

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

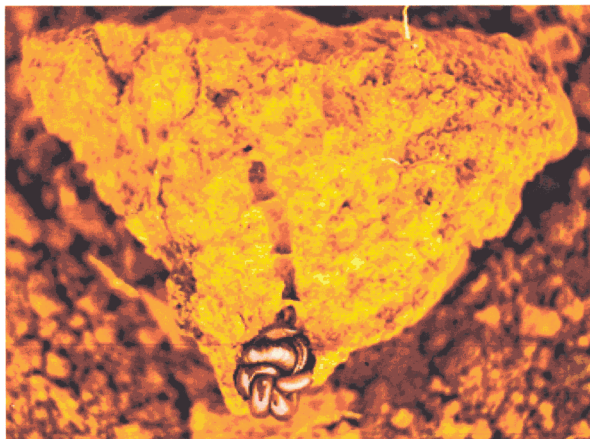
FACULTAD DE CC. BIOLÓGICAS

Departamento de Biología Animal I



X-53-375366-9

**ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES Y DINÁMICA DE LAS POBLACIONES
DE LOMBRICES DE TIERRA EN LAS SABANAS NATURALES Y PERTURBADAS
DE CARIMAGUA (COLOMBIA)**



JUAN JOSÉ JIMÉNEZ JAÉN

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

Febrero, 1999

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CC. BIOLÓGICAS

Departamento de Biología Animal I



**ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES Y DINÁMICA DE LAS POBLACIONES
DE LOMBRICES DE TIERRA EN LAS SABANAS NATURALES Y PERTURBADAS
DE CARIMAGUA (COLOMBIA)**

Memoria que, para optar al grado
de Doctor en Biología, presenta
D. JUAN JOSÉ JIMÉNEZ JAÉN

MADRID, 1999



BIBLIOTECA

DÑA. ANA GARCÍA MORENO, PROFESORA TITULAR DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I DE LA FACULTAD DE CC. BIOLÓGICAS DE LA UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID Y D. PATRICK LAVELLE, PROFESOR E INVESTIGADOR DE ORSTOM/UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE (PARIS VI), 32 AV. HENRI VARAGNAT 93143 BONDY (FRANCIA),

CERTIFICAN:

Que la presente memoria titulada "ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES Y DINÁMICA DE LAS POBLACIONES DE LOMBRICES DE TIERRA EN LAS SABANAS NATURALES Y PERTURBADAS DE CARIMAGUA (COLOMBIA)", que para optar al título de Doctor en Biología presenta D. Juan José Jiménez Jaén, ha sido realizada en el Departamento de Biología Animal I de la Universidad Complutense de Madrid bajo la dirección de los dos firmantes y, considerando que representa trabajo de tesis, autorizamos su presentación a fin de que pueda ser juzgada por el tribunal correspondiente.

Y para que así conste, firmamos el presente certificado en Madrid, a 21 de Febrero de 1999.

Ana G. Moreno

Fdo. Dra. ANA G. MORENO

Patrick Lavelle

Fdo. Dr. PATRICK LAVELLE

El presente trabajo se realizó con una beca obtenida dentro del marco del proyecto europeo MACROFAUNA, N° ERBTS3* CT920128: CONSERVATION OF SOIL FERTILITY IN LOWINPUT AGRICULTURAL SYSTEMS OF THE HUMID TROPICS BY MANIPULATING EARTHWORM COMMUNITIES y la infraestructura aportada por el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali (Colombia) a través del Programa Trópico Bajo.



Pakuenia naitajüta Orinokomene Witsaramenebeje jonkatonü yajawa

Bajumatsi, kaenü pina dioso apowajataenü waxaitsita ponapona, panakua peexanaenü itaboso daxita. Bajaraxua peesanaekujinae tane, mene, pesajinaekuene. Nexata pina waxaitsijitonü naropota tajünakua werena jerata, najaetaruka pina, matatsünüa.

Jane pina bajaraponü mene exanajaetaruka, kaewaetaxuabi pina jera beupirukajoneya, ikatsia itsanenia beupirukajoneya. Nexata pina jera tokebajaraba. Baja pina bajarapakuenia mene najeyobajarabanajaetaruka. Orinokota bitso pina bajaraponü asaiya jera waetaxuababiaba. Baja pina bajaraxuata Orinokomene asironotopia, itsa junina pina Witsarameniatsina baja pina bewelia waetanajaetaruka, tsipaji baja kuerona, beaxayo najaetaruka. Nexata Witsaramene bitso menenatoroba.

Bajarapamenianü pitsikujinae ikatsia najumatabünapita pesajinaekuene dujuai; nexata pina bajaraponü karena dujuai tajünakua werena, karena jiepekuenia nexata itapeta SantaRita peekaferato dujuai peetsinexa. Xuakujinae petsanaenexa pijawiria kanakujitsia, xuakujinae bajaraponü menia belia kapona jane baja bajarapajiepe, bajarajotalia baja jane dujuai naexana apowajataekuene pina kajena.

Bajarapakujinaetami pina kajena bajarapamonaecata jiwi. Nexata pina bajara pawüpata liwai nuta, piscina wüpata. Bajarajotapinabuata ponexaneto, baja pina ponü dujuai peewetsinü, kaenü. Nexata pina jane baja bojonawi jaitaponaponabiaba pakuenia nakobetoxotsijitsia dujuai. Nexata pina bajaraponü ajena yawüpatsijitsia. Tseké! pone pina kakuatuxuabatsi nexata pina bajaraponü itsanawixanaetane anaeya yawüpataxuabalia, baja pina dujuai pitsapeka.

Nexata pina jane baja jiwitonü ikatsia itsa taejopa, daxita dujuai pina pitsapeka pepomenia belia. Itsadujuaimonae pina pona waiya betsia, itsamone pina pona pemutua bereka. Nexata pina waxaitsijiwitonü itapeta, jota Yukaihoto jaiti waxai. Baja pina jota yakaranotaxuaba pikani. Yapütanetsi, waita jane tsikirimeneyo tsabiabi ibotoxaneto jane baja boka. Nexata pina panabümona yamenia exanajaetarubena.

Yapütanetsi waxaitsi jota jonkaxanetonü enaponareka, "tsoro" jai itsamonae. Baja pina pikani liwainümi, nexata baja ajenata ibotoxanetonü naexanena bajaxuanü pina pikani jiwitonü yakaronabekapona dujuai.

El origen de los ríos y de los raudales

"Se dice que hay un Dios desconocido para nosotros que hizo el mundo, el universo. Después de que hizo eso, pues se dio cuenta de que faltaba el río; entonces el hombre se vino de muy lejos en una canoa. Venía por tierra, pero los lugares por donde él iba pasando se iban convirtiendo en un río. Cuando daba un canaletazo aquí, tran, andaba acá; y cuando daba el otro pues la canoa iba allá. Así se fueron originando las vueltas de los ríos. En el Orinoco el hombre habla durísimo; cuando daba un canaletazo andaba mucho la canoa y por eso allá las vueltas son larguísimas. Cuando entró por el Vichada venía un poco cansado y despacio, entonces el Vichada tiene muchas vueltas.

Después de que hizo estos ríos se dio cuenta que faltaban los peces. Entonces trajo esos peces de tierras muy lejanas, en forma de harina. El escogió la Piscina de Santa Rita para depositar los peces y después repartirlos. El hombre llevó esa harina al agua. Esa harina, al tomar contacto con el agua, se transformó, reencarnaron los peces. Eso estaba lleno de miles de peces.

En aquella época los animales también eran personas. El hombre puso una tapa en la puerta de la Piscina: puso una raya grandísima que cuidaba los peces. El hombre perro de agua estaba siempre atento buscando a ver cómo se robaba los peces. Cuando el viejo se descuidó, el hombre fue allá a destapar; tocó la raya y como ella era la guardiana llegó y ¡taque!, lo picó, lo mordió, lo chuzó. Claro, entonces él, al verse herido llegó y ¡taan! destapó eso, la quitó de ahí a la brava y los peces se salieron.

Cuando el hombre vino ya los peces habían agarrado el río. Unos para arriba, otros para abajo; el hombre cogió y, donde llamamos La Yuca -tengan en cuenta que el verano es pequeñito-, puso una enorme piedra. Las toninas iban detrás impulsando el agua que sobrepasaba la piedra. Llegando ya a los raudales el hombre puso esas piedras grandísimas. Peces y toninas botaban agua pasando por encima de las piedras. Vemos que hay un raudal aquí, otro por allá. Esos raudales eran tapas que el hombre iba poniendo, pero los peces iban pasando. Y así por donde quiera que hay un raudal, una piedra o un salto, por allí pasó el hombre atajándolos".

El canto de los peces (Cuentos de la mitología sikuani, indígenas guahibos; Colombia)

“Se anda negando el viento y las chalupas remolcan la nave río arriba. El sol golpea las aguas. (...) Ahora Diego de Ordaz, hecho una sopa, se pregunta si este río Orinoco conducirá al lugar donde el oro lo espera. Los indios de las aldeas van señalando el oro cada vez más lejos, mientras el capitán espanta mosquitos y avanza, crujiendo, el casco mal cosido de la nave. Los monos protestan y los papagayos, invisibles, gritan *fueradeaquí, fueradeaquí*, y muchos pájaros sin nombre revolotean entre las orillas cantando *nometendrás, nometendrás, nometendrás*”.

“Hace un año que Gonzalo Jiménez de Quesada, barba negra, ojos negros, salió en busca de las fuentes del oro en el nacimiento del río Magdalena. La mitad de la población de Santa Marta se vino tras él.

Atravesaron las ciénagas y las tierras que humean al sol. Cuando llegaron a las orillas del río, ya no quedaba vivo ni uno de los miles de indios desnudos que habían traído para cargar los cañones y el pan y la sal. Como ya no había esclavos que perseguir y atrapar arrojaron los perros a las tinajas de agua hirviendo. Después, también los caballos fueron cortados en pedazos. El hambre era peor que los caimanes, las culebras y los mosquitos. Comieron raíces y correas. Disputaron la carne de quien caía, antes de que el cura terminara de darle el pase al Paraíso.

Navegaron río arriba, acribillados por las lluvias y sin viento en las velas, hasta que Quesada resolvió cambiar el rumbo. El Dorado está al otro lado de la cordillera, decidió, y no en el origen del río. Caminaron a través de las montañas.

(...) ¿Quién se quedará con El Dorado? ¿Quesada, el granadino, que dice que fue el primero? ¿Federmann, el alemán de Ulm, que conquista en nombre del banquero Welser? ¿Benalcázar el cordobés?. Los tres ejércitos en harapos, llagas y huesos, se miden y esperan.

Estalla entonces la risa del alemán. No puede parar de reír y se dobla de risa y los andaluces se contagian hasta que caen al suelo los tres capitanes, derribados por las carcajadas y por el hambre y por ése que les ha dado cita y les ha tomado el pelo: ése que está sin estar y llegó sin venir: ése que sabe que El Dorado no será de ninguno”.

Eduardo Galeano (Memoria del Fuego I. Los nacimientos)

A mis padres, por todo.

Y a mis tíos Juan y Ramona y
mis abuelos José María y José
(D.E.P.) por su capacidad de
lucha y sacrificio y por lo que
les fue quitado.

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas y de distintos lugares que, directa o indirectamente, han contribuido a la realización del presente trabajo que en un momento llegué a pensar que esta parte ocuparía más espacio que la tesis en sí. ¡Afortunadamente he podido resumirlo!

Gracias a Darío Díaz Cosín por permitir aceptarme como alumno interno de la cátedra de Invertebrados no Artrópodos y por aceptar ser miembro del tribunal de tesis.

Gracias a Jean Thioulouse, de la Universidad de Lyon (Francia) por la disponibilidad y fácil acceso al programa ADE-4 en la *www*. Asimismo agradezco a Sylvain Dolédec por las sugerencias en la realización de algunos análisis factoriales empleados en este trabajo.

Quiero agradecer a mis directores de tesis, Ana Moreno y Patrick Lavelle, la oportunidad que me brindaron para trabajar con ellos dos, la confianza depositada en mí al iniciar un trabajo de investigación pionero en Carimagua, que aún continúa, por todas sus enseñanzas y por su amistad.

Este trabajo no hubiera sido realizado sin la visión que Myles Fisher tuvo sobre los fenómenos que podrían estar aconteciendo en los suelos de Carimagua. Gracias Myles por todo tu apoyo y consejos oportunos. También quiero agradecer a la sección de sabanas del CIAT, incluida ahora en suelos y plantas, y al que fue su máximo responsable, Raúl Vera por todo el apoyo y la infraestructura aportada en la realización de los muestreos así como el suministro de material indispensable. Quiero agradecer al CIAT y a los investigadores asociados que han contribuido a mi formación, a Richard Thomas por su continuo interés en los progresos del trabajo y a Dennis Friesen, Edgar Amézquita, Georges Rippstein, José Ignacio Sanz e Idupulapati Rao.

