

## PARTE II

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

## CAPÍTULO 4

# Las Comunidades de Lombrices en las Sabanas Nativas y en los Pastizales Introducidos de los Llanos Orientales de Colombia<sup>1</sup>

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

### Resumen

A lo largo de 18 meses se evaluaron la estructura y la variación estacional de las comunidades de lombrices de una sabana natural y de un pastizal introducido, en un Oxisol de Colombia. En cada uno de estos sistemas se delimitó un área de 90 x 90 m y cada mes se extrajeron de ella al azar 5 muestras de 1 m<sup>2</sup> x 0.5 m y 10 muestras de 20 x 20 x 20 cm, en un diseño de bloques estratificados. La riqueza específica fue similar en las dos parcelas estudiadas (siete especies), mientras que el índice de diversidad H' (Shannon y Weaver 1949) fue muy diferente, es decir, 2.89 en la sabana y 1.29 en el pastizal. Las diferencias observadas en la estructura de la

comunidad de lombrices respecto a ambos sistemas son la explicación de estos resultados. La densidad media anual de la sabana fue de 49.8 individuos/m<sup>2</sup> y osciló entre 10.8 y 135.8 individuos/m<sup>2</sup>; la biomasa fue de 3.3 g/m<sup>2</sup> (método de extracción manual), con valores que oscilaron entre 0.9 y 11.5 g/m<sup>2</sup>. En el pastizal introducido, la densidad media anual fue de 80.1 individuos/m<sup>2</sup> y fluctuó entre 24 y 215.8 individuos/m<sup>2</sup>; la biomasa fue más de 10 veces superior y osciló entre 29.2 y 110.4 g/m<sup>2</sup>. Esto se debió, principalmente, a la presencia de una especie anécica de gran tamaño, *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, perteneciente a la familia Glossoscolecidae, la cual resultó favorecida al sustituir la sabana nativa por el pastizal introducido. Las especies endógeas dominaron la comunidad de lombrices de la sabana, donde el 88% de la biomasa total de lombrices del pastizal era aportada por *M. carimaguensis*. La densidad y la biomasa total de las lombrices fueron significativamente diferentes en los dos sistemas estudiados (*t*-test). Estos resultados indican una respuesta clara de las lombrices a los pastizales introducidos, un sistema agropastoril que ha sido adoptado progresivamente en las sabanas húmedas neotropicales.

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

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

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

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

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

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

## Introducción

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

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

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

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

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

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

la sabana sin pastoreo fue de 4.8 g/m<sup>2</sup>, mientras que en el pastizal de gramínea con leguminosa se incrementó hasta 50.0 g/m<sup>2</sup> (Cuadro 4-1).

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

## Materiales y Métodos

### Descripción del sitio de trabajo

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

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

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

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

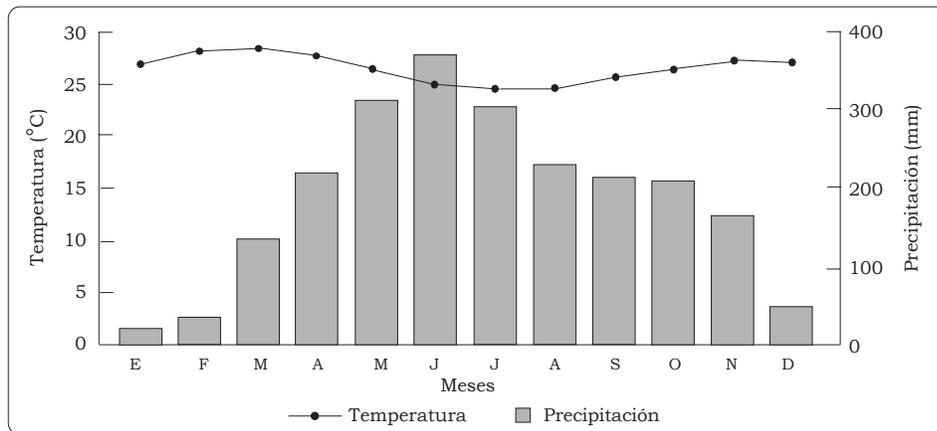


Figura 4-1. Media mensual de temperatura y de precipitación en Carimagua, durante 22 años (1973-1995).

FUENTE: Base de datos del CIAT.

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

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

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

### Muestreo de lombrices

Los muestreos se realizaron cada mes en ambos sistemas desde marzo de 1994 hasta septiembre de 1995, excepto en junio de 1994. En cada sistema se delimitó un área o lote de 90 x 90 m que fue dividido en parcelas cuadradas regulares de 10 x 10 m hasta obtener un número de 81 unidades de muestreo. La extracción de las lombrices se hizo por combinación de una recolección manual directa de muestras de suelo de 1 m<sup>2</sup> x 0.5 m de profundidad y del lavado y tamizado de monolitos de 20 x 20 x 20 cm de profundidad (Lavelle 1978). En cada lote (y sistema) se tomaron al mes cinco muestras al azar de 1 m<sup>2</sup> y 10 muestras de lavado y tamizado (excepto en marzo de 1994, donde éstas fueron 3 y 6, respectivamente).

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

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

a. Walkey-Black modificado (con calor).

b. Bray II modificado.

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

### **Cálculo del peso de las lombrices**

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

### **Medida de la humedad del suelo**

En cada capa analizada manualmente en el monolito de 1 m<sup>2</sup> se tomaron muestras de suelo que fueron introducidas en bolsas plásticas y llevadas al laboratorio. De cada bolsa se tomaron seis submuestras de aproximadamente 100 g de peso húmedo y se secaron al horno durante un mínimo de 4 días. El contenido de agua en el suelo se calculó según la expresión:

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

### **Deposición de heces superficiales**

Las heces superficiales depositadas por la especie anécica de gran tamaño *M. carimaguensis* (Glossoscolecidae), que tienen forma de torre y se distinguen muy bien de las deposiciones de otras especies, fueron contadas en ambos sistemas con el fin de calcular la densidad poblacional. Las heces se retiraron de la unidad de muestreo escogida poco antes de la extracción del bloque de 1 m<sup>2</sup> y se clasificaron en diferentes categorías: secas, frescas y frescas no recientes (de más de un día). Cada mes, en dos de las cinco muestras de 1 m<sup>2</sup> se recogían todas las heces, se secaban y se pesaban para evaluar su producción en ambos sistemas de uso de la tierra.

## **Resultados**

### **Riqueza específica, diversidad y equitatividad**

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

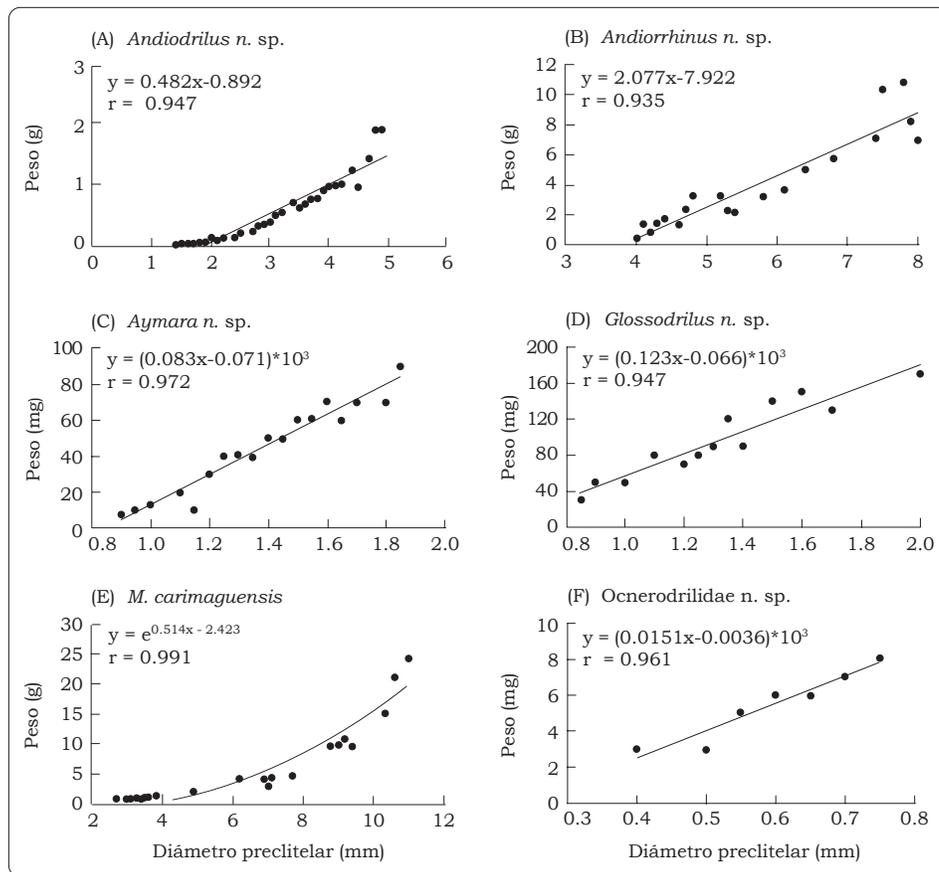


Figura 4-2. Cálculo del peso fresco de algunas lombrices estudiadas en Carimagua (todas las regresiones fueron significativas,  $P < 0.01$ ); n. sp. = nueva especie.

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

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

a. n. sp. = nueva especie.

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

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

d. En formalina.

e. Sólo un individuo.

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

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

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

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

### **Densidad y biomasa**

El valor medio anual de la densidad y de la biomasa obtenidas en la sabana fueron 49.8 individuos/m<sup>2</sup> y 3.26 g/m<sup>2</sup>, respectivamente, mientras que en el pastizal la densidad fue de 80.1 individuos/m<sup>2</sup> y la biomasa de 57.1 g/m<sup>2</sup>, es decir, más de 10 veces el valor respectivo en la sabana. Las diferencias entre los sistemas en cuanto a la densidad y la biomasa fueron significativas ( $P < 0.002$  y  $P < 0.001$ ) a causa, principalmente, del notable incremento que experimentan las poblaciones de *M. carimaguensis* cuando la sabana se sustituye por un pastizal mejorado (Figura 4-3).

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

Los valores mensuales de densidad y biomasa estuvieron estrechamente ligados con la humedad del suelo, y la presencia de una época seca de 4 meses de duración disminuyó drásticamente la densidad poblacional. La densidad mínima de lombrices en la sabana se obtuvo en febrero de 1995 (10.8 individuos/m<sup>2</sup>) y la máxima en julio de 1994 (135.8). En el pastizal, la densidad mínima se obtuvo también en febrero de 1995

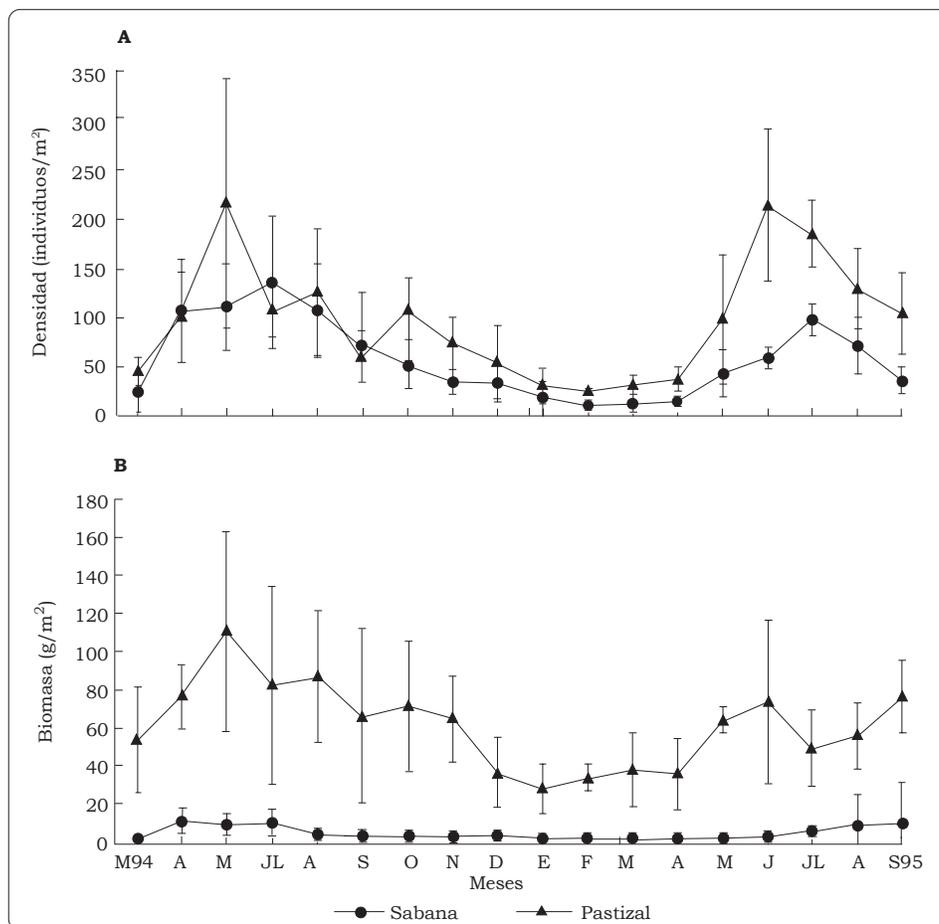


Figura 4-3. Cambios mensuales (valor medio) de la densidad (A) y de la biomasa (B) de las lombrices estudiadas en Carimagua (individuos/m<sup>2</sup> ± dt; método de extracción manual).

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

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

(24 individuos/m<sup>2</sup>) y la máxima en mayo de 1994 (215.8). La biomasa en la sabana fue mínima en marzo de 1994 (0.74 g/m<sup>2</sup>) y máxima en septiembre de 1995 (11.5 g/m<sup>2</sup>). En el pastizal, la biomasa fue mínima en enero de 1995 (29.2 g/m<sup>2</sup>) y máxima en mayo de 1994 (110.4 g/m<sup>2</sup>). En el segundo año de muestreo, se observó un retraso en el inicio de la actividad de las lombrices, ya que la época lluviosa comenzó casi un mes más tarde de lo habitual. En septiembre de 1994, la profundidad de muestreo se incrementó para seguir tras las migraciones verticales de las poblaciones de *M. carimaguensis*, que comienzan de julio en adelante; en agosto de 1994, la densidad y la biomasa fueron tal vez subvaloradas puesto que, probablemente, parte de la población había comenzado ya a migrar hacia los horizontes más profundos.

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

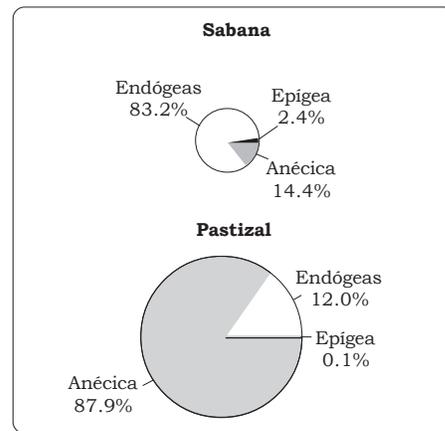


Figura 4-4. Contribución relativa anual de las diferentes categorías ecológicas de lombrices a la biomasa total de éstas. El tamaño de los círculos es proporcional a la biomasa obtenida.

Cuadro 4-5. Diferencias encontradas en la densidad (letra normal) y en la biomasa (letra cursiva) de la media anual de lombrices por m<sup>2</sup> en los dos sistemas de uso de la tierra estudiados.

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

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

### Deposición de heces superficiales

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

galerías verticales que no son permanentes.

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

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

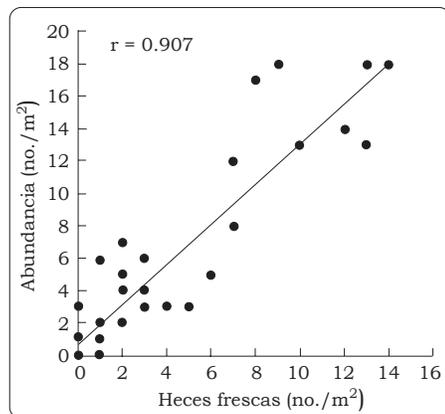


Figura 4-5. Correlación entre el número de heces frescas y la abundancia de individuos de *M. carimaguensis* en un pastizal introducido ( $P < 0.01$ ). Los datos fueron obtenidos durante la época lluviosa, desde abril hasta diciembre de 1994.

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

### Variación estacional de la actividad

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

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

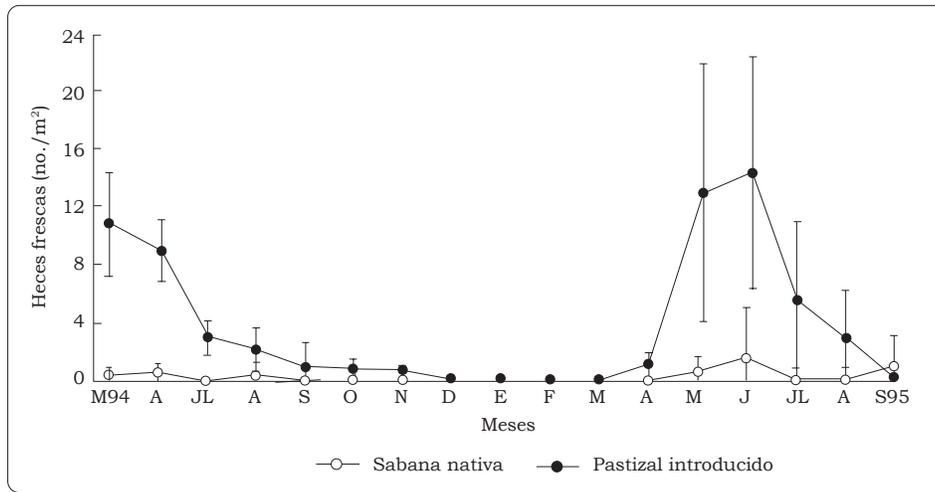


Figura 4-6. Número medio mensual de heces frescas de *M. carimaguensis* en los dos sistemas estudiados de uso de la tierra.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## Discusión

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

Hay estudios sobre la ecología de las lombrices en los ecosistemas

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

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

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

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

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

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

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

- en los pastizales, la biomasa de lombrices varió desde 6.5 g/m<sup>2</sup>, en la época seca, hasta 70.9 g/m<sup>2</sup> en la época lluviosa;
- en las sabanas, la variación respectiva de la biomasa fue de 3.0 y 26.3 g/m<sup>2</sup>.

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

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

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

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

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

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

a. FUENTE: Fragoso (1992).

b. Porcentaje de la densidad total.

c. Porcentaje de la biomasa total.

