

PARTE VII

Conclusiones Generales y Prioridades para la Investigación Futura

CAPÍTULO 24

Conclusiones Generales, Resultados Importantes de la Investigación y Necesidades Futuras

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

Esta obra recopila los conocimientos recientes sobre los macroinvertebrados del suelo, haciendo énfasis especialmente en las lombrices de tierra de las sabanas situadas sobre los suelos ácidos de los Llanos Orientales de Colombia. La mayor parte de esta investigación se realizó en el Centro Nacional de Investigaciones (CNI) Carimagua. La hipótesis básica que ha servido de hilo conductor en este libro es que las lombrices de tierra son un recurso natural que puede manejarse para ayudar a la sostenibilidad de aquellos agroecosistemas cuyos recursos biológicos se considerarían indicadores potenciales de fertilidad y de calidad del suelo.

En Carimagua se hizo un inventario de los recursos biológicos, es decir, de la abundancia y la diversidad de las especies y de su ecología particular, así como una evaluación del impacto que causan dichos recursos en el suelo y en las

plantas. En este libro se describe el impacto de los ecosistemas, tanto naturales como antrópicos, sobre las comunidades de la macrofauna del suelo, y se estudian la biología básica, la dinámica de las poblaciones, las estrategias adaptativas y el ciclo de vida de las lombrices de tierra; asimismo, se detallan los efectos que un grupo funcional, el de los ingenieros del ecosistema, causa en diferentes aspectos físicos, químicos y biológicos de estos suelos. Se presentan, también, opciones para conservar dichos recursos biológicos y para aprovecharlos en sistemas de manejo que integren diversas prácticas agrícolas. Finalmente, se resumen los resultados más relevantes de la investigación obtenidos hasta la fecha y se discuten las necesidades que enfrenta esta investigación en el futuro.

La Fauna del Suelo como Recurso Natural Valioso

La macrofauna del suelo en la sabana natural de Carimagua se caracteriza por su riqueza taxonómica y su alta densidad de población. Las termitas (Isoptera) son el grupo más abundante (47% de la biomasa total) y lo siguen las

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

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

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

lombrices (*Oligochaeta*) con un 31% del total. Entre los demás grupos representados están las hormigas y las avispas (*Hymenoptera*), los escarabajos (*Coleoptera*), las arañas (*Arachnida*), los miriápodos (*Myriapoda*), los nematodos (*Nematoda*), las cigarras (*Homoptera*), las chinches (*Hemiptera*), los isópodos (*Isopoda*) y las moscas y mosquitos (*Diptera*).

Los dos grupos funcionales más importantes de los macroinvertebrados del suelo están representados en la sabana de Carimagua: son los “transformadores de la hojarasca”, p.ej., algunos coleópteros y las lombrices de hábito epigeo, y los “ingenieros del ecosistema”, como las termitas, las hormigas, las lombrices endógeas y las anécicas. De modo similar, y unida a la abundante riqueza específica de la sabana, una gran diversidad funcional se manifiesta en cuatro tipos de estructuras biogénicas superficiales producidas por 14 especies de ingenieros del ecosistema; son las siguientes: termiteros (3 tipos), placas de termitas (1), hormigueros (8) y heces de lombrices (2) (Decaëns et al. 2001). Este descubrimiento refuerza la idea de que la caracterización de la macrofauna en cualquier ecosistema debe ir acompañada de un inventario de las estructuras biogénicas, las cuales son, además, el factor que une la biodiversidad de los organismos con la función que éstos desempeñan en el ecosistema (Lavelle 1997).

Cuando los ecosistemas naturales son sustituidos por agroecosistemas, la intensidad de los cambios que experimenta la comunidad de lombrices dependerá, en su mayor parte, de la amplitud de las modificaciones ambientales inducidas por el uso agrícola del suelo. Por ejemplo, la riqueza

específica disminuye drásticamente cuando la selva tropical o la sabana se convierten en monocultivos anuales (Dangerfield 1990; Decaëns et al. 1994; Fragoso et al. 1997; Lavelle 1988; Lavelle y Pashanasi 1989). De otra parte, pocos cambios se observan cuando el agroecosistema es funcionalmente similar al ecosistema original, como en el caso de un pastizal proveniente de una sabana (Decaëns et al. 1994; Jiménez et al. 1998; Schneidmadl y Decaëns 1995) o el de un sistema agroforestal que deriva del bosque tropical (Fragoso et al. 1997; Gilot-Villenave et al. 1995; Lavelle y Pashanasi 1989).

La pérdida de la diversidad de las comunidades de lombrices causa una alteración en el funcionamiento del ecosistema (Fragoso et al. 1997; Giller et al. 1997). En India, por ejemplo, surgen problemas en los cultivos de té tras la desaparición de las lombrices de hábito anécico porque la hojarasca, que sin ellas no puede ser introducida rápidamente en el suelo, se acumula excesivamente sobre éste (Senapati et al. 1994). En América del Sur, la conversión del bosque amazónico en pastizales intensivos conduce a la eliminación de las especies nativas de lombrices en beneficio de otra especie alóctona; ahora bien, la intensa actividad de ésta, unida a la ausencia de la diversidad original, degradan el ecosistema (Barros et al. 1998; Blanchart et al. 1999; Chauvel et al. 1999; Duboisset 1995).

La Intensificación Agrícola y los Ingenieros del Ecosistema

Las prácticas agrícolas pueden clasificarse, siguiendo un gradiente continuo, desde las extensivas (utilización del fuego, baja carga

animal) hasta las intensivas (uso normal de maquinaria agrícola, aplicación de grandes cantidades de insumos y pastoreo intenso). La intensificación agrícola y las prácticas asociadas con ella, como la eliminación de la vegetación nativa, la mecanización del suelo y el uso de pesticidas, conducen a ciertas modificaciones ambientales (especialmente en el microclima y en el recurso trófico) que disminuyen la mayor parte de la biodiversidad del suelo (Swift et al. 1996).

La biodiversidad de un agroecosistema se reduce no sólo en relación con la macrofauna del suelo sino también con las comunidades vegetales y animales, en comparación con los ecosistemas naturales (Giller et al. 1997; Swift y Anderson 1994; Swift et al. 1996). El concepto de intensificación agrícola incluye también cambios en la estructura de los agroecosistemas, por ejemplo cuando se pasa de una agricultura tradicional a una más intensiva (Swift et al. 1996). La intensificación agrícola se caracteriza por tres acciones (Giller et al. 1997; Swift y Anderson 1994):

- El uso más frecuente de la misma parcela de suelo, es decir, la intensificación en el uso del recurso.
- La especialización de las especies productivas, tanto animales como vegetales, es decir, el comienzo de la pérdida de la biodiversidad de la cubierta vegetal inicial.
- La utilización de insumos, como fertilizantes y pesticidas, junto con la mecanización del suelo.

Los diferentes agroecosistemas estudiados en Carimagua pueden clasificarse en función del grado de intensificación agrícola (Swift et al. 1996), el cual puede expresarse

mediante un índice (adaptado de Giller et al. 1997) que permite visualizar de manera precisa dicha intensificación en los Llanos Orientales (Decaëns y Jiménez 2002). El orden ascendente de intensificación del gradiente sería el siguiente (Figura 24-1):

Sabana nativa < Cultivos de marañón < Pastizales tradicionales <

Pastizales introducidos antiguos < Pastizales introducidos recientes <

Monocultivos < Cultivos anuales

La riqueza taxonómica de la macrofauna del suelo varía a lo largo de este gradiente según dos factores: (a) la intensidad y la frecuencia de la perturbación y (b) la productividad del ecosistema (cantidad y calidad de los recursos) (Huston 1996). En general, se pueden distinguir dos grandes agroecosistemas que contrastan según los efectos causados en las prácticas agrícolas empleadas: los pastizales y los monocultivos anuales.

Los pastizales no sólo conservan la riqueza de especies de lombrices sino que aumentan sus poblaciones (Jiménez et al. 1998), es decir, tienen una capacidad de carga mayor. La razón es la siguiente: los pastizales, que incorporan C al suelo mediante la fotosíntesis y las raíces, suministran además con los desechos animales, en particular las deposiciones del ganado, recursos orgánicos de mayor calidad tanto para las lombrices como para los transformadores de la hojarasca. El estiércol del ganado es fragmentado e incorporado al suelo rápidamente, junto con la hojarasca, por los ingenieros del ecosistema, es decir, uno y otra son ingeridos por ellos y se mezclan con la parte mineral del suelo en el tracto digestivo de las lombrices anécicas, o son mezclados

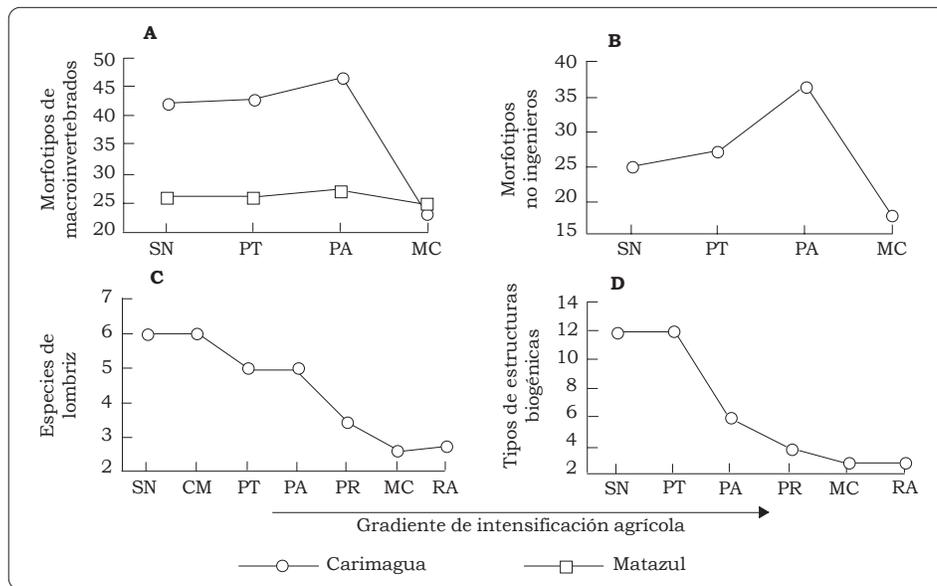


Figura 24-1. Número por metro cuadrado de (A) morfotipos de macroinvertebrados, (B) macroinvertebrados que no son ingenieros, (C) lombrices y (D) ingenieros del ecosistema que producen estructuras en la superficie del suelo. Las cifras se relacionan con un gradiente de intensificación agrícola representado por: SN (= sabana nativa); CM (= cultivo de marañón, *Anacardium occidentale* L.); PT (= pastizal tradicional); PA (= pastizal introducido longevo); PR (= pastizal reciente); MC (= monocultivo); RA (= rotación anual) (Decaëns y Jiménez 2002).

con suelo —en el que varían la cantidad de materia orgánica (MO) y de raíces— por las lombrices endógeas. En los pastizales hay una cantidad de raíces mucho mayor que en la sabana nativa (Rao 1998), un factor que puede aumentar las poblaciones de lombrices endógeas, como *Andiodrilus* n. sp., y también influir en la acumulación de cantidades considerables de C en el interior del suelo (Fisher et al. 1994, 1997).