Quiero agradecer también a aquellas personas que me facilitaron tanto cuestiones administrativas como de trabajo en la sede del CIAT, en Cali. Gracias a la oficina de capacitación, a Alfredo Caldas y Eleonora Izquierdo por agilizar tanto papeleo de vinculación al CIAT así como los trámites económicos. Gracias a la sección de Ecofisiología, a Alix Patricia por todos los pedidos de material resueltos y datos meteorológicos que pacientemente recuperó para que los tuviera a tiempo, a Julia y Luis Fernando Chávez. Gracias a Cielo Núñez y Carmen Tchira por lo pesado que era a veces pidiendo material y envíos de fax. Gracias a Luz Amira Clavijo y Elizabeth Barona por facilitarme copia de los mapas de Colombia y la región de los Llanos. Gracias también a Patricia Fajardo, de conferencias, por tantos trámites resueltos. Gracias a Guillermo por llevarme y recogerme tantas veces del aeropuerto, por sus excepciones y por sus consejos sabios. A todos gracias por su amistad y hospitalidad.

Gracias a los diferentes directores de la estación de Carimagua con los que pude coincidir, Jaime Triana y Darío Cárdenas por todas las facilidades, técnicas y humanas, que me ofrecieron para que mi estancia en Carimagua fuera muy agradable.

Gracias a todos los técnicos de los programas de investigación de la estación de Carimagua, a Germán Escobar por compartir su pasión por la biología, a Hernán “el negrito” Cortés, Hector Fabio Alarcón, Alfonso “psicólogo” Blanco, Juan Carlos

Granobles, Carlos “café” Tobón, Liliana Delgadillo, Yesid Gutierrez, Camilo Plazas, Hernando Delgado y Horacio Carmen, por ayudarme en ciertos momentos, sobre todo relacionados con el transporte.

Muchas gracias también a todos los estudiantes con los que pude compartir muy buenos ratos, de pesca, paseo o simplemente charlando mientras comíamos papayas y escuchábamos “blues”, a Thibaud “Tiburcio” Decaëns, a Rainer “leñador” Herrmann, a Dieter “suizo” Hess, a Axel “pequeño” Schmidt, a Martin “velocidad” Vervoorn y un tiempo más tarde a Andrés Felipe “rata” Rangel, Alex “chistes” Cepeda, Wilson Leyton y Bernardo.

Gracias de todo corazón a dos personas que fueron para mí muy especiales, Dña. Carmen Murcia y D. Alberto Ríos “sangre negra”, por su corazón lleno de bondad y su simpatía hacia mí... ¡y por sus desayunos!. Gracias por haber permitido realizar mi despedida en el ható “Yopare”.

Muchas gracias a Pilar Galindo, Gladys, Luz Helena Mónico, Ana Cristina Delgado, Daniel Vergara, “el paisita”, Humberto, Mireya Murcia, Nair, Anibal Rojas, Isabel, Gonzalo Bethancourt, Luis “Lucho” Soto, Myriam y Carmenza por su amistad. Gracias a todos por haberme hecho sentir un “carimagüero” baquiano más. También quiero agradecer a Julio “guahíbo” Castro, por llevarme en sus viajes en la cabinada. También quiero agradecer a Calixto Zambrano y Arévalo Bohórquez por su buen hacer en el trabajo, así como a todos los trabajadores de la sección Ecofisiología con quien tuve ocasión de tratar. También quiero agradecer la amistad que me brindaron Pancho, Alirio, Ruperto “Buda”, Juancho, Enricote y Nixon.

A la familia Pardo Carrasco, de Villavicencio, muchas gracias por su generosa hospitalidad y su amistad durante todo el tiempo que pude compartir con ellos.

A Dña. Ofelia Berón, que prepara los mejores frijoles del mundo, Margarita Escobar y Marco “terremoto” Antonio los recuerdo con mucho cariño.

Los resultados de este trabajo no hubieran sido obtenidos sin la valiosa ayuda ofrecida por los trabajadores que permanecieron tanto tiempo a mi lado agujereando el suelo para descubrir las maravillas que alberga. Gracias a Jaime Soto, Jose Garcia (sin acentos), Salvador “galapaguito” Rojas y Guillermo Murcia, por todos los momentos que pasamos en el campo, me ofrecieron su amistad y tamales para desayunar. Gracias también a Carlos Soto por el tiempo que estuvo con nosotros. Les deseo todo lo mejor para ustedes, para su región y un ¡ “pija cuñao”! de todo corazón.

Gracias a Thibaud Decaëns, Jean-Pierre Rossi, Emmanuel Lapied y Lucero Mariani, del Laboratoire d’Ecologie des Sols Tropicaux de ORSTOM (Paris), por sus consejos, sugerencias y fructíferas conversaciones relacionadas con el trabajo aquí presentado, así como por su amistad. A Thibaud quiero agradecerle que continuara durante dos meses más el trabajo de campo y facilitarme los datos obtenidos. A Jean-Pierre, gracias por tu apoyo en el tratamiento estadístico y por enseñarme a “no entender” un poco mejor ¡la significación de la r !. Gracias a Emmanuel por mostrarme tus avances taxonómicos y por permitir mi alojamiento en tu universidad. A Lucero, gracias por los primeros análisis realizados sobre las poblaciones durante mi estancia en ORSTOM.

INTRODUCCIÓN	I
I. ZONA DE ESTUDIO	
I.1. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA	1
I.1.1. COLOMBIA	1
I.1.1.1. Orografía y relieve	1
I.1.1.2. Unidades fisiográficas	2
Región del Caribe	2
Región del Pacífico	2
Región Andina	2
Región de la Orinoquía (Llanos Orientales)	4
Región de la Amazonía	4
I.2. LAS SABANAS NEOTROPICALES	4
I.3. LOS LLANOS ORIENTALES	6
I.3.1. Hidrología	7
I.3.2. Suelos	7
I.3.3. Vegetación	8
I.3.4. Manejo	9
I.4. ALTILLANURA PLANA	10
I.5. CARIMAGUA	11
I.5.1. Clima	11
I.5.2. Suelos	16
I.5.2.1. Conjunto Carimagua-Tomo (tomado de IGAC, 1983)	17
Pedón Carimagua (Análisis CIAT, 1988)	18
I.5.3. Vegetación	20
I.5.4. Comunidades de macroinvertebrados del suelo	22
I.6. SISTEMAS ESTUDIADOS	25
I.6.1. Sabana natural	25
I.6.2. Pasto introducido	25
II. MATERIAL Y MÉTODOS	
II.1. RECOGIDA DEL MATERIAL BIOLÓGICO	29
II.1.1. Método cualitativo (Estudio taxonómico y cultivo en laboratorio)	30
II.1.2. Método cuantitativo (Estudio de la estructura de las comunidades y la dinámica poblacional)	31
II.1.2.1. Muestras de 1m ²	31
II.1.2.2. Muestras de 20x20 cm ² (lavado y tamizado)	33
II.1.3. Evaluación de la distribución horizontal de las poblaciones	35
II.1.4. Muestras de suelo para la determinación del contenido de humedad	36
II.2. TRABAJO DE LABORATORIO	37
II.2.1. Tratamiento de los ejemplares	37
II.2.1.1. Muestreos cualitativos (Estudio taxonómico y cultivos en laboratorio)	37
II.2.1.1.1. Estudio taxonómico	37
II.2.1.1.2. Cultivos en laboratorio	37
• Cultivo de los individuos. Efecto de la humedad del suelo en el consumo de tierra y crecimiento	37
• Cultivos en serie de <i>A. yoparensis</i>	38
• Incubación de los capullos	38
• Cultivo de individuos en estivación	39
II.2.1.2. Muestreos cuantitativos (Estudio de la estructura de las comunidades)	

y la dinámica poblacional)	39
II.2.2. Peso estimado de los individuos incompletos	40
II.2.3. Corrección de la abundancia para las especies de menor talla	45
II.2.3.1. Eficacia global estacional del método manual de 1m ²	46
• <i>G. sikuani</i>	46
• <i>A. ainawi</i>	47
• <i>M. martiodrillii</i>	48
II.2.3.2. Corrección de la densidad en función de la talla de los individuos	49
• <i>G. sikuani</i>	49
• <i>A. ainawi</i>	52
• <i>M. martiodrillii</i>	55
II.2.4. Determinación del contenido de humedad	57
II.3. Análisis estadísticos	57
III. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	
III.1. TAXONOMÍA Y BIOLOGÍA DE LAS ESPECIES DE LA SABANA Y DEL PASTO	60
III.1.1. Listado de especies	60
III.1.2. Aspectos biológicos de las especies de la sabana y del pasto	61
III.1.2.1. Características biométricas: longitud, diámetro preclitelar y peso	61
III.1.2.2. Estivación (Inactividad)	67
• Quiescencia	70
• Paradiapausa	72
• Diapausa	73
III.1.2.2.1. Variaciones estacionales de la actividad total	75
III.1.2.2.2. Variaciones estacionales de la actividad por especies	78
III.1.2.2.3. Comparación del ritmo de actividad de los adultos, subadultos e inmaduros	79
• <i>G. sikuani</i>	79
• <i>M. carimaguensis</i>	81
III.1.2.2.4. Relación entre la estivación y la regeneración	82
III.1.2.3. Turrículos	86
III.1.2.3.1. Cuantificación de los turrículos: Promedio anual	87
III.1.2.3.2. Variaciones estacionales en la cantidad de turrículos frescos	88
III.1.2.3.3. Estimación del número de individuos	90
III.1.2.3.4. Peso de los turrículos	91
III.1.2.4. Reproducción	94
III.1.2.4.1. Clitelo	94
III.1.2.4.2. Capullos: Morfología y duración del desarrollo	95
III.1.2.4.3. Distribución estacional	96
• <i>G. sikuani</i>	97
• <i>A. yoparensis</i>	98
• <i>M. carimaguensis</i>	99
III.1.2.4.4. Distribución vertical de los capullos	99
III.1.2.4.5. Relación entre el peso de los capullos y los adultos	102
III.1.2.5. Consumo de tierra y aumento de peso en laboratorio	105
III.1.2.5.1. Influencia de la humedad del suelo en el consumo de suelo y el aumento de peso de los individuos	105
• <i>A. yoparensis</i>	105
• <i>G. sikuani</i>	108

• <i>M. carimaguensis</i> _____	109
III.I.2.5.2. Cultivo de <i>A. yoparensis</i> en condiciones de laboratorio _____	111
• Inmaduros _____	111
• Adultos _____	114
III.2. ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE OLIGOQUETOS EN LA SABANA Y EL PASTO _____	117
III.2.1. Riqueza específica, índices de diversidad y equitatividad _____	117
III.2.2. Densidad y Biomasa _____	122
III.2.2.1. Promedio anual (Julio de 1994 hasta Junio de 1995) _____	122
III.2.2.2. Contribución relativa de las categorías ecológicas _____	123
III.2.2.3. Variaciones estacionales de las comunidades _____	128
III.2.3. Variaciones estacionales de la densidad y la biomasa de las diferentes especies _____	129
III.2.3.1. <i>A. yoparensis</i> _____	129
III.2.3.2. <i>A. ofeliae</i> _____	131
III.2.3.3. <i>A. ainawi</i> _____	133
III.2.3.4. <i>G. sikuani</i> _____	134
III.2.3.5. <i>M. carimaguensis</i> _____	136
III.2.3.6. <i>M. martiodrilii</i> _____	137
III.2.4. Distribución espacial _____	140
III.2.4.1. Distribución vertical _____	140
III.2.4.1.1. Promedio anual de la población _____	140
• <i>A. yoparensis</i> _____	141
• <i>A. ofeliae</i> _____	142
• <i>A. ainawi</i> _____	143
• <i>G. sikuani</i> _____	144
• <i>M. carimaguensis</i> _____	145
• <i>M. martiodrilii</i> _____	146
III.2.4.1.2. Promedio anual de las categorías demográficas _____	147
III.2.4.1.3. Relación longitud, peso y diámetro con la profundidad media anual _____	149
III.2.4.1.4. Distribución vertical de la inactividad en <i>M. carimaguensis</i> _____	151
III.2.4.1.5. Variación estacional de la distribución vertical _____	155
III.2.4.2. Distribución horizontal _____	160
III.2.4.2.1. Índices de dispersión _____	161
III.2.4.2.2. Mapas de densidad _____	171
III.2.4.2.3. Variogramas _____	177
a) Sabana nativa _____	180
• Noviembre de 1993 _____	180
• Noviembre de 1994 _____	180
• Mayo de 1995 _____	181
b) Pasto introducido _____	182
• Septiembre de 1993 _____	182
• Octubre de 1994 _____	183
• Junio de 1995 _____	184
III.2.4.2.4. Representación gráfica de la distribución horizontal _____	186
<u>1. Pasto introducido</u> _____	186
<u>2. Sabana nativa</u> _____	189

