

CAPÍTULO 1

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

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

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

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

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

Los Organismos del Suelo como Entidad Funcional de Diversidad

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

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

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

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

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

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

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

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

La Regulación Jerárquica de los Procesos del Suelo

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

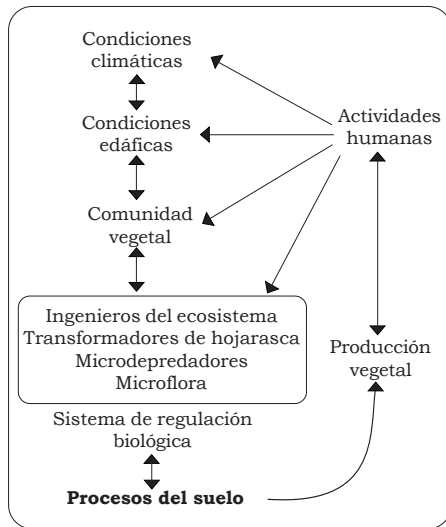


Figura 1-1. Modelo jerárquico de los principales factores determinantes de los procesos del suelo (adaptado de Lavelle et al. 1993).

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

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

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

Clasificación Funcional de la Fauna del Suelo

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

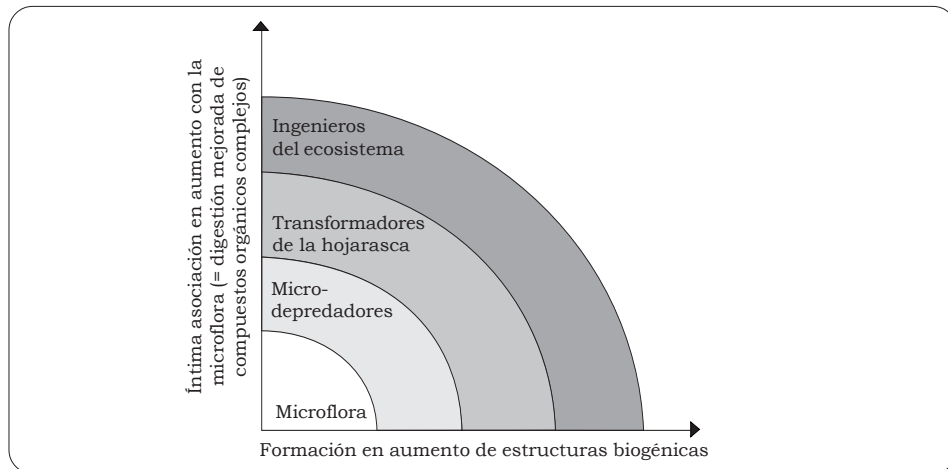


Figura 1-2. Relaciones de interacción entre los microorganismos y los macroorganismos del suelo. A medida que aumenta el tamaño del organismo, sus relaciones con la microflora van desde la depredación hasta el mutualismo externo e interno; además, las estructuras biogénicas son cada vez más sólidas (Lavelle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

Microdepredadores

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

Transformadores de la hojarasca

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

Ingenieros del ecosistema

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

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

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

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

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

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

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

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

Las Lombrices y sus Estructuras Biogénicas como Ejemplo

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

Propiedades físicas del suelo

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

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

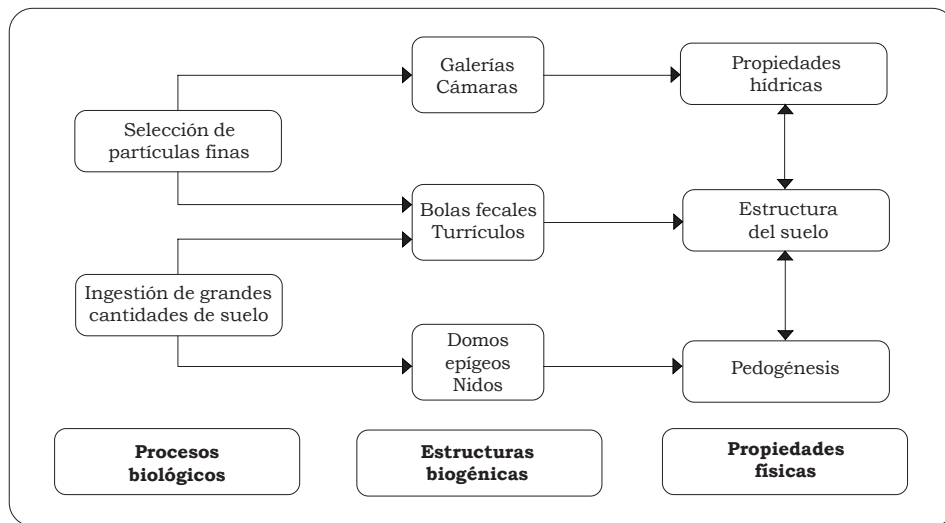


Figura 1-3. Efectos causados por los ingenieros ecológicos en las propiedades físicas del suelo (Lavelle 1997).