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

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

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

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

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

## Agradecimientos

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

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

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

## Referencias

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

- IGAC (Instituto Geográfico Agustín Codazzi). 1974. Reconocimiento general de los suelos del Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias Carimagua (Departamento del Meta). Bogotá, DC.
- Jiménez JJ; Moreno AG. *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una nueva especie de lombriz de tierra para Colombia. Megadrilogica. (En revisión.)
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a native species from the well-drained savannas of Colombia. Appl Soil Ecol 9:153-160.
- Johnson RW; Tothill JC. 1985. Definition and broad geographical outline of savanna lands. En: Tothill JC; Mott JJ, eds. Ecology and management of the world's savannas. CAB, Reino Unido. p 1-13.
- Kouassi PK. 1987. Étude comparative de la macrofaune endogée d'écosystèmes guinéens naturels et transformés de Côte d'Ivoire. Tesis de doctorado. Université d'Abidjan, Costa de Marfil. 129 p.
- Lascano CL; Estrada J. 1989. Long-term productivity of legume-based and pure grass pastures in the Eastern Plains of Colombia. En: Proceedings of the XVI International Grassland Congress, Niza, Francia. p 1179-1180.
- Lavelle P. 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Tesis de doctorado. Paris VI. Publ Lab Zool ENS 12. 301 p.
- Lavelle P. 1981. Strategies de reproduction chez les vers de terre. Acta Oecol 2:117-133.
- Lavelle P. 1983. The soil fauna of tropical savannas. II. The earthworms. En: Bourlière F, ed. Tropical savannas. Elsevier, Amsterdam. p 485-504.
- Lavelle P. 1986. Associations mutualistes avec la microflore du sol et richesse spécifique sous les tropiques: l'hypothèse du premier maillon. Ecologie générale. C R Acad Sci Ser III 302(1):11-14.
- Lavelle P; Pashanasi B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). Pedobiologia 33:283-291.
- Lavelle P; Chauvel A; Fragoso C. 1995. Faunal activity in acid soils. En: Date RA, ed. Plant soil interactions at low pH. Kluwer Academic Publishers, Holanda. p 201-211.
- Lavelle P; Maury ME; Serrano V. 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la región de Laguna Verde (Veracruz, México); época de lluvias. En: Reyes P, ed. Estudios Ecológicos en el Trópico Mexicano. Instituto de Ecología, México. p 65-100.
- Lavelle P; Schaefer R; Zaidi Z. 1989. Soil ingestion and growth in *Millsomia anomala*, a tropical earthworm, as influenced by the quality of the organic matter ingested. Pedobiologia 33:379-388.
- Lavelle P; Dangerfield M; Fragoso C; Eschenbrenner V; López-Hernández D; Pashanasi B; Brussaard L. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. En: Woomer PL; Swift MJ, eds. The biological management of tropical soil fertility. Wiley, Chichester, Reino Unido. p 137-169.
- Lavelle P; Blanchart E; Martin A; Martin S; Spain A; Toutain F; Barois I; Schaefer R. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. Biotropica 25(2):130-150.

- Lee K. 1985. Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press, Nueva York. 411 p.
- Ludwig JA; Reynolds JF. 1988. Statistical ecology: a primer on methods and computing. John Wiley and Sons, Nueva York. 337 p.
- Madge DS. 1969. Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia* 9(8):188-214.
- Nemeth A. 1981. Estudio ecológico de las lombrices de tierra (*Oligochaeta*) en ecosistemas de bosque húmedo tropical en San Carlos de Río Negro, Territorio Federal Amazonas. Tesis. Universidad Central de Venezuela. 92 p.
- Pashanasi B; Meléndez G; Szott L; Lavelle P. 1992. Effect of inoculation with the endogeic earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae) on N availability, soil microbial biomass and the growth of three tropical fruit tree seedlings in a pot experiment. *Soil Biol Biochem* 24:1655-1660.
- Pielou EC. 1975. Ecological diversity. Wiley, Nueva York.
- Rao IM; Zeigler RS; Vera R; Sarkarung S. 1993. Selection and breeding for acid-soil tolerance in crops. Upland rice and tropical forages as case studies. *Bioscience* 43:454-465.
- Rose CJ; Wood AW. 1980. Some environmental factors affecting earthworm populations and sweet potato production on the Tari Basin, Papua New Guinea highlands. *Papua New Guinea Agric J* 31:1-13.
- Sánchez P; Salinas JG. 1983. Low input technology for managing Oxisols and Ultisols in tropical America. *Adv Agron* 34:279-405.
- Senapati BK. 1980. Aspects of ecophysiological studies on tropical earthworms: distribution, population dynamics, production, energetics and their role in the decomposition process. Tesis (Ph.D.). Sambalpur University, India. 154 p.
- Shannon CE; Weaver W. 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, IL, Estados Unidos.
- Sombroek WG; Nachtergaele FO; Hebel A. 1993. Amounts, dynamics and sequestering of carbon in tropical and subtropical soils. *Ambio* 22:417-426.
- Swift MJ; Heal OW; Anderson JM. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems: studies in ecology, Vol. 5. Blackwell, Oxford. 372 p.
- Syers JK; Springett JA. 1984. Earthworms and soil fertility. *Plant Soil* 76:93-104.
- Thomas R; Fisher MJ; Ayarza M; Sanz JI. 1995. The role of forage grasses and legumes in maintaining the productivity of acid soils in Latin America. En: Lal R; Stewart BA, eds. Soil management: experimental basis for sustainability and environmental quality. *Advances in Soil Science Series*, Lewis publishers, Boca Ratón, Estados Unidos. p 61-83.

## CAPÍTULO 5

## Dinámica de Poblaciones y Estrategias Adaptativas de *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una Especie Nativa de las Sabanas Bien Drenadas de Colombia<sup>1</sup>

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

### Resumen

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

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

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

### Introducción

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

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

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

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

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

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

Ahora bien, poca atención se ha prestado al papel que hacen las especies nativas que se adaptan bien a las perturbaciones experimentadas por los ecosistemas naturales. En Carimagua, los pastizales introducidos en las sabanas naturales han conservado la biodiversidad original de las lombrices y su biomasa llegó a 51.1 g PF/m<sup>2</sup> desde los 4.8 que tenía la sabana nativa (Deçaëns et al. 1994). Esta clase de manejo que se le dio a la tierra favoreció a una especie, *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, cuya densidad y biomasa aumentaron significativamente ( $P < 0.001$ ).

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

## Materiales y Métodos

### Sitio del estudio

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

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

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

### Muestreo de lombrices

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

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

### **Deposición de heces superficiales**

Como especie anécica, *M. carimaguensis* puede depositar, sobre la superficie del suelo, heces de gran tamaño con forma de torre que pueden alcanzar 15 cm de altura. En ambos sistemas de manejo de la tierra se escogieron al azar dos monolitos de 1 m<sup>2</sup>, y en ellos se contaron estas heces superficiales, fácilmente distinguibles de otras deposiciones, y se clasificaron en dos categorías: frescas y secas. Las heces se secaron al horno a 60 °C durante 72 horas y se pesaron.

## **Resultados**

### **Densidad y biomasa**

La densidad media de las poblaciones de *M. carimaguensis* varió en la sabana desde 0 individuos/m<sup>2</sup> en noviembre de 1994 hasta 1.06 individuos/m<sup>2</sup> en septiembre de 1995; en el pastizal varió desde 11 individuos/m<sup>2</sup> en septiembre de 1994 hasta

23.2 individuos/m<sup>2</sup> en mayo de 1995 (Figura 5-1). Los valores más altos de densidad se registraron al comienzo de la época lluviosa y el incremento de la densidad en octubre de 1994 se debió a la eclosión de nuevos jóvenes. La densidad media en el pastizal introducido y en la sabana nativa fue, respectivamente, 17.9 y 0.2 individuos/m<sup>2</sup>.

En la sabana, la biomasa osciló entre 0.24 g/m<sup>2</sup> (en marzo de 1994) y 8.76 g/m<sup>2</sup> (en septiembre de 1995). En el pastizal, la biomasa varió desde 26.5 g/m<sup>2</sup> (enero de 1995) hasta 94.8 g/m<sup>2</sup> (mayo de 1994). Hubo una correlación significativa entre la biomasa media mensual y la precipitación, aunque sólo en el pastizal introducido ( $r = 0.821$ ;  $P < 0.01$ ). Los valores de biomasa más altos se obtuvieron al comienzo de la época lluviosa, cuando toda la población estaba activa. Durante julio y agosto, la biomasa descendió porque los individuos juveniles se inactivaron. Al final de la temporada de lluvias, la biomasa se redujo en un 50% porque los adultos descendieron a cierta profundidad en el suelo y se inactivaron tras vaciar su contenido intestinal.

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

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

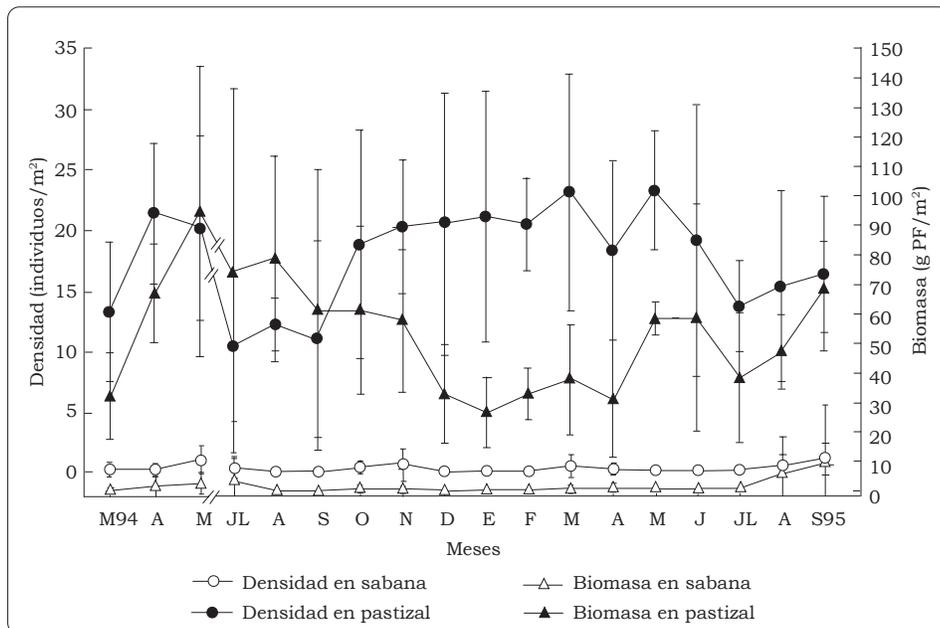


Figura 5-1. Valores de abundancia y biomasa ( $\pm$  d.t.) de *Martiodrilus carimaguensis* en la sabana nativa y en el pastizal mejorado. PF = peso fresco.

### Producción de heces superficiales

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

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

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

### Distribución vertical

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

Cuadro 5-1. Producción media mensual de heces de *Martiodrilus carimaguensis* por m<sup>2</sup> (valores ± d.t.) en los dos sistemas estudiados (sabana y pastizal).

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

a. Deposición fresca con la base seca.

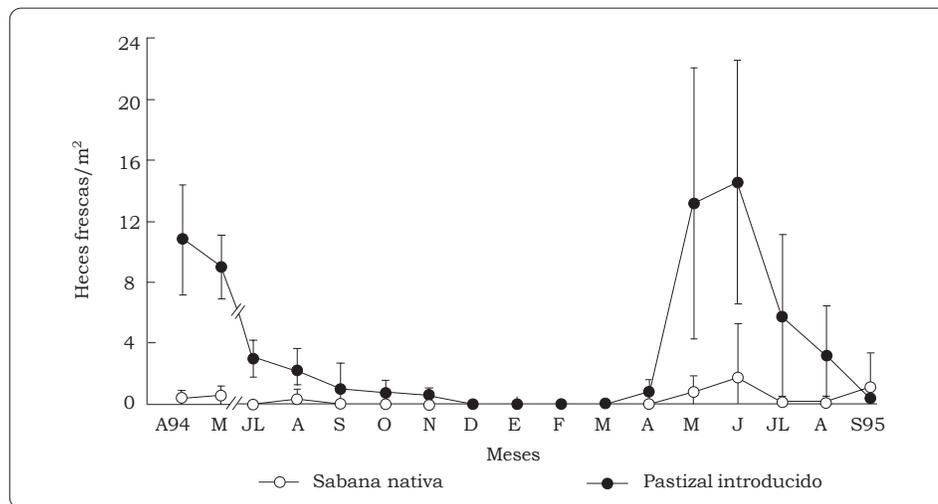


Figura 5-2. Valor medio mensual (± d.t.) de la cantidad de heces frescas de *M. carimaguensis* por m<sup>2</sup>.

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

### **Adaptación a la época seca**

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

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

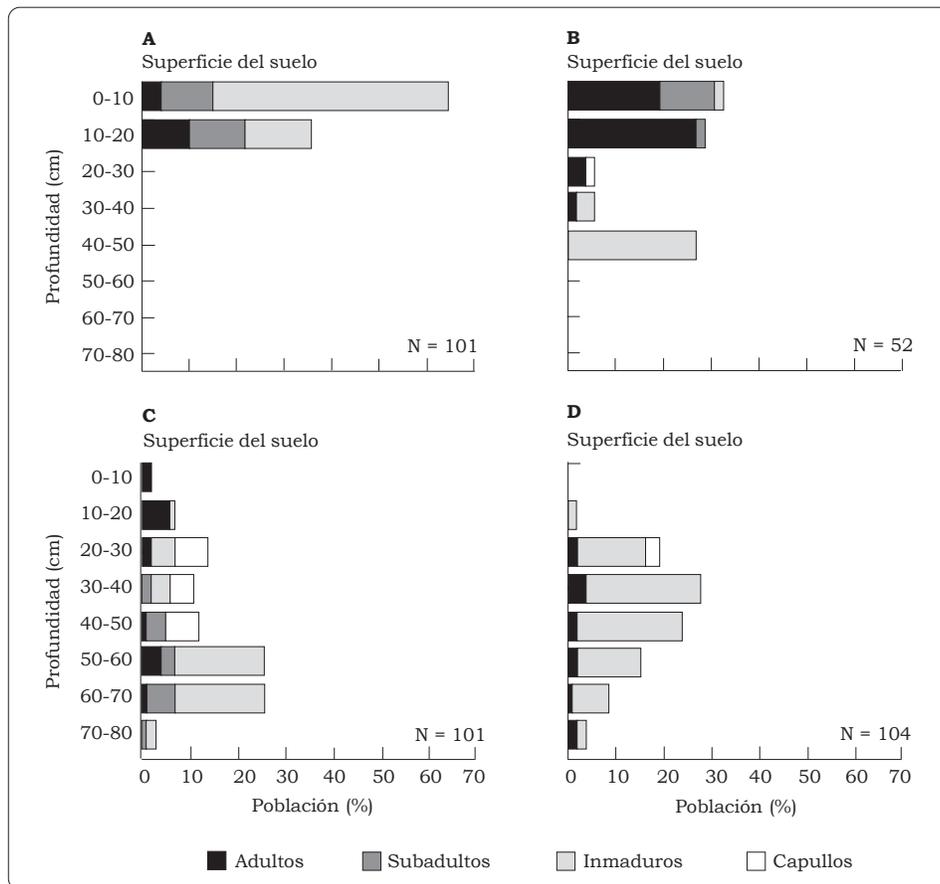


Figura 5-3. Distribución vertical de *M. carimaguensis* en el suelo del pastizal mejorado en mayo (A), julio (B), noviembre de 1994 (C) y enero de 1995 (D).

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

### **Estrategia reproductora**

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

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

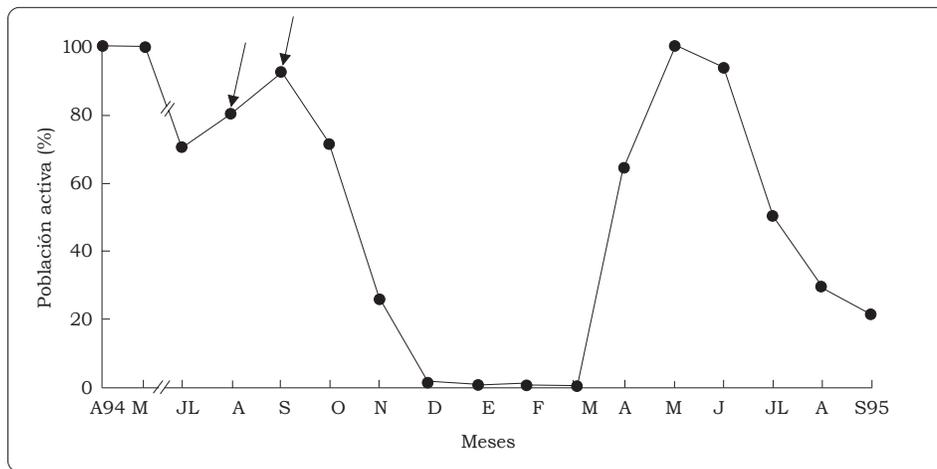


Figura 5-4. Actividad de la población total de *Martiodrilus carimaguensis* en el pastizal mejorado (las flechas indican meses en que los valores fueron subestimados).

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

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

## Discusión

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

datos obtenidos por Lavelle (1978) en las sabanas de Lamto (Costa de Marfil) indican que la densidad de la especie anécica *Millsonia lamtoiana* (Omodeo y Vaillaud 1967) fluctuó entre 0.02 y 1.43 individuos/m<sup>2</sup> y la biomasa entre 0.01 y 8.43 g PF/m<sup>2</sup>, valores muy similares a los obtenidos en este estudio.