En algunos casos, la combinación de agroecosistemas favorece los procesos antes descritos; por ejemplo, el sistema arroz-pastizal (Sanz et al. 1999), donde el pastizal, que queda establecido tras la siembra del arroz, se beneficia de la fertilización inorgánica aplicada al cultivo de este cereal. Igualmente, en los pastizales de gramíneas con

leguminosas, la fertilización orgánica aumenta la cantidad y la calidad de la MO. La presencia de la leguminosa en el sistema mejora el ciclo de los nutrientes y favorece la fijación biológica del N (Thomas 1992; Thomas et al. 1995).

La intensificación agrícola afecta, generalmente, a todos los grupos de macroinvertebrados. En Carimagua, sólo los sistemas más intensivos —los monocultivos anuales— afectan significativamente y de manera negativa la riqueza taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados (Figura 24-1,A). La riqueza de especies de transformadores de la hojarasca es máxima en los sistemas de uso de la tierra que sean moderadamente intensivos (Figura 24-1,B). Este resultado es, en principio, diferente de la hipótesis de Swift et al. (1996), quienes

sostienen que la intensificación agrícola conduce sistemáticamente a una reducción de la diversidad. Sin embargo, esta hipótesis no fue respaldada por el estudio realizado en Matazul, cerca de Puerto López y a 100 km al este de Carimagua, donde no hubo una disminución significativa de la riqueza taxonómica a lo largo del gradiente de intensificación.

En cuanto a las lombrices de tierra, el número de especies disminuye progresivamente si se parte de la sabana natural y se avanza a los monocultivos anuales (Figura 24-1,C). Por último, el número de estructuras biogénicas identificables sobre la superficie del suelo, a menudo relacionadas con el número de especies de ingenieros del ecosistema que desarrollan parte de sus actividades en la superficie del suelo, también disminuye rápidamente cuando aumenta la

intensificación del sistema de uso de la tierra, excepto en las pasturas extensivas tradicionales (o sea, en el sistema menos intensivo) (Figura 24-1,D).

Desde un punto de vista cuantitativo, los sistemas más favorables para la actividad de la macrofauna del suelo son los sistemas moderadamente intensivos. La biomasa total de macroinvertebrados, por ejemplo de las lombrices, aumenta en los cultivos de especies arbóreas y en los pastizales introducidos (Figuras 24-3,A y B).

La cantidad de estructuras biogénicas varía de la misma forma (Figura 24-2,C). Estos resultados podrían explicar las variaciones observadas en la riqueza de especies del grupo funcional de los transformadores de la hojarasca (Figura 24-1,B). Estos dependen, en

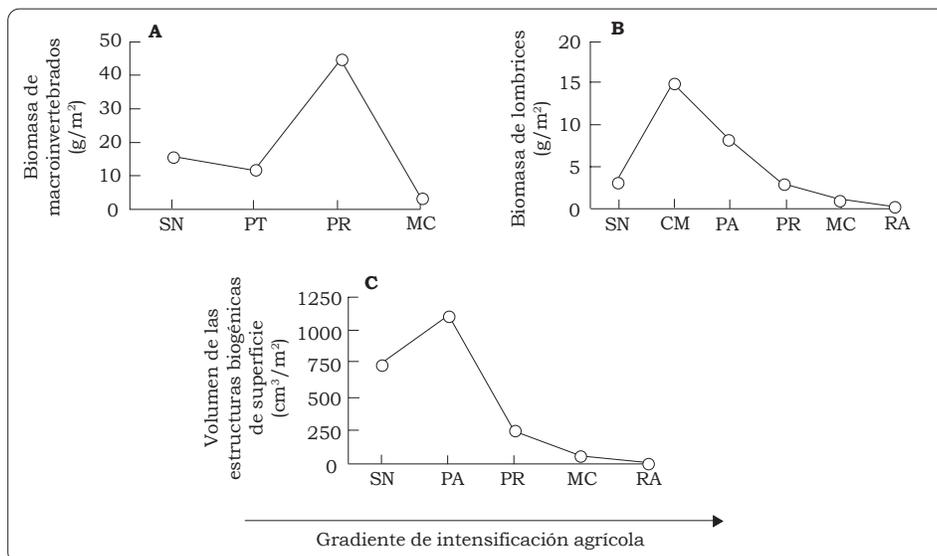


Figura 24-2. Valor de los siguientes parámetros: (A) biomasa de macroinvertebrados, (B) biomasa de lombrices y (C) cantidad de estructuras biogénicas en la superficie del suelo. Estos valores están relacionados con un gradiente de intensificación agrícola representado por: SN (= sabana nativa); CM (= cultivo de marañón, *Anacardium occidentale* L.); PT (= pastizal tradicional); PA (= pastizal introducido longevo); PR (= pastizal reciente); MC (= monocultivo); RA (= rotación anual) (Decaens y Jiménez 2002).

gran medida, de tales estructuras. Por ejemplo, *M. carimaguensis*, un ingeniero del ecosistema, modifica las condiciones de vida de otros organismos mediante la creación de estructuras biogénicas, es decir, de heces superficiales donde abundan ciertos grupos de artrópodos (T. Decaëns 1999, sin publicar).

Las especies de lombrices de Carimagua no responden por igual a la intensificación agrícola. En general, su densidad aumenta en los sistemas de uso de la tierra moderadamente intensivos y disminuye en los sistemas más intensivos, aunque la amplitud de estas variaciones es grande y depende de la especie (Decaëns y Jiménez 2002). En los pastizales intensivos, un género nuevo perteneciente a la familia Ocnodrilidae aprovecha

rápido el mejoramiento de las condiciones tróficas; el resto de las especies, en cambio, resistieron primero el impacto de las prácticas agrícolas empleadas y reconstituyeron posteriormente sus efectivos (Figura 24-3).

La velocidad a la que aumenta la densidad de las poblaciones depende del recurso utilizado; así, Ocnodrilidae n. sp. y *M. carimaguensis* son las que más rápidamente responden a una perturbación. La primera es una especie de rápido e intenso crecimiento demográfico, poco afectada por la labranza. *Martiodrilus carimaguensis* posee la facultad de desplazarse sobre superficie del suelo y consumir sustratos ricos en MO, como raíces muertas, hojarasca, residuos orgánicos de naturaleza diversa y

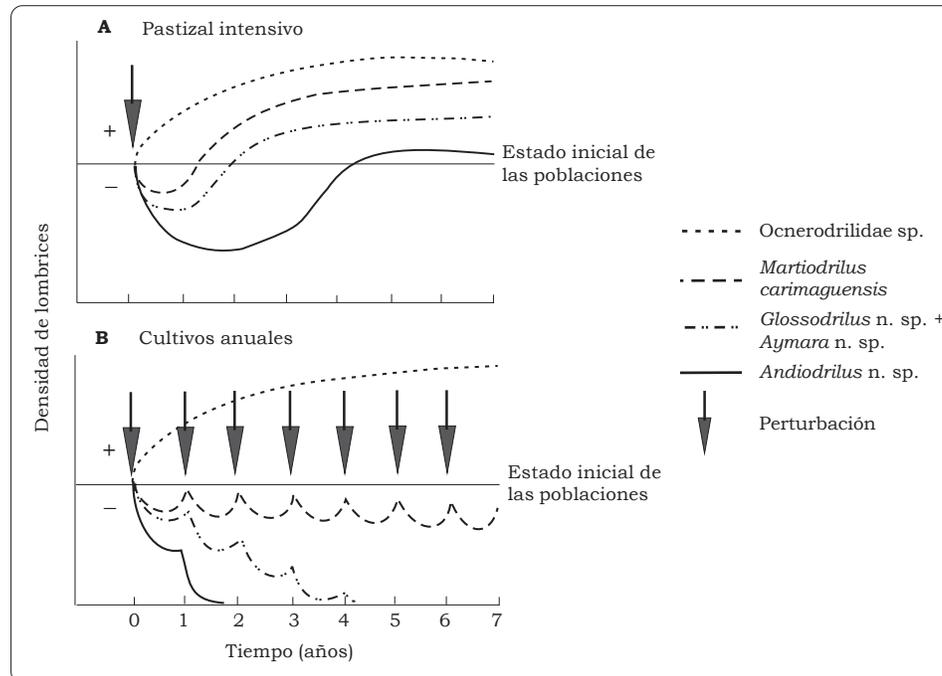


Figura 24-3. Respuesta de las diferentes especies de lombrices de Carimagua, Colombia, a las perturbaciones derivadas de las prácticas agrícolas (labranza, pesticidas) en: (A) un pastizal intensivo y (B) un monocultivo anual (Decaëns y Jiménez 2002).

heces de otras lombrices (Mariani et al. 2001). En los monocultivos anuales, las especies no tienen el tiempo suficiente para recuperar la densidad que tenían antes de las perturbaciones y la mayoría de ellas desaparece de estos sistemas.

Ciclo de Vida, Estructura de la Comunidad y Perturbación

El estudio de la diversidad y de los procesos ecológicos asociados con esa biodiversidad y su función en el ecosistema constituye la base de la comprensión y del manejo de los ecosistemas naturales y perturbados (Giller 1996). En general, las comunidades de lombrices son sensibles a los factores climáticos y edáficos, los cuales determinan la disponibilidad de los recursos alimenticios y las condiciones microclimáticas. Existe, por tanto, el riesgo de que las alteraciones que el hombre causa en los ecosistemas naturales alteren las comunidades de macroinvertebrados. Ahora bien, la capacidad de respuesta de dicha fauna puede emplearse para manejar sus actividades (Lavelle et al. 1994, 1999).

En relación con la biología y la ecología de las especies de la sabana, las hipótesis que se han probado son las siguientes (Jiménez 1999):

- La sustitución de la sabana nativa por el pastizal conduce a una reducción drástica de la riqueza específica y de la diversidad de las lombrices de tierra, que puede conducir a la eliminación de las especies nativas.
- Aunque las especies nativas consigan adaptarse al nuevo sistema de uso de la tierra, la estructura de su comunidad cambiará.

- El manejo de la producción primaria en el pastizal y su aumento influyen en la abundancia y en la biomasa de las especies, bien incrementando o bien reduciendo el número de individuos.

El cambio que experimenta el ecosistema natural, que es la sabana nativa, influye en la estructura funcional de la comunidad de lombrices, pero poco o nada afecta la riqueza en especies de éstas. En los pastizales de Carimagua se encuentran las mismas especies nativas que en la sabana natural y no se observa ninguna invasión de especies exóticas. Sin embargo, la estructura de la comunidad ha cambiado, es decir, la contribución relativa de las diferentes categorías ecológicas y sus efectos en los agroecosistemas fueron alterados.

