

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'Écologie 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 agitadas 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 epígeo y entrada de una colonia de hormigas *Trachymyrmex* sp. en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 40 cm).

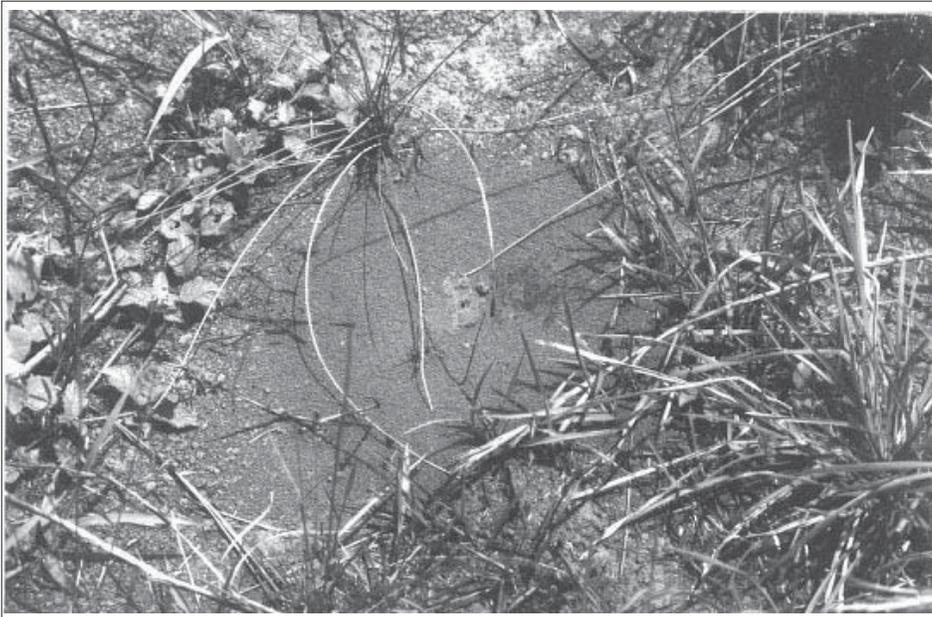


Foto 11-2. Montículo epígeo y entrada de una colonia de hormigas *Camponotus* sp. en la sabana nativa (escala: longitud de la foto = 50 cm).