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

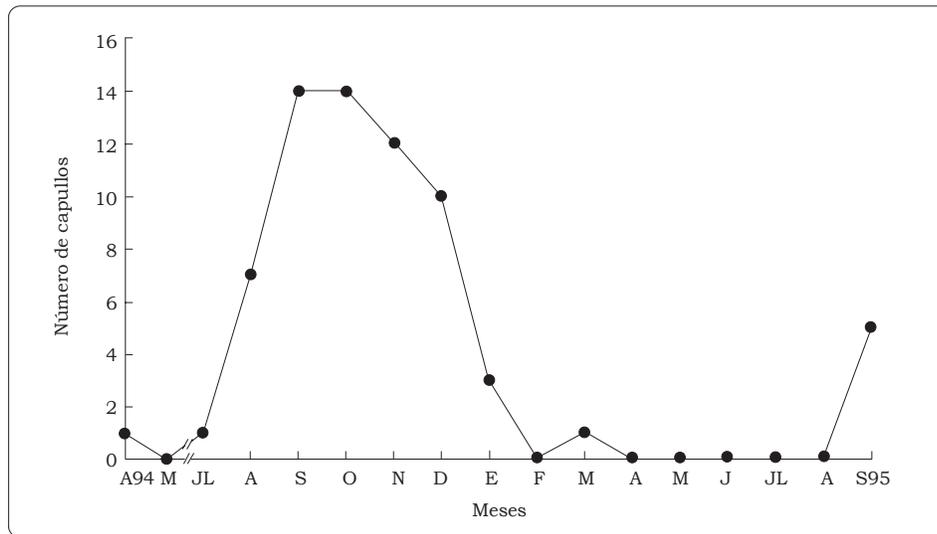


Figura 5-5. Capullos de *M. carimaguensis* obtenidos por mes en cinco muestras de 1 m<sup>2</sup> tomadas en el pastizal mejorado.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### **Agradecimientos**

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

## Referencias

- Anderson C. 1980. The influence of climatic conditions on activity and vertical distribution of earthworms in a Danish arable soil. *K Vet-Landbohojsk. Arsskrift* 57-68.
- Bhadauria T; Ramakrishnan PS. 1989. Earthworm population dynamics and contribution to nutrient cycling during cropping and fallow phases of shifting agriculture (Jhum) in North-east India. *J Appl Ecol* 26:505-520.
- Bohlen PJ; Edwards WM; Edwards CA. 1995. Earthworm community structure and diversity in experimental agricultural watersheds in Northeastern Ohio. *Plant Soil* 170:233-239.
- Bouché M. 1972. *Lombriciens de France. Ecologie et Systematique*. I.N.R.A., Paris. 671 p.
- Cuendet G. 1984. A comparative study of the earthworm population of four different woodland types in Wytham woods, Oxford. *Pedobiologia* 26:421-439.
- Dash MC; Patra UC. 1977. Density, biomass and energy budget of a tropical earthworm population from a grassland site in Orissa, India. *Rev Ecol Biol Sol* 14:461-471.
- Decaëns T; Lavelle P; Jiménez JJ; Escobar G; Rippstein G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *Eur J Soil Biol* 30(4):157-168.
- Evans AC; Guild WJ. 1948. Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. IV. On the life cycles of some British Lumbricidae. *Ann Appl Biol* 35(4):473-493.
- Fisher MJ; Rao IM; Ayarza MA; Lascano CE; Sanz JI; Thomas RJ; Vera RR. 1994. Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. *Nature* 371:236-238.
- Garnsey RB. 1994. Seasonal activity and aestivation of Lumbricid earthworms in the Midlands of Tasmania. *Aust J Soil Res* 32:1355-1367.
- Jiménez JJ; Decaëns T; Moreno AG; Rossi J-P; Lavelle P. 1994. Dynamics and short-term effects of earthworms in natural and managed savannas of the Eastern Plains of Colombia. En: Lavelle P, ed. *Conservation of soil fertility in low-input agricultural systems of the humid tropics by manipulating earthworm communities (Macrofauna Project, STD2 EC)*. p 52-61.
- Jiménez JJ; Moreno AG. *Martiodrilus carimaguensis* sp. nov. (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una nueva especie de lombriz de tierra para Colombia. *Megadrilogica*. (En revisión.)
- Kale RD; Krishnamoorthy RV. 1981. What affects the abundance and diversity of earthworms in soils? *Proc Indian Acad Sci* 90(1):117-121.
- Lavelle P. 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Tesis (Doctorado). Paris VI. Publ. Lab. Zool. ENS 12, Paris. 301 p.
- Lavelle P. 1981. Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecol* 2(2):117-133.
- Lavelle P. 1983. The soil fauna of tropical savannas. II. The earthworms. En: Bourlière F, ed. *Tropical savannas*. Elsevier Scientific Publishing Company, Paises Bajos. p 485-504.
- Lavelle P; Barois I; Cruz I; Fragoso C; Hernández A; Pineda A; Rangel P. 1987. Adaptive strategies of *P. corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a peregrine geophagous earthworm of the humid tropics. *Biol Fertil Soils* 5:188-194.

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

## CAPÍTULO 6

# Estrategias Reproductoras de Tres Especies de Lombrices Nativas de las Sabanas de Carimagua (Colombia)<sup>1</sup>

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

### Resumen

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

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

estrategias reproductoras,  
lombrices

### Introducción

Los estudios realizados sobre diferentes aspectos de las estrategias reproductoras de las lombrices de tierra son los siguientes: Stephenson (1930), Walsh (1936), Evans y Guild (1948), Gerard (1967), Satchell (1967), Bouché (1972), Reynolds (1973), Nowak (1975), Phillipson y Bolton (1977), Lavelle (1971, 1978, 1979), Senapati (1980) y Garnsey (1994), entre otros.

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

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

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

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

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

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

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

## Materiales y Métodos

### Sitio del estudio

El sitio del estudio se halla en las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de los Llanos Orientales de Colombia, en la estación de investigación Carimagua. El valor medio anual de la precipitación y de la temperatura es 2280 mm y 26 °C, respectivamente, y la época seca se extiende de diciembre a marzo. Los suelos son Oxisoles caracterizados por su alta acidez [pH (H<sub>2</sub>O) 4.5], saturación de Al > 90%, y un contenido bajo de los cationes

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

### Muestreo de lombrices

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

### Incubación de los capullos

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

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

## Resultados

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

### Capullos: morfología, tamaño y período de incubación

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

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

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

Cuadro 6-1. Principales características biológicas de los capullos de tres especies de lombrices de tierra de Carimagua<sup>a</sup>.

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

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

b. Datos de individuos hallados en el campo.

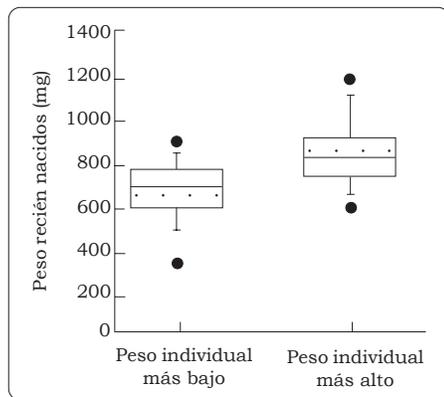


Figura 6-1. Gráfica encajada (box-plot) del peso de los individuos recién nacidos de *Martiodrilus carimaguensis* en la que aparecen la media (línea punteada) y los percentiles 5% y 95%.

### **Dinámica estacional**

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

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

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

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

### **Distribución vertical**

A partir del número total de capullos recolectados en cada capa se ha calculado la profundidad media a la que éstos fueron depositados (Figura 6-3). Las especies *Andiodrilus* sp. y *Glossodrilus* sp. se encuentran cerca de la superficie del suelo, de modo que la mayoría de sus capullos se hallaban en los primeros 20 cm del perfil. La profundidad media a la que *Glossodrilus* sp. depositó los capullos en la sabana y en el pastizal fue de 8.8 cm y de 12.4 cm, respectivamente. Estos datos se basan en el número de capullos obtenidos por el método de lavado y tamizado. Algunos capullos se encontraron por debajo de los 20 cm de profundidad en las muestras de 1 m<sup>2</sup>, lo que hizo necesaria una corrección en el porcentaje de capullos encontrados.

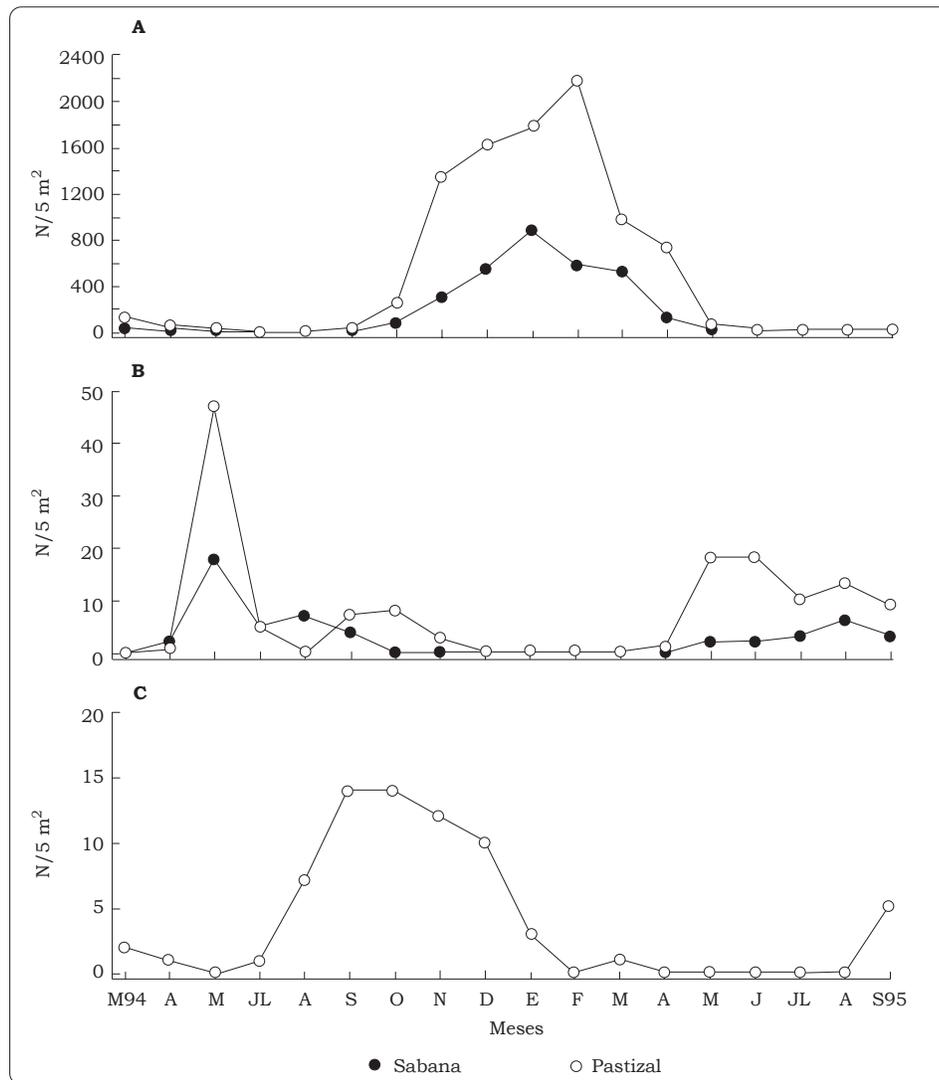


Figura 6-2. Número medio (N) de capullos recolectados cada mes en un área determinada ( $m^2$ ), en ambos sistemas de uso de la tierra, que pertenecían a las especies (A) *Glossodrilus* sp. (método de lavado y tamizado), (B) *Andiodrilus* sp. (muestreo manual) y (C) *M. carimaguensis* (muestreo manual,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

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

### **Tamaño del capullo vs. tamaño del adulto**

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

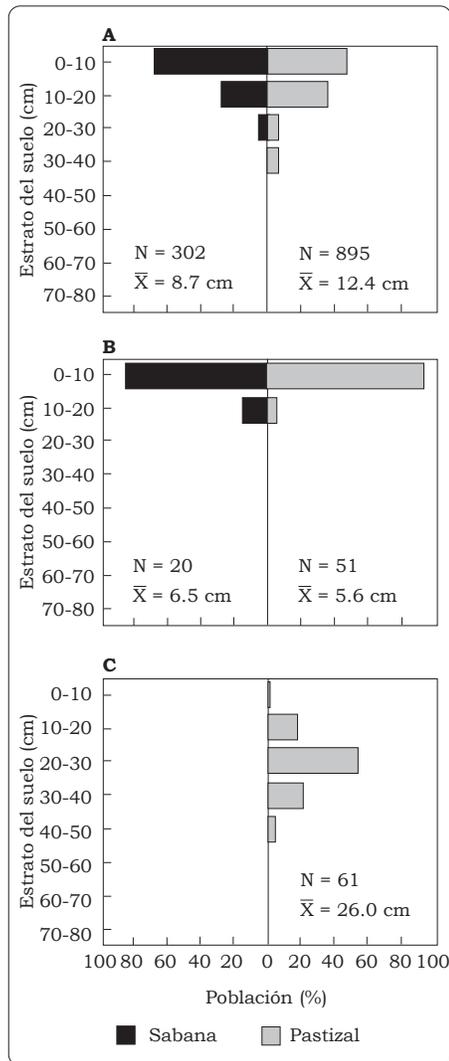


Figura 6-3. Distribución vertical media anual de capullos en la sabana y en el pastizal, de lombrices de las especies (A) *Glossodrilus* sp. (lavado y tamizado), (B) *Andiodrilus* sp. (muestreo manual), y (C) *M. carimaguensis* (muestreo manual, sólo en el pastizal).

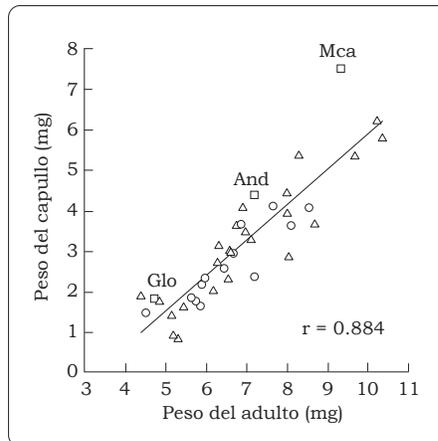


Figura 6-4. Relación entre el peso fresco (escala logarítmica) de los capullos y los adultos de 38 especies de lombrices de tierra de la zona intertropical ( $\Delta$ ) y de las zonas templadas (O), y también de tres especies de Carimagua ( $\square$ ) ( $P < 0.01$ ). Los datos fueron tomados de Lavelle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

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

**Fecundidad**

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

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

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

aproximadamente, no pudo recogerse de los monolitos de 1 m<sup>2</sup> cuando se hizo el muestreo manual (Jiménez, información sin publicar). La fecundidad más alta, es decir, el mayor número de capullos producidos por un adulto en un año se registró en *Glossodrilus* sp. Esta especie produjo 9.9 y 13 capullos/adulto al año en la sabana y en el pastizal, respectivamente. *Andiodrilus* sp. y *M. carimaguensis* presentaron valores más bajos: para la primera especie se calcularon 0.61 y 0.50 capullos/adulto al año en la sabana y en el pastizal, respectivamente, y para *M. carimaguensis* 0.25 en el pastizal; de hecho, este valor era 0.49, o sea, el producto de 0.25 por 1.91 individuos que contenía cada capullo.

## Discusión

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

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

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

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

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

## Agradecimientos

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

## Referencias

- Barois I; Ángeles A; Blanchart E; Brossard M; Fragoso C; Jiménez JJ; Martínez MA; Moreno AG; Lattaud C; Lavelle P; Rossi J-P; Senapati BK; Giri S; Tondoh J. 1996. Ecology of species with large environmental tolerance and/or extended distributions. En: Lavelle P, ed. Conservation of soil fertility in low-input agricultural systems of the humid tropics by manipulating earthworm communities. Informe final del proyecto Macrofauna.
- Bouché MB. 1972. Lombriciens de France. Ecologie et systematique. INRA Publ. 72-2, Paris. 671 p.
- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. Ecol Bull 25: 122-132.
- Edwards CA; Bohlen PJ. 1996. Biology and ecology of earthworms. 3a. ed. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido. 426 p.
- Evans AC; Guild WJ McL. 1948. Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. IV: On the life cycles of some British Lumbricidae. Ann Appl Biol 35:471-484.
- Fragoso C. 1993. Les peuplements de vers de terre dans l'est et sud-est du Mexique. Tesis (Doctorado). Université Paris VI. 228 p + anexos.
- Garnsey RB. 1994. Seasonal activity and aestivation of lumbricid earthworms in the Midlands of Tasmania. Aust J Soil Res 32:1355-1367.
- Gerard BM. 1967. Factors affecting earthworms in pastures. J Anim Ecol 36:235-252.
- Jiménez JJ; Moreno AG. *Martiodrilus carmaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una nueva especie de lombriz de tierra para Colombia. Megadriologica. (En revisión.)
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a native species from the well-drained savannas of Colombia. Appl Soil Eco 9(1-3):153-160.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998. Earthworm communities in native savannas and man-made pastures of the eastern plains of Colombia. Biol Fertil Soils 28:101-110.
- Lavelle P. 1971. Recherches ecologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): production annuelle d'un ver de terre *Millsonia anomala*, Omodeo. Terre Vie 2-71:240-254.
- Lavelle P. 1977. Bilan energetique des populations naturelles du ver de terre geophage *Millsonia anomala* (Oligochetae-Acanthodrilidae) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Geo Eco Trop 1(2):149-157.
- Lavelle P. 1978. Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Tesis (Doctorado). Paris VI. Publ Lab Zool ENS. 12. 301 p.
- Lavelle P. 1979. Relations entre types écologiques et profils démographiques chez les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Rev Ecol Biol Sol 16:85-101.

- Lavelle P. 1981. Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecol* 2(2):117-133.
- Michalis K; Panidis S. 1993. Seasonal variation in the reproductive activity of *Octodrilus complanatus* (Oligochaeta, Lumbricidae). *Eur J Soil Biol* 29(3-4):161-166.
- Muñoz-Pedreras A; Ruiz E; Poblete C; Santelices M. 1997. Aspectos de la biología reproductiva de lumbricidos silvestres (Oligochaeta: Lumbricidae) en el sur de Chile. *Rev Chil Hist Nat* 70:101-108.
- Németh A. 1981. Estudio ecológico preliminar de las lombrices de tierra (Oligochaeta) en ecosistemas de bosque húmedo tropical en San Carlos de Río Negro, Territorio Federal Amazonas. Tesis. Universidad Central de Venezuela. 92 p.
- Nowak E. 1975. Population density of earthworms and some elements of their production in several grassland environments. *Ekol Pol* 23:459-491.
- Phillipson J; Bolton PJ. 1977. Growth and cocoon production by *Allolobophora rosea* (Oligochaeta: Lumbricidae). *Pedobiologia* 17:70-82.
- Pianka ER. 1970. On r- and K-selection. *Am Nat* 104:592-597.
- Reinecke AJ; Kriel JR. 1980. Influence of temperature on the reproduction of the earthworm *Eisenia fetida* (Oligochaeta). *S Afr J Zool* 16(2):96-100.
- Reynolds JW. 1973. Earthworm (Annelida: Oligochaeta) ecology and systematics. En: Dindal D, ed. *Proceedings 1<sup>st</sup> Soil Microcommunities Conference. Primera Reunión de Microcomunidades del Suelo, Siracusa, N.Y. octubre 1971.* p 95-120.
- Satchell JE. 1967. Lumbricidae. En: Burges A; Raw F, eds. *Soil biology.* Academic Press, Londres. p 259-322.
- Senapati BK. 1980. Aspects of ecophysiological studies on tropical earthworms. Distribution, population dynamics, production, energetics and their role in the decomposition process. Tesis (Ph.D.). Sambalpur University, India. 154 p.
- Stephenson J. 1930. *The Oligochaeta.* Oxford, Clarendon Press.
- Walsh AS. 1936. *Lumbricus* lore. *Turttox News* 14:57-60.

## CAPÍTULO 7

# Distribución Vertical de las Lombrices de Tierra en los Suelos de los “Llanos” de Colombia Cubiertos por Especies Forrajeras<sup>1</sup>

J. J. Jiménez\* y T. Decaëns\*\*

### Resumen

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

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

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

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

### Introducción

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

las diferentes especies de lombrices, del otro.

## Materiales y Métodos

### **Descripción del lugar de estudio**

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

Se estudiaron dos parcelas diferentes:

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

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

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

### **Muestreo de lombrices**

Tanto en la sabana como en el pastizal se tomaron muestras de suelo cada mes, desde marzo de 1994 hasta septiembre de 1995. En junio de 1994 no fue posible hacerlo debido a la ausencia de personal disponible. En cada uno de los dos sistemas de manejo se realizó un muestreo estratificado al azar en un área de 90 x 90 m dividida en cuadrantes regulares de 10 x 10 m, que fueron agrupados en cinco zonas. Se aplicaron dos métodos físicos (según Lavelle 1978): extracción manual en muestras de 1 m<sup>2</sup> x 0.5 m de profundidad, y lavado y tamizado en muestras de 20 cm<sup>2</sup> x 20 cm de profundidad. Cada mes y en cada sistema de manejo se tomaron al azar cinco muestras de 1 m<sup>2</sup> y 10 muestras de lavado y tamizado (excepto en marzo de 1994, cuando fueron 3 y 6, respectivamente). Las muestras empleadas para el proceso de lavado y tamizado se tomaron a ambos lados de la muestra de 1 m<sup>2</sup>.