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

Dinámica de la MO

Las lombrices digieren la MO empleando enzimas producidas por

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

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

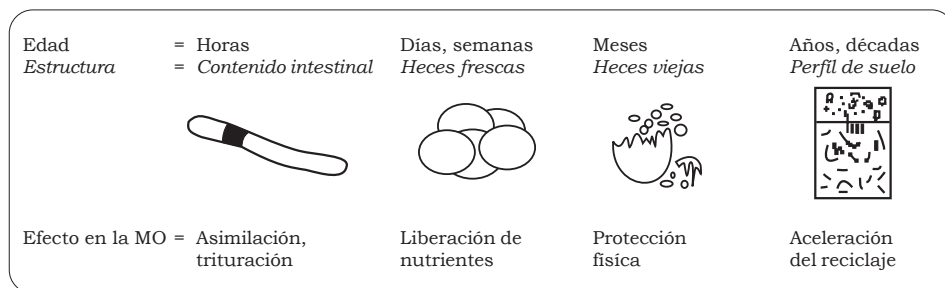


Figura 1-4. Efectos causados por las lombrices en la materia orgánica (MO) del suelo a diferentes niveles de una escala temporal y una espacial (Lavelle 1997).

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

Crecimiento de las plantas

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

Papel clave de las estructuras biogénicas

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

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

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

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

Las Sabanas Neotropicales

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

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

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

Las Sabanas de Colombia

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

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

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

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

Suelos

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

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

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

Manejo

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

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

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

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

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

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

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

El Significado de “Intervención”

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

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

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

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

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

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

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

La Organización del Libro

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

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

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

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

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

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

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

Parte VII. Síntesis y perspectivas

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

Referencias

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

- Álvarez A; Lascano CE. 1987. Valor nutritivo de la sabana bien drenada de los Llanos Orientales de Colombia. *Past Trop* 9(3):9-17.
- Anderson JM. 1988. Invertebrate-mediated transport processes in soils. *Agric Ecosyst Environ* 24:5-19.
- Anderson JM. 1995. Soil organisms as engineers: microsite modulation of macroscale processes. En: Jones CG; Lawton JH, eds. *Linking species and ecosystems*. Chapman and Hall, Londres. p 94-106.
- Asner GP; Seastedt TR; Townsend AR. 1997. The decoupling of terrestrial carbon and nitrogen cycles: human influences on land cover and nitrogen supply are altering natural biogeochemical links in the biosphere. *Bioscience* 47:226-234.
- Barois I; Lavelle P. 1986. Changes in respiration rate and some physico-chemical properties of tropical soil during gut transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta). *Soil Biol Biochem* 18:539-541.
- Barois I; Verdier B; Kaiser P; Mariotti A; Rangel P; Lavelle P. 1987. Influence of the tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae) on the fixation and mineralization of nitrogen. En: Bonvicini Pagliai AM; Omodeo P, eds. *On earthworms: selected symposia and monographs*. Módena, Italia. p 151-158.
- Barros E; Grimaldi M; Desjardins T; Sarrazin M; Chauvel A; Lavelle P. 1998. Conversion of forest into pastures in Amazonia: effects on soil macrofaunal diversity and soil water dynamics. En: *Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science*, 20-26 Agosto 1998, Montpellier, Francia. ISSS, AISS, IBG, SICS y AFES, Montpellier, Francia. Vol 1, p 203. (Disponible también en CD-ROM.)
- Beare MH; Lavelle P. 1998. Regulation of microbial activity and organic matter dynamics by macroorganisms: integrating biological function in soil. En: *Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science*, 20-26 Agosto 1998. Montpellier, Francia. ISSS, AISS, IBG, SICS y AFES, Montpellier, Francia. (Disponible también en CD-ROM.)
- Beare MH; Hendrix PF; Coleman DC. 1994. Water-stable aggregates and organic matter fractions in conventional and no-tillage soils. *Soil Sci Soc Am J* 58:777-786.
- Blanchart E. 1998. Earthworms and soil structure and physical properties in kaolinic and smectitic tropical soils. En: *Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science*, 20-26 Agosto 1998, Montpellier, Francia. ISSS, AISS, IBG, SICS y AFES, Montpellier, Francia. (Disponible también en CD-ROM.)
- Blanchart E; Bruand A; Lavelle P. 1993. The physical structure of casts of *Millsonia anomala* (Oligochaeta: Megascolecidae) in shrub savanna soils (Côte d'Ivoire). *Geoderma* 56:119-132.
- Blanchart E; Lavelle P; Braudeau E; Bissonnais YL; Valentin C. 1997. Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil Biol Biochem* 29(3/4):431-439.
- Blanchart E; Albrecht A; Alegre J; Duboisset A; Gilot-Villenave C; Pashanasi B; Lavelle P; Brussaard L. 1999. Effects of earthworms on soil structure and physical properties. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. *Earthworm management in tropical agroecosystems*. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 149-172.
- Blondel J. 1995. *Biogéographie: Approche écologique et évolutive*. Masson, París, Francia. 297 p.

