M. carimaguensis* en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 20 cm).

Cuadro 11-1. Posición taxonómica de los macroinvertebrados y descripción somera de las estructuras físicas que producen.

Código	Macroinvertebrados					Estructuras					
	Orden	Familia	Subfamilia	Especie	Régimen alimenticio	Tipo	Dimensión media		Color	Forma	Aspecto
							En el suelo (cm)	Altura (cm)			
Hormigas											
Campo	Hymenoptera	Formicidae	Formicinae	<i>Camponotus</i> sp.	Omnívoro	Domo	10-20	1-3	Naranja	Paraboloide	Escombros móviles
Odon	Hymenoptera	Formicidae	Ponerinae	<i>Odontomachus</i> sp.	Depredador	Domo	20-25	5-10	Gris	Paraboloide	Escombros móviles
Crema	Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae	<i>Crematogaster</i> sp.	Nectivoro	Domo	15-30	10-15	Gris	Cono truncado	Escombros móviles
Pheid1	Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.1	Omnívoro-depredador	Domo	3-5	2-5	Naranja	Cono truncado	Escombros móviles
Pheid2	Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.2	Omnívoro-depredador	Domo	5-10	5-10	Naranja	Cono truncado	Escombros móviles
Atta	Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae	<i>Atta laevigata</i>	Cultiva hongos	Domo	50-100	20-50	Naranja	Cono truncado	Escombros móviles
Acrom	Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae	<i>Acromyrmex landolti</i>	Cultiva hongos	Domo	15-30	10-15	Naranja	Cono	Escombros móviles
Trachy	Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae	<i>Trachymyrmex</i> sp.	Cultiva hongos	Domo	10-20	10-20	Naranja	Cono	Escombros móviles
Termitas											
Micro	Isoptera	Termitidae	Termitinae	<i>Microcerotermes</i> sp.	Geófago	Domo	10-20	10-20	Negro	Cilindro	Material acartonado
Spini	Isoptera	Termitidae	Termitinae	<i>Spinitermes</i> sp.	Geófago	Domo	20-30	20-50	Negro	Cono	Material cementado
Veloci	Isoptera	Termitidae	Nasutitermitinae	<i>Velocitermes</i> sp.	Comedor de hojarasca	Domo	5-20	10-25	Gris	Cono	Material cementado
Rupti	Isoptera	Termitidae	Apicotermitinae	<i>Ruptitermes</i> sp.	Geófago	Placa	5-20	0.5-1 mm	Naranja	Placa	Escombros cementados
Lombrices											
Mca	Oligochaeta	Glossoscolecidae	Glossoscolecinae	<i>Martiodrilus carimaguensis</i>	Anécico	Turrículo	3-8	1-10	Gris	Cilindro	Material compacto
Andio	Oligochaeta	Glossoscolecidae	Glossoscolecinae	<i>Andiodrilus</i> sp.	Geófago	Turrículo	5-10 mm	5-10 mm	Gris	Esfera	Material compacto

- El resultado de la β -acumulación de agregados del suelo provenientes de los horizontes profundos y transportados por los invertebrados a la superficie del suelo (el terraplén de un hormiguero).
- Un 'agrotúbulo', es decir, una estructura tubular constituida por agregados cementados que no muestran ninguna orientación direccional (las placas, o canales, superficiales de las termitas).
- Un 'modexis', es decir, una estructura tridimensional e individual formada por excrementos producidos por un animal (las heces de las lombrices de tierra). Los turrículos de *Martiodrilus carimaguensis* podrían clasificarse, con mucha mayor precisión, como 'modexotúbulos', porque presentan un hueco tubular central que corresponde a la entrada de la galería de la lombriz.
- Una red tridimensional de 'escatotúbulos', es decir, de estructuras tubulares constituidas por excrementos de invertebrados y que no están claramente individualizadas unas con respecto a las otras (los domos epigeos de los termiteros).

Propiedades químicas

Los turrículos de las lombrices y los termiteros presentan, en general, contenidos de C orgánico y de elementos minerales que superan los del suelo superficial de la sabana; por ejemplo, +8.6% y +248.3% de C orgánico en los turrículos de *Andiodrilus* sp. y en los domos de *Microcerotermes* sp., respectivamente (Figura 11-1). El pH aumentó igualmente, mientras que la

concentración de Al disminuyó en forma significativa. Los hormigueros y las placas producidas por *Ruptitermes* sp. presentaron, en cambio, contenidos de C orgánico bastante inferiores a los del suelo superficial, o sea, de -47.6% en las hormigas del género *Pheidole* y de -69.2% en las de *Atta laevigata* Smith y *Acromyrmex landolti* Forel. El pH y el contenido de los elementos minerales no cambiaron o fueron inferiores respecto a los del suelo, mientras que la saturación de Al disminuyó ligeramente.

La concentración de carbohidratos hidrosolubles en los hormigueros y en los turrículos de *Andiodrilus* sp. fue equivalente o inferior a la del suelo superficial de la sabana, es decir, -29.7% en *Trachymyrmex* sp. y -70.3% en *A. laevigata* (Figura 11-2A). En cambio, los agregados que constituyen los turrículos de *M. carimaguensis* y los termiteros tenían concentraciones dos veces superiores a las del suelo, es decir, +12.8% en los de *M. carimaguensis*, +78.4% en los de *Spinitermes* sp. y +132.4% en los de *Velocitermes* sp.

Propiedades físicas

La DA de las estructuras biogénicas varió mucho según la especie de invertebrados considerada. Las lombrices de tierra, por ejemplo, producen turrículos compactos cuya DA es superior a 1.30 g/cm³, es decir, de 10% a 20% superior a la del estrato 0-10 cm del suelo de la sabana (Cuadro 11-2). Las termitas y las hormigas, en cambio, producen estructuras menos compactas que el suelo circundante, o sea, con una DA de 0.90 g/cm³ o inferior a ésta.

La distribución en clases de tamaño de los agregados 'bioformados' fue muy diferente. Los turrículos de las lombrices y los

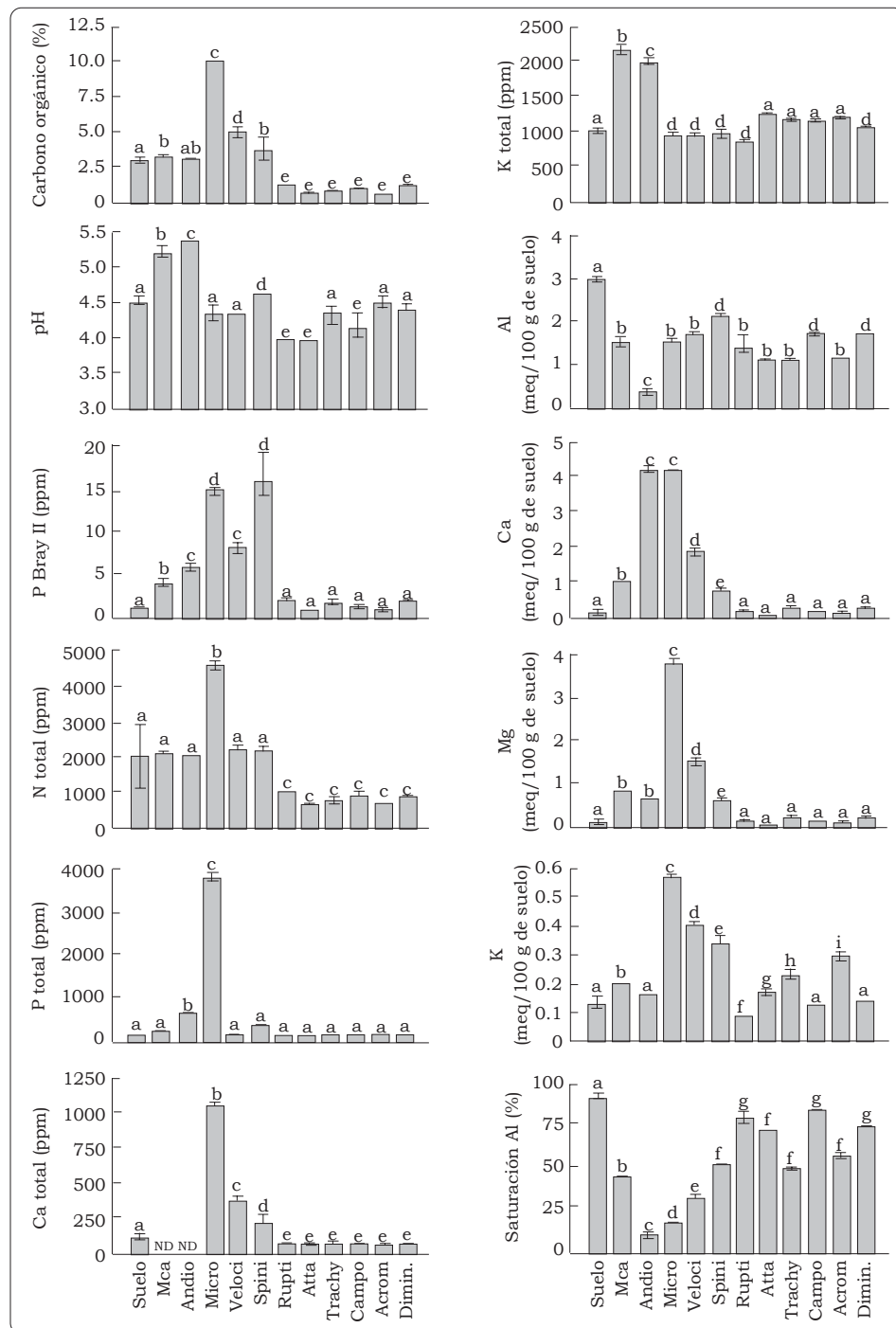


Figura 11-1. Propiedades químicas de las estructuras biogénicas y del suelo testigo de la sabana nativa (los códigos de las estructuras se identifican en el Cuadro 11-1, excepto la palabra Dimin. (diminutas), que se refiere a una muestra combinada de las estructuras producidas por las hormigas más pequeñas). Las letras diferentes indican diferencias significativas a un nivel $P < 0.05$.

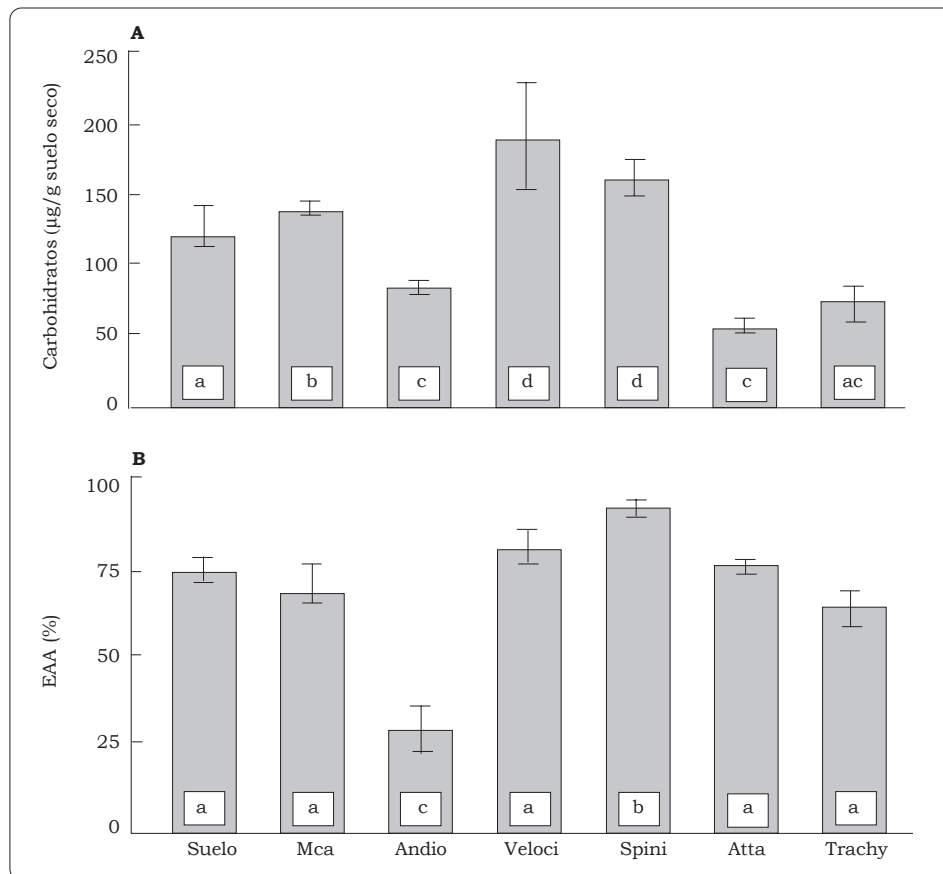


Figura 11-2. Carbohidratos hidrosolubles (A) y estabilidad en agua (B) de los agregados (2 a 5 mm) de las estructuras biogénicas. Los resultados corresponden a una selección representativa de las estructuras (los códigos de las estructuras están indicados en el Cuadro 11-1). Las letras diferentes indican diferencias significativas a un nivel $P < 0.05$.

termiteros están constituidos, principalmente (más del 50%), por agregados de tamaño superior a 5 mm, mientras que las placas de las termitas y los hormigueros están exclusivamente constituidos por agregados de tamaño inferior a 5 mm (Figura 11-3). El DPM de los agregados de origen biológico es, por tanto, diferente según la especie que los produce (Cuadro 11-2). En comparación con los agregados del suelo de la sabana, el DPM aumenta en los turrículos de las lombrices y en los termiteros (de +12.9% a +51.0% en

Andiodrilus sp. y en *M. carimaguensis*, respectivamente); se reduce, en cambio, en los hormigueros y en las placas de las termitas, desde -79.5% en *Odontomachus* sp. a -97.0% en *Pheidole* sp.1.

La EAA de los hormigueros y de los termiteros fue de 75% bajo las condiciones de la prueba efectuada. Este valor es comparable (o superior) al de los agregados del suelo de tamaño equivalente: va de -4.8% a +25.0% en *Trachymyrmex* sp. y en *Spinitermes* sp., respectivamente

Cuadro 11-2. Diámetro ponderado medio (DPM) de los agregados y densidad aparente (DA) de las estructuras biogénicas y del suelo testigo de la sabana nativa (error estándar entre paréntesis; las letras indican diferencias significativas a $P < 0.05$).

Especie	Código	DPM (mm)	DA (g/cm ³)
Suelo testigo		6.69 (0.78) a	1.18 (0.07) a
Lombrices			
<i>Andiodrilus</i> sp.	Andio	7.55 (0.38) a	1.33 (0.16) b
<i>M. carimaguensis</i>	Mca	10.10 (1.17) b	1.39 (0.02) b
Termitas			
<i>Microcerotermes</i> sp.	Micro	–	0.60 (0.03) c
<i>Ruptitermes</i> sp.	Rupti	1.35 (0.32) c	0.70 (0.03) c
<i>Spinitermes</i> sp.	Spini	9.05 (0.88) e	0.91 (0.03) e
<i>Velocitermes</i> sp.	Veloci	8.50 (0.83) e	0.73 (0.05) c
Hormigas			
<i>Acromyrmex landolti</i>	Acrom	0.80 (0.04) cd	0.54 (0.03) c
<i>Atta laevigata</i>	Atta	1.08 (0.05) c	0.64 (0.02) c
<i>Camponopus</i> sp.	Campo	0.54 (0.03) cd	0.80 (0.05) ce
<i>Crematogaster</i> sp.	Crema	0.32 (0.03) cd	0.63 (0.09) d
<i>Odontomachus</i> sp.	Odon	1.37 (0.05) c	0.46 (0.02) c
<i>Pheidole</i> sp.1	Pheid1	0.20 (0.02) d	0.61 (0.09) c
<i>Pheidole</i> sp.2	Pheid2	0.92 (0.03) cd	0.71 (0.01) c
<i>Trachymyrmex</i> sp.	Trachy	0.82 (0.04) cd	0.71 (0.02) ce

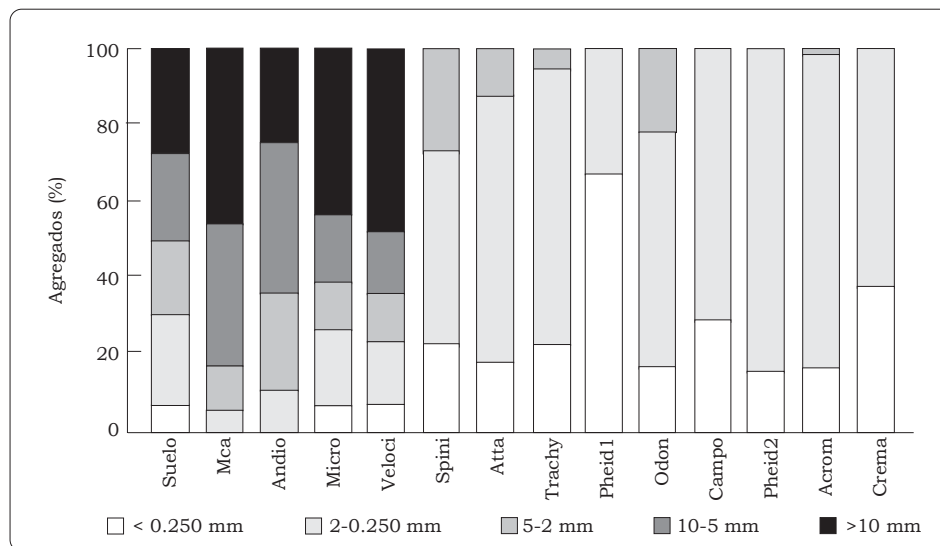


Figura 11-3. Distribución de los agregados de las estructuras biogénicas en clases de tamaño (los códigos son los indicados en el Cuadro 11-1).

(Figura 11-2B). Los agregados de los turrículos de *Andiodrilus* sp. presentan una estabilidad en agua muy inferior a la de las otras estructuras y a la de los agregados del suelo circundante (-64.2% en comparación con el suelo). No se observó ninguna correlación significativa entre la estabilidad estructural de los agregados producidos por los organismos ingenieros y la concentración de carbohidratos hidrosolubles (Figura 11-4).

Análisis de componentes principales

Los dos primeros ejes del ACP explican el 82.2% de la inercia total (59.6% y 22.6% para el primero y el segundo eje, respectivamente) (Figura 11-5,A). Los coeficientes de correlación asociados a las variables en el eje 1 indican oposición entre (a) porcentajes de saturación de aluminio altos y (b) un DPM considerable más un contenido de C orgánico alto en los elementos minerales incluidos en los agregados

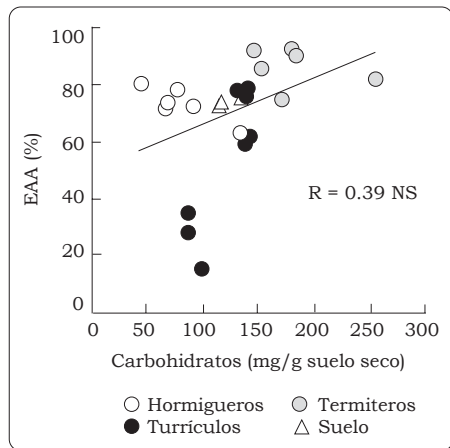


Figura 11-4. Regresión lineal simple entre la estabilidad de los agregados en agua (EAA) y su concentración de carbohidratos hidrosolubles. (NS = no significativo)

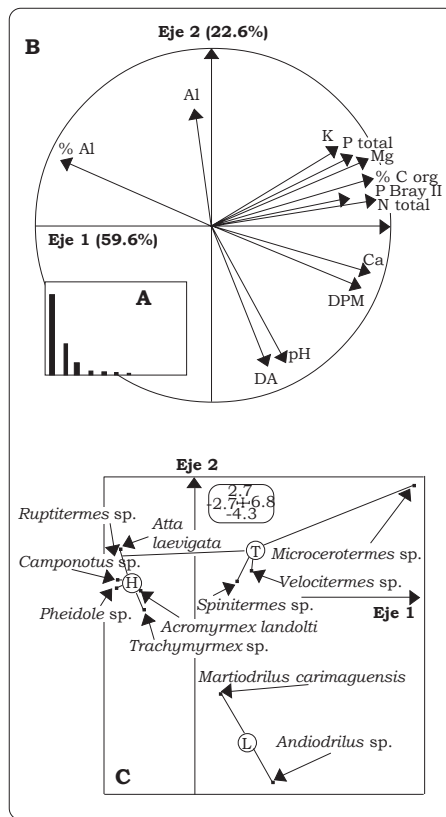


Figura 11-5. Resultados obtenidos en el ACP con los datos físico-químicos de las estructuras biogénicas recolectadas en la sabana nativa: (A) Valores propios de los ejes. (B) Circulo de correlaciones asociado con los dos primeros ejes (% C org = C orgánico; P Bray II = fósforo (Bray II); N total = nitrógeno total; P total = fósforo total; Al = aluminio intercambiable; Ca = calcio intercambiable; Mg = magnesio intercambiable; K = potasio intercambiable; % Al = saturación de aluminio; DA = densidad aparente; DPM = diámetro ponderado medio). (C) Ordenamiento de las estructuras biogénicas sobre el plano definido por los dos primeros ejes (los círculos son los baricentros de la nube de puntos: L = turrículos de lombrices de tierra; T = domos epigeos de termiteros y placas de termitas; H = hormigueros epigeos).

(Figura 11-5,B). La representación de los objetos sobre el eje 1 muestra una notoria oposición en los casos siguientes: (a) entre los hormigueros y las placas de las termitas; (b) entre los termiteros y los turrículos de las lombrices (Figura 11-5,C). El eje 2 se define por las siguientes oposiciones: (a) de un lado, la saturación de Al; (b) del otro, la DA y el pH de las estructuras (Figura 11-5,B). También en este eje hay oposición entre los termiteros y los hormigueros, de un lado, y los turrículos compactos de las lombrices de tierra, del otro (Figura 11-5,C).

Discusión

Contenido de materia orgánica y de elementos minerales

La fuerte concentración de C orgánico y de elementos minerales que se registró en las heces de las lombrices de tierra de Carimagua es común en numerosas especies de oligoquetos que producen turrículos sobre la superficie del suelo (Lee 1985). Este resultado, corroborado por observaciones hechas en las heces de *M. carimaguensis* (Rangel et al. 1999), se explica por los hábitos alimenticios de las especies estudiadas. Según Jiménez et al. (1998), *Andiodrilus* sp. y *M. carimaguensis* pertenecen, respectivamente, a las siguientes categorías ecológicas: endógea polihúmica (*sensu* Lavelle 1979) y anécica (*sensu* Bouché 1977), respectivamente, en las cuales las lombrices tienen la particularidad de ingerir, de modo selectivo, un sustrato más rico en materia orgánica (MO) que el del suelo circundante (suelo orgánico o material vegetal fresco o ambos).

Las termitas construyen domos epigeos utilizando, generalmente,

suelo que cementan con cantidades variables de secreciones salivales y excrementos ricos en MO (Kooyman y Onck 1987; Lee y Foster 1991; Lee y Wood 1971; Wood y Sands 1978). En ciertos casos, una parte considerable de las paredes del termitero está constituida por un material acartonado muy rico en C orgánico (el de *Microcerotermes* sp., por ejemplo). La abundancia de MO en las heces explica las diferencias en la concentración de C y de elementos minerales observadas entre los termiteros y el suelo (Black y Okwakol 1997; Lee y Wood 1971; Lobry-de-Bruyn y Conacher 1990; Wood y Sands 1978). Las paredes o tabiques de las galerías aéreas de *Ruptitermes* sp. recubren los accesos hacia las fuentes de alimentación; aquéllas desempeñan, probablemente, un papel protector frente al calor, a los depredadores y a los competidores (Kooyman y Onck 1987). A diferencia de lo que figura generalmente en la literatura (Lee y Wood 1971; Lobry-de-Bruyn y Conacher 1995), las paredes de las muestras tomadas en este estudio no están enriquecidas con MO ni con bases intercambiables.

Los domos epigeos producidos por las hormigas, a diferencia de las estructuras producidas por las termitas y por las lombrices de tierra que se consideraron en este estudio, eran todos de color amarillo claro. Es éste un suelo que proviene de los horizontes inferiores del perfil y es transportado a la superficie, donde se acumula poco a poco; representa así una medida de la excavación de los espacios subterráneos del nido (Elmes 1991; Petal 1978). Este suelo es pobre y no experimenta ninguna modificación importante al ser trasladado; tampoco está enriquecido con MO, dado su bajo contenido de C y de elementos minerales.

Tamaño y estabilidad de los agregados

Los turrículos de *M. carimaguensis* y de *Andiodrilus* sp. son, comparados con el suelo circundante, estructuras compactas constituidas por agregados de gran tamaño, que corresponden al tipo globular descrito por Lee (1985). Estos agregados tienen una estabilidad equivalente o inferior a la de los agregados del suelo, un resultado sorprendente porque los turrículos de las lombrices de tierra son, generalmente, más estables que los agregados de suelo de tamaño comparable (Lee 1985). Un estudio reciente demostró la gran estabilidad estructural de los turrículos de *M. carimaguensis* (Guggenberger et al. 1996). Este resultado está, quizás, relacionado con el empleo, en este estudio, de turrículos que habían sido depositados recientemente. En realidad, las deposiciones de las lombrices de tierra adquieren estabilidad estructural en el curso de su envejecimiento (Blanchart et al. 1993; Hindell et al. 1997a, 1997b; Marinissen 1990), probablemente por la acción conjunta de los siguientes procesos:

- **procesos físicos**, como el endurecimiento de las heces a una humedad constante o bajo el efecto de la alternancia de fases húmedas y secas (Hindell et al. 1997b; Marinissen 1990);
- **procesos biológicos**, como el desarrollo de hongos sobre la superficie de los agregados o la producción de polisacáridos de origen microbiano (Marinissen 1990; Shipitalo y Protz 1989; Tisdall 1994).

Las bolas fecales depositadas por las termitas están constituidas por agregados órgano-minerales de tamaño inferior a los que producen las lombrices de tierra (Garnier-Sillam

1991). Usan estas bolas, junto con sus secreciones salivales, para cementar las partículas del suelo en la edificación de las paredes del termitero. Durante este proceso, la porosidad del suelo disminuye y el material reorganizado será mucho más compacto que el suelo original (Lal 1988; Lobry-de-Bruyn y Conacher 1990). Ahora bien, en el presente trabajo se halló que las numerosas galerías de los termiteros los convertían en estructuras muy cavernosas, lo que explica la baja DA observada en ellos. Es interesante constatar que las paredes de los termiteros, después de recibir un golpe, se fragmentan en macroagregados de tamaño importante. Se puede imaginar que el mismo fenómeno ocurre naturalmente, es decir, que el impacto de las gotas de lluvia conduce a una lenta redistribución de los macroagregados en la superficie del suelo. Estos agregados son muy estables y permiten pensar que los efectos que tales procesos ejercen en la estabilidad del suelo son significativos a una escala espacio-temporal importante. La estabilidad de los agregados producidos por las termitas ha sido ya señalada en otros estudios, aunque los procesos que ella implica no han sido identificados con precisión (Garnier-Sillam 1991; Lal 1988; Lobry-de-Bruyn y Conacher 1990).

El estudio de la estructura de los turrículos de las lombrices y de las termitas se ha intensificado a lo largo de los últimos 10 años; no obstante, la estabilidad de los agregados producidos por la actividad de las hormigas apenas ha atraído la atención de la mayoría de los biólogos (Folgarait 1998; Lobry-de-Bruyn y Conacher 1990). Los hormigueros de la sabana de Carimagua están constituidos por agregados libres, que son transportados por los insectos a

la superficie desde los horizontes profundos del suelo y apilados, simplemente, los unos sobre los otros. El tamaño medio de los agregados es proporcional al tamaño de las mandíbulas de las hormigas que los transportan (Weber 1979) y su estabilidad estructural es comparable a la de los agregados de tamaño similar del suelo superficial. Los agregados no están cementados por ningún pegamento orgánico, que les daría una estructura de tipo granular, ni están unidos entre sí; por ello, la presencia de los numerosos espacios que los separan explica la baja DA de las estructuras formadas.

Los carbohidratos hidrosolubles se consideran componentes importantes en los mecanismos de estabilización de los agregados del suelo en las sabanas colombianas (Gijssman y Thomas 1996). Entre los carbohidratos implicados en la agregación del suelo están los que representan una fracción específica e importante que se deriva, principalmente, del metabolismo microbiano y, quizás, de algunos tejidos vegetales (Haynes y Swift 1990; Tisdall 1991, 1994). Sin embargo, los resultados de este estudio no muestran ninguna correlación entre la estabilidad estructural de los agregados biogénicos y la presencia de tales compuestos. Este resultado indica que no son los carbohidratos los que intervienen en la estabilidad de los agregados (Gijssman y Thomas 1996) sino que hay otros mecanismos implicados, algunos de carácter físico. Por ejemplo, el endurecimiento de las estructuras a causa de la variación en la humedad podría desempeñar un papel importante en la superficie del suelo (Hindell et al. 1997b; Marinissen 1990).

Significación funcional de las estructuras

La comparación de las características fisicoquímicas de las estructuras biogénicas enumeradas en este estudio con las características del suelo circundante permite clasificarlas en tres grupos principales:

1. Estructuras **más compactas** que el suelo, enriquecidas con C orgánico y elementos minerales, y constituidas por agregados de gran tamaño. Corresponden, en este estudio, a los turrículos de tipo globular construidos por las dos especies de lombrices de tierra estudiadas.
2. Estructuras **menos compactas** que el suelo, enriquecidas con C orgánico y elementos minerales, y constituidas por agregados de gran tamaño. Corresponden, en este estudio, a los domos epigeos de los termiteros.
3. Estructuras de **mínima compactación** (construidas con suelo de las capas más profundas), de tipo granular, cuyo contenido de C orgánico es inferior al del suelo superficial; su concentración de elementos minerales es, en general, inferior o equivalente a la de dicho suelo, y están constituidas por agregados muy estables de tamaño pequeño. Están representadas aquí por los hormigueros y las placas epigeas de *Ruptitermes* sp.

A partir de esta tipología de estructuras biogénicas, es posible deducir el impacto que causan en el suelo las especies que las producen. En efecto, la naturaleza de dichas estructuras puede considerarse como el reflejo de ciertos atributos funcionales de las especies que las construyen (Lavelle 1996). Así, las

especies que producen las estructuras de tipos 1 y 2 (termitas y lombrices de tierra) acumulan C orgánico en la superficie del suelo e influyen, probablemente, en la dinámica de la MO y en la tasa de liberación de los elementos minerales asimilables por las plantas (Black y Okwakol 1997; Lavelle et al. 1998; Lobry-de-Bruyn y Conacher 1990).

Las estructuras pertenecientes a estos dos primeros grupos se caracterizan, además, por su gran tamaño y por la clase de agregados que las constituyen, rasgos que contrastan con el tamaño muy reducido de las estructuras de tipo 3 (placas de termitas y hormigueros). La producción de agregados de características fisicoquímicas diversas podría contribuir a una regulación eficiente de la estructura del suelo. Este mecanismo ha sido ya descrito, por ejemplo, en las sabanas de Costa de Marfil, donde las especies más pequeñas de lombrices fragmentan los turrículos producidos por las especies de mayor tamaño, evitando así su acumulación excesiva sobre la superficie del suelo (Blanchart et al. 1997; Rossi 1998). En Carimagua existe una regulación del mismo tipo: las termitas (*Nasutermitinae*) aceleran visiblemente la cinética de degradación de los grandes turrículos producidos por *M. carimaguensis* (Decaëns 2000). Estudios recientes llevados a cabo en los pastizales de la cuenca amazónica han mostrado que una población abundante de lombrices de tierra puede conducir a una compactación considerable del suelo, ya que éstas no están allí asociadas con alguna especie capaz de fragmentar los turrículos hasta reducirlos a agregados de menor tamaño (Chauvel et al. 1999).

Las estructuras biogénicas superficiales influyen, probablemente, en la estructura del

suelo desde el momento en que se disgregan para que estos fragmentos se dispersen sobre el suelo, al cual se incorporarán progresivamente. Es probable que los agregados sueltos que se observaron, en este estudio, sobre la superficie del suelo correspondan, esencialmente, a fragmentos de estructuras biogénicas que estarían en el proceso de incorporación al suelo. La hipótesis se apoya en una observación sencilla: la forma de estos agregados es, en su mayoría, la de turrículos pequeños de *Andiodrilus* sp. o de fragmentos reconocibles de turrículos de *M. carimaguensis* (Foto 11-7). Es fácil verificar en el terreno que la mayor parte de las estructuras biogénicas se disocian, efectivamente, en agregados libres, y que éstos quedan dispersos sobre el suelo.

Conclusiones

Los resultados de este estudio son una prueba clara de la diversidad de estructuras producidas por los ingenieros ecológicos sobre la superficie del suelo de una sabana natural. Se identificaron tres tipos de estructuras partiendo de sus propiedades fisicoquímicas:

- las estructuras compactas, ricas en MO (turrículos de lombrices);
- las estructuras poco compactas, ricas en MO (termiteros); y
- las estructuras sin compactación, granulares y pobres en MO (placas de termitas y hormigueros).

El análisis multivariado reflejó la gran diversidad de estructuras producidas sobre la superficie del suelo y dejó entrever tanto la posibilidad como la complejidad de una clasificación funcional de los organismos ingenieros, la cual tendría en cuenta, a un mismo tiempo, las



Foto 11-7. Superficie del suelo de la sabana nativa cubierta por agregados libres provenientes de las estructuras biogénicas (escala: longitud de la foto = 40 cm).

diferentes funciones manifestadas por estas estructuras.

Este estudio se ha limitado a describir las estructuras superficiales producidas por los ingenieros ecológicos. La tipología en él presentada no ha considerado, en realidad, un gran número de estructuras producidas en el interior del suelo. Son numerosos los invertebrados del suelo capaces de producir estructuras endógeas (nidos, galerías, agregados) que pueden influir de manera específica sobre los procesos del suelo. Por ejemplo, en Carimagua existe una especie de lombriz endógena polihúmica (*Ocnerodrilidae* sp.) que prefiere ingerir los turrículos compactos de *M. carimaguensis* y produce turrículos granulares de tamaño pequeño (Jiménez et al. 1998). Otra especie de tamaño mediano, *Glossodrilus* sp., presenta a veces un comportamiento muy similar. Estas especies pertenecen al grupo de ingeniero que

produce estructuras granulares muy poco compactas. Ahora bien, dado que los turrículos de estas lombrices de tierra pueden ser más ricos en MO que el material empleado en los hormigueros y en las placas de las termitas, hay que establecer una nueva categoría constituida por ingenieros que producen estructuras poco compactas, granulares y ricas en MO.

La definición de los grupos funcionales de los ingenieros ecológicos del suelo se apoya en la tipología de las estructuras que ellos producen. Es necesario describir completamente la totalidad de las estructuras biogénicas producidas por estos organismos —por ejemplo, agregados constituidos tanto en la superficie del suelo como a través de su perfil, galerías, nidos endógeos— descripción que permitirá definir con precisión las funciones de los ingenieros. Contribuirá también esa descripción a establecer con exactitud

aquellas características de las estructuras que podrían emplearse para definir los atributos funcionales de una especie determinada de ingenieros. Por ejemplo: ¿las especies que producen estructuras compactas ejercen, sistemáticamente, un efecto 'compactador' en el suelo (*sensu* Blanchart et al. 1997)? Por su parte, ¿aquellas especies que producen estructuras poco compactas, causan un efecto 'descompactador' en el suelo? Las especies que concentran MO en sus estructuras ¿ejercen un efecto en la dinámica de la MO? Si lo hacen, ¿cuál sería este efecto? Finalmente, ¿qué impactos causan estas estructuras en las condiciones de vida de otros organismos del suelo?

Agradecimientos

Los autores agradecen a R.J. Thomas, D.K. Friesen y C.G. Meléndez (CIAT) por el apoyo logístico recibido. A M.P. Hernández (CIAT), P. Eggleton y J.J. Jiménez (CIAT) por la identificación de las hormigas, las termitas y las lombrices de tierra. A N. Asakawa (CIAT) por los análisis químicos. A A.V. Spain (CSIRO), E. Blanchart (IRD) y P. Folgarait (Universidad Nacional de Quilmes) por los comentarios emitidos acerca de una primera versión del manuscrito de este trabajo. A I. Poudevigne y H. Decaëns (Université de Rouen) por la crítica constructiva del texto final.

Referencias

Anderson JM; Ingram J, eds. 1993. Tropical soil biology and fertility. A handbook of methods. CAB International, Oxford.

- Bal L. 1973. Micromorphological analysis of soils. Lower organization of organic soil materials. Netherlands Soil Survey Institute, Wageningen, Holanda.
- Black HIJ; Okwakol MJN. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of termites. *Appl Soil Ecol* 6:37-53.
- Blanchart E. 1990. Rôle fonctionnel des vers de terre dans la formation de la structure des sols de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Tesis (Ph.D.). Université de Rennes I, Francia.
- Blanchart E; Bruand A; Lavelle P. 1993. The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaeta: Megascolecidae) in shrub savanna soils (Côte d'Ivoire). *Geoderma* 56:119-132.
- Blanchart E; Lavelle P; Braudeau E; Bissonnais YL; Valentin C. 1997. Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil Biol Biochem* 29:431-439.
- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. En: Lohm U; Persson T, eds. Soil organisms as component of ecosystems. *Ecol Bull* 25:122-132.
- Chauvel A; Grimaldi M; Barros E; Blanchart E; Desjardins T; Sarrazin M; Lavelle P. 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature* 398:32-33.
- Cheshire MV. 1979. Nature and origins of carbohydrates in soils. Academic Press, Londres.
- Decaëns T. 2000. Degradation dynamics of surface earthworm casts in grasslands of the eastern plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 32:149-156.
- Elmes GW. 1991. Ant colonies and environmental disturbance. *Symp Zool Soc Lond* 63:15-32.

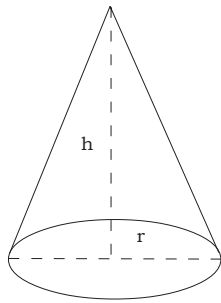
- Folgarait P. 1998. Ant biodiversity and its relationships to ecosystem functioning: a review. *Biodiv Conserv* 7:1121-1244.
- Garnier-Sillam E. 1991. The pedological role of fungus-growing termites (Termitidae: Macrotermitidae) in tropical environments, with special reference to *Macrotermes muelleri*. *Sociobiology* 15:181-196.
- 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. 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.
- Guggenberger G; Thomas RJ; Zech W. Soil organic matter within earthworm casts of an anecic-endogeic tropical pasture community, Colombia. *Appl Soil Ecol* 3:263-274.
- Haynes RJ; Swift RS. 1990. Stability of soil aggregates in relation to organic constituents and soil water content. *J Soil Sci* 41:73-83.
- Hindell RP; McKenzie BM; Tisdall JM. 1997a. Destabilization of soil during the production of earthworm (Lumbricidae) and artificial casts. *Biol Fertil Soil* 24:153-163.
- Hindell RP; McKenzie BM; Tisdall JM. 1997b. Influence of drying and ageing on the stabilization of earthworm (Lumbricidae) casts. *Biol Fertil Soil* 25:27-35.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998. 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.
- Kemper WD; Rousenau RC. 1986. Aggregate stability and size distribution. En: Klute A, ed. *Methods of soil analysis*. American Society of Agronomy (ASA) and Soil Science Society of America (SSSA), Madison, WI, Estados Unidos. p 425-442.
- Kooyman C; Onck RFM. 1987. The interactions between termite activity, agricultural practices and soil characteristics in Kisii District, Kenya. Wageningen Agricultural University, Holanda.
- Lal R. 1988. Effects of macrofauna on soil properties in tropical systems. *Agric Ecosyst Environ* 24:101-116.
- 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 Intern* 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; Charpentier F; Gilot C; Rossi J-P; Derouard L; Andre J; Ponge JP; Bernier N. 1998. Large-scale effects of earthworms on soil organic matter and nutrient dynamics. En: Edwards CA, ed. *Earthworm ecology*. St. Lucies Press, Boca Ratón, FL, Estados Unidos. p 103-122.
- Lee KE. 1985. *Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press, Orlando, FL, Estados Unidos.