Alrededor de las muestras de 1 m<sup>2</sup> se excavó una zanja para evitar la posible salida lateral de las lombrices y para facilitar la separación de las diferentes capas de suelo de 10 cm de grosor cada una. La profundidad del muestreo varió estacionalmente porque algunas especies, por ejemplo, *Martiodrilus carimaguensis* (Jiménez y Moreno, en revisión), migraban verticalmente; esta especie presenta diapausa y suele descender hasta 80 cm de

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

### **Humedad del suelo**

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

### **Comunidad de lombrices en la sabana y en el pastizal**

La comunidad de lombrices de la sabana y del pastizal está constituida por ocho especies nuevas para la ciencia. Todas ellas son nativas, incluso las del pastizal, y tienen tamaños y funciones ecológicas diversas (Jiménez et al. 1998b). Aunque se mantiene la riqueza específica, el índice  $H'$  (Shannon y Weaver 1949) disminuyó (desde 2.89 hasta 1.29) cuando el ecosistema natural fue remplazado por el pastizal introducido; esta disminución se debió a una especie anécica que contribuye con el 88% a la biomasa total debida a las lombrices (Jiménez et al. 1998b). Aunque la densidad de las lombrices es muy similar en el pastizal y en la sabana (130.3 frente a 114.5 individuos/m<sup>2</sup>), la biomasa de

aquéllas en el pastizal (59.4 g PF/m<sup>2</sup>) supera en más de 10 veces la registrada en la sabana (4.8 g PF/m<sup>2</sup>). Los patrones de distribución vertical se establecieron solamente en seis especies: *Andiodrilus* n. sp. (endógea mesohúmica), *Andiorrhinus* n. sp. (endoanécica), *Aymara* n. sp. (epígea), *Glossodrilus* n. sp. (endógea polihúmica), *M. carimaguensis* (anécica) y Ocnodrilidae n. sp. (endógea polihúmica).

### **Análisis estadísticos**

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

## **Resultados**

### **Distribución vertical de las especies**

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

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

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

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

1. ND = no determinado.

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

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

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

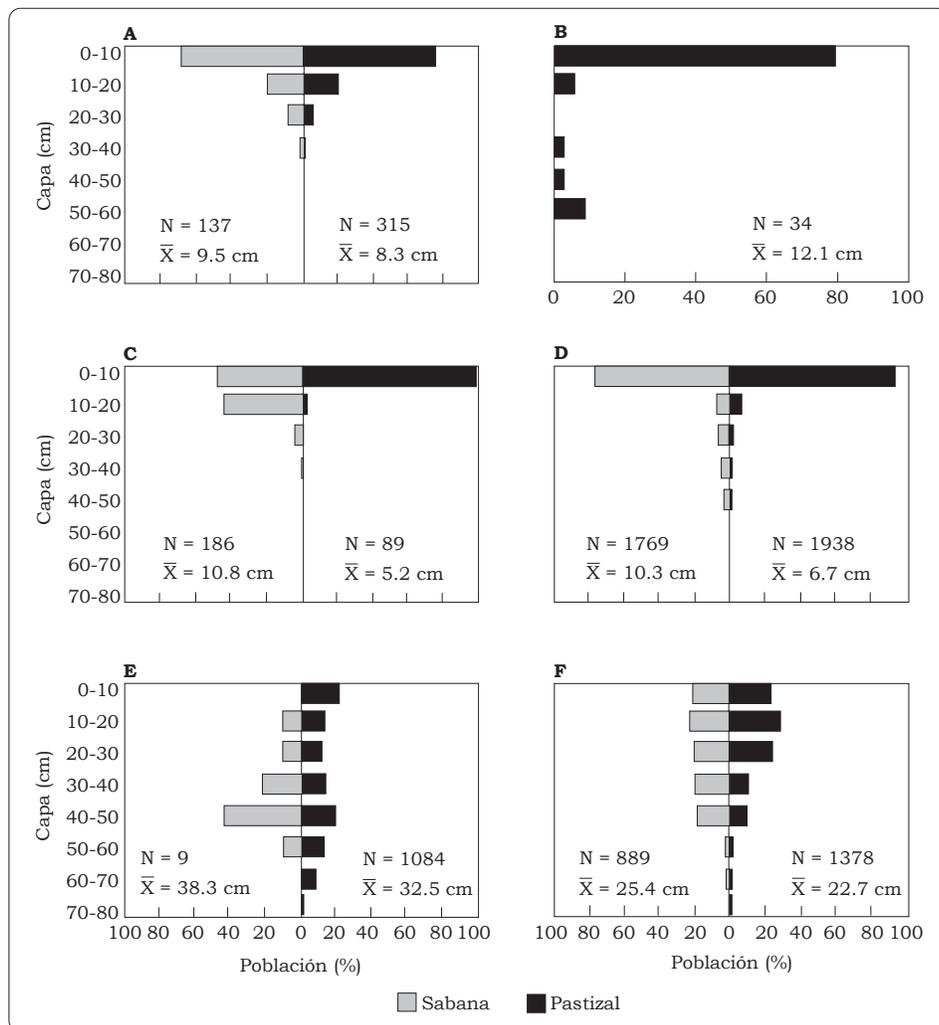


Figura 7-1. Valores medios anuales de la distribución vertical de algunas especies de lombrices de tierra en la sabana nativa y en el pastizal. (A) *Andiodrilus* n. sp., (B) *Andiorrhinus* n. sp., (C) *Aymara* n. sp., (D) *Glossodrilus* n. sp., (E) *Martiodrilus carimaguensis*, (F) Ocnerodrilidae n.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

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

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

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

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

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

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

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

### **Tamaño de la lombriz vs. distribución vertical**

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

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

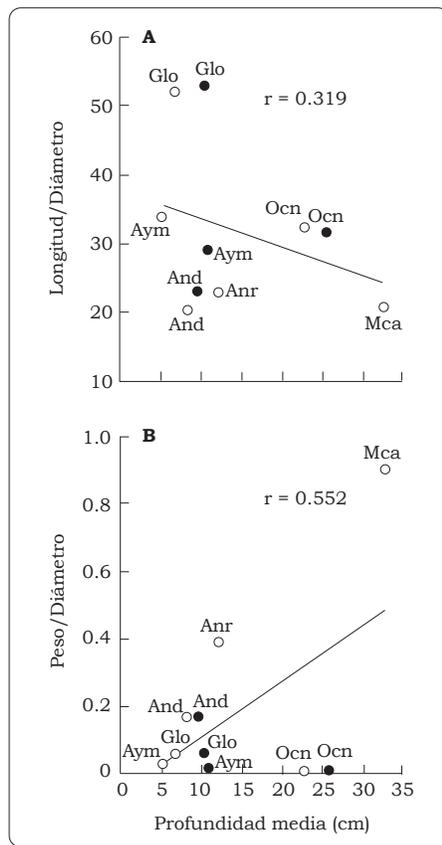


Figura 7-2. (A) Correlación entre la longitud relativa (L/D) de la lombriz y la profundidad media en que se hallan varias especies de la sabana (●) y del pastizal (○); (B) Correlación entre el peso relativo (P/D) de la lombriz y la profundidad media en que se encuentran varias especies de la sabana (●)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

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

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

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

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

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

### **Distribución vertical de la estivación en *M. carimaguensis***

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

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

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

1. ND = no determinado.

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

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

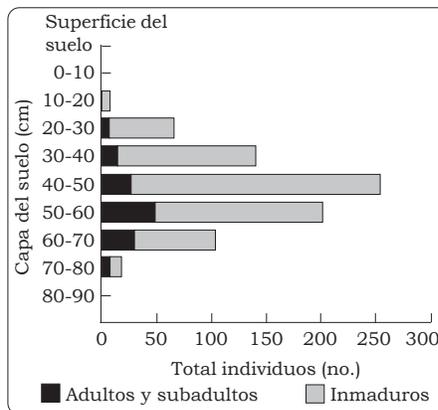


Figura 7-3. Distribución vertical de la diapausa de acuerdo a la edad de las lombrices, en la especie *M. carimaguensis* en un pastizal.

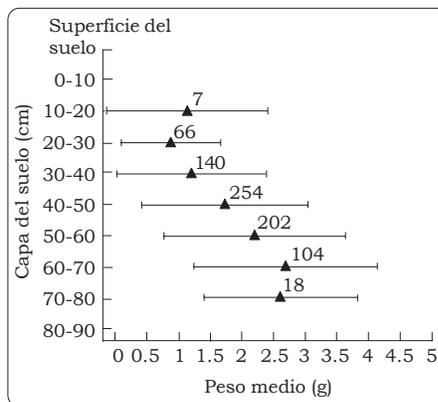


Figura 7-4. Relación entre el peso medio de los individuos de *M. carimaguensis* en estivación y la diferente profundidad a que se encuentran. (Las barras indican la desviación típica; las cifras sobre las barras indican número de individuos).

### Distribución vertical de los capullos

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

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

La primera capa del suelo fue también la más utilizada por *Glossodrilus* n. sp. para colocar sus capullos; la profundidad media de deposición fue de 8.7 cm en la sabana y 12.4 cm en el pastizal (Figura 7-5,B). Estos datos se refieren al número de capullos obtenidos por el método de lavado y tamizado; dado que algunos capullos se encontraron por debajo de los 20 cm de profundidad en los muestreos de los monolitos de 1 m<sup>2</sup>, fue necesario introducir una corrección en el porcentaje de capullos encontrados. Por consiguiente, se considera que, en la sabana, el 95% del total de capullos se hallaba en los primeros 20 cm de profundidad y el 5% restante en la capa de 20 a 30 cm. En el pastizal, en cambio, el 85% de los capullos se encontraron en la capa de 0 a 20 cm y el 15% en la de 20 a 40 cm. Probablemente, una pequeña fracción del total de capullos estaba por debajo de los 20 cm, pero no

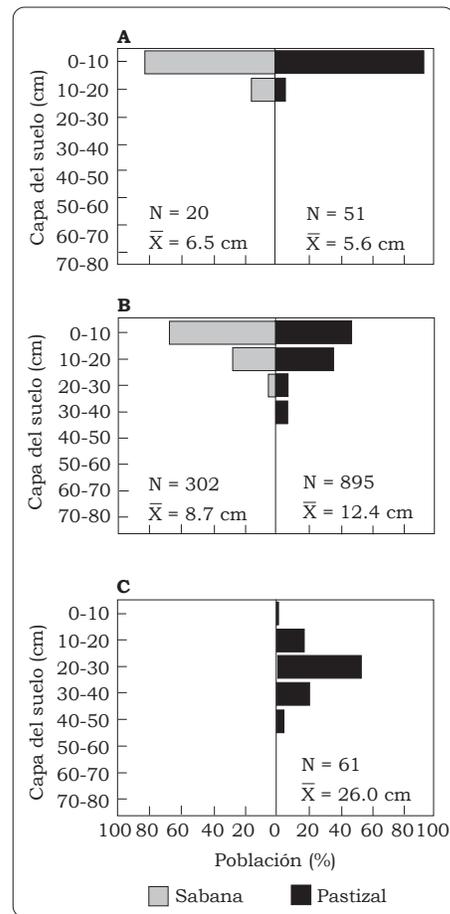


Figura 7-5. (A) Distribución vertical media de los capullos depositados por *Andiodrilus* n. sp. en la sabana y en el pastizal; muestreo manual de lombrices. (B) Distribución vertical media de los capullos depositados por *Glossodrilus* n. sp. en la sabana y en el pastizal; muestreo por el método de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

podieron ser recolectados en el lavado y tamizado del suelo, método con que se trataron las muestras. En consecuencia, los datos de las muestras de 1 m<sup>2</sup> se consideraron válidos.

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

### Variaciones estacionales

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

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

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

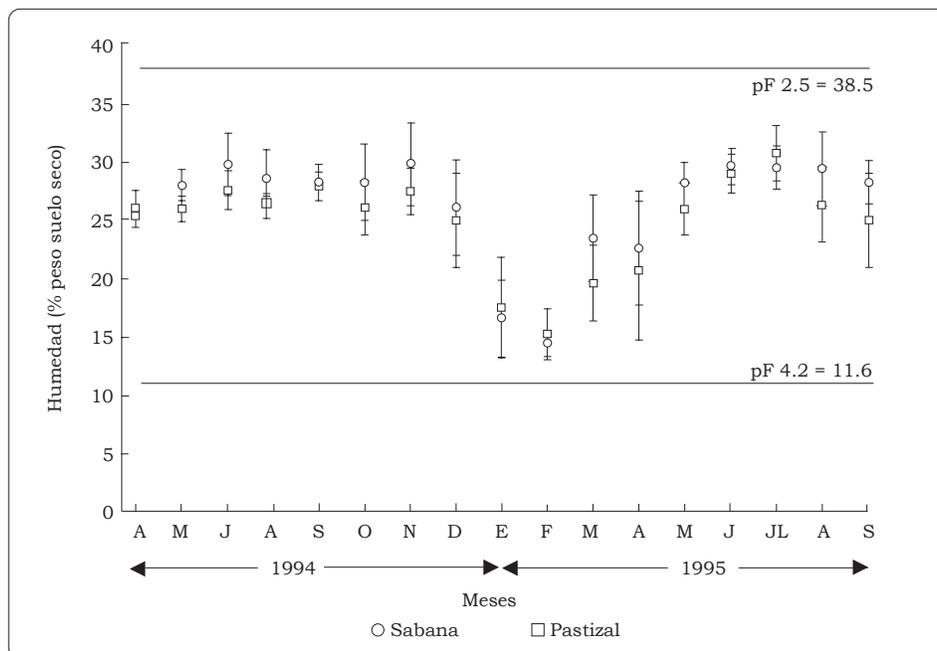


Figura 7-6. Variación estacional de la humedad en la capa del suelo de 0-10 cm, en la sabana y en el pastizal.

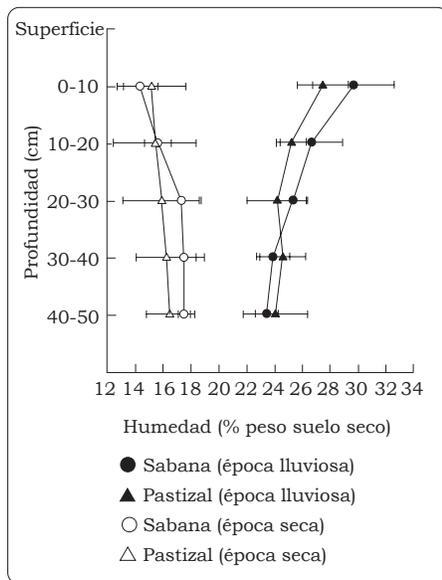


Figura 7-7. Humedad del suelo en diferentes capas del suelo en la época lluviosa (julio de 1994) y en la época seca (febrero de 1995), en la sabana y en el pastizal estudiados.

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

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

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

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

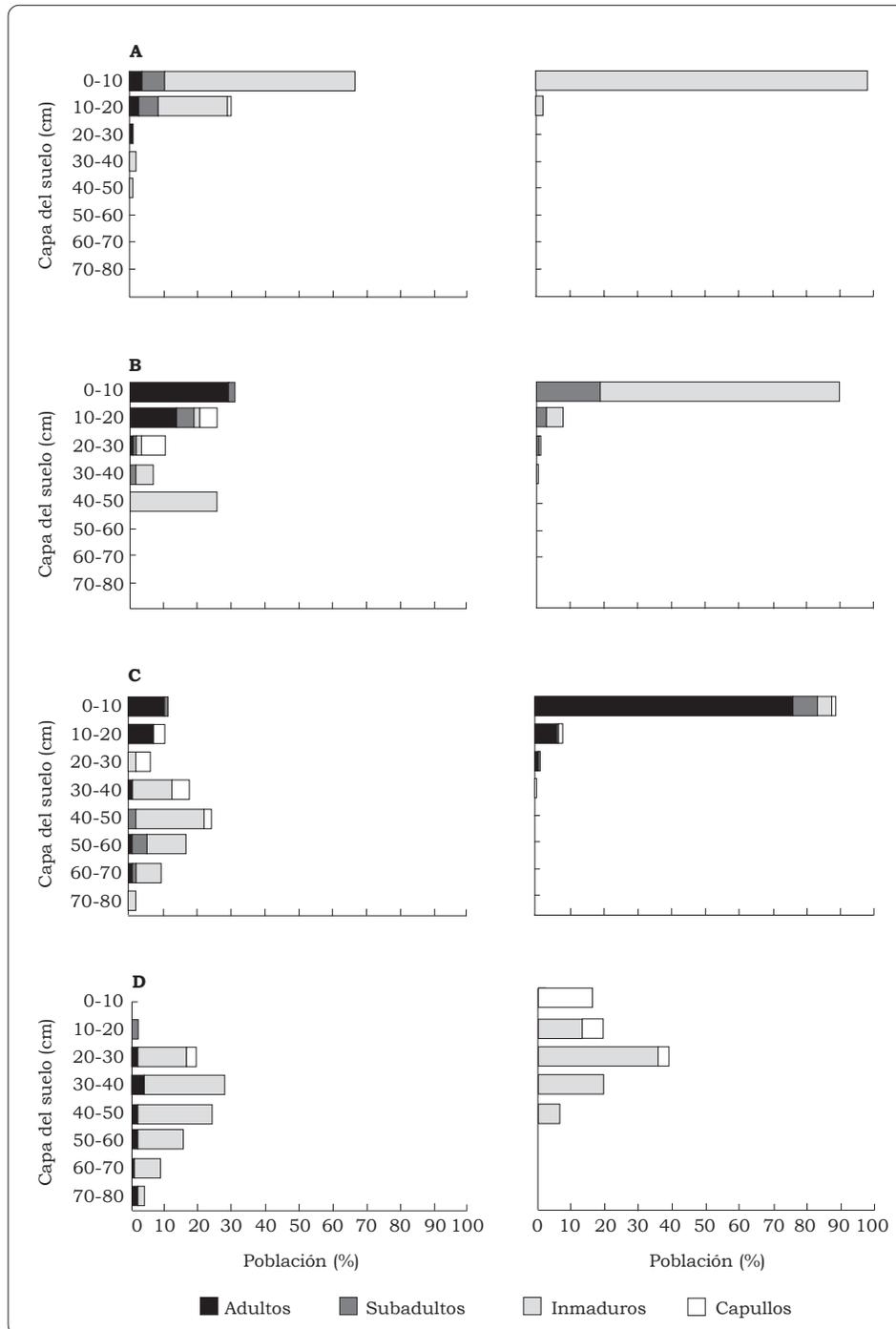


Figura 7-8. Variación estacional de la distribución vertical de dos especies de lombrices de tierra en un pastizal de Carimagua durante cuatro fechas de muestreo: *M. carimaguensis* (sección izquierda) y *Glossodrilus* n. sp. (sección derecha); (A) abril 1994, (B) agosto 1994, (C) octubre 1994, (D) enero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

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

## Discusión

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## Agradecimientos

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

## Referencias

- Barois I; Lavelle P. 1986. Changes in respiration rate and some physicochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta). Soil Biol Biochem 18:539-541.
- Barros ME; Grimaldi M; Desjardins T; Sarrazin M; Chauvel A; Lavelle P. 1998. Conversion of forest into pastures in Amazonia: effects on soil macrofaunal diversity and soil water dynamics. En: ISSS-AISS-IBG-SICS, eds. Proceedings of the 16<sup>th</sup> World Congress of Soil Science, 20-26 agosto 1998, Montpellier, Francia. p 203.
- Bouché MB. 1970. Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. En: Pesson P, ed. La vie dans le sol. Gauthiers-Villars, Paris. p 187-209.
- Bouché MB. 1972. Lombriciens de France: ecologie et systematique. I.N.R.A., Paris. 671 p.
- Curry JP. 1978. Relationships between microarthropod communities and soil and vegetational types. Sci Proc R Dublin Soc 6:131-141.
- Davidson DW. 1985. An experimental study of diffuse competition in harvester ants. Amer Nat 125:500-506.
- Decaëns T. 2000. Degradation dynamics of surface earthworm casts in grasslands of the eastern plains of Colombia. Biol Fertil Soils 32(2):149-156.
- Decaëns T; Galvis J; Amézquita E. 2001. Properties of those structures created by soil ecological engineers from the Colombian savannas. C R Acad Sci Sér III 324:465-478.
- Decaëns T; Mariani L; Lavelle P. 1999a. Soil surface macrofaunal communities associated with earthworm casts in grasslands of the eastern plains of Colombia. Appl Soil Ecol 13:87-100.
- Decaëns T; Jiménez JJ; Lavelle P. 1999b. Effect of exclusion of the anecic earthworm *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez and Moreno on soil properties and plant growth in grasslands of the eastern plains of Colombia. Pedobiologia 43:835-841.
- Decaëns T; Mariani L; Betancourt N; Jiménez JJ. 2003. Seed dispersion by surface casting activities of earthworms in Colombian grasslands. Acta Oecol 24(4):175-185.
- Decaëns T; Lavelle P; Jiménez JJ; Escobar G; Rippstein G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental llanos of Colombia. Eur J Soil Biol 30(4):157-168.
- Fragoso C. 1985. Ecología general de las lombrices terrestres (Oligochaeta: Annelida) de la región Boca del Chajul, Selva Lacandona (Chiapas, México). Tesis. UNAM, México.