- Blydenstein J. 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. Ecology 48:1-15.
- Botero BR. 1989. Manejo de explotaciones ganaderas en las sabanas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia. Serie Boletines Técnicos No. 2. Programa de Pastos Tropicales. CIAT, Cali, Colombia. 9 p.
- Boyer J. 1998. Interactions biologiques (faune, ravageur, parasites, microflore) dans des sols sous cultures en milieu tropical humide (Ile de la Reunion). Tesis. Université Paris VI, Francia.
- Brown GG. 1995. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? Plant Soil 170:209-231.
- Brown GG; Pashanasi B; Gilot-Villeneuve C; Patrón JC; Senapati BK; Giri S; Barois I; Lavelle P; Blanchart E; Blakemore RJ; Spain AV; Boyer J. 1999. Effects of earthworms on plant production. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 87-147.
- Brussaard LJ; Behan-Pelletier VM; Bignell DE; Brown VK; Didden W; Folgarait P; Fragoso C; Freckman DW; Gupta VSR; Hattori T; Hawksworth DL; Klopatek C; Lavelle P; Malloch DW; Rusek J; Söderström B; Tiedje JM; Virginia RA. 1997. Biodiversity and ecosystem functioning in the soil. Ambio 26(8):563-570.
- Casenave A; Valentin C. 1988. Les états de surface: Une des clefs de l'hydrologie sahélienne. En: Demissie M; Stout GE, eds. Proceedings of the Sahel Forum on the State-of-the-Art of Hydrology and Hydrogeology in the Arid and Semi-Arid Areas of Africa. Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO) y Norwegian National Committee for Hydrology, Ouagadougou, Burkina Faso, Noviembre 7-12, 1988. p 61-72.
- Chauvel A; Grimaldi M; Barros E; Blanchart E; Desjardins T; Sarrazin M; Lavelle P. 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. Nature 398:32-33.
- Cochrane TT. 1978. An ongoing appraisal of the savanna ecosystem of tropical America for beef cattle production. En: Sánchez PA; Tergas LE, eds. Producción de forrajes en los suelos ácidos de los trópicos. CIAT, Cali, Colombia. p 1-12.
- Cole M. 1986. The savannas: biogeography and botany. Academic Press, Londres. 438 p.
- Coleman DC; Heneghan L; Crossley DA Jr. 1998. Biodiversity and decomposition in temperate and tropical forests. En: Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science, 20-26 Agosto 1998, Montpellier, Francia. ISSS, AISS, IBG, SICS y AFES, Montpellier, Francia. (Disponible también en CD-ROM.)
- Coûteaux MM; Mousseau M; Célérier ML; Bottner P. 1991. Increased atmospheric CO₂ and litter quality: decomposition of sweet chestnut leaf with animal food webs of different complexities. Oikos 61:54-64.
- Curry JP; Boyle KE. 1987. Growth rates, establishment and effects on herbage yield of introduced earthworms in grassland on reclaimed cutover peat. Biol Fertil Soils 3:95-98.
- Daniel O; Anderson JM. 1992. Microbial biomass and activity in contrasting soil materials after passage through the gut of the earthworm *Lumbricus rubellus* Hoffmeister. Soil Biol Biochem 24:465-470.
- Derouard L; Tondoh J; Vilcosqui L; Lavelle P. 1997. Effects of earthworm introduction on soil processes and plant growth. Soil Biol Biochem 29:541-545.