- Lee KE; Foster RC. 1991. Soil fauna and soil structure. *Aust J Soil Res* 29:745-775.
- Lee KE; Wood TG. Physical and chemical effects on soils of some Australian termites, and their pedological significance. *Pedobiologia* 11:376-409.
- Legendre P; Vaudor A. 1991. The R package: multidimensional analysis, spatial analysis. Université de Montréal, Canadá.
- Lilliefors HW. 1967. The Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *J Am Stat Assoc* 62:399-402.
- Lobry-de-Bruyn LA; Conacher AJ. 1990. The role of termites and ants in soil modification: a review. *Aust J Soil Res* 28:55-93.
- Lobry-de-Bruyn LA; Conacher AJ. 1995. Soil modification by termites in the Central Wheatbelt of Western Australia. *Aust J Soil Res* 33:179-193.
- Marinissen JCY. 1990. Mechanisms of stabilization of casts and artificial casts. *Biol Fertil Soils* 9:163-167.
- Petal J. 1978. The role of ants in ecosystems. En: Brian MV, ed. *Production ecology of ants and termites*. Cambridge University Press, Reino Unido. p 293-325.
- Rangel AF; Thomas RJ; Jiménez JJ; Decaëns T. 1999. Nitrogen dynamics associated with earthworm casts of *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez and Moreno in a Colombian savanna Oxisol. *Pedobiologia* 43:557-560.
- Rossi J-P. 1998. Rôle fonctionnel de la distribution spatiale des vers de terre dans une savane humide de Côte d'Ivoire. Tesis (Ph.D.). Université Pierre et Marie Curie-Paris VI, Francia.
- Shipitalo MJ; Protz R. 1989. Chemistry and micromorphology of aggregation in earthworm casts. *Geoderma* 45:357-374.
- Thioulouse J; Chessel D; Dolédec S; Olivier JM. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Stat Comput* 7:5-83.
- Tisdall JM. 1991. Fungal hyphae and structural stability of soil. *Aust J Soil Res* 29:729-743.
- Tisdall JM. 1994. Possible role of soil microorganisms in aggregation in soils. *Plant Soil* 159:115-121.
- Weber NA. 1972. Gardening ants, the Attines. *Mem Am Phil Soc* 92:1-146.
- Wood TG; Sands WA. 1978. The role of termites in ecosystems. En: Brian MV, ed. *Production ecology of ants and termites*. Cambridge University Press, Reino Unido. p 245-292.

Apéndice 1. Formas geométricas empleadas en la evaluación del volumen de las estructuras biogénicas halladas en la superficie del suelo.

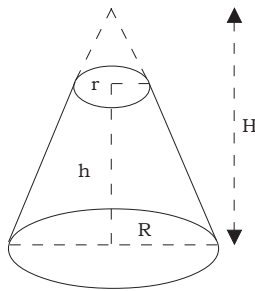
Cono:

$$V = \pi/3 r^2 h$$



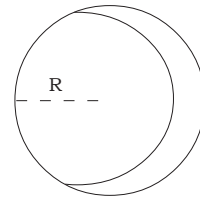
Cono truncado:

$$V = \pi H/3 (R^2 + r^2 + Rr)$$



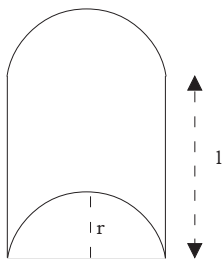
Esfera:

$$V = 4/3 \pi R^3$$



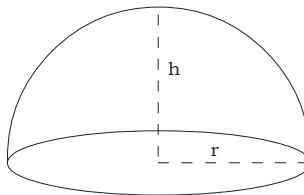
Placa:

$$V = \pi R^2 l$$



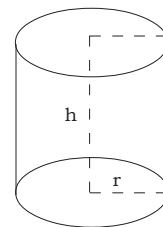
Paraboloide:

$$V = \pi/2 r^2 h$$



Cilindro:

$$V = \pi r^2 h$$



Apéndice 2. Otras estructuras biogénicas encontradas en la superficie de los suelos de la sabana de Carimagua.



Foto 11-8A. Montículo epigeo de una colonia de hormigas *Atta laevigata* en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 3 m).

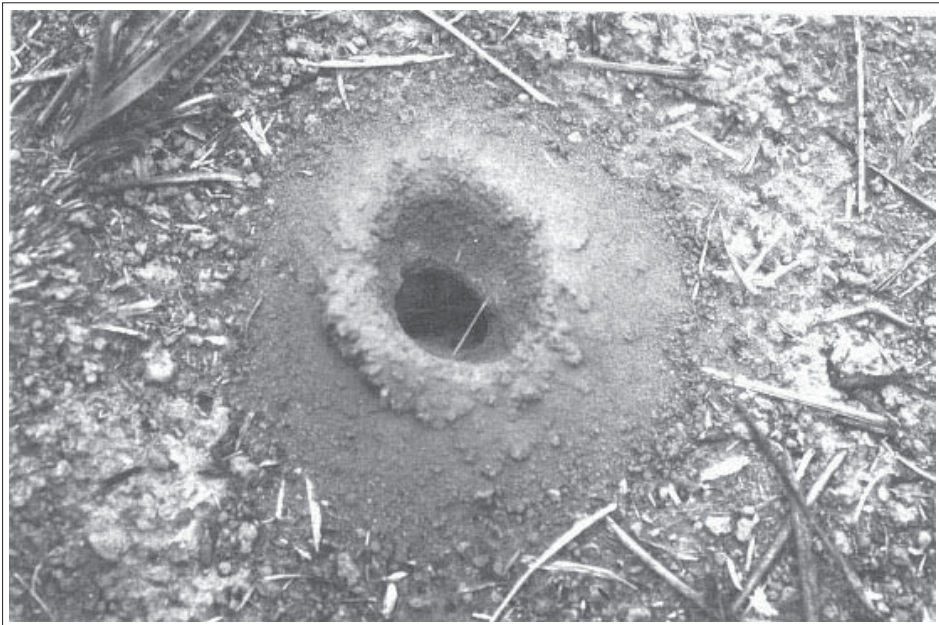


Foto 11-9A. Montículo epigeo y entrada de una colonia de hormigas *Pheidole* sp.1 en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 10 cm).

Apéndice 2. (Continuación).



Foto 11-10A. Montículo epígeo y entrada de una colonia de hormigas *Pheidole* sp.2 en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 20 cm).



Foto 11-11A. Montículo epígeo y entrada a una colonia de hormigas *Acromyrmex landolti* en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 30 cm).

Apéndice 2. (Continuación).



Foto 11-12A. Montículo epigeo y entrada de una colonia de *Crematogaster* sp. en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 30 cm).

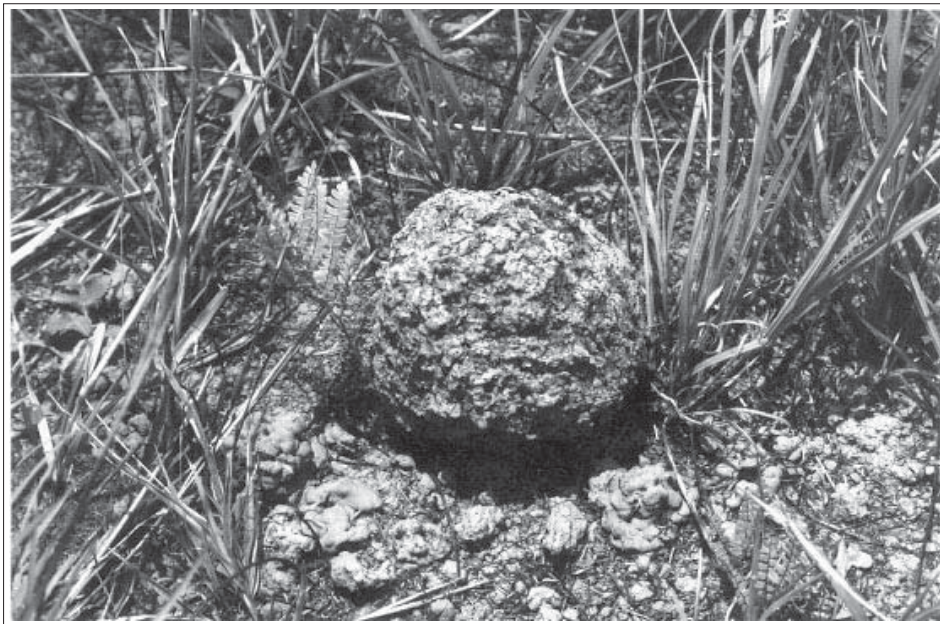


Foto 11-13A. Montículo epigeo de una colonia de termitas *Microcerotermes* sp. en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 30 cm).

Apéndice 2. (Continuación).



Foto 11-14A. Desagregación y fragmentación total de un montículo epígeo de una colonia de termitas *Spinitermes* sp. y dispersión de los agregados libres sobre la superficie del suelo de la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 50 cm).



Foto 11-15A. Turrículos de *M. carimaguensis* parcialmente fragmentados en agregados libres que se esparcen sobre la superficie del suelo de la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 30 cm).

CAPÍTULO 12

Dinámica de la Degradación de las Heces Superficiales de la Lombriz de Tierra en Areas de Sabana y de Pastizal en los Llanos Orientales de Colombia¹

T. Decaëns*

Resumen

La definición de ingenieros del ecosistema se aplica plenamente a las lombrices de tierra. Las heces que éstas producen, por ejemplo, son estructuras de gran importancia en la regulación de algunos procesos del suelo. No obstante, la vida media y la tasa de degradación de estas estructuras se han estudiado muy poco. En este trabajo se determinó, en una parcela de sabana nativa y en un pastizal intensivo, la dinámica de la desaparición de las heces depositadas en la superficie del suelo por la especie de lombriz anécica *Martiodrilus carimaguensis* y los cambios producidos en las propiedades físicas de dichas heces. En ambos sistemas de uso de la tierra, las heces estaban formadas por una superposición de capas que las lombrices depositaban durante varios días. La vida media de las heces varió de 2 a 11 meses en un pastizal bajo pastoreo y en un

pastizal protegido, respectivamente, y fue de 5 meses en la sabana sin pastoreo. Las heces secas permanecieron durante más de un año sobre la superficie del suelo.

La desaparición de las heces se debió, principalmente, a los impactos producidos por las gotas de lluvia y al efecto del pisoteo del ganado. La densidad aparente (DA) de las heces frescas fue mayor (+17%, $P < 0.05$) que la del suelo circundante en la sabana o equivalente a la del suelo (-1%, $P > 0.05$) en el pastizal. Los agregados de las heces frescas eran de tamaño mayor que los del suelo en ambos sistemas de uso de la tierra (+70%, $P < 0.05$). La DA y el tamaño de los agregados disminuyeron con el envejecimiento de las heces, y son -29% y -24% para la primera y -68% y -80% para el segundo, en el pastizal y en la sabana, respectivamente. Se observó también que algunos macroinvertebrados horadaban las heces y eran parcialmente responsables de la degradación física de éstas a lo largo del tiempo.

Palabras clave: heces superficiales de lombrices, ingenieros del ecosistema, *Martiodrilus carimaguensis*, propiedades físicas, sabana

1. Publicado en *Biology and Fertility of Soils* 32(2), p 149-156, por Decaëns. Copyright © 2000 de Springer. Impreso con permiso de la casa editorial.

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

Introducción

En numerosos estudios se han descrito las propiedades físicas de las heces de las lombrices de tierra. El tamaño y la forma de tales estructuras están determinadas, en gran parte, por el tamaño y los hábitos alimenticios de las especies que las producen, pero también lo están por la textura del suelo ingerido (ver la revisión de Barois et al. 1999 y de Lee 1985). Se han descrito dos grandes grupos de heces: las globulares, es decir, las que están formadas por agregados compactos y estables de gran tamaño (van de unos milímetros hasta unos poco centímetros), y las granulares, o sea, las que están formadas por agregados de tamaño pequeño (menores que 1 mm) y ligeramente estables (Lee 1985). La producción combinada de estos dos tipos de heces por una comunidad compuesta por diversas lombrices de tierra regula la estructura del suelo de manera favorable, ya que las especies de menor tamaño son capaces de romper los agregados más compactos producidos por las especies más grandes (Blanchart et al. 1997; Rossi 1998).

Las lombrices de tierra se consideran uno de los grupos más importantes entre los ingenieros ecológicos del suelo (*sensu* Jones et al. 1994), es decir, de los invertebrados del suelo que regulan varios procesos del suelo mediante la producción de estructuras físicas (canales, agregados, montículos, etc.) (Anderson 1995; Lavelle 1996, 1997). Aunque se conoce bien la importancia, en términos funcionales, de las heces de las lombrices en la regulación de dichos procesos, la vida media y la dinámica de la degradación de estas estructuras son aún bastante desconocidas. Por consiguiente,

tiene mucha importancia la investigación de estos dos aspectos para comprender el impacto de los ingenieros del ecosistema en el ambiente (Jones et al. 1997).

El objetivo de este estudio fue describir la dinámica de la degradación de las heces superficiales producidas por individuos de la especie anéctica *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno en la sabana nativa y en un pastizal intensivo de los Llanos Orientales de Colombia. Se midió la DA y el tamaño de los agregados biogénicos con el fin de evaluar el impacto de dicha dinámica en la estructura del suelo. Los macroorganismos, o sea, los macroinvertebrados y las raicillas, se muestrearon dentro de las heces para establecer el impacto de aquéllos en la degradación de éstas.

Materiales y Métodos

Sitio del estudio

El estudio se realizó en la estación experimental Carimagua (4°37' N, 71°19' O) de CIAT-CORPOICA, que pertenece a la unidad fitogeográfica de las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia. El clima es de tipo subhúmedo tropical; en él, la temperatura registra un valor medio anual de 26 °C y la precipitación de 2300 mm. Hay además una época seca muy definida que dura desde noviembre-diciembre hasta marzo de cada año (datos del CIAT). En la Figura 12-1 se presenta la acumulación de la precipitación por periodos de 15 días. La vegetación del sitio de estudio varía con la topografía: hay sabanas abiertas en las áreas altas (o 'altos') y bosques de galería o sabanas inundables en las áreas bajas (o 'bajos'). Los suelos

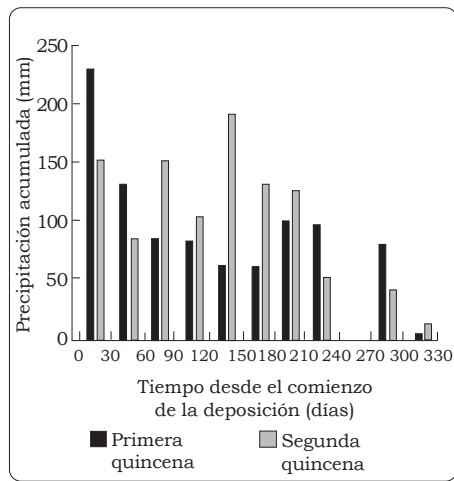


Figura 12-1. Precipitación acumulada en periodos de 15 días (en cada intervalo de 30) durante el tiempo del estudio.

son Oxisoles (Tropeptic Haplustox isohipertérmicos) en los altos y Ultisoles (Ultic Aeríc Plintaquox) en los bajos. Ambos tipos de suelos presentan propiedades físicas favorables (como agregación, porosidad, retención de humedad), acidez alta [pH (H₂O) < 5], y una fertilidad química muy baja (saturación de Al > 80%, CIC < 5 meq/100 g).

Parcelas experimentales

El experimento se realizó en dos sistemas diferentes de uso de la tierra ubicados en un Oxisol bien drenado. Las parcelas experimentales de ambos sistemas, que distaban entre sí 60 m, son las siguientes:

- Una **parcela de sabana nativa** cubierta de *Trachypogon vestitus* Anders, protegida de la quema y del pastoreo durante 4 años, y explotada a la manera tradicional que incluye una quema anual durante la época seca. Esta parcela fue quemada en febrero de 1996 y después quedó

protegida de la quema durante el experimento.

- Un **pastizal de 3 años** en que se sembraron *Brachiaria humidicola* (Rendle), *Arachis pintoii* Krap. y Greg., *Stylosanthes capitata* Vog. y *Centrosema acutifolium* Benth., y que fue pastoreado por ganado de raza cebú, con una carga animal de 2.0 animales/ha.

Diseño experimental

De las ocho especies de lombrices de tierra presentes en la sabana nativa del área de estudio (Jiménez et al. 1998a) se escogió *M. carimaguensis*, porque es la única que deposita una cantidad grande de heces en la superficie del suelo. Las heces producidas por esta especie son estructuras grandes (hasta de 15 cm de altura), con forma de torre, cuya producción dura, generalmente, varios días (los turrículos). Esta especie, además, se adapta muy bien a algunos agroecosistemas (pastizales intensivos, en especial) y puede considerarse como un agente importante en el manejo biológico de la fertilidad y de la estructura del suelo (Jiménez et al. 1998b).

El experimento comenzó en mayo de 1996, al inicio de la época de lluvias, durante el pico de máxima actividad de las lombrices (Jiménez et al. 1998a). Se consideraron dos situaciones diferentes en el pastizal: (a) heces expuestas al pisoteo del ganado y (b) heces protegidas del pisoteo de los animales mediante jaulas metálicas. En ambos sistemas (sabana y pastizal) y en cada una de las situaciones (a y b) se identificaron individualmente con pequeñas placas metálicas 300 heces de *M. carimaguensis*, las cuales se distribuyeron en cuatro grupos de 75 heces cada uno, relativamente cercanos uno de otro (a unos 30 cm en el pastizal y a 2 m en la sabana).

Sólo se escogieron heces frescas pequeñas, es decir, las que se hallaban al inicio del proceso de deposición. Este procedimiento permitió asegurar la presencia de las lombrices en las galerías junto a las heces marcadas y evitar, además, cualquier efecto acumulativo en las heces como resultado de la presencia prolongada de las lombrices antes del inicio del experimento.

Clasificación de las heces

Las heces se observaron a los 0, 1, 2, 3, 4, 7, 14, 21, 30, 45, 60, 105, 150, 195, 240 y 330 días después del inicio de la deposición. En cada fecha y en cada situación (sabana o pastizal, protegido o expuesto al pisoteo del ganado), se inspeccionaron todas las heces y se asignaron a uno de los cuatro grupos siguientes, según su aspecto físico: (a) heces frescas (en estado de deposición), (b) heces secas e intactas, (c) heces secas y fracturadas, (d) heces destruidas o desaparecidas (o de ambos aspectos).

Propiedades físicas de las heces

Se establecieron las propiedades físicas de las heces halladas en la sabana nativa y en el pastizal, ambos protegidos del pisoteo del ganado. Se tomaron muestras de las heces a los 0, 1, 2, 7 y 14 días y luego a los 1, 2, 3.5, 5, 6.5, 8 y 11 meses después de la deposición. En cada fecha se recolectaron dos heces al azar de cada grupo de 75, es decir, 8 heces por fecha.

La DA de las heces se determinó en fragmentos de unos 10 g, de los cuales se tomaron, en cada fecha, una media de 12 fragmentos por cada grupo de heces; la densidad se calculó por el método del desplazamiento de agua (las

muestras fueron selladas previamente con Parafilm).

La distribución de los agregados en clases según su tamaño se evaluó por el método estándar del tamizado en húmedo (Blanchart 1990; Kemper y Rousenau 1986). Las heces se secaron al aire durante 4 días y se dejaron caer sobre una superficie dura para disociar los agregados. Estos fueron luego tamizados en una columna de tamices de 0.053, 0.125, 0.250, 0.5, 1, 2, 5 y 10 mm de luz en el entramado. Cada fracción se secó en el horno a 75 °C durante 48 horas y después se pesó. La distribución de los agregados en clases según su tamaño se relacionó con su diámetro ponderal medio (DPM), como sugieren Kemper y Rousenau (1986):

$$DPM = \sum_{i=1}^n \bar{x}_i w_i$$

y la fracción de agregados:

$$(w_i) = \frac{M_{tamiz}}{M_{muestra\ total}}$$

donde \bar{x}_i es el diámetro medio de los agregados de cada fracción; M_{tamiz} es el peso seco de las partículas retenidas en el tamiz i ; $M_{muestra\ total}$ es el peso seco de la muestra total.

Se hicieron cortes finos en heces frescas y en heces de 5 meses de edad, que habían sido impregnadas en resina de poliéster. Se hicieron tres cortes en cada una de las dos fechas de muestreo. Los cortes se observaron en una lupa binocular de baja magnificación (X3) para describir la estructura interna de las heces y calcular, "a groso modo", la relación proporcional de los diferentes materiales que las constituían. Este proceso se complementó con observaciones bajo la lupa binocular (X4) de la morfología externa de muestras no impregnadas secadas al aire.

Muestras de raíces y de macroinvertebrados

Se tomaron muestras de otras dos heces de cada grupo a los 0, 7, 14, 30, 60, 105, 150, 195, 240 y 330 días después de haber sido depositadas, con el fin de determinar la biomasa de las raicillas y de los macroinvertebrados (o sea, aquella mayor que 2 mm) que estuvieran presente en las heces. Los macroinvertebrados se extrajeron manualmente y las heces se lavaron en un tamiz de 0.053 mm de luz en la trama para extraer las raíces. Las raíces vivas se separaron manualmente, según su color, de las muertas y de los fragmentos de hojarasca. Los macroinvertebrados se guardaron en alcohol al 70%. Tanto las raíces como los macroinvertebrados se secaron al horno a 75 °C durante 48 horas y luego se pesaron.

Propiedades físicas del suelo

Se tomaron muestras del suelo en dos fechas (julio de 1996 y julio de 1997) para evaluar el DPM de los agregados del suelo y su DA. Para el DPM se tomaron tres muestras al azar en cada parcela experimental con un cilindro de aluminio de 10 cm de diámetro y 10 cm de altura. El suelo se secó durante 48 horas y, mediante el tamizado en húmedo (antes descrito), se distribuyeron los agregados en clases según su tamaño. Se tomaron seis muestras con un cilindro de aluminio de 5 cm de diámetro y 10 cm de altura para evaluar la DA del suelo. Las muestras se secaron a 70 °C en el horno durante 48 horas y después se pesaron.

Análisis estadístico

Se empleó el test de Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors 1967) para

comprobar si la frecuencia de los datos sigue una distribución normal. Estos se transformaron antes del análisis, siempre que era necesario, para reducir la asimetría de la distribución mencionada. La normalización de los datos se consiguió con la transformación Box-Cox (Sokal y Rohlf 1995) que es la siguiente:

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

La prueba de normalidad y la transformación se obtuvieron empleando el programa VerNorm 3.0 del "R package" (Legendre y Vaudor 1991).

Para probar que la edad de deposición de las heces y el sistema de uso de la tierra ejercían un efecto en la biomasa de las raíces, de los macroinvertebrados y de los macroorganismos (raíces + macroinvertebrados) presentes en las heces, así como en el DPM y en la DA de las mismas heces, se llevó a cabo un ANOVA de dos vías. Los niveles de probabilidad se ajustaron empleando la corrección de Bonferroni para pruebas múltiples encajadas (Cooper 1968); así, los niveles de 0.05, 0.01 y 0.001 quedaron, respectivamente, como 0.005 [= 0.05/(2 × 5)], 0.001 [= 0.01/(2 × 5)] y 0.0001 [= 0.001/(2 × 5)]. La comparación de las medias se hizo con la prueba de Fisher a un nivel de significación de 0.05.

El efecto que la colonización de las heces por los macroorganismos causaba en el DPM de las mismas heces y en su DA se probó mediante regresiones lineales simples. La significación de los coeficientes r se probó en los niveles de significación 0.05, 0.01 y 0.001.

Resultados

Las heces superficiales de los individuos de *M. carimaguensis* son

globulares (*sensu* Lee 1985) y están formadas por agregados de gran tamaño que semejan una torre (el turrículo) (Jiménez et al. 1998b). Tienen un diámetro que oscila entre 3 y 6 cm, su altura fluctúa entre 2 y 10 cm y, en promedio, su peso seco es de 25 g. Las heces más grandes llegan a 15 cm de altura y pesan hasta 400 g (peso seco). Generalmente, las lombrices depositan las heces sobre la entrada de la propia galería durante varios días y, a veces, durante algunas semanas. Depositán capas sucesivas de deyecciones que tienen unos pocos centímetros de diámetro y de altura (Foto 12-1). Las heces están constituidas, por tanto, por una superposición de capas de diferentes edades, donde las más viejas (las secas y duras) se localizan en la base y las más recientes (frescas y blandas) en la parte superior. Las heces no se secan totalmente hasta que las lombrices hayan abandonado definitivamente

sus galerías (Decaëns et al. 1999a). Las heces secas son una acumulación de capas circulares que conforman una estructura subcilíndrica compuesta por diferentes agregados. Pasados unos meses, las heces se rompen en forma progresiva, probablemente por el impacto de la lluvia y por el pisoteo del ganado, y los agregados se dispersan sobre la superficie del suelo.

En las tres situaciones estudiadas, una fracción importante de las heces permaneció húmeda durante los 4 días que siguieron al comienzo de la deposición (Figura 12-2). Durante este tiempo, las heces están expuestas a una rápida degradación por la acción de las gotas de lluvia, aunque la continua producción de heces por la lombriz lleva a la formación de un turrículo estable. La cantidad de heces secas aumentó más adelante y alcanzó el 100% de su población total después de 7 días, en la

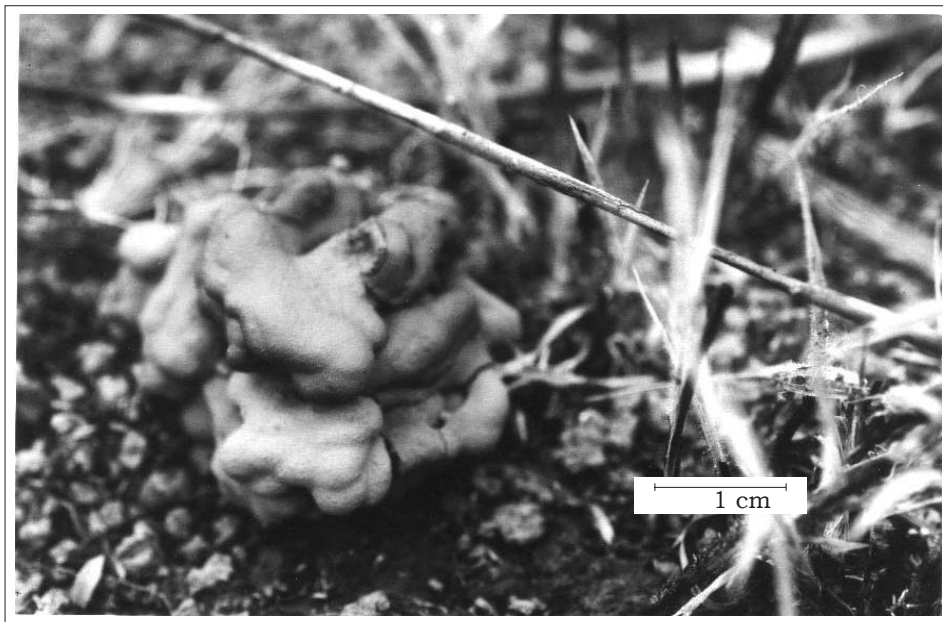


Foto 12-1. Turrículo fresco de *Martiodrilus carimaguensis* sobre la superficie del suelo de la sabana nativa.

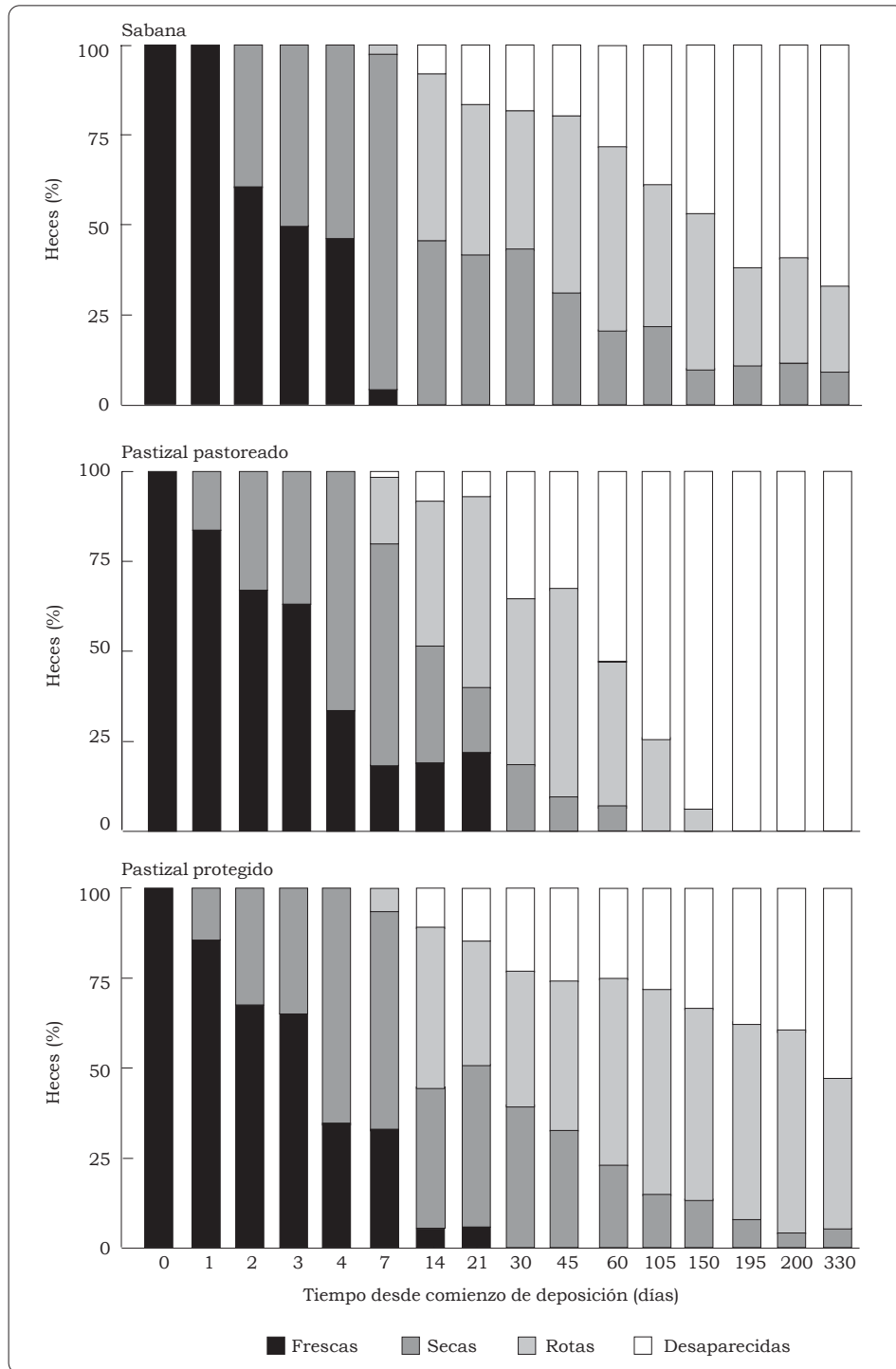


Figura 12-2. Modificaciones de la estructura física de una población de 300 heces de *M. carimaguensis* a lo largo del tiempo.

sabana, y de 21 días, en el pastizal. A partir de ese momento, se inició la destrucción progresiva de las heces hasta que desaparecieron por completo de la superficie del suelo. Este comportamiento, que se observó en las tres situaciones ensayadas, ocurrió más rápidamente en el pastizal sometido al pisoteo del ganado. La vida media de las heces fue de 5 meses en la sabana nativa, de 2 meses en el pastizal bajo pastoreo, y de 11 meses en el pastizal protegido del pisoteo del ganado.

Las propiedades físicas de las heces se modificaron durante su envejecimiento. En ambos sistemas, el DPM disminuyó lentamente durante los primeros 5 meses y con

más rapidez entre el quinto y el sexto mes (-68% y -80% entre el primer día y el sexto mes en el pastizal y en la sabana, respectivamente). Pasado este período, la DPM aumentó hasta el decimoprimer mes ($+81\%$ y $+65\%$ en el pastizal y en la sabana, respectivamente) (Figura 12-3, Cuadro 12-1). La DA de las heces se mantuvo constante durante la primera semana después de la deposición y luego descendió, progresivamente, hasta el final del período de observación (-29% y -24% en el pastizal y en la sabana, respectivamente) (Figura 12-3, Cuadro 12-1). La DA de las heces producidas en la sabana fue

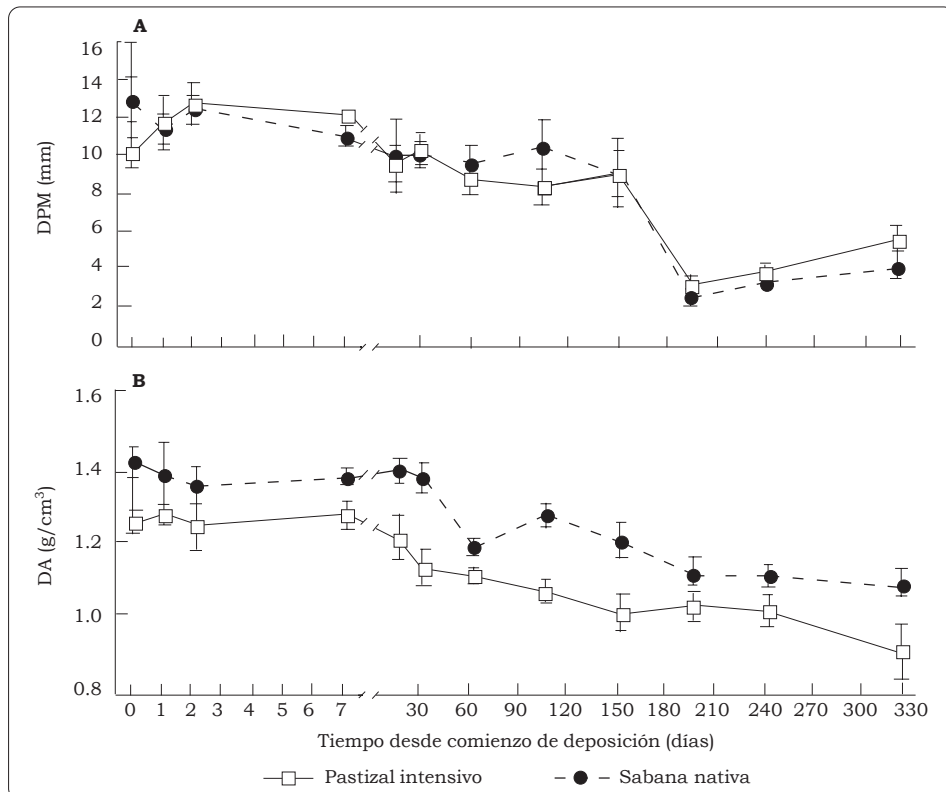


Figura 12-3. Dinámica del diámetro ponderal medio, DPM, de los agregados que forman las heces (A) y densidad aparente, DA, de éstas (B) en individuos de *M. carimaguensis*, en la sabana y en el pastizal introducido (las líneas representan el error estándar).

Cuadro 12-1. ANOVA de dos vías para las siguientes variables: el diámetro ponderal medio de los agregados (DPM), la densidad aparente (DA), la biomasa radicular (B Raíz), la biomasa de macroinvertebrados (B Macroinv.) y la biomasa de macroorganismos (B Macroorg.). Se indican el valor de la F y el error medio cuadrado. Cada prueba es significativa a la probabilidad corregida de Bonferroni [probabilidad total/(n de variables x n de pruebas)] para los niveles de significación P = 0.05 (*), P = 0.01 (**) y P = 0.001.

Fuente de variación	gl	DPM	DA	gl	B Raíz	B Macroinv.	B Macroorg.
Sistema (A)	1	0.37 NS ^a	47.5 ***	1	42.47 ***	3.07 NS	25.80 ***
Edad turrículo (B)	11	32.92 ***	14.26 ***	9	4.07 ***	2.74 *	5.39 **
A x B	11	1.16 NS	0.74 NS	9	3.77 **	0.88 NS	1.55 NS
Error medio cuadrado		0.30	0.02		6.23x10 ⁻⁹	1.88x10 ⁻¹⁴	2.83x10 ⁻⁵
Error gl		69	234		140	140	140

a. NS = no significativo.

10 veces superior a la de las heces producidas en el pastizal (P < 0.001).

Las raíces colonizaron las heces desde la primera semana de la formación de éstas. La biomasa radicular aumentó rápida y significativamente en las heces depositadas en el pastizal, pero decreció en las heces producidas en la sabana (Figura 12-4,A, Cuadro 12-1). En las heces de más de un mes de edad se encontraron los primeros macroinvertebrados (Figura 12-4,B) y la biomasa de éstos aumentó significativamente, y en la misma relación proporcional, en ambos sistemas de uso de la tierra (Cuadro 12-1). Finalmente, la biomasa de los macroorganismos aumentó de manera significativa desde la primera semana en que ocurrió la deposición de heces (Figura 12-4,C, Cuadro 12-1).

En ambos sistemas de uso de la tierra, las regresiones lineales mostraron una correlación negativa significativa entre la DA de las heces y la biomasa de los macroinvertebrados que las colonizaban (Figura 12-5,A). En el pastizal, la biomasa radicular y la de los macroinvertebrados manifestó una correlación significativa y negativa respecto al tamaño de los

agregados que formaban las heces (Figura 12-5,B).

Los agregados que producían los individuos de *M. carimaguensis* como heces frescas eran de mayor tamaño que los agregados del suelo (Figura 12-6,A). Esta diferencia fue especialmente significativa (alrededor de +70%) tratándose de heces frescas, pero no lo fue en el caso de las heces secas. En ambos sistemas, la DA de las heces secas fue siempre significativamente menor que la de las heces frescas (Figura 12-6,B). En el pastizal, la DA de las heces secas fue también inferior a la del suelo que las circundaba.