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

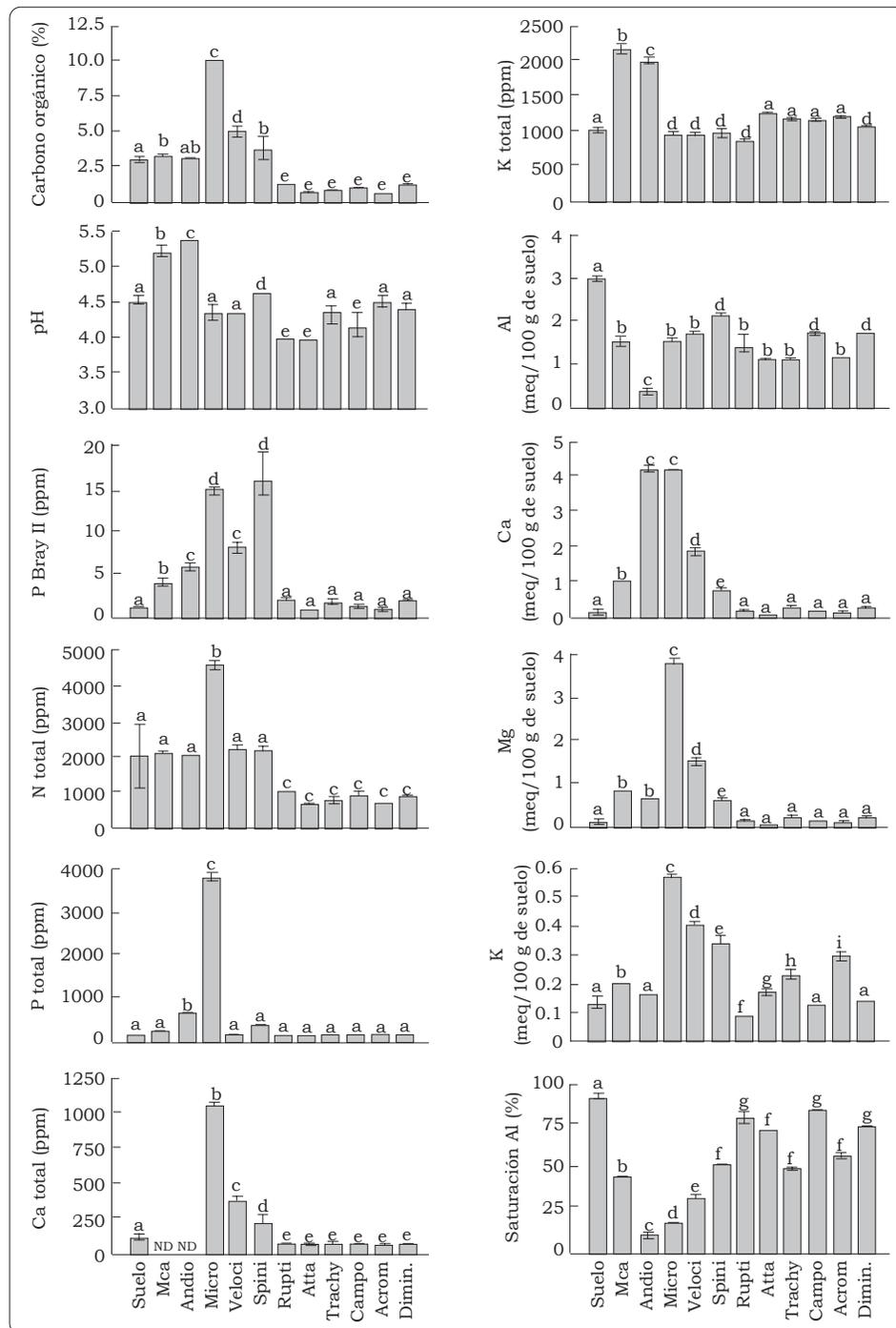


Figura 11-1. Propiedades químicas de las estructuras biogénicas y del suelo testigo de la sabana nativa (los códigos de las estructuras se identifican en el Cuadro 11-1, excepto la palabra Dimin. (diminutas), que se refiere a una muestra combinada de las estructuras producidas por las hormigas más pequeñas). Las letras diferentes indican diferencias significativas a un nivel $P < 0.05$.

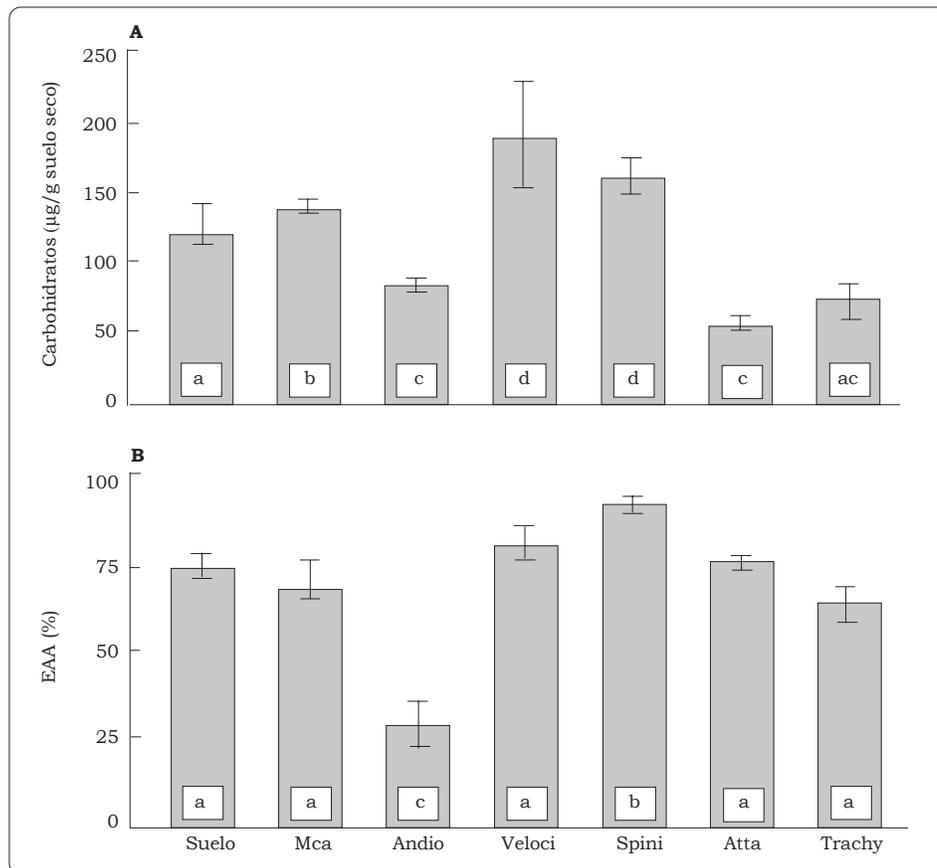


Figura 11-2. Carbohidratos hidrosolubles (A) y estabilidad en agua (B) de los agregados (2 a 5 mm) de las estructuras biogénicas. Los resultados corresponden a una selección representativa de las estructuras (los códigos de las estructuras están indicados en el Cuadro 11-1). Las letras diferentes indican 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