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

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

## CAPÍTULO 8

# Distribución Espacial de las Lombrices en las Sabanas de Suelos Acidos de los Llanos Orientales de Colombia<sup>1</sup>

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

### Resumen

Mediante el cómputo de índices de agregación y empleando la geoestadística, se estudió la distribución espacial horizontal (DEH) de las lombrices de tierra en una sabana nativa y en un pastizal de 17 años de edad, en Carimagua (Colombia). Los índices  $I_d$  de Morisita y  $b$  de Taylor se calcularon a partir de los datos de campo obtenidos en muestras de suelo de 1 m<sup>2</sup> (monolitos) durante 17 meses; tanto los semivariogramas como los mapas de densidad se obtuvieron en tres fechas diferentes mediante un muestreo rápido de 64 bloques de suelo de 40 x 40 x 15 cm, distribuidos regularmente en los nodos de una red de 8 x 8 puntos (o sea, 70 x 70 m).

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

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

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

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

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

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

## Introducción

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## Materiales y Métodos

### **Descripción del sitio de estudio**

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

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

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

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

### **Historial biológico de las lombrices**

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

de las comunidades de lombrices encontradas en las parcelas de sabana y de pastizal mejorado. En la comunidad de sabana, las especies endógeas constituyen el 83.2% de la biomasa de todas las lombrices, hay alrededor de 3.26 g PF/m<sup>2</sup>, y *Glossodrilus* sp. es la especie más abundante; en la comunidad de pastizal, en cambio, las especies endógeas sólo representan el 12% de la biomasa total de lombrices, hay 57.1 g PF/m<sup>2</sup>, y la especie anécica constituye el 88% de esa biomasa total (Jiménez et al. 1998b).

### **Muestreo de lombrices**

En este estudio se emplearon dos estrategias de muestreo:

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

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

## **Análisis de los datos**

### **Índices de agregación**

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

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

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

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

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

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

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

$$s^2 = am^b$$

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

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

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

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

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

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

### **Análisis de Componentes Principales**

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

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

### **Geoestadística**

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

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

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

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

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

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

estructura espacial (McBratney y Webster 1986).

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

### **Mapas de contorno**

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

## **Resultados**

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

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

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

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

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

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

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

Cuadro 8-1. Resumen estadístico de la abundancia de lombrices (N/m<sup>2</sup>) en los 64 puntos de muestreo pertenecientes a un esquema regular de red, en tres fechas y en la sabana nativa.<sup>a</sup>

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

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

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

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

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

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

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

a. ND = no determinado.

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

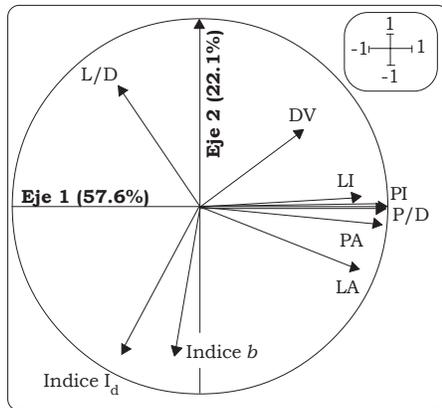


Figura 8-1. Mapa factorial del Análisis de Componentes Principales (ACP) ejecutado con algunas variables biométricas y con los dos índices de agregación empleados.

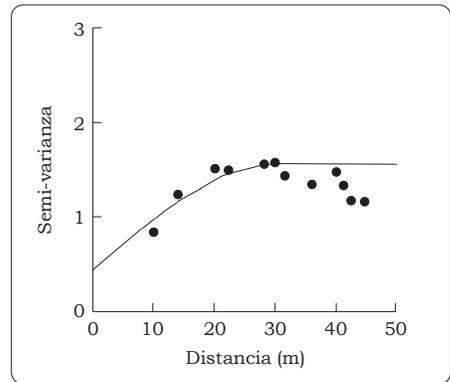


Figura 8-3. Semivariograma esférico obtenido en la especie *Andiodrilus* n. sp. con los datos recolectados en el pastizal en junio de 1995.

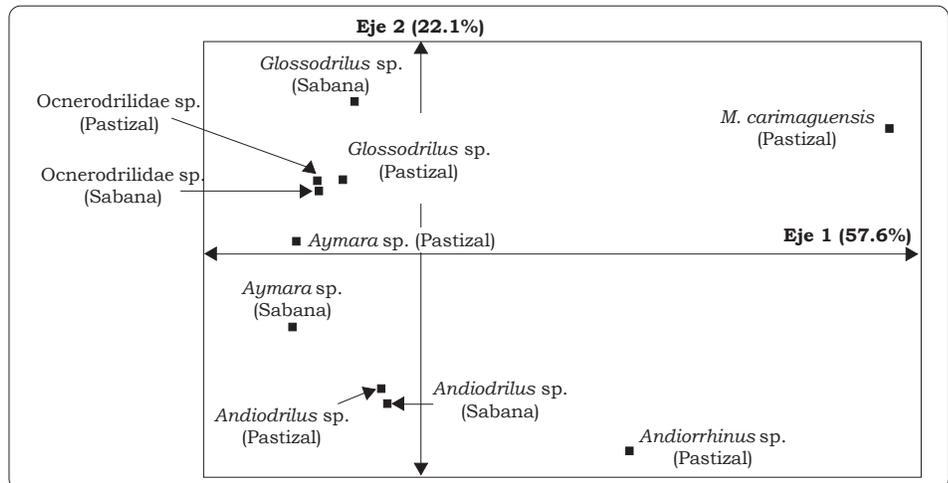


Figura 8-2. Proyección de los objetos (las especies de lombrices de los dos sistemas, sabana y pastizal) en los dos primeros ejes extraídos del ACP.

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

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

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

b. ND = no determinado.

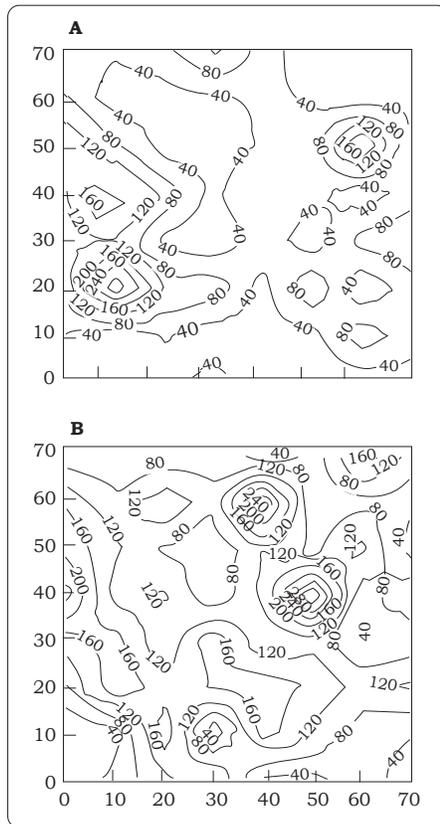


Figura 8-4. Mapas de contorno que muestran la abundancia ( $N/m^2$ ) de individuos juveniles de *Glossodrilus* sp. en el pastizal, en dos fechas diferentes de muestreo.

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

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

## Discusión

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

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

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

*Martiodrilus carimaguensis* es una especie cuyos individuos se encuentran activos en una misma galería, al menos durante la primera semana después de iniciada la deposición de heces sobre la superficie del suelo (Decaëns 2000; Jiménez et al. 1998a). Esta especie habita, de manera semipermanente, galerías verticales en forma de U (Jiménez y Decaëns, datos sin publicar) y su comportamiento es afectado por la estacionalidad ambiental. Lo normal es que la lombriz abandone la galería cuando ésta se satura de agua de lluvia, ya que la inundación ocasiona un déficit de O<sub>2</sub> en el suelo (Jiménez et al. 1998a). Es posible que este tipo de comportamiento ocasione los valores bajos del índice I<sub>d</sub> obtenidos en el pastizal; es probable, también, que la caracterización de la distribución espacial de las diferentes categorías demográficas, por ejemplo de los adultos y de los individuos inmaduros, revele diferencias aún no percibidas.

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

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

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

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

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

4. **Distancia entre las muestras.**

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

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

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

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

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

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

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

En este trabajo se ha resaltado la utilidad de las diferentes

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

### Agradecimientos

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

### Referencias

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

- Curtis JT; McIntosh RP. 1950. The interrelation of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31:434-455.
- Decaëns T. 2000. Degradation dynamics of surface earthworm casts in grasslands of the eastern plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 32: 149-156.
- Decaëns T; Rossi J-P. 2001. Spatiotemporal structure of an earthworm community and soil heterogeneity in a tropical pasture (Carimagua, Colombia). *Ecography* 24:671-682.
- Delaville L; Rossi J-P; Quénéhervé P. 1996. Plant row and soil factors influencing the micro-spatial patterns of plant-parasitic nematodes on sugarcane in Martinique. *Fundam Appl Nematol* 19(4):321-328.
- Elliot JM. 1971. Some methods for statistical analysis of sampling of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Associates, The Ferry House, Ambleside, Reino Unido.* 144 p.
- Ettema CH; Coleman DC; Vellidis G; Lowrance R; Rathbun L. 1998. Spatiotemporal distribution of bacterivorous nematodes and soil resources in a restored riparian wetland. *Ecology* 79(8):721-734.
- Evans AC; Guild WJMcL. 1948. Studies on the relationships between earthworms and soil fertility; IV: On the life cycles of some British Lumbricidae. *Ann Appl Biol* 35:471-484.
- Fragoso C. 1993. Les peuplements de vers de terre dans l'est et sud-est du Mexique. Tesis (Doctorado). Université Paris 6. 228 p. + anexos.
- Fromm H; Winer K; Filser J; Hantschel R; Beese F. 1993. The influence of soil type and cultivation system on the spatial distributions of the soil fauna and microorganisms and their interactions. *Geoderma* 60:109-118.
- Gerard BM. 1960. The biology of certain British earthworms in relation to environmental conditions. Tesis (Ph.D.). Londres, Reino Unido.
- Greig-Smith P. 1983. Quantitative plant ecology. University of California Press, Berkeley, Estados Unidos.
- Guild WJMcL. 1955. Earthworms and soil structure. En: McKeivan DK, ed. *Soil zoology*. Butterworths, Londres. p 83-98.
- Horne JK; Schneider DC. 1995. Spatial variance in ecology. *Oikos* 74: 18-26.
- Hurlbert SH. 1990. Spatial distribution of montane unicorn. *Oikos* 58: 257-271.
- Jiménez JJ. 1999. Estructura de las comunidades y dinámica de las poblaciones de lombrices de tierra en las sabanas naturales y perturbadas de Carimagua (Colombia). Tesis (Ph.D.). Universidad Complutense, Madrid. 311 p.
- Jiménez JJ; Decaëns T; Rossi J-P. Stability of the spatiotemporal distribution and competition in neotropical earthworm assemblages. (En revisión.)
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998a. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a native species from the well-drained savannas of Colombia. *Appl Soil Ecol* 9(1-3):153-160.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998b. Earthworm communities in native savannas and man-made pastures of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 28(1):101-110.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.

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

- Robertson GP; Crum JR; Ellis BG. 1993. The spatial variability of soil resources following long-term disturbance. *Oecologia* 96:451-456.
- Robertson GP; Freckman D. 1995. The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. *Ecology* 76:1425-1432.
- Rossi J-P. 1998. Rôle fonctionnel de la distribution spatiale des vers de terre d'une savane humide de Côte d'Ivoire. Tesis. Université Pierre et Marie Curie, Paris 6. 192 p.
- Rossi J-P; Lavelle P. 1993. Statistical procedure for field surveys. En: Lavelle P, ed. Conservation of soil fertility in low-input agricultural systems by manipulating earthworm communities. Proyecto EC N° ERBTS3\*CT920128. Informe N° 1. p 63-86.
- Rossi J-P; Lavelle P. 1998. Earthworm aggregation in the savannas of Lamto (Côte d'Ivoire). *Appl Soil Ecol* 7:195-199.
- Rossi J-P; Quénéhervé P. 1998. Relating species density to environmental variables in presence of spatial autocorrelation: a study case on soil nematodes distribution. *Ecography* 21(2):117-123.
- Rossi J-P; Delaville L; Quénéhervé P. 1996. Microspatial structure of a plant-parasitic nematode community in a sugarcane field in Martinique. *Appl Soil Ecol* 3:17-26.
- Rossi J-P; Lavelle P; Albrecht A. 1997. Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* and soil heterogeneity. *Soil Biol Biochem* 29(3-4):485-488.
- Rossi J-P; Lavelle P; Tondoh JE. 1995. Statistical tool for soil biology; X: Geostatistical analysis. *Eur J Soil Biol* 31(4):173-181.
- Satchell JE. 1955. Some aspects of earthworm ecology. In: McKevan DK, ed. Soil zoology. Butterworths, Londres, Reino Unido. p 180-201.
- Stein A; Bekker RM; Blom JHC; Rogaar H. 1992. Spatial variability of earthworm populations in a permanent polder grassland. *Biol Fertil Soils* 14:260-266.
- Svendsen JA. 1957. The distribution of Lumbricidae in an area of Pennine moorland (Moor House Nature Reserve). *J Anim Ecol* 26:423-439.
- Taylor LR. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature* 189:732-735.
- Taylor LR. 1984. Assessing and interpreting the spatial distribution of insect populations. *Annu Rev Entomol* 29:321-357.
- Taylor LR; Woiwod IP; Perry JN. 1978. The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J Anim Ecol* 47: 383-406.
- Taylor LR; Perry JN; Woiwod IP; Taylor RAJ. 1988. Specificity of the spatial power-law exponent in ecology and agriculture. *Nature* 332:721-722.
- Tilman D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.
- Wallace MK; Hawkins DM. 1994. Application of geostatistics in plant nematology. *J Nematol* 26:626-634.
- Wallace MK; Rust RH; Hawkins DM; MacDonald DH. 1993. Correlation of edaphic factors with plant-parasitic nematode population densities in a forage field. *J Nematol* 25:642-653.
- Wardle D; Lavelle P. 1997. Linkages between soil biota, plant litter quality and decomposition. En: Cadisch G; Giller KE, eds. Driven by nature. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 107-125.
- Webster R. 1985. Quantitative spatial analysis of soil in the field. *Adv Soil Sci* 3:1-70.

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

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

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

## CAPÍTULO 9

# Diferencias en la Programación de la Diapausa y en los Patrones de Estivación de Algunas Especies de Lombriz de Tierra del Trópico<sup>1</sup>

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

### Resumen

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## Introducción

Algunos organismos vivos tienen capacidad de entrar en una fase de inactividad o en una especie de letargo, cuando las condiciones del ambiente son desfavorables. La estivación<sup>2</sup> es un período que forma parte del ciclo de vida de muchos organismos del suelo y se puede definir como la capacidad que tienen de suspender su actividad durante períodos de tiempo variables. Casi todas las especies de lombrices de tierra emplean este mecanismo como respuesta a las fluctuaciones estacionales de la humedad y de la temperatura del suelo. Durante esta fase de inactividad, los individuos permanecen en las capas profundas del suelo inmóviles y sin alimentarse; pueden incluso experimentar la reabsorción de sus caracteres sexuales primarios y secundarios.

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

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

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

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

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

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

## Materiales y Métodos

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

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

### **Sitio experimental en Colombia**

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

Se tomaron muestras detalladas de las comunidades de lombrices durante 18 meses (desde marzo de 1994 hasta septiembre de 1995, excepto en junio de 1994); en esas muestras se combinó el muestreo manual de bloques de suelo de 1 m<sup>2</sup> x 0.5 m, y el lavado y tamizado de monolitos pequeños de 20 x 20 cm. Aunque la profundidad habitual de muestreo fue de 50 cm, ésta varió según la época del año a causa de la migración vertical de algunas especies de lombrices (Jiménez et al. 1998a). Los bloques de suelo fueron divididos en capas de 10 cm de espesor y todas las

lombrices encontradas en ellas se introdujeron en formol al 4% (según la metodología de Lavelle 1978). El muestreo finalizaba cuando, en una capa determinada (nunca antes de 50 cm) no se encontraba ninguna lombriz. En algunos casos, especialmente en la época seca, la profundidad de muestreo llegó a 80 cm. Cada mes se extraían cinco monolitos de 1 m<sup>2</sup> y 10 muestras para lavado y tamizado, según un diseño de bloques estratificado y completamente al azar, para ambos sistemas de uso de la tierra.