- Fragoso C; Lavelle P; Blanchart E; Senapati BK; Jiménez JJ; Martínez MA; Decaëns T; Tondoh J. 1999. Earthworm communities of tropical agroecosystems: origin, structure and influence of management practices. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 27-55.
- Friesen DK; Thomas RJ; Sanz JI; Rao IM; Amézquita E; Decaëns T; Rippstein G; Vera RR. 1996. Productive soil conserving/improving systems for the tropical American savannas. Poster presented at the Congress on Crop Productivity and Sustainability "Shaping the Future", Nueva Delhi, India.
- Giller PS. 1996. The diversity of soil communities, the "poor man's tropical rainforest". *Biodivers Conserv* 5:135-168.
- Giller KE; Beare MH; Lavelle P; Izac A-MN; Swift MJ. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Appl Soil Ecol* 6:3-16.
- Gilot-Villénave C; Lavelle P; Granry F. 1996. Effects of a tropical geophagous earthworm, *Millsonia anomala*, on some soil characteristics, on maize-residue decomposition and on maize production in Ivory Coast. *Appl Soil Ecol* 4:201-211.
- Grime JP. 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science* 277:1260-1261.
- Guzmán S; Vera RR. 1991. Establecimiento de pasturas en los Llanos Orientales de Colombia. En: Lascano CE; Spain JM, eds. Establecimiento y renovación de pasturas. Conceptos, experiencias y enfoque de la investigación. CIAT, Cali, Colombia. p 385-398.
- Hiltner R. 1904. Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache. *Arb Deutsche Landw Ges* 98:59-78.
- Hoogerkamp M. 1987. Effect of earthworms on the productivity of grassland. An evaluation. En: Bonvicini Pagliai AM; Omodeo P, eds. On earthworms selected symposia and monographs. Modena, Italia. p 485-495.
- Hoogerkamp M; Rogaar H; Eijsackers HPJ. 1983. Effect of earthworms on grassland in recently reclaimed polder soils in the Netherlands. En: Satchell JE, ed. Earthworm ecology: from Darwin to vermiculture. Chapman and Hall, Londres. p 85-105.
- Hooper DU; Vitousek PM. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277:1302-1305.
- Ingham RE; Trofymov JA; Ingham ER; Coleman DC. 1985. Interactions of bacteria, fungi and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecol Monogr* 55:119-140.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78(7):1946-1957.
- Kleinheisterkamp I; Häbich G. 1985. Colombia: estudio biológico y técnico. En: Vera RR; Seré C, eds. Sistemas de producción pecuaria extensiva: Brasil, Colombia, Venezuela. Informe final del proyecto ETES, 1978-1982. CIAT, Cali, Colombia. p 213-278.
- Lascano CE. 1991. Managing the grazing resource for animal production in savannas of tropical America. *Trop Grassl* 25:66-72.

- Lavelle P. 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biol Fertil Soils* 6:237-251.
- Lavelle P. 1996. Diversity of soil fauna and ecosystem function. *Biol Int* 33:3-16.
- Lavelle P. 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Adv Ecol Res* 27:93-132.
- Lavelle P. 2000. Ecological challenges for soil science. *Soil Sci* 165:73-86.
- Lavelle P; Barois I; Martin A; Zaidi Z; Schaefer R. 1989. Management of earthworm populations in agroecosystems: a possible way to maintain soil quality. En: Clarholm M; Bergström L, eds. *Ecology of arable land*. Kluwer Academic Publishers, La Haya, Países Bajos. p 109-122.
- Lavelle P; Blanchart E; Martin A; Spain AV; Martin S. 1992. Impact of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics. En: Segoe S, ed. *Myths and science in soils of the tropics*. Special publication. Soil Science Society of America (SSSA), Madison, WI, Estados Unidos. p 157-185.
- Lavelle P; Blanchart E; Martin A; Martin S; Spain AV; Toutain F; Barois I; Schaefer R. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25(2):130-150.
- Lavelle P; Dangerfield M; Fragoso C; Eschenbrenner V; López-Hernández D; Pashanasi B. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. En: Woormer PL; Swift MJ, eds. *The biological management of tropical soil fertility*. Wiley & Sons, Chichester, Reino Unido. p 137-169.
- Lavelle P; Bignell D; Lepage M.; Wolters V; Roger P; Ineson P; Heal OW; Dhillion S. 1997. Soil function in a changing world: the role of ecosystem engineers. *Eur J Soil Biol* 33(4):159-193.
- Lawton JH; Brown VK. 1994. Redundancy in ecosystems. En: Schulze ED; Mooney HA, eds. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin. p 255-270.
- Lee KE. 1985. *Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press, Nueva York. 411 p.
- Loranger G; Ponge JF; Blanchart E; Lavelle P. 1998. Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique). *Biol Fertil Soils* 27(1):21-26.
- Marinissen JCY. 1990. Mechanisms of stabilization of casts and artificial casts. *Biol Fertil Soils* 9:163-167.
- Marinissen JCY. 1994. Earthworm populations and stability of soil structure in a silt loam soil of recently reclaimed polder in the Netherlands. *Agric Ecosyst Environ* 51:75-87.
- Martin A. 1991. Short- and long-term effects of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochaeta) of tropical savannas, on soil organic matter. *Biol Fertil Soils* 11:234-238.
- Paladines O. 1975. El manejo y la utilización de las praderas naturales en el trópico americano. En: *El potencial para la producción de ganado de carne en América Latina*. CIAT, Cali, Colombia. p 331-346.