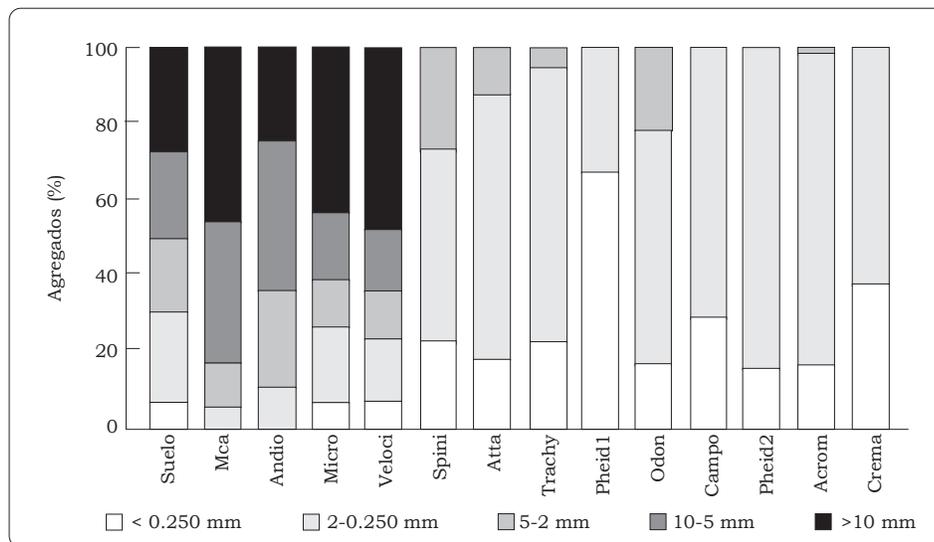


Figura 11-3. Distribución de los agregados de las estructuras biogénicas en clases de tamaño (los códigos son los indicados en el Cuadro 11-1).

(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

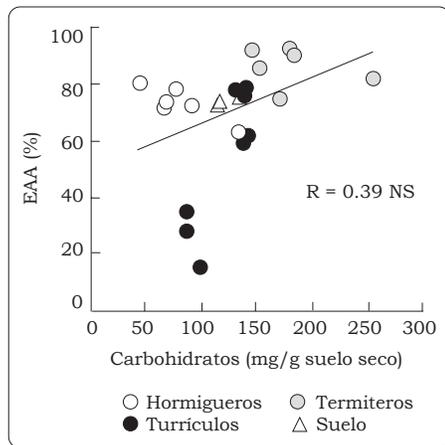


Figura 11-4. Regresión lineal simple entre la estabilidad de los agregados en agua (EAA) y su concentración de carbohidratos hidrosolubles. (NS = no significativo)

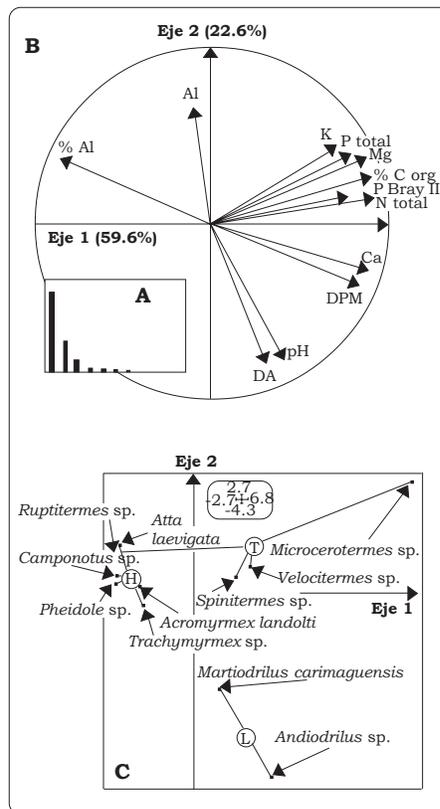


Figura 11-5. Resultados obtenidos en el ACP con los datos físico-químicos de las estructuras biogénicas recolectadas en la sabana nativa: (A) Valores propios de los ejes. (B) Círculo de correlaciones asociado con los dos primeros ejes (% C org = C orgánico; P Bray II = fósforo (Bray II); N total = nitrógeno 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.

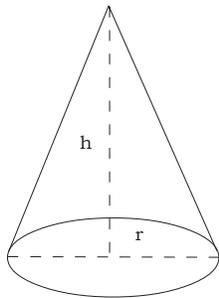
- Folgarait P. 1998. Ant biodiversity and its relationships to ecosystem functioning: a review. *Biodiv Conserv* 7:1121-1244.
- Garnier-Sillam E. 1991. The pedological role of fungus-growing termites (Termitidae: Macrotermitidae) in tropical environments, with special reference to *Macrotermes muelleri*. *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.

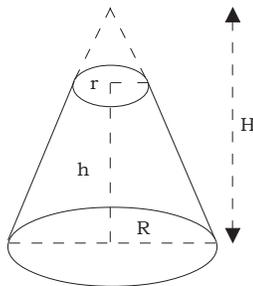
Cono:

$$V = \pi/3 r^2 h$$



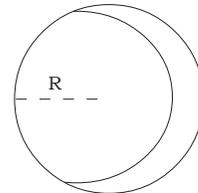
Cono truncado:

$$V = \pi H/3 (R^2 + r^2 + Rr)$$



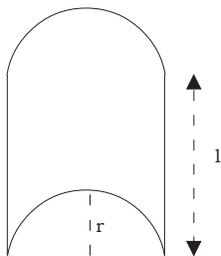
Esfera:

$$V = 4/3 \pi R^3$$



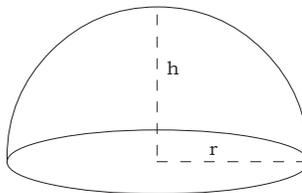
Placa:

$$V = \pi R^2 l$$



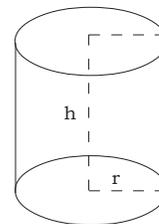
Paraboloide:

$$V = \pi/2 r^2 h$$



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 anélica *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

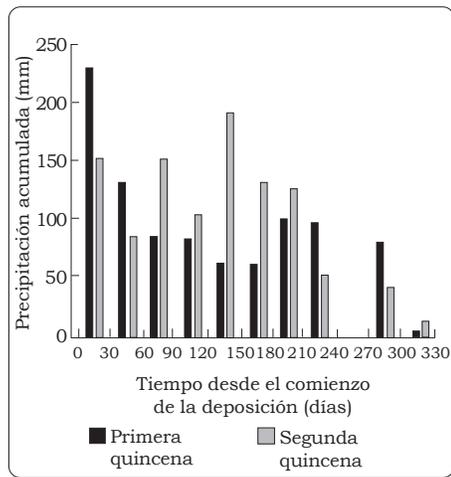


Figura 12-1. Precipitación acumulada en periodos de 15 días (en cada intervalo de 30) durante el tiempo del estudio.