La observación de las secciones delgadas de las heces permitió caracterizar del modo siguiente su estructura interna:

- Las **heces frescas** producidas en el pastizal tenían una gran cantidad de fragmentos vegetales identificables (aproximadamente, el 50% del volumen total de la deposición). Esa cantidad de residuos vegetales variaba ampliamente de una a otra parte del turrículo. Se observaron también cristales de cuarzo en una proporción relativamente alta (\cong 5%). El espacio restante

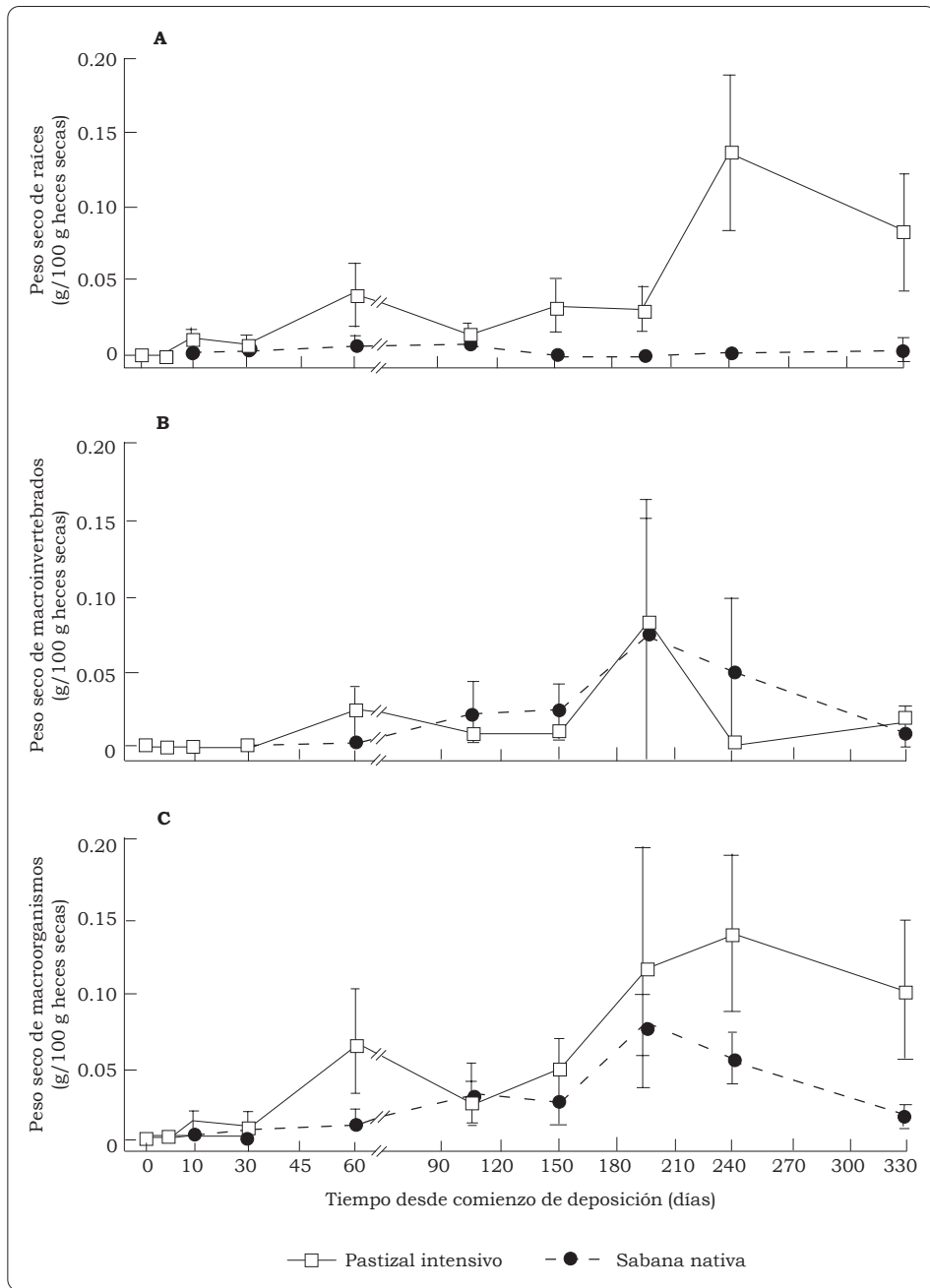


Figura 12-4. Dinámica de la biomasa de (A) las raíces, (B) los macroinvertebrados y (C) los macroorganismos (raíces + macroinvertebrados) presentes en heces de diferente edad de individuos de *M. carimaguensis*, en la sabana y en el pastizal mejorado (las líneas representan el error estándar).

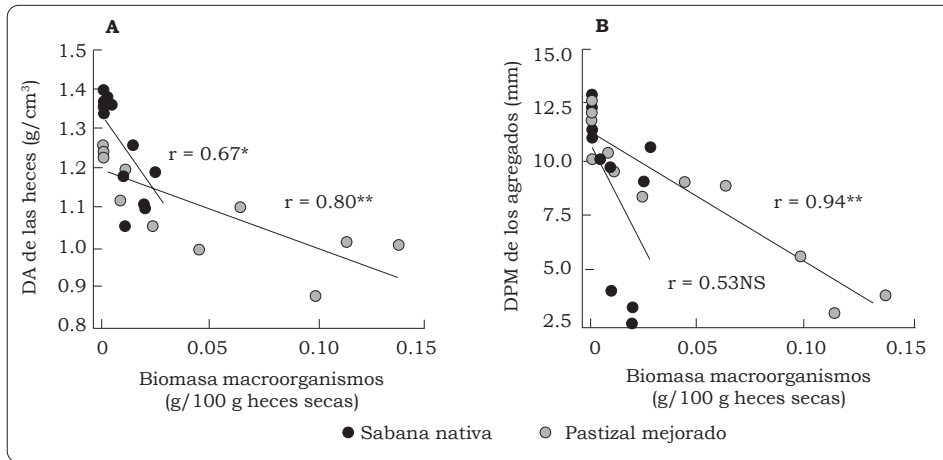


Figura 12-5. Resultados de las regresiones lineales simples entre la biomasa de los macroorganismos encontrados en las heces de individuos de *M. carimaguensis* y las siguientes propiedades físicas: (A) densidad aparente, DA, y (B) diámetro ponderal medio, DPM, de los agregados. * P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001, NS = no significativo.

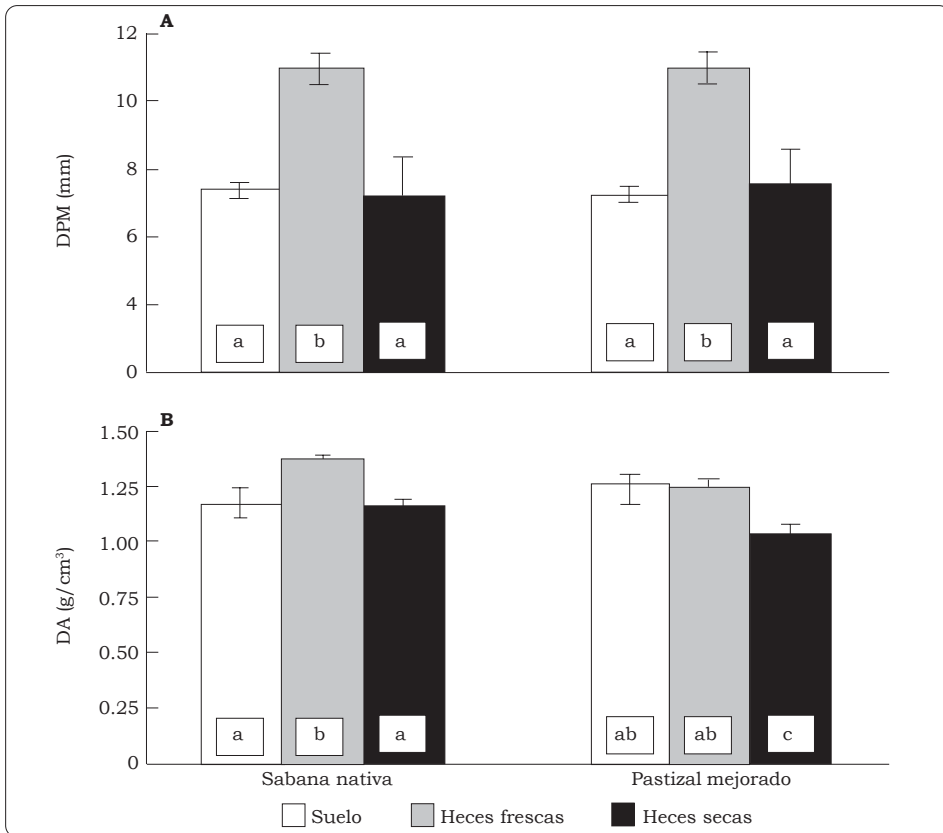


Figura 12-6. (A) Diámetro ponderal medio, DPM, de los agregados y (B) densidad aparente, DA, de las heces frescas y secas de las parcelas de sabana y de pastizal mejorado. Las letras diferentes indican diferencias significativas a P < 0.05 (las líneas representan el error estándar).

estaba ocupado por un material fino y amorfo de color negro (Foto 12-2).

- Las **heces frescas** de la sabana estaban constituidas, principalmente, por plasma amorfo en el que se incrustaban algunos cristales de cuarzo ($\cong 5\%$) y fragmentos vegetales ($\cong 5\%$). En ambos sistemas, los bordes de las

heces eran regulares y presentaban un córtex muy delgado en su periferia.

- En las **heces viejas** se observaron dos tipos de fracturas (Foto 12-3): (a) fracturas o espacios abiertos donde antes se encontraban residuos vegetales y cuyas paredes concuerdan (\cong fracturas de contracción?) y (b) fracturas o

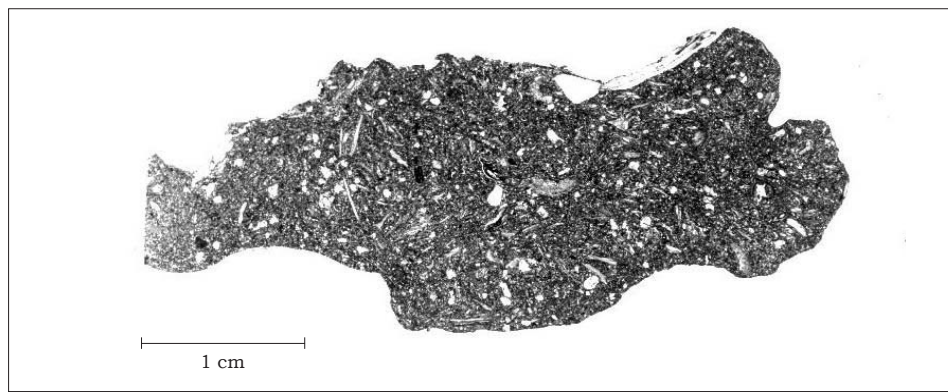


Foto 12-2. Sección delgada (corte horizontal subaxial) de un turriculo fresco de *M. carimaguensis* recolectado en el pastizal intensivo.

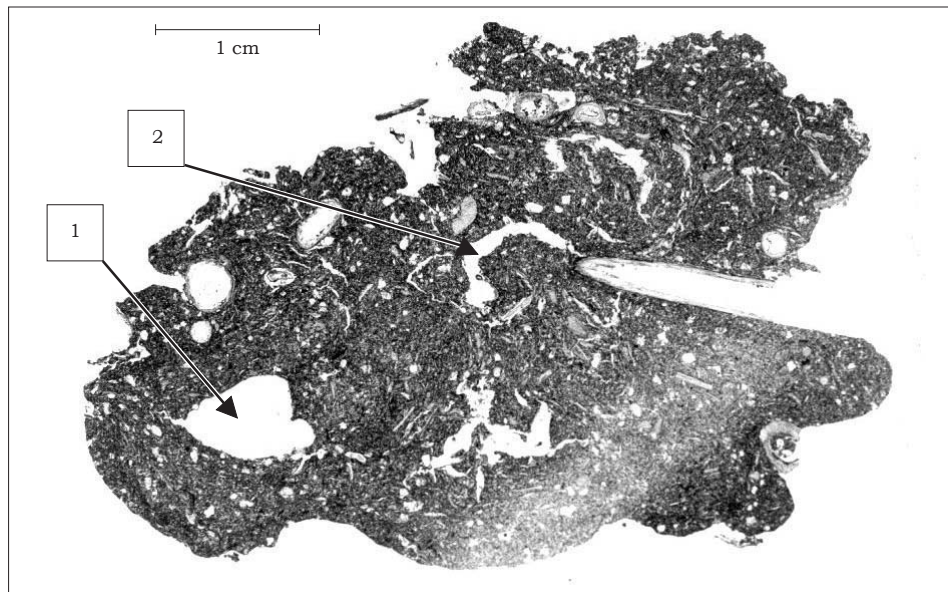


Foto 12-3. Sección delgada (corte horizontal subaxial) de un turriculo de 5 meses de *M. carimaguensis* recolectado en el pastizal intensivo (1 = galería excavada por una termita; 2 = fractura de contracción).

cavidades de paredes redondeadas abiertas al plasma, sin concordancia entre las paredes (¿galerías horadadas en las heces por otros invertebrados?). Los bordes de las heces viejas eran irregulares y el córtex había desaparecido casi por completo.

La observación, en la lupa binocular, de la morfología externa de las heces confirmó la evolución de los bordes observada en las secciones finas. Las heces de reciente producción presentaban un aspecto regular y liso (Fotos 12-1 y 12-4). Los bordes de las heces viejas (5 meses de edad) mostraban indicios de actividad de los invertebrados más pequeños. Esta actividad consistía, principalmente, en galerías de 1 mm de diámetro en las que se encontraban, habitualmente, termitas pertenecientes a la subfamilia Nasutitermitinae (géneros *Amitermes* sp. y *Velocitermes* sp.) (Foto 12-5). Se observaron, además, numerosas bolitas fecales que depositaban,

probablemente, las mismas especies de Nasutitermitinae sobre la superficie contigua al turrículo.

Discusión

La dinámica de la formación de las heces confirma el hábito semisedentario de los individuos de *M. carimaguensis*, que fue descrito previamente por Jiménez et al. (1998b). La mayoría de las lombrices de tierra permanecieron activas en sus galerías durante varios días consecutivos a partir del inicio de la deposición, lo que se demostró por la presencia de deposiciones frescas en el extremo superior del turrículo. El hecho de que algunos individuos abandonen sus galerías mientras que otros permanecen en ellas durante varias semanas más es aún un misterio. Cuando una lluvia fuerte satura las galerías, las lombrices de tierra se sienten obligadas a desplazarse en masa a la superficie del suelo; sin embargo, otros factores importantes pueden inducir tal comportamiento, por

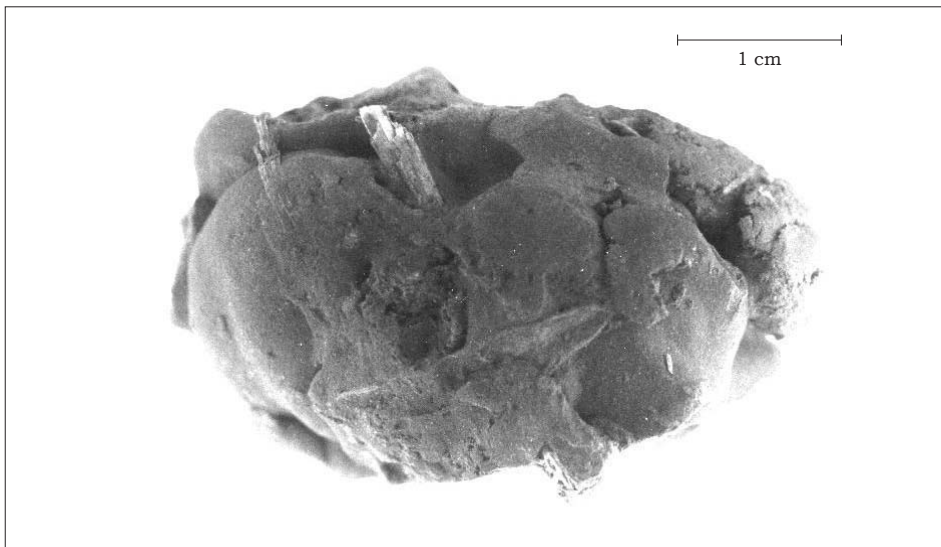


Foto 12-4. Vista externa de un turrículo fresco de *M. carimaguensis* recolectado en el pastizal intensivo.

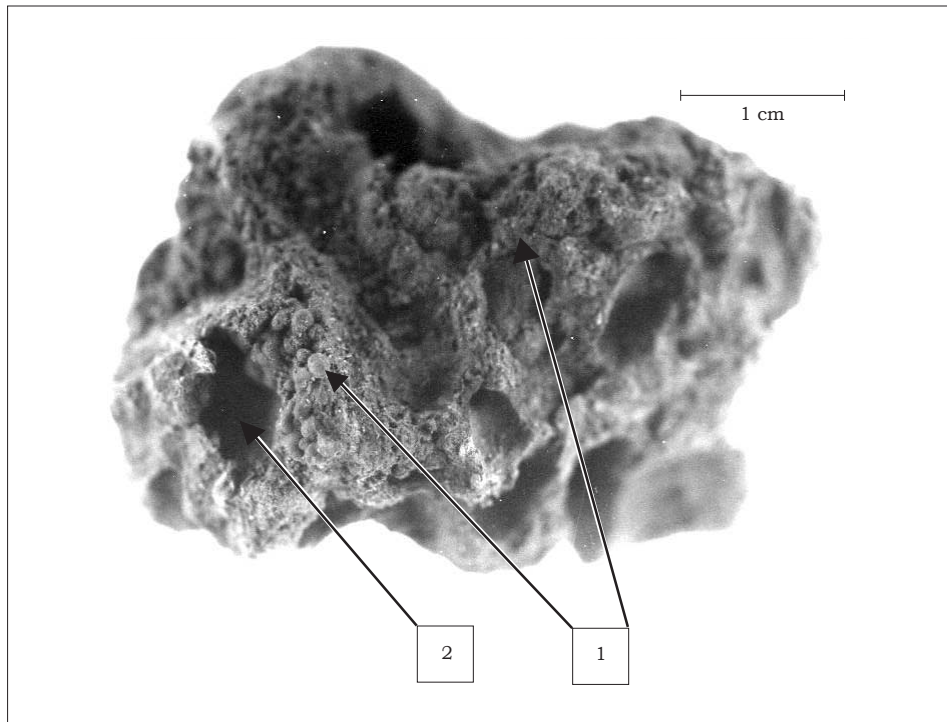


Foto 12-5. Vista externa de un turrículo de 5 meses de *M. carimaguensis* recolectado en el pastizal intensivo. (1 = turrículo cubierto por heces, 2 = turrículo perforado por galerías construidas por termitas de la subfamilia Nasutermitinae.)

ejemplo, la búsqueda de comida, la evasión de un depredador o la invasión de las galerías por otros organismos no deseados (Mather y Christensen 1988). Parece también que las lombrices de tierra abandonan las galerías más rápidamente en una parcela de sabana que en una de pastizal, y esto sugiere que la escasez de hojarasca, mayor en la sabana recientemente quemada que en un pastizal, sería otro factor que estimularía la movilidad de las lombrices.

En algunos estudios se ha mencionado la longevidad (de uno a varios años) de las estructuras producidas por las lombrices, aunque tales estudios siempre se refieren a las estructuras del interior del suelo (Blanchart et al. 1989,

1997). En este estudio se observó que algunas de las heces permanecieron más de un año sobre la superficie del suelo, lo que prueba que estas estructuras son persistentes cuando están rodeadas de óptimas condiciones. La longevidad de las heces superficiales parece depender de la densidad de la cubierta vegetal y de la intensidad del pisoteo del ganado. En la sabana nativa, la quema anual reduce la cubierta herbácea (en una parcela protegida) en unos 500 g/m² de materia fresca y en 10 a 300 g/m² de materia fresca, 2 semanas y 6 meses después del fuego, respectivamente (Decaëns, datos no presentados); este efecto acelera la fragmentación y la desaparición de las heces porque quedan expuestas a los impactos de las gotas de lluvia.

En parcelas recién quemadas, las lluvias fuertes pueden generar tal escorrentía que arrastran las heces hacia los bajos. Este fenómeno se observó justo al inicio del experimento, cuando se produjo una fuerte tormenta (75 mm en 2 horas) que ocasionó la desaparición de la mitad de los turrículos marcados en la sabana nativa; no se observó el mismo efecto en el pastizal. En este último, la cubierta vegetal es gruesa (de 400 a 500 g/m² de materia fresca) y permanente (Dacaëns, datos no presentados) y, aunque evita la escorrentía, no puede impedir que el pisoteo del ganado acelere la destrucción de los turrículos. Es necesario investigar más el efecto de tales procesos en la erosión y en las pérdidas de suelo derivadas de la escorrentía.

La presencia de una cantidad considerable de residuos orgánicos en los turrículos del pastizal explica la baja DA de éstos en comparación con los depositados en la sabana. En ausencia de tales fragmentos, la compactación del suelo durante la formación de las heces puede explicarse por las siguientes razones:

- formación de uniones órgano-minerales durante el recorrido del suelo por el tracto digestivo de las lombrices;
- reabsorción de agua en la parte posterior del intestino de las lombrices;
- compactación mecánica en el pígidio durante la excreción de la deposición (Blanchart et al. 1993).

La abundancia relativa de fragmentos vegetales en las heces halladas en el pastizal demuestra también que los individuos de *M. carimaguensis* ingieren, al menos ocasionalmente, hojarasca fresca

además de suelo. La ausencia de hojarasca en la superficie de la sabana quemada es, ciertamente, la razón de que se hayan observado tan escasos fragmentos vegetales en las heces depositadas en la parcela de sabana. Guggenberger et al. (1996) sostienen que la materia orgánica (MO) confiere mayor estabilidad estructural a las heces de los individuos de *M. carimaguensis* que a las muestras del suelo circundante a ellas. Esa MO, por su parte, es protegida en las heces de la mineralización rápida, de modo que la producción de turrículos puede contribuir a la formación de una reserva de C en el suelo (Lavelle y Martin 1992, Lavelle et al. 1998; Martin 1991).

El córtex presente en la periferia de las heces ha sido descrito en la especie *Millsonia anomala* Omodeo (Megascolecidae) y su formación se debe a la readsorción de agua en la parte final de los tractos (proceso digestivo), acción que atrae las partículas finas hacia la periferia de las heces antes de su excreción (Blanchart et al. 1993). El córtex podría reforzar la estabilidad estructural de las heces y crear las condiciones anaeróbicas que conducen a una menor mineralización de la MO contenida en las heces (Blanchart et al. 1993; Elliott et al. 1990).

La reducción del tamaño de los agregados y de su DA se debe en parte, probablemente, a los cambios de temperatura y de humedad que estimulan la formación de fisuras de contracción y debilitan la estructura de las deposiciones. Asimismo, la colonización de las heces por algunos macroorganismos (macroinvertebrados y raicillas) propicia la formación de galerías y cámaras en su interior. Este fenómeno se debe, principalmente, a

la acción de especies del género *Nasutitermes* (Isoptera: Nasutitermitinae), que horadan el interior de las heces y las fragmentan en agregados más pequeños. Otros estudios han demostrado también que las especies pequeñas son capaces de romper las heces de las especies más grandes y reducirlas a agregados más pequeños y débiles (Blanchart et al. 1997; Derouard et al. 1997; Rossi 1998). Esta situación de equilibrio entre la producción y la destrucción de las heces grandes por especies de diferentes tamaños tiene como resultado una regulación activa de la estructura del suelo. El proceso impide la acumulación de heces grandes y compactas sobre la superficie del suelo la cual, en algunos casos, conduce a la formación de una capa impermeable cuyos efectos en el crecimiento de las plantas son negativos (Blanchart et al. 1999; Chauvel et al. 1999; Rose y Wood 1980).

El aumento del DPM observado al final del experimento es un efecto artificial del diseño experimental. Con el tiempo, las heces menos estables desaparecían y las que quedaban disponibles para el muestreo eran las más resistentes a la fragmentación. En consecuencia, la estabilidad y el tamaño de los agregados habrían sido sobreestimados en las últimas fechas del experimento. La misma dificultad tendría la medición de la DA, lo que lleva a concluir que la disminución real de la DA puede ser mayor que la indicada en los resultados.

Los agregados que producen los individuos de *M. carimaguensis* son más estables en agua que los agregados del suelo de tamaño equivalente (Guggenberger et al. 1996). Esa producción puede considerarse, por tanto, como un

factor determinante en la formación de una estructura estable de suelo (Blanchart et al. 1997; Marinissen 1994). En los sistemas estudiados, las poblaciones de *M. carimaguensis* pueden depositar al año, en la sabana y en el pastizal, respectivamente, 10 y 50 t/ha de heces secas superficiales, así como 5 y 60 t/ha de heces subterráneas (Decaëns et al. 1999a). Por consiguiente, esta especie puede convertir anualmente en macroagregados del 2% al 11% de los primeros 10 cm del suelo. Estas apreciaciones apoyan algunas conclusiones obtenidas en estudios previos, en las que se refleja el papel que podían desempeñar las lombrices de tierra en la formación de una macroestructura estable en los suelos de los pastizales de Carimagua (Gijssman 1996; Gijssman y Thomas 1995).

En conclusión, la persistencia de los turriculos producidos por la especie anécica *M. carimaguensis* parece estar determinada por dos factores antagónicos: (a) la densidad de la vegetación y de la capa de hojarasca, que protegen las heces de los impactos de la lluvia, y (b) el pisoteo del ganado, que acelera la destrucción de las heces. La formación de fisuras de fragmentación en las heces y la actividad de los invertebrados más pequeños, que forman galerías en el interior de ellas, pueden afectar también, con el paso del tiempo, la estructura de estas deposiciones.

La participación de los macroinvertebrados de menor tamaño en la fragmentación de las estructuras producidas por las especies de lombrices de tierra grandes apoya la hipótesis de que una diversidad funcional alta conduce a una estabilidad mayor de los ecosistemas (Lawton y Brown 1994, revisión de Blondel 1995). En

efecto, la conservación de una fauna funcionalmente diversa en el suelo permite a las especies pequeñas de macroinvertebrados regular eficientemente las estructuras producidas por las especies más grandes. Por último, esta combinación de efectos que contrastan entre sí conduce a la regulación biogénica de la estructura del suelo y de las propiedades físicas asociadas con ella.

Martiodrilus carimaguensis puede considerarse un ingeniero del ecosistema que regula importantes procesos del suelo mediante las heces que produce. Empleando la escala de las estructuras producidas, el suelo está conformado por macroagregados cuyo tamaño y DA están determinados. La producción de una cantidad importante de heces puede causar, por tanto, efectos significativos en la estructura, en las propiedades físicas y en la dinámica de la MO del suelo, pero a la escala propia del perfil de éste. Estos efectos pueden modificar, indirectamente, los recursos espaciales (el espacio entre los poros) y tróficos (o sea, la MO) de otros invertebrados del suelo e influir, de este modo, en el tamaño y en la organización de sus comunidades. Se han observado ya dichos efectos en ciertos grupos de macroinvertebrados (Decaëns et al. 1999b), pero es necesario emprender otros estudios para comprender, de manera más precisa, la forma en que las lombrices de tierra pueden afectar la estructura de la comunidad del suelo tomado como un todo.

Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento a R.J. Thomas, D.K. Friesen, E. Amézquita y C.G. Meléndez (CIAT) por el apoyo técnico recibido; a J.J. Jiménez (Universidad Complutense de Madrid) y a P. Lavelle, L. Mariani y J.P. Rossi (IRD) por sus comentarios útiles a una primera versión de este capítulo. Este trabajo fue financiado parcialmente por el Consorcio para el Manejo de Suelos Acidos (Managing Acid Soils Consortium), perteneciente al Programa de Manejo de Suelos, Agua y Nutrientes (SWNM, en inglés).

Referencias

- Anderson JM. 1995. Soil organisms as engineers: microsite modulation of macroscale processes. En: Jones CG; Lawton JH, eds. Linking species and ecosystems. Chapman y Hall, Londres. p 94-106.
- Barois I; Lavelle P; Brossard M; Tondoh J; Martínez MA; Rossi J-P; Senapati B; Angeles A; Fragoso C; Jiménez JJ; Decaëns T; Lattaud C; Kanyonyo J; Blanchart E; Chapuis L; Brown GG; Moreno AG. 1999. Ecology of earthworm species with large environmental tolerance and/or extended distributions. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix P, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 57-85.
- Blanchart E. 1990. Rôle fonctionnel des vers de terre dans la formation de la structure des sols de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Tesis (Doctorado). Université de Rennes I.
- Blanchart E; Bruand A; Lavelle P. 1993. The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaeta: Megascolecidae) in shrub savanna soils (Côte d'Ivoire). Geoderma 56:119-132.

- Blanchart E; Lavelle P; Spain AV. 1989. Effects of two species of tropical earthworms (Oligochaeta: Eudrilidae) on the size distribution of aggregates in an African soil. *Rev Ecol Biol Sols* 26:417-425.
- 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.
- Blanchart E; Albrecht A; Alegre J; Duboisset A; Villenave C; Pashanasi B; Lavelle P; Brussaard L. 1999. Effects of earthworms on soil structure and physical properties. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix P, eds. *Earthworm management in tropical agroecosystems*. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 149-172.
- Blondel J. 1995. *Biogéographie: approche écologique et évolutive*. Masson, Paris, Francia.
- Chauvel A; Grimaldi M; Barros E; Blanchart E; Desjardins T; Sarrazin M; Lavelle P. 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. *Nature* 398:32-33.
- Cooper DW. 1968. The significance level in multiple tests made simultaneously. *Heredity* 23:614-617.
- Decaëns T; Rangel AF; Asakawa N; Thomas RJ. 1999a. Carbon and nitrogen dynamics in ageing earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 30:20-28.
- Decaëns T; Mariani L; 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.
- 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.
- Elliott PW; Knight D; Anderson JM. 1990. Denitrification in earthworm casts and soil from pastures under different fertilizer and drainage regimes. *Soil Biol Biochem* 22:601-605.
- 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.
- Guggenberger G; Thomas RJ; Zech W. 1996. Soil organic matter within earthworm casts of an anecic-endogeic tropical pasture community, Colombia. *Appl Soil Ecol* 3:263-274.
- 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.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998b. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a native species from the well-drained savannas of Colombia. *Appl Soil Ecol* 9:153-160.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946-1957.

- Kemper WD; Rousenau RC. 1986. Aggregate stability and size distribution. En: Klute A, ed. Methods of soil analysis. American Society of Agronomy/Soil Science Society of America, Madison, Estados Unidos. p 425-442.
- 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; Martin A. 1992. Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. *Soil Biol Biochem* 24:1491-1498.
- Lavelle P; Pashanasi B; Charpentier F; Gilot C; Rossi J-P; Derouard L; Andre J; Ponge JP; Bernier N. 1998. Large-scale effects of earthworms on soil organic matter and nutrient dynamics. En: Edwards CA, ed. *Earthworm ecology*. St. Lucies Press, Boca Ratón, Estados Unidos. p 103-122.
- Lawton JH; Brown VK. 1994. Redundancy in ecosystems. En: Schulze ED; Mooney HA, eds. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlín. p 255-270.
- Lee KE. 1985. *Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press, Orlando, FL, Estados Unidos.
- Legendre P; Vaudor A. 1991. *The R Package: multidimensional analysis, spatial analysis*. Université de Montréal, Département des Sciences Biologiques, Montreal, Quebec.
- Lilliefors HW. 1967. The Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *J Am Stat Assoc* 62:399-402.
- Marinissen JCY. 1994. Earthworm populations and stability of soil structure in a silt loam soil of recently reclaimed polder in the Netherlands. *Agric Ecosyst Environ* 51:75-87.
- 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.
- Mather JG; Christensen O. 1988. Surface migration of earthworms in grassland. *Pedobiologia* 36:51-57.
- Rose CJ; Wood AW. 1980. Some environmental factors affecting earthworm populations and sweet potato production in the Tari Basin, Papua New Guinea Highlands. *Papua New Guinea Agric J* 31:1-10.
- 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 Paris VI-Pierre et Marie Curie.
- Sokal RR; Rohlf FJ. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3a. ed. WH Freeman, Nueva York, Estados Unidos.

PARTE IV

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

CAPÍTULO 13

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

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

Resumen

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

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

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

Introducción

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

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

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

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

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

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

Materiales y Métodos

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

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

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

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

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

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

Resultados

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

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

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

Discusión

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

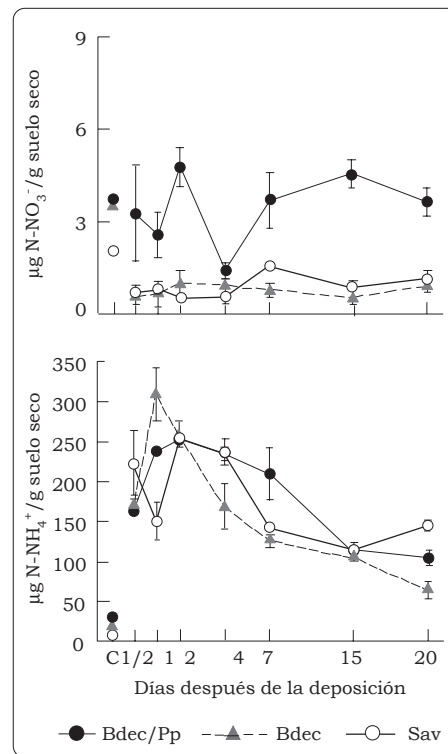


Figura 13-1. Dinámica del N mineral en las heces de lombrices de tierra de la especie *M. carimaguensis* en diferentes sistemas de uso de la tierra, en Carimagua. Bdec/Pp = *Brachiaria decumbens*/*Pueraria phaseoloides*; Bdec = *B. decumbens*; Sav = sabana nativa; C = suelo no ingerido.

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

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

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

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

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

Conclusiones

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

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

Agradecimientos

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

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

Referencias

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

CAPÍTULO 14

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

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

Resumen

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Introducción

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

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

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

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

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

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

Materiales y Métodos

Sitio de estudio

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

Biología de *M. carimaguensis*

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

Muestras de campo

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

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

Incubación en el laboratorio

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

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

Análisis del P

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

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

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

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

Análisis estadísticos

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

Resultados

Contenido de P total y actividad de la fosfatasa

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Dinámica del P

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

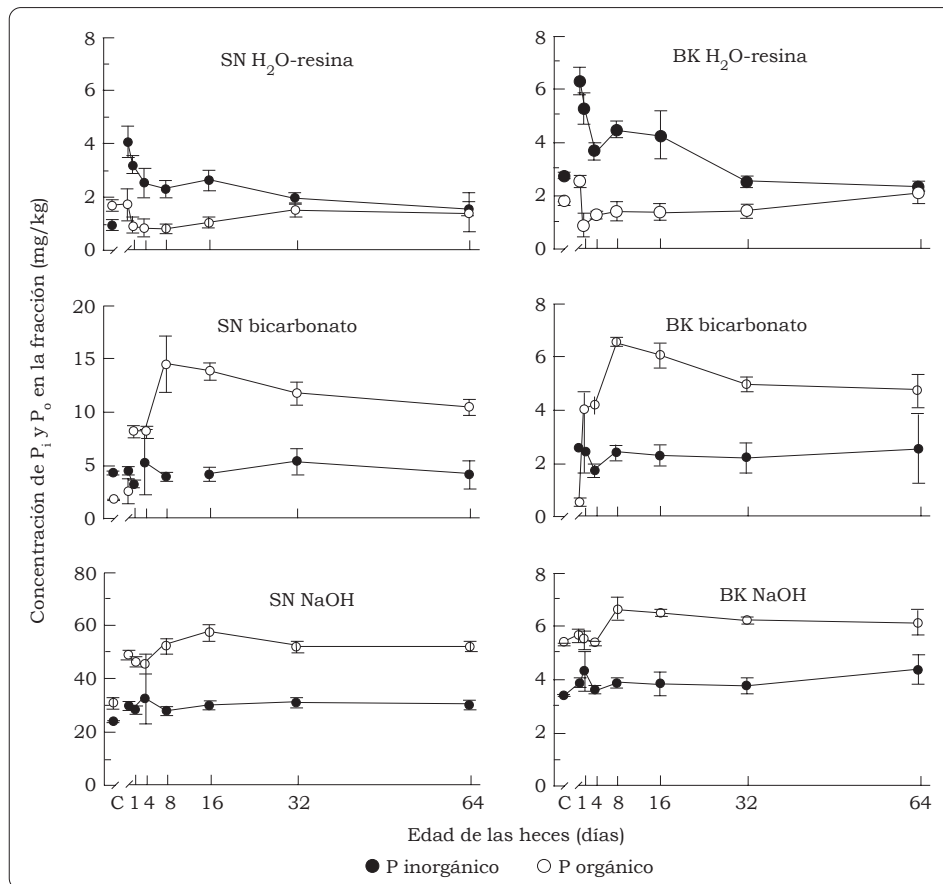


Figura 14-1. Dinámica temporal de las fracciones inorgánica y orgánica del P contenido en las heces de individuos de *Martiodrilus carimaguensis*, producidas e incubadas en el laboratorio. C: suelo testigo; SN: sabana nativa; BK: *B. decumbens* y kudzu.

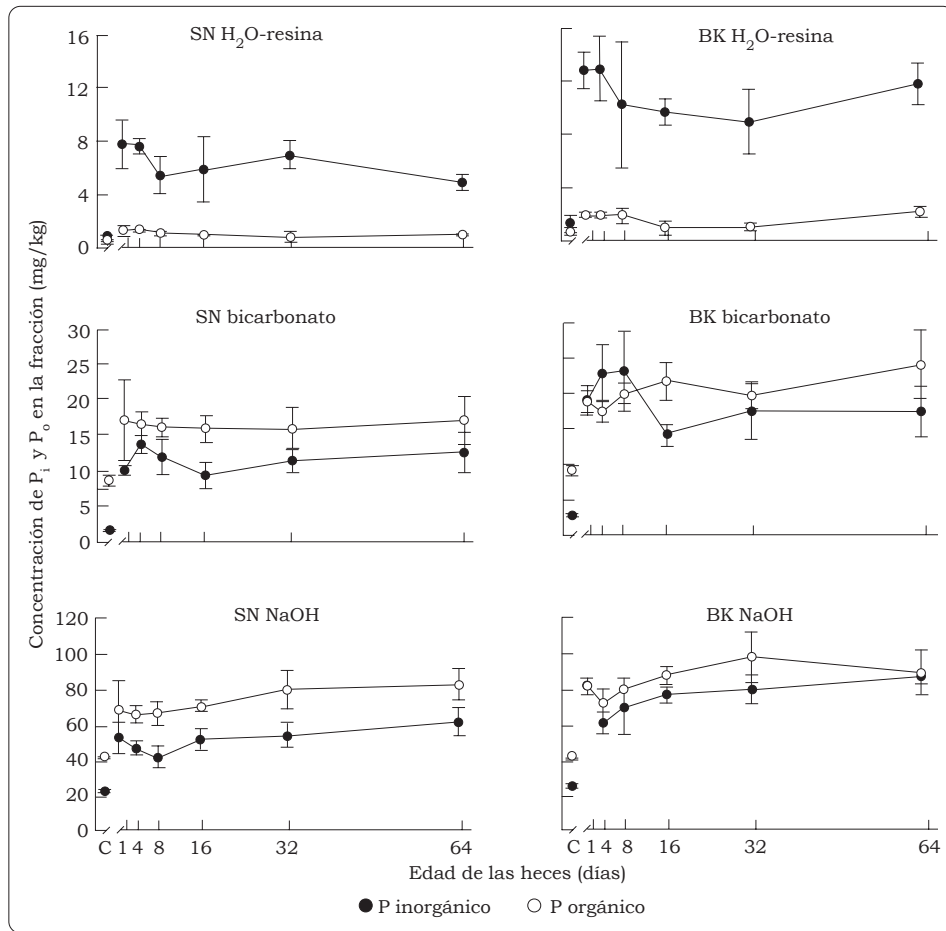


Figura 14-2. Dinámica temporal de las fracciones inorgánica y orgánica del P de las heces de individuos de *Martiodrilus carimaguensis*, producidas e incubadas *in situ* en el campo. C: suelo testigo; SN: sabana nativa; BK: *B. decumbens* y kudzu.