Dos pastizales introducidos conservan la fauna nativa en Carimagua: (a) *Andropogon gayanus* y *Brachiaria decumbens*, solos o asociados con la leguminosa *Pueraria phaseoloides*; (b) *Brachiaria humidicola*, sola o asociada con *Arachis pintoi* u otras leguminosas. Estos resultados son excepcionales porque, según la teoría generalmente aceptada, las perturbaciones que experimentan los ecosistemas naturales traen consigo la disminución o la desaparición de las especies nativas (Lee 1991). Lo más común es la aparición de especies de distribución pantropical con un rango de tolerancia a las propiedades físico-químicas del medio muy amplio, como *Pontoscolex corethrurus* Müller (Cuadro 24-1) y *Polypheretima elongata* Perrier (Barois et al. 1988; Barros et al. 1998; Fragoso et al. 1999; Lavelle y Pashanasi 1989).

Es probable que el principal factor que interviene en el mantenimiento de la fauna nativa

Cuadro 24-1. Riqueza de especies de macroinvertebrados en dos ambientes: uno, un ecosistema de bosque tropical en Manaos, Brasil, bajo el bosque primario y en un pastizal introducido de *Brachiaria humidicola* Rendle (Barros et al. 1998); y otro, un ecosistema de sabana en Carimagua, Colombia, en la sabana y en un pastizal introducido de *B. humidicola* + *Pueraria phaseoloides* (Decaëns et al. 1994).

Parámetro	Bosque tropical (Manaos, Brasil)		Sabana (Carimagua, Colombia)	
	En bosque	En pastizal	En sabana	En pastizal
Morfoespecies (no.)	151	48	31-57	42-55
Especies en común (%)		15		54
Biomasa total (g PF/m ²)	51.5	51.2	15.3	28.8-62.5
Biomasa de <i>Pontoscolex corethrurus</i> (%)	0	90	0	0

sea la similitud estructural y funcional entre el ecosistema original y el agroecosistema (Fragoso et al. 1999). Una de las causas del establecimiento de poblaciones exóticas de lombrices es la colonización del nicho que dejan vacante las especies nativas tras una alteración de su hábitat (Kalisz y Wood 1995).

Del total de especies de la sabana, sólo dos crecieron significativamente en abundancia en los pastizales de Carimagua (Jiménez 1999).

Estrategias Adaptativas

Las sabanas tropicales son ecosistemas sometidos a una fuerte estacionalidad en la cual la época seca puede variar de 3 a 9 meses. Este patrón determina el tipo de sabana y, por tanto, su régimen de humedad y su vegetación (Solbrig et al. 1996). Una estacionalidad tan fuerte influye directamente en la humedad del suelo, factor que determina los siguientes aspectos:

- la actividad, la dinámica y el tamaño de las poblaciones de las lombrices (Lavelle 1978, 1983);
- las estrategias adaptativas y los hábitos alimenticios adoptados; y

- la localización en el suelo durante la época de actividad, ya que las poblaciones de lombrices responden a la severidad ambiental con el fin de evitar su extinción.

Las tres categorías ecológicas principales de lombrices (Bouché 1977; Lavelle 1981) se basan en la respuesta que dan estos organismos a los factores limitantes del suelo, es decir, a la escasa reserva de nutrientes, al suelo compacto y a las condiciones climáticas desfavorables.

Las especies se adaptan a tales condiciones de estrés mediante cambios en su actividad y en su estructura demográfica (en los parámetros de desarrollo como crecimiento, fecundidad, mortalidad, etc.). Hay tres parámetros de población, todos ellos explicados por las variaciones estacionales del ambiente, que definen la estructura funcional de la comunidad de lombrices de Carimagua: la abundancia, el grado de actividad y la distribución vertical. La estacionalidad aparece, por ejemplo, como el factor determinante de la actividad de las poblaciones y de las diversas estrategias adaptativas frente a las condiciones adversas (Jiménez et al. 2000). Partiendo de estas observaciones, en Carimagua

se distinguen tres grupos de especies, según la respuesta que den al estrés ambiental:

1. Especies de tamaño pequeño, localizadas superficialmente en el suelo (en la época activa), con distribución vertical profunda durante la fase de quiescencia. Por ejemplo, *Ocnerodrilidae* n. sp., así como *Aymara* n. sp. (epígea) y *Glossodrilus* n. sp. (endógea), aunque la distribución vertical de las dos últimas no es muy profunda.
2. Especies de tamaño intermedio, de localización superficial durante la época lluviosa, y sin adaptación especial a la época de sequía; por ejemplo, *Andiodrilus* n. sp. (endógea).
3. Especies de tamaño grande, con diapausa verdadera en las capas profundas del suelo; por ejemplo, *Andiorrhinus* n. sp. (endógena), aunque sin diapausa) y *M. carimaguensis* (anécica).

Ingenieros del Ecosistema del Suelo

Los Capítulos del 11 al 23 están dedicados al estudio de los efectos producidos por los ingenieros del ecosistema en algunos procesos físicos y químicos del suelo, y giran en torno a tres hipótesis (Decaëns 1999):

- Los ingenieros del ecosistema producen estructuras biogénicas que son características de su especie.
- Los ingenieros del ecosistema causan, mediante las estructuras biogénicas producidas, un impacto significativo en los procesos del suelo y en los organismos que viven en él.

- La intensificación agrícola tiene efectos contrastantes en las comunidades de ingenieros ecológicos del suelo y altera, por tanto, el impacto que éstos harían, ya que la composición de la comunidad de ingenieros y su función pueden variar.

La comprobación empírica y experimental de estas hipótesis ha permitido establecer y describir el papel funcional de los ingenieros del ecosistema en los suelos de las sabanas colombianas, así como evaluar el impacto que tienen las prácticas agrícolas en las poblaciones de tales ingenieros.

Martiodrilus carimaguensis como ingeniero del ecosistema

Los ingenieros ecológicos son organismos que tienen la facultad de modular la disponibilidad de los recursos que serán usados por otros organismos vivos mediante las estructuras biogénicas que producen (Jones et al. 1994, 1997; Lawton y Jones 1995). Numerosos macroinvertebrados responden a esta definición (Anderson 1995; Jones et al. 1994; Lavelle 1997), incluyendo a *M. carimaguensis*. Esta especie, en efecto, modifica su ambiente haciendo pasar los materiales (hojarasca, humus y suelo) de un estado físico a otro, es decir, abriendo macroporos en el suelo, incorporando hojarasca al suelo y formando agregados estables. Las estructuras producidas —galerías y turrículos— constituyen un recurso (microhábitat y recurso trófico, respectivamente) que los macroinvertebrados y las raíces aprovechan directamente. De manera relativamente indirecta, *M. carimaguensis* transforma el suelo, llevándolo de un estado físico inicial a uno bioturbado a través de una serie de modificaciones en sus

propiedades físicas, en la dinámica de la MO y en la disponibilidad de los nutrientes, todo lo cual tiene un efecto positivo en el crecimiento de las plantas (Decaëns et al. 1999a, 1999b).

En resumen, *M. carimaguensis* desarrolla las siguientes acciones por medio de las estructuras que produce (Decaëns 1999):

- Suministra un recurso trófico, ya que *Andiodrilus* n. sp. y *Ocnerodrilidae* n. sp. ingieren esas estructuras, y uno espacial, porque proporciona un espacio a ciertos macroinvertebrados en el interior de las galerías o bajo los túriculos.
- Modifica indirectamente la disponibilidad y la calidad del recurso trófico y del recurso espacial; es decir, al modificar la estructura del suelo y la dinámica de su MO, favorece la disponibilidad de los nutrientes que requieren las plantas.
- Facilita el transporte de algunos organismos, aproximándolos a los recursos.

Los atributos funcionales de una especie o de un grupo funcional se consideran a diferentes niveles de organización dentro de los sistemas jerárquicamente conformados. En cuanto aumenta la escala de observación, de lo más próximo a lo más alejado, los niveles describen los mismos procesos (Allen y Starr 1982). Una primera aproximación ascendente (“bottom-up”, *sensu* Anderson 1995) ha mostrado que las estructuras biogénicas producidas por *M. carimaguensis* influyen en la estructura del suelo, en la dinámica de la MO del suelo, en la diversidad de la macrofauna y en el crecimiento radicular de las plantas. En una

aproximación descendente (“top-down”, *sensu* Anderson 1995), el impacto de *M. carimaguensis* en el ecosistema sigue siendo apreciable, aunque está marcado progresivamente por los efectos producidos por otras comunidades de organismos y por los factores ambientales que regulan los procesos del suelo dentro de la escala jerárquica (Decaëns et al. 1999a).

Tipología de las estructuras biogénicas

Los ingenieros del suelo del ecosistema en Carimagua producen estructuras biogénicas de características fisicoquímicas particulares de cada especie y, generalmente, diferentes del suelo que las circunda. Esto abre la posibilidad, mas allá de los criterios clásicos de clasificación ecológica de las lombrices de tierra, de establecer una clasificación nueva de los ingenieros del ecosistema basada en los atributos funcionales de sus estructuras biogénicas y sin considerar necesariamente los aspectos taxonómicos (Decaëns et al. 2001); por ejemplo, la ingeniería que hace *M. carimaguensis* en el ecosistema disminuye la compactación del suelo —un efecto que equilibra, en cierta forma, la compactación proveniente de las heces grandes y compactas que produce la lombriz— y nos permitiría llamarla una especie descompactadora. Hay que considerar también el efecto de la especie perteneciente a la familia *Ocnerodrilidae*, pues su contribución a la estabilidad estructural del suelo puede ser importante, aun cuando los efectos que tenga en el crecimiento de las plantas sean pequeños.

Guía para el Manejo de la Fauna Benéfica del Suelo

Tanto la investigación presentada en esta obra como las referencias bibliográficas consultadas nos llevan a ser cautos respecto a la formulación de una guía general para el manejo de la macrofauna del suelo. Algunas prácticas, como los pastizales mejorados, pueden generar, sin duda, un aumento sustancial de las poblaciones de macrofauna. Ahora bien, este aumento puede ser benéfico, como en el caso de *M. carimaguensis* en las sabanas colombianas, o perjudicial, como el efecto compactador de *P. corethrus* en los pastizales de la Amazonia que, aunado a la pérdida de la fauna nativa del suelo, llevaría a la degradación de los pastizales (Chauvel et al. 1999). La similitud entre el ecosistema original y el agroecosistema que de él proviene sería el principal determinante de la supervivencia, de la adaptación, de la capacidad de resistencia y de la estabilidad de las especies nativas de lombrices, dentro de los límites del manejo de los ecosistemas.

Antes de pensar en establecer una de las guías indicadas, es necesario conocer la biología y la ecología básicas de la macrofauna de cualquier ecosistema. Este proceso exige un activo trabajo de investigación, lo que explica la escasa presencia de estudios similares en la zona tropical. El conocimiento mencionado debe enfocarse a los principales ingenieros del ecosistema que se han encontrado, puesto que los efectos causados por estas especies tienden a dominar los que provienen de las demás poblaciones de la macrofauna (Lavelle 1997).