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 [$\text{pH}(\text{H}_2\text{O}) < 5$], 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

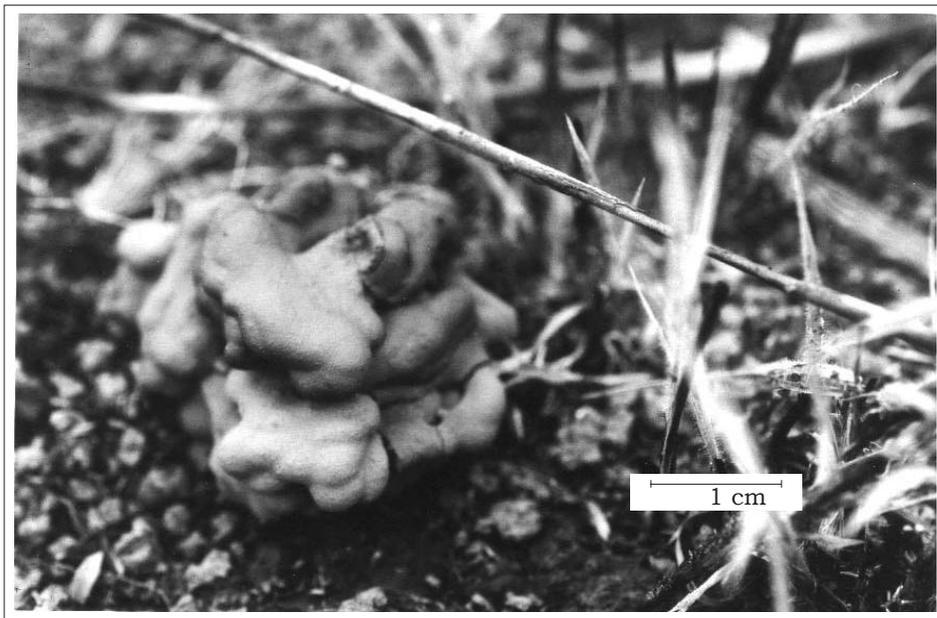


Foto 12-1. Turrículo fresco de *Martiodrilus carimaguensis* sobre la superficie del suelo de la sabana nativa.