La comunidad de lombrices de tierra de la sabana nativa y de los pastizales introducidos estaba constituida por ocho especies, todas ellas nativas (Cuadro 9-1). La riqueza en especies es similar en ambos sistemas, pero hay una especie en la sabana que no se encuentra en el pastizal. Sin embargo, los valores medios anuales de la densidad y de la biomasa de la comunidad de lombrices de la sabana fue de 49.8 individuos/m<sup>2</sup> y de 3.26 g pF/m<sup>2</sup>, respectivamente; estos valores fueron mucho más bajos que los obtenidos en el pastizal (80.1 individuos/m<sup>2</sup> y 57.1 g pF/m<sup>2</sup>, respectivamente) a causa de la abundante población de *Martiodrilus*

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

### Sitios experimentales en México

Estos sitios se localizan al oriente de México, en el estado de Veracruz, en la franja de la costa atlántica (35 a 80 msnm); presentan un clima estacional húmedo y caluroso, con una precipitación anual superior a 1200 mm. Hay, sin embargo, una época seca de 4 a 6 meses, interrumpida intermitentemente por fuertes vientos procedentes del norte y por lluvias suaves llamadas "nortes." En Isla y en La Víbora, los suelos (un Ultisol y un Alfisol, respectivamente) son de textura arenosa o franco-arenosa, pobres en materia orgánica (< 1.5% C), cuya vegetación original era, probablemente, la de una sabana herbácea y arbustiva. En ambos lugares, la vegetación actual consiste en una gramínea nativa que sirve de pastura. En La Víbora, el muestreo se realizó mensualmente (desde junio de 1996 hasta septiembre de 1997); se extrajeron manualmente bloques de suelo de 25 x 25 cm<sup>2</sup>, hasta una

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

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

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

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

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

### **Otros sitios experimentales (en Tanzania y en Colombia)**

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

anual es de 700 mm que se registran, en su mayor parte, entre noviembre y febrero. Es bien conocida aquí la gran diversidad de cienpiés (o milpiés), pero se sabe poco sobre la fauna relacionada con las lombrices de tierra. Durante el muestreo, el suelo estaba muy seco (8% p/p H<sub>2</sub>O). Las lombrices de las muestras se conservaron en formol al 4%.

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

### **Estivación vs. regeneración (en Colombia)**

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

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

### **Análisis de los datos**

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

## **Resultados**

### **Cámaras de estivación**

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

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

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

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

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

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

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

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

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

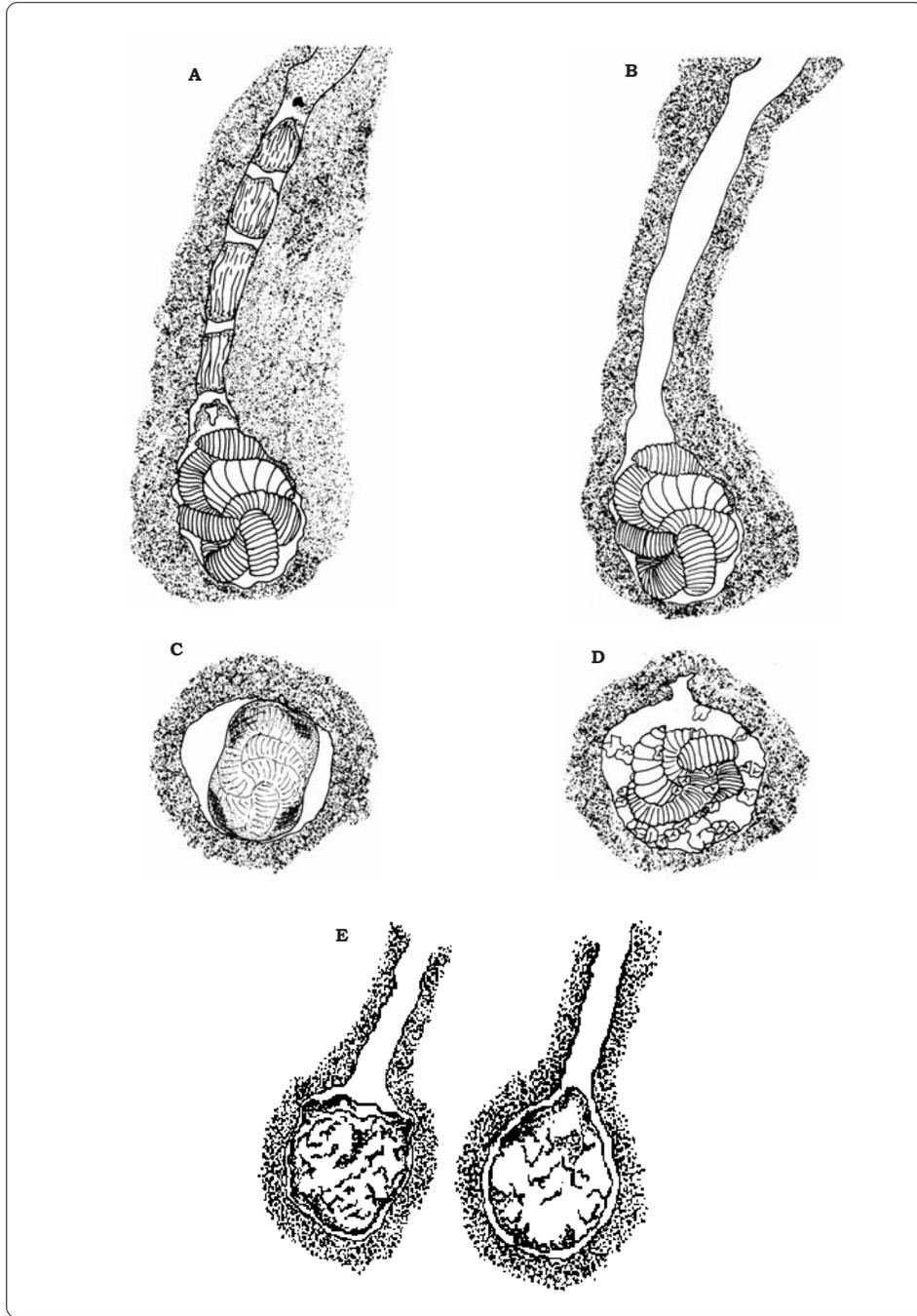


Figura 9-1. Diversas cámaras de estivación de varias lombrices tropicales. (A) *Martiodrilus carimaguensis* (Carimagua, Colombia); (B) *Ocneroдрilidae* n. gen. (Carimagua, Colombia); (C) *Glossodrilus* n. sp. (Carimagua, Colombia); (D) especie no identificada de Rubeho, Tanzania; (E) *M. heterostichon*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

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

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

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

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

Esta cámara puede considerarse intermedia entre la que construye la

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

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

Esta especie endógena oligohúmica construye una cámara a 30 cm de profundidad (Figura 9-1,E), como mínimo, que usa incluso al final de la época lluviosa si la humedad del suelo desciende a menos de 22% (p/p H<sub>2</sub>O), nivel al que se induce la diapausa. La cámara observada era una estructura discreta que podía separarse completamente del resto del suelo y estaba recubierta en su interior con moco y partículas arcillosas. Para construir esta cámara, la lombriz debió seleccionar partículas arcillosas de un suelo de textura franco-arenosa y depositarlas luego de manera que formaran una estructura globosa, con la cual se cubrió para enroscarse en su interior. Cuando empieza la época lluviosa, la lombriz abandona la cámara en cuyo interior hay heces, y asciende hacia los primeros 20 cm del suelo. Es muy común encontrar estas cámaras llenas de heces, que también se encuentran en las galerías que abre la lombriz.

### **Patrones de estivación**

Se han observado diferentes estrategias de estivación en las

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

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

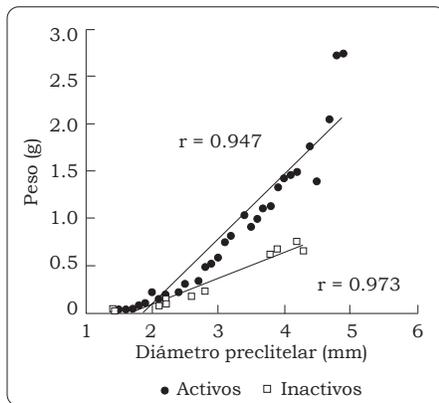


Figura 9-2. Diferencias entre los individuos inactivos y activos de la especie *Andiodrilus* n. sp. respecto a la relación entre su peso y su tamaño ( $P < 0.01$ ). El peso de los activos se expresa como peso fresco *in vivo*, que es 18.8% mayor que el peso de éstos conservados en formol.

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

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

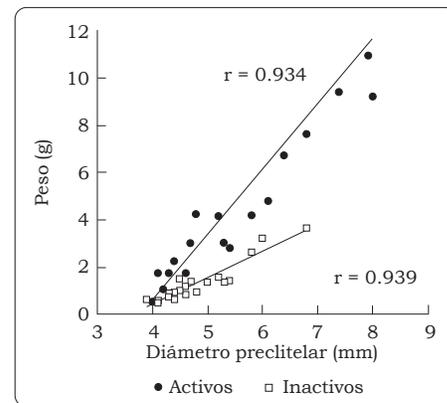


Figura 9-3. Diferencias entre los individuos inactivos y activos de la especie *Andiorrhinus* n. sp.1 respecto a la relación entre su peso y su tamaño ( $P < 0.01$ ). El peso de los activos se expresa como peso fresco *in vivo*, que es 15.4% mayor que el peso de éstos conservados en formol.

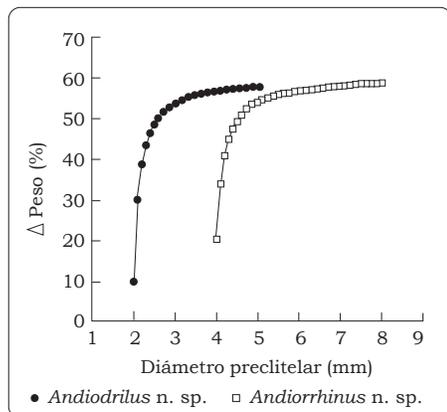


Figura 9-4. Relación entre el porcentaje de variación de la pérdida de peso fresco *in vivo* de los individuos inactivos y activos y su diámetro preclitelar, en dos especies: *Andiodrilus n. sp.* y *Andiorrhinus n. sp.* 1.

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

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

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

### Variaciones estacionales de la actividad

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

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

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

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

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

En La Víbora, desde diciembre hasta junio todos los individuos del gen. nov. 1 se hallaban estivando a una profundidad mayor que 15 cm, generalmente, la cual dependía de la profundidad del horizonte A. Durante este periodo, la humedad del suelo fue inferior al punto de marchitamiento (pF 4.2, 4% H<sub>2</sub>O, p/p). Los primeros individuos activos se encontraron a finales de junio —en conexión con la llegada de las primeras lluvias— y su actividad

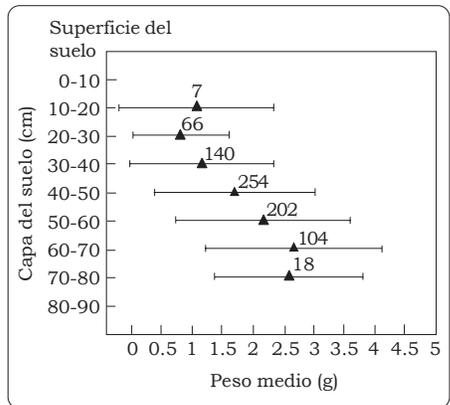


Figura 9-5. Relación entre la distribución vertical en diferentes capas del suelo (cm de espesor) y el peso medio ( $\pm$  desviación estándar) de los individuos de *M. carimaguensis* en estivación (ANOVA de Kruskal-Wallis,  $P < 0.01$ ). Los números sobre cada punto indican el total de individuos encontrados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

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

**Estivación vs. regeneración en *M. carimaguensis***

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

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

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

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

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

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

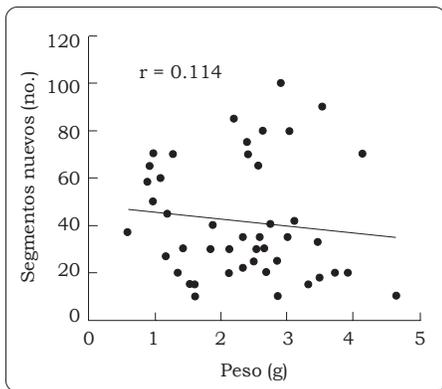


Figura 9-6. Regresión entre el número de segmentos nuevos añadidos y el peso de los individuos inmaduros en estivación de *M. carimaguensis* (n.s., P > 0.05).

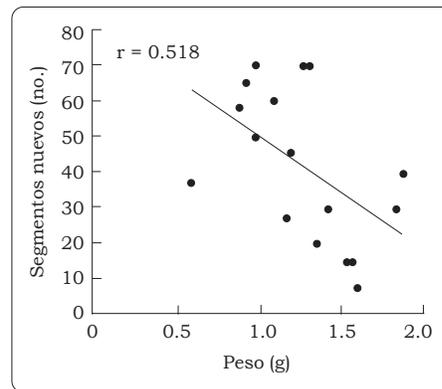


Figura 9-7. Regresión entre el número de segmentos nuevos añadidos y el peso de los individuos inmaduros (< 2 g) en estivación de *M. carimaguensis* (P < 0.05).

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

## Discusión

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Agradecimientos

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

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

### Referencias

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

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

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

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

## CAPÍTULO 10

# La Dieta de una Lombriz Anécica de las Sabanas Colombianas: Una Cuestión Relacionada con las Categorías Ecológicas<sup>1</sup>

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

### Resumen

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

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

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

### Introducción

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

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

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

\*\* Laboratoire d'Ecologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4 Av. du Petit Château, F-91800, Brunoy, Francia.

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

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

inversión que sólo debería hacerse en cultivos de alto valor comercial (Senapati et al. 1999). Estas técnicas no son aplicables a los cultivos más extendidos, como los cereales; por ello, el manejo indirecto de las poblaciones de macroinvertebrados del suelo parece ser la solución, ya que emplea una serie de prácticas agronómicas en un contexto espacial. Ahora bien, una etapa esencial de ese manejo es el conocimiento sólido de los hábitos alimenticios de las especies de lombrices elegidas, para comprender y, en ocasiones, incrementar la capacidad de carga de lombrices de las áreas cultivadas.

El régimen alimenticio de las lombrices es un componente esencial de su clasificación funcional. Bouché (1977) propuso una tipología basada en los caracteres morfológicos de las lombrices y en su relación con los hábitos alimenticios de éstas y, hasta cierto punto, con la función que se supone que ellas desempeñan en el suelo. Las lombrices epigeas, homogéneamente pigmentadas y fácilmente reconocibles, viven entre la hojarasca o justo en la capa de suelo situada bajo ella, y se alimentan de restos vegetales. Las lombrices endógeas no tienen pigmentación, presentan un sistema muscular apenas desarrollado y se alimentan, principalmente, del suelo y de algunas raíces. Las lombrices anécicas, cuya pigmentación antero-dorsal es muy notoria, presentan un sistema muscular muy desarrollado que está en consonancia con su actividad de introducir hojarasca en el suelo. La información sobre los hábitos alimenticios de las lombrices anécicas está restringida a seis especies solamente, ninguna de ellas perteneciente a una región tropical (Bernier 1998; Bolton y Phillipson 1976; Bouché y Kretschmar 1974;

Ferrière 1980; James y Cunningham 1989; James y Seastedt 1986; Judas 1992; Kakajondo 1984; Pearce 1972). Considerando la visión del manejo ecológico de los agroecosistemas, es importante establecer el alcance que tienen los criterios morfológicos definidos por Bouché (1977) como indicadores acertados del régimen alimenticio de las lombrices de tierra. Asimismo, es necesario conocer tanto el origen como el destino de la MO ingerida por una lombriz, una vez que aquélla ha pasado por su tracto digestivo.

La lombriz anécica *Martiodrilus carimaguensis* (Glossoscolecidae) es una especie nativa de las sabanas de los Llanos Orientales de Colombia. Sus individuos son de tamaño grande: 9 mm de diámetro, 190 mm de longitud y 11 g de peso fresco en estado adulto (Jiménez et al. 1998a). Se escogió esta especie para el estudio porque adquiere, en los pastizales introducidos, una biomasa muy alta y porque es capaz de colonizar con regularidad los cultivos intensivos adyacentes (Decaëns et al. 1994; Jiménez et al. 1998b). La lombriz forma galerías sub-verticales, abiertas a la superficie del suelo, donde deposita heces de gran tamaño (o turrículos) que pueden resistir las fuerzas de desagregación durante varios meses (Decaëns 2000). Estos turrículos constituyen una fuente de nutrientes asimilables cuando están frescos y una reserva de MO una vez que se secan (Decaëns et al. 1999c). Varios estudios han mostrado el efecto positivo que estos turrículos ejercen en la biomasa radical, así como en la densidad de algunos grupos de macroinvertebrados epigeos y anécicos (Decaëns et al. 1999b). Cuando se excluyó a *M. carimaguensis* de pequeñas parcelas experimentales durante 18 meses, los resultados fueron la

compactación del suelo, una reducción del contenido de C del suelo y de la biomasa vegetal, un incremento de la saturación de Al y un porcentaje más alto de malas hierbas (Decaëns et al. 1999a).

## Materiales y Métodos

### Sitio del estudio

Este estudio se realizó en la estación experimental de Carimagua (CORPOICA-CIAT) situada en los Llanos Orientales de Colombia (4°37' N, 71°19' O) a 175 msnm. La vegetación dominante corresponde a la de una sabana herbácea no inundable. El valor medio anual de la precipitación y de la temperatura es de 2280 mm y 26 °C, respectivamente (datos del CIAT) y hay una época seca muy definida de diciembre a marzo. Los suelos son Oxisoles bien estructurados, de poca fertilidad, con una acidez [pH (H<sub>2</sub>O) 4.5] alta, y con una saturación de aluminio alta (más del 90% del complejo de absorción del suelo está saturado con Al<sup>3+</sup>); además, su contenido de cationes intercambiables (Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> y K<sup>+</sup>) es bajo (datos del CIAT).

Las parcelas en que se desarrolló el muestreo pertenecen a un ensayo agropastoril multidisciplinario cuyo objetivo es estudiar el efecto que ejerce la intensificación agrícola en el funcionamiento del suelo en las sabanas de América del Sur. En dicho ensayo se prueban numerosos y diferentes agroecosistemas, desde los cultivos anuales que requieren aplicaciones altas de insumos hasta los pastizales de uso intensivo; la sabana nativa se toma como testigo.

Se escogieron, por tanto, dos sitios para llevar a cabo este estudio:

- Una sabana natural que no ha sido pastoreada, que se quema cada año antes del comienzo de la época seca, y donde *Trachypogon vestitus* Anderss., *Paspalum pectinatum* Nees, *Axonopus aureus* Beauv., *Schyzachyrium hirtiflorum* Ness, *Gymnopogon foliosus* Nees e *Hyptis conferta* Pohl ex Benth son las gramíneas más abundantes.
- Un pastizal introducido en que se asocian la gramínea alóctona *Brachiaria humidicola* Rendle y las leguminosas *Arachis pintoii* Krap. & Greg., *Desmodium ovalifolium* Guill. & Perr. y *Stylosanthes capitata* Vog.