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

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

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

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

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

Discusión

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

Cumplido el tránsito intestinal, se produce un aumento significativo

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

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

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

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

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

b. c.c. = concentrado y caliente.

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

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

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

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

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

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

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

Agradecimientos

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

Referencias

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

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

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

CAPÍTULO 15

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

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

Resumen

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

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

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

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

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

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

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

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

Introducción

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

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

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

El fraccionamiento del suelo en partículas de diferente tamaño

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

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

Un objetivo de este estudio fue obtener información sobre los efectos

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

Materiales y Métodos

Descripción del sitio

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

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

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

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

Muestreo

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

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

Análisis de laboratorio

Estabilidad de los agregados

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

Separación según el tamaño de las partículas

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

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

Análisis químicos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Todos los análisis químicos se hicieron por duplicado.

Espectroscopía de RMN

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

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

intervalo (entre impulsos):
5 segundos.

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

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

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

Resultados

Estabilidad de los agregados

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

Distribución según el tamaño de las partículas

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

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

C en el suelo y en los agregados

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

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

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

Lignina en el suelo y en los agregados de tamaño diferente

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

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

Carbohidratos en el suelo y en los agregados de tamaño diferente

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

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

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

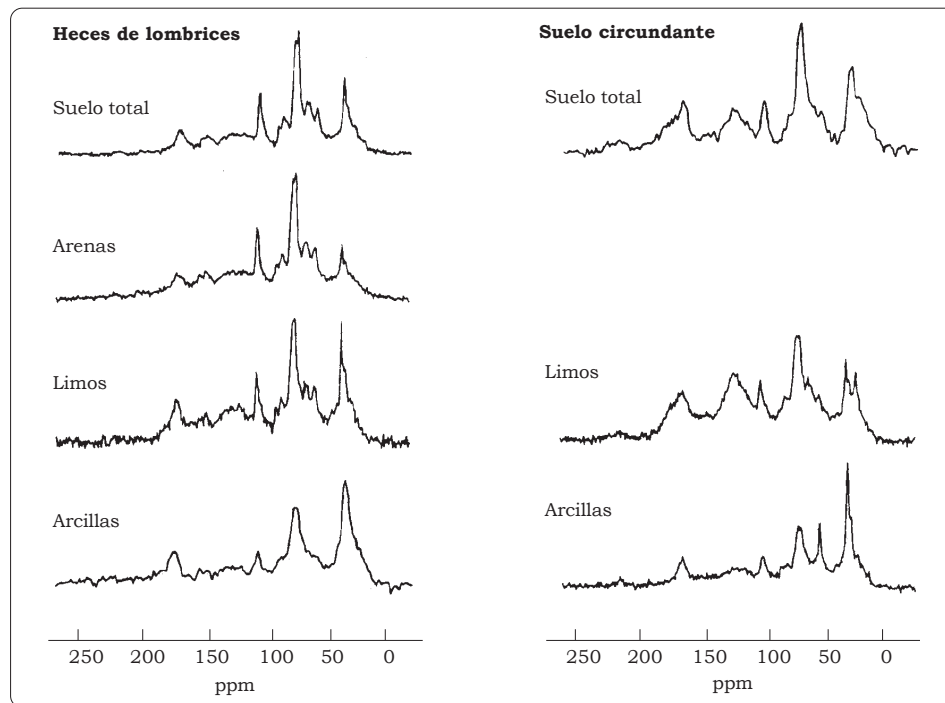


Figura 15-1. Espectros de RMN con ^{13}C y CPMAS de las heces (muestra sin fraccionar y fracciones de arenas, de limos y de arcillas) comparados con los espectros del suelo contiguo a las heces (muestra sin fraccionar y fracciones de arenas, de limos y de arcillas). El contenido de C orgánico de la fracción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

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

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

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

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

Espectros de RMN con ¹³C en solución de extractos alcalinos

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

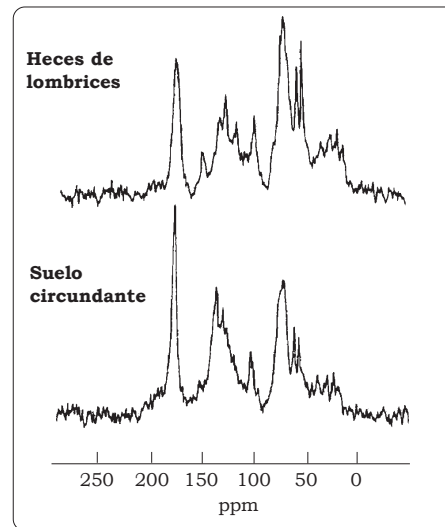


Figura 15-2. Espectro de RMN con ¹³C en solución de la fracción soluble en álcali/pirofosfato de la MO que se extrajo de las heces de las lombrices y del suelo que las circunda.

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

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

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

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

Discusión

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Agradecimientos

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

Referencias

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

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

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

CAPÍTULO 16

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

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

Resumen

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

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

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

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

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

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

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

Introducción

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

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

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

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

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

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

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

Materiales y Métodos

Parcelas experimentales

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

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

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

Diseño experimental

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

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

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

Análisis químico

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

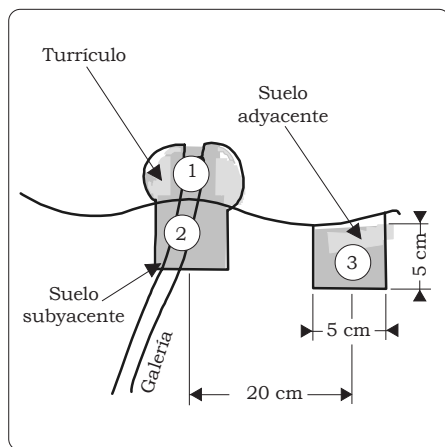


Figura 16-1. Descripción del procedimiento de muestreo. En cada fecha se tomaron tres muestras de cada grupo de heces: (1) de un turrículo, (2) del suelo subyacente y (3) del suelo adyacente.

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

Muestras de raíces y de macroinvertebrados

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

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

Tratamientos estadísticos

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

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

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

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

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

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

Resultados y Discusión**Comportamiento de las lombrices**

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

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

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

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

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

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

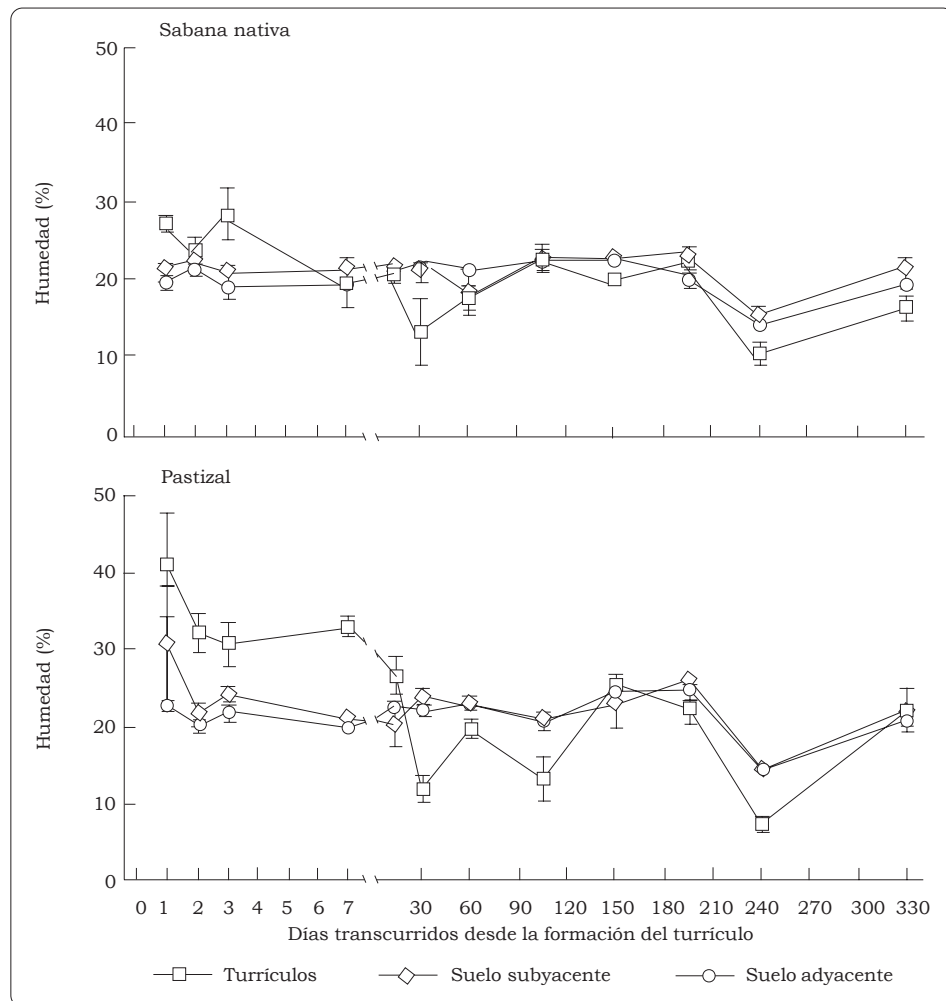


Figura 16-2. Variación del contenido de humedad del suelo y de los turrículos a lo largo del tiempo, en los dos sistemas de uso de la tierra que se estudiaron.

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

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

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

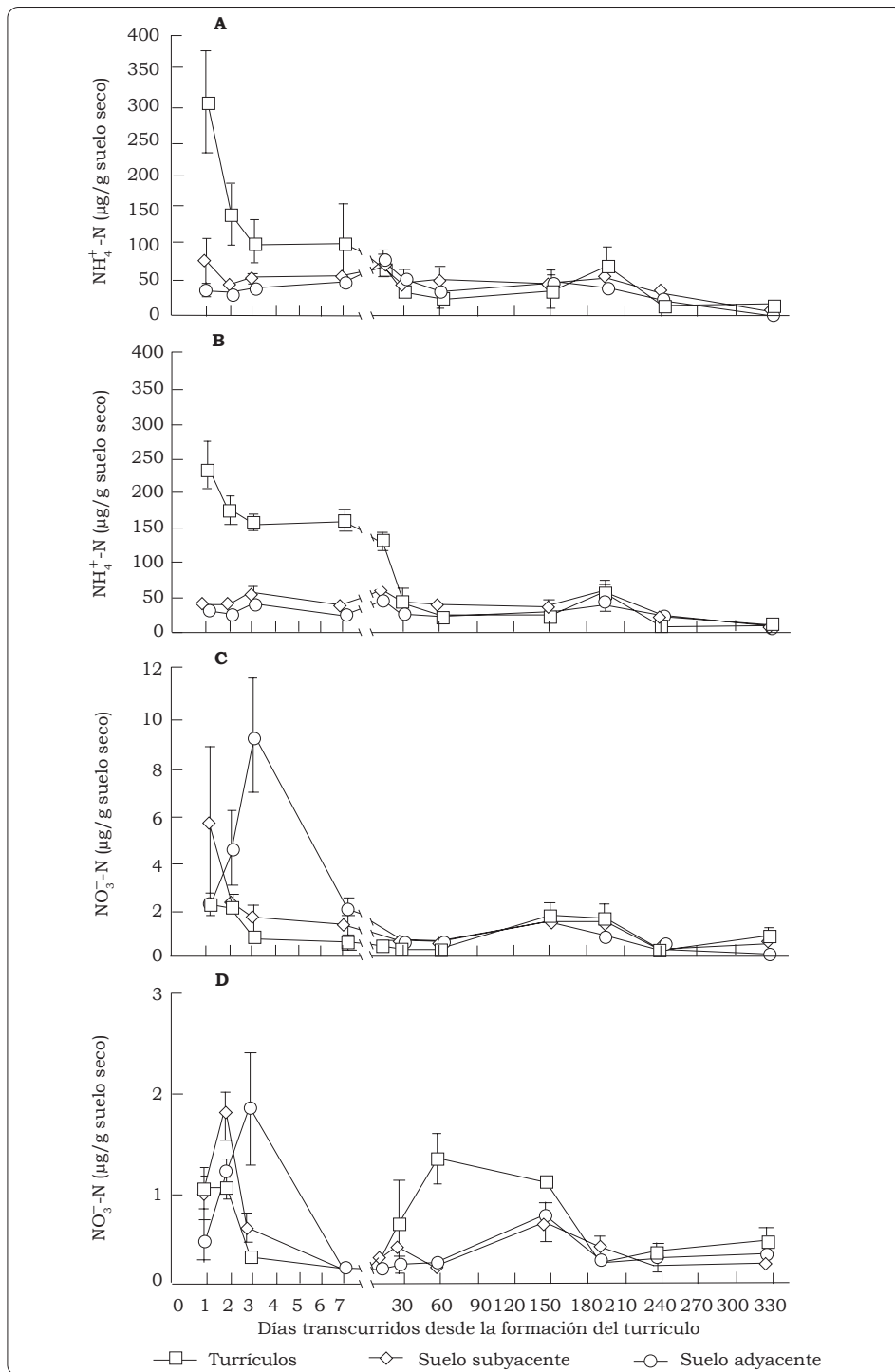


Figura 16-3. Evolución en el tiempo del contenido de NH_4^+ y de NO_3^- en el suelo y en las heces recolectadas en el pastizal de *Brachiaria humudicola/Arachis pintoi* (A y C) y en la sabana nativa (B y D).

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

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

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

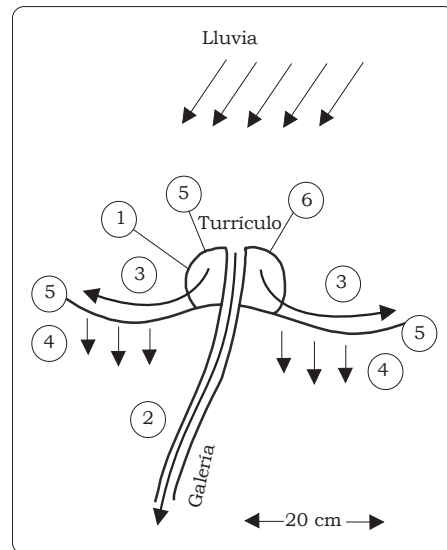


Figura 16-4. Dinámica del N en las heces y en el suelo que las circunda. Las flechas indican la dirección del flujo del agua y los números representan un orden cronológico: (1) fuerte liberación de NH_4^+ en las heces frescas seguida de producción de NO_3^- ; (2) filtración vertical por la galería; (3)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

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

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

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

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

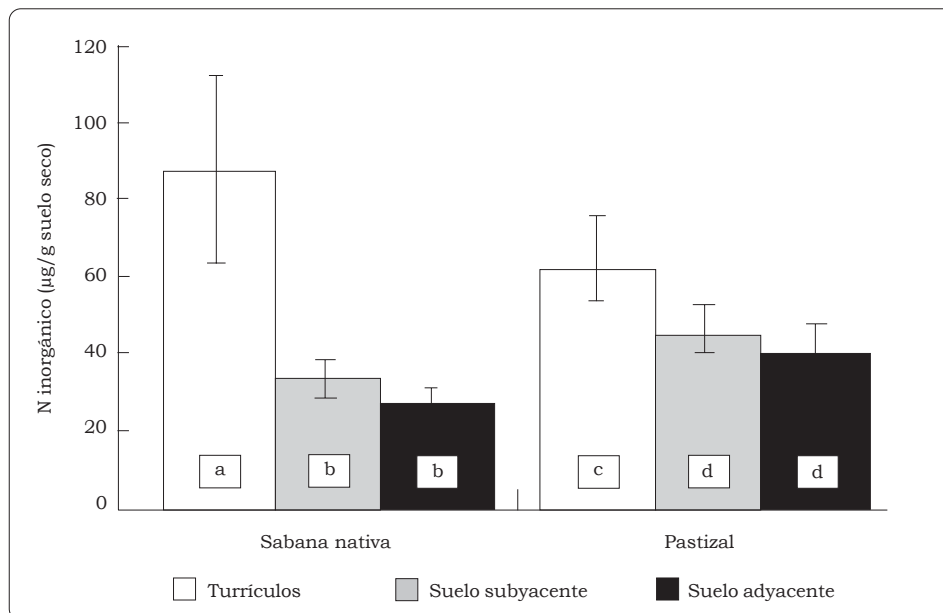


Figura 16-5. Valores medios del N inorgánico en el suelo y en las heces de las lombrices en los dos sistemas de uso de la tierra estudiados (las letras diferentes indican diferencias significativas a $P < 0.05$).

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

Acumulación de C en las estructuras producidas por las lombrices

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

de mayores cantidades de hojarasca y de MO fresca.

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

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

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

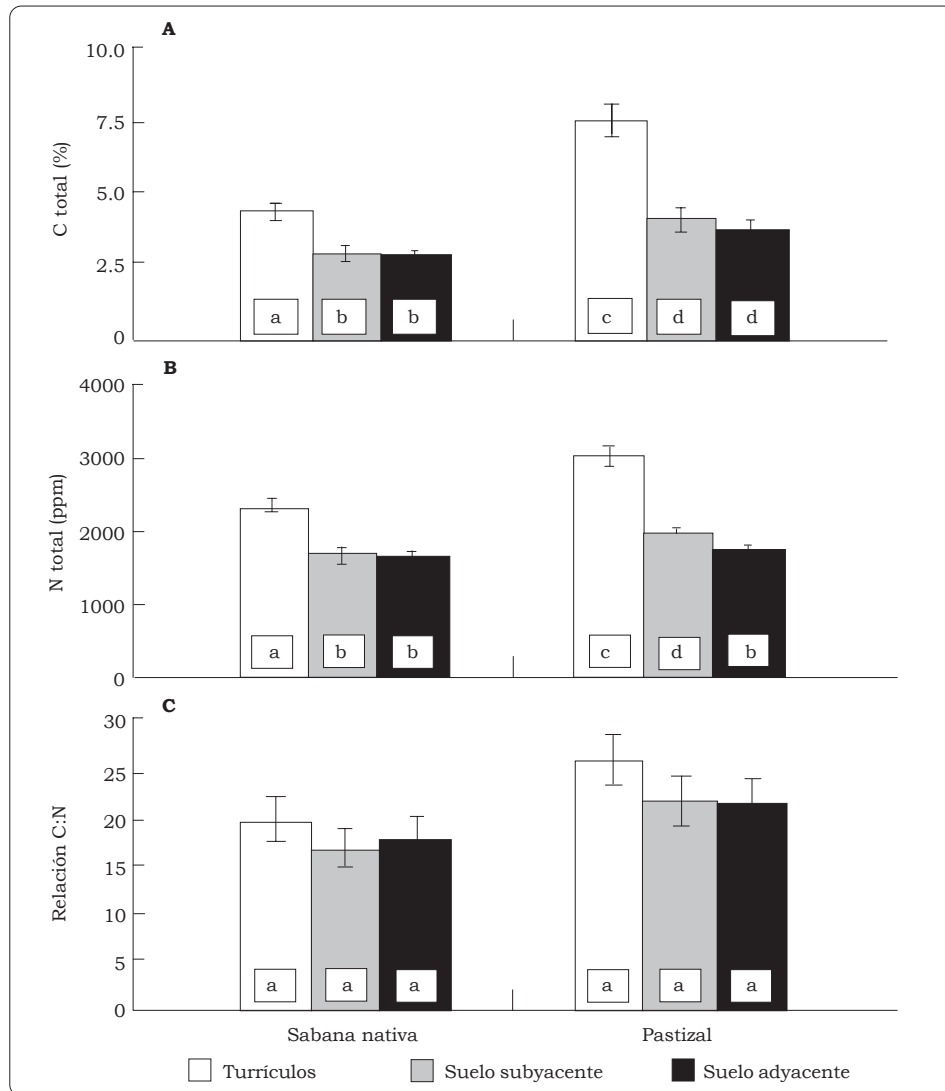


Figura 16-6. Valores medios del C total (A), del N total (B) y de la relación C:N (C) en el suelo y en los turriculos producidos, en los dos sistemas de uso de la tierra estudiados (las letras diferentes indican diferencias significativas a P < 0.05). ppm = µg/g.

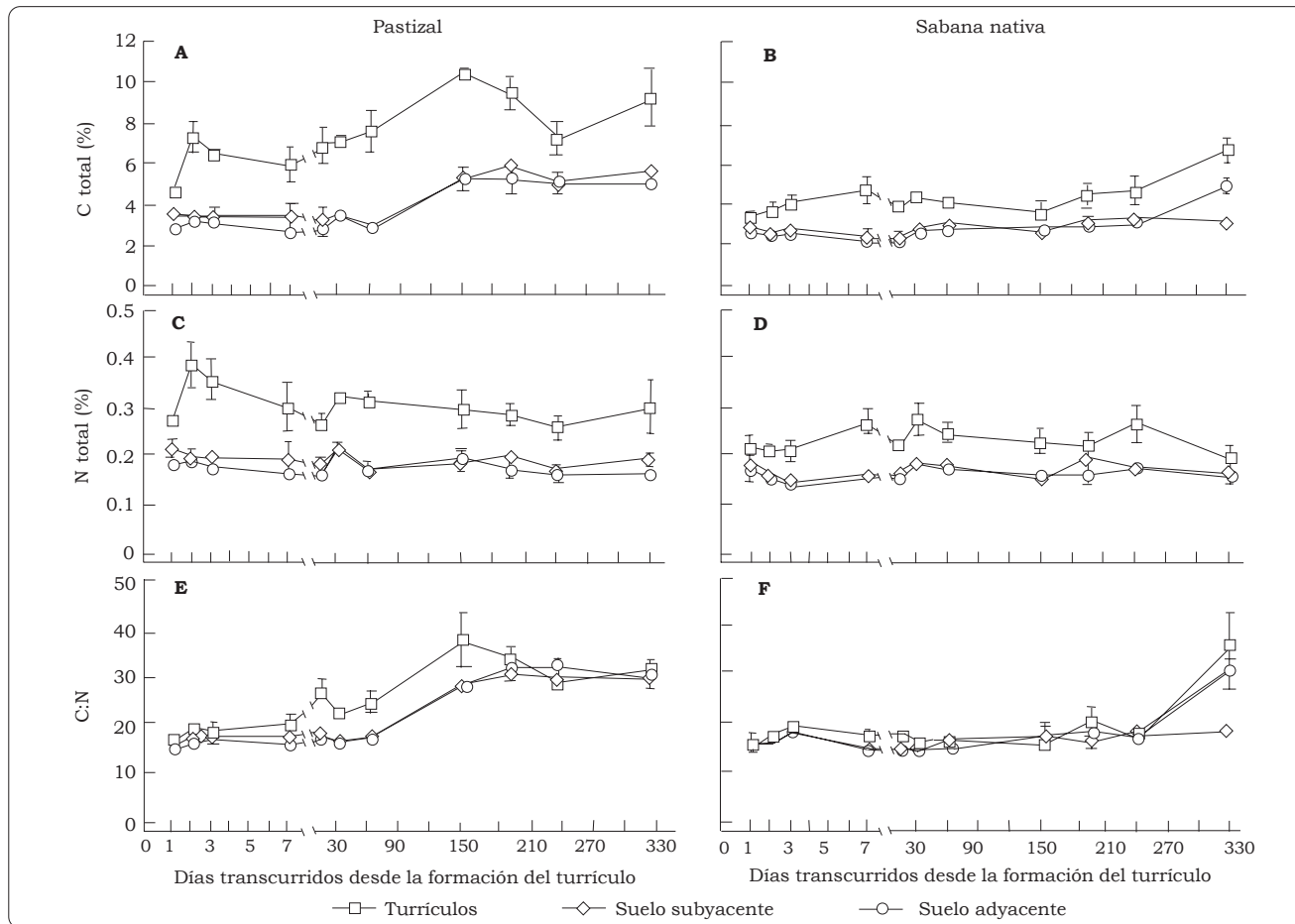


Figura 16-7. Dinámica en el tiempo del C total (A, B), del N total (C, D) y de la relación C:N (E, F) en el suelo y en las heces producidas por las lombrices en un pastizal de *Brachiaria humidicola/Arachis pintoi* (A, C, E) y en la sabana nativa (B, D, F).

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

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

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

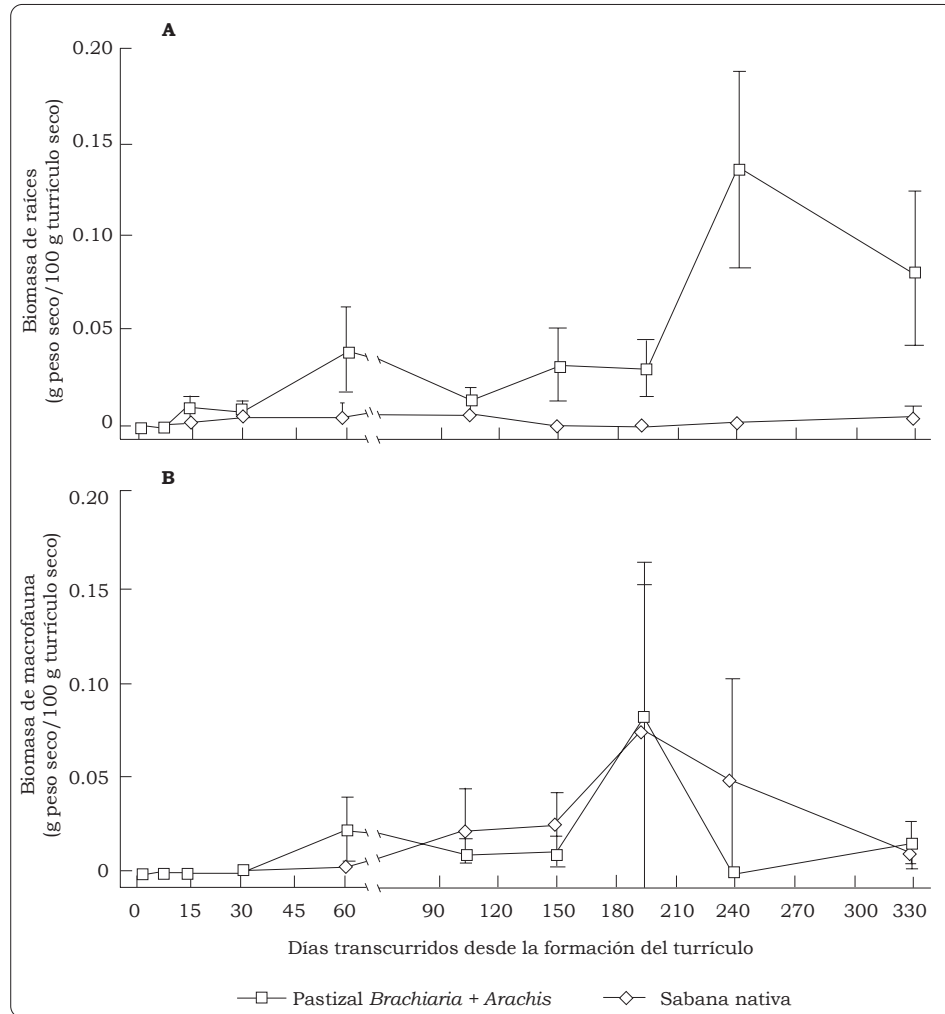


Figura 16-8. Dinámica estacional de la biomasa de las raíces (A) y de la macrofauna (B) en las heces de las lombrices, en los dos sistemas de uso de la tierra estudiados.

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

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

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

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

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

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

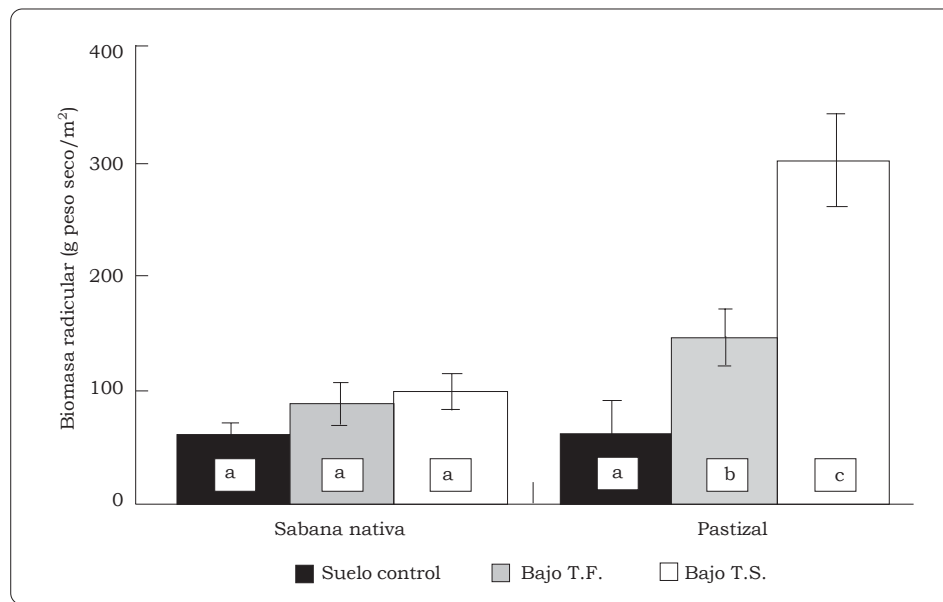


Figura 16-9. Valor medio de la biomasa de raíces en la capa superficial del suelo (0-15 cm) debajo de los turriculos frescos (T.F.) y de los secos (T.S.) depositados en la superficie del suelo (las letras diferentes indican diferencias significativas a $P < 0.05$).

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

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

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

Agradecimientos

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

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

Referencias

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

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

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

CAPÍTULO 17

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

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

Resumen

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

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

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

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

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

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

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

Introducción

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

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

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

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

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

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

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

Materiales y Métodos

Sitio del estudio

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

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

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

Muestreo del suelo y de las heces

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

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

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

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

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

Resultados

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

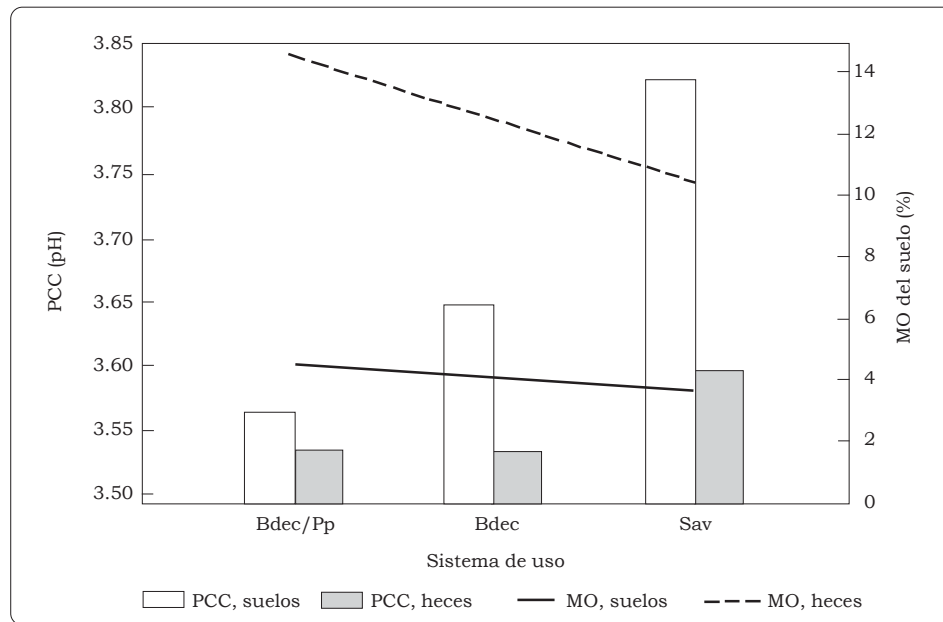


Figura 17-1. Punto de carga cero (PCC) y materia orgánica (MO) del suelo en un Oxisol y en las heces de las lombrices de tierra, en diferentes sistemas de uso de la tierra. (La carga eléctrica neta se determinó mediante titulación potenciométrica con NaCl 0.01N a pH natural [H₂O]). Bdec/Pp = *Brachiaria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

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

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

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

Discusión

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

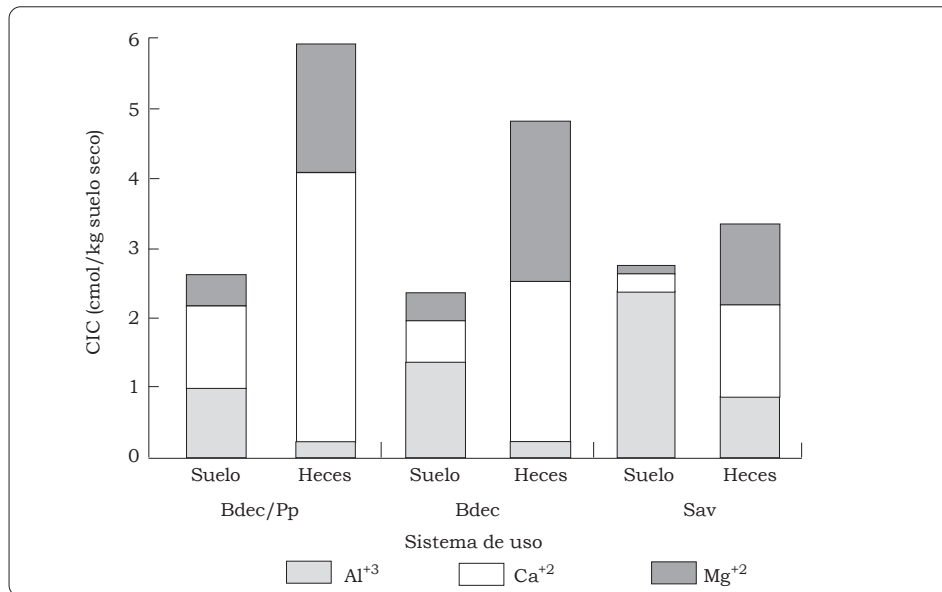


Figura 17-2. Capacidad de intercambio catiónico (CIC) de un Oxisol y de las heces de las lombrices de tierra en diferentes sistemas de uso de la tierra: Bdec/Pp = *Brachiaria decumbens/Pueraria phaseoloides*; Bdec = *B. decumbens*; Sav = Sabana nativa.

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

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

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

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

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

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

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

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

Conclusiones

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

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

Agradecimientos

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

Referencias

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

PARTE V

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

CAPÍTULO 18

Las Comunidades de la Macrofauna de la Superficie del Suelo Asociadas con las Heces de las Lombrices de Tierra en los Llanos Orientales de Colombia¹

T. Decaëns, L. Mariani y P. Lavelle*

Resumen

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

superficiales; (2) a la escala de unos pocos decímetros y en un tiempo determinado, se tomaron muestras de los macroinvertebrados en monolitos de suelo cuya superficie presentaba diferente densidad de heces. Los macroinvertebrados colonizaron las heces 4 y 6 semanas después de su formación, en el pastizal y en la sabana, respectivamente. En estos dos sistemas de uso de la tierra y a la escala espacial del tamaño de la deposición, la densidad de macroinvertebrados fue significativamente mayor debajo de las heces (de 1660 a 5310 individuos/m²) que en el suelo testigo (de 400 a 1700 individuos/m²); no se hallaron aquí diferencias significativas en cuanto a la biomasa, la riqueza de especies, la diversidad y la equitatividad. La presencia de las heces superficiales incrementó la dominancia relativa de las poblaciones epígeas (+185% a +250%) en detrimento de las especies endógeas grandes (-39% a -76%). El peso individual de los invertebrados fue inferior en las heces (de 1.2 a 5.7 mg/individuo) y en el suelo debajo de ellas (de 8.2 a 11.1 mg/individuo) que en el suelo testigo (25.0 a 39.6 mg/individuo). Estos resultados fueron confirmados a una escala mayor. A la escala de algunos decímetros, la riqueza taxonómica se

1. Publicado en *Applied Soil Ecology* 13, p 87-100, por Decaëns et al. Copyright © 1999 de Elsevier. Impreso con permiso de la casa editorial.

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

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

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

Introducción

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

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

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

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

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

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

Materiales y Métodos

Sitio del estudio

El estudio se realizó en la estación experimental Carimagua del convenio CIAT-CORPOICA (4°37' N, 71°19' O), localizada en la unidad fitogeográfica de las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia. El clima es subhúmedo tropical, donde el valor medio anual de la temperatura y de la precipitación es de 26 °C y de 2300 mm, respectivamente; hay una época seca que transcurre de noviembre a marzo. La vegetación nativa está determinada por la topografía: hay sabanas abiertas en las zonas altas ("altos" y "planos") y selvas de galería o sabanas inundables en las zonas bajas ("bajos"). Los suelos son Oxisoles (Tropeptic Haplustox Isohyperthermic) en los altos y Ultisoles (Ultic Aeric Plintaquox) en los bajos. Los dos tipos de suelos son muy agregados y se caracterizan por su baja fertilidad química (pH [H₂O] < 5, saturación de Al > 80%, CIC < 5 meq/100 g).

Parcelas experimentales

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

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

Diseño experimental

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

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

Estudio a la escala de la deposición

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

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

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

Con el fin de describir con precisión la estructura de la comunidad de invertebrados, éstos se identificaron hasta Orden o Familia; después se separaron según el morfotipo (*sensu* Oliver y Beattie 1995), es decir, en taxones morfológicamente distintos (Cuadro 18-1). Se calculó luego la densidad (individuos/m²) y la biomasa (g/m² de materia fresca) de 11 grandes unidades taxonómicas y funcionales (Cuadro 18-2). Se siguió la clasificación funcional empleada normalmente para las lombrices de tierra (Bouché 1977), porque incluye las características funcionales de la mayor parte de la macrofauna del suelo:

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

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

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

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

Cuadro 18-2. Valor medio de la biomasa (g/m², de materia fresca) y de la densidad (individuos/m²) de los macroinvertebrados recolectados en las heces de los individuos de *M. carimaquensis*, en el suelo subyacente a ellas y en el suelo testigo, en el pastizal y en la sabana nativa. (- = dato ausente).¹

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

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

Estudio a la escala de la parcela

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

Procesamiento de los datos

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

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

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

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

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

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

donde p_i es la frecuencia del morfotipo i .