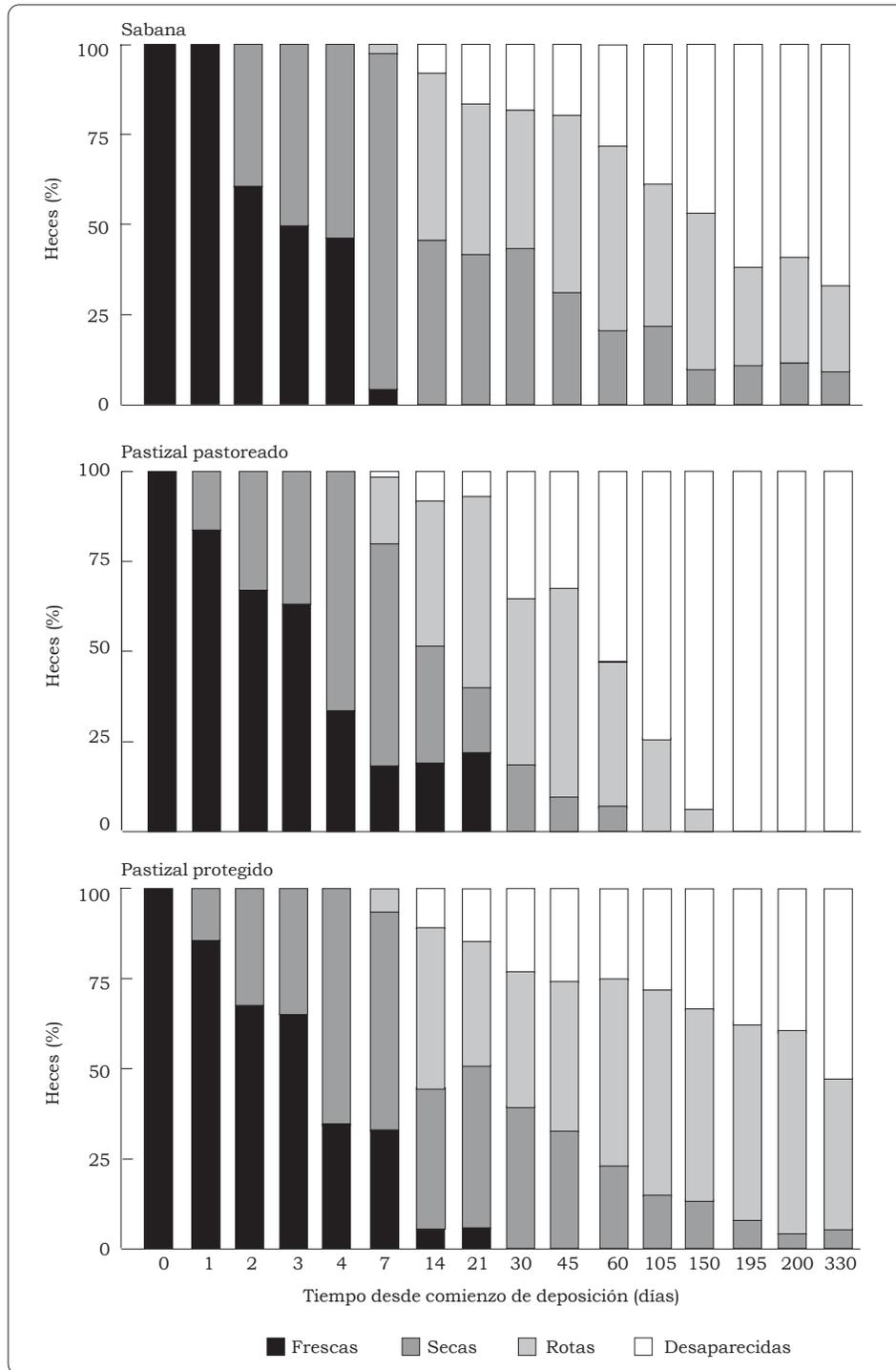


Figura 12-2. Modificaciones de la estructura física de una población de 300 heces de *M. carimaguensis* a lo largo del tiempo.

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

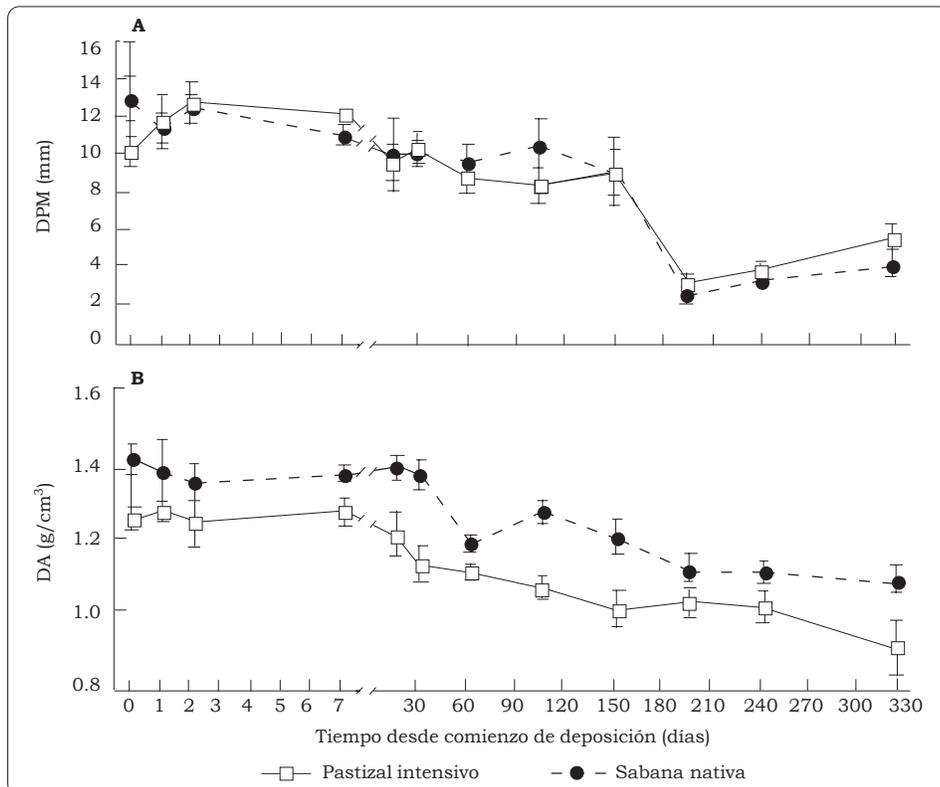


Figura 12-3. Dinámica del diámetro ponderal medio, DPM, de los agregados que forman las heces (A) y densidad aparente, DA, de éstas (B) en individuos de *M. carimaguensis*, en la sabana y en el pastizal introducido (las líneas representan el error estándar).