III.2.4.2.5. Análisis factorial de la variabilidad espacio-temporal. Análisis Triádico Parcial o técnica STATIS	194
<u>Pasto introducido</u>	195
<u>Sabana nativa</u>	199
III.2.5. Solapamiento de nichos: Índice O_{jk} de Pianka	207
III.2.5.1. Solapamiento espacio-temporal	208
• Solapamiento en la distribución vertical	208
• Solapamiento en el ciclo estacional de la densidad	209
• Solapamiento en el ciclo estacional de la densidad	210
III.2.5.2. Solapamiento biométrico	212
III.2.6. Análisis demográfico	214
III.2.6.1. Relación anual inmaduros/maduros	215
III.2.6.2. Variación estacional de la estructura de las poblaciones	216
• <i>A. yoparensis</i>	216
• <i>M. carimaguensis</i>	217
• <i>M. martiodrilii</i>	218
III.2.6.3. Análisis de las cohortes naturales	219
a) <i>A. yoparensis</i>	219
• Sabana	219
• Pasto	222
b) <i>G. sikuani</i>	228
• Sabana	228
• Pasto	231
c) <i>M. carimaguensis</i>	237
d) <i>M. martiodrilii</i>	245
• Sabana	245
• Pasto	248
IV. DISCUSIÓN GENERAL	253
<i>Diversidad</i>	254
<i>Ecosistema sabanas y estrategias adaptativas de las lombrices</i>	255
<i>Clasificación ecológica de la comunidad de Carimagua</i>	259
<i>Influencia de la perturbación humana en la estructura de la comunidad</i>	260
1. <u>Composición faunística</u>	260
2. <u>Encalado, fertilización y leguminosas</u>	261
3. <u>Competencia</u>	263
4. <u>Drilosfera, grupos funcionales y especies clave</u>	263
5. <u>Manejo</u>	266
<i>Perspectivas</i>	266
V. CONCLUSIONES	268
BIBLIOGRAFÍA	272
ANEXOS	289

INTRODUCCIÓN

Notas preliminares

Desde la aparición de “*The formation of the vegetable mould through the actions of worms, with observations of their habitats*” de DARWIN en 1881 hasta la época actual, han aparecido diferentes obras que han recopilado, ilustrado y ampliado el conocimiento de la taxonomía, biología y/o ecología de las lombrices de tierra, como las de MICHAELSEN (1900), STEPHENSON (1930), BRINKHURST y JAMIESON (1971), SATCHELL (1983), LEE (1985), EDWARDS y BOHLEN (1996) y la más reciente de EDWARDS (1998).

La literatura es rica cuando se contemplan distintos aspectos de este grupo animal, pero los estudios de las comunidades realizados son escasos. De latitudes templadas la obra de BOUCHÉ (1972) es referencia obligada y de la zona tropical los trabajos de LAVELLE (1978) LAVELLE *et al.* (en prensa), SENAPATI (1980) y FRAGOSO (1993) son los que, hasta la fecha, han proporcionado datos que permiten explicar la función que las lombrices desempeñan en el suelo. En estas obras se analiza la estructura y composición de las comunidades en ambientes naturales y alterados por el hombre.

Los estudios más completos realizados sobre la ecología y dinámica de las poblaciones de lombrices de tierra en los trópicos son los de LAVELLE (1978) en el continente africano, DASH y PATRA (1977) y SENAPATI (1980) en la India, FRAGOSO (1993) en México, NEMETH (1981) en Venezuela y GUERRA (1994) en Brasil. En Colombia los estudios realizados sobre lombrices son muy pobres y se reducen a unos pocos trabajos de FEJOO (en preparación) en las laderas del valle del Cauca y DECAËNS (1999) en las sabanas de Carimagua, en los Llanos orientales.

En las sabanas tropicales se han realizado importantes estudios sobre diversos aspectos de la biología, ecología y función que desempeñan dentro del ecosistema este grupo (LAVELLE, 1971, 1973, 1978; MARTIN *et al.*, 1990; MARTIN, 1991; BLANCHART *et al.*, 1990), aunque limitados a la región de África occidental (Costa de Marfil). En Sudamérica mencionar el trabajo realizado por GUERRA (1994) en las sabanas de Brasil.

La importancia de estudiar las lombrices de tierra en los trópicos está basada en ampliar el conocimiento de este grupo animal en los distintos aspectos considerados, a saber, taxonomía, biología de las diferentes especies y función que realizan en el ecosistema. Aparte de este conocimiento básico debe incluirse uno de tipo aplicado, pues las lombrices pueden ser consideradas un recurso natural que puede ser utilizado en los ecosistemas naturales que han sido perturbados por el hombre. En las sabanas tropicales, donde existe una fuerte estacionalidad ambiental, bajas concentraciones de algunos nutrientes y la materia orgánica es de baja calidad nutritiva, las lombrices podrían ser consideradas para mejorar dichas características en algunos sistemas que son incorporados por el hombre, por ejemplo, los pastos introducidos. De esta forma podrían reducirse los implementos, en forma de abonos inorgánicos, que son incorporados a esos nuevos ambientes.

Función de las lombrices en el suelo

Las lombrices de tierra son uno de los componentes más abundantes, en términos de biomasa, de la fauna edáfica (LEE, 1985). Las lombrices de tierra intervienen, directa o indirectamente, sobre los aspectos físicos, químicos y biológicos del suelo. Así, por ejemplo, regulan la descomposición de la materia orgánica e intervienen en el ciclo de nutrientes y mantienen la estructura del suelo (ANDERSON, 1988; LAVELLE, 1988). Sus actividades de excavación de galerías y producción de heces afectan las propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos:

- a) Físicas: incremento de la porosidad y aireación, mejora de la conductividad hidráulica y estabilidad estructural (formación de macro y microagregados).
- b) Químicas: cambios en el pH, mineralización de la materia orgánica y liberación de algunos elementos, como el fósforo, que pueden ser asimilados por las plantas.
- c) Biológicas: variación de la actividad microbiana, diversidad, abundancia y composición de la microflora y crecimiento de las plantas.

Es decir, en su conjunto, las actividades desarrolladas por las lombrices de tierra afectan la producción de la biomasa vegetal, tanto la aérea visible como la radical no visible (LAVELLE *et al.*, 1998). Estas actividades son producidas por dos grandes grupos funcionales de lombrices: el de los “transformadores del mantillo” (LAVELLE, 1996) y el de los “ingenieros del ecosistema” (*sensu* JONES *et al.*, 1994).

a) Las lombrices “transformadoras del mantillo” son las epígeas (BOUCHÉ, 1972). Sus actividades se reducen a unos pocos centímetros en la capa superior del suelo, aunque vitales para una gran parte de la microflora y fauna edáficas. Desmenuzan la materia orgánica vegetal, modificando sus propiedades físico-químicas y facilitando su disposición por parte de la microflora para una posterior descomposición. Las heces producidas son muy ricas en materia orgánica que puede ser asimilada por las raíces de las plantas (LAVELLE, 1996).

b) Las lombrices pueden ser consideradas “ingenieros del ecosistema”, ya que afectan la disponibilidad de recursos por parte de otros organismos mediante la modificación del ambiente físico (JONES *et al.*, 1994). Estos ingenieros del ecosistema juegan un papel predominante en la formación y mantenimiento de la estructura del suelo (STORK y EGGLETON, 1992; LAVELLE, 1997) y crean estructuras biogénicas (aquellas producidas por la actividad biológica de algún organismo) (LAVELLE, 1996), por ejemplo, las galerías y las heces. Las características físicas y químicas de estas estructuras biogénicas así como su distribución espacial y temporal definen su adaptabilidad como microhábitats para otros organismos. De este modo, los ingenieros del ecosistema pueden presentar una influencia predominante en la composición y estructura de otras comunidades de fauna del suelo y constituye la hipótesis de las biodiversidades encajadas. Los efectos producidos por los “ingenieros del ecosistema” sobre la dinámica de la materia orgánica pueden ser considerados a diferentes escalas de tiempo y espacio (LAVELLE, 1996).

LAVELLE (1988) considera necesaria la evaluación del papel exacto de las lombrices en los ecosistemas debido a la drástica modificación o destrucción de sus comunidades por las prácticas agrícolas empleadas. Este conocimiento permitiría proteger dicho recurso con el fin de manipular sus actividades. Los aspectos beneficiosos de la actividad biológica en los sistemas de uso han sido documentados por

SWIFT (1984), LAVELLE *et al.* (1989), STORK y EGGLETON (1992) y sus efectos dependerán de la estructura funcional, es decir, de la composición ecológica de sus comunidades (LAVELLE, 1988). Mientras que en el nivel de la población o del individuo, las lombrices pueden presentar algún grado de resistencia a la perturbación (resiliencia), en el nivel de la comunidad la diversidad de especies y la estructura funcional pueden cambiar (LAVELLE *et al.*, 1997).

El proyecto MACROFAUNA en Colombia

El punto de partida del trabajo aquí presentado se remonta a una conversación mantenida por el Dr. Myles Fisher, de la unidad de Ecofisiología del CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical, miembro del CGIAR: Consultative Group on International Agricultural Research) con sede en Palmira, Colombia y el Dr. Patrick Lavelle, de ORSTOM, Bondy, Francia y coordinador del proyecto MACROFAUNA, durante un taller realizado en septiembre de 1990 por el programa Sabanas del CIAT. En él se mencionó la posibilidad de realizar un estudio del impacto de los sistemas de uso empleados sobre la macrofauna del suelo en la estación experimental de Carimagua, en los Llanos Orientales de Colombia. Éste consiste en un análisis cuantitativo de la macrofauna del suelo en 11 sistemas de uso del suelo, naturales y perturbados por el hombre.

En el año 1993, en un seminario organizado dentro del proyecto MACROFAUNA en París, el Dr. Lavelle ofrece una beca a la Dra. Moreno, siendo la principal fuente de financiación del trabajo que aquí se presenta. Se inicia, de este modo, la colaboración entre tres instituciones: ORSTOM (Francia), el CIAT (Colombia) y la UCM (España).

Los resultados obtenidos en la evaluación preliminar del impacto del uso del suelo sobre los macroinvertebrados (DECAËNS, 1993) son la base del plan de trabajo diseñado y que ha sido elaborado durante dos años ininterrumpidos, constituyendo la presente tesis. El diseño y la realización de la presente tesis ha permitido la colaboración con la Universidad Nacional de Palmira (Colombia); dos estudiantes, Andrés Felipe Rangel Becerra y Jairo Alexander Cepeda realizaron sus tesis de grado

sobre la dinámica del N y del P en las heces de una especie de lombriz nativa de Carimagua.

Escalas de estudio, objetivos e hipótesis de trabajo

La superficie que ocupan las sabanas del continente suramericano es de 250 millones de hectáreas, el 45% de la superficie total del continente suramericano y el 20% de la superficie terrestre (COLE, 1986). Los Llanos Orientales de Colombia (12 millones ha.) se incluyen dentro de este ecosistema y son explotados como sistemas de producción vacuna extensiva de baja productividad, en términos de crecimiento y reproducción (VERA y SERÉ, 1985; FISHER *et al.*, 1995). Esta baja productividad, ampliamente documentada (PALADINES, 1975, KLEINHEISTERKAMP y HÄBICH, 1985), está asociada a una baja carga animal (0,2-0,3 A ha⁻¹) y bajos niveles de producción animal (60-90 kg ha⁻¹) (GUZMÁN y VERA, 1991).

Los estudios realizados en las sabanas surgen a partir de la excesiva presión a la que es sometida la selva tropical, que no es sólo una reserva de la biodiversidad sino que su papel es fundamental en la regulación del ciclo del C atmosférico, elemento principal en el calentamiento terrestre. La sustitución de las sabanas naturales por pastos introducidos, generalmente gramíneas procedentes de África, es una técnica ampliamente aceptada en los Llanos Orientales. Motivos socioeconómicos, determinados por la presencia de grandes terratenientes que desplazan a los propietarios naturales de la región, están influyendo de manera determinante en la sustitución de estos ecosistemas.