El caso de *M. carimaguensis* en los Llanos Orientales de Colombia es, hasta ahora, una excepción, ya que

los efectos de esta especie en los pastizales mejorados tienden a ser beneficiosos cuando aumentan sus poblaciones (Parte III y Parte VI de esta obra). Estas lombrices son un ejemplo excepcional de que las actividades de la macrofauna nativa contribuyen a la conservación, a la productividad y a la sostenibilidad de un agroecosistema, y logran mejorar estos parámetros.

La disposición espacial de un pastizal junto a un cultivo puede acelerar la recuperación de las poblaciones de macrofauna de este último. Esta práctica de manejo necesita ser investigada aún en profundidad, especialmente si la especie benéfica, que puede establecerse más rápidamente, ayuda a revertir los problemas de degradación de la estructura del suelo debidos a los cultivos, y hace así innecesaria la solución de dichos problemas mediante el empleo de estrategias intensivas y el uso de maquinaria costosa. Las lombrices de tierra se convierten entonces en un recurso que se podría utilizar para mejorar la calidad del ecosistema.

La disposición espacial de parcelas que conservan las poblaciones de lombrices junto a aquéllas que tienden a reducirlas es un ejemplo de manejo indirecto (Figura 24-4). Lavelle et al. (1999) suministran mayor información sobre este tema y lo discuten en detalle.

Tipología de una comunidad de macrofauna benéfica

Aunque es grande el número de especies que pueden considerarse ingenieros del ecosistema porque causan cambios físicos en el ambiente, no todos esos cambios tendrán consecuencias ecológicas significativas (Jones et al. 1997). Sin

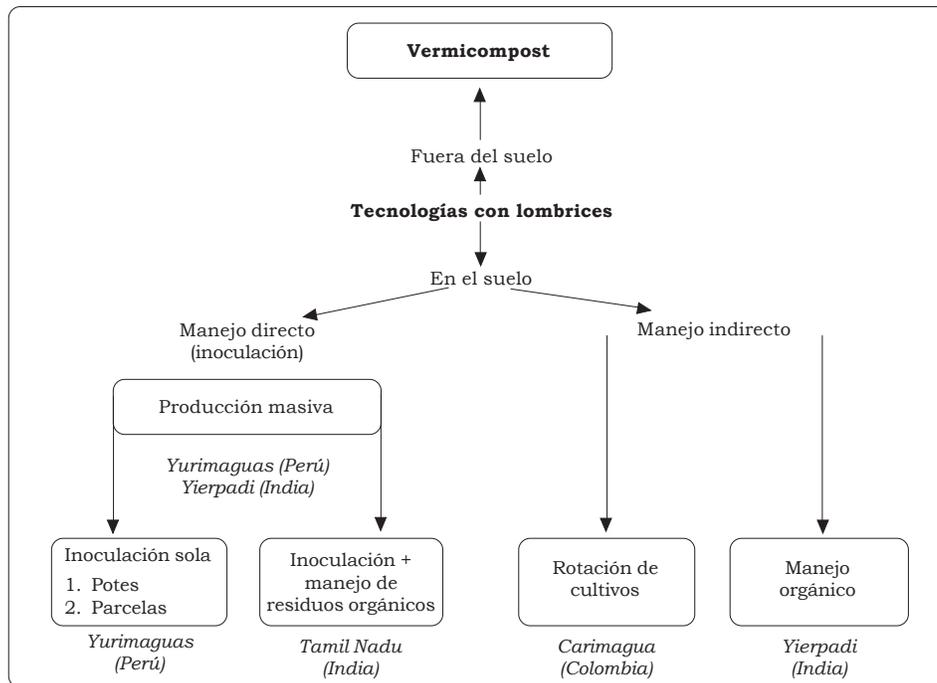


Figura 24-4. Alternativas de manejo en las tecnologías con lombrices (Senapati et al. 1999). Los rectángulos indican actividades humanas.

embargo, algunos ingenieros pueden multiplicar estos efectos mediante la acción desarrollada por su dominio funcional. Estos efectos dependen de una serie de factores, entre los que se encuentran la densidad poblacional, la distribución espacial local y regional, y el tipo de estructuras físicas producidas (Jones et al. 1997). Por tanto, es preciso identificar las especies presentes en el suelo y las estructuras que ellas producen, y describir con precisión los mecanismos mediante los cuales los ingenieros del ecosistema influyen en el ambiente del suelo. Las interacciones tróficas e indirectas (interacciones de ingeniería, *sensu* Jones et al. 1994) pueden incluirse en modelos predictivos del impacto que causarían los ingenieros del ecosistema. Estos modelos serán particularmente útiles cuando se intente mejorar la sostenibilidad de

los agroecosistemas mediante un aumento de las actividades o de la diversidad de la macrofauna del suelo (o de ambos factores) (Giller et al. 1997). Los modelos se emplearían para probar las hipótesis sobre la función de la biodiversidad en los agroecosistemas (Swift y Anderson 1994; Swift et al. 1996).

El estudio aquí presentado permite sugerir que el manejo de la diversidad de las lombrices de tierra en los agroecosistemas debe iniciarse estableciendo una comunidad que contenga una o más especies epígeas y una o más especies anécicas —que construyan galerías verticales, produzcan estructuras biogénicas en la superficie y mezclen residuos vegetales con el sustrato mineral— y una o más especies endógeas —que se alimenten de MO y de exudados de raíces y horaden galerías horizontales. La comunidad de

lombrices de Carimagua responde exactamente a este modelo, y hace posible la propuesta de un manejo determinado de las comunidades de lombrices en los agroecosistemas estudiados.

Las opciones de manejo de la actividad de las lombrices tendrían en cuenta, principalmente, los siguientes aspectos relevantes:

- La comunidad de ingenieros del ecosistema del suelo en el agroecosistema debería ser la misma que la del ecosistema original, que es el natural.
- Los organismos ingenieros del suelo y, en particular, *M. carimaguensis*, influyen en diferentes procesos relacionados con la fertilidad del suelo.
- Las actividades de los ingenieros del suelo se han desarrollado bastante en los pastizales, pero se reducen mucho en los cultivos anuales.
- Los efectos de los ingenieros del ecosistema permanecen durante algún tiempo porque las estructuras biogénicas producidas persisten en el entorno, aun después de la desaparición del organismo que las produjo.

La especie perteneciente a la familia Ocnerodrilidae y *M. carimaguensis* son las únicas especies de lombriz que soportan la intensificación continua de los monocultivos. Ocnerodrilidae n. sp. es una especie endógena polihúmica que tolera la labranza porque sus individuos son de tamaño muy pequeño. Los individuos de *M. carimaguensis*, aparte de la buena estrategia con que, en la época desfavorable, ocupan los estratos profundos del suelo (Jiménez y Decaëns 2000), migran también por

la superficie del suelo. La colonización que haría *M. carimaguensis* de una parcela pobre en lombrices podría facilitarse si se distribuyen adecuadamente las parcelas. Además, las rotaciones en que un monocultivo sigue a un pastizal de varios años de servicio pueden ser favorables para el desarrollo de poblaciones importantes de lombrices.

Un sistema de producción agrícola que preserve las lombrices desarrollaría las siguientes prácticas:

- Mantener los pastizales nativos (la sabana) como reservorios de biodiversidad.
- Establecer cultivos forrajeros como bancos de proteína (Rippstein et al. 1996) que permitan el desarrollo de una biomasa de lombrices importante.
- Sembrar cultivos anuales que roten con pastizales de varios años (bancos de proteína) o con cultivos forrajeros, de manera que los fenómenos de migración se maximicen. En este sistema, las estructuras biogénicas que aparezcan serían indicadores cualitativos y cuantitativos del estado de las poblaciones de los ingenieros del ecosistema.

Un desafío importante para el futuro cercano es la identificación de los agroecosistemas sostenibles que mantienen niveles aceptables de diversidad y de biomasa de la macrofauna del suelo, para optimizar las actividades de ésta. La investigación presentada en esta obra es un ejemplo de la decisión de abrir la “caja negra” de la biología del suelo y del consiguiente desarrollo de una guía de manejo de la fauna encontrada. Ahora bien, para que los productores acepten y adopten esta guía, los estudios mencionados

deben combinarse con un enfoque multidisciplinario que incluya los conocimientos locales, la experimentación en la finca del productor y algunos estudios socioeconómicos. De este modo, el suelo se vería como un lugar más diverso, productivo y saludable, gracias a un proceso que aumente el número de opciones viables para el productor.

Aceptación por los Productores

Cualquier práctica nueva de manejo de los organismos del suelo debe ser aceptada por el agricultor y requiere, a menudo, que éste la desarrolle y la adapte para que pueda incorporarla con éxito a su sistema. El conocimiento actual de la percepción que tienen los agricultores de los organismos del suelo es todavía muy limitado. Algunos estudios recientes sobre esta visión del agricultor han revelado, por ejemplo, una gran variación tanto en los conocimientos locales sobre las lombrices como en el uso que pueden hacer de ellas en sus sistemas agrícolas (Ortiz et al. 1999). Los agricultores de México que fueron consultados estaban relativamente bien informados sobre la importancia y los beneficios de las lombrices de tierra en la fertilidad del suelo; los agricultores del Congo, en cambio, tenían muy escasa información al respecto. Se percibieron también diferencias entre hombres y mujeres sobre este tema en el estudio de México (Ortiz et al. 1999). Los conocimientos que tienen los agricultores de una localidad sobre los organismos microscópicos son incluso menores que los relacionados con los organismos más grandes y visibles; los síntomas de enfermedades en las plantas serían, quizás, el único indicador obvio para ellos de la presencia de organismos

perjudiciales. No obstante, resulta estimulante anotar que los agricultores de México podían distinguir entre tres o cuatro tipos de lombrices según su tamaño, su color y el lugar donde se encontraban. Ortiz et al. (1999) publicaron el primer informe, probablemente, sobre la percepción que tienen los agricultores de la macrofauna del suelo.

Los agricultores y los científicos necesitan desarrollar conjuntamente un lenguaje común sobre la fauna del suelo, ya que así se aceptarían mejor los conceptos sobre los organismos del suelo y sobre las prácticas de manejo de éstos, y se aumentaría, por ello, significativamente las poblaciones de estos organismos en los sistemas de producción. Es necesario, también, desarrollar una guía del usuario, sencilla y amigable, para manejar las actividades de los organismos benéficos. Los agricultores necesitan distinguir, por ejemplo, entre las especies de lombrices que compactan el suelo y las que no lo compactan. Necesitan también métodos de muestreo simples y rápidos para obtener, al menos, un cálculo semicuantitativo de la abundancia de la macrofauna. Los científicos, por su parte, necesitan establecer o verificar los umbrales de abundancia de organismos o de poblaciones, desde los que se obtengan impactos significativos en los procesos del suelo y en la producción vegetal.