En el pastizal introducido, las gramíneas desarrollaron un sistema radical profundo, aunque sus macollas se dispersen sobre la superficie del suelo, en el cual aparecen raíces superficiales espontáneas (Fisher et al. 1994). El suelo del pastizal está enriquecido en C, es decir, tiene 3.7% frente a 2.83% de la sabana en los primeros 5 cm del perfil (Decaëns et al. 1999c). Durante la época lluviosa, la carga animal es de 2 UA/ha en el pastizal, mientras que en la sabana nativa es de 1 UA por 2 ó 3 ha (1 UA = 250 kg). La capacidad de carga del pastizal para mantener lombrices es cinco veces mayor que la de la sabana [1.6 individuos/m<sup>2</sup> frente a 0.4 individuos/m<sup>2</sup> (Jiménez et al. 1998b) que equivalen a 24 y 6 g/m<sup>2</sup>, respectivamente, de biomasa].

### Muestreo de las lombrices y de la fracción liviana de MO en el suelo y en la hojarasca

Durante el mes de agosto de 1999, se recolectaron individuos adultos en cada parcela mediante la aplicación

directa de una solución de formol (0.2%) dentro de la galería de la lombriz. Estas lombrices se guardaron luego en una solución que contenía, en partes iguales, formol al 4% y alcohol al 70% y, finalmente, se conservaron en alcohol al 70%. Las lombrices se midieron y se pesaron después. Todas se recolectaron en las primeras horas de la mañana durante 2 semanas.

La hojarasca se obtuvo del interior de dos superficies circulares de 0.377 m<sup>2</sup> cada una, concéntricas, delimitadas por dos aros metálicos situados alrededor de la galería de la lombriz. La superficie interior era un círculo de 50 cm de diámetro y la exterior otro alejado de 50 a 70 cm de la entrada de la galería. La cantidad de hojarasca recolectada hacia el interior del primer círculo se consideró hojarasca de la galería, mientras que la recolectada entre éste y el círculo exterior se tomó como testigo. La hojarasca se lavó después con agua para quitar las partículas de suelo adheridas a ella y se secó en un horno a 75 °C durante 2 días.

Se recolectaron también muestras de suelo con un cilindro de aluminio de 10 cm de diámetro y 15 cm de altura, a 5 m de la galería de donde se había extraído previamente la lombriz. La MO del suelo —en este caso, la fracción ligera mayor que 0.125 mm— se aisló mediante la técnica de lavado y tamizado en cuatro clases según el tamaño: > 2mm, 1 a 2 mm, 0.5 a 1 mm y 0.125 a 0.5 mm. Cada clase o subfracción se secó en un horno a 75 °C durante 2 días y se pesó.

Se hizo también una colección de referencia con las especies vegetales más abundantes en las dos parcelas estudiadas; tanto la parte aérea como las raíces de las plantas recolectadas fueron conservadas en alcohol al 70%.

### **Contenido de la molleja**

Se aisló el contenido intestinal de 8 lombrices adultas del pastizal introducido y de 5 de la sabana nativa y se analizó ya sea bajo una lupa binocular (magnificación 40X) cuando se trataba de materia órgano-mineral mayor que 500 µm o ya bajo un microscopio de contraste de fase (magnificación 630X) para percibir los fragmentos órgano-minerales más pequeños (Bernier 1998). El material que, una vez ingerido por la lombriz, está menos modificado es el que se encuentra en la molleja (Ferrière 1980).

Las observaciones realizadas bajo la lupa permitieron separar el material vegetal, los fragmentos minerales (contenido de Fe), los agregados órgano-minerales (masa órgano-mineral de textura fina con elementos no identificables), el carbón y las deyecciones holorgánicas (heces). La materia vegetal macroscópica se clasificó según su origen (de raíces, de parte aérea y sin determinar). Fue posible observar las estructuras órgano-minerales porque habían sido conservadas en etanol al 95%; éstas se clasificaron como agregados bien definidos procedentes de pequeñas bolas fecales depositadas por las lombrices, como agregados angulares, y como agregados sin clasificar (debido, probablemente, a la manipulación y a la conservación). Bajo el microscopio se identificaron la materia vegetal libre, el carbón, las estructuras minerales, la MO amorfa aislada y la incluida en complejos órgano-minerales, y la MO vegetal, amorfa y mineral (Bernier 1980). El porcentaje volumétrico de cada categoría se calculó por el método de conteo de puntos en una rejilla transparente. Cada punto de la muestra se seleccionó al azar porque la imagen se enfoca primero en la red y después en el portaobjetos. En

ambos casos se contabilizan cerca de 100 puntos por cada portaobjetos analizado. Ahora bien, este método puede sobreestimar la proporción de elementos alargados o aplastados, lo que se compensa, supuestamente, por la disposición relativamente aleatoria de estos elementos sobre el portaobjetos. Se registraron en 12 clases de tamaño los fragmentos que oscilaban entre 0.8 y 0.08 mm en el microscopio (para todos los componentes, excepto los amorfos) y entre 0.025 y 3 mm en la lupa. Estas dos escalas de observación se superponen parcialmente porque las clases comprendidas entre 0.025 y 0.05 mm y entre 0.05 y 1 mm son comunes a ambas escalas. Las pruebas de comparación empleadas inducen a elegir las observaciones realizadas bajo el microscopio en la clase de 0.025 a 0.05 mm, ya que bajo la lupa ocurre una subestimación importante. En la clase superior, en cambio, la elección de las observaciones realizadas bajo la lupa es arbitraria porque las dos medidas no son estadísticamente diferentes.

El contenido de la molleja que es, generalmente, menor que  $1 \text{ cm}^3$ , se observó bajo la lupa, mientras que en el microscopio se empleó una alícuota órgano-mineral extraída al azar de numerosos agregados. El porcentaje de fragmentos observado en el microscopio fue corregido a una prorrata de los valores de los agregados observados en la lupa.

La colección de plantas de referencia se empleó para identificar el origen de los fragmentos vegetales que se observaron bajo la lupa, es decir, si provenían de la parte aérea o de la raíz.

### **Análisis estadísticos**

El procedimiento Box-Cox permite transformar los datos para reducir la asimetría y la kurtosis de las distribuciones (Sokal y Rohlf 1995) mediante el programa estadístico R (Legendre y Vadour 1995). Se aplicó una serie de pruebas estadísticas no paramétricas a algunas de las variables analizadas, por dos razones: las muestras eran pocas y la presunción de la homogeneidad de las varianzas no se cumplió (Scherrer 1984). Se empleó la prueba de U Wilcoxon-Mann-Whitney para comparar las muestras que provenían de las dos parcelas y las clases (según tamaño) comunes que se midieron en el microscopio y en la lupa. Se emplearon las pruebas de Wilcoxon de muestras no pareadas para comparar algunas variables (los porcentajes de fragmentos de raíz y de parte aérea). Se hicieron correlaciones no paramétricas (de rango) con el fin de explicar la variabilidad intergrupos e intragrupos, entre la cantidad de hojarasca, la fracción liviana de la MO, la masa corporal de los individuos y las características de las mollejas.

Estas pruebas no paramétricas se realizan con variables o pares de variables y no emplean ningún criterio para manejar múltiples comparaciones partiendo de un conjunto especial de datos. Ahora bien, el riesgo de la primera especie ( $\alpha$ ) para  $k$  pruebas simultáneas es de  $1 - (1 - \alpha^k)$ , lo que da un valor de 0.4 en lugar del nivel 0.05 para las correlaciones entre las cinco variables (Scherrer 1984). Para ejecutar correctamente las pruebas estadísticas se pueden seguir dos caminos: (Legendre P., Université de Montreal, com. pers.), o bien probar la hipótesis general incluyendo todas las pruebas simultáneas tras efectuar cada prueba sin corrección,

o bien corregir el nivel de significación de cada prueba. En nuestro caso, se ha probado la hipótesis global de la diferencia entre la media multidimensional de los dos grupos (parcelas o clases según tamaño) con la prueba (test) de Mantel: ésta consiste en la comparación de una matriz que contiene la similitud entre todas las observaciones y una matriz modelo que representa la división de las observaciones en dos grupos (Legendre y Fortín 1989; Legendre y Legendre 1998). Esta prueba equivale a un análisis de la varianza multivariante no-paramétrica. Las similitudes entre las observaciones se calculan a partir del coeficiente cuantitativo y simétrico de Gower (Legendre y Legendre 1998, ecuación 7.20 p. 259). Para las correlaciones paramétricas no existe ninguna prueba disponible; en este caso se ha empleado la corrección múltiple de Bonferroni para pruebas múltiples, modificada por Hochberg y que se desarrolla en dos etapas (Hochberg 1998; Legendre y Legendre 1998). En general, se trata de probar la hipótesis nula en que, del conjunto de pruebas simultáneas realizadas al nivel  $\alpha$ , hay al menos una prueba significativa al nivel de  $\alpha/(\text{número de pruebas simultáneas})$ . Después, y para probar la hipótesis nula en cada prueba, se ordenan en orden creciente las  $k$  probabilidades, se corrigen empleando el factor  $k-i + 1$  (donde  $i$  es el nivel de probabilidad), y se comparan con  $\alpha$ .

Para la representación de las variables se escogieron la mediana, los cuartiles y la desviación porque representan mucho mejor la distribución cuando las variables no se ajustan a una distribución normal. Por consiguiente, en el caso de una fuerte asimetría en la distribución de los datos, la suma de

las medianas podría ser ligeramente superior a 100.

## Resultados

El contenido de las mollejas, conservado en alcohol y observado bajo la lupa, se mostró como una masa órgano-mineral de textura fina (que se analizará luego bajo el microscopio), en la que aparecieron fragmentos macroscópicos de naturaleza mineral y vegetal. Esta masa órgano-mineral puede estar o bien claramente moldeada o bien formada por un conjunto de gránulos que están dentro de la molleja. Estos se distinguen por su forma y son, de hecho, agregados bien definidos. Estos agregados fueron moldeados por otros animales y el alto contenido de suelo superficial indica que se trata de deyecciones de lombrices más pequeñas. Dentro de la masa descrita se encontraron también pequeños fragmentos de carbón. La estructura de la masa era más o menos desagregada, dada la cantidad de fragmentos vegetales de la muestra y el proceso de manipulación a que fue sometida.

Pese a la gran variabilidad individual observada (Figura 10-1), se pudo constatar que los agregados órgano-minerales de los 13 individuos analizados (mediana = 77%) fueron predominantes; los fragmentos vegetales y minerales  $> 50 \mu\text{m}$  eran escasos, y presentaban medianas de 14% v/v y 11% v/v, respectivamente. Estos agregados órgano-minerales contenían grandes cantidades de fragmentos vegetales  $< 50 \mu\text{m}$  (44% v/v) y su contenido total de MO fue mayor que el de los constituyentes macroscópicos y microscópicos juntos (Figura 10-1,B). La MO liviana representó el 63% del volumen total del contenido de las mollejas, mientras que se obtuvo un

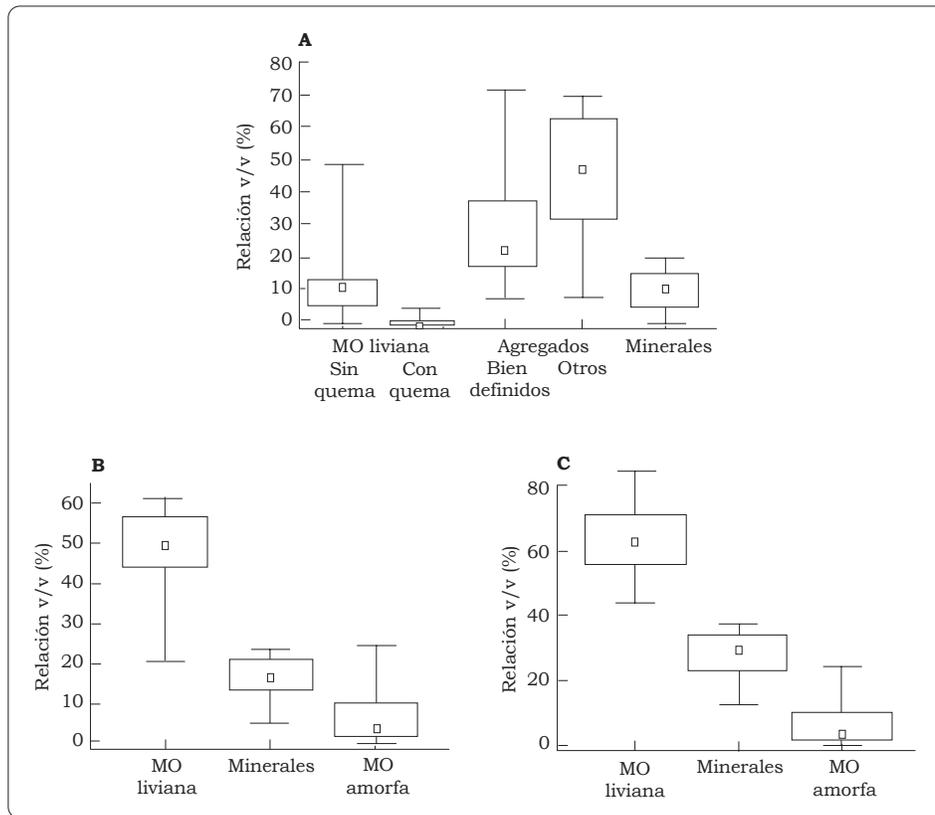


Figura 10-1. Características del contenido de una molleja que son comunes a las muestras de las dos parcelas estudiadas. (A) Elementos macroscópicos (>50  $\mu\text{m}$ ); (B) Elementos microscópicos (<50  $\mu\text{m}$ ), (C) Total; MO: materia orgánica. Los valores representan el mínimo, el máximo, los percentiles 25-75 y la mediana.

6.5% v/v para el valor de la MO amorfa y un 30% v/v para el de los minerales (Figura 10-1,C).

Las lombrices recolectadas en las dos parcelas ensayadas habían ingerido heces de otras lombrices más pequeñas, a excepción de una lombriz del pastizal introducido. Esos agregados pertenecían, en su mayoría, a la clase de tamaño de 0.2 a 0.75 mm y constituían del 9% al 71% del contenido total de las mollejas (Figura 10-1, A). Estos valores representaban una evaluación mínima de la fracción total de agregados redondeados, porque el reconocimiento de éstos dependía del grado de conservación de la muestra.

Los fragmentos de raíces representaron el 5% v/v en los 13 individuos estudiados, siendo 4% la mediana obtenida en el pastizal introducido y 9% la obtenida en la sabana nativa (diferencia no significativa). Los fragmentos de parte aérea fueron menos abundantes (mediana global de 0.2 v/v, 2.5% en la sabana natural y 0% en el pastizal introducido, Figura 10-2), aunque las diferencias no fueron significativamente diferentes. Sólo un individuo del pastizal se diferenció por la cantidad de fragmentos vegetales macroscópicos encontrados en la molleja (47% v/v), de los cuales el

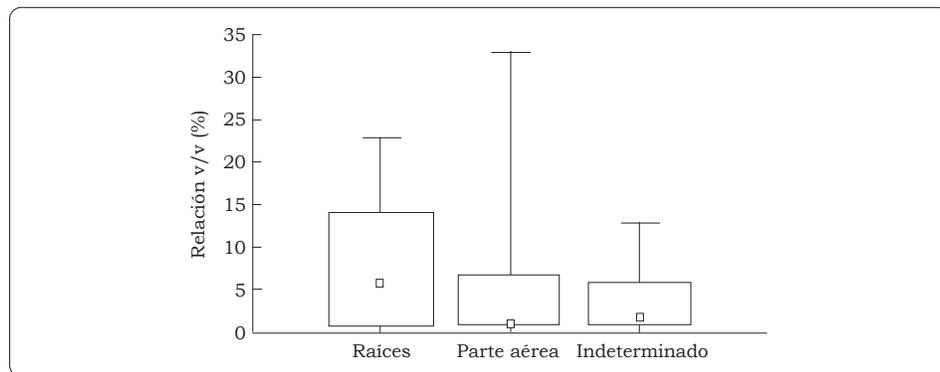


Figura 10-2. Naturaleza de los fragmentos vegetales macroscópicos en el conjunto del contenido de las mollejas analizadas. Lectura del gráfico: igual que en la Figura 10-1.

70% era de la parte aérea de las plantas. Esta lombriz ejerció también la coprofagia.

Como parte proporcional importante, las deyecciones holorgánicas se hallaron solamente en una lombriz del pastizal introducido.

Hubo una diferencia significativa, aunque débil, entre el contenido de la molleja de las lombrices de la sabana y de las del pastizal. En las lombrices de la sabana (respecto a las del pastizal) se observó una cantidad mayor de complejos órgano-minerales (18.5% frente a un 6%) y de fragmentos vegetales (8% frente a un 2%) y de minerales (6% frente a un 2%); además, la MO amorfa tuvo un valor alto en esos complejos y un valor bajo en la hojarasca cercana a las galerías de las lombrices (14 y 97 g/m<sup>2</sup> para la hojarasca testigo, 37 y 78 g/m<sup>2</sup> para la hojarasca de la galería, en la sabana y en el pastizal, respectivamente) (Figura 10-3).

La Figura 10-4 presenta los datos relativos al peso de los individuos, a la biomasa de la hojarasca y a la fracción liviana de la MO. Entre las 16 variables descriptivas empleadas, sólo una, que está relacionada con el contenido de MO en la molleja, tuvo

una correlación significativa con la cantidad de hojarasca testigo (Cuadro 10-1); esa variable fue el porcentaje volumétrico de los fragmentos vegetales incluidos en los complejos órgano-minerales ( $r^2 = 0.706$ , Cuadro 10-2).

No hubo correlación alguna entre la medición bajo la lupa de las características de las mollejas y su medición bajo el microscopio, mientras que la cantidad de hojarasca testigo y la de hojarasca de galería revelaron una fuerte correlación (Cuadro 10-2).