El cambio producido desde un sistema nativo rico en diversidad vegetal (sabana nativa) pero poco productivo en términos de producción animal hacia otro mucho más productivo constituido por 2 especies vegetales (asociación de gramínea y leguminosa), se reflejará en una serie de cambios en las escalas consideradas. El orden de este estudio de ecología sistemática (ALLEN y STARR, 1982) será:

Especies \Rightarrow Poblaciones \Rightarrow Comunidad \Rightarrow Ecosistema

La sustitución de la sabana natural por el pasto introducido va a generar cambios en la composición y estructura de las comunidades ecológicas definidas por BOUCHÉ (1972; 1977) y LAVELLE (1981), en la dinámica de las poblaciones de lombrices y en las adaptaciones de las diferentes especies al nuevo sistema.

Bajo las consideraciones anteriores, los principales objetivos científicos del trabajo fueron:

a) Nivel especies

1. Establecer las similitudes y las diferencias de la composición faunística en la sabana y en el pasto y comparar con otros lugares tropicales estudiados.
2. Observar, si existen, los cambios producidos en algunas variables biométricas como la longitud, el diámetro preclitelar y el peso y su relación con la distribución vertical, es decir comprobar la hipótesis de si las especies más grandes se ubican a mayor profundidad en el suelo.
3. Determinar las estrategias adaptativas presentadas por las diferentes especies para sobrevivir a una fuerte estacionalidad ambiental.
4. Determinar la duración de la época reproductora en cada uno de los sistemas y cuantificar la inversión que los adultos realizan sobre la producción de capullos.
5. Cuantificar el ritmo de crecimiento de los individuos en condiciones de laboratorio (sólo una especie).
6. Establecer la dinámica de algunos elementos en las deposiciones de una especie de lombriz y las diferencias existentes entre la sabana nativa y el pasto introducido. Este objetivo ha permitido desarrollar *a posteriori* dos tesis de grado de dos estudiantes colombianos de la Universidad Nacional de Palmira (Colombia) en las que se evaluó la dinámica temporal del nitrógeno (Andrés Felipe Rangel Becerra) y del fósforo (Jairo Alexander Cepeda Virviescas), bajo la supervisión de los doctores Richard J. Thomas (nitrógeno) y Dennis K. Friesen (fósforo), ambos vinculados al CIAT.

b) Nivel poblaciones

1. Cuantificar la densidad y biomasa de las poblaciones de cada una de las especies en los dos sistemas comparados. Se incluye un método eficaz para la determinación precisa de la biomasa obtenida en las muestras así como el uso de métodos complementarios que van a permitir realizar posteriormente el análisis demográfico de las poblaciones a partir de datos corregidos.
2. Variación estacional de la densidad y la biomasa en cada una de las especies y en ambos sistemas.
3. Determinar el ritmo de actividad de la población según la cantidad de heces frescas producidas y uso como estimador para cálculo de la densidad poblacional (sólo en una especie).
4. Cuantificar la producción de heces (sólo en una especie) y establecer las diferencias entre los dos sistemas estudiados.
5. Evaluar y visualizar la distribución espacio-temporal vertical y horizontal de las poblaciones de cada una de las especies y observar un patrón común de distribución horizontal independientemente de la época de muestreo.
6. Establecer el grado de solapamiento, mediante el cómputo del índice O_{jk} (PIANKA, 1973), existente entre las diferentes especies en cada uno de los sistemas.
7. Realizar un análisis demográfico de las especies de la sabana y del pasto.

El conjunto de estos datos permitirá el conocimiento, si no preciso sí muy aproximado, del ciclo vital de cada una de las especies.

c) Nivel comunidades y ecosistema

1. Evaluar la riqueza específica y la diversidad en los sistemas estudiados.
2. Cuantificar la contribución de las diferentes categorías ecológicas, o grupos funcionales, a la densidad y biomasa total de lombrices en la sabana y en el pasto.

La sustitución de la sabana natural por el pasto introducido afecta a la estructura de las comunidades, diversidad y dinámica de las poblaciones de las especies que

constituyen la comunidad. Las hipótesis que se van a comprobar en el presente trabajo son:

a) *Nivel especies*

(H1): La sustitución de la sabana natural por el pasto introducido afecta a algunos parámetros medidos en las especies, como las variables biométricas y están relacionados con los cambios producidos en el sistema.

¿Hay cambios morfológicos entre las especies de la sabana y del pasto?, ¿Las especies más grandes se ubican a mayor profundidad?, ¿La duración de la época reproductora está afectada por el cambio del sistema de uso?.

b) *Nivel poblaciones*

(H2): La sustitución de la sabana natural por el pasto introducido afecta a la densidad, la biomasa, dinámica de las poblaciones, ciclo vital y distribución de las especies.

d) *Nivel ecosistema y comunidades*

(H3): El manejo y aumento de la producción primaria influye en la riqueza específica y estructura de la comunidad. Si las especies se adaptan después del cambio es porque su plasticidad ambiental es más amplia que la de otras que sufren una reducción drástica de sus efectivos.

(H4): Bajo condiciones climáticas similares la riqueza específica es mucho mayor en las sabanas naturales que en los pastos introducidos por el hombre (LAVELLE, 1983).

(H5): Las comunidades de lombrices en las sabanas y pastos tropicales están dominadas por especies endógenas (BAROIS, *et al.*, 1988; FRAGOSO y LAVELLE, 1987), LAVELLE y PASHANASI, 1989; FRAGOSO, 1993).

(H6): Las perturbaciones realizadas sobre cualquier sistema original conducen a una reducción drástica de la diversidad y a la alteración del funcionamiento del ecosistema importantes (GILLER, 1996).

El estudio de la diversidad y los procesos ecológicos asociados a los patrones diversidad y el funcionamiento del ecosistema constituyen la base para la comprensión y el manejo de los ecosistemas naturales y perturbados (GILLER, 1996). En general, las comunidades de fauna del suelo son sensibles a los factores climáticos y edáficos, que determinan la disponibilidad de recursos alimentarios y condiciones microclimáticas. De este modo, hay riesgo de que las perturbaciones alterarán estas comunidades. Esta capacidad de respuesta podría ser el origen de la “manipulación” de estas comunidades (LAVELLE *et al.*, 1994). Quizás, en un futuro inmediato, pudiera combinarse la productividad del pasto con un manejo sostenible que aminorara los drásticos efectos que cualquier perturbación realizada sobre un ecosistema produce en una comunidad dada.

La finalidad de incluir la nueva metodología de la estimación del peso de los individuos fragmentados en el capítulo de material y métodos se debe, simplemente, a que es la base de los resultados obtenidos y que constituyen el presente trabajo.

Los distintos aspectos objeto de estudio han sido incluidos en diferentes apartados que conforman el capítulo de resultados y discusión. En cada capítulo se acompaña una pequeña introducción seguida de los resultados obtenidos y una discusión referente al tema. La finalidad de esta disposición ha sido la de facilitar la información disponible con su discusión, de modo que al final esta no quedara dispersa.

La discusión general pretende mostrar una visión global de los procesos observados en el ecosistema, a raíz de las cuestiones planteadas y analizadas, así como las perspectivas y los estudios que podrían ser considerados en un futuro próximo.

I. ZONA DE ESTUDIO

I.1. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA

El trabajo aquí presentado se realizó en la estación experimental de Carimagua situada a 4° 37' latitud norte y a 71° 19' longitud oeste, sobre una altitud media de 175 metros s.n.m., en las sabanas isohipertérmicas bien drenadas de la altillanura plana de la Orinoquía colombiana (Llanos Orientales) en América del Sur.

El término sabana deriva originariamente de una palabra amerindia y es incorporada al castellano por primera vez en un trabajo de OVIEDO y VALDÉS (1535), titulado "Historia general y natural de las Indias", para describir *una tierra que no tiene árboles pero sí mucha hierba, bien alta o baja*.

I.1.1. COLOMBIA

Situada en el sector septentrional del continente suramericano, limita al norte con el Mar Caribe, al oeste con Panamá y el océano Pacífico, al sur con las repúblicas de Ecuador y Perú, y al este con Brasil y Venezuela, ocupando una extensión total de 1.141.694 km².

I.1.1.1. Orografía y relieve

El relieve es variado, con materiales de todas las épocas, desde el Precámbrico hasta el Cuaternario. Los materiales de la era primaria son de gran importancia y han sufrido un importante desarrollo, dando lugar a importantes filones metalíferos.

La orografía está presidida por la cordillera de los Andes, que recorre el país de norte a sur en tres ramas principales: cordilleras Occidental, Central y Oriental, que confluyen en el sur sobre el altiplano de Nariño, en la frontera con Ecuador. Las cordilleras Occidental y Central tienen un origen común y son una clara prolongación de la Cordillera Andina. La subdivisión se debe al hundimiento de antiguas cuencas marinas, a mediados del secundario, que dibujaron en el tronco andino una depresión longitudinal que conformó la fosa actual y por la que corren en sentido opuesto los ríos Cauca y Patía

(Valle del Cauca). La formación de la cordillera Oriental es posterior, a partir de un geosinclinal que se extendía desde Venezuela hasta la base de la Cordillera Andina, definiéndose el plegamiento en grandes mantos de corrimiento que cabalgaron sobre la cordillera Central. Entre las dos formaciones discurre el río Magdalena a través del valle del mismo nombre.

I.1.1.2. Unidades fisiográficas

Colombia se divide en cinco grandes regiones naturales: Región del Caribe, Región del Pacífico, Región Andina, Región de la Orinoquía y Región de la Amazonía (Figura I.1).

1. **Región del Caribe:** al Norte del país, desde el golfo de Urabá hasta la península de la Guajira, sobre una superficie de 127.718 km² (11,2% del total). Una estepa semiárida, de intensa sequía, cubre toda la Guajira. Aislada de todo el sistema orográfico se encuentra la única elevación importante: Sierra Nevada de Santa Marta (5.708 m) y que se halla frente al mar Caribe.

2. **Región del Pacífico:** desde el Norte de Urabá hasta el valle de Patía a través de 59.506 km² (5,2% de la superficie nacional). Las estribaciones de la cordillera Occidental llegan a menudo hasta la costa. Desde Panamá hasta Cabo Corrientes existen acantilados y zonas rocosas con amplias bahías y ensenadas y el resto, llamado Chocó, son valles anegadizos con andenes aluviales invadidos por manglares y esteros (zonas cenagosas). La precipitación, unos 12.000 mm anuales, es de las más altas del mundo lo que, unido a la alta humedad relativa y una temperatura promedio de 28°C, hace que sea difícilmente explotada.

3. **Región Andina:** ocupa una extensión de 352.150 km² (30,8% del total) y comprende las tres grandes cordilleras. Los nevados son las elevaciones más importantes, como el Nevado del Huila (5.439 m), del Tolima (5.215 m) y del Ruíz (5.400 m).

REGIONES NATURALES DE COLOMBIA

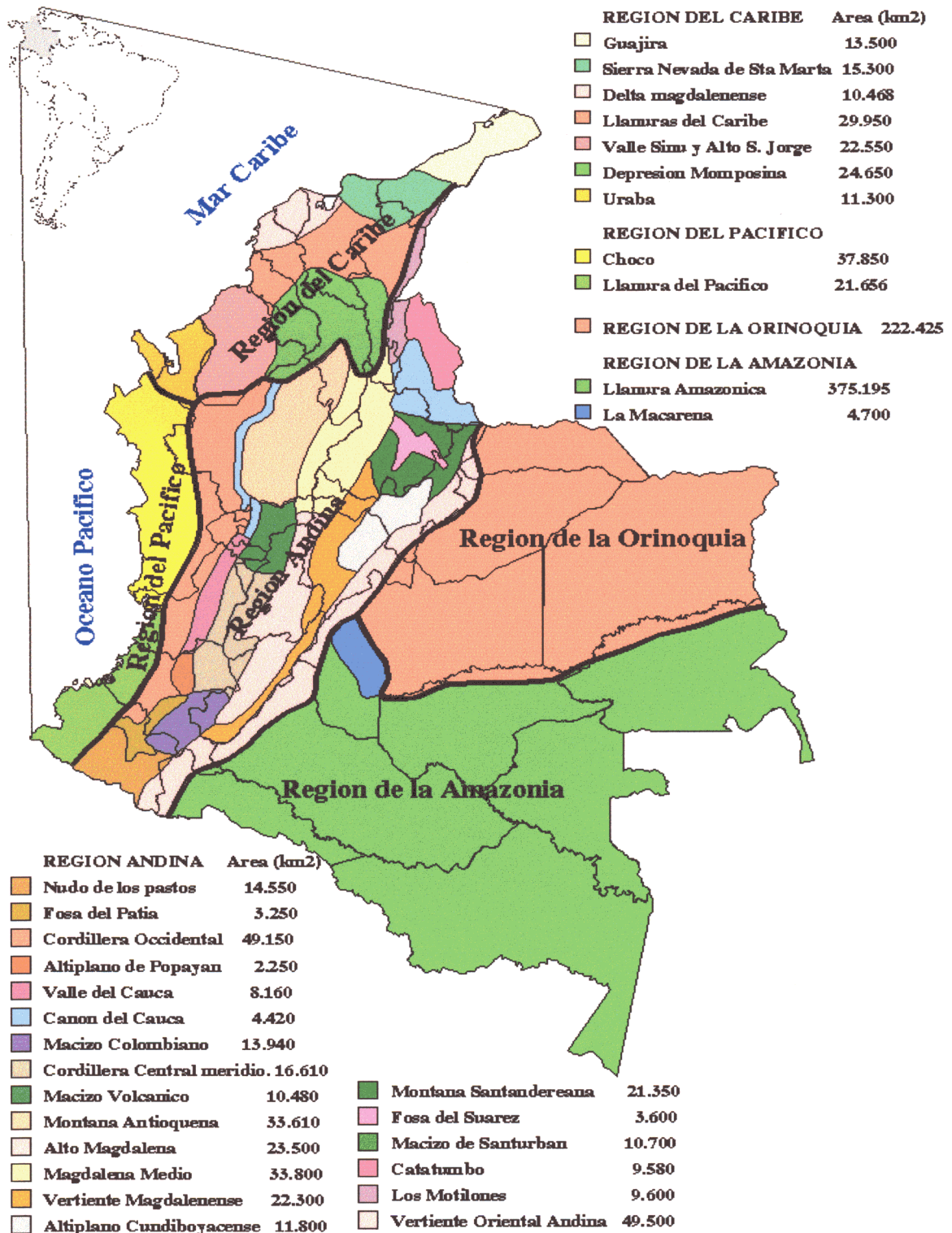


Figura I.1. Unidades fisiográficas de Colombia (MAPA CEDIDO POR LA UNIDAD DE USO DE LA TIERRA, CIAT).