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

Análisis estadísticos

Datos cuantitativos

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

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

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

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

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

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

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

Indices de diversidad

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

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

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

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

donde el pseudovalor es:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Resultados

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

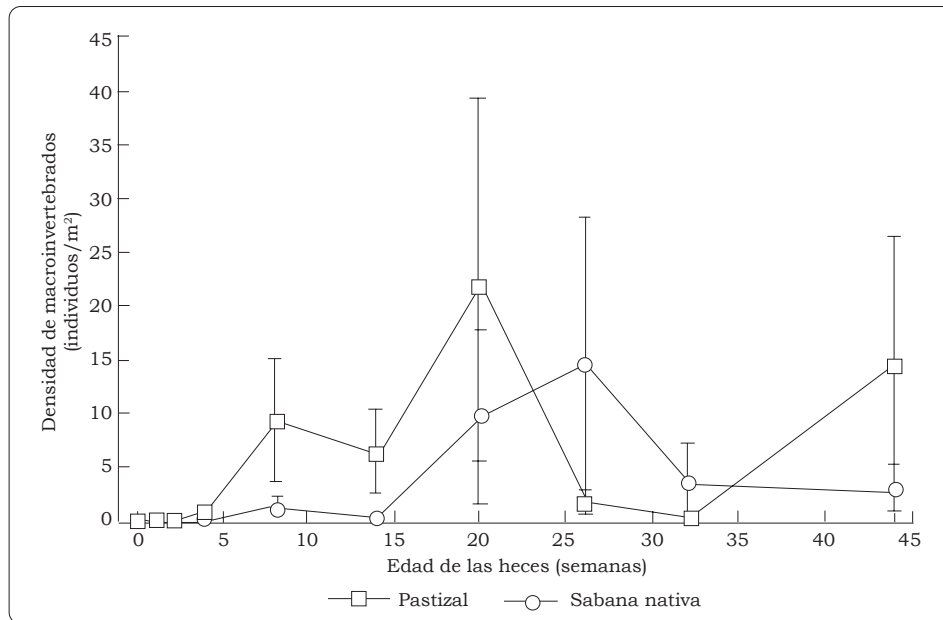


Figura 18-1. Dinámica de la densidad de macroinvertebrados según el tiempo, medida en las heces de los individuos de *Martiodrilus carimaguensis* en el pastizal y en la sabana (barras verticales = error estándar).

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

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

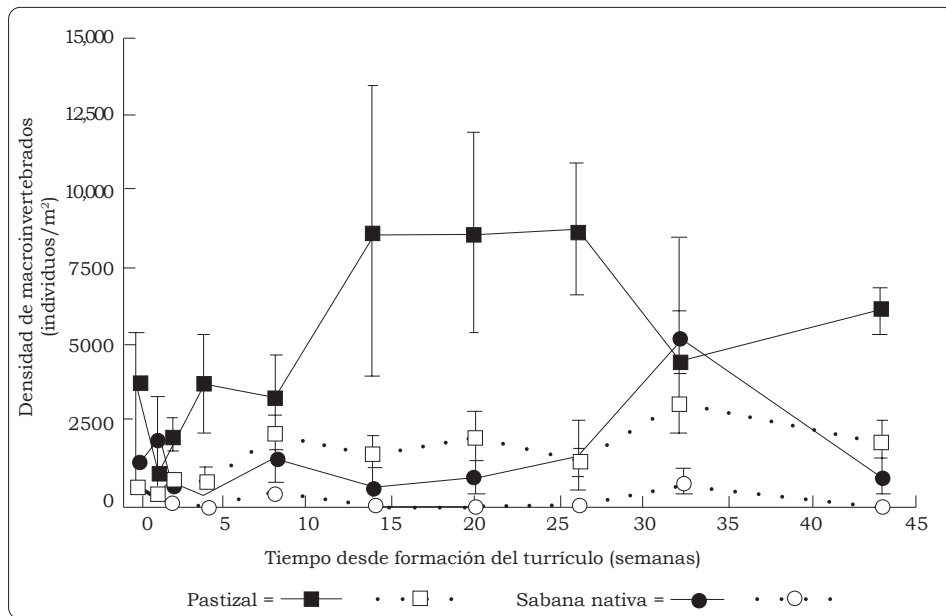


Figura 18-2. Dinámica de la densidad de macroinvertebrados según el tiempo, medida en el suelo testigo y en el suelo bajo las heces de de los individuos de *M. carimaguensis*, en el pastizal y en la sabana (símbolos llenos = suelo subyacente; símbolos vacíos = suelo testigo; barras verticales = error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

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

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

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

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

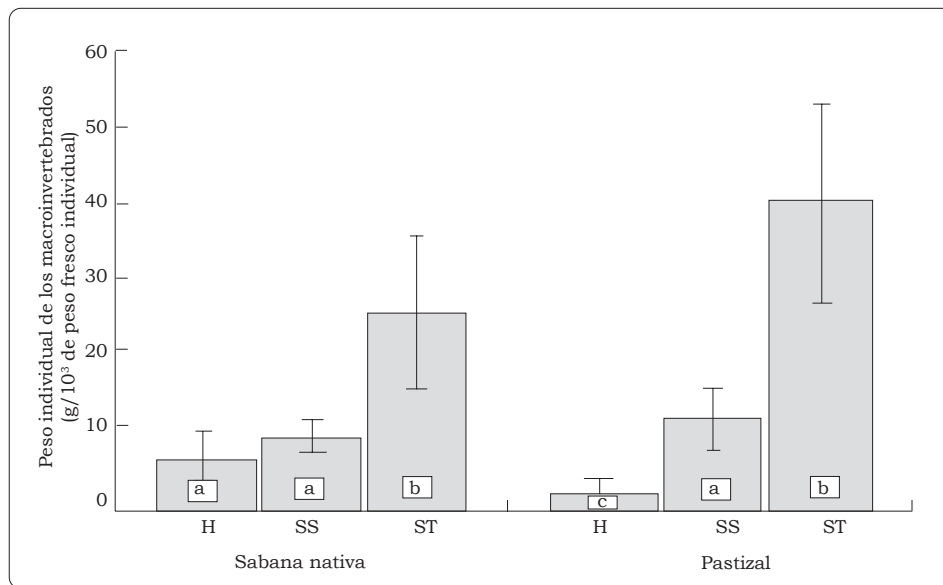


Figura 18-3. Peso medio individual de los macroinvertebrados recolectados en las heces de los individuos de *M. carimaguensis*, en el suelo subyacente a ellas y en el suelo testigo, en el pastizal y en la sabana. Las letras diferentes indican diferencias significativas (Fisher PLSD) a un nivel de significación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

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

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

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

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

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

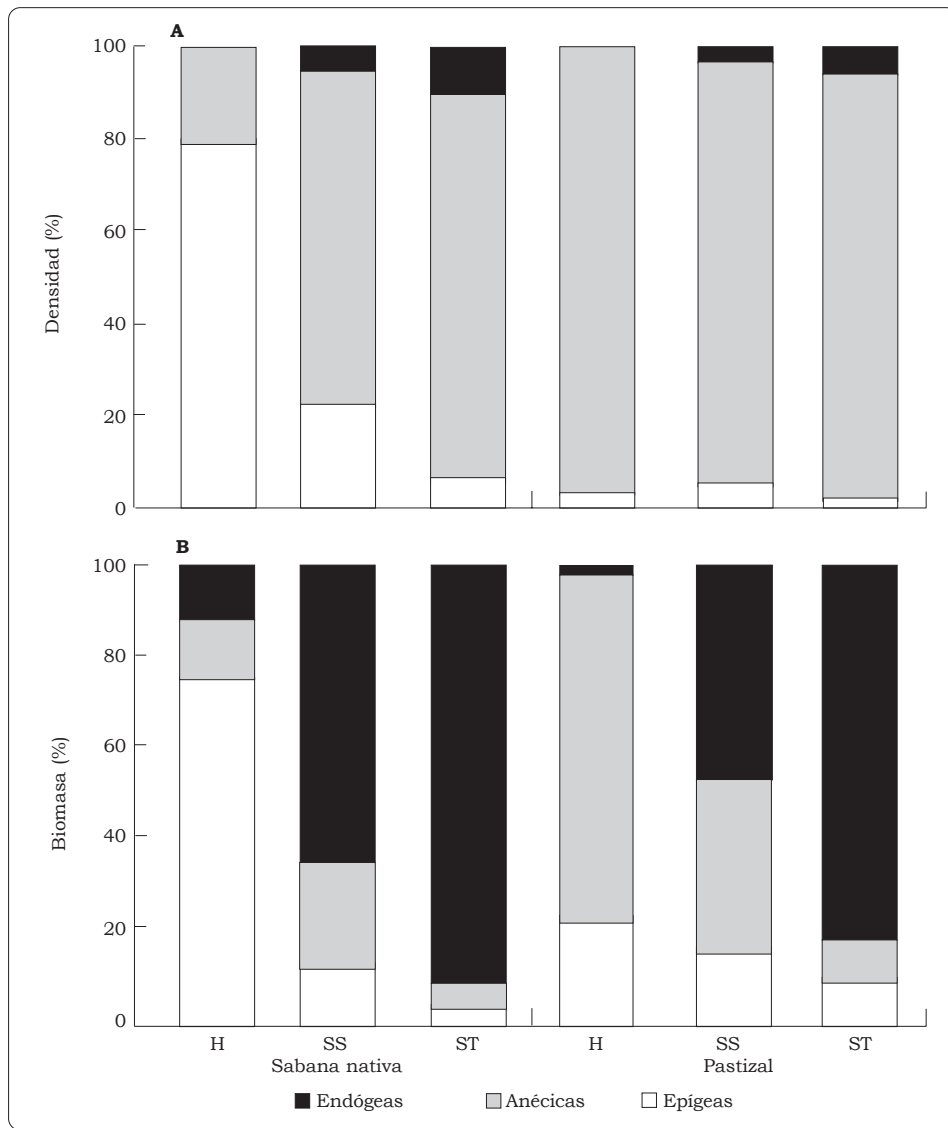


Figura 18-4. Contribución de las tres categorías ecológicas de lombriz de tierra a la densidad (A) y a la biomasa (B) de los macroinvertebrados recolectados en las heces de los individuos de *M. carimaguensis*, en el suelo subyacente a ellas y en el suelo testigo, en el pastizal y en la sabana (H = heces;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

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

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

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

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

1. Se indican los valores registrados y calculados, con los correspondientes errores estándar calculados (entre paréntesis). Las comparaciones se hicieron entre muestras con tamaño similar (muestras de suelo). Las letras diferentes indican diferencias significativas (Fisher PLSD) a $P < 0.05$.

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

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

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

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

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

Discusión

Se observó que todos los turrículos depositados por *M. carimaguensis* fueron colonizados por macroinvertebrados cuando las lombrices abandonaban la galería. Sólo un número pequeño de especies se halló en el interior de las heces; de ellas, la mayoría pertenecía a las categorías ecológicas adaptadas a las condiciones de vida de la superficie (es decir, eran anécicas y epígeas). Esto indica que sólo un pequeño porcentaje de especies muy especializadas, por ejemplo las de individuos pequeños y móviles, pueden vivir en el interior de los turrículos. Si se compara con la población de invertebrados observada en el suelo, el número de éstos registrado en las heces viejas (hasta 21.4 y 45.5 individuos/m², en la sabana y en el pastizal, respectivamente) es de poca importancia.

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

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

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

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

NS = no significativo.

* EJ = estimador "jackknife".

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Conclusiones Generales

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

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

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

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

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

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

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

Agradecimientos

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

Referencias

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

- Anderson JM; Ingram J, eds. 1993. Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. 2a. ed. CAB, Oxford, Reino Unido. 221 p.
- Barois I; Lavelle P. 1986. Changes in respiration rate and some physico-chemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus*. Soil Biol Biochem 18:539-541.
- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. En: Lohm U; Persson T, eds. Soil organisms as component of ecosystems. Ecol Bull 25:122-132.
- Brown G. 1995. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? Plant Soil 170:209-231.
- Chauvel A; Grimaldi M; Barros E; Blanchart E; Desjardins T; Sarrazin M; Lavelle P. 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. Nature 398:32-33.
- Cooper DW. 1968. The significance level in multiple tests made simultaneously. Heredity 23:614-617.
- Daniel O; Anderson JM. 1992. Microbial biomass and activity in contrasting soil materials after passage through the gut of the earthworm *Lumbricus rubellus* Hoffmeister. Soil Biol Biochem 24:465-470.
- Decaëns T; Rangel AF; Asakawa N; Thomas R.J. 1999. Carbon and nitrogen dynamics in ageing casts in grasslands of the eastern plains of Colombia. Biol Fertil Soils 30:20-28.
- Decaëns T; Lavelle P; Jiménez JJ; Escobar G; Rippstein G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. Eur J Soil Biol 30:157-168.
- Guggenberger G; Thomas RJ; Zech W. 1996. Soil organic matter within earthworm casts of an anecic-endogeic tropical pasture community, Colombia. Appl Soil Ecol 3:263-274.
- Haukka J. 1991. Spatial distribution and formation of earthworm burrows. Pedobiologia 35:175-178.
- Heltshe JF; Forrester NE. 1983. Estimating species richness using the jackknife procedure. Biometrics 39:1-11.
- Heltshe JF; Forrester NE. 1985. Statistical evaluation of the jackknife estimate of diversity when using quadrant sample. Ecology 66:107-111.
- Hurlbert SH. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameter. Ecology 52:577-586.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher M; Thomas RJ. 1998a. Earthworm communities in native savannas and man-made pastures of the eastern plains of Colombia. Biol Fertil Soils 28:101-110.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998b. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a native species from the well-drained savannas of Colombia. Appl Soil Ecol 9:153-160.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69:373-386.
- Kirk VM. 1981. Earthworm burrows as oviposition sites for western and northern corn rootworms (*Diabrotica* : Coleoptera). J Kansas Entomol Soc 54:68-74.
- Lavelle P. 1996. Diversity of soil fauna and ecosystem function. Biol Int 33:3-16.

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

CAPÍTULO 19

Efectos Causados por las Lombrices en el Banco de Semillas Permanente del Suelo en Sistemas de Sabana y de Pastizal en Colombia¹

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

Resumen

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

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

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

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

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

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

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

Introducción

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

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

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

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

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

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

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

Materiales y Métodos

Sitio del estudio

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

sabanas inundables en las zonas bajas ("bajos"). Los suelos pertenecen al grupo de los Oxisoles (Tropeptic Haplustox Isohipertérmico) en los altos y al de los Ultisoles (Ultic Aeric Plintaquox) en los bajos. Ambos grupos de suelos se caracterizan por sus propiedades físicas agronómicas favorables (agregación, porosidad, retención de agua), por su acidez alta ($\text{pH}(\text{H}_2\text{O}) < 5$), y por su fertilidad química baja (saturación de Al > 80%, CIC < 5 meq/100 g).

Parcelas de muestreo

Las parcelas de muestreo estaban ubicadas en un alto, sobre un Oxisol bien drenado. Las parcelas medían 7200 m² y estaban separadas unos 100 m unas de otras; se asumió, por tanto, que no había diferencia entre una y otra respecto al potencial de lluvia de semillas. Se eligieron tres tratamientos que permitían comparar la sabana nativa con diferentes sistemas agropastoriles que se hallaban en estudio en la estación experimental (Friesen et al. 1995; Tergas et al. 1984):

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

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

Toma de muestras en el banco de semillas

El muestreo se realizó en la mitad de la época de lluvias (agosto de 1996). Las muestras correspondían, por tanto, al banco de semillas permanente del suelo, porque es probable que la mayor parte del banco de semillas temporal haya germinado justo al inicio de la época lluviosa. Se supuso que este método, tomado de la literatura actual, permitía detectar la mayoría de las especies en los ecosistemas de pastizales tropicales, y también evaluar la densidad de las semillas de las especies más comunes, por lo menos. En cada una de las tres parcelas experimentales se tomaron al azar 20 muestras de suelo, con un cilindro de 8 cm de diámetro y 6 cm de altura. Cuando se toma un número de muestras tan pequeño, disminuye la precisión en la determinación de la densidad de las semillas recolectadas (Bigwood y Inouye 1988; Thompson 1986); sin embargo, las restricciones logísticas y de espacio y tiempo del invernadero favorecieron la elección de este procedimiento. No obstante, la superficie y el volumen total muestreados (1005 cm² y 6032 cm³, respectivamente) superaron los valores mínimos recomendados para la recolección de la mayoría de las especies del banco de semillas de un pastizal (1000 cm² y 1200 cm³, respectivamente) (Forcella 1984; Roberts 1981). En cada parcela se recolectaron, también al azar, 300 heces frescas de *M. carimaguensis*, que se separaron en 20 grupos de

15 heces "contiguas". El volumen total de las heces recolectadas varió de 4000 cm³ a 10,000 cm³, según la parcela experimental estudiada.

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

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

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

Vegetación epígea

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

Producción de heces superficiales

Se evaluó la producción individual diaria de heces superficiales

depositadas por individuos de *M. carimaguensis* señalando, en todas las parcelas experimentales, 40 galerías en las que se presumía que la lombriz estaba presente, es decir, cuando había una deposición fresca a la entrada de la galería. Las heces superficiales se recolectaron diariamente durante 8 días y, antes de pesarlas, se secaron a 70 °C. Se midió la producción total de heces superficiales en g/m² por año, partiendo de los datos existentes de densidad poblacional de *M. carimaguensis* (Decaëns, datos sin publicar; Jiménez et al. 1998a) y considerando que la época de plena actividad de esta especie va desde mayo hasta octubre de cada año, es decir, durante 180 días del año (Jiménez et al. 1998a); se obtuvo así el siguiente resultado:

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

donde *PA* = producción anual;
PID = producción individual diaria;
N = número de individuos por m², que equivale al número de heces frescas por m² (Jiménez et al. 1998a).

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

Procesamiento de los datos

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

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

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

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

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

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

donde p_i es la frecuencia de la especie *i*

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

Estadística

Datos cuantitativos

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

Los análisis de varianza (ANOVA) de dos vías se realizaron considerando el “sistema” (de uso de la tierra) y el “tipo de muestra” (por ejemplo, suelo o heces) como efectos fijos principales. El análisis incluía el número total de semillas (semillas/100 g de suelo o de heces), el número total de semillas viables (semillas/100 g de suelo o de heces), la relación proporcional de semillas dañadas, la tasa de germinación y la densidad del banco de semillas viables (semillas/m²). Se realizaron cinco análisis, cada uno de los cuales comprendía tres pruebas (dos efectos principales y una interacción). Se usó la corrección Bonferroni para pruebas

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

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

- a. la densidad de heces frescas, la densidad total de las heces (heces/m²), la producción individual de heces (g/individuo por día) y la producción global de heces (g/m² por año);
- b. la densidad de semillas viables respecto a las heces, el número de semillas viables excretadas en las heces (n/m² por año) y el porcentaje del banco de semillas del suelo que es excretado en las heces cada año.

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

Indices de diversidad

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

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

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

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

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

donde el pseudo-valor es:

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Resultados

La germinación de las semillas duró, en total, 4½ meses. Al final del experimento no se observó ningún tipo de germinación en las bandejas testigo. La densidad de semillas viables por m² fue significativamente menor en el suelo de la sabana nativa y en el pastizal B que en el pastizal A (Cuadro 19-1, Figura 19-1,A).

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

Cuadro 19-1. Promedio de la densidad (semillas/m²) y de la aparición (%) de las semillas (según el taxón a que pertenecen) germinadas en el suelo y en las heces de las lombrices, y porcentaje de aparición de las especies de vegetación epigea registradas en los tres tratamientos del estudio (Sem. = semillas; germ. = germinadas).

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

(Continúa)

Cuadro 19-1. (Continuación).

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

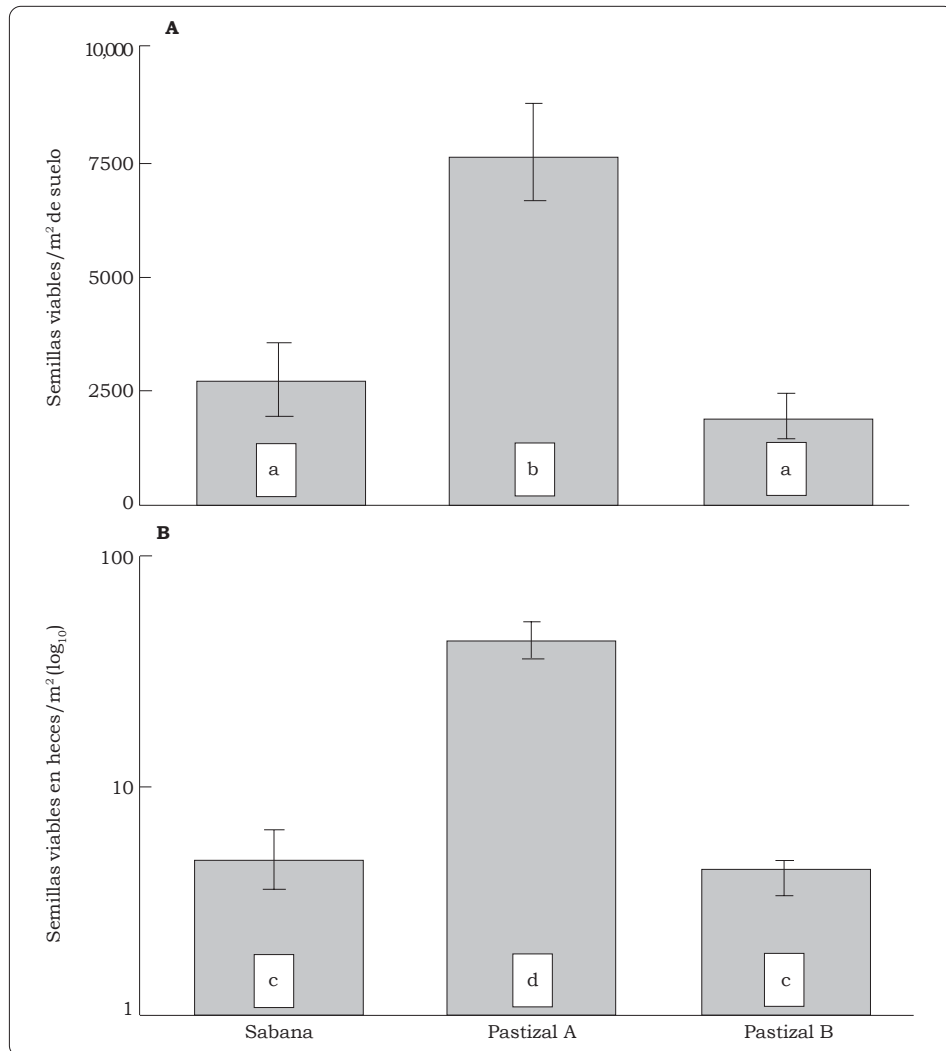


Figura 19-1. Densidad de semillas viables en el suelo (A) y en las heces (B) en los tres sistemas de uso de la tierra. Las barras indican el error estándar; las letras indican diferencias a $P < 0.05$ (prueba de t).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Cuadro 19-7. Análisis de dos vías de la varianza del número de semillas viables y del número total de semillas por 100 g de material, del porcentaje de germinación, y del número de semillas viables por m². La muestra significa turrículo o suelo. Se presentan el valor de la F y el error medio cuadrático. Cada prueba es significativa al nivel de probabilidad corregido de Bonferroni [probabilidad global/(n de variables x n de pruebas)] para los niveles de significación globales de 0.05, 0.01 y 0.001.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Discusión

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

El número de semillas germinadas en los agroecosistemas (de 1860 hasta 7600 semillas/m²) obtenido en este estudio está entre los más bajos que se han registrado en los pastizales tropicales (de 11,000 hasta 36,000 semillas/m²) (Kellman 1974, 1978; McIvor 1987). De los resultados de este estudio se desprende que, si se usan los pastizales durante mucho tiempo, aumenta considerablemente

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

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

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

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

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

Efectos de las lombrices de tierra en los bancos de semillas

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Agradecimientos

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

Referencias

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

- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. En: Lohm U; Persson T, eds. Soil organisms as a component of ecosystems. Ecol Bull 25:122-132.
- Cavers PB. 1995. Seed banks: memory in soil. Can J Soil Sci 75:11-13.
- Chancellor RJ. 1986. Decline of arable weed seeds during 20 years in soil under grass and the periodicity of seedling emergence after cultivation. J Appl Ecol 23:631-637.
- Colwell RK. 1997. EstimateS: statistical estimations of species richness and shared species from samples. Version 5. User's guide and application. Published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Cooper DW. 1968. The significance level in multiple tests made simultaneously. Heredity 23:614-617.
- Dalling JW; Swaine MD; Garwood NC. 1994. Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed-bank investigations. Funct Ecol 9:119-121.
- Decaëns T. 2000. Degradation dynamics of surface earthworm casts in grasslands of the eastern plains of Colombia. Biol Fertil Soils 32:146-156.
- Dessaint F; Chadoeuf R; Barralis G. 1991. Spatial pattern analysis of weed seeds in the cultivated soil seed bank. J Appl Ecol 28:721-730.
- Dutoit T; Alard D. 1995. Permanent seed banks in chalk grassland under various management regimes: their role in the restoration of species-rich plant communities. Biodivers Conserv 4:939-950.
- Escobar E; Belalcázar J; Ripstein G. 1993. Claves de las principales plantas de sabana de la altillanura de los Llanos Orientales en Carimagua, Meta, Colombia. CIAT, Cali, Colombia.
- Forcella F. 1984. A species-area curve for buried viable seeds. Aust J Agric Res 35:645-652.
- Friesen DK; Rao IM; Thomas RJ; Oberson A; Sanz JI. 1997. Phosphorus acquisition and cycling in crop and pasture systems in low fertility tropical soils. Plant Soil 196:289-294.
- García MA. 1995. Relationships between weed community and soil seed bank in a tropical agroecosystem. Agric Ecosys Environ 55:139-146.
- Grant JD. 1983. The activities of earthworms and the fates of seeds. En: Satchell JE, ed. Earthworm ecology: from Darwin to vermiculture. Chapman and Hall, Londres. p 107-122.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol Rev 52:107-145.
- Harper JL. 1977. Population biology of plants. 1a. ed. Academic Press, Nueva York.
- Heltshe JF; Forrester NE. 1983. Estimating species richness using the jackknife procedure. Biometrics 32:1-11.
- Heltshe JF; Forrester NE. 1985. Statistical evaluation of the jackknife estimate of diversity when using quadrat samples. Ecology 66:107-111.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998a. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta: Glossoscolecidae), a native species from the well-drained savannas of Colombia. Appl Soil Ecol 9:153-160.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998b. Earthworm communities in native savannas and man-made pastures of the eastern plains of Colombia. Biol Fertil Soils 28:101-110.

- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- Jones RM; Noguchi M; Bunch GA. 1991. Levels of germinable seed in topsoil and cattle faeces in legume-grass and nitrogen-fertilized pasture in South-East Queensland. *Aust J Agric Res* 42:953-968.
- Kellman M. 1974. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. *J Appl Ecol* 2:669-677.
- Kellman M. 1978. Microdistribution of viable weed seeds in two tropical soils. *J Biogeogr* 5:291-300.
- Lavelle P. 1996. Diversity of soil fauna and ecosystem function. *Biol Int* 33:3-16.
- Legendre P; Vaudor A. 1991. The R package: multidimensional analysis, spatial analysis. Université de Montréal, Département des Sciences Biologiques, Montreal.
- Malone CR. 1967. A rapid method for enumeration of viable seeds in soil. *Weeds* 15:381-382.
- Mayer AM; Poljakoff-Mayber A. 1989. The germination of seeds. 4a. ed. Pergamon Press, Oxford.
- McIvor JG. 1987. Changes in the germinable seed levels in the soil beneath pastures in the seasonally dry tropics of north Queensland. *Aust J Exp Agric* 27:283-289.
- McIvor JG; Gardener CJ. 1994. Germinable soil seed banks in native pastures in north-eastern Australia. *Aust J Exp Agric* 34:1113-1119.
- McRill M; Sagar GR. 1973. Earthworms and seeds. *Nature* 243:482.
- Mejía MM. 1984. Nombres científicos y vulgares de especies forrajeras tropicales. CIAT, Cali, Colombia.
- Milberg P. 1992. Seed bank in a 35-year-old experiment with different systems of a semi-natural grassland. *Acta Oecol* 13:743-752.
- Pielou EC. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J Theor Biol* 13:131-144.
- Rangel AF. 1996. Efecto de la lombriz de tierra *Martiodrilus carimaguensis* sobre la dinámica del nitrógeno y el punto de carga cero en un Oxisol de los Llanos Orientales de Colombia. Tesis. Universidad Nacional de Colombia, Palmira.
- Rangel AF; Thomas RJ; Jiménez JJ; Decaëns T. 1999. Nitrogen dynamics associated with earthworm casts of *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez and Moreno in a Colombian savanna Oxisol. *Pedobiologia* 43:557-560.
- Reest PJvd; Rogaar H. 1988. The effects of earthworm activity on the vertical distribution of plant seeds in newly reclaimed polder soils in the Netherlands. *Pedobiologia* 31:211-218.
- Roberts HA. 1981. Seed banks in soils. *Adv Appl Biol* 6:1-55.
- Roberts HA. 1986. Seed persistence in soil and seasonal emergence in plant species from different habitats. *J Appl Ecol* 23:639-656.
- Rossi J-P; Lavelle P. 1998. Earthworm aggregation in the savanna of Lamto (Côte d'Ivoire). *Appl Soil Ecol* 7:195-199.
- Rossi J-P; Lavelle P; Albrecht A. 1997. Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* and soil heterogeneity. *Soil Biol Biochem* 29:485-488.
- Sokal RR; Rohlf FJ. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3a. ed. Freeman and Company, Nueva York.

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

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

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

(Continúa)

Apéndice. (Continuación).

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

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

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 ^{31}P (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 NaHCO_3 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 NaHCO_3 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 $\text{NH}_4\text{F-HCl}$.

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

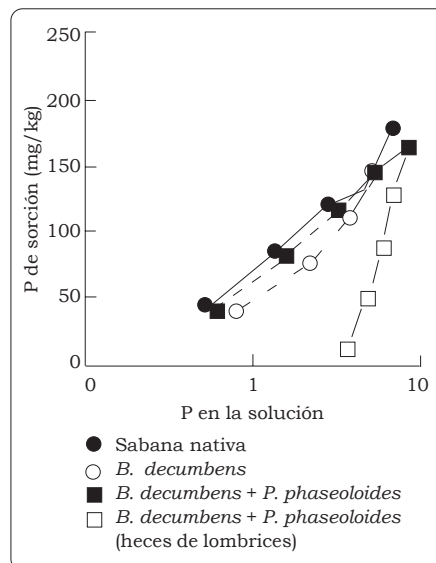


Figura 20-1. Isotermas de sorción de P en los suelos de Carimagua.

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

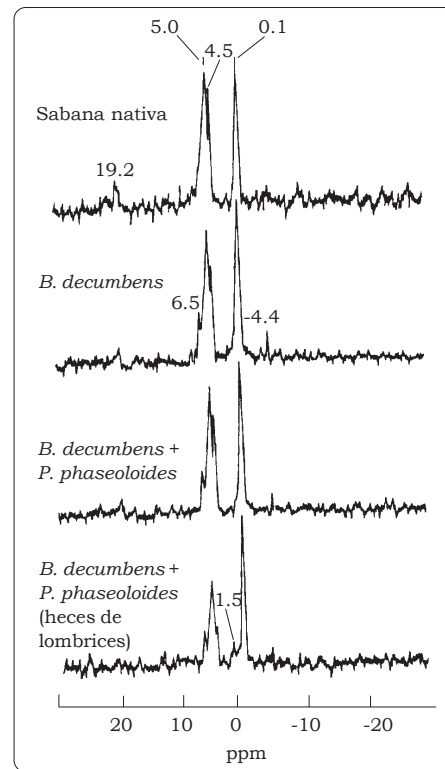


Figura 20-2. Espectros de resonancia magnética nuclear (RMN) con ^{31}P de los ácidos húmicos extraídos de los suelos de Carimagua. El contenido de P en los ácidos húmicos fue el siguiente: sabana nativa, 1146 mg/kg; *B. decumbens*, 1294 mg/kg; *B. decumbens* + *P. phaseoloides*, 1320 mg/kg; heces de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

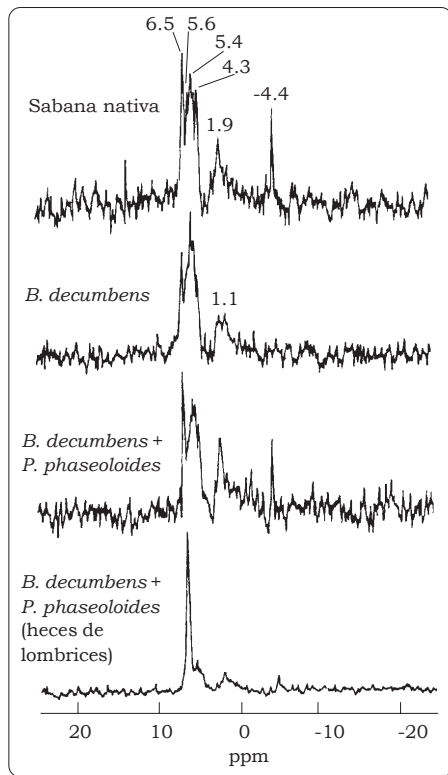


Figura 20-3. Espectros de RMN con ^{31}P de los ácidos fúlvicos extraídos de los suelos de Carimagua. El contenido de P en los ácidos fúlvicos fue el siguiente: sabana nativa, 705 mg/kg; *B. decumbens*, 901 mg/kg; *B. decumbens* + *P. phaseoloides*, 971 mg/kg; heces de las lombrices en *B. decumbens* + *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 enriquecen 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 ^{31}P NMR spectroscopy. *Biol Fertil Soils* 23:332-339.
- Hawkes GE; Powlson DS; Randall EW; Tate KR. 1984. A ^{31}P 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 ^{31}P 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.

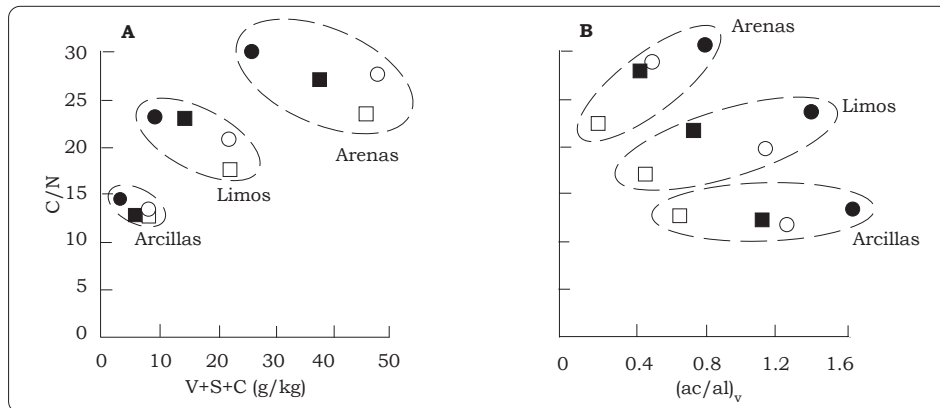


Figura 21-1. (A) Cambios en el rendimiento de los productos de oxidación de CuO ($V+S+C$) y (B) cambios en las relaciones $(ac/al)_v$ al aumentar la descomposición, desde la fracción de arenas hasta la de arcillas, en muestras de suelo tomadas en el horizonte A. ● = sabana nativa; ○ = *Brachiaria decumbens*;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

- 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.

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

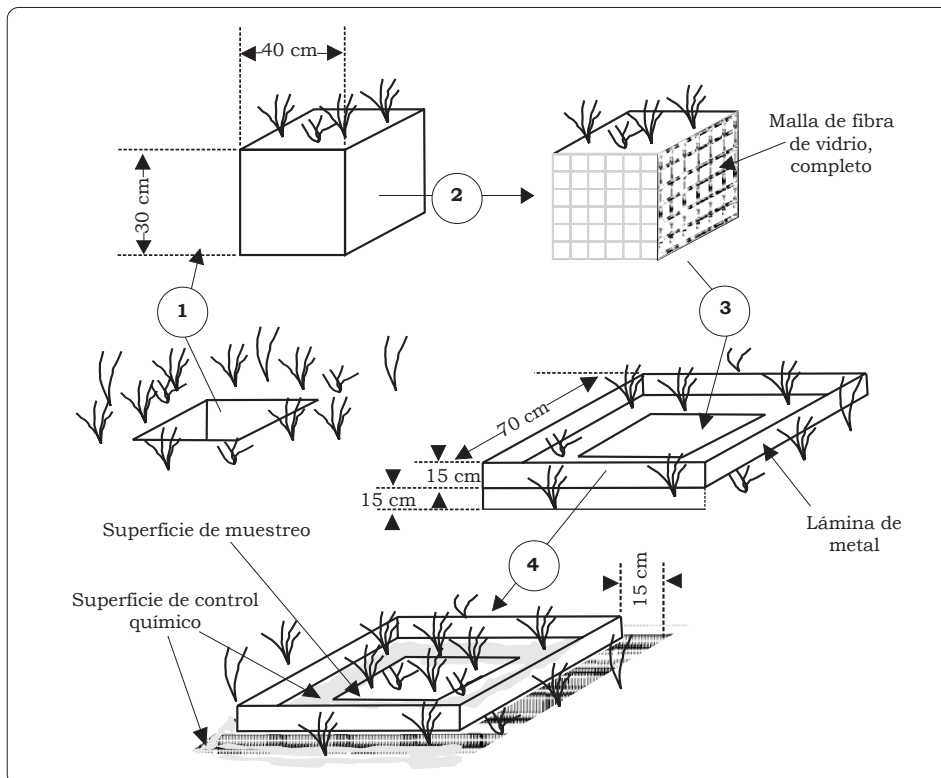


Figura 22-1. Descripción del procedimiento de muestreo. Los números corresponden al orden cronológico de los diferentes pasos del procedimiento empleado y se refieren a descripciones completas incluidas en el texto.