Estas herramientas y guías para tomar decisiones deben desarrollarse conjuntamente entre los agricultores y los científicos, incorporando el conocimiento local existente y, cuando éste no exista, suministrando material educativo y didáctico para los que puedan leer y para los que no sepan hacerlo. Existen ejemplos de dicho material: uno de ellos es la serie de guías de

manejo de los recursos naturales que ha sido publicada para usarla en el manejo de las cuencas (CIAT 1999). Estas guías indicarán cómo identificar y desarrollar un enfoque sobre el manejo de los recursos naturales y cómo desarrollar un material atractivo para los agricultores y otros usuarios, como los extensionistas y los integrantes de organizaciones no gubernamentales (ONG). Actualmente se están elaborando módulos de capacitación sobre biología del suelo.

Resultados Importantes de la Investigación

Capítulo 2

Impacto del uso de la tierra en la macrofauna del suelo de los Llanos Orientales de Colombia

1. Las comunidades de macroinvertebrados responden claramente a las alteraciones derivadas del sistema de uso del suelo. El pastoreo y la quema favorecen la actividad de las lombrices, aunque su importancia decrece cuando hay sobrepastoreo.
2. La asociación de *B. decumbens* y *P. phaseoloides* durante un tiempo largo (15 años) conserva la calidad y la biodiversidad del suelo y mantiene también la riqueza taxonómica de la sabana.
3. Los cultivos anuales tienen un impacto negativo dramático en las poblaciones de lombrices y artrópodos porque reducen su biomasa, la densidad de sus poblaciones y su riqueza taxonómica.

Capítulo 3

Cuantificación de la macrofauna del suelo en una cuenca hidrográfica de Colombia

1. La diversidad, la abundancia y la estructura funcional de las comunidades de los macroinvertebrados del suelo variaban según el sistema de uso de la tierra; el bosque secundario fue el ecosistema de mayor diversidad.
2. Varios organismos pueden ser utilizados como indicadores de calidad del suelo en los ambientes de ladera alterados de los Andes colombianos.

Capítulo 4

Las comunidades de lombrices en las sabanas nativas y en los pastizales introducidos de los Llanos Orientales de Colombia

1. La riqueza específica de la sabana nativa se mantuvo en los pastizales, ya sean de gramínea sola o asociada con leguminosas, y ninguna especie exótica de lombriz colonizó estos agroecosistemas.
2. La comunidad de lombrices de Carimagua está compuesta por especies pertenecientes a las principales categorías ecológicas. Estas especies son de diverso tamaño y emplean estrategias adaptativas diferentes que les permiten sobrevivir a severas condiciones ambientales.
3. La conversión de la sabana en pastizal produjo diferencias significativas en términos de densidad y de

biomasa de las lombrices (10 veces mayores en el pastizal introducido), que se debieron, principalmente, al espectacular aumento de las poblaciones de la especie anécica *M. carimaguensis*.

4. En la sabana nativa, las lombrices endógeas contribuyeron con más del 80% a la biomasa total de lombrices, mientras que en el pastizal, la especie *M. carimaguensis* aportó el 88% de esa biomasa y las endógeas sólo el 12%.

Capítulo 5

Dinámica de poblaciones y estrategias adaptativas de Martiodrilus carimaguensis (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una especie nativa de las sabanas bien drenadas de Colombia

1. La producción de heces frescas o turriculos en la superficie del suelo fue 11 veces superior en el pastizal introducido que en la sabana nativa, lo que indica que hay diferencias entre ambos sistemas respecto a la abundancia de *M. carimaguensis*.
2. *Martiodrilus carimaguensis* presentó una verdadera diapausa, que tenía diferencias si se trataba de un adulto o de un individuo inmaduro. Estos últimos son activos solamente 4 meses al año, hasta la mitad del período de lluvias. Estas lombrices construyen cámaras de estivación al final de sus galerías, y en ellas hacen varios septos con las heces.

3. La capacidad de entrar en diapausa antes de la llegada de la época seca y la construcción de galerías semipermanentes son dos factores que explican por qué la sequía afecta tan poco a los individuos de esta especie y por qué pueden mantener su densidad poblacional.
4. Las diferencias en la calidad de la MO y el aporte que hace el estiércol del ganado, que es rápidamente incorporado al suelo por especies de hábito anécico (*M. carimaguensis* y algunos coleópteros) pueden ser los factores que explican el aumento de la actividad de estas lombrices en los pastizales.

Capítulo 6

Estrategias reproductoras de tres especies de lombrices nativas de las sabanas de Carimagua (Colombia)

1. La fuerte estacionalidad del sitio restringe la deposición de los capullos a sólo 8 meses del año. Se observan dos estrategias claras: o bien deposición continua, como en *Andiodrilus* n. sp., o deposición y diapausa, como en *M. carimaguensis*; o bien muerte de los adultos, como en *Glossodrilus* n. sp.
2. Cuanto mayor es el tamaño del adulto, mayor es el del capullo; *M. carimaguensis* invierte el 16% del peso del adulto en la formación del capullo, el porcentaje más alto registrado hasta la fecha.

Capítulo 7

Distribución vertical de las lombrices de tierra en los suelos de los "Llanos" de Colombia cubiertos por especies forrajeras

1. La sustitución de la sabana por el pastizal no produce ningún efecto en la distribución vertical de las lombrices en el suelo.
2. Las especies más grandes no se encuentran a mucha profundidad, ya que no hubo relación entre el tamaño de las lombrices y la profundidad a la que fueron encontradas. Sin embargo, una especie endógena polihúmica muy pequeña, que se encuentra habitualmente en las heces de *M. carimaguensis* en el interior del suelo, suele hallarse a una profundidad relativa.
3. El principal factor en la distribución vertical de las lombrices es la humedad del suelo, aunque las diferencias encontradas en este factor entre los adultos y los individuos inmaduros de *M. carimaguensis* pueden ser también de origen biótico. El inicio temprano de la diapausa de los individuos inmaduros está fisiológicamente inducido; la señal que desencadena el proceso necesita más investigación.
4. Durante la diapausa, tanto los adultos como los subadultos de *M. carimaguensis* (los individuos maduros) se encontraron a mayor profundidad que los individuos inmaduros.

Capítulo 8

Distribución espacial de las lombrices en las sabanas de suelos ácidos de los Llanos Orientales de Colombia

1. Las lombrices de la sabana y de los pastizales, que pertenecían a categorías ecológicas diferentes y eran de tamaño diverso, presentaron una distribución espacial fuertemente agregada en parches de varias decenas de metros, en cualquiera de los dos sistemas de uso de la tierra ensayados.
2. Existe una relación entre los índices de agregación y el tamaño de las especies (la relación longitud/diámetro preclitelar, L/D). El análisis factorial discrimina las especies grandes que viven a cierta profundidad de las que se encuentran cerca de la superficie del suelo, y también las especies de agregación espacial fuerte pero con relación L/D baja de las especies con valores altos de L/D, como en el caso de *Glossodrilus* sp., la cual tiene además un índice de agregación cercano a 1. El patrón de distribución espacial de las lombrices se explica por variables biológicas y no por el sistema de uso de la tierra.

Capítulo 9

Diferencias en la programación de la diapausa y en los patrones de estivación de algunas especies de lombriz de tierra del trópico

1. La actividad de las lombrices estuvo determinada por la

- fuerte estacionalidad del ecosistema de las sabanas y casi todas las poblaciones de lombrices descendían a los estratos profundos del suelo durante la época seca.
2. Las especies que afrontan la época seca muestran diferentes estrategias adaptativas, por ejemplo la diapausa facultativa u obligatoria, para evitar que sus tegumentos se sequen en el interior de las cámaras de estivación localizadas a cierta profundidad del suelo.
 3. Los individuos inmaduros de *M. carimaguensis* comienzan la diapausa en la mitad de la época lluviosa; la fuerte estacionalidad de las sabanas sería tal vez el factor que regula la densidad poblacional de esta especie.

Capítulo 10

La dieta de una lombriz anécica de las sabanas colombianas: Una cuestión relacionada con las categorías ecológicas

1. Se observaron diferencias significativas mínimas al comparar el contenido de la molleja de los individuos provenientes ya sea de la sabana o del pastizal introducido. Los de la sabana tenían en la molleja una cantidad relativamente grande de complejos órgano-minerales. Se encontró también una gran cantidad de fragmentos vegetales < 500 µm (44.2% V/V) en los agregados órgano-minerales, de los cuales las raíces eran el componente principal.
2. El contenido de las mollejas analizadas era el siguiente:

un 33% de fracción liviana de MO, un 6.6% de MO amorfa y un 53% de partículas minerales.

3. Los individuos recolectados en las dos parcelas ensayadas compartían un régimen alimenticio basado en la necrofagia y en la coprofagia, y a veces adoptaban una dieta típicamente anécica, es decir, ingerían una mezcla de hojarasca y suelo.
4. Los estudios que se emprendan más tarde deberán considerar la hipótesis de la ingestión selectiva de una masa órgano-mineral en la superficie del suelo, es decir, un comportamiento anécico típico aunque con una función ecológica modificada. Este comportamiento sería la consecuencia de una adaptación de esta especie a la ausencia de hojarasca en la sabana que es sometida a la quema periódica.

Capítulo 11

Propiedades de las estructuras construidas por los ingenieros del ecosistema en la superficie del suelo de una sabana colombiana

1. En las sabanas ácidas de Carimagua, 14 especies diferentes de macroinvertebrados producen estructuras biogénicas sobre la superficie del suelo, que son fácilmente distinguibles entre sí: hormigueros (8 tipos), termiteros (3), placas de termitas (1) y heces de lombrices (2).

2. Los turrículos producidos por *Andiodrilus* sp. (endógea) y *M. carimaguensis* (anécica) están formados por agregados de gran tamaño que, en el caso de esta última especie, son más estables que los agregados del suelo de tamaño comparable.
3. En conjunto, se han identificado tres tipos de estructuras biogénicas:
 - a. compactas y ricas en MO (turrículos);
 - b. ligeramente compactas y ricas en MO (termiteros); y
 - c. granulares, no compactadas y con bajos contenidos de MO (hormigueros y placas de termitas)
4. A partir de la tipología de las estructuras biogénicas, se puede establecer una clasificación funcional de la fauna del suelo y valorar sus efectos en el funcionamiento del ecosistema.

Capítulo 12

Dinámica de la degradación de las heces superficiales de la lombriz de tierra en áreas de sabana y de pastizal en los Llanos Orientales de Colombia

1. La formación de cámaras y galerías en el interior de los turrículos se debió a la colonización de éstos por algunos macroorganismos (macroinvertebrados y raíces) y principalmente por la actividad de las termitas pertenecientes al género *Nasutitermes*.
2. La persistencia de los turrículos de *M. carimaguensis* sobre la superficie del suelo parece

estar determinada por dos factores antagónicos:

- a. la densidad de la vegetación y la cantidad de hojarasca presente que protege los turrículos del impacto de la lluvia, y
 - b. el pisoteo del ganado que acelera su destrucción.
3. El papel que desempeñan los macroinvertebrados pequeños en la fragmentación de las estructuras biogénicas producidas por organismos de tamaño mayor apoya la hipótesis de que la estabilidad de los ecosistemas depende de una diversidad funcional alta.
 4. Los individuos de *M. carimaguensis* son ingenieros del ecosistema, ya que los turrículos que producen son micrositios donde se regulan importantes procesos físicos y químicos del suelo. La producción de grandes cantidades de turrículos produce efectos significativos en la estructura del suelo, en sus propiedades físicas y en la dinámica de la MO en el perfil del suelo.