Al este de la Cordillera Oriental de los Andes hasta los límites fronterizos con Venezuela, Brasil, Perú y Ecuador, se extienden dos grandes unidades que ocupan casi el 53% de la superficie total. (Figura I.2)

4. **Región de la Orinoquía (Llanos Orientales):** se extiende desde la cordillera Oriental hasta Venezuela, ocupando el 19,5% de la superficie nacional (222.425 km²). Está caracterizada por amplias sabanas interceptadas por bosques de galería; cuyo sistema hidrográfico confluye hacia el río Orinoco.

5. **Región de la Amazonía:** ocupa toda la parte suroriental del país, con una extensión de 379.895 km² (33,3% de la superficie nacional), cubierta por selvas húmedas tropicales y bañada por innumerables afluentes caudalosos del río Amazonas.

I.2. LAS SABANAS NEOTROPICALES

La superficie que ocupan las sabanas del continente suramericano es de 250 millones de hectáreas y en ella se incluyen las sabanas de Colombia (12 millones), Venezuela (10 millones), Guyana, Surinam, Guayana francesa, Brasil (200 millones) y Paraguay, lo que supone el 45% de la superficie total del subcontinente y el 20% de la superficie terrestre (COLE, 1986).

En América tropical el término sabana se aplica para definir cualquier pradera, con o sin árboles, de origen natural o humano. La definición de sabana que mejor describe a la región de los Llanos fue propuesta por BEARD (1953): *“es una formación vegetal que incluye un estrato aparentemente continuo y ecológicamente dominante de hierbas y juncos y en el que arbustos, árboles y palmas se presentan de manera aislada”*.

Últimamente existe convergencia de criterios al considerar que estas formaciones vegetales ocurren entre las selvas ecuatoriales y los desiertos de latitudes medias,

presentando un estrato herbáceo continuo que puede estar sin árboles o sembrado de árboles y arbustos con densidad y altura variables.

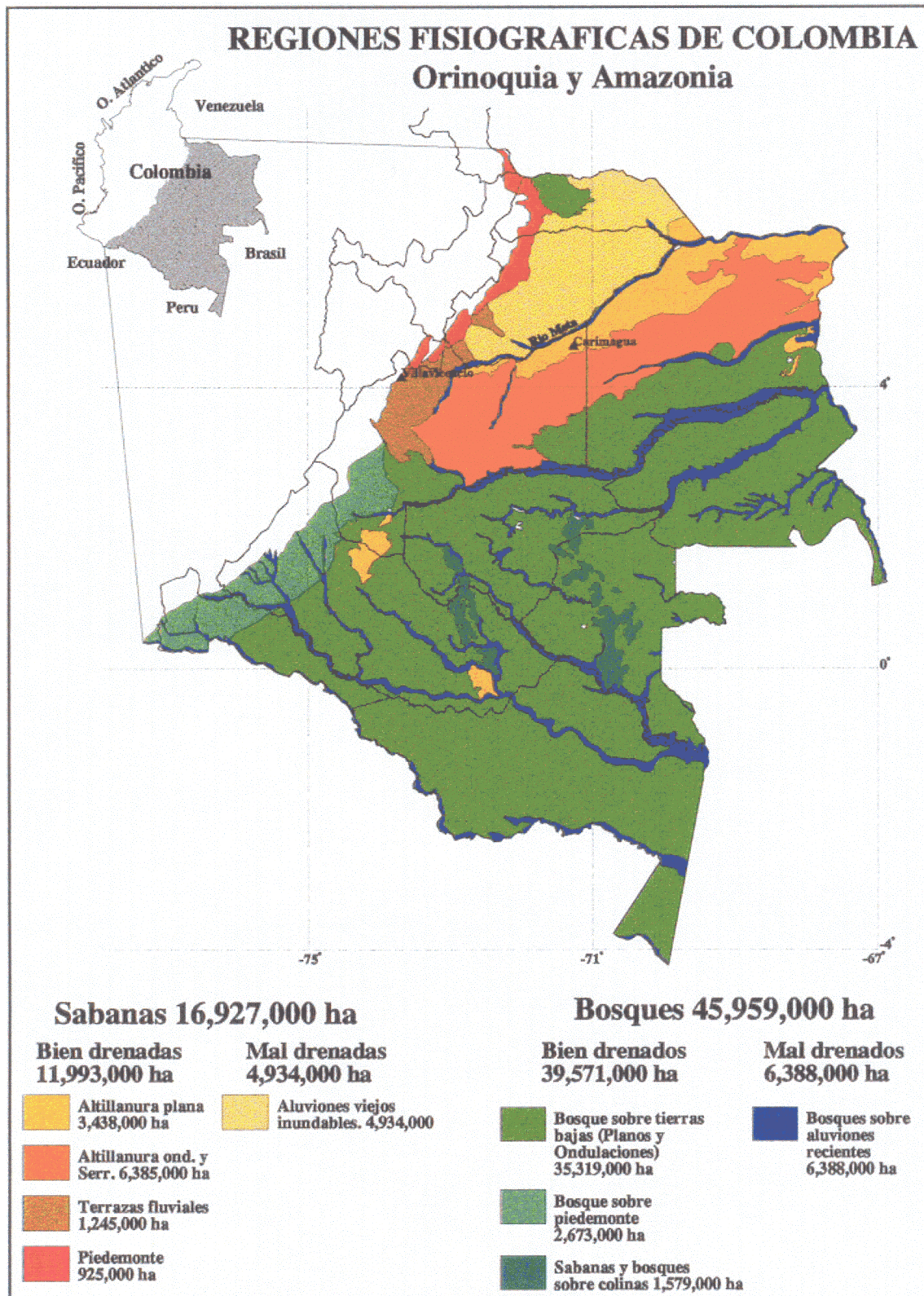


Figura I.2. Orinoquia y Amazonía colombiana (MAPA CEDIDO POR LA UNIDAD DE USO DE LA TIERRA, CIAT).

Las sabanas de América del Sur se sitúan en lugares donde el clima está caracterizado por la presencia de altas temperaturas y un periodo seco muy marcado. La longitud y la severidad de la estación seca son variables para cada tipo de sabana, pero todas ellas tienen en común que están constituidas por las especies vegetales que pueden extraer el agua profunda o que pueden evadir el estrés de humedad mediante hojas caducas o estivación por lo que sobreviven al periodo seco (COLE, 1986).

Esto hace que las sabanas tropicales sean dinámicas ya que muestran ritmos estacionales de crecimiento y productividad y poseen unas características funcionales y estructurales que les permiten soportar los periodos de sequía estacional, de 3 a 7-8 meses a lo largo del año.

Las sabanas son consideradas, generalmente, como ecosistemas menos diversos y más uniformes que los bosques tropicales. Ciertamente, esto es así cuando sólo se considera la riqueza específica (o número de especies encontradas) en las sabanas. Sin embargo, si se analizan otros aspectos, se obtendrá una visión más compleja, y a la vez más real, de dichos ecosistemas (MEDINA y HUBER, 1992).

Mientras que la distribución de las sabanas a gran escala nos indica que el primer factor responsable de dicha distribución es la presencia de un régimen de lluvias biestacional, el patrón regional aparece claramente más ligado a condiciones edáficas y bióticas. Así encontramos un mosaico de distintos tipos de sabanas a lo largo de una misma extensión con un régimen climático relativamente homogéneo (MEDINA y HUBER, 1992).

I.3. LOS LLANOS ORIENTALES

Los Llanos Orientales de Colombia forman parte del gran ecosistema de sabanas de América del Sur y ocupan una superficie aproximada del 17% de la superficie nacional (16.927.000 ha). Se caracterizan por una alta acidez del suelo (pH 3.8-5.0) y alta saturación de Al (>80%). Aproximadamente, el 80% de la superficie consiste en

vegetación herbácea donde se desarrolla una ganadería de tipo extensivo (VERA y SERÉ, 1985). La vegetación nativa comprende gramíneas de escaso valor nutritivo para el ganado (ÁLVAREZ y LASCANO, 1987). Tres sectores importantes integran esta región: el piedemonte y las terrazas aluviales, la altillanura plana y la altillanura disectada (o serranía). El 40% de la superficie de los Llanos está constituida por la serranía y no es explotada intensivamente debido tanto a una difícil accesibilidad como a una baja calidad de sus suelos.

La fisionomía de la sabana se atribuye a la intervención del factor fuego, hablándose así de sabanas pirófitas, aunque existen opiniones muy diferentes en cuanto hasta qué punto el fuego ha influido en la estructura de la vegetación o el papel que ha jugado en su formación. El fuego es un componente del ecosistema que mantiene las sabanas abiertas y en su estado actual, pero la distribución de las sabanas sugiere que éstas no derivan de selvas como resultado del fuego. En los Llanos, las diferencias edáficas, de microrrelieve y el grado de inundación son factores responsables de las diferencias en la naturaleza y composición de la vegetación (COLE, 1986).

I.3.1. Hidrología

Los ríos de la Orinoquía son de curso ancho y caudal elevado. Todos ellos son afluentes del río Orinoco por su cuenca izquierda, que sirve de frontera entre Colombia y Venezuela a lo largo de 250 km. Los principales ríos son, de norte a sur: Arauca, Meta, que es la principal arteria de comunicación de esta región, Vichada y Guaviare, en el límite con la Amazonía.

I.3.2. Suelos

Los suelos de la Orinoquía colombiana pueden dividirse en dos grandes grupos: Oxisoles y Ultisoles (clasificación USDA). Los Oxisoles ocupan el 75% de la superficie de sabana en Colombia (RIPPSTEIN *et al.*, 1996) y su estado actual de evolución es tal que la mayor parte de los elementos nutritivos se hallan en la fase orgánica del ecosistema, circulando en un ciclo cerrado entre la vegetación y la materia orgánica del

suelo. La parte mineral la constituyen elementos difícilmente alterables: cuarzo y caolinita (CORTÉS, 1982).

La presencia de una costra laterítica en el subsuelo, que a veces puede aflorar a la superficie por la acción de la erosión, es una de las características más relevantes en los Llanos Orientales. Está formada por óxidos de hierro y aluminio y recibe el nombre local de arrecife (o roca lunar). Dicho arrecife tiene su origen en el material guijarroso, procedente de una antigua terraza a comienzos del Plio-Pleistoceno, que ha sido cementado poco a poco en el subsuelo por aguas ricas en hierro (COLE, 1986).

El ciclo de la materia orgánica es muy rápido en las condiciones climáticas existentes y se manifiesta por una mineralización activa de los restos vegetales (ANDREUX y BECERRA, 1975; *Op. Cit.* CORTÉS, 1982). La materia orgánica sin descomponer es muy escasa.

I.3.3. Vegetación

Este arrecife condiciona en gran medida la fisionomía de las sabanas, siendo éstas más abiertas y con vegetación herbácea dominante. En estas condiciones son habituales especies como *Bulbostylis conifera* (Cyperaceae), *Polycarpaea corymbosa* (Caryophyllaceae) y *Tephrosia tenella* (Leguminosae), siendo raras en suelos más profundos.