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

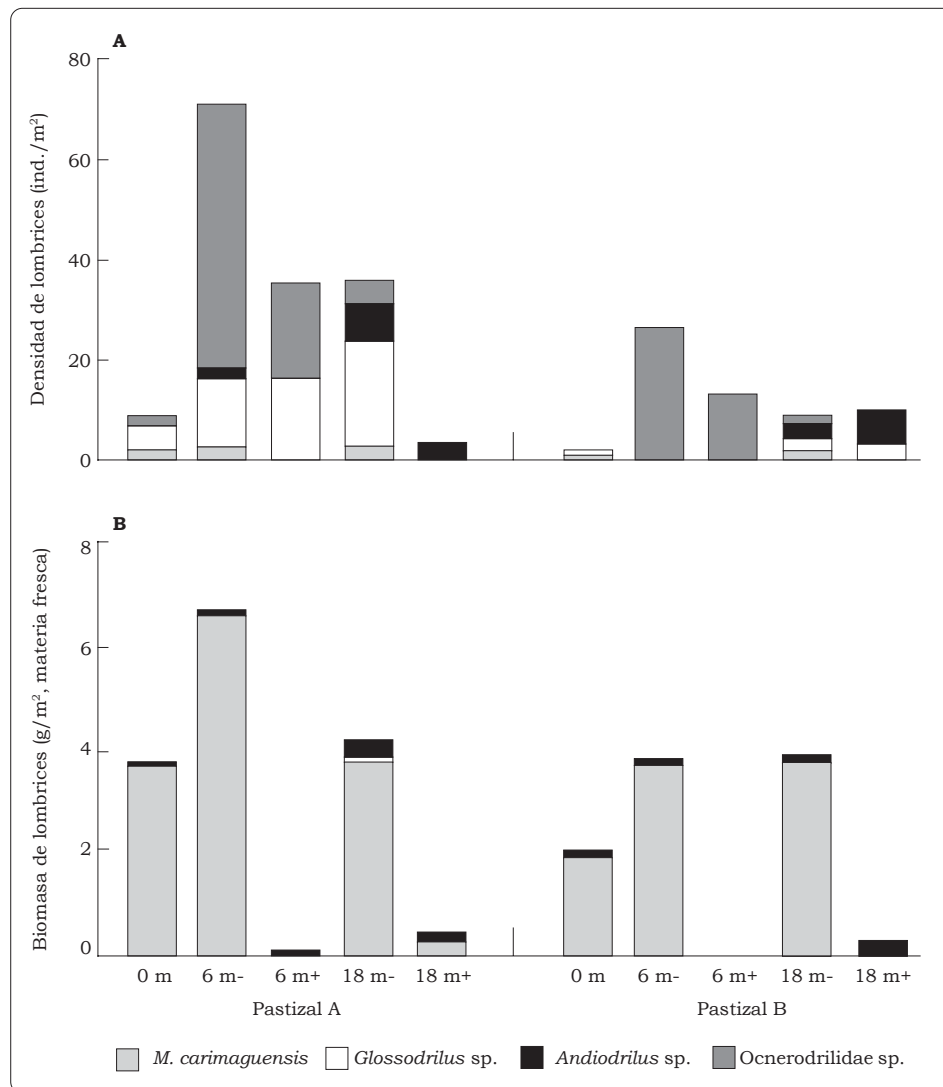


Figura 22-2. (A) Densidad y (B) biomasa de cada una de las especies de lombrices encontradas en las unidades experimentales con malla (+) y sin malla (-), en cada fecha de muestreo y en los dos pastizales (N = 8 para los controles y 4 para las otras fechas de muestreo; ind. = individuos; 0 m = antes;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

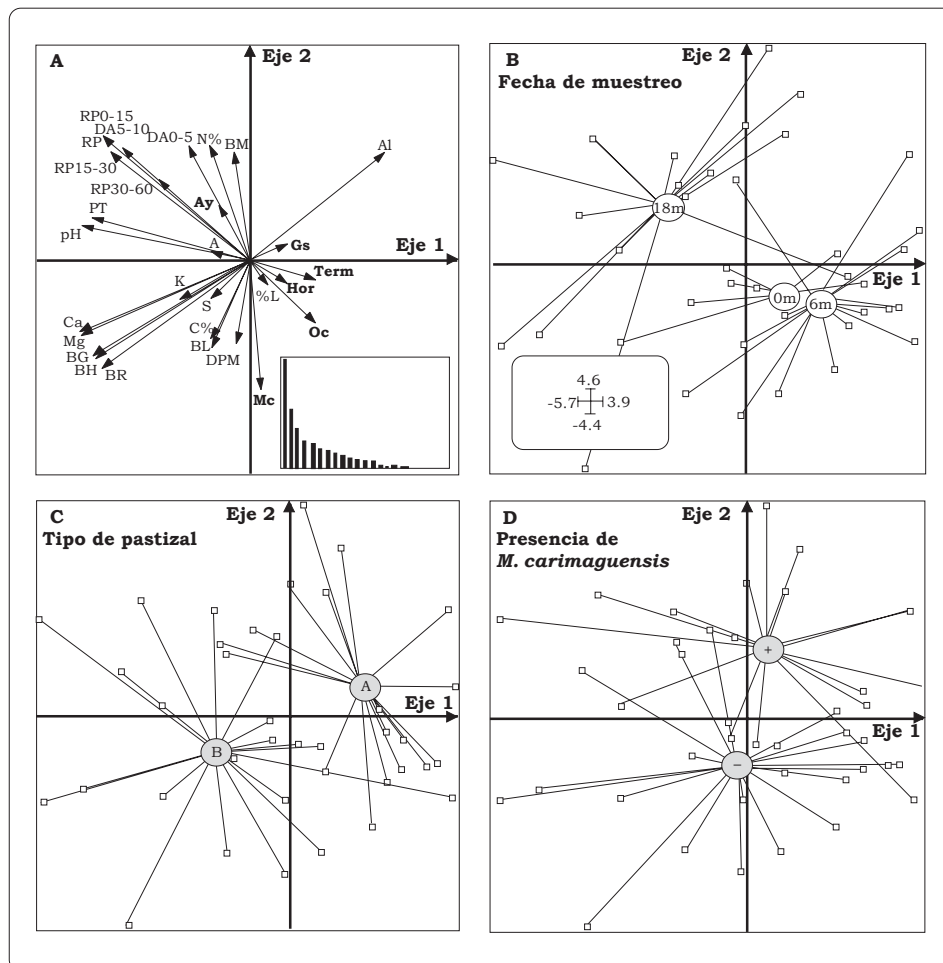


Figura 22-3. Resultados del análisis de componentes principales (ACP): (A): círculo de correlación y de valores propios o 'eigenvalues' (variables en letra sencilla; variables adicionales en negrita; códigos igual que en el Cuadro 22-1. Mc = biomasa de *M. carimaguensis*; Ay = biomasa de *Andiodrilus* 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; Ⓐ = pastizal de *B. humicola*; Ⓑ = 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.

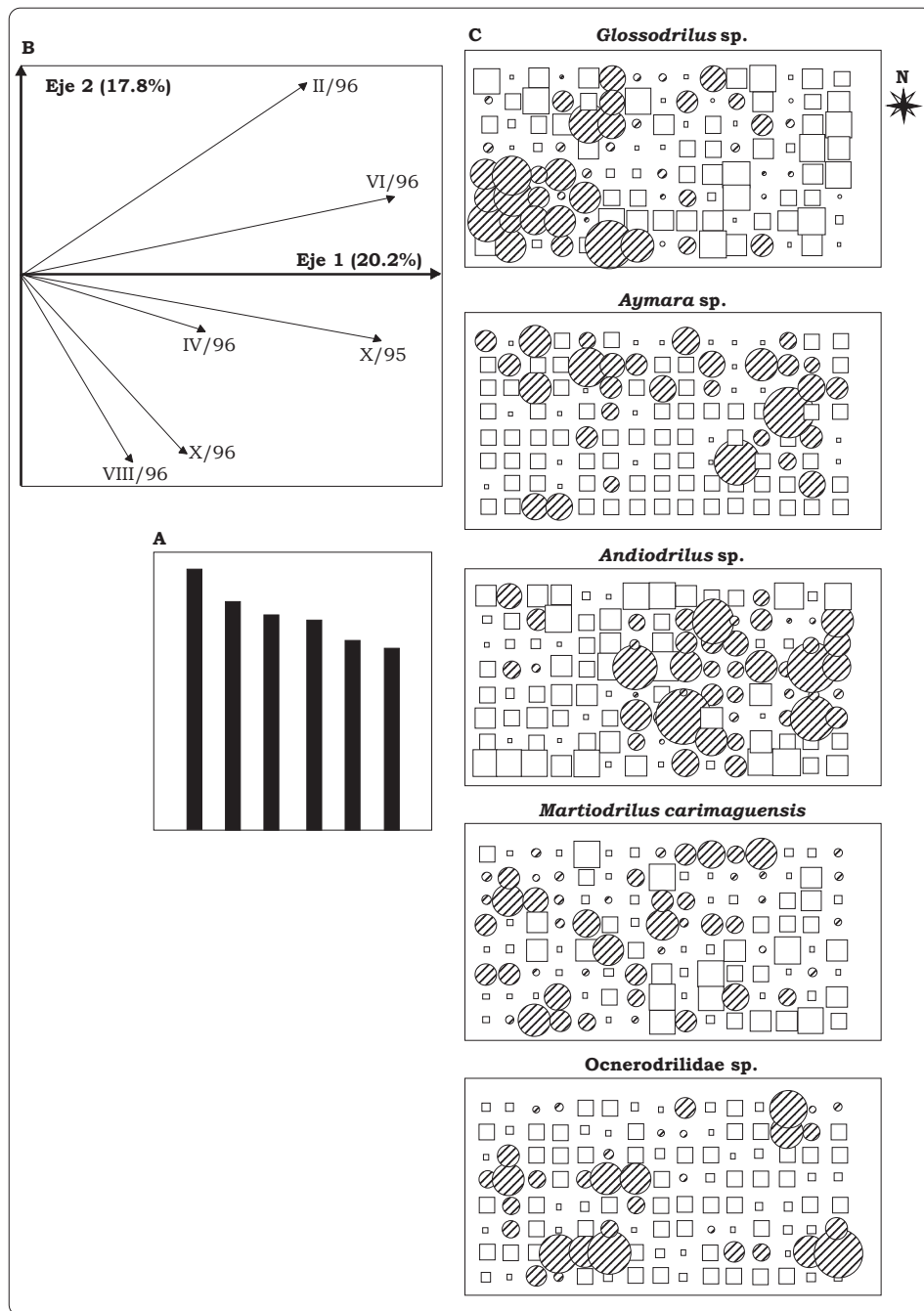


Figura 23-1. Resultados obtenidos en el análisis de la tabla de interestructura: (A) Diagrama de los valores propios o "eigenvalues". (B) Círculo de correlación con las fechas de muestreo proyectadas en el plano factorial definido por los dos primeros ejes del ACP de la matriz de interestructura. (C) 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 Ocneroдрilidae 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 Ocneroдрilidae 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.-Ocneroдрilidae 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

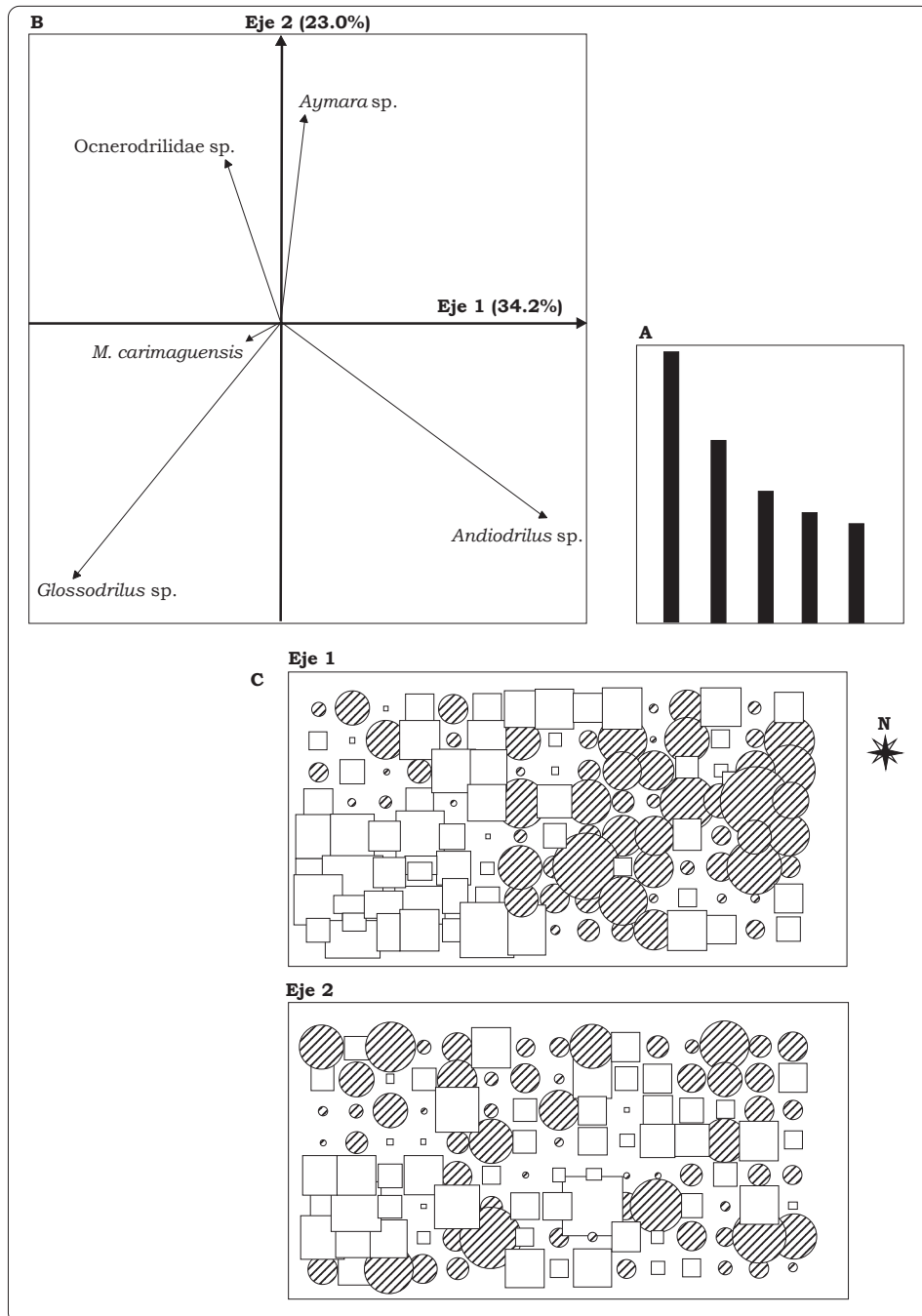


Figura 23-2. Resultados de la tabla del análisis de compromiso: (A) Diagrama de los valores propios o "eigenvalues". (B) Círculo de correlación con las variables (especies) proyectadas en el plano factorial definido por los dos primeros ejes del ACP de la matriz de compromiso. (C) Mapas de las coordenadas 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).

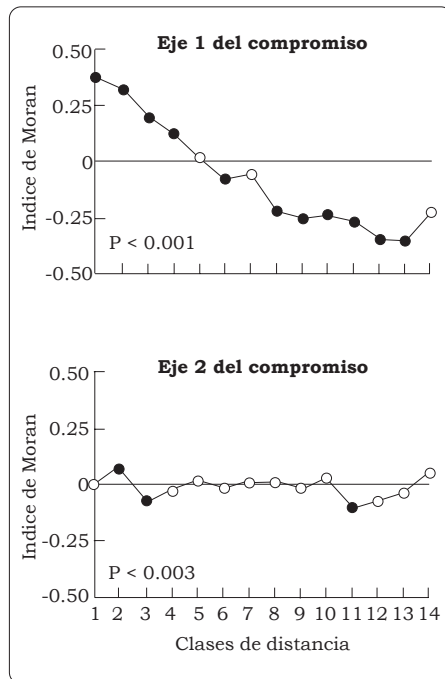


Figura 23-3. Correlogramas de Moran obtenidos a partir de las coordenadas factoriales de los 120 puntos de muestreo sobre los dos primeros ejes del ACP de la matriz de compromiso (● = valores significativos individuales al nivel de $P < 0.05$; ○ = valores no significativos; el valor de P se refiere al 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
Biomasa radicular (g/m ² de rs)	40	15.2	25.0
	50	16.3	25.0
	0-10	21.4	141.0

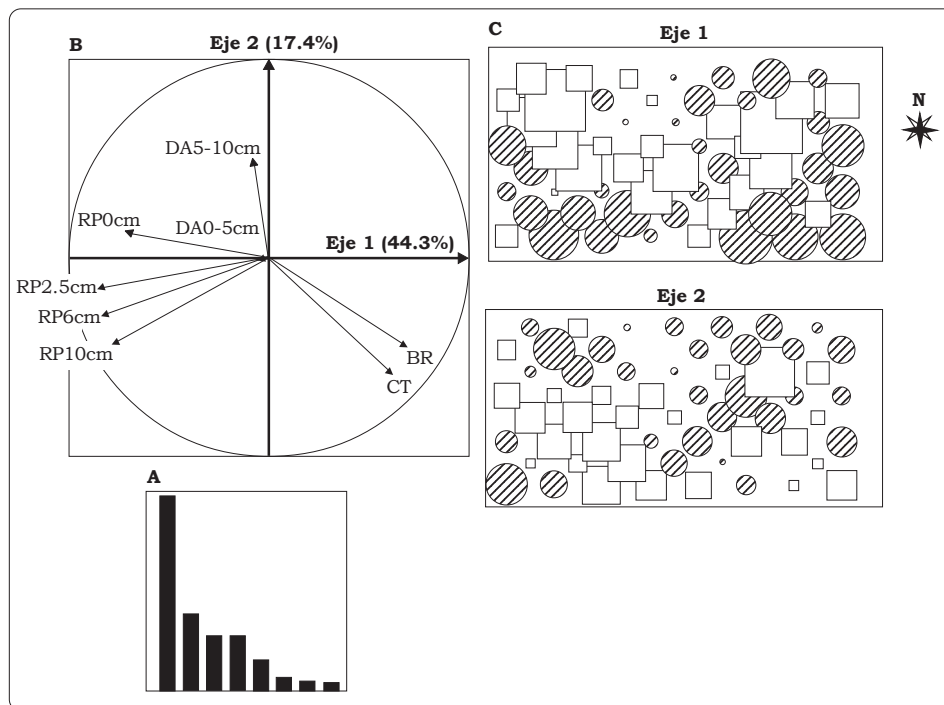


Figura 23-4. Resultados del ACP sobre los parámetros del suelo y la biomasa radicular: (A) Diagrama con los valores propios o "eigenvalues". (B) Círculo de correlación con las variables proyectadas sobre el plano factorial definido por los dos primeros ejes del ACP (BR = biomasa radicular; CT = carbono 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

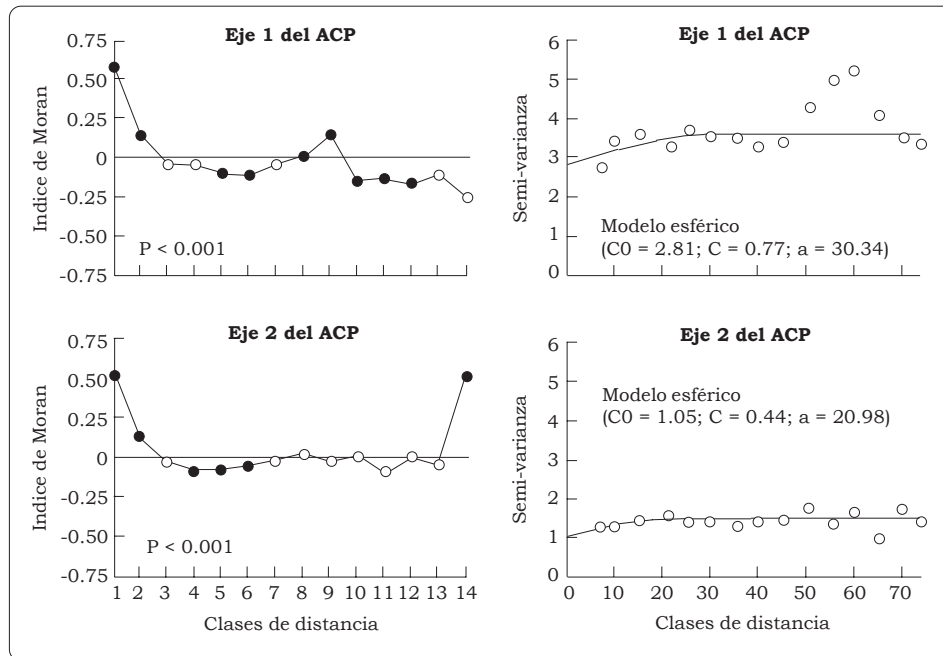


Figura 23-5. Correlogramas de Moran y semi-variogramas calculados a partir de las coordenadas factoriales de los 60 puntos de muestreo sobre los dos primeros ejes del ACP.

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.

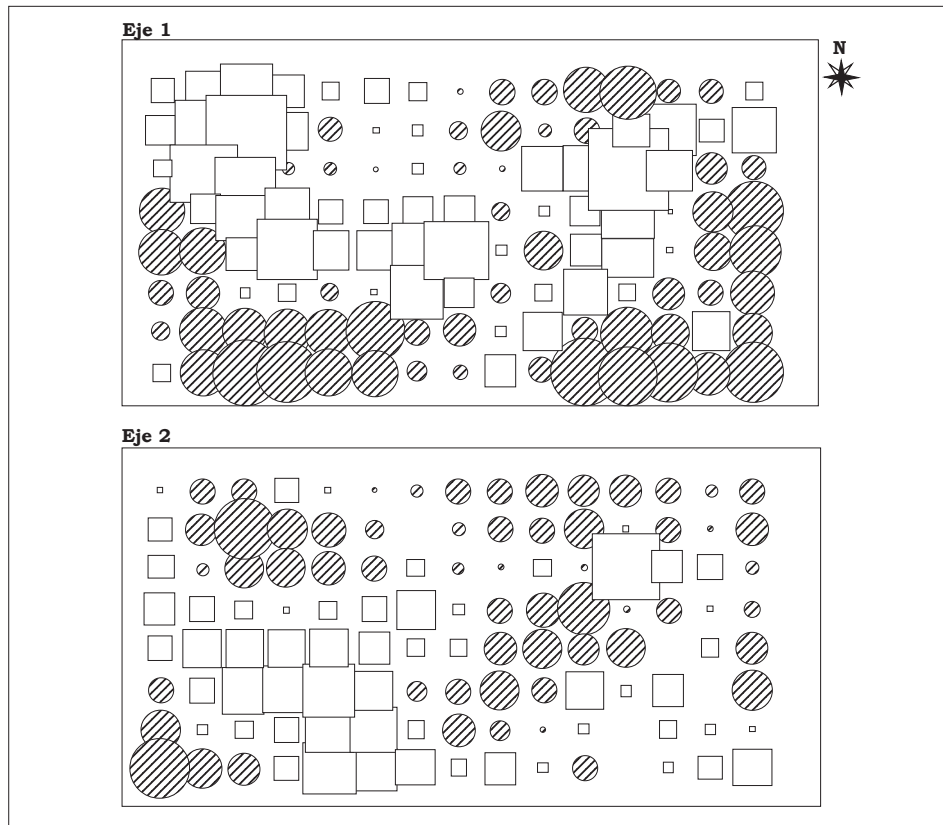


Figura 23-6. Mapas de las coordenadas factoriales de los 120 puntos de muestreo sobre los dos primeros ejes del ACP después de la interpolación puntual de “kriging” de los puntos no muestreados (valores ausentes). (Los círculos y los cuadrados representan, respectivamente, las coordenadas positivas y 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 (*Ocnerodrilidae* 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, *Ocnerodrilidae* 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.

PARTE VII

Conclusiones Generales y Prioridades para la Investigación Futura

CAPÍTULO 24

Conclusiones Generales, Resultados Importantes de la Investigación y Necesidades Futuras

*J. J. Jiménez**, *T. Decaëns***, *R. J. Thomas**,
*L. Mariani**** y *P. Lavelle****

Esta obra recopila los conocimientos recientes sobre los macroinvertebrados del suelo, haciendo énfasis especialmente en las lombrices de tierra de las sabanas situadas sobre los suelos ácidos de los Llanos Orientales de Colombia. La mayor parte de esta investigación se realizó en el Centro Nacional de Investigaciones (CNI) Carimagua. La hipótesis básica que ha servido de hilo conductor en este libro es que las lombrices de tierra son un recurso natural que puede manejarse para ayudar a la sostenibilidad de aquellos agroecosistemas cuyos recursos biológicos se considerarían indicadores potenciales de fertilidad y de calidad del suelo.

En Carimagua se hizo un inventario de los recursos biológicos, es decir, de la abundancia y la diversidad de las especies y de su ecología particular, así como una evaluación del impacto que causan dichos recursos en el suelo y en las

plantas. En este libro se describe el impacto de los ecosistemas, tanto naturales como antrópicos, sobre las comunidades de la macrofauna del suelo, y se estudian la biología básica, la dinámica de las poblaciones, las estrategias adaptativas y el ciclo de vida de las lombrices de tierra; asimismo, se detallan los efectos que un grupo funcional, el de los ingenieros del ecosistema, causa en diferentes aspectos físicos, químicos y biológicos de estos suelos. Se presentan, también, opciones para conservar dichos recursos biológicos y para aprovecharlos en sistemas de manejo que integren diversas prácticas agrícolas. Finalmente, se resumen los resultados más relevantes de la investigación obtenidos hasta la fecha y se discuten las necesidades que enfrenta esta investigación en el futuro.

La Fauna del Suelo como Recurso Natural Valioso

La macrofauna del suelo en la sabana natural de Carimagua se caracteriza por su riqueza taxonómica y su alta densidad de población. Las termitas (Isoptera) son el grupo más abundante (47% de la biomasa total) y lo siguen las

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

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

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

lombrices (*Oligochaeta*) con un 31% del total. Entre los demás grupos representados están las hormigas y las avispas (*Hymenoptera*), los escarabajos (*Coleoptera*), las arañas (*Arachnida*), los miriápodos (*Myriapoda*), los nematodos (*Nematoda*), las cigarras (*Homoptera*), las chinches (*Hemiptera*), los isópodos (*Isopoda*) y las moscas y mosquitos (*Diptera*).

Los dos grupos funcionales más importantes de los macroinvertebrados del suelo están representados en la sabana de Carimagua: son los “transformadores de la hojarasca”, p.ej., algunos coleópteros y las lombrices de hábito epigeo, y los “ingenieros del ecosistema”, como las termitas, las hormigas, las lombrices endógeas y las anécicas. De modo similar, y unida a la abundante riqueza específica de la sabana, una gran diversidad funcional se manifiesta en cuatro tipos de estructuras biogénicas superficiales producidas por 14 especies de ingenieros del ecosistema; son las siguientes: termiteros (3 tipos), placas de termitas (1), hormigueros (8) y heces de lombrices (2) (Decaëns et al. 2001). Este descubrimiento refuerza la idea de que la caracterización de la macrofauna en cualquier ecosistema debe ir acompañada de un inventario de las estructuras biogénicas, las cuales son, además, el factor que une la biodiversidad de los organismos con la función que éstos desempeñan en el ecosistema (Lavelle 1997).

Cuando los ecosistemas naturales son sustituidos por agroecosistemas, la intensidad de los cambios que experimenta la comunidad de lombrices dependerá, en su mayor parte, de la amplitud de las modificaciones ambientales inducidas por el uso agrícola del suelo. Por ejemplo, la riqueza

específica disminuye drásticamente cuando la selva tropical o la sabana se convierten en monocultivos anuales (Dangerfield 1990; Decaëns et al. 1994; Fragoso et al. 1997; Lavelle 1988; Lavelle y Pashanasi 1989). De otra parte, pocos cambios se observan cuando el agroecosistema es funcionalmente similar al ecosistema original, como en el caso de un pastizal proveniente de una sabana (Decaëns et al. 1994; Jiménez et al. 1998; Schneidmadl y Decaëns 1995) o el de un sistema agroforestal que deriva del bosque tropical (Fragoso et al. 1997; Gilot-Villenave et al. 1995; Lavelle y Pashanasi 1989).

La pérdida de la diversidad de las comunidades de lombrices causa una alteración en el funcionamiento del ecosistema (Fragoso et al. 1997; Giller et al. 1997). En India, por ejemplo, surgen problemas en los cultivos de té tras la desaparición de las lombrices de hábito anécico porque la hojarasca, que sin ellas no puede ser introducida rápidamente en el suelo, se acumula excesivamente sobre éste (Senapati et al. 1994). En América del Sur, la conversión del bosque amazónico en pastizales intensivos conduce a la eliminación de las especies nativas de lombrices en beneficio de otra especie alóctona; ahora bien, la intensa actividad de ésta, unida a la ausencia de la diversidad original, degradan el ecosistema (Barros et al. 1998; Blanchart et al. 1999; Chauvel et al. 1999; Duboisset 1995).

La Intensificación Agrícola y los Ingenieros del Ecosistema

Las prácticas agrícolas pueden clasificarse, siguiendo un gradiente continuo, desde las extensivas (utilización del fuego, baja carga

animal) hasta las intensivas (uso normal de maquinaria agrícola, aplicación de grandes cantidades de insumos y pastoreo intenso). La intensificación agrícola y las prácticas asociadas con ella, como la eliminación de la vegetación nativa, la mecanización del suelo y el uso de pesticidas, conducen a ciertas modificaciones ambientales (especialmente en el microclima y en el recurso trófico) que disminuyen la mayor parte de la biodiversidad del suelo (Swift et al. 1996).

La biodiversidad de un agroecosistema se reduce no sólo en relación con la macrofauna del suelo sino también con las comunidades vegetales y animales, en comparación con los ecosistemas naturales (Giller et al. 1997; Swift y Anderson 1994; Swift et al. 1996). El concepto de intensificación agrícola incluye también cambios en la estructura de los agroecosistemas, por ejemplo cuando se pasa de una agricultura tradicional a una más intensiva (Swift et al. 1996). La intensificación agrícola se caracteriza por tres acciones (Giller et al. 1997; Swift y Anderson 1994):

- El uso más frecuente de la misma parcela de suelo, es decir, la intensificación en el uso del recurso.
- La especialización de las especies productivas, tanto animales como vegetales, es decir, el comienzo de la pérdida de la biodiversidad de la cubierta vegetal inicial.
- La utilización de insumos, como fertilizantes y pesticidas, junto con la mecanización del suelo.

Los diferentes agroecosistemas estudiados en Carimagua pueden clasificarse en función del grado de intensificación agrícola (Swift et al. 1996), el cual puede expresarse

mediante un índice (adaptado de Giller et al. 1997) que permite visualizar de manera precisa dicha intensificación en los Llanos Orientales (Decaëns y Jiménez 2002). El orden ascendente de intensificación del gradiente sería el siguiente (Figura 24-1):

Sabana nativa < Cultivos de marañón < Pastizales tradicionales <

Pastizales introducidos antiguos < Pastizales introducidos recientes <

Monocultivos < Cultivos anuales

La riqueza taxonómica de la macrofauna del suelo varía a lo largo de este gradiente según dos factores: (a) la intensidad y la frecuencia de la perturbación y (b) la productividad del ecosistema (cantidad y calidad de los recursos) (Huston 1996). En general, se pueden distinguir dos grandes agroecosistemas que contrastan según los efectos causados en las prácticas agrícolas empleadas: los pastizales y los monocultivos anuales.

Los pastizales no sólo conservan la riqueza de especies de lombrices sino que aumentan sus poblaciones (Jiménez et al. 1998), es decir, tienen una capacidad de carga mayor. La razón es la siguiente: los pastizales, que incorporan C al suelo mediante la fotosíntesis y las raíces, suministran además con los desechos animales, en particular las deposiciones del ganado, recursos orgánicos de mayor calidad tanto para las lombrices como para los transformadores de la hojarasca. El estiércol del ganado es fragmentado e incorporado al suelo rápidamente, junto con la hojarasca, por los ingenieros del ecosistema, es decir, uno y otra son ingeridos por ellos y se mezclan con la parte mineral del suelo en el tracto digestivo de las lombrices anécicas, o son mezclados

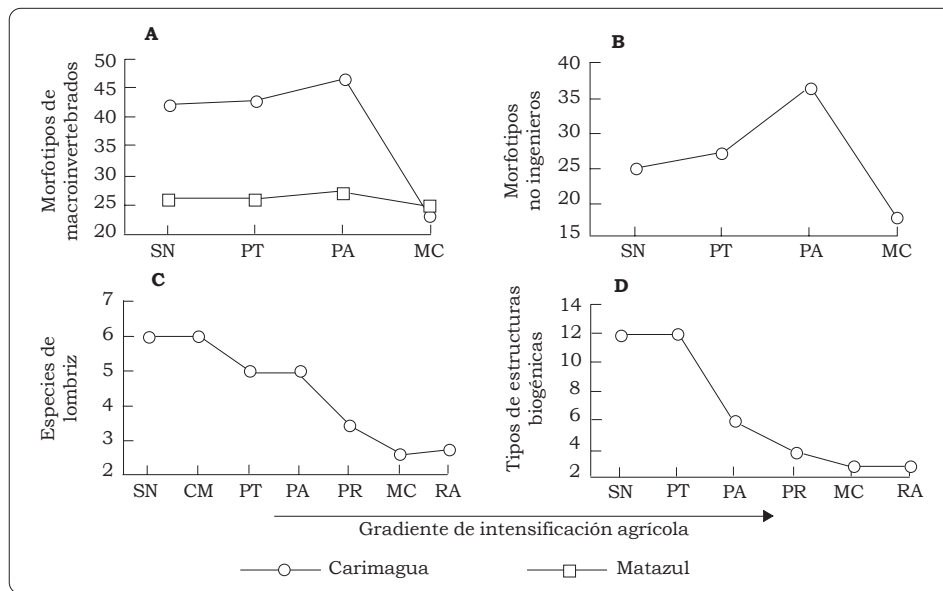


Figura 24-1. Número por metro cuadrado de (A) morfotipos de macroinvertebrados, (B) macroinvertebrados que no son ingenieros, (C) lombrices y (D) ingenieros del ecosistema que producen estructuras en la superficie del suelo. Las cifras se relacionan con un gradiente de intensificación agrícola representado por: SN (= sabana nativa); CM (= cultivo de marañón, *Anacardium occidentale* L.); PT (= pastizal tradicional); PA (= pastizal introducido longevo); PR (= pastizal reciente); MC (= monocultivo); RA (= rotación anual) (Decaëns y Jiménez 2002).

con suelo —en el que varían la cantidad de materia orgánica (MO) y de raíces— por las lombrices endógeas. En los pastizales hay una cantidad de raíces mucho mayor que en la sabana nativa (Rao 1998), un factor que puede aumentar las poblaciones de lombrices endógeas, como *Andiodrilus* n. sp., y también influir en la acumulación de cantidades considerables de C en el interior del suelo (Fisher et al. 1994, 1997).

En algunos casos, la combinación de agroecosistemas favorece los procesos antes descritos; por ejemplo, el sistema arroz-pastizal (Sanz et al. 1999), donde el pastizal, que queda establecido tras la siembra del arroz, se beneficia de la fertilización inorgánica aplicada al cultivo de este cereal. Igualmente, en los pastizales de gramíneas con

leguminosas, la fertilización orgánica aumenta la cantidad y la calidad de la MO. La presencia de la leguminosa en el sistema mejora el ciclo de los nutrientes y favorece la fijación biológica del N (Thomas 1992; Thomas et al. 1995).

La intensificación agrícola afecta, generalmente, a todos los grupos de macroinvertebrados. En Carimagua, sólo los sistemas más intensivos —los monocultivos anuales— afectan significativamente y de manera negativa la riqueza taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados (Figura 24-1,A). La riqueza de especies de transformadores de la hojarasca es máxima en los sistemas de uso de la tierra que sean moderadamente intensivos (Figura 24-1,B). Este resultado es, en principio, diferente de la hipótesis de Swift et al. (1996), quienes

sostienen que la intensificación agrícola conduce sistemáticamente a una reducción de la diversidad. Sin embargo, esta hipótesis no fue respaldada por el estudio realizado en Matazul, cerca de Puerto López y a 100 km al este de Carimagua, donde no hubo una disminución significativa de la riqueza taxonómica a lo largo del gradiente de intensificación.

En cuanto a las lombrices de tierra, el número de especies disminuye progresivamente si se parte de la sabana natural y se avanza a los monocultivos anuales (Figura 24-1,C). Por último, el número de estructuras biogénicas identificables sobre la superficie del suelo, a menudo relacionadas con el número de especies de ingenieros del ecosistema que desarrollan parte de sus actividades en la superficie del suelo, también disminuye rápidamente cuando aumenta la

intensificación del sistema de uso de la tierra, excepto en las pasturas extensivas tradicionales (o sea, en el sistema menos intensivo) (Figura 24-1,D).

Desde un punto de vista cuantitativo, los sistemas más favorables para la actividad de la macrofauna del suelo son los sistemas moderadamente intensivos. La biomasa total de macroinvertebrados, por ejemplo de las lombrices, aumenta en los cultivos de especies arbóreas y en los pastizales introducidos (Figuras 24-3,A y B).

La cantidad de estructuras biogénicas varía de la misma forma (Figura 24-2,C). Estos resultados podrían explicar las variaciones observadas en la riqueza de especies del grupo funcional de los transformadores de la hojarasca (Figura 24-1,B). Estos dependen, en

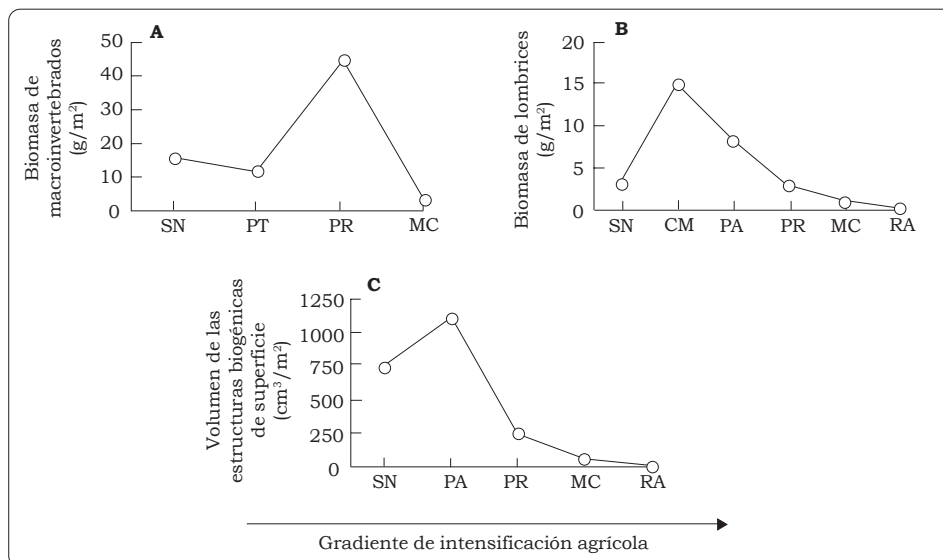


Figura 24-2. Valor de los siguientes parámetros: (A) biomasa de macroinvertebrados, (B) biomasa de lombrices y (C) cantidad de estructuras biogénicas en la superficie del suelo. Estos valores están relacionados con un gradiente de intensificación agrícola representado por: SN (= sabana nativa); CM (= cultivo de marañón, *Anacardium occidentale* L.); PT (= pastizal tradicional); PA (= pastizal introducido longevo); PR (= pastizal reciente); MC (= monocultivo); RA (= rotación anual) (Decaëns y Jiménez 2002).

gran medida, de tales estructuras. Por ejemplo, *M. carimaguensis*, un ingeniero del ecosistema, modifica las condiciones de vida de otros organismos mediante la creación de estructuras biogénicas, es decir, de heces superficiales donde abundan ciertos grupos de artrópodos (T. Decaëns 1999, sin publicar).

Las especies de lombrices de Carimagua no responden por igual a la intensificación agrícola. En general, su densidad aumenta en los sistemas de uso de la tierra moderadamente intensivos y disminuye en los sistemas más intensivos, aunque la amplitud de estas variaciones es grande y depende de la especie (Decaëns y Jiménez 2002). En los pastizales intensivos, un género nuevo perteneciente a la familia Ocnodrilidae aprovecha

rápido el mejoramiento de las condiciones tróficas; el resto de las especies, en cambio, resistieron primero el impacto de las prácticas agrícolas empleadas y reconstituyeron posteriormente sus efectivos (Figura 24-3).