Capítulo 13

Dinámica del nitrógeno en las heces de las lombrices de tierra de la especie *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, en un Oxisol de las sabanas de Colombia

1. La introducción de un pastizal en un área de sabana conduce al aumento de las reservas de MO, del cual dependería el incremento de la densidad de las lombrices de tierra.

2. Las lombrices de los pastizales, cuya densidad es alta, ingieren varias toneladas de suelo por año, y son por ello responsables de las grandes cantidades de N mineralizado.
3. El manejo de las comunidades de lombrices en los pastizales introducidos puede convertirse en un mecanismo que aumente en el suelo la MO y el ciclo de nutrientes, especialmente del N, reduciendo así el riesgo de degradación del pastizal.

Capítulo 14

Disponibilidad de fósforo en las heces de una especie anécica de lombriz de tierra de las sabanas de suelo Oxisol en Colombia

1. *Martiodrilus carimaguensis* juega un papel importante en mejorar y en mantener la disponibilidad del P en los Oxisoles de baja fertilidad.
2. Todas las fracciones de P encontradas en las heces eran mayores que las del suelo que circundaba las heces (aumento que correspondía al del P total), principalmente en las fracciones inorgánicas lábiles de P.
3. Los individuos de *Martiodrilus carimaguensis*, en condiciones de campo, incorporan el P de la hojarasca o del material vegetativo aéreo y radicular descompuesto. Este P se incorpora en todas las fracciones (orgánicas e inorgánicas) de P, pero especialmente en sus fracciones inorgánicas lábiles.

Capítulo 15

Materia orgánica del suelo contenida en las heces que produce una comunidad de lombrices anécico-endógea de un pastizal tropical, en Colombia

1. En las heces de lombriz se encontraron contenidos de agregados estables más altos que en el suelo circundante, que correspondían, a su vez, a concentraciones altas de C orgánico.
2. La mezcla estrecha de material fresco con suelo (efecto anécico) llevó a mayor concentración de recursos primarios (carbohidratos y lignina) y a menor concentración de compuestos húmicos (C aromáticos y grupos -COOH sustituidos en el C).
3. La actividad de las lombrices trajo consigo una redistribución muy notoria de la MO en agregados de tamaños diferentes.
4. La descomposición de la MO del suelo asociada con partículas de limo y arcilla se halla, al parecer, en un estado más avanzado en el suelo circundante que en las heces.

Capítulo 16

Dinámica del carbono y del nitrógeno en las heces de diferente edad depositadas por lombrices en áreas de sabana y de pastizal en los Llanos Orientales de Colombia

1. Las lombrices seleccionan sustratos alimenticios cuyo valor de C orgánico se

- incrementa durante el envejecimiento de los túrriculos, lo cual se debe, en parte, a los procesos de fijación del CO_2 , a las raicillas muertas o a la actividad en las heces de algunos grupos de macrofauna.
2. Durante el primer mes se observan contenidos altos de NH_4^+ en las heces de los individuos de *M. carimaguensis* a causa, principalmente, de la deposición continua de material fresco sobre el túrriculo. Una vez que la lombriz abandona la galería, ese nivel desciende y el contenido de N inorgánico que queda provendría de la producción de NO_3^- en heces frescas mediante procesos de nitrificación.
 3. En las heces frescas se observa una rápida producción de NO_3^- que, más tarde, se difunde hacia el suelo circundante, primero en sentido vertical y después en sentido horizontal.
 4. Entre 3 y 34 kg/ha al año de N inorgánico se liberan en las heces frescas de los individuos de *M. carimaguensis* en la sabana y en el pastizal, respectivamente, lo que equivale a casi un 22% del N total anual asimilado por este último.
 5. La gran cantidad de suelo procesado por las lombrices hace extensivos, especialmente en el manejo de la MO del suelo, los efectos que causa globalmente dicho proceso en la fertilidad del suelo y en la producción vegetal; éste es un paso fundamental en el

mejoramiento de la sostenibilidad de los agroecosistemas y en la disminución de las emisiones de CO_2 a la atmósfera.

Capítulo 17

Características del intercambio iónico en las heces de la lombriz anécica *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, en un Oxisol de una sabana de Colombia

1. La introducción de pastizales en los suelos de sabana y el manejo de éstos conducen a cambios importantes en dos parámetros: la fertilidad del suelo y el comportamiento electroquímico de sus nutrientes.
2. El tránsito del suelo por el intestino de la lombriz ocasiona grandes cambios en el punto de carga cero, especialmente en la sabana, donde la calidad de la MO del suelo y de la hojarasca es muy baja.
3. Los cambios de las propiedades del suelo que derivan de la actividad de las lombrices pueden llevar a una mejora en la capacidad de intercambio catiónico de los Oxisoles infértiles.

Capítulo 18

Las comunidades de la macrofauna de la superficie del suelo asociadas con las heces de las lombrices de tierra en los Llanos Orientales de Colombia

1. La densidad y la biomasa de las tres categorías ecológicas de lombrices fueron fuertemente afectadas por la

cantidad de turrículos depositados por *M. carimaguensis* sobre la superficie del suelo; además, las comunidades de organismos encontradas en los turrículos estaban representadas principalmente (en su densidad y en su biomasa) por especies epigeas en la sabana y por especies anécicas en el pastizal.

2. Las heces de las lombrices parecen mejorar las condiciones de vida de otras especies, puesto que la riqueza taxonómica y la diversidad de los organismos aumentó cuando se incrementó el número de deposiciones superficiales.
3. Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de las biodiversidades encajadas, según la cual los ingenieros del ecosistema determinan la abundancia y la estructura de las comunidades de organismos más pequeños.

Capítulo 19

Efectos causados por las lombrices en el banco de semillas permanente del suelo en sistemas de sabana y de pastizal en Colombia

1. El porcentaje de germinación de las semillas que se hallaban en las heces de las lombrices fue de 3 a 40 veces menor que en las encontradas en el suelo, a consecuencia de los daños que sufren las semillas

cuando son ingeridas por las lombrices. En las heces depositadas sobre la superficie del suelo hay de 18 a 878 semillas germinables por m² por año (hasta 8.7 millones de semillas por hectárea por año), cantidad que representa del 1% al 13% del total de semillas del banco permanente del suelo.

2. La diversidad, la riqueza de especies y la equitatividad de la vegetación disminuyeron considerablemente en los agroecosistemas, si se comparan éstos con la sabana nativa.
3. Es débil la relación entre la composición específica del banco de semillas del suelo y la vegetación que crece en la superficie del suelo, resultado que se explica por factores ecológicos, como la reproducción vegetativa, la quema de la sabana, la dispersión de las semillas por el viento o los animales, y el sobrepastoreo.
4. La composición de la vegetación superficial estuvo más cerca de la que se obtuvo en el banco de semillas de las heces que de la obtenida en el banco de semillas del suelo.
5. Es posible considerar que los turrículos de *M. carimaguensis* son nichos importantes de regeneración de la comunidad vegetal, y que la actividad de las lombrices es un factor relevante de la diversidad y la sostenibilidad de los ecosistemas.

Capítulo 20

Determinación, mediante la espectroscopía de RMN con ³¹P, del nivel de fósforo orgánico de un Oxisol, en pastizales del trópico derivados de la sabana nativa

1. El establecimiento de los pastizales mejorados aumentó, en más del 40%, el contenido total de P en los ácidos húmicos y fúlvicos, y estos valores fueron de 2 a 4 veces superiores en las heces que en el suelo que las circundaba, lo que indica un enriquecimiento notable del P extraíble.
2. El P del ácido húmico estuvo siempre dominado por las especies que contenían P orgánico, y la cantidad de P orgánico en el ácido húmico fue proporcionalmente más alta en las heces que en el suelo.
3. La actividad de las lombrices mejora la disponibilidad del P en los pastizales porque crea una reserva de P orgánico que proviene de la estabilización física de éste en el interior de las heces.

Capítulo 21

Alteración de la lignina y de los carbohidratos en los agregados de un Oxisol, en pastizales tropicales derivados de la sabana nativa

1. Los turrículos de las lombrices se caracterizan por un notable enriquecimiento en C, en lignina y en azúcares de la fracción de arena, si se comparan con los contenidos del suelo

alrededor de ellos, lo que sugiere una importante incorporación de hojarasca a la parte mineral del suelo (efecto anécico).

2. La concentración de carbohidratos en la MO asociada a la fracción de arenas aumentó según el orden siguiente: sabana nativa < *B. decumbens* < *B. decumbens* + *P. phaseoloides* < turrículos de lombrices de *B. decumbens* + *P. phaseoloides*.
3. La actividad de las lombrices tiene un efecto importante en la redistribución de la MO del suelo. En la fracción de arenas de los turrículos se encontraron valores altos de C, en comparación con el suelo que los circundaba. La hojarasca fresca fue incorporada a la parte mineral del suelo, mientras que la lignina se preservaba en los turrículos.
4. El enriquecimiento de la fracción de limos en detrimento de la de arcillas se produjo, probablemente, por la unión fuerte que existe entre las partículas de arcilla y las de limos mediante el mucílago secretado por las lombrices.

Capítulo 22

Efecto de la exclusión de la lombriz anécica *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno en las propiedades del suelo y en el crecimiento de las plantas, en pastizales de los Llanos Orientales de Colombia

1. Los efectos que causa la ausencia de *M. carimaguensis*

en las propiedades del suelo y en el crecimiento de las plantas están asociados a una compactación grande del suelo, a un contenido bajo de C, a la saturación alta de Al, a una baja biomasa vegetal y a una alta biomasa de malezas; sin embargo, los principales factores que controlan las propiedades del suelo fueron el tipo de pastizal y la edad de éste.

2. La pérdida de alguna especie, principalmente si está asociada a una reducción importante de la biomasa, conduce a pérdidas significativas en el funcionamiento del ecosistema. Por consiguiente, hay que prestar atención al manejo de las comunidades de lombrices de tierra en los agroecosistemas, con el fin de obtener, gracias a sus actividades, un efecto favorable en la fertilidad del suelo.

Capítulo 23

Estructura espacio-temporal de una comunidad de lombrices de tierra y heterogeneidad del suelo en un pastizal tropical en Carimagua, Colombia

1. Mediante un estudio de análisis espacial y un enfoque del nivel más alto al más bajo ("top-down") se demostró la existencia de una estructura espacial en la comunidad de lombrices de las sabanas de Carimagua.
2. Existe una relación significativa entre la estructura espacio-temporal de la comunidad de lombrices y la heterogeneidad

espacial del suelo y de la biomasa radicular.