La incapacidad de penetrar la coraza laterítica es, sin duda, un factor limitante para las especies de árboles que sólo se encuentran en suelos más profundos. Los árboles desarrollan un sistema radicular superficial bastante extenso, ya que sus gruesas raíces no son capaces de atravesar el conglomerado laterítico, como por ejemplo, *Curatella americana* (Dilleniaceae), *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) y *Bowdichia virgiloides* (Leguminosae).

Un tercer componente de la vegetación aparece en el reborde de los esteros y los bajos: las palmas. En sabanas en que aquellas están presentes, básicamente el moriche (*Mauritia minor* y *Mauritia flexuosa*; Palmaceae), bordea las praderas pantanosas de los

esteros. Sin embargo, en aquellos lugares que se inundan estacionalmente, es más abundante *Copernicia tectorum* (Palmaceae).

I.3.4. Manejo

Los Llanos Orientales de Colombia son explotados como sistemas de producción animal extensiva de baja productividad, en términos de crecimiento y reproducción (VERA y SERÉ, 1985). Esta baja productividad es ampliamente documentada (PALADINES, 1975, KLEINHEISTERKAMP y HÄBICH, 1985) y va de 15 a 30 kg ha⁻¹ de peso vivo al año. A su vez está asociada a una baja carga animal (0,2-0,3 A ha⁻¹) y bajos niveles de producción animal (60 a 90 kg ha⁻¹) (GUZMÁN y VERA, 1991).

La quema periódica es una práctica habitual que realiza el ganadero para eliminar el exceso de forraje acumulado y estimular el rebrote de las especies nativas de mayor valor nutritivo. Dependiendo de la época de quema el vigor de crecimiento será diferente, por ejemplo, si la quema se realiza al final de la época seca, el vigor será mucho mayor que si ésta se realiza al inicio de la época seca (VIDAL y RANGEL, 1987).

También se producen diferencias en la estructura de la comunidad vegetal dependiendo del manejo. Así, por ejemplo, las especies nativas de Carimagua presentan distinta vulnerabilidad al fuego según la época. *Trachypogon vestitus* (Graminae) se ve favorecida si el fuego se presenta tanto al inicio de la época seca como húmeda. *Axonopus purpusii* (Graminae) desaparece si la quema es al comienzo de la época lluviosa, pero será dominante si se realiza en la mitad del periodo de lluvias (RIPPSTEIN, sin publicar).

Aunque hay evidencia de que el rebrote no presenta mejor calidad nutritiva que el producido en una pradera sin quema (ARNDT y NORMAN, 1959) puede haber un ligero aumento en la cantidad de forraje producido. Según FISHER (1978) esto es porque la quema elimina la mayor parte del tejido aéreo de la planta; de este modo la planta puede crecer ya que la relación agua-planta del tejido que queda mejora.

I.4. ALTILLANURA PLANA

Es una de las cinco unidades fisiográficas que constituyen la Orinoquía colombiana. Ocupa una extensión de 3.438.000 ha. limitada por el río Meta al Norte, Tomo al Sur, Orinoco al Este y Manacacías al Oeste. Se extiende desde la localidad de Puerto López (Departamento del Meta) hasta Puerto Carreño (Departamento del Vichada), en la frontera con Venezuela, a lo largo de una franja de 60 km de anchura media.

La Altillanura plana se formó durante el Pleistoceno antiguo (Cuaternario) y tiene su origen en los materiales aluviales procedentes de la cordillera Oriental. Una falla producida a lo largo del río Meta elevó esta superficie unos 10 metros por encima del bloque situado al norte del río Meta (sabanas mal drenadas o inundables) (SÁNCHEZ y COCHRANE, 1985).

El paisaje de la altillanura está caracterizado por zonas altas, planoconvexas que alternan con otras deprimidas o bajos por donde fluyen cursos de agua, constituyendo una vía de drenaje hacia los principales ríos de la región. La diferencia de altura entre el fondo de los bajos y la zona más alta de los altos es de unos 15 metros. Los sectores altos o sabanas altas constituyen el 93% de la superficie total y son zonas bien drenadas, cubiertas de sabanas arbustivas, con escasos árboles. Los bajos suponen el 7% restante; son estrechos y angostos, separados entre sí por unos 15 km. y forman una red anastomosada que fluye hacia el Este. Los cauces de agua (caños) discurren por estos bajos y pueden ser: permanentes (que son utilizados como abrevaderos para el ganado en la época seca), o temporales (llevando agua de forma intermitente según la época) (SÁNCHEZ y COCHRANE, 1985).

Los suelos de la altillanura pertenecen a la categoría de los Oxisoles y se definen como arcilloso, caolinítico, isohipertérmico típico Haplustox. Son suelos profundos, bien estructurados, porosos y muy permeables, que no se encharcan con las lluvias torrenciales. Se han desarrollado sobre un espeso manto de materiales aluviales arcillolimosos; no oponen limitaciones a la mecanización agrícola, carecen de

pedregosidad y poseen una topografía adecuada. Sin embargo presentan una serie de limitantes para la producción. Por un lado, limitantes de tipo químico: una alta concentración de Al, valores bajos de pH (4,5-4,9), materia orgánica (3,7-1,1), P (1,6-0,4 ppm) y cationes de cambio. Por otro lado, limitantes de tipo climático como la falta de humedad, que hace que no se produzca crecimiento vegetativo alguno durante cuatro meses seguidos del año (SÁNCHEZ y COCHRANE, 1985).

I.5. CARIMAGUA

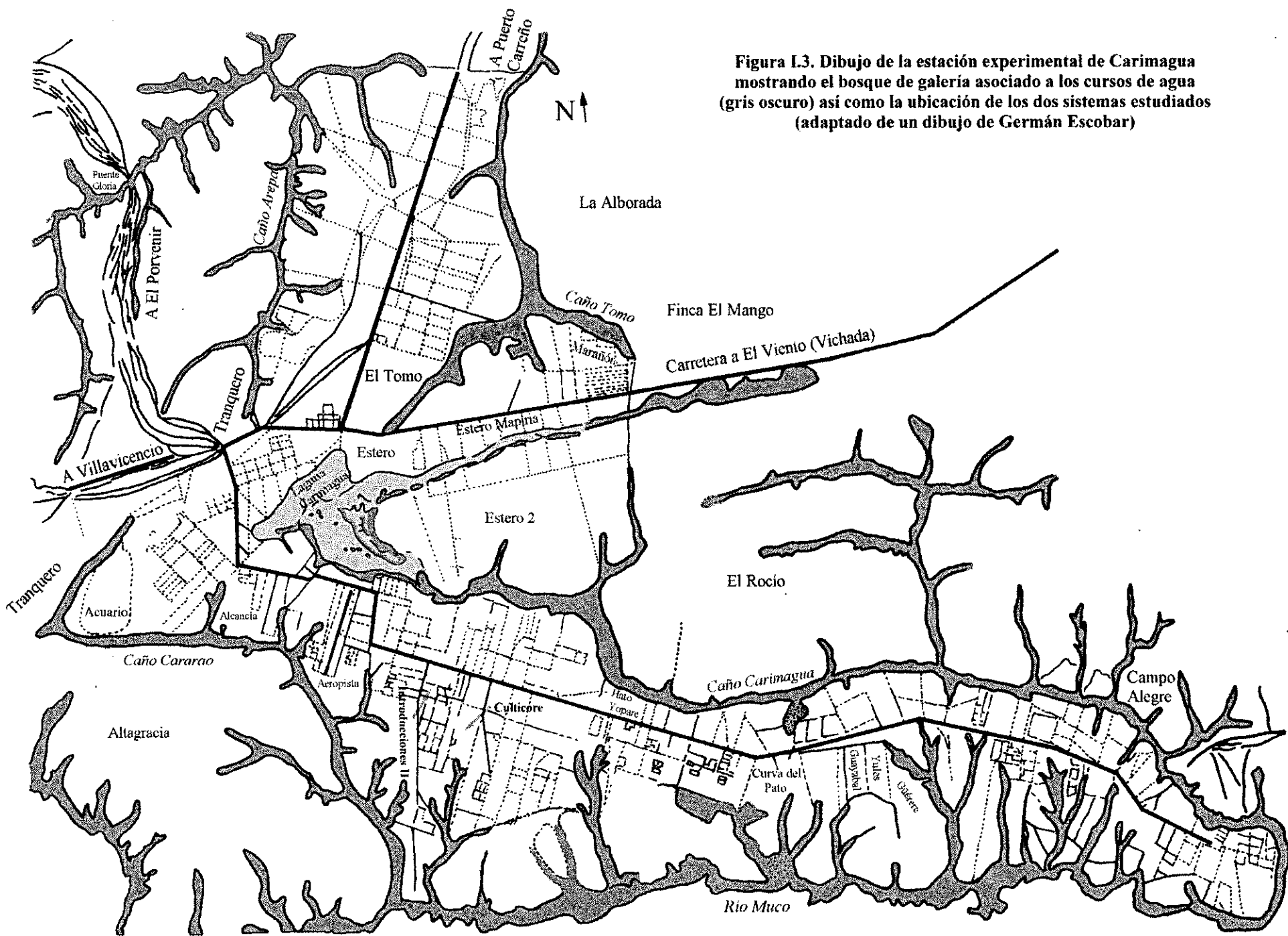
La estación experimental de Carimagua ocupa una extensión de 22.075 ha. (Figura I.3). Alternan las zonas elevadas, bien drenadas y cubiertas por sabanas herbáceas, con zonas deprimidas ocupadas por bosques de galería en los que se asocian los caños Carimagua y Cararao, que drenan hacia los ríos Muco y Meta (CIAT, 1974; KLEINHEISTERKAMP y HÄBICH, 1985).

En Carimagua, los eventos geológicos están representados por los depósitos arcillosos que cubren la mayor parte de la estación experimental y que, posteriormente, fueron recubiertos por una delgada capa de limos debido a la acción de la erosión eólica (IGAC, 1983). Estos depósitos sufrieron una fuerte meteorización durante el Terciario y el Cuaternario, mostrando materiales en un alto estado de alteración geoquímica, lo que explica los contrastes texturales, la abundancia de caolinita, la insaturación acentuada de bases y la carencia de nutrientes.

I.5.1. Clima

El clima de la zona de estudio es de tipo subhúmedo tropical, exhibiendo un régimen unimodal con dos estaciones muy marcadas: una época seca o verano que dura desde Diciembre a Marzo, y otra húmeda desde Abril a Noviembre, con un pequeño verano en el mes de Agosto de unos 15 días de duración. En la Tabla I.1 se relacionan los datos climatológicos promedios de los últimos 23 años tomados en la estación por el CIAT.

Figura I.3. Dibujo de la estación experimental de Carimagua mostrando el bosque de galería asociado a los cursos de agua (gris oscuro) así como la ubicación de los dos sistemas estudiados (adaptado de un dibujo de Germán Escobar)



La pluviosidad media anual es de 2.282 mm, siendo junio el mes más lluvioso, con una precipitación media cercana a los 400 mm, y enero el mes más seco con 20 mm (Figuras I.4 y I.5).

Las precipitaciones caídas en los meses de marzo y noviembre, inicio y final de la época lluviosa respectivamente, son en forma de tormentas que descargan grandes cantidades de agua en cortos periodos de tiempo.

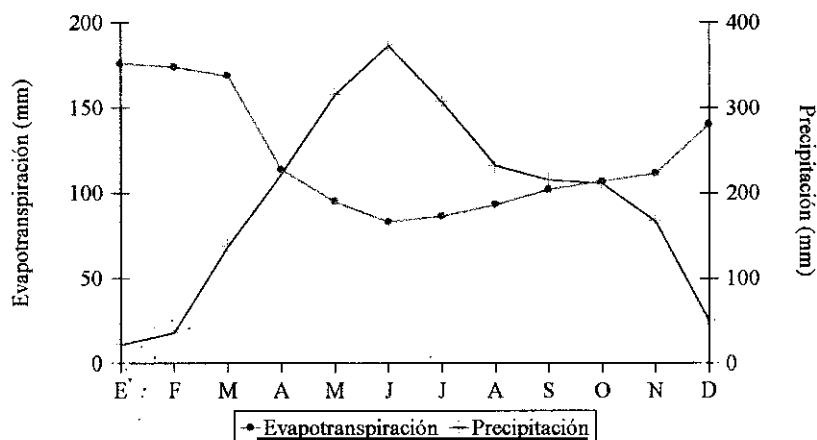


Figura I.4. Evapotranspiración y precipitación medias durante el período 1972-1995

La temperatura media mensual presenta pocos rangos de variación, situándose entre los 25°C y 28°C a lo largo de todo el año (isohipertermia). La amplitud térmica oscila entre los 6,9°C en el mes de junio y los 11,5°C en Febrero, siendo la media anual de 8,8°C. Las temperaturas diurnas medias alcanzan sus valores máximos en febrero, 28°C y marzo, con 27,9°C final de la época seca y su mínimo en los meses de junio y julio, con 25,5°C y 25,2°C respectivamente.