La velocidad a la que aumenta la densidad de las poblaciones depende del recurso utilizado; así, Ocnodrilidae n. sp. y *M. carimaguensis* son las que más rápidamente responden a una perturbación. La primera es una especie de rápido e intenso crecimiento demográfico, poco afectada por la labranza. *Martiodrilus carimaguensis* posee la facultad de desplazarse sobre superficie del suelo y consumir sustratos ricos en MO, como raíces muertas, hojarasca, residuos orgánicos de naturaleza diversa y

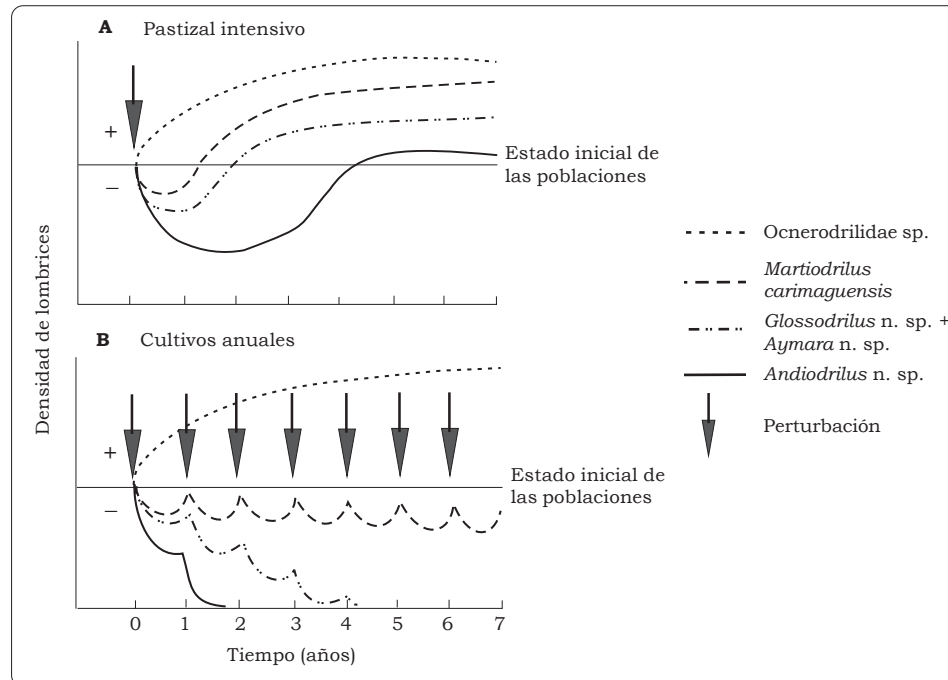


Figura 24-3. Respuesta de las diferentes especies de lombrices de Carimagua, Colombia, a las perturbaciones derivadas de las prácticas agrícolas (labranza, pesticidas) en: (A) un pastizal intensivo y (B) un monocultivo anual (Decaëns y Jiménez 2002).

heces de otras lombrices (Mariani et al. 2001). En los monocultivos anuales, las especies no tienen el tiempo suficiente para recuperar la densidad que tenían antes de las perturbaciones y la mayoría de ellas desaparece de estos sistemas.

Ciclo de Vida, Estructura de la Comunidad y Perturbación

El estudio de la diversidad y de los procesos ecológicos asociados con esa biodiversidad y su función en el ecosistema constituye la base de la comprensión y del manejo de los ecosistemas naturales y perturbados (Giller 1996). En general, las comunidades de lombrices son sensibles a los factores climáticos y edáficos, los cuales determinan la disponibilidad de los recursos alimenticios y las condiciones microclimáticas. Existe, por tanto, el riesgo de que las alteraciones que el hombre causa en los ecosistemas naturales alteren las comunidades de macroinvertebrados. Ahora bien, la capacidad de respuesta de dicha fauna puede emplearse para manejar sus actividades (Lavelle et al. 1994, 1999).

En relación con la biología y la ecología de las especies de la sabana, las hipótesis que se han probado son las siguientes (Jiménez 1999):

- La sustitución de la sabana nativa por el pastizal conduce a una reducción drástica de la riqueza específica y de la diversidad de las lombrices de tierra, que puede conducir a la eliminación de las especies nativas.
- Aunque las especies nativas consigan adaptarse al nuevo sistema de uso de la tierra, la estructura de su comunidad cambiará.

- El manejo de la producción primaria en el pastizal y su aumento influyen en la abundancia y en la biomasa de las especies, bien incrementando o bien reduciendo el número de individuos.

El cambio que experimenta el ecosistema natural, que es la sabana nativa, influye en la estructura funcional de la comunidad de lombrices, pero poco o nada afecta la riqueza en especies de éstas. En los pastizales de Carimagua se encuentran las mismas especies nativas que en la sabana natural y no se observa ninguna invasión de especies exóticas. Sin embargo, la estructura de la comunidad ha cambiado, es decir, la contribución relativa de las diferentes categorías ecológicas y sus efectos en los agroecosistemas fueron alterados.

Dos pastizales introducidos conservan la fauna nativa en Carimagua: (a) *Andropogon gayanus* y *Brachiaria decumbens*, solos o asociados con la leguminosa *Pueraria phaseoloides*; (b) *Brachiaria humidicola*, sola o asociada con *Arachis pintoi* u otras leguminosas. Estos resultados son excepcionales porque, según la teoría generalmente aceptada, las perturbaciones que experimentan los ecosistemas naturales traen consigo la disminución o la desaparición de las especies nativas (Lee 1991). Lo más común es la aparición de especies de distribución pantropical con un rango de tolerancia a las propiedades físico-químicas del medio muy amplio, como *Pontoscolex corethrurus* Müller (Cuadro 24-1) y *Polypheretima elongata* Perrier (Barois et al. 1988; Barros et al. 1998; Fragoso et al. 1999; Lavelle y Pashanasi 1989).

Es probable que el principal factor que interviene en el mantenimiento de la fauna nativa

Cuadro 24-1. Riqueza de especies de macroinvertebrados en dos ambientes: uno, un ecosistema de bosque tropical en Manaos, Brasil, bajo el bosque primario y en un pastizal introducido de *Brachiaria humidicola* Rendle (Barros et al. 1998); y otro, un ecosistema de sabana en Carimagua, Colombia, en la sabana y en un pastizal introducido de *B. humidicola* + *Pueraria phaseoloides* (Decaëns et al. 1994).

Parámetro	Bosque tropical (Manaos, Brasil)		Sabana (Carimagua, Colombia)	
	En bosque	En pastizal	En sabana	En pastizal
Morfoespecies (no.)	151	48	31-57	42-55
Especies en común (%)		15		54
Biomasa total (g PF/m ²)	51.5	51.2	15.3	28.8-62.5
Biomasa de <i>Pontoscolex corethrurus</i> (%)	0	90	0	0

sea la similitud estructural y funcional entre el ecosistema original y el agroecosistema (Fragoso et al. 1999). Una de las causas del establecimiento de poblaciones exóticas de lombrices es la colonización del nicho que dejan vacante las especies nativas tras una alteración de su hábitat (Kalisz y Wood 1995).

Del total de especies de la sabana, sólo dos crecieron significativamente en abundancia en los pastizales de Carimagua (Jiménez 1999).

Estrategias Adaptativas

Las sabanas tropicales son ecosistemas sometidos a una fuerte estacionalidad en la cual la época seca puede variar de 3 a 9 meses. Este patrón determina el tipo de sabana y, por tanto, su régimen de humedad y su vegetación (Solbrig et al. 1996). Una estacionalidad tan fuerte influye directamente en la humedad del suelo, factor que determina los siguientes aspectos:

- la actividad, la dinámica y el tamaño de las poblaciones de las lombrices (Lavelle 1978, 1983);
- las estrategias adaptativas y los hábitos alimenticios adoptados; y

- la localización en el suelo durante la época de actividad, ya que las poblaciones de lombrices responden a la severidad ambiental con el fin de evitar su extinción.

Las tres categorías ecológicas principales de lombrices (Bouché 1977; Lavelle 1981) se basan en la respuesta que dan estos organismos a los factores limitantes del suelo, es decir, a la escasa reserva de nutrientes, al suelo compacto y a las condiciones climáticas desfavorables.

Las especies se adaptan a tales condiciones de estrés mediante cambios en su actividad y en su estructura demográfica (en los parámetros de desarrollo como crecimiento, fecundidad, mortalidad, etc.). Hay tres parámetros de población, todos ellos explicados por las variaciones estacionales del ambiente, que definen la estructura funcional de la comunidad de lombrices de Carimagua: la abundancia, el grado de actividad y la distribución vertical. La estacionalidad aparece, por ejemplo, como el factor determinante de la actividad de las poblaciones y de las diversas estrategias adaptativas frente a las condiciones adversas (Jiménez et al. 2000). Partiendo de estas observaciones, en Carimagua

se distinguen tres grupos de especies, según la respuesta que den al estrés ambiental:

1. Especies de tamaño pequeño, localizadas superficialmente en el suelo (en la época activa), con distribución vertical profunda durante la fase de quiescencia. Por ejemplo, *Ocnerodrilidae* n. sp., así como *Aymara* n. sp. (epígea) y *Glossodrilus* n. sp. (endógea), aunque la distribución vertical de las dos últimas no es muy profunda.
2. Especies de tamaño intermedio, de localización superficial durante la época lluviosa, y sin adaptación especial a la época de sequía; por ejemplo, *Andiodrilus* n. sp. (endógea).
3. Especies de tamaño grande, con diapausa verdadera en las capas profundas del suelo; por ejemplo, *Andiorrhinus* n. sp. (endógena, aunque sin diapausa) y *M. carimaguensis* (anécica).

Ingenieros del Ecosistema del Suelo

Los Capítulos del 11 al 23 están dedicados al estudio de los efectos producidos por los ingenieros del ecosistema en algunos procesos físicos y químicos del suelo, y giran en torno a tres hipótesis (Decaëns 1999):

- Los ingenieros del ecosistema producen estructuras biogénicas que son características de su especie.
- Los ingenieros del ecosistema causan, mediante las estructuras biogénicas producidas, un impacto significativo en los procesos del suelo y en los organismos que viven en él.

- La intensificación agrícola tiene efectos contrastantes en las comunidades de ingenieros ecológicos del suelo y altera, por tanto, el impacto que éstos harían, ya que la composición de la comunidad de ingenieros y su función pueden variar.

La comprobación empírica y experimental de estas hipótesis ha permitido establecer y describir el papel funcional de los ingenieros del ecosistema en los suelos de las sabanas colombianas, así como evaluar el impacto que tienen las prácticas agrícolas en las poblaciones de tales ingenieros.

Martiodrilus carimaguensis como ingeniero del ecosistema

Los ingenieros ecológicos son organismos que tienen la facultad de modular la disponibilidad de los recursos que serán usados por otros organismos vivos mediante las estructuras biogénicas que producen (Jones et al. 1994, 1997; Lawton y Jones 1995). Numerosos macroinvertebrados responden a esta definición (Anderson 1995; Jones et al. 1994; Lavelle 1997), incluyendo a *M. carimaguensis*. Esta especie, en efecto, modifica su ambiente haciendo pasar los materiales (hojarasca, humus y suelo) de un estado físico a otro, es decir, abriendo macroporos en el suelo, incorporando hojarasca al suelo y formando agregados estables. Las estructuras producidas —galerías y turrículos— constituyen un recurso (microhábitat y recurso trófico, respectivamente) que los macroinvertebrados y las raíces aprovechan directamente. De manera relativamente indirecta, *M. carimaguensis* transforma el suelo, llevándolo de un estado físico inicial a uno bioturbado a través de una serie de modificaciones en sus

propiedades físicas, en la dinámica de la MO y en la disponibilidad de los nutrientes, todo lo cual tiene un efecto positivo en el crecimiento de las plantas (Decaëns et al. 1999a, 1999b).

En resumen, *M. carimaguensis* desarrolla las siguientes acciones por medio de las estructuras que produce (Decaëns 1999):

- Suministra un recurso trófico, ya que *Andiodrilus* n. sp. y *Ocnerodrilidae* n. sp. ingieren esas estructuras, y uno espacial, porque proporciona un espacio a ciertos macroinvertebrados en el interior de las galerías o bajo los túriculos.
- Modifica indirectamente la disponibilidad y la calidad del recurso trófico y del recurso espacial; es decir, al modificar la estructura del suelo y la dinámica de su MO, favorece la disponibilidad de los nutrientes que requieren las plantas.
- Facilita el transporte de algunos organismos, aproximándolos a los recursos.

Los atributos funcionales de una especie o de un grupo funcional se consideran a diferentes niveles de organización dentro de los sistemas jerárquicamente conformados. En cuanto aumenta la escala de observación, de lo más próximo a lo más alejado, los niveles describen los mismos procesos (Allen y Starr 1982). Una primera aproximación ascendente (“bottom-up”, *sensu* Anderson 1995) ha mostrado que las estructuras biogénicas producidas por *M. carimaguensis* influyen en la estructura del suelo, en la dinámica de la MO del suelo, en la diversidad de la macrofauna y en el crecimiento radicular de las plantas. En una

aproximación descendente (“top-down”, *sensu* Anderson 1995), el impacto de *M. carimaguensis* en el ecosistema sigue siendo apreciable, aunque está marcado progresivamente por los efectos producidos por otras comunidades de organismos y por los factores ambientales que regulan los procesos del suelo dentro de la escala jerárquica (Decaëns et al. 1999a).

Tipología de las estructuras biogénicas

Los ingenieros del suelo del ecosistema en Carimagua producen estructuras biogénicas de características fisicoquímicas particulares de cada especie y, generalmente, diferentes del suelo que las circunda. Esto abre la posibilidad, mas allá de los criterios clásicos de clasificación ecológica de las lombrices de tierra, de establecer una clasificación nueva de los ingenieros del ecosistema basada en los atributos funcionales de sus estructuras biogénicas y sin considerar necesariamente los aspectos taxonómicos (Decaëns et al. 2001); por ejemplo, la ingeniería que hace *M. carimaguensis* en el ecosistema disminuye la compactación del suelo —un efecto que equilibra, en cierta forma, la compactación proveniente de las heces grandes y compactas que produce la lombriz— y nos permitiría llamarla una especie descompactadora. Hay que considerar también el efecto de la especie perteneciente a la familia *Ocnerodrilidae*, pues su contribución a la estabilidad estructural del suelo puede ser importante, aun cuando los efectos que tenga en el crecimiento de las plantas sean pequeños.

Guía para el Manejo de la Fauna Benéfica del Suelo

Tanto la investigación presentada en esta obra como las referencias bibliográficas consultadas nos llevan a ser cautos respecto a la formulación de una guía general para el manejo de la macrofauna del suelo. Algunas prácticas, como los pastizales mejorados, pueden generar, sin duda, un aumento sustancial de las poblaciones de macrofauna. Ahora bien, este aumento puede ser benéfico, como en el caso de *M. carimaguensis* en las sabanas colombianas, o perjudicial, como el efecto compactador de *P. corethrus* en los pastizales de la Amazonia que, aunado a la pérdida de la fauna nativa del suelo, llevaría a la degradación de los pastizales (Chauvel et al. 1999). La similitud entre el ecosistema original y el agroecosistema que de él proviene sería el principal determinante de la supervivencia, de la adaptación, de la capacidad de resistencia y de la estabilidad de las especies nativas de lombrices, dentro de los límites del manejo de los ecosistemas.

Antes de pensar en establecer una de las guías indicadas, es necesario conocer la biología y la ecología básicas de la macrofauna de cualquier ecosistema. Este proceso exige un activo trabajo de investigación, lo que explica la escasa presencia de estudios similares en la zona tropical. El conocimiento mencionado debe enfocarse a los principales ingenieros del ecosistema que se han encontrado, puesto que los efectos causados por estas especies tienden a dominar los que provienen de las demás poblaciones de la macrofauna (Lavelle 1997).

El caso de *M. carimaguensis* en los Llanos Orientales de Colombia es, hasta ahora, una excepción, ya que

los efectos de esta especie en los pastizales mejorados tienden a ser beneficiosos cuando aumentan sus poblaciones (Parte III y Parte VI de esta obra). Estas lombrices son un ejemplo excepcional de que las actividades de la macrofauna nativa contribuyen a la conservación, a la productividad y a la sostenibilidad de un agroecosistema, y logran mejorar estos parámetros.

La disposición espacial de un pastizal junto a un cultivo puede acelerar la recuperación de las poblaciones de macrofauna de este último. Esta práctica de manejo necesita ser investigada aún en profundidad, especialmente si la especie benéfica, que puede establecerse más rápidamente, ayuda a revertir los problemas de degradación de la estructura del suelo debidos a los cultivos, y hace así innecesaria la solución de dichos problemas mediante el empleo de estrategias intensivas y el uso de maquinaria costosa. Las lombrices de tierra se convierten entonces en un recurso que se podría utilizar para mejorar la calidad del ecosistema.

La disposición espacial de parcelas que conservan las poblaciones de lombrices junto a aquéllas que tienden a reducirlas es un ejemplo de manejo indirecto (Figura 24-4). Lavelle et al. (1999) suministran mayor información sobre este tema y lo discuten en detalle.

Tipología de una comunidad de macrofauna benéfica

Aunque es grande el número de especies que pueden considerarse ingenieros del ecosistema porque causan cambios físicos en el ambiente, no todos esos cambios tendrán consecuencias ecológicas significativas (Jones et al. 1997). Sin

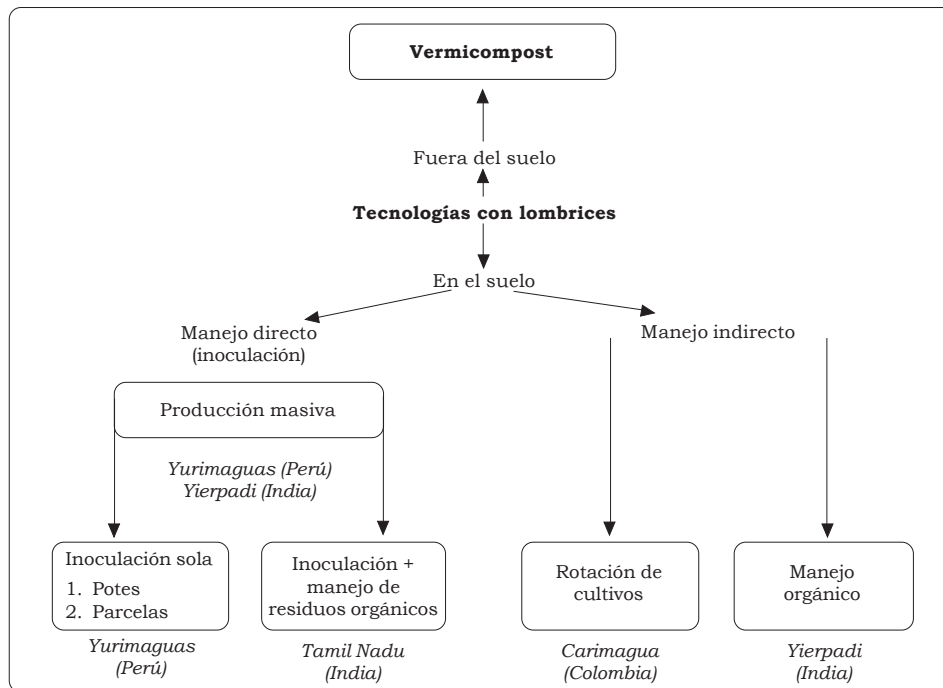


Figura 24-4. Alternativas de manejo en las tecnologías con lombrices (Senapati et al. 1999). Los rectángulos indican actividades humanas.

embargo, algunos ingenieros pueden multiplicar estos efectos mediante la acción desarrollada por su dominio funcional. Estos efectos dependen de una serie de factores, entre los que se encuentran la densidad poblacional, la distribución espacial local y regional, y el tipo de estructuras físicas producidas (Jones et al. 1997). Por tanto, es preciso identificar las especies presentes en el suelo y las estructuras que ellas producen, y describir con precisión los mecanismos mediante los cuales los ingenieros del ecosistema influyen en el ambiente del suelo. Las interacciones tróficas e indirectas (interacciones de ingeniería, *sensu* Jones et al. 1994) pueden incluirse en modelos predictivos del impacto que causarían los ingenieros del ecosistema. Estos modelos serán particularmente útiles cuando se intente mejorar la sostenibilidad de

los agroecosistemas mediante un aumento de las actividades o de la diversidad de la macrofauna del suelo (o de ambos factores) (Giller et al. 1997). Los modelos se emplearían para probar las hipótesis sobre la función de la biodiversidad en los agroecosistemas (Swift y Anderson 1994; Swift et al. 1996).

El estudio aquí presentado permite sugerir que el manejo de la diversidad de las lombrices de tierra en los agroecosistemas debe iniciarse estableciendo una comunidad que contenga una o más especies epígeas y una o más especies anécicas —que construyan galerías verticales, produzcan estructuras biogénicas en la superficie y mezclen residuos vegetales con el sustrato mineral— y una o más especies endógeas —que se alimenten de MO y de exudados de raíces y horaden galerías horizontales. La comunidad de

lombrices de Carimagua responde exactamente a este modelo, y hace posible la propuesta de un manejo determinado de las comunidades de lombrices en los agroecosistemas estudiados.

Las opciones de manejo de la actividad de las lombrices tendrían en cuenta, principalmente, los siguientes aspectos relevantes:

- La comunidad de ingenieros del ecosistema del suelo en el agroecosistema debería ser la misma que la del ecosistema original, que es el natural.
- Los organismos ingenieros del suelo y, en particular, *M. carimaguensis*, influyen en diferentes procesos relacionados con la fertilidad del suelo.
- Las actividades de los ingenieros del suelo se han desarrollado bastante en los pastizales, pero se reducen mucho en los cultivos anuales.
- Los efectos de los ingenieros del ecosistema permanecen durante algún tiempo porque las estructuras biogénicas producidas persisten en el entorno, aun después de la desaparición del organismo que las produjo.

La especie perteneciente a la familia Ocnerodrilidae y *M. carimaguensis* son las únicas especies de lombriz que soportan la intensificación continua de los monocultivos. Ocnerodrilidae n. sp. es una especie endógena polihúmica que tolera la labranza porque sus individuos son de tamaño muy pequeño. Los individuos de *M. carimaguensis*, aparte de la buena estrategia con que, en la época desfavorable, ocupan los estratos profundos del suelo (Jiménez y Decaëns 2000), migran también por

la superficie del suelo. La colonización que haría *M. carimaguensis* de una parcela pobre en lombrices podría facilitarse si se distribuyen adecuadamente las parcelas. Además, las rotaciones en que un monocultivo sigue a un pastizal de varios años de servicio pueden ser favorables para el desarrollo de poblaciones importantes de lombrices.

Un sistema de producción agrícola que preserve las lombrices desarrollaría las siguientes prácticas:

- Mantener los pastizales nativos (la sabana) como reservorios de biodiversidad.
- Establecer cultivos forrajeros como bancos de proteína (Rippstein et al. 1996) que permitan el desarrollo de una biomasa de lombrices importante.
- Sembrar cultivos anuales que roten con pastizales de varios años (bancos de proteína) o con cultivos forrajeros, de manera que los fenómenos de migración se maximicen. En este sistema, las estructuras biogénicas que aparezcan serían indicadores cualitativos y cuantitativos del estado de las poblaciones de los ingenieros del ecosistema.

Un desafío importante para el futuro cercano es la identificación de los agroecosistemas sostenibles que mantienen niveles aceptables de diversidad y de biomasa de la macrofauna del suelo, para optimizar las actividades de ésta. La investigación presentada en esta obra es un ejemplo de la decisión de abrir la “caja negra” de la biología del suelo y del consiguiente desarrollo de una guía de manejo de la fauna encontrada. Ahora bien, para que los productores acepten y adopten esta guía, los estudios mencionados

deben combinarse con un enfoque multidisciplinario que incluya los conocimientos locales, la experimentación en la finca del productor y algunos estudios socioeconómicos. De este modo, el suelo se vería como un lugar más diverso, productivo y saludable, gracias a un proceso que aumente el número de opciones viables para el productor.

Aceptación por los Productores

Cualquier práctica nueva de manejo de los organismos del suelo debe ser aceptada por el agricultor y requiere, a menudo, que éste la desarrolle y la adapte para que pueda incorporarla con éxito a su sistema. El conocimiento actual de la percepción que tienen los agricultores de los organismos del suelo es todavía muy limitado. Algunos estudios recientes sobre esta visión del agricultor han revelado, por ejemplo, una gran variación tanto en los conocimientos locales sobre las lombrices como en el uso que pueden hacer de ellas en sus sistemas agrícolas (Ortiz et al. 1999). Los agricultores de México que fueron consultados estaban relativamente bien informados sobre la importancia y los beneficios de las lombrices de tierra en la fertilidad del suelo; los agricultores del Congo, en cambio, tenían muy escasa información al respecto. Se percibieron también diferencias entre hombres y mujeres sobre este tema en el estudio de México (Ortiz et al. 1999). Los conocimientos que tienen los agricultores de una localidad sobre los organismos microscópicos son incluso menores que los relacionados con los organismos más grandes y visibles; los síntomas de enfermedades en las plantas serían, quizás, el único indicador obvio para ellos de la presencia de organismos

perjudiciales. No obstante, resulta estimulante anotar que los agricultores de México podían distinguir entre tres o cuatro tipos de lombrices según su tamaño, su color y el lugar donde se encontraban. Ortiz et al. (1999) publicaron el primer informe, probablemente, sobre la percepción que tienen los agricultores de la macrofauna del suelo.

Los agricultores y los científicos necesitan desarrollar conjuntamente un lenguaje común sobre la fauna del suelo, ya que así se aceptarían mejor los conceptos sobre los organismos del suelo y sobre las prácticas de manejo de éstos, y se aumentaría, por ello, significativamente las poblaciones de estos organismos en los sistemas de producción. Es necesario, también, desarrollar una guía del usuario, sencilla y amigable, para manejar las actividades de los organismos benéficos. Los agricultores necesitan distinguir, por ejemplo, entre las especies de lombrices que compactan el suelo y las que no lo compactan. Necesitan también métodos de muestreo simples y rápidos para obtener, al menos, un cálculo semicuantitativo de la abundancia de la macrofauna. Los científicos, por su parte, necesitan establecer o verificar los umbrales de abundancia de organismos o de poblaciones, desde los que se obtengan impactos significativos en los procesos del suelo y en la producción vegetal.

Estas herramientas y guías para tomar decisiones deben desarrollarse conjuntamente entre los agricultores y los científicos, incorporando el conocimiento local existente y, cuando éste no exista, suministrando material educativo y didáctico para los que puedan leer y para los que no sepan hacerlo. Existen ejemplos de dicho material: uno de ellos es la serie de guías de

manejo de los recursos naturales que ha sido publicada para usarla en el manejo de las cuencas (CIAT 1999). Estas guías indicarán cómo identificar y desarrollar un enfoque sobre el manejo de los recursos naturales y cómo desarrollar un material atractivo para los agricultores y otros usuarios, como los extensionistas y los integrantes de organizaciones no gubernamentales (ONG). Actualmente se están elaborando módulos de capacitación sobre biología del suelo.

Resultados Importantes de la Investigación

Capítulo 2

Impacto del uso de la tierra en la macrofauna del suelo de los Llanos Orientales de Colombia

1. Las comunidades de macroinvertebrados responden claramente a las alteraciones derivadas del sistema de uso del suelo. El pastoreo y la quema favorecen la actividad de las lombrices, aunque su importancia decrece cuando hay sobrepastoreo.
2. La asociación de *B. decumbens* y *P. phaseoloides* durante un tiempo largo (15 años) conserva la calidad y la biodiversidad del suelo y mantiene también la riqueza taxonómica de la sabana.
3. Los cultivos anuales tienen un impacto negativo dramático en las poblaciones de lombrices y artrópodos porque reducen su biomasa, la densidad de sus poblaciones y su riqueza taxonómica.

Capítulo 3

Cuantificación de la macrofauna del suelo en una cuenca hidrográfica de Colombia

1. La diversidad, la abundancia y la estructura funcional de las comunidades de los macroinvertebrados del suelo variaban según el sistema de uso de la tierra; el bosque secundario fue el ecosistema de mayor diversidad.
2. Varios organismos pueden ser utilizados como indicadores de calidad del suelo en los ambientes de ladera alterados de los Andes colombianos.

Capítulo 4

Las comunidades de lombrices en las sabanas nativas y en los pastizales introducidos de los Llanos Orientales de Colombia

1. La riqueza específica de la sabana nativa se mantuvo en los pastizales, ya sean de gramínea sola o asociada con leguminosas, y ninguna especie exótica de lombriz colonizó estos agroecosistemas.
2. La comunidad de lombrices de Carimagua está compuesta por especies pertenecientes a las principales categorías ecológicas. Estas especies son de diverso tamaño y emplean estrategias adaptativas diferentes que les permiten sobrevivir a severas condiciones ambientales.
3. La conversión de la sabana en pastizal produjo diferencias significativas en términos de densidad y de

biomasa de las lombrices (10 veces mayores en el pastizal introducido), que se debieron, principalmente, al espectacular aumento de las poblaciones de la especie anécica *M. carimaguensis*.

4. En la sabana nativa, las lombrices endógeas contribuyeron con más del 80% a la biomasa total de lombrices, mientras que en el pastizal, la especie *M. carimaguensis* aportó el 88% de esa biomasa y las endógeas sólo el 12%.

Capítulo 5

Dinámica de poblaciones y estrategias adaptativas de Martiodrilus carimaguensis (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una especie nativa de las sabanas bien drenadas de Colombia

1. La producción de heces frescas o turrículos en la superficie del suelo fue 11 veces superior en el pastizal introducido que en la sabana nativa, lo que indica que hay diferencias entre ambos sistemas respecto a la abundancia de *M. carimaguensis*.
2. *Martiodrilus carimaguensis* presentó una verdadera diapausa, que tenía diferencias si se trataba de un adulto o de un individuo inmaduro. Estos últimos son activos solamente 4 meses al año, hasta la mitad del período de lluvias. Estas lombrices construyen cámaras de estivación al final de sus galerías, y en ellas hacen varios septos con las heces.

3. La capacidad de entrar en diapausa antes de la llegada de la época seca y la construcción de galerías semipermanentes son dos factores que explican por qué la sequía afecta tan poco a los individuos de esta especie y por qué pueden mantener su densidad poblacional.
4. Las diferencias en la calidad de la MO y el aporte que hace el estiércol del ganado, que es rápidamente incorporado al suelo por especies de hábito anécico (*M. carimaguensis* y algunos coleópteros) pueden ser los factores que explican el aumento de la actividad de estas lombrices en los pastizales.

Capítulo 6

Estrategias reproductoras de tres especies de lombrices nativas de las sabanas de Carimagua (Colombia)

1. La fuerte estacionalidad del sitio restringe la deposición de los capullos a sólo 8 meses del año. Se observan dos estrategias claras: o bien deposición continua, como en *Andiodrilus* n. sp., o deposición y diapausa, como en *M. carimaguensis*; o bien muerte de los adultos, como en *Glossodrilus* n. sp.
2. Cuanto mayor es el tamaño del adulto, mayor es el del capullo; *M. carimaguensis* invierte el 16% del peso del adulto en la formación del capullo, el porcentaje más alto registrado hasta la fecha.

Capítulo 7

Distribución vertical de las lombrices de tierra en los suelos de los “Llanos” de Colombia cubiertos por especies forrajeras

1. La sustitución de la sabana por el pastizal no produce ningún efecto en la distribución vertical de las lombrices en el suelo.
2. Las especies más grandes no se encuentran a mucha profundidad, ya que no hubo relación entre el tamaño de las lombrices y la profundidad a la que fueron encontradas. Sin embargo, una especie endógena polihúmica muy pequeña, que se encuentra habitualmente en las heces de *M. carimaguensis* en el interior del suelo, suele hallarse a una profundidad relativa.
3. El principal factor en la distribución vertical de las lombrices es la humedad del suelo, aunque las diferencias encontradas en este factor entre los adultos y los individuos inmaduros de *M. carimaguensis* pueden ser también de origen biótico. El inicio temprano de la diapausa de los individuos inmaduros está fisiológicamente inducido; la señal que desencadena el proceso necesita más investigación.
4. Durante la diapausa, tanto los adultos como los subadultos de *M. carimaguensis* (los individuos maduros) se encontraron a mayor profundidad que los individuos inmaduros.

Capítulo 8

Distribución espacial de las lombrices en las sabanas de suelos ácidos de los Llanos Orientales de Colombia

1. Las lombrices de la sabana y de los pastizales, que pertenecían a categorías ecológicas diferentes y eran de tamaño diverso, presentaron una distribución espacial fuertemente agregada en parches de varias decenas de metros, en cualquiera de los dos sistemas de uso de la tierra ensayados.
2. Existe una relación entre los índices de agregación y el tamaño de las especies (la relación longitud/diámetro preclitelar, L/D). El análisis factorial discrimina las especies grandes que viven a cierta profundidad de las que se encuentran cerca de la superficie del suelo, y también las especies de agregación espacial fuerte pero con relación L/D baja de las especies con valores altos de L/D, como en el caso de *Glossodrilus* sp., la cual tiene además un índice de agregación cercano a 1. El patrón de distribución espacial de las lombrices se explica por variables biológicas y no por el sistema de uso de la tierra.

Capítulo 9

Diferencias en la programación de la diapausa y en los patrones de estivación de algunas especies de lombriz de tierra del trópico

1. La actividad de las lombrices estuvo determinada por la

- fuerte estacionalidad del ecosistema de las sabanas y casi todas las poblaciones de lombrices descendían a los estratos profundos del suelo durante la época seca.
2. Las especies que afrontan la época seca muestran diferentes estrategias adaptativas, por ejemplo la diapausa facultativa u obligatoria, para evitar que sus tegumentos se sequen en el interior de las cámaras de estivación localizadas a cierta profundidad del suelo.
 3. Los individuos inmaduros de *M. carimaguensis* comienzan la diapausa en la mitad de la época lluviosa; la fuerte estacionalidad de las sabanas sería tal vez el factor que regula la densidad poblacional de esta especie.

Capítulo 10

La dieta de una lombriz anécica de las sabanas colombianas: Una cuestión relacionada con las categorías ecológicas

1. Se observaron diferencias significativas mínimas al comparar el contenido de la molleja de los individuos provenientes ya sea de la sabana o del pastizal introducido. Los de la sabana tenían en la molleja una cantidad relativamente grande de complejos órgano-minerales. Se encontró también una gran cantidad de fragmentos vegetales < 500 µm (44.2% V/V) en los agregados órgano-minerales, de los cuales las raíces eran el componente principal.
2. El contenido de las mollejas analizadas era el siguiente:

un 33% de fracción liviana de MO, un 6.6% de MO amorfa y un 53% de partículas minerales.

3. Los individuos recolectados en las dos parcelas ensayadas compartían un régimen alimenticio basado en la necrofagia y en la coprofagia, y a veces adoptaban una dieta típicamente anécica, es decir, ingerían una mezcla de hojarasca y suelo.
4. Los estudios que se emprendan más tarde deberán considerar la hipótesis de la ingestión selectiva de una masa órgano-mineral en la superficie del suelo, es decir, un comportamiento anécico típico aunque con una función ecológica modificada. Este comportamiento sería la consecuencia de una adaptación de esta especie a la ausencia de hojarasca en la sabana que es sometida a la quema periódica.

Capítulo 11

Propiedades de las estructuras construidas por los ingenieros del ecosistema en la superficie del suelo de una sabana colombiana

1. En las sabanas ácidas de Carimagua, 14 especies diferentes de macroinvertebrados producen estructuras biogénicas sobre la superficie del suelo, que son fácilmente distinguibles entre sí: hormigueros (8 tipos), termiteros (3), placas de termitas (1) y heces de lombrices (2).

2. Los turrículos producidos por *Andiodrilus* sp. (endógea) y *M. carimaguensis* (anécica) están formados por agregados de gran tamaño que, en el caso de esta última especie, son más estables que los agregados del suelo de tamaño comparable.
 3. En conjunto, se han identificado tres tipos de estructuras biogénicas:
 - a. compactas y ricas en MO (turrículos);
 - b. ligeramente compactas y ricas en MO (termiteros); y
 - c. granulares, no compactadas y con bajos contenidos de MO (hormigueros y placas de termitas)
 4. A partir de la tipología de las estructuras biogénicas, se puede establecer una clasificación funcional de la fauna del suelo y valorar sus efectos en el funcionamiento del ecosistema.
- estar determinada por dos factores antagónicos:
 - a. la densidad de la vegetación y la cantidad de hojarasca presente que protege los turrículos del impacto de la lluvia, y
 - b. el pisoteo del ganado que acelera su destrucción.
 3. El papel que desempeñan los macroinvertebrados pequeños en la fragmentación de las estructuras biogénicas producidas por organismos de tamaño mayor apoya la hipótesis de que la estabilidad de los ecosistemas depende de una diversidad funcional alta.
 4. Los individuos de *M. carimaguensis* son ingenieros del ecosistema, ya que los turrículos que producen son micrositios donde se regulan importantes procesos físicos y químicos del suelo. La producción de grandes cantidades de turrículos produce efectos significativos en la estructura del suelo, en sus propiedades físicas y en la dinámica de la MO en el perfil del suelo.

Capítulo 12

Dinámica de la degradación de las heces superficiales de la lombriz de tierra en áreas de sabana y de pastizal en los Llanos Orientales de Colombia

1. La formación de cámaras y galerías en el interior de los turrículos se debió a la colonización de éstos por algunos macroorganismos (macroinvertebrados y raíces) y principalmente por la actividad de las termitas pertenecientes al género *Nasutitermes*.
2. La persistencia de los turrículos de *M. carimaguensis* sobre la superficie del suelo parece

Capítulo 13

Dinámica del nitrógeno en las heces de las lombrices de tierra de la especie *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, en un Oxisol de las sabanas de Colombia

1. La introducción de un pastizal en un área de sabana conduce al aumento de las reservas de MO, del cual dependería el incremento de la densidad de las lombrices de tierra.

2. Las lombrices de los pastizales, cuya densidad es alta, ingieren varias toneladas de suelo por año, y son por ello responsables de las grandes cantidades de N mineralizado.
3. El manejo de las comunidades de lombrices en los pastizales introducidos puede convertirse en un mecanismo que aumente en el suelo la MO y el ciclo de nutrientes, especialmente del N, reduciendo así el riesgo de degradación del pastizal.

Capítulo 14

Disponibilidad de fósforo en las heces de una especie anécica de lombriz de tierra de las sabanas de suelo Oxisol en Colombia

1. *Martiodrilus carimaguensis* juega un papel importante en mejorar y en mantener la disponibilidad del P en los Oxisoles de baja fertilidad.
2. Todas las fracciones de P encontradas en las heces eran mayores que las del suelo que circundaba las heces (aumento que correspondía al del P total), principalmente en las fracciones inorgánicas lábiles de P.
3. Los individuos de *Martiodrilus carimaguensis*, en condiciones de campo, incorporan el P de la hojarasca o del material vegetativo aéreo y radicular descompuesto. Este P se incorpora en todas las fracciones (orgánicas e inorgánicas) de P, pero especialmente en sus fracciones inorgánicas lábiles.

Capítulo 15

Materia orgánica del suelo contenida en las heces que produce una comunidad de lombrices anécico-endógea de un pastizal tropical, en Colombia

1. En las heces de lombriz se encontraron contenidos de agregados estables más altos que en el suelo circundante, que correspondían, a su vez, a concentraciones altas de C orgánico.
2. La mezcla estrecha de material fresco con suelo (efecto anécico) llevó a mayor concentración de recursos primarios (carbohidratos y lignina) y a menor concentración de compuestos húmicos (C aromáticos y grupos -COOH sustituidos en el C).
3. La actividad de las lombrices trajo consigo una redistribución muy notoria de la MO en agregados de tamaños diferentes.
4. La descomposición de la MO del suelo asociada con partículas de limo y arcilla se halla, al parecer, en un estado más avanzado en el suelo circundante que en las heces.