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

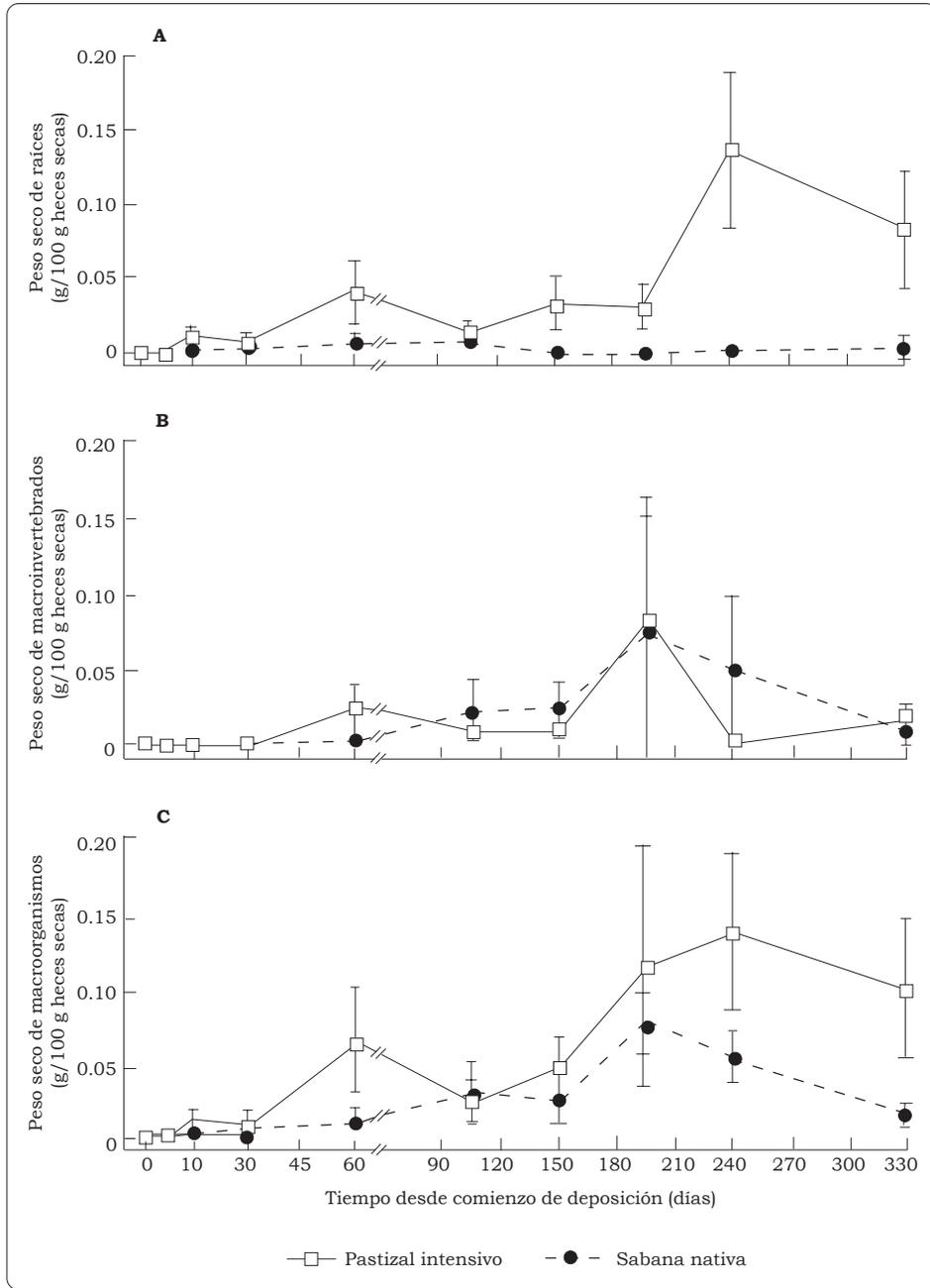


Figura 12-4. Dinámica de la biomasa de (A) las raíces, (B) los macroinvertebrados y (C) los macroorganismos (raíces + macroinvertebrados) presentes en heces de diferente edad de individuos de *M. carimaguensis*, en la sabana y en el pastizal mejorado (las líneas representan el error estándar).

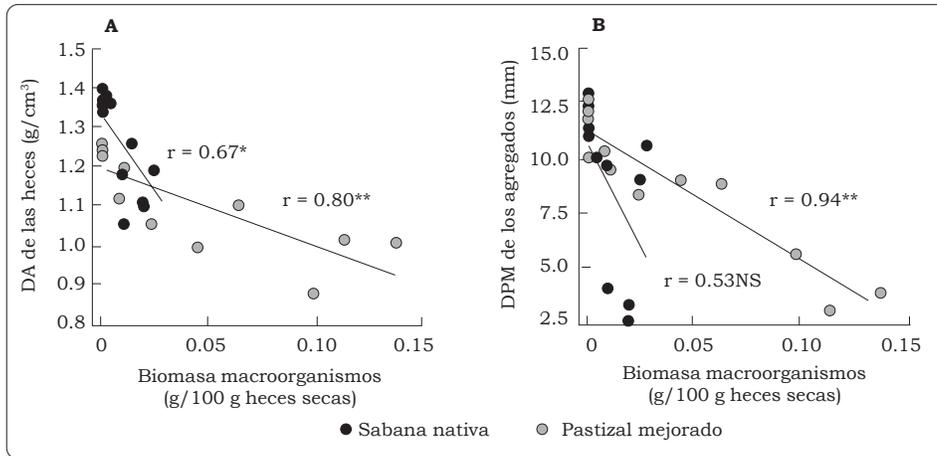


Figura 12-5. Resultados de las regresiones lineales simples entre la biomasa de los macroorganismos encontrados en las heces de individuos de *M. carimaguensis* y las siguientes propiedades físicas: (A) densidad aparente, DA, y (B) diámetro ponderal medio, DPM, de los agregados. * P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001, NS = no significativo.