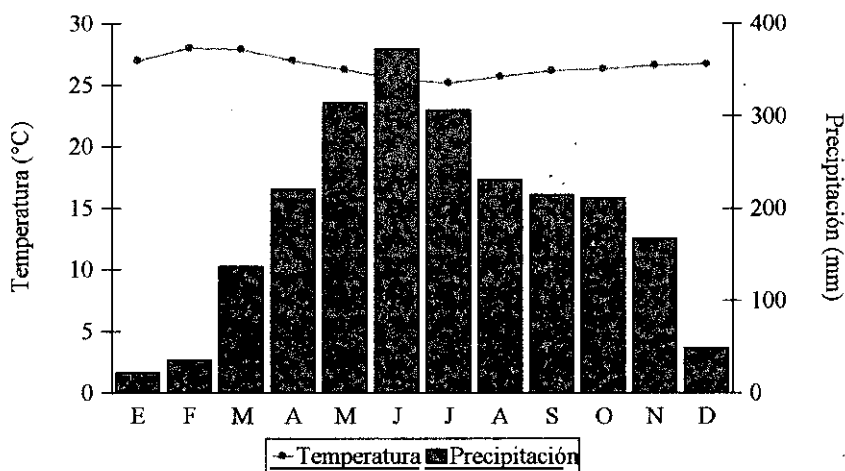


Figura I.5. Precipitación y temperatura medias en el período 1972-1995

Las temperaturas máximas (Figura I.6) se presentan en los meses de febrero y marzo, con 33,7°C y 33,1°C respectivamente. Los valores mínimos ocurren en los meses de Junio y Julio, con 28,9°C y 29°C respectivamente. Las temperaturas mínimas presentan valores máximos en abril y marzo, con 22,9°C y 22,7°C respectivamente, mientras que los mínimos son en enero y julio, ambos con 21,6°C.

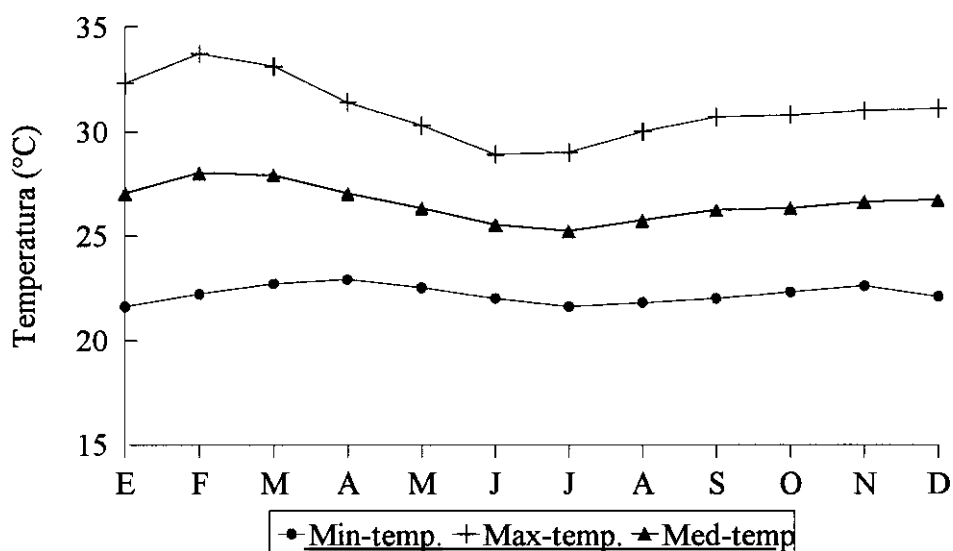


Figura I.6. Temperaturas mínima, máxima y media en la zona de estudio

La humedad relativa del aire nunca desciende por debajo del 65%, superando el 80% en toda la época lluviosa. Junio es el mes que presenta el máximo valor (87,1%). La presencia de los vientos alisios de componente Este y Noreste, en época de verano, unido a la escasa precipitación, hace que los valores de humedad relativa bajen hasta el 71 % en promedio.

La insolación anual total es de 2.014,4 horas, siendo los valores más altos durante la época seca, de diciembre a febrero, meses en los que se superan las 200 horas de brillo solar. El mes de menos insolación se corresponde con el mes de junio, coincidiendo también con el de máxima precipitación, máxima humedad relativa y mínima evaporación (Figura I.7).

La evaporación es el efecto de la acción conjunta de la temperatura, precipitación, insolación y humedad relativa del aire. Los valores máximos de

evaporación se obtienen en la época seca, con un máximo de 219,9 mm en enero, coincidiendo con la mínima precipitación y máxima insolación. En junio se obtiene el valor más bajo (104,1 mm) y coincide, a su vez, con el máximo de humedad relativa, mínimo de insolación y máxima precipitación.

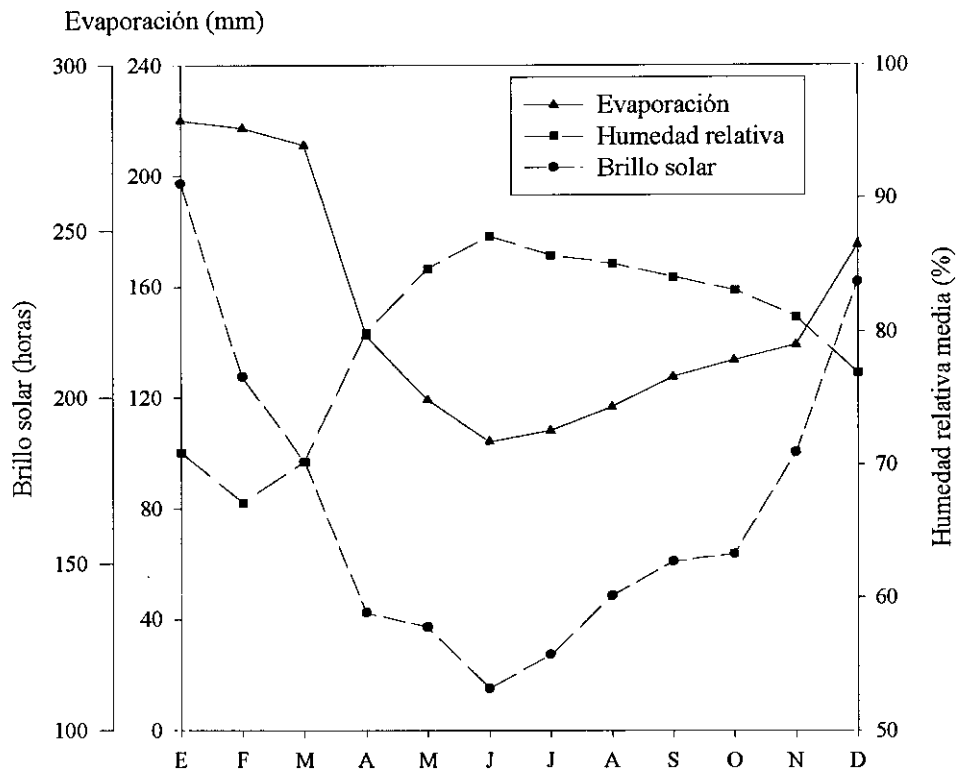


Figura I.7. Evaporación, humedad relativa y brillo solar de los últimos 23 años

Tabla I.1. Datos climatológicos promedios mensuales de la estación de Carimagua en el período 1972-1995. (BASE DE DATOS DEL CIAT).

MESES	T máx (°C)	T mín (°C)	T prom (°C)	Precipitación (mm)	Evaporación (mm)	Humedad relativa (%)	Brillo solar (horas)
Enero	32,3	21,6	27	21,4	219,9	70,9	264,1
Febrero	33,7	22,2	28	35,2	217,2	67,1	206,2
Marzo	33,1	22,7	27,9	137	210,9	70,2	180,6
Abril	31,4	22,9	27	221,1	142,3	79,9	135,1
Mayo	30,3	22,5	26,3	314,5	119,1	84,7	130,9
Junio	28,9	22	25,5	372,6	104,1	87,1	112,6
Julio	29	21,6	25,2	306,7	108	85,7	122,7
Agosto	30	21,8	25,7	231,4	116,6	85,1	140,4
Septiembre	30,7	22	26,2	215,2	127,5	84,1	150,6
Octubre	30,8	22,3	26,3	211,2	133,5	83,1	152,9
Noviembre	31	22,6	26,6	166,8	139,2	81,1	183,5
Diciembre	31,1	22,1	26,7	49,3	175	76,9	234,8

I.5.2. Suelos

Aparecen dos tipos de suelos: Oxisoles, en las zonas altas, y Ultisoles, en los bajos (USDA, 1973). Son suelos ácidos con valores de pH entre 4.5 y 5.5, bajos contenidos de N, P, Ca y Mg, baja capacidad de intercambio catiónico y una gran saturación de Al (más del 80%). La mineralogía está caracterizada por una baja actividad de arcillas (caolinita) y óxidos de Fe y Al. La incidencia del Al en este tipo de mineralogía es que ofrece al suelo la capacidad de fijar P y K (FRIESEN, 1994). El P queda retenido en complejos estables de Al con lo que no está disponible para las plantas, limitando la productividad de estos suelos ácidos (SÁNCHEZ y SALINAS, 1981).

I.5.2.1. Conjunto Carimagua-Tomo (tomado de IGAC, 1983).

La unidad de mayor extensión dentro de la estación es el complejo Carimagua-Tomo (CR-TM), con una superficie de 9.410 ha (43% del total). Dentro de él se encuentra el conjunto Carimagua-Tomo, donde se realizó todo el trabajo de campo, entre los interfluvios del caño Carimagua y el río Muco.

Presenta un relieve plano (0-3% de pendiente), suelos muy profundos, bien drenados y desarrollados a partir de sedimentos aluviales arcillosos caoliníticos y ricos en cuarzo. Son suelos de buena estructura, permeables y con una alta actividad de macroorganismos (IGAC, 1983). Se clasifica como típico Haplustox arcilloso, fino, e isohipertérmico, (USDA, 1973).

Presentan altas concentraciones de arcillas y limos (caolinitas, gibsititas y vermiculitas), pero su reactividad es muy baja lo que implica una baja disposición y retención de nutrientes al lavado (superficie específica $<20 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$). Los procesos de lixiviación son evidentes así como la translocación de arcillas a horizontes más profundos (incremento de un 15,4%), reflejo de la actividad de la macrofauna.

La alta actividad pluviométrica, así como la actividad de los vientos en algunas épocas del año (verano), hacen que estos suelos sean susceptibles a la translocación de materiales a horizontes más profundos y a la erosión superficial.

El suelo presenta una reacción fuertemente ácida, en especial en los primeros horizontes, baja reactividad de las arcillas y contenido de materia orgánica moderado, lo que se traduce en una baja disponibilidad actual y potencial de nutrientes en el perfil. Los contenidos de materia orgánica en los horizontes inferiores es resultado de la introducción de hojarasca y residuos vegetales realizado por la macrofauna, en especial lombrices de tierra.

Existen altas concentraciones de Fe, especialmente en formas oxidadas, lo que confiere al suelo el color rojo y los moteados en algunos de sus perfiles. Las concentraciones de P disponible son muy bajas en todo el perfil, producto de la

inmovilización en los compuestos de Al, Mn y Fe. La saturación de bases intercambiables es muy baja y el contenido de C es moderado en los primeros horizontes y muy bajo según aumenta la profundidad.

El análisis de los horizontes edáficos está basado en la unidad mínima edafológica: el pedón.

- Pedón Carimagua (Análisis CIAT, 1988). Anexo tabla 1.

Diagnóstico de los horizontes: 0-26 cm ócrico, 26-195 cm óxico.

A (0-12 cm): Color en seco pardo (10 YR 5/3) o pardo amarillento (10YR 5/4); pardo oscuro grisáceo en húmedo; franco arcillo-limoso; estructura en bloques subangulares finos, consistencia friable, ligeramente plástica, pegajosa en húmedo; escasos poros finos; canales llenos de materiales procedentes de los horizontes inferiores (actividad desarrollada por los oligoquetos) y canales rellenos con material de suelo procedente de bioturbación; buena actividad de macroorganismos; cantidad regular de raíces finas; pH 4,8 (en H₂O 1:1), muy fuertemente ácido; transición clara.