Capítulo 16

Dinámica del carbono y del nitrógeno en las heces de diferente edad depositadas por lombrices en áreas de sabana y de pastizal en los Llanos Orientales de Colombia

1. Las lombrices seleccionan sustratos alimenticios cuyo valor de C orgánico se

- incrementa durante el envejecimiento de los túriculos, lo cual se debe, en parte, a los procesos de fijación del CO_2 , a las raicillas muertas o a la actividad en las heces de algunos grupos de macrofauna.
2. Durante el primer mes se observan contenidos altos de NH_4^+ en las heces de los individuos de *M. carimaguensis* a causa, principalmente, de la deposición continua de material fresco sobre el túriculo. Una vez que la lombriz abandona la galería, ese nivel desciende y el contenido de N inorgánico que queda provendría de la producción de NO_3^- en heces frescas mediante procesos de nitrificación.
 3. En las heces frescas se observa una rápida producción de NO_3^- que, más tarde, se difunde hacia el suelo circundante, primero en sentido vertical y después en sentido horizontal.
 4. Entre 3 y 34 kg/ha al año de N inorgánico se liberan en las heces frescas de los individuos de *M. carimaguensis* en la sabana y en el pastizal, respectivamente, lo que equivale a casi un 22% del N total anual asimilado por este último.
 5. La gran cantidad de suelo procesado por las lombrices hace extensivos, especialmente en el manejo de la MO del suelo, los efectos que causa globalmente dicho proceso en la fertilidad del suelo y en la producción vegetal; éste es un paso fundamental en el

mejoramiento de la sostenibilidad de los agroecosistemas y en la disminución de las emisiones de CO_2 a la atmósfera.

Capítulo 17

Características del intercambio iónico en las heces de la lombriz anécica *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, en un Oxisol de una sabana de Colombia

1. La introducción de pastizales en los suelos de sabana y el manejo de éstos conducen a cambios importantes en dos parámetros: la fertilidad del suelo y el comportamiento electroquímico de sus nutrientes.
2. El tránsito del suelo por el intestino de la lombriz ocasiona grandes cambios en el punto de carga cero, especialmente en la sabana, donde la calidad de la MO del suelo y de la hojarasca es muy baja.
3. Los cambios de las propiedades del suelo que derivan de la actividad de las lombrices pueden llevar a una mejora en la capacidad de intercambio catiónico de los Oxisoles infértiles.

Capítulo 18

Las comunidades de la macrofauna de la superficie del suelo asociadas con las heces de las lombrices de tierra en los Llanos Orientales de Colombia

1. La densidad y la biomasa de las tres categorías ecológicas de lombrices fueron fuertemente afectadas por la

cantidad de turrículos depositados por *M. carimaguensis* sobre la superficie del suelo; además, las comunidades de organismos encontradas en los turrículos estaban representadas principalmente (en su densidad y en su biomasa) por especies epigeas en la sabana y por especies anécicas en el pastizal.

2. Las heces de las lombrices parecen mejorar las condiciones de vida de otras especies, puesto que la riqueza taxonómica y la diversidad de los organismos aumentó cuando se incrementó el número de deposiciones superficiales.
3. Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de las biodiversidades encajadas, según la cual los ingenieros del ecosistema determinan la abundancia y la estructura de las comunidades de organismos más pequeños.

Capítulo 19

Efectos causados por las lombrices en el banco de semillas permanente del suelo en sistemas de sabana y de pastizal en Colombia

1. El porcentaje de germinación de las semillas que se hallaban en las heces de las lombrices fue de 3 a 40 veces menor que en las encontradas en el suelo, a consecuencia de los daños que sufren las semillas

cuando son ingeridas por las lombrices. En las heces depositadas sobre la superficie del suelo hay de 18 a 878 semillas germinables por m² por año (hasta 8.7 millones de semillas por hectárea por año), cantidad que representa del 1% al 13% del total de semillas del banco permanente del suelo.

2. La diversidad, la riqueza de especies y la equitatividad de la vegetación disminuyeron considerablemente en los agroecosistemas, si se comparan éstos con la sabana nativa.
3. Es débil la relación entre la composición específica del banco de semillas del suelo y la vegetación que crece en la superficie del suelo, resultado que se explica por factores ecológicos, como la reproducción vegetativa, la quema de la sabana, la dispersión de las semillas por el viento o los animales, y el sobrepastoreo.
4. La composición de la vegetación superficial estuvo más cerca de la que se obtuvo en el banco de semillas de las heces que de la obtenida en el banco de semillas del suelo.
5. Es posible considerar que los turrículos de *M. carimaguensis* son nichos importantes de regeneración de la comunidad vegetal, y que la actividad de las lombrices es un factor relevante de la diversidad y la sostenibilidad de los ecosistemas.

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 nativa

1. El establecimiento de los pastizales mejorados aumentó, en más del 40%, el contenido total de P en los ácidos húmicos y fúlvicos, y estos valores fueron de 2 a 4 veces superiores en las heces que en el suelo que las circundaba, lo que indica un enriquecimiento notable del P extraíble.
2. El P del ácido húmico estuvo siempre dominado por las especies que contenían P orgánico, y la cantidad de P orgánico en el ácido húmico fue proporcionalmente más alta en las heces que en el suelo.
3. La actividad de las lombrices mejora la disponibilidad del P en los pastizales porque crea una reserva de P orgánico que proviene de la estabilización física de éste en el interior de las heces.

Capítulo 21

Alteración de la lignina y de los carbohidratos en los agregados de un Oxisol, en pastizales tropicales derivados de la sabana nativa

1. Los turrículos de las lombrices se caracterizan por un notable enriquecimiento en C, en lignina y en azúcares de la fracción de arena, si se comparan con los contenidos del suelo

alrededor de ellos, lo que sugiere una importante incorporación de hojarasca a la parte mineral del suelo (efecto anécico).

2. La concentración de carbohidratos en la MO asociada a la fracción de arenas aumentó según el orden siguiente: sabana nativa < *B. decumbens* < *B. decumbens* + *P. phaseoloides* < turrículos de lombrices de *B. decumbens* + *P. phaseoloides*.
3. La actividad de las lombrices tiene un efecto importante en la redistribución de la MO del suelo. En la fracción de arenas de los turrículos se encontraron valores altos de C, en comparación con el suelo que los circundaba. La hojarasca fresca fue incorporada a la parte mineral del suelo, mientras que la lignina se preservaba en los turrículos.
4. El enriquecimiento de la fracción de limos en detrimento de la de arcillas se produjo, probablemente, por la unión fuerte que existe entre las partículas de arcilla y las de limos mediante el mucílago secretado por las lombrices.

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 Colombia

1. Los efectos que causa la ausencia de *M. carimaguensis*

en las propiedades del suelo y en el crecimiento de las plantas están asociados a una compactación grande del suelo, a un contenido bajo de C, a la saturación alta de Al, a una baja biomasa vegetal y a una alta biomasa de malezas; sin embargo, los principales factores que controlan las propiedades del suelo fueron el tipo de pastizal y la edad de éste.

2. La pérdida de alguna especie, principalmente si está asociada a una reducción importante de la biomasa, conduce a pérdidas significativas en el funcionamiento del ecosistema. Por consiguiente, hay que prestar atención al manejo de las comunidades de lombrices de tierra en los agroecosistemas, con el fin de obtener, gracias a sus actividades, un efecto favorable en la fertilidad del suelo.

Capítulo 23

Estructura espacio-temporal de una comunidad de lombrices de tierra y heterogeneidad del suelo en un pastizal tropical en Carimagua, Colombia

1. Mediante un estudio de análisis espacial y un enfoque del nivel más alto al más bajo ("top-down") se demostró la existencia de una estructura espacial en la comunidad de lombrices de las sabanas de Carimagua.
2. Existe una relación significativa entre la estructura espacio-temporal de la comunidad de lombrices y la heterogeneidad

espacial del suelo y de la biomasa radicular.

3. Los patrones de distribución espacial son estables y muestran la oposición existente entre *Andiodrilus* sp. y *Glossodrilus* sp., resultado que indicaría la presencia de un fenómeno de exclusión competitiva.
4. Existe una oposición espacial entre las especies pequeñas y las de mayor tamaño. Los parches de población dominados por las especies grandes se oponen a otros en que las especies pequeñas son más abundantes, y corresponden a áreas caracterizadas por propiedades del suelo y valores de biomasa radicular que son específicos.

Necesidades de la Investigación Futura

Todo el conocimiento recopilado en este estudio se está empleando en el desarrollo de un modelo que permita el manejo indirecto de las actividades de las lombrices de tierra, con el fin de optimizar sus efectos benéficos en los agroecosistemas (Figura 24-5; L. Mariani sin publicar, citado en Lavelle 2000). El objetivo del modelo es establecer una acción permanente de la fauna del suelo en los agroecosistemas, con el fin de de obtener efectos favorables en la estructura física del suelo y en la dinámica de la MO del suelo. El modelo explica las interacciones que ocurren entre tres entidades: el agroecosistema (o sea, las opciones de manejo elegidas), las propiedades del suelo (la dinámica de la MO del suelo y la estructura física de éste) y la macrofauna del suelo, especialmente las actividades de los ingenieros invertebrados del suelo y

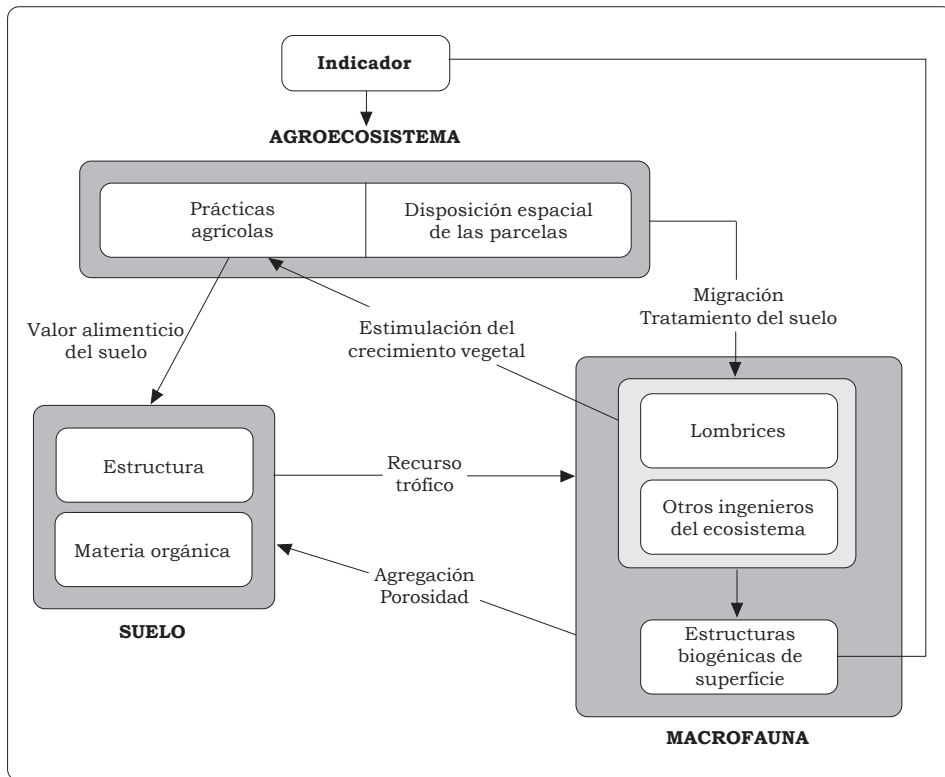


Figura 24-5. Modelo propuesto para el manejo de las poblaciones de lombrices y de otros ingenieros del ecosistema (L. Mariani, sin publicar; citado en Lavelle 2000).

los efectos que causan las estructuras biogénicas producidas por ellos (Lavelle 2000).

El seguimiento de las estructuras biogénicas producidas por los ingenieros del ecosistema del suelo es un primer paso para comprender las relaciones existentes entre la biodiversidad y la función que ésta desempeña. Además de este enfoque preliminar, es necesario fortalecer el trabajo orientado a entender los aspectos funcionales de estas estructuras, mediante el desarrollo de estudios a diferentes escalas espacio-temporales y desde la escala de la estructura hasta la de la parcela o la población. Deben considerarse también la dinámica de las estructuras biogénicas durante su envejecimiento y sus efectos

concomitantes en las diferentes propiedades del suelo. Esta es una labor importante ya que, cuando desaparecen de la parcela algunos grupos de la fauna del suelo (por ejemplo, las lombrices de tierra) sus efectos pueden persistir dentro de la escala de su dominio funcional, es decir, la drilosfera. Por lo tanto, gracias a los procesos bien sea físicos o químicos, como se ha mostrado en los capítulos previos, que ocurren en las estructuras biogénicas, la sostenibilidad del agroecosistema puede mantenerse durante algún tiempo. Una prioridad de la investigación debería ser la determinación del período de vida de estas estructuras y de las propiedades relacionadas con ellas, por ejemplo, la infiltración del agua.

Los ingenieros del ecosistema del suelo deberían clasificarse también según los efectos que ejerzan en la estructura física del suelo, en la dinámica de la MO del suelo, en la biodiversidad de otros organismos y en la producción primaria. Se necesitan más estudios pormenorizados para desarrollar opciones alternas de manejo, si se quiere prevenir o revertir la degradación del suelo mediante la manipulación de las actividades de los organismos ingenieros del ecosistema que hagan impacto positivo y significativo en la estructura y en la fertilidad del suelo. Si se conserva una fauna diversificada en que haya especies epigeas, endógeas y anécicas, se favorecerán también aquellas especies que no son ingenieras, es decir, las epígeas o las que transforman la hojarasca (Lavelle 1996). Se puede, por tanto, optimizar e incrementar las actividades de los organismos benéficos del suelo a escala de la parcela o del agroecosistema, sin dejar de atender los requisitos del productor en términos de productividad y de beneficios.

A escala de la parcela se podría incrementar la capacidad de carga de algunas especies selectas de estos organismos; sin embargo, y en primer lugar, se debe conocer la sensibilidad de las diferentes especies de la comunidad de macroinvertebrados a las diversas prácticas agrícolas empleadas, como la labranza, la fertilización y el control de plagas, así como a diferentes regímenes alimenticios.

Es posible lograr un manejo indirecto de las actividades de la macrofauna del suelo manteniendo diferentes sistemas de uso de la tierra, naturales y no naturales, a la escala del paisaje. Los ecosistemas naturales, en este caso la sabana

nativa, actuarían como el reservorio original de la fauna del suelo, que es funcionalmente diverso. Es necesario estudiar, a la escala del agroecosistema o de la práctica de manejo, la capacidad que tienen las especies clave para migrar desde el pastizal mejorado y desde la sabana nativa donde los niveles, respectivamente, de biomasa y de diversidad son altos, hacia sistemas de manejo de la tierra, como los cultivos, donde la biodiversidad es baja.

Las estructuras biogénicas se pueden emplear como índice de las actividades de los ingenieros del ecosistema en los cultivos, y servirían de indicadores en sustitución de las mediciones muy laboriosas que requieren las poblaciones de dichos ingenieros. Si se logra entender la dinámica (o sea, la producción y la degradación) de las estructuras biogénicas, será posible establecer las densidades críticas que sirvan como advertencia oportuna de los efectos que podría causar un cambio ocurrido en las prácticas agrícolas.

Es difícil estudiar este tema a una escala que supere el tamaño de las estructuras biogénicas; por tanto, los trabajos descritos en la mayor parte de los capítulos de la obra sobre los efectos de los ingenieros del ecosistema se han realizado en dicha escala. Se requieren aún estudios que establezcan el papel funcional de los organismos del suelo y las opciones de que se dispone para optimizar sus actividades mediante un modelo de manejo integrado en los agroecosistemas. Esos estudios caracterizarían primero las estructuras biogénicas producidas por otras especies de lombrices para probar la hipótesis de que los efectos percibidos en los procesos del suelo están, de hecho, jerárquicamente regulados. La dinámica de las

malezas y la actividad de las lombrices son también un tema digno de un estudio futuro, lo mismo que el papel de las lombrices en la dispersión de los propágulos de micorriza y en la estimulación de la microflora.

Es necesario investigar también el papel de la macrofauna en la degradación de los pastizales tropicales, especialmente en el Cerrado brasileño donde, a diferencia de lo que ocurre en Carimagua, se han encontrado pruebas evidentes de degradación física, química y biológica. Las causas de la degradación de los pastizales del trópico húmedo no se han esclarecido todavía (Fisher et al. 1995). Hay que considerar la posible contribución de las especies endémicas de lombriz de tierra —que se adaptan a los cambios ocurridos en el ecosistema original— al diseño de prácticas agrícolas cuyos efectos en el ecosistema sean menos dañinos. Este conocimiento permitirá mejorar la sostenibilidad, ya que el uso calculado de los recursos biológicos podría mantener la fertilidad de los ecosistemas naturales y lograr un nivel alto de productividad primaria en los suelos pobres.

Los bioindicadores de la diversidad y la calidad del suelo son temas importantes que deberían considerarse como una prioridad en la investigación futura. A partir de la presencia y la abundancia de los grupos de macrofauna más sensibles, se computa un índice y se relaciona con las prácticas agrícolas, para evaluar el valor de la biodiversidad en el mantenimiento de las propiedades físicas del suelo, en la conservación de su MO y en la producción vegetal primaria. Es posible calcular un índice indirecto mediante un análisis multivariable que establezca la relación que existe

entre la biodiversidad, la función estructural y las propiedades físicas y químicas del suelo. Estos estudios, tomados en conjunto, darían un mejor manejo del agroecosistema porque promoverán la integración de la productividad, la sostenibilidad y la conservación de los recursos naturales.

Finalmente, la adopción de las prácticas de manejo que incrementen o estimulen, ya sea el establecimiento o ya el mantenimiento de poblaciones significativas de macrofauna, requiere de una labor adicional de capacitación y de motivación de los agricultores. Este proceso variará de un país a otro y de una región a otra. Es necesario establecer un lenguaje común entre los agricultores y los científicos, de modo que los principios y los conceptos relativos al manejo de los organismos benéficos del suelo ganen mayor aceptación y sean desarrollados más tarde por los propios agricultores.

Referencias

- Allen TFH; Starr TB. 1982. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. 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.
- Barois I; Cadet P; Albrecht A; Lavelle P. 1988. Systèmes de culture et fauna des sols: Quelques donnés. En: Feller C, ed. Fertilité des sols dans les agricultures paysannes caribéennes: effet des restitutions organiques. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM)-Martinique, Paris, Francia. p 85-96.

- Barros E; Grimaldi M; Desjardins T; Sarrazin M; Chauvel A; Lavelle P. 1998. Conversion of forest into pastures in Amazonia: effects on soil macrofaunal diversity and soil water dynamics. En: Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science, agosto 1998, Montpellier, Francia. ISSS, AISS, IBG, SICS and AFES, Montpellier, Francia. vol. 1, p 203 (también en CD-ROM).
- Blanchart E; Albrecht A; Alegre J; Duboisset A; Gilot-Villeneuve C; Pashanasi B; Lavelle P; Brussaard L. 1999. Effects of earthworms on soil structure and physical properties. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 149-172.
- Bouché MB. 1977. Strategies lombriciennes. En: Lohm U; Persson T, eds. Soil organisms as component of ecosystems. Ecol Bull 25:122-132.
- Chauvel A; Grimaldi M; Barros E; Blanchart E; Desjardins T; Sarrazin M; Lavelle P. 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. Nature 398:32-33.
- CIAT. 1999. Decision making for sustainable natural resource management: nine tools that help. Cali, Colombia.
- Dangerfield JM. 1990. Abundance, biomass and diversity of soil macrofauna in savanna woodland and associated managed habitats. Pedobiologia 34:141-150.
- Decaëns T. 1999. Rôle fonctionnel et réponses aux pratiques agricoles des vers de terre et d'autres ingénieurs écologiques dans les savanes colombiennes. Tesis (Ph.D.). Université Paris VI, Paris, Francia. 412 p.
- Decaëns T; Jiménez JJ. 2002. Earthworm communities under an agricultural intensification gradient in Colombia. Plant Soil 240(1):133-143.
- Decaëns T; Lavelle P; Jiménez JJ; Escobar G; Rippstein G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. Eur J Soil Biol 30(4):157-168.
- Decaëns T; Galvis JH; Amézquita E. 2001. Properties of some structures created by soil ecosystem engineers in a Colombian savanna. C R Acad Sci, Ser III. 324(5):465-478.
- 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; Rangel AF; Asakawa N; Thomas R. 1999b. Carbon and nitrogen dynamics in earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. Biol Fertil Soils 30:20-28.
- Duboisset A. 1995. Caractérisation et quantification par analyse d'image des modifications structurales engendrées par *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) sur un sol ferrallitique cultivé (Pérou). DEA Pédologie, Université Nancy I, Francia.
- 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.
- Fisher MJ; Rao IM; Thomas RJ; Lascano CE. 1995. Grasslands in the well-watered tropical lowlands. En: Hodgson J; Illius AW, eds. The ecology and management of grazing systems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 393-425.

- Fisher MJ; Thomas RJ; Rao IM. 1997. Management of tropical pastures in acid-soil savannas of South America for carbon sequestration in the soil. En: Lal R; Kimble JM; Follet RF; Stewart BA, eds. Management of carbon sequestration in the soil. CRC Press, Boca Ratón, FL, Estados Unidos. p 405-420.
- Fragoso C; Brown GG; Patrón JC; Blanchart E; Lavelle P; Pashanasi B; Senapati BK; Kumar T. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and ecosystem function in the tropics: the role of earthworms. *Appl Soil Ecol* 6:17-35.
- Fragoso C; Lavelle P; Blanchart E; Senapati BK; Jiménez JJ; Martínez MA; Decaëns T; Tondoh J. 1999. Earthworm communities of tropical agroecosystems: origin, structure and influence of management practices. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 27-55.
- Giller PS. 1996. The diversity of soil communities, the "poor man's tropical rainforest". *Biodivers Conserv* 5:135-168.
- Giller KE; Beare MH; Lavelle P; Izac A-MN; Swift MJ. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Appl Soil Ecol* 6:3-16.
- Gilot-Villeneuve C; Lavelle P; Keli J; Kouassi P; Guillaume G. 1995. Biological activity of soil under rubber plantations in Côte d'Ivoire. *Acta Zool Fenn* 196:186-189.
- Huston MA. 1996. Biological diversity: the coexistence of species in changing landscape. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Jiménez JJ. 1999. Estructura de las comunidades y dinámica de las poblaciones de lombrices de tierra en sabanas naturales y perturbadas de Carimagua (Colombia). Tesis (Doctorado). Universidad Complutense de Madrid, España. 311 p.
- Jiménez JJ; Decaëns T. 2000. Vertical distribution of earthworms in grassland soils from the Colombian Llanos. *Biol Fertil Soils* 32:463-473.
- Jiménez JJ; Brown GG; Decaëns T; Feijoo T; Lavelle P. 2000. Differences in the timing of diapause and patterns of aestivation in some tropical earthworms. *Pedobiologia* 44:677-694.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998. 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(7): 1946-1957.
- Kalisz PJ; Wood HB. 1995. Native and exotic earthworms in wildland ecosystems. En: Hendrix PF, ed. Earthworm ecology and biogeography in North America. Lewis Publishers, Boca Raton, FL, Estados Unidos. p 117-126.
- Lavelle P. 1978. Les vers de terre de la savanne de Lamto (Côte d'Ivoire): Peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Tesis (Doctorado). Université Paris VI, Francia.
- Lavelle P. 1981. Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecol* 2(2):117-133.

- Lavelle P. 1983. The soil fauna of tropical savannas; II: The earthworms. En: Bourlière F, ed. Tropical savannas. Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam, Holanda. p 485-504.
- Lavelle P. 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biol Fertil Soils* 6:237-251.
- 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. 2000. Ecological challenges for soil science. *Soil Sci* 165:73-86.
- Lavelle P; Pashanasi B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia* 33:283-291.
- Lavelle P; Dangerfield M; Fragoso C; Eschenbrenner V; López-Hernández D; Pashanasi B. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. En: Wooster PL; Swift MJ, eds. The biological management of tropical soil fertility. Wiley and Sons, Chichester, Reino Unido. p 137-169.
- Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. 1999. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Lawton JH; Jones CG. 1995. Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. En: Jones CG; Lawton JH, eds. Linking species and ecosystems. Chapman and Hall, Londres. p 141-150.
- Lee KE. 1991. The diversity of soil organisms. En: Hawksworth DL, ed. The biodiversity of microorganisms and invertebrates: its role in sustainable agriculture. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 73-87.
- Mariani L; Bernier N; Jiménez JJ; Decaëns T. 2001. Régime alimentaire d'un ver de terre des savanes colombiennes: une remise en question des types écologiques. *C R Acad Sci, Ser III*. 324(8):733-742.
- Ortiz B; Fragoso C; M'Boukou I; Pashanasi B; Senapati BK; Contreras A. 1999. Perception and use of earthworms in tropical farming systems. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 239-252.
- Rao IM. 1998. Root distribution and production in native and introduced pastures in the South American savannas. En: Box, Jr. JE, ed. Root demographics and their efficiencies in sustainable agriculture, grasslands and ecosystems. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam, Holanda. p 19-41.
- Rippstein G; Lascano CE; Decaëns T. 1996. La production fourragère dans les savanes d'Amérique de Sud intertropicale. *Fourrages* 145:33-52.
- Sanz JI; Zeigler RS; Sarkarung S; Molina DL; Rivera M. 1999. Sistemas mejorados arroz-pasturas para sabana nativa y pasturas degradadas en suelos ácidos de América del Sur. En: Guimarães EP; Sanz JI; Rao IM; Amézquita MC; Amézquita E, eds. Sistemas agropastoriles en sabanas tropicales de América Latina. CIAT, Cali, Colombia. p 232-244.
- Schneidmadl J; Decaëns T. 1995. Soil macrofauna in managed savannas at Matazul farm, Eastern Plains, Colombia. En: CIAT annual report, 1995. CIAT, Cali, Colombia.
- Senapati BK; Panigrahi PK; Lavelle P. 1994. Macrofaunal status and restoration strategy in degraded soil under tea cultivation in India. En: Etchevers JD, ed. Proceedings of the 15th World Congress of Soil Science, Acapulco, México. p 64-75.

- Senapati BK; Lavelle P; Giri S; Pashanasi B; Alegre J; Decaëns T; Jiménez JJ; Albrecht A; Blanchart E; Mahieux M; Rousseaux L; Thomas RJ; Panigrahi PK; Venkatachalam M. 1999. In-soil earthworm technologies for tropical agroecosystems. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 199-237.
- Solbrig OT; Medina E; Silva JF. 1996. Determinants of tropical savannas. En: Solbrig OT; Medina E; Silva JF, eds. Biodiversity and savanna ecosystem processes. Springer-Verlag, Berlín, Alemania. p 31-41.
- Swift MJ; Anderson JM. 1994. Biodiversity and ecosystem function in agricultural systems. En: Schulze ED; Mooney HA, eds. Biodiversity and ecosystem function. Springer-Verlag, Berlín, Alemania. p 15-41.
- Swift MJ; Vandermeer J; Ramakrishnan PS; Anderson JM; Ong CK; Hawkins BA. 1996. Biodiversity and agroecosystem function. En: Mooney HA; Cushman JH; Medina E; Sala OE; Schulze ED, eds. Functional roles of biodiversity: a global perspective. John Wiley and Sons, Nueva York, Estados Unidos. p 261-298.
- Thomas RJ. 1992. The role of legume in the nitrogen cycle of productive and sustainable pastures. Grass Forage Sci 47:133-142.
- Thomas RJ; Lascano CE; Sanz JI; Ara MA; Spain JM; Vera RR; Fisher MJ. 1995. The role of forage grasses and legumes in maintaining the productivity of acid soils in Latin America. En: Lal R; Stewart BA, eds. Soil management: experimental basis for sustainability and environmental quality. Advances in Soil Science Series. Lewis Publishers, Boca Ratón, FL, Estados Unidos. p 61-83.

Acrónimos y Abreviaturas Usados en el Texto

Acrónimos			
AECI	Agencia Española de Cooperación Internacional	ETH	Eidgenössische Technische Hochschule Zürich (Instituto de Tecnología Federal Suizo)
CE	Comunidad Europea	GCIAT	Grupo Consultivo para la Investigación Agrícola Internacional
CIAT	Centro Internacional de Agricultura Tropical	IBP	Programa Biológico Internacional
CIRAD	Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (Montpellier, Francia)	IFDC	International Fertilizer and Development Center
CNIA	Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias	IFS	Fundación Internacional para la Ciencia
CORPOICA	Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria	IGAC	Instituto Geográfico Agustín Codazzi (en Bogotá)
CPMAS	Cross Polarization Magic-Angle Spinning (giros de ángulo mágico en la polarización cruzada, técnica del análisis RMN con ¹³ C)	IRD	Institut de Recherche pour le Développement (ex-ORSTOM)
CSIRO	Organización de la Commonwealth para la Investigación Industrial y Científica (Australia); (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (Australia))	IUBS	Unión Internacional de Ciencias Biológicas
CIMMYT	Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo	LEST	Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux (en IRD)
		MAS	Manejo de Suelos Acidos (del programa SWNM del CGIAR)
		ORSTOM	Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération
		RMN	(Espectroscopía de) Resonancia Magnética Nuclear
		SAS®	Sistema de Análisis Estadístico

SPSS®	Paquete Estadístico para Ciencias Sociales. (Se refiere al SPSS original)
STD	Programa de Desarrollo Científico y Técnico de la Unión Europea
SWNM	(Consortio Ejecutor del Programa de Todos los Centros del CGIAR sobre el Manejo de Suelos, Agua y Nutrientes)
TSBF	(Programa de) Biología y Fertilidad de los Suelos Tropicales
UE	Unión Europea
USDA	Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América

Abreviaturas

[(ac/al) _c]	Relación ácido/aldehído en un grupo (unidad) de cinamil
[(ac/al) _s]	Relación ácido/aldehído en un grupo (unidad) de siringil
[(ac/al) _v]	Relación ácido/aldehído en un grupo (unidad) de vanilil
ACP	Análisis de componentes principales
Ad	Adulto
ADE-4	Análisis de variable múltiple (multivariado) y programa (software) de expresión gráfica
ADN	Acido desoxirribonucleico
AF	Acido fúlvico
AH	Acido húmico
ANOVA	Análisis de varianza (en estadística paramétrica)
ATF	Acido trifluoroacético
ATP	Análisis triádico parcial

B	Biomasa
<i>b</i>	Índice de agregación espacial de Taylor
BA	Barbecho de malezas o helechos arbustivos (de porte bajo; BU en inglés)
Bdec	Pastizal de <i>Brachiaria decumbens</i>
Bdec/Pp	Pastizal de <i>Brachiaria decumbens</i> + <i>Pueraria phaseoloides</i>
BH	Pastizal de <i>Brachiaria humidicola</i>
BK	Pastizal de <i>B. decumbens</i> y Kudzú (<i>P. phaseoloides</i>)
BL	Biomasa de lombrices de tierra
BR	Biomasa de las raíces
BS	Bosque secundario (Cap. 3); banco de semillas (en el suelo) (Cap. 19)
c.c.	Concentrado y caliente
¹³ C	Carbono 13 (isótopo)
C/N	Relación carbono/nitrógeno
°C	Grados centígrados
©	Copyright
CC	Cultivo tradicional de café
CG	Cromatografía de gases
CG/EM	Relación entre la cromatografía de gases y la espectrometría de masa
CIC	Capacidad de intercambio catiónico
cm	Centímetros
CM	Cultivo de marañón (<i>Anacardium occidentale</i> L.)
cmol	centimol
CO ₂	Dióxido de carbono
COM	Complejos órgano-minerales

COOH ⁻	Grupo carboxílico		
Cs	Índice de similitud de Sørensen		
CT, C _T	Carbono total		
CuO	Oxido de cobre (cúprico)		
CV	Coefficiente de variación (en estadísticas)		
cv.	Cultivar, variedad		
D	Densidad	g	Gramos
DA	Densidad aparente	g/g	Relación entre el peso en gramos del elemento que se considera y el peso total en gramos de la muestra
DDF	Días después del fuego		
DEH	Distribución espacial horizontal		
DPM	Diámetro ponderal medio (de los agregados del suelo)	gl	Grados de libertad (en estadística)
dt	Desviación típica (en estadística)	[(G+M)/(A+X)]	Relación entre la suma (galactosa + manosa) y la suma (arabinosa + xilosa), cuatro azúcares sintetizados por microorganismos
DV	Distribución vertical (de las lombrices)		
EAA	Estabilidad de los agregados (del suelo) en agua	H	Heces
E _c	Enriquecimiento en C	H	Índice de diversidad biológica de Shannon
EJ	Estimador "jackknife"	H'	Equitatividad (una medida de la diversidad biológica)
EM	Extracción manual		
ES	Error estándar	H+	Protones (Iones de Hidrógeno)
Estrategia K	Estrategia usada por algunos organismos, por ejemplo las lombrices de tierra, con el fin de hacer un aporte de individuos durante la fase reproductora y mantener la población cerca de su capacidad de carga. Estos organismos son de tamaño grande, de ciclo de vida largo (varios años) y producen pocos capullos pero de gran tamaño (hasta un 20% del peso del adulto).	H ₂ O	Fórmula química del agua
		H ₂ SO ₄	Acido sulfúrico
		ha	Hectárea
		HCl	Acido clorhídrico
		HClO ₄	Acido perclórico
		HF	Acido fluorhídrico
		HS	Humedad del suelo
		HSD	Diferencia honestamente significativa (en inglés) (en estadística paramétrica)
Estrategia r	Estrategia usada por algunos organismos, por ejemplo las lombrices de tierra, con el fin de hacer	Hz	Hertz (unidad de frecuencia de ondas de radio)

I _d	Indice de Morisita (agregación espacial)	n.sp.	Nueva especie
ind.	Individuos	Na ₄ O ₂ P ₇	Ortofosfato de sodio
Inm	Inmaduros	NaCl	Cloruro de sodio (sal)
J	Julio (unidad de potencia o trabajo)	NaHCO ₃	Bicarbonato de sodio (carbonato ácido de sodio)
K ₂ S ₂ O ₈	Persulfato potásico	NaOH	Hidróxido de sodio
KCl	Cloruro potásico	NH ₄ ⁺	Amonio (radical positivo)
KH ₂ PO ₄	Fosfato dihidrogenado de potasio (Bifosfato de potasio)	NH ₄ F	Fluoruro de amonio
L/D	Relación entre la longitud y el diámetro máximo de la lombriz	NO ₃ ⁻	Nitrato (radical negativo)
LA	Longitud del adulto	NS	No significativo (en estadística)
LB	Lombrices	∅	Diámetro (símbolo)
LI	Longitud del inmaduro	OH ⁻	Iones hidróxido
ln	Logaritmo neperiano	ONG	Organización no gubernamental
LT	Lavado y tamizado	p.ej.	Por ejemplo
m	Metros	P/D	Relación entre el peso y el diámetro máximo de la lombriz
Macroinv.	Macroinvertebrados	p/p	Relación entre el peso del elemento que se considera y el peso total de la muestra
Macroorg.	Macroorganismos	PA	Peso del adulto (Cap. 7); producción anual (Cap. 19); pastizal introducido longevo (Cap. 24)
Max.	Máximo	PC	Peso del capullo
MC	Macrofauna (Cap. 2); monocultivo (Cap. 24)	PCC	Punto de carga cero
meq	Miliequivalente gramo	PF	Peso fresco
Mg	Mega-gramos (= tonelada)	pF	Símbolo de la expresión logarítmica para el potencial de succión de agua del suelo
mg	miligramos (10 ⁻³ g)	pH	Símbolo de la expresión logarítmica para el grado de acidez o alcalinidad de una solución (indica concentración de iones de hidrógeno)
MHz	Megahertz (mil hertz)	P _i	Fósforo inorgánico
Min.	Mínimo	PI	Peso del individuo (o estado) inmaduro
ml	mililitro (10 ⁻³ l)		
mm	milímetros (10 ⁻³ m)		
MO	Materia orgánica		
MOS	Materia orgánica del suelo		
msnm	Metros sobre el nivel del mar		
N Inm	Número inmaduros		
n	Número de observaciones (en estadística)		

PID	Producción individual diaria	ST	Suelo testigo
PK	Pastizal de <i>Pennisetum clandestinum</i> ("kikuyo")	Su	Subadulto
PLSD	Probabilidad de que haya una diferencia de mínimos cuadrados (una prueba estadística)	t	Tonelada
PM	Pastizal mejorado	TF	Turrículo fresco
P _o	Fósforo orgánico	TS	Turrículo seco
PP	Plantaciones de pino	UA	Unidad animal (medida empleada en ganadería que representa 250 kg de peso)
ppm	Partes por millón	UT	Unidad taxonómica
PR	Pastizal reciente	V/V	Relación entre el volumen del elemento que se considera y el volumen total de la muestra
P _t	Fósforo total	VAR5	Programa (software) geoestadístico desarrollado por la Universidad de Hawai
PT	Pastizal tradicional	vs.	Versus (frente)
PY	Pastizal de <i>Melinis minutiflora</i> ("yaraguá")	VSC	La suma de las unidades (grupos químicos) de vanilil (V), siringil (S) y cinamil (C)
R	Riqueza específica	YA	Yuca asociada (con frijol y maíz)
r	Coefficiente de regresión (estadística)	μg	Microgramo (10 ⁻⁶ g)
[(R+F)/(A+X)]	Relación entre la suma (ramnosa + fucosa) y la suma (arabinosa + xilosa), cuatro azúcares sintetizados por los microorganismos	μm	Micrómetro (10 ⁻⁶ m)
RA	Rotación anual	Δ	Delta (letra griega que se usa para indicar variación)
RP	Resistencia a la penetración	Σ	Ypsilon (letra griega), en matemáticas representa la suma de un conjunto de datos
rpm	Revoluciones por minuto	χ ²	Prueba de Chi-cuadrado (en estadística)
rs	Raíces secas	γ (h)	Semi-varianza; en geoestadística es el valor de la varianza de una variable dada en relación con la distancia que separa los puntos de muestreo
S40	Bosque de 40 años de edad (S40+ = de más de 40 años)		
Sav	Sabana nativa		
SD	Sin determinar		
SN	Sabana nativa		
SS	Selva secundaria (Cap. 3); suelo subyacente (Cap. 18)		
ss	Suelo seco		

**Elementos químicos:
Lista de los símbolos
usados en el texto**

Al	Aluminio
C	Carbono
Ca	Calcio
Cl	Cloro
Fe	Hierro
H	Hidrógeno

K	Potasio
Mg	Magnesio
Mo	Molibdeno
N	Nitrógeno
Na	Sodio
O	Oxígeno (también como O ₂)
P	Fósforo
S	Azufre
Zn	Cinc

Publicación CIAT No. 336
Proyecto Recuperación de Suelos Degradados
y
Unidad de Comunicaciones

Edición:	Francisco Motta Gladys Rodríguez (asistente editorial)
Traducción al español:	Juan José Jiménez (21 capítulos)
Producción:	Artes Gráficas, CIAT Oscar Idárraga (diagramación) Julio C. Martínez (diseño de carátula)
Impresión:	Feriva S.A., Cali, Colombia