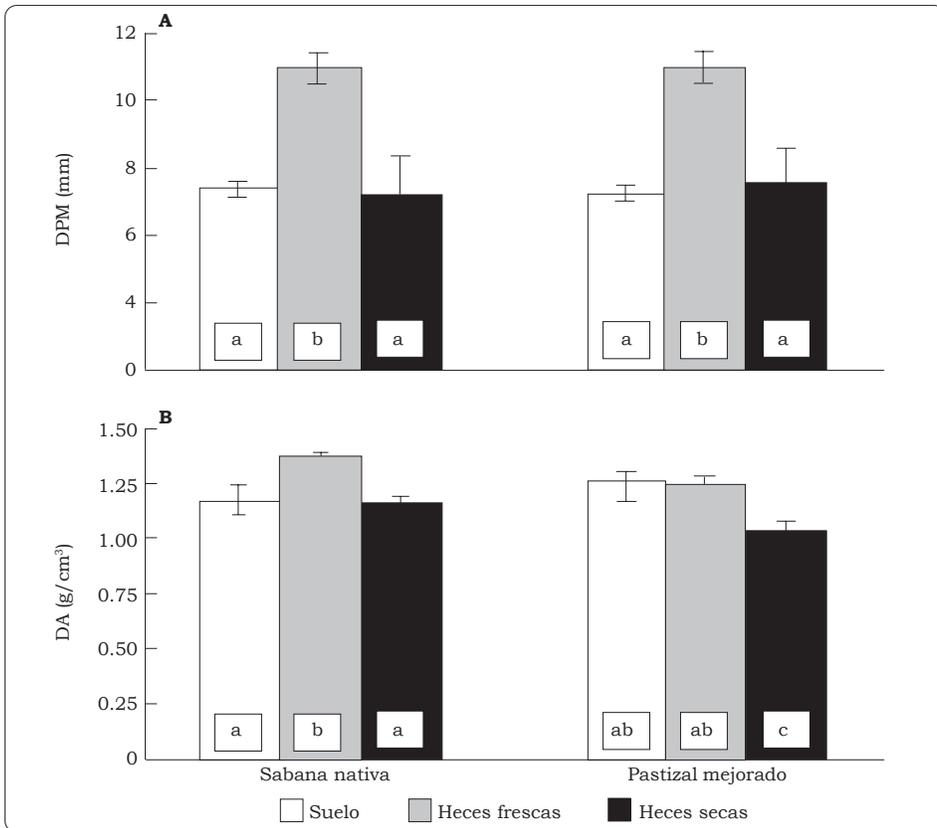


Figura 12-6. (A) Diámetro ponderal medio, DPM, de los agregados y (B) densidad aparente, DA, de las heces frescas y secas de las parcelas de sabana y de pastizal mejorado. Las letras diferentes indican diferencias significativas a P < 0.05 (las líneas representan el error estándar).

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

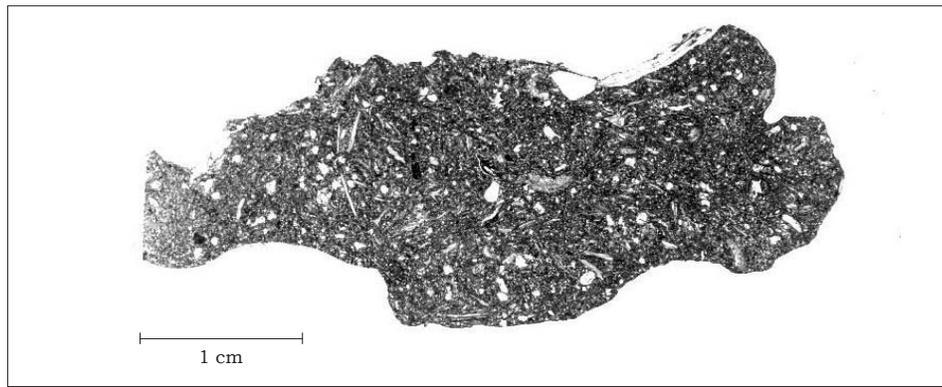


Foto 12-2. Sección delgada (corte horizontal subaxial) de un turriculo fresco de *M. carimaguensis* recolectado en el pastizal intensivo.