La relación entre la abundancia de las partículas orgánicas y minerales (en el contenido de la molleja) y su tamaño arrojó una curva bimodal (Figura 10-5), en la cual se aprecian dos granulometrías claras: la más fina que se haya observado en el estudio (0.8  $\mu\text{m}$ ) y dos fracciones gruesas (de 0.05 a 0.2 mm). La línea vertical interrumpida que aparece en la gráfica separa las fracciones observadas bajo la lupa de las observadas al microscopio. Estas dos escalas de observación (lupa y microscopio) corresponden, probablemente, a una dieta real compuesta por heces de otras lombrices (MO fina incluida en la fase mineral), por raíces >500  $\mu\text{m}$  (que no

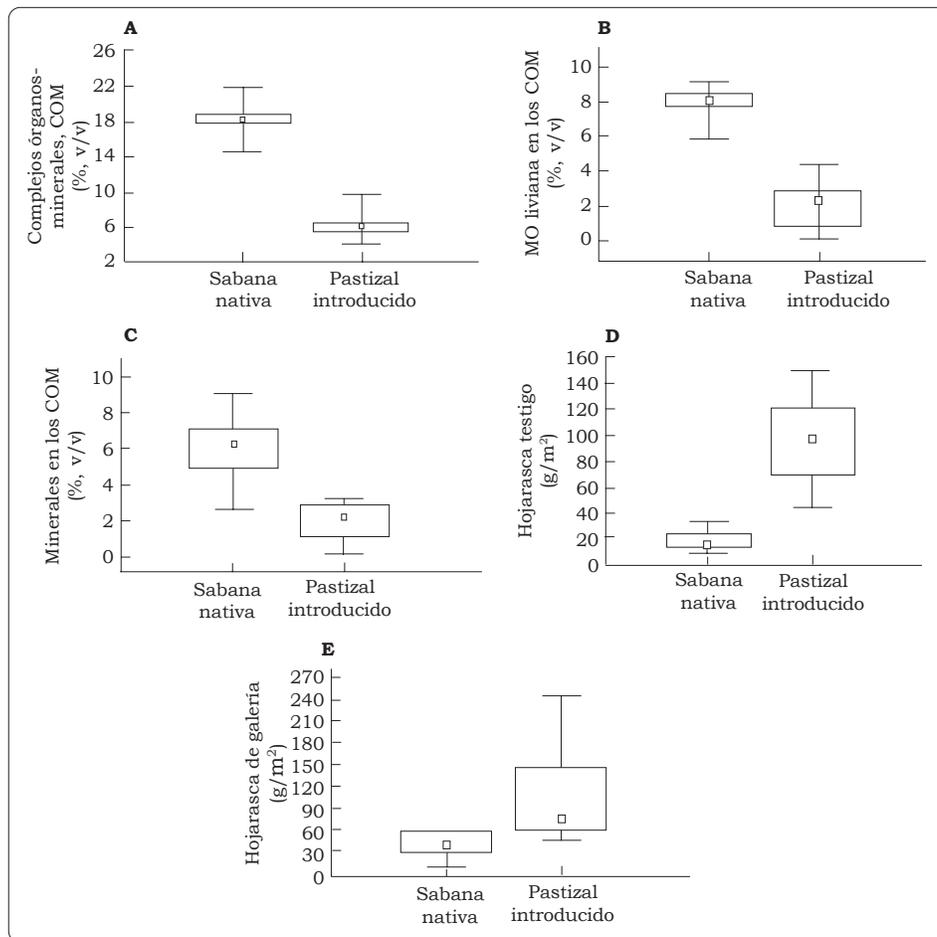


Figura 10-3. Comparación entre el contenido de las mollejas de los individuos de la sabana nativa y del pastizal introducido. Las 16 variables indicadas en el Cuadro 10-2 arrojaron diferencias significativas al comparar los dos sistemas de uso de la tierra (sabana y pastizal). (A) Complejos órgano-minerales totales; (B) MO liviana de los complejos órgano-minerales; (C) MO amorfa de los complejos órgano-minerales; (D) Hojarasca testigo; (E) Hojarasca de galería. Ver Figura 10-1 para interpretar el gráfico.

estaban incorporadas en el suelo) y por partículas minerales gruesas.

## Discusión

### ***Régimen alimenticio endógeo polihúmico o régimen anécico por redefinir***

Las mollejas analizadas contenían un 38.5% de MO liviana (8.5% de fragmentos macroscópicos, de los

cuales la mayoría eran de raíces), 7% de MO amorfa y 54% de material mineral. Estas cifras se obtuvieron tras la conversión de los porcentajes volumétricos en porcentajes ponderados utilizando como factor las siguientes densidades: 2.7, 2.2 y 1 g/cm<sup>3</sup> para las partículas minerales, la MO amorfa y la MO liviana, respectivamente (Bernier 1996; Christensen 1992). Se podría considerar que la especie de lombriz presenta un régimen

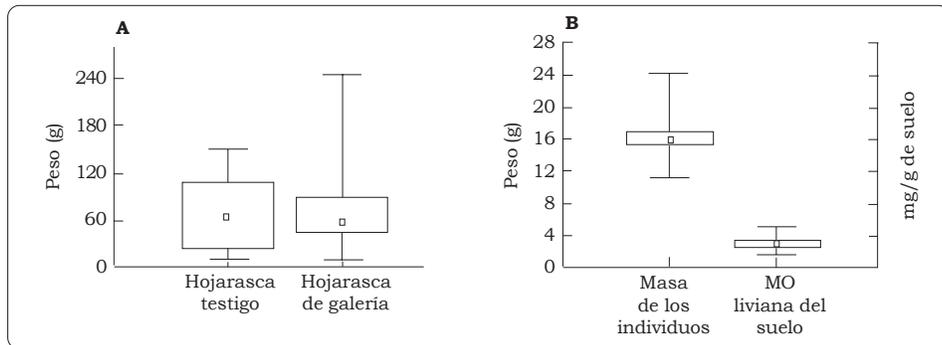


Figura 10-4. Biomasa de los individuos y características de los sistemas. (A) Masa de la hojarasca (g/m<sup>2</sup>); (B) Masa de los individuos (en gramos) y de la MO liviana del suelo (mg/g suelo). Ver Figura 10-1 para la interpretación.

Cuadro 10-1. Lista de las 16 variables empleadas en las correlaciones y en la comparación de las parcelas estudiadas.

Observaciones bajo la lupa (%, en volumen)	Fragmentos vegetales Agregados Minerales Raíz, fragmentos macroscópicos Parte aérea, fragmentos macroscópicos
Observaciones bajo el microscopio (%, en volumen)	Fragmentos vegetales y bacterias, total Minerales, contenido total Fragmentos vegetales y bacterias en los complejos órgano-minerales Minerales en los complejos órgano-minerales MO amorfa en los complejos órgano-minerales Complejos órgano-minerales, total MO amorfa libre MO amorfa total MO total
Gramos, g	Peso de los individuos en alcohol
mg/g de suelo	Fragmentos vegetales del suelo
g/m <sup>2</sup>	Hojarasca testigo Hojarasca de galería

Cuadro 10-2. Correlaciones significativas entre las variables descritas en el Cuadro 10-1.

	Hojarasca de galería
Hojarasca testigo	0.90***
Complejos órgano-minerales	-0.84*

\* = prueba significativa al 5%; \*\*\* = prueba significativa al 0.5%.

alimentario anécico si el 77% de los fragmentos vegetales no son microscópicos ni están ya incorporados en los agregados órgano-minerales. La identificación de la mayoría de estos agregados como deyecciones de lombrices implica que otras lombrices habían incorporado este material al suelo. En consecuencia, la gestión

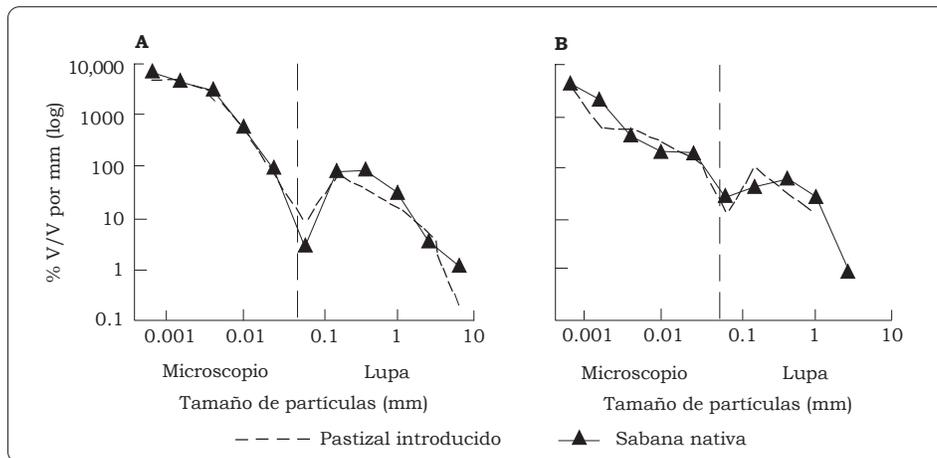


Figura 10-5. Densidad de la probabilidad de obtener partículas orgánicas (A) y minerales (B) en las mollejas de las lombrices de tierra (escala logarítmica).

directa de hojarasca no ocurre en la dieta de *M. carimaguensis* (de 0 al 20% g/g, con una mediana de 0).

Solamente un individuo analizado había incorporado una cierta cantidad de hojarasca y presentaba, por tanto, un régimen alimentario típico de una lombriz anécica. Los individuos recolectados en ambos sistemas estudiados compartieron las características predominantes de la dieta de *M. carimaguensis*, es decir, la rizofagia y la coprofagia; sin embargo, la incorporación de MO en la fracción mineral fue más clara en las lombrices de la sabana, al menos cuando se consideró el proceso digestivo a esta escala de observación.

Las lombrices endógeas polihúmicas produjeron heces que fueron ingeridas después por individuos de *M. carimaguensis*; esto es lo que sugiere la alta proporción de suelo y de material vegetal contenidos en las heces. Estas heces pudieron ser depositadas por tres especies endógeas presentes en el área de estudio: *Andiodrilus* sp., *Glossodrilus* sp. y la especie

perteneciente a la familia Ocnodrilidae; asimismo, por los estados juveniles de *M. carimaguensis* dado su peso medio y su diámetro preclitelar en estado adulto (Jiménez et al. 1998b). Se ha observado, además, que la especie más pequeña se alimenta de las heces subterráneas depositadas por *M. carimaguensis* (Jiménez et al. 1998a). Esta coprofagia colocaría a *M. carimaguensis* al final de la cadena trófica del suelo, mientras que la ingestión de hojarasca, una función asociada con las lombrices anécicas, estaría situada en el inicio de la cadena. En realidad, el consumo de grandes cantidades de deyecciones de lombrices junto con hojarasca muestra la gran complejidad de las cadenas tróficas del suelo, cuyos niveles diferentes no se han observado aún claramente (Ponsard y Arditi 2000).

Es poco probable que los individuos de *M. carimaguensis* exploren el suelo en busca de heces de otras lombrices, dadas la forma de la galería (probablemente en U) y las frecuentes salidas de aquéllos a la superficie del suelo (Jiménez, Decaëns y Mariani, datos sin

publicar). Hay además un número relativamente alto de heces en la superficie del suelo que fueron depositadas por lombrices de especies endógeas, como lo muestra la cartografía superficial de las estructuras biogénicas en la misma parcela de sabana nativa del estudio (Mariani, Decaëns y Jiménez, datos sin publicar). De hecho, este estudio revela que las heces superficiales de *Glossodrilus* sp. y de la especie de Ocnodrilidae son muy escasas, mientras que las de *Andiodrilus* sp. cubren el 2.2% de la superficie total del suelo, aunque la heterogeneidad espacial presente es bastante alta (132% CV). Ahora bien, es necesario realizar estudios sobre la composición de la hojarasca, del humus y de la distribución vertical de las heces, para comprender los factores que determinan la ingestión de una masa órgano-mineral por parte de *M. carimaguensis* y poder atribuirle a esta acción un significado ecológico. Si se confirma la hipótesis de la ingestión selectiva de una masa órgano-mineral en la superficie del suelo, se habrá encontrado entonces un comportamiento anécico típico, aunque con un sentido ecológico diferente. Este hecho sería la consecuencia de la adaptación de una especie anécica a la ausencia de hojarasca en las sabanas durante la quema periódica de éstas.

#### **Variabilidad estacional del régimen alimentario en *M. carimaguensis***

El análisis de las heces superficiales da resultados poco coherentes frente a los datos obtenidos en este estudio; además, se ha probado claramente que *M. carimaguensis* incorpora hojarasca a la masa órgano-mineral (Guggenberger et al.

1995, 1996). Ahora bien, esos fragmentos de hojarasca pudieron haber sido incluidos durante la deyección de heces que hace la lombriz en la superficie del suelo. En realidad, estas heces contienen dos tipos de fragmentos vegetales: los primeros, grandes y rígidos, indican que no fueron ingeridos por la lombriz sino cubiertos, probablemente, por las heces de ésta en el momento de la deposición; los segundos son fragmentos muy finos (de algunos mm), visibles después de que las gotas de lluvia destruyen la envoltura fina (cortex) de la deyección (Mariani et al., datos sin publicar) y que, probablemente, pasaron por el intestino de la lombriz. Otras deyecciones, recogidas en las mismas parcelas y en las mismas fechas que las de este estudio, contenían más fragmentos de semillas que las muestras de suelo (Decaëns et al. 2003). Como resultado de lo anterior, la especie *M. carimaguensis* estaría seleccionando su alimento, lo que no se confirmó en este estudio, que trataba del contenido de sus mollejas. Al analizar las secciones finas cortadas en las heces frescas de *M. carimaguensis* que se recolectaron en el pastizal y en la sabana nativa, se halló una gran heterogeneidad en la distribución de los fragmentos vegetales finos dentro de las heces (Decaëns 2000). Dicha heterogeneidad se podría explicar mediante la variabilidad observada en el régimen alimenticio de las lombrices de *M. carimaguensis* según la escala de tiempo en que se formaron las heces, es decir, en un promedio de 3 días y con un máximo de 3 semanas (Decaëns 2000; Decaëns y Jiménez, com. pers.). Dada esta hipótesis, las lombrices de *M. carimaguensis* podrían adoptar, periódicamente, un régimen anécico típico.

## Conclusiones

Este estudio demuestra que la dieta alimenticia de los individuos de *M. carimaguensis* no contiene, simplemente, una mezcla de suelo y de hojarasca, ya que estas lombrices pueden alimentarse también de raíces y de las heces de otras lombrices. Hace falta un análisis detallado del humus, de la hojarasca y del contenido intestinal de las lombrices, así como un estudio del ciclo nictameral, para lograr dos objetivos: descubrir el agente que incorpora la hojarasca a la parte mineral del suelo y la forma en que lo hace, y determinar el tipo de relación que existe entre *M. carimaguensis* y las otras especies de la macrofauna del suelo.

## Agradecimientos

Los autores agradecen a P. Lavelle del LEST (IRD/Universidad de París VI, Francia) por sus comentarios útiles sobre una versión previa de este manuscrito; asimismo, a la gente de la estación de Carimagua, Colombia, por el trabajo realizado durante la temporada de muestreo. Agradecen también a P. Margerie, de la Universidad de Rouen, Francia, por su ayuda en la identificación de los fragmentos vegetales.

## Referencias

- Bolton PJ; Phillipson J. 1976. Burrowing, feeding, egestion and energy budget of *Allolobophora rosea* (Savigny) (Lumbricidæ). *Oecologia* 23:225-245.
- Bouché MB. 1977. Stratégies lombriciennes. En: Lohm U; Persson T, eds. Soil organisms as components of ecosystems. *Ecol Bull* 25:122-132.
- Bouché MB; Kretzschmar A. 1974. Fonction des lombriciens; II: Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station R.C.P.-165/P.B.I.). *Rev Ecol Biol Sol* 11:127-139.
- Christensen BT. 1992. Physical fractionation of soil and organic matter in primary particle size and density separates. *Adv Soil Sci* 20:1-90.
- Decaëns T. 2000. Degradation dynamics of surface earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 32:149-156.
- Decaëns T; Jiménez JJ; Lavelle P. 1999a. Effect of exclusion of the anecic earthworm *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez and Moreno on soil properties and plant growth in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Pedobiologia* 43:835-841.
- Decaëns T; Mariani L; Lavelle P. 1999b. Soil surface macrofaunal communities associated with earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Appl Soil Ecol* 13:87-100.
- Decaëns T; Rangel AF; Asakawa N; Thomas R. 1999c. Carbon and nitrogen dynamics in in-situ ageing earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 30:20-28.
- Decaëns T; Mariani L; Betancourt N; Jiménez JJ. 2003. Seed dispersion by surface casting activities of earthworms in Colombian grasslands. *Acta Oecol* 24(4):175-185.
- Decaëns T; Lavelle P; Jiménez JJ; Escobar G; Rippstein G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *Eur J Soil Biol* 30:157-168.
- Bernier N. 1996. Altitudinal changes in humus form dynamics in a spruce forest at the montane level. *Plant Soil* 178:1-28.
- Bernier N. 1998. Earthworm feeding activity and development of the humus profile. *Biol Fertil Soils* 26:215-223.

- Ferrière G. 1980. Fonctions des lombriciens; VII: Une méthode d'analyse de la matière organique végétale ingérée. *Pedobiologia* 20:263-273.
- Fisher MJ; Rao IM; Ayarza MA; Lascano CE; Sanz JI; Thomas RJ; Vera RR. 1994. Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. *Nature* 371:236-238.
- Guggenberger G; Thomas RJ; Zech W. 1996. Soil organic matter within earthworm casts of an anecic-endogeic tropical pasture community, Colombia. *Appl Soil Ecol* 3:263-274.
- Guggenberger G; Zech W; Thomas RJ. 1995. Lignin and carbohydrate alteration in particle-size separates of an oxisol under tropical pastures following native savanna. *Soil Biol Biochem* 27:1629-1638.
- Hochberg Y. 1988. A sharper Bonferroni procedure for multiple tests of significance. *Biometrika* 75:800-802.
- James SW; Cunningham MR. 1989. Feeding ecology of some earthworms in Kansas tallgrass prairie. *Am Midl Nat* 121:78-83.
- James SW; Seastedt TR. 1986. Nitrogen mineralization by native and introduced earthworms: effects on big bluestem growth. *Ecology* 67:1094-1097.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Lavelle P; Decaëns T. 1998a. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a native species from the well-drained savannas of Colombia. *Appl Soil Ecol* 9(1-3):153-160.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998b. Earthworm communities in native savannas and man-made pastures of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 28(1):101-110.
- Judas M. 1992. Gut content analysis of earthworms (Lumbricidae) in a beechwood. *Soil Biol Biochem* 24:1413-1417.
- Kanyonyo Kakajondo JB. 1984. Ecologie alimentaire du ver de terre detritivore *Millsonia lamtoiana* (Oligochaeta, Acanthodrilidae) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire), Tesis (3er. ciclo). Université de Paris VI.
- Lavelle P; Brussaard L; Hendrix P. (eds). 1999. Earthworm management in tropical agroecosystems. CABI Publishing. Oxon y Nueva York. 300 p.
- Legendre L; Legendre P. 1998. Numerical ecology: developments in environmental modelling 20. 2a. ed. Elsevier, Amsterdam.
- Pearce TG. 1972. The calcium relations of selected Lumbricidae. *J Anim Ecol* 41:167-188.
- Ponsard S; Arditì R. 2000. What can stable isotopes ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) tell about the food web of soil macroinvertebrates? *Ecology* 81:852-864.
- Scherrer B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur. Montreal, Canada.
- Senapati BK; Lavelle P; Giri S; Pashanasi B; Alegre J; Decaëns T; Jiménez JJ; Albrecht A; Blanchart E; Mahieux M; Rousseaux L; Thomas RJ; Panigrahi PK; Venkatachalam M. 1999. In-soil earthworm technologies for tropical ecosystems. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix P, eds. Earthworm management in tropical agrosystems. CABI Publishing, Oxon y Nueva York. p 199-238.