3. Los patrones de distribución espacial son estables y muestran la oposición existente entre *Andiodrilus* sp. y *Glossodrilus* sp., resultado que indicaría la presencia de un fenómeno de exclusión competitiva.
4. Existe una oposición espacial entre las especies pequeñas y las de mayor tamaño. Los parches de población dominados por las especies grandes se oponen a otros en que las especies pequeñas son más abundantes, y corresponden a áreas caracterizadas por propiedades del suelo y valores de biomasa radicular que son específicos.

Necesidades de la Investigación Futura

Todo el conocimiento recopilado en este estudio se está empleando en el desarrollo de un modelo que permita el manejo indirecto de las actividades de las lombrices de tierra, con el fin de optimizar sus efectos benéficos en los agroecosistemas (Figura 24-5; L. Mariani sin publicar, citado en Lavelle 2000). El objetivo del modelo es establecer una acción permanente de la fauna del suelo en los agroecosistemas, con el fin de de obtener efectos favorables en la estructura física del suelo y en la dinámica de la MO del suelo. El modelo explica las interacciones que ocurren entre tres entidades: el agroecosistema (o sea, las opciones de manejo elegidas), las propiedades del suelo (la dinámica de la MO del suelo y la estructura física de éste) y la macrofauna del suelo, especialmente las actividades de los ingenieros invertebrados del suelo y

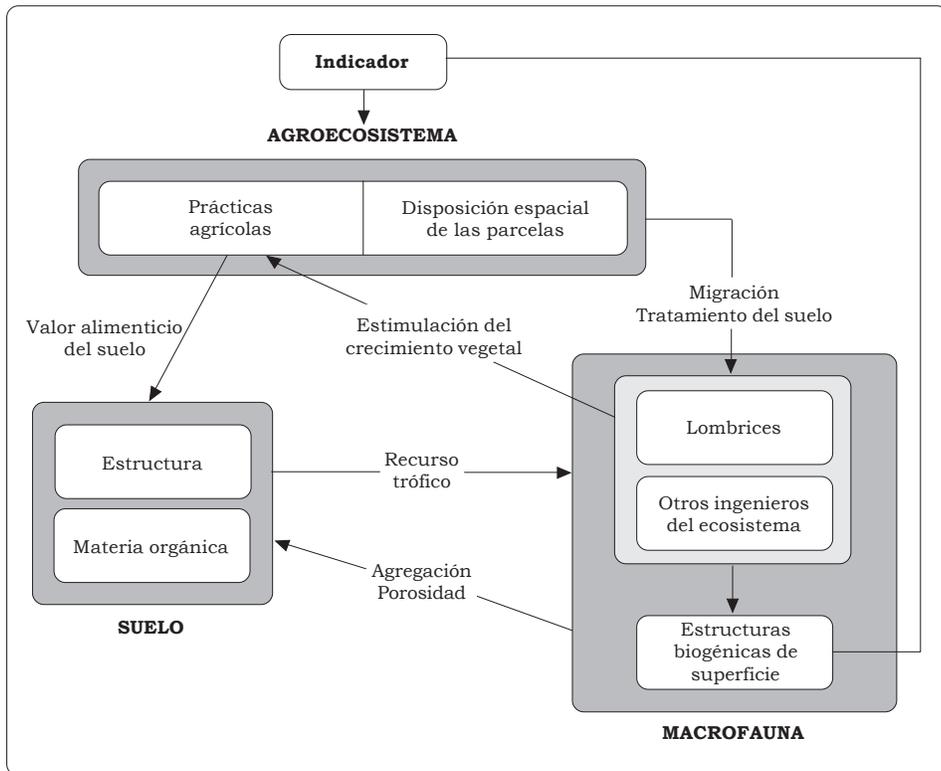


Figura 24-5. Modelo propuesto para el manejo de las poblaciones de lombrices y de otros ingenieros del ecosistema (L. Mariani, sin publicar; citado en Lavelle 2000).

los efectos que causan las estructuras biogénicas producidas por ellos (Lavelle 2000).

El seguimiento de las estructuras biogénicas producidas por los ingenieros del ecosistema del suelo es un primer paso para comprender las relaciones existentes entre la biodiversidad y la función que ésta desempeña. Además de este enfoque preliminar, es necesario fortalecer el trabajo orientado a entender los aspectos funcionales de estas estructuras, mediante el desarrollo de estudios a diferentes escalas espacio-temporales y desde la escala de la estructura hasta la de la parcela o la población. Deben considerarse también la dinámica de las estructuras biogénicas durante su envejecimiento y sus efectos

concomitantes en las diferentes propiedades del suelo. Esta es una labor importante ya que, cuando desaparecen de la parcela algunos grupos de la fauna del suelo (por ejemplo, las lombrices de tierra) sus efectos pueden persistir dentro de la escala de su dominio funcional, es decir, la drilosfera. Por lo tanto, gracias a los procesos bien sea físicos o químicos, como se ha mostrado en los capítulos previos, que ocurren en las estructuras biogénicas, la sostenibilidad del agroecosistema puede mantenerse durante algún tiempo. Una prioridad de la investigación debería ser la determinación del período de vida de estas estructuras y de las propiedades relacionadas con ellas, por ejemplo, la infiltración del agua.

Los ingenieros del ecosistema del suelo deberían clasificarse también según los efectos que ejerzan en la estructura física del suelo, en la dinámica de la MO del suelo, en la biodiversidad de otros organismos y en la producción primaria. Se necesitan más estudios pormenorizados para desarrollar opciones alternas de manejo, si se quiere prevenir o revertir la degradación del suelo mediante la manipulación de las actividades de los organismos ingenieros del ecosistema que hagan impacto positivo y significativo en la estructura y en la fertilidad del suelo. Si se conserva una fauna diversificada en que haya especies epigeas, endógeas y anécicas, se favorecerán también aquellas especies que no son ingenieras, es decir, las epígeas o las que transforman la hojarasca (Lavelle 1996). Se puede, por tanto, optimizar e incrementar las actividades de los organismos benéficos del suelo a escala de la parcela o del agroecosistema, sin dejar de atender los requisitos del productor en términos de productividad y de beneficios.

A escala de la parcela se podría incrementar la capacidad de carga de algunas especies selectas de estos organismos; sin embargo, y en primer lugar, se debe conocer la sensibilidad de las diferentes especies de la comunidad de macroinvertebrados a las diversas prácticas agrícolas empleadas, como la labranza, la fertilización y el control de plagas, así como a diferentes regímenes alimenticios.

Es posible lograr un manejo indirecto de las actividades de la macrofauna del suelo manteniendo diferentes sistemas de uso de la tierra, naturales y no naturales, a la escala del paisaje. Los ecosistemas naturales, en este caso la sabana

nativa, actuarían como el reservorio original de la fauna del suelo, que es funcionalmente diverso. Es necesario estudiar, a la escala del agroecosistema o de la práctica de manejo, la capacidad que tienen las especies clave para migrar desde el pastizal mejorado y desde la sabana nativa donde los niveles, respectivamente, de biomasa y de diversidad son altos, hacia sistemas de manejo de la tierra, como los cultivos, donde la biodiversidad es baja.

Las estructuras biogénicas se pueden emplear como índice de las actividades de los ingenieros del ecosistema en los cultivos, y servirían de indicadores en sustitución de las mediciones muy laboriosas que requieren las poblaciones de dichos ingenieros. Si se logra entender la dinámica (o sea, la producción y la degradación) de las estructuras biogénicas, será posible establecer las densidades críticas que sirvan como advertencia oportuna de los efectos que podría causar un cambio ocurrido en las prácticas agrícolas.

Es difícil estudiar este tema a una escala que supere el tamaño de las estructuras biogénicas; por tanto, los trabajos descritos en la mayor parte de los capítulos de la obra sobre los efectos de los ingenieros del ecosistema se han realizado en dicha escala. Se requieren aún estudios que establezcan el papel funcional de los organismos del suelo y las opciones de que se dispone para optimizar sus actividades mediante un modelo de manejo integrado en los agroecosistemas. Esos estudios caracterizarían primero las estructuras biogénicas producidas por otras especies de lombrices para probar la hipótesis de que los efectos percibidos en los procesos del suelo están, de hecho, jerárquicamente regulados. La dinámica de las

malezas y la actividad de las lombrices son también un tema digno de un estudio futuro, lo mismo que el papel de las lombrices en la dispersión de los propágulos de micorriza y en la estimulación de la microflora.

Es necesario investigar también el papel de la macrofauna en la degradación de los pastizales tropicales, especialmente en el Cerrado brasileño donde, a diferencia de lo que ocurre en Carimagua, se han encontrado pruebas evidentes de degradación física, química y biológica. Las causas de la degradación de los pastizales del trópico húmedo no se han esclarecido todavía (Fisher et al. 1995). Hay que considerar la posible contribución de las especies endémicas de lombriz de tierra —que se adaptan a los cambios ocurridos en el ecosistema original— al diseño de prácticas agrícolas cuyos efectos en el ecosistema sean menos dañinos. Este conocimiento permitirá mejorar la sostenibilidad, ya que el uso calculado de los recursos biológicos podría mantener la fertilidad de los ecosistemas naturales y lograr un nivel alto de productividad primaria en los suelos pobres.

Los bioindicadores de la diversidad y la calidad del suelo son temas importantes que deberían considerarse como una prioridad en la investigación futura. A partir de la presencia y la abundancia de los grupos de macrofauna más sensibles, se computa un índice y se relaciona con las prácticas agrícolas, para evaluar el valor de la biodiversidad en el mantenimiento de las propiedades físicas del suelo, en la conservación de su MO y en la producción vegetal primaria. Es posible calcular un índice indirecto mediante un análisis multivariable que establezca la relación que existe

entre la biodiversidad, la función estructural y las propiedades físicas y químicas del suelo. Estos estudios, tomados en conjunto, darían un mejor manejo del agroecosistema porque promoverán la integración de la productividad, la sostenibilidad y la conservación de los recursos naturales.

Finalmente, la adopción de las prácticas de manejo que incrementen o estimulen, ya sea el establecimiento o ya el mantenimiento de poblaciones significativas de macrofauna, requiere de una labor adicional de capacitación y de motivación de los agricultores. Este proceso variará de un país a otro y de una región a otra. Es necesario establecer un lenguaje común entre los agricultores y los científicos, de modo que los principios y los conceptos relativos al manejo de los organismos benéficos del suelo ganen mayor aceptación y sean desarrollados más tarde por los propios agricultores.

Referencias

- Allen TFH; Starr TB. 1982. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. University of Chicago Press, Chicago, IL, Estados Unidos.
- Anderson JM. 1995. Soil organisms as engineers: microsite modulation of macroscale processes. En: Jones CG; Lawton JH, eds. Linking species and ecosystems. Chapman and Hall, Londres. p 94-106.
- Barois I; Cadet P; Albrecht A; Lavelle P. 1988. Systèmes de culture et fauna des sols: Quelques donnés. En: Feller C, ed. Fertilité des sols dans les agricultures paysannes caribéennes: effet des restitutions organiques. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM)-Martinique, Paris, Francia. p 85-96.