- Pashanasi B; Meléndez G; Szott L; Lavelle P. 1992. Effect of inoculation with the endogeic earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae) on N availability, soil microbial biomass and the growth of three tropical fruit tree seedlings in a pot experiment. *Soil Biol Biochem* 24(12):1655-1659.
- Petersen H; Luxton M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39(3):287-388.
- Pimm SL; Sudegen AM. 1994. Tropical diversity and global change. *Science* 263:933-934.
- Reynolds J. 1994. Earthworms of the world. *Global Divers* 4:11-16.
- Rippstein G; Lascano CE; Decaëns T. 1996. La production fourragère dans les savanes d'Amérique de Sud intertropicale. *Fourrages* 145:33-52.
- Rose CJ; Wood AW. 1980. Some environmental factors affecting earthworm populations and sweet potato production in the Tari Basin, Papua New Guinea Highlands. *Papua New Guinea Agric J* 31:1-10.
- Rossi J-P. 1998. Rôle fonctionnel de la distribution spatiale des vers de terre dans une savane humide de Côte d'Ivoire. Tesis Doctoral. Université Paris VI, Francia. 240 p.
- Schaefer M; Schauermann J. 1990. The soil fauna of beech forests: a comparison between a mull and a moder soil. *Pedobiologia* 34:299-314.
- Scheu S. 1987. Microbial activity and nutrient dynamics in earthworm casts (Lumbricidae). *Biol Fertil Soils* 5:230-234.
- Schulze ED; Mooney HA. 1994. Ecosystem function of biodiversity: a summary. En: Schulze ED; Mooney HA, eds. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin. p 497-510.
- Setälä H; Tyynisma M; Martikainen E; Huhta V. 1991. Mineralisation of C, N, P in relation to decomposition community structure in coniferous forest soil. *Pedobiologia* 35:285-296.
- Sharpley AN; Syers JK. 1976. Potential role of earthworm casts for the phosphorous enrichment of run-off waters. *Soil Biol Biochem* 8:341-346.
- Shipitalo MJ; Protz R. 1989. Chemistry and micromorphology of aggregation in earthworm casts. *Geoderma* 45:357-374.
- Smith J; Winograd W; Gallopin G; Pachico D. 1998. Dynamics of the agricultural frontier in the Amazon and savannas of Brazil: analyzing the impact of policy and technology. *Environ Model Assess* 3:31-46.
- Solbrig OT. 1991a. Ecosystem complexity in time and space. En: Solbrig OT; Nicolis G, eds. *Perspectives on biological complexity*. International Union of Biological Sciences (IUBS), Paris, Francia. p 163-188.
- Solbrig OT. 1991b. The IUBS-SCOPE-UNESCO Program of Research in Biodiversity. En: Solbrig OT, ed. *From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity*. International Union of Biological Sciences (IUBS), Cambridge, Reino Unido. p 5-11.
- Solbrig OT. 1994. Biodiversity: an introduction. En: Solbrig OT; Emden HM; Oordt PGWJ, eds. *Biodiversity and global change*. CAB International e International Union of Biological Sciences (IUBS), Paris, Francia. p 13-20.
- Stephens PM; Davoren CW; Doube BM; Ryder MH. 1994. Ability of the earthworms *Aporrectodea rosea* and *A. trapezoides* to increase plant growth and the foliar concentration of elements in wheat (*Triticum aestivum* cv. Spear) in a sandy loam soil. *Biol Fertil Soils* 18:150-154.

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