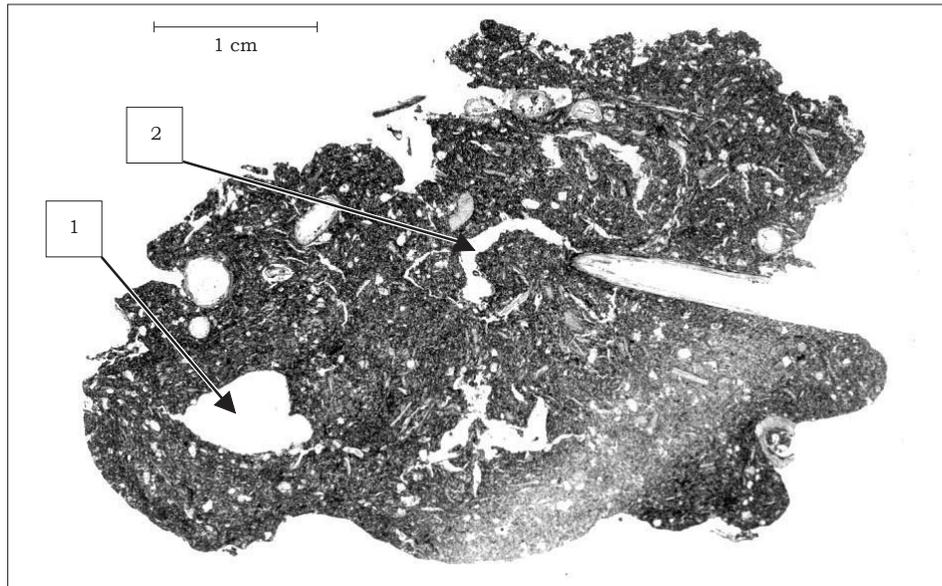


Foto 12-3. Sección delgada (corte horizontal subaxial) de un turriculo de 5 meses de *M. carimaguensis* recolectado en el pastizal intensivo (1 = galería excavada por una termita; 2 = fractura de contracción).

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

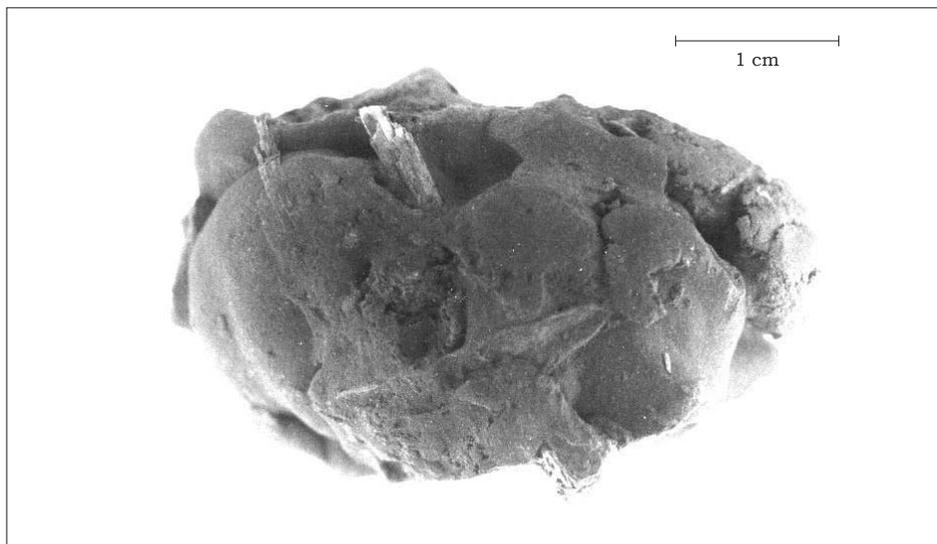


Foto 12-4. Vista externa de un turrículo fresco de *M. carimaguensis* recolectado en el pastizal intensivo.

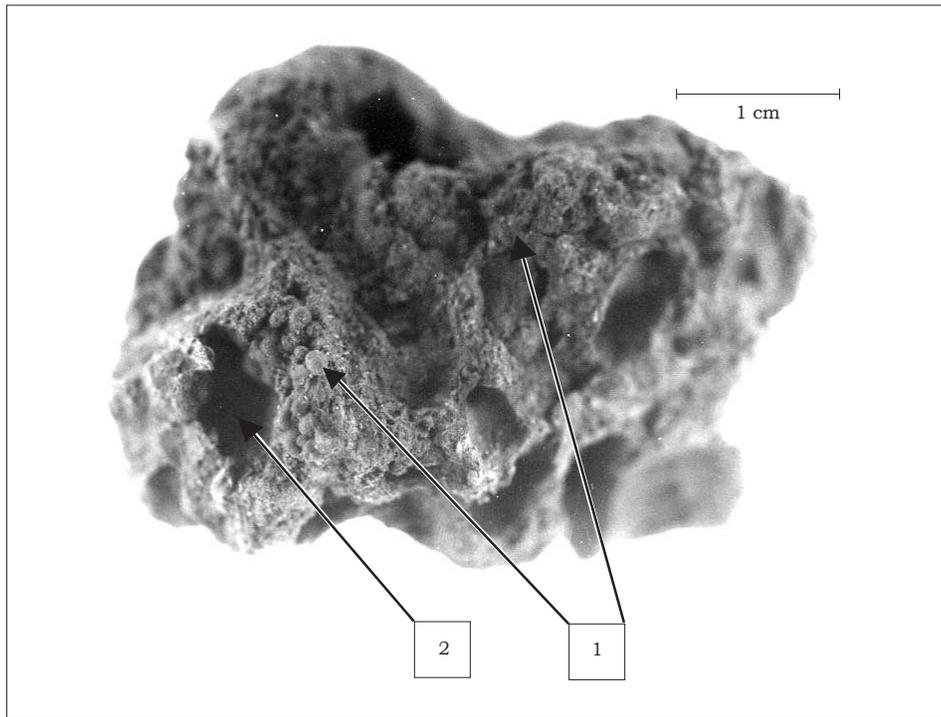


Foto 12-5. Vista externa de un turrículo de 5 meses de *M. carimaguensis* recolectado en el pastizal intensivo. (1 = turrículo cubierto por heces, 2 = turrículo perforado por galerías construidas por termitas de la subfamilia Nasutermitinae.)

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 (Gijnsman 1996; Gijnsman 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 ecologique 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.