- Barros E; Grimaldi M; Desjardins T; Sarrazin M; Chauvel A; Lavelle P. 1998. Conversion of forest into pastures in Amazonia: effects on soil macrofaunal diversity and soil water dynamics. En: Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science, agosto 1998, Montpellier, Francia. ISSS, AISS, IBG, SICS and AFES, Montpellier, Francia. vol. 1, p 203 (también en CD-ROM).
- Blanchart E; Albrecht A; Alegre J; Duboisset A; Gilot-Villeneuve C; Pashanasi B; Lavelle P; Brussaard L. 1999. Effects of earthworms on soil structure and physical properties. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 149-172.
- Bouché MB. 1977. Strategies lombriciennes. En: Lohm U; Persson T, eds. Soil organisms as component of ecosystems. Ecol Bull 25:122-132.
- Chauvel A; Grimaldi M; Barros E; Blanchart E; Desjardins T; Sarrazin M; Lavelle P. 1999. Pasture damage by an Amazonian earthworm. Nature 398:32-33.
- CIAT. 1999. Decision making for sustainable natural resource management: nine tools that help. Cali, Colombia.
- Dangerfield JM. 1990. Abundance, biomass and diversity of soil macrofauna in savanna woodland and associated managed habitats. Pedobiologia 34:141-150.
- Decaëns T. 1999. Rôle fonctionnel et réponses aux pratiques agricoles des vers de terre et d'autres ingénieurs écologiques dans les savanes colombiennes. Tesis (Ph.D.). Université Paris VI, Paris, Francia. 412 p.
- Decaëns T; Jiménez JJ. 2002. Earthworm communities under an agricultural intensification gradient in Colombia. Plant Soil 240(1):133-143.
- Decaëns T; Lavelle P; Jiménez JJ; Escobar G; Rippstein G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. Eur J Soil Biol 30(4):157-168.
- Decaëns T; Galvis JH; Amézquita E. 2001. Properties of some structures created by soil ecosystem engineers in a Colombian savanna. C R Acad Sci, Ser III. 324(5):465-478.
- Decaëns T; Jiménez JJ; Lavelle P. 1999a. Effects of exclusion of the anecic earthworm *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez and Moreno on soil properties and plant growth in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. Pedobiologia 43:835-841.
- Decaëns T; Rangel AF; Asakawa N; Thomas R. 1999b. Carbon and nitrogen dynamics in earthworm casts in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. Biol Fertil Soils 30:20-28.
- Duboisset A. 1995. Caractérisation et quantification par analyse d'image des modifications structurales engendrées par *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) sur un sol ferrallitique cultivé (Pérou). DEA Pédologie, Université Nancy I, Francia.
- Fisher MJ; Rao IM; Ayarza MA; Lascano CE; Sanz JI; Thomas RJ; Vera RR. 1994. Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. Nature 371:236-238.
- Fisher MJ; Rao IM; Thomas RJ; Lascano CE. 1995. Grasslands in the well-watered tropical lowlands. En: Hodgson J; Illius AW, eds. The ecology and management of grazing systems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 393-425.

- Fisher MJ; Thomas RJ; Rao IM. 1997. Management of tropical pastures in acid-soil savannas of South America for carbon sequestration in the soil. En: Lal R; Kimble JM; Follet RF; Stewart BA, eds. Management of carbon sequestration in the soil. CRC Press, Boca Ratón, FL, Estados Unidos. p 405-420.
- Fragoso C; Brown GG; Patrón JC; Blanchart E; Lavelle P; Pashanasi B; Senapati BK; Kumar T. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and ecosystem function in the tropics: the role of earthworms. *Appl Soil Ecol* 6:17-35.
- Fragoso C; Lavelle P; Blanchart E; Senapati BK; Jiménez JJ; Martínez MA; Decaëns T; Tondoh J. 1999. Earthworm communities of tropical agroecosystems: origin, structure and influence of management practices. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 27-55.
- Giller PS. 1996. The diversity of soil communities, the "poor man's tropical rainforest". *Biodivers Conserv* 5:135-168.
- Giller KE; Beare MH; Lavelle P; Izac A-MN; Swift MJ. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Appl Soil Ecol* 6:3-16.
- Gilot-Villeneuve C; Lavelle P; Keli J; Kouassi P; Guillaume G. 1995. Biological activity of soil under rubber plantations in Côte d'Ivoire. *Acta Zool Fenn* 196:186-189.
- Huston MA. 1996. Biological diversity: the coexistence of species in changing landscape. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Jiménez JJ. 1999. Estructura de las comunidades y dinámica de las poblaciones de lombrices de tierra en sabanas naturales y perturbadas de Carimagua (Colombia). Tesis (Doctorado). Universidad Complutense de Madrid, España. 311 p.
- Jiménez JJ; Decaëns T. 2000. Vertical distribution of earthworms in grassland soils from the Colombian Llanos. *Biol Fertil Soils* 32:463-473.
- Jiménez JJ; Brown GG; Decaëns T; Feijoo T; Lavelle P. 2000. Differences in the timing of diapause and patterns of aestivation in some tropical earthworms. *Pedobiologia* 44:677-694.
- Jiménez JJ; Moreno AG; Decaëns T; Lavelle P; Fisher MJ; Thomas RJ. 1998. Earthworm communities in native savannas and man-made pastures of the Eastern Plains of Colombia. *Biol Fertil Soils* 28:101-110.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- Jones CG; Lawton JH; Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78(7): 1946-1957.
- Kalisz PJ; Wood HB. 1995. Native and exotic earthworms in wildland ecosystems. En: Hendrix PF, ed. Earthworm ecology and biogeography in North America. Lewis Publishers, Boca Raton, FL, Estados Unidos. p 117-126.
- Lavelle P. 1978. Les vers de terre de la savanne de Lamto (Côte d'Ivoire): Peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Tesis (Doctorado). Université Paris VI, Francia.
- Lavelle P. 1981. Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecol* 2(2):117-133.

- Lavelle P. 1983. The soil fauna of tropical savannas; II: The earthworms. En: Bourlière F, ed. Tropical savannas. Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam, Holanda. p 485-504.
- Lavelle P. 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biol Fertil Soils* 6:237-251.
- Lavelle P. 1996. Diversity of soil fauna and ecosystem function. *Biol Int* 33:3-16.
- Lavelle P. 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Adv Ecol Res* 27:93-132.
- Lavelle P. 2000. Ecological challenges for soil science. *Soil Sci* 165:73-86.
- Lavelle P; Pashanasi B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia* 33:283-291.
- Lavelle P; Dangerfield M; Fragoso C; Eschenbrenner V; López-Hernández D; Pashanasi B. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. En: Woomer PL; Swift MJ, eds. The biological management of tropical soil fertility. Wiley and Sons, Chichester, Reino Unido. p 137-169.
- Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. 1999. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Lawton JH; Jones CG. 1995. Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. En: Jones CG; Lawton JH, eds. Linking species and ecosystems. Chapman and Hall, Londres. p 141-150.
- Lee KE. 1991. The diversity of soil organisms. En: Hawksworth DL, ed. The biodiversity of microorganisms and invertebrates: its role in sustainable agriculture. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 73-87.
- Mariani L; Bernier N; Jiménez JJ; Decaëns T. 2001. Régime alimentaire d'un ver de terre des savanes colombiennes: une remise en question des types écologiques. *C R Acad Sci, Ser III*. 324(8):733-742.
- Ortiz B; Fragoso C; M'Boukou I; Pashanasi B; Senapati BK; Contreras A. 1999. Perception and use of earthworms in tropical farming systems. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 239-252.
- Rao IM. 1998. Root distribution and production in native and introduced pastures in the South American savannas. En: Box, Jr. JE, ed. Root demographics and their efficiencies in sustainable agriculture, grasslands and ecosystems. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam, Holanda. p 19-41.
- Rippstein G; Lascano CE; Decaëns T. 1996. La production fourragère dans les savanes d'Amérique de Sud intertropicale. *Fourrages* 145:33-52.
- Sanz JI; Zeigler RS; Sarkarung S; Molina DL; Rivera M. 1999. Sistemas mejorados arroz-pasturas para sabana nativa y pasturas degradadas en suelos ácidos de América del Sur. En: Guimarães EP; Sanz JI; Rao IM; Amézquita MC; Amézquita E, eds. Sistemas agropastoriles en sabanas tropicales de América Latina. CIAT, Cali, Colombia. p 232-244.
- Schneidmadl J; Decaëns T. 1995. Soil macrofauna in managed savannas at Matazul farm, Eastern Plains, Colombia. En: CIAT annual report, 1995. CIAT, Cali, Colombia.
- Senapati BK; Panigrahi PK; Lavelle P. 1994. Macrofaunal status and restoration strategy in degraded soil under tea cultivation in India. En: Etchevers JD, ed. Proceedings of the 15th World Congress of Soil Science, Acapulco, México. p 64-75.

- Senapati BK; Lavelle P; Giri S; Pashanasi B; Alegre J; Decaëns T; Jiménez JJ; Albrecht A; Blanchart E; Mahieux M; Rousseaux L; Thomas RJ; Panigrahi PK; Venkatachalam M. 1999. In-soil earthworm technologies for tropical agroecosystems. En: Lavelle P; Brussaard L; Hendrix PF, eds. Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB International, Wallingford, Reino Unido. p 199-237.
- Solbrig OT; Medina E; Silva JF. 1996. Determinants of tropical savannas. En: Solbrig OT; Medina E; Silva JF, eds. Biodiversity and savanna ecosystem processes. Springer-Verlag, Berlín, Alemania. p 31-41.
- Swift MJ; Anderson JM. 1994. Biodiversity and ecosystem function in agricultural systems. En: Schulze ED; Mooney HA, eds. Biodiversity and ecosystem function. Springer-Verlag, Berlín, Alemania. p 15-41.
- Swift MJ; Vandermeer J; Ramakrishnan PS; Anderson JM; Ong CK; Hawkins BA. 1996. Biodiversity and agroecosystem function. En: Mooney HA; Cushman JH; Medina E; Sala OE; Schulze ED, eds. Functional roles of biodiversity: a global perspective. John Wiley and Sons, Nueva York, Estados Unidos. p 261-298.
- Thomas RJ. 1992. The role of legume in the nitrogen cycle of productive and sustainable pastures. Grass Forage Sci 47:133-142.
- Thomas RJ; Lascano CE; Sanz JI; Ara MA; Spain JM; Vera RR; Fisher MJ. 1995. The role of forage grasses and legumes in maintaining the productivity of acid soils in Latin America. En: Lal R; Stewart BA, eds. Soil management: experimental basis for sustainability and environmental quality. Advances in Soil Science Series. Lewis Publishers, Boca Ratón, FL, Estados Unidos. p 61-83.