AB (12-26 cm): Color en seco pardo amarillento (10 YR 5/6), y pardo o pardo oscuro en húmedo (7.5 YR 4/4); franco arcilloso; estructura prismática en bloques subangulares medios; duro, friable, algo pegajoso en húmedo; raíces que van de muy finas a gruesas por todo el perfil; canales rellenos con material procedente de los horizontes inferiores y de materia orgánica; buena actividad de macroorganismos; pH 5,0, reacción fuertemente ácida; transición gradual.

BO1 (26-44 cm): Amarillo pardoso (10 YR 6/6) y pardo oscuro en húmedo (7.5 YR 5/6); franco arcilloso; estructura en bloques subangulares débiles, finos y medios; consistencia dura, friable, pegajosa, plástica; pocas raíces finas y muy finas; canales y galerías rellenas de material procedente del horizonte superficial; buena actividad de macroorganismos; pH 5,1, fuertemente ácido; transición difusa.

BO2 (44-65 cm): Amarillo rojizo (7.5 YR 6/8) en seco y rojizo en húmedo (7.5 YR 5/6); franco arcillo-limoso; estructura en bloques subangulares débiles, finos y medios; consistencia dura, friable, pegajosa, plástica; pocas raíces finas y muy finas; y galerías rellenas de material procedente del horizonte superficial; pH 5,3, fuertemente ácido; transición difusa.

BO3 (65-89 cm): Amarillo rojizo (7.5 YR 6/8) en seco y rojizo en húmedo (7.5 YR 5/6); franco arcillo-limoso; estructura en bloques subangulares débiles, finos y medios; consistencia dura, friable, pegajosa, plástica; pocas raíces finas y muy finas; y galerías que contienen material procedente del horizonte superficial; pH 5,5, fuertemente ácido; transición difusa.

BO4 (89-113 cm): Amarillo rojizo (7.5 YR 6/8) en seco y rojo amarillento (5 YR 5/8) en húmedo; franco arcillo-limoso; estructura en bloques subangulares débiles, finos y medios; consistencia dura, friable, pegajosa, plástica; pocas raíces finas y muy finas; galerías rellenas de material procedente del horizonte superficial; pH 5,5; transición difusa.

BO5 (113-150 cm): Rojo amarillento (5 YR 5/6) en seco y en húmedo; franco arcillo-limoso; estructura en bloques subangulares débiles, finos y medios; consistencia muy dura, friable, pegajosa, plástica; muy pocas raíces finas; pH 5,1, fuertemente ácido; transición difusa.

BO6 (150-173 cm): Rojo amarillento (5 YR 5/8) en seco y rojo (2.5 YR 4/8) en húmedo; estructura en bloques subangulares moderados, finos y medios; consistencia muy dura, firme, pegajosa y plástica en húmedo; muy pocas raíces finas; pH 5,5, fuertemente ácido.

BO7 (173-195 cm): rojo (2.5 YR 5/8) en seco y húmedo; franco arcillo limoso; estructura en bloques subangulares moderados, finos y medios; consistencia muy dura, firme, pegajosa y algo plástica en húmedo; pH 5,5, fuertemente ácido.

I.5.3. Vegetación

La vegetación de sabana es de escasa variedad botánica, pobre, acidificante, con una baja relación C:N y sometida permanentemente al fuego. Este condiciona en gran medida la fisionomía de la sabana, de tal modo que las plantas adquieren estrategias contra el fuego tales como: pérdida de las partes aéreas en la época seca, hacinamiento de los tallos en la parte basal para impedir que el fuego afecte la zona de gemación y rizomas subterráneos.

Tanto la época de quema como las condiciones de humedad de la cubierta vegetal influyen en los extremos de las temperaturas registradas y el tiempo requerido para alcanzarlas. El uso racional de la quema tiene como objetivo controlar la maleza, así como las plagas y los agentes patógenos y estimular el rebrote de las especies nativas más productivas (VIDAL y RANGEL, 1987).

La vegetación de Carimagua presenta todos los componentes encontrados en la Altillanura plana, se caracteriza por el dominio de sabanas herbáceas que se van tornando arbustivas y por la presencia reducida de bosques de galería asociados a las depresiones y cursos de agua (Figura I.8). ESCOBAR *et al.* (1993), en su caracterización sobre Angiospermas, encontraron 153 especies pertenecientes a 93 géneros y 34 familias, de las que las Dicotiledóneas fueron las más abundantes. En Carimagua se distinguen varias comunidades vegetales:

- Bosque de galería: *Dendropanax arboreux*, *Bauhinia aromatica*, *Xylopia discreteta*, *Enterolobium* sp., *Trattinickia* sp., *Jacaranda copaia*, *Mauritia minor*, *Cecropia* sp.
- Sabana media y bajos ("esteros"): *Lycopodium alopecuroides*, *Blechnum serrolatum*, *Panicum rugdei* ("pasto tigre"), *Hyptis conferta*, *Bowdichia virgiloides*, *Andropogon virgatus*, *Curatella americana*, *Bulbostylis paradoxa* ("cabeza indio").
- Sabana alta bien drenada: *Andropogon virgatus*, *A. bicornis* ("rabo de zorro"), *Axonopus chrysoblepharis*, *Curatella americana*, *Hyptis conferta*, *Bulbostylis paradoxa*, *Trachypogon* sp.

Paisaje de la Altillanura plana

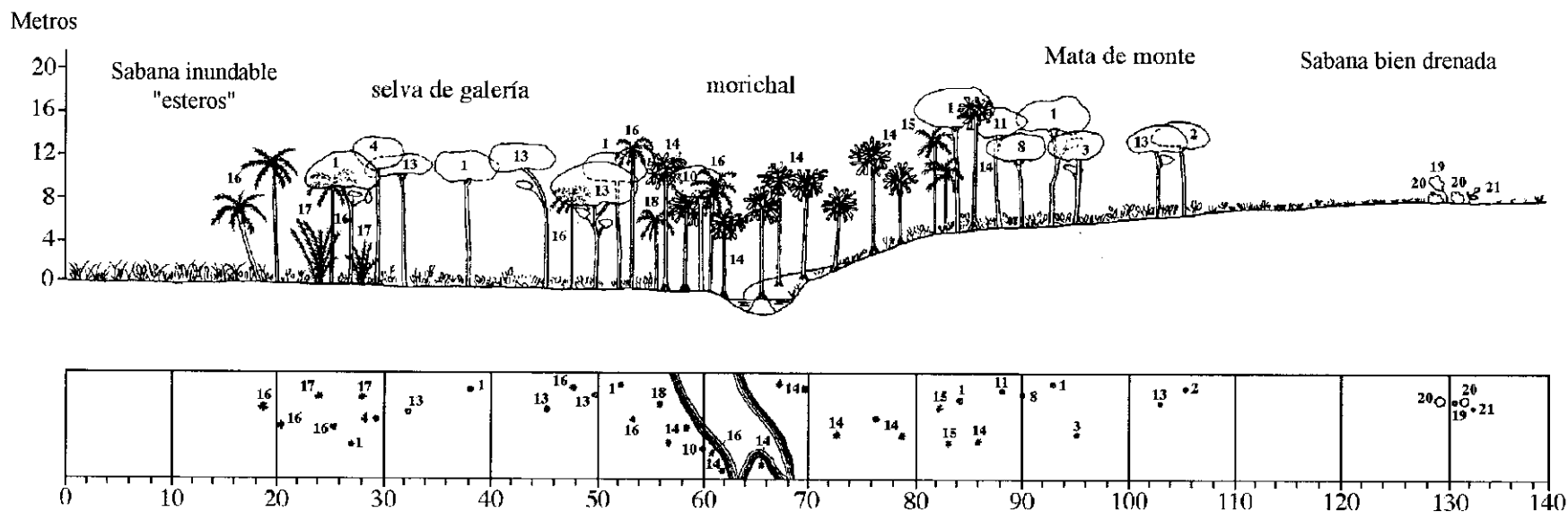


Figura I.8. Formaciones vegetales tipo comúnmente encontradas en Carimagua (modificado a partir de FAO, 1996)

I.5.4. Comunidades de macroinvertebrados del suelo

DECAËNS (1993) estableció el impacto de diferentes sistemas de uso del suelo sobre la abundancia y estructura de las comunidades de macrofauna (ANDERSON e INGRAM, 1993). Las comunidades de macroinvertebrados responden claramente a las perturbaciones inducidas por el manejo del suelo (DECAËNS *et al.*, 1994). Esta caracterización de la macrofauna del suelo fue realizada en 11 sistemas distintos:

I. Bosque de galería (Caño Carimagua): Presenta las características de un bosque primario.

II. Sabana natural (testigo Caribbey): protegida del fuego y del pastoreo durante 4 años.

III. IV. V. Sabana natural con quema y pastoreo (ensayo Pasoganado): dependiendo del tiempo transcurrido después del fuego se emplearon tres sistemas (15 días, 1 mes y un año). La carga animal era de 0.25 cabezas ha⁻¹.

VI. VII. Sabana natural con quema y pastoreo a diferente carga animal (ensayo Caribbey): Se sitúa en dos parcelas de pastos nativos explotados por el ganado a razón de 0.5 y 0.75 cabezas ha⁻¹, respectivamente, 16 meses después del fuego

VIII. IX. Pastos mejorados (Introducciones II): Pasto de *Brachiaria decumbens* y una asociación de *B. decumbens* con *Pueraria phaseoloides* (kudzú), sembrados en 1978 sobre sabana. Desde 1987 se recurre a una fertilización de mantenimiento regular cada dos años. Estos sistemas son explotados a razón de 1 cabeza de ganado por hectárea en época seca y 2 cabezas en la época lluviosa.

X. Monocultivo de arroz (ensayo "Culticore"): Sembrado en sabana natural después del paso del fuego y arado a una profundidad de 20 cm, con adición de 100 kg de N ha⁻¹, 100 de K ha⁻¹ y 10 de Zn ha⁻¹. Las muestras fueron tomadas dos meses después del establecimiento del cultivo, el cual tiene una duración de seis meses.

En las Figuras I.9 y I.10 observamos los valores de densidad y biomasa por metro cuadrado obtenidos en dicho estudio.

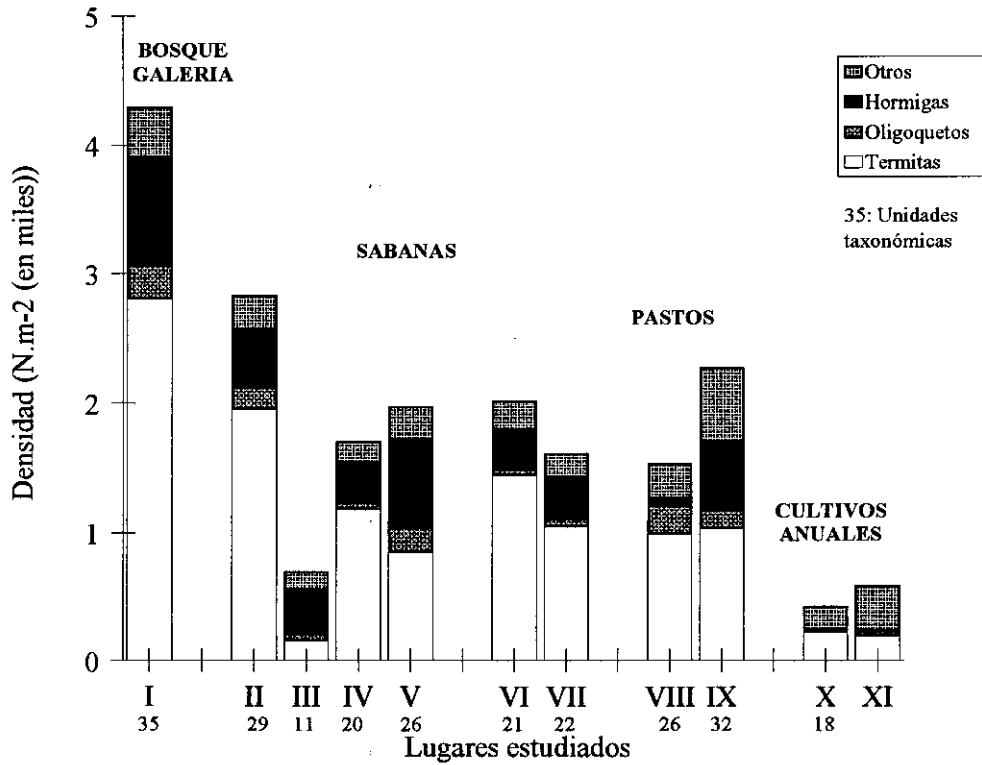


Figura I.9. Densidad total de macrofauna y composición relativa de los principales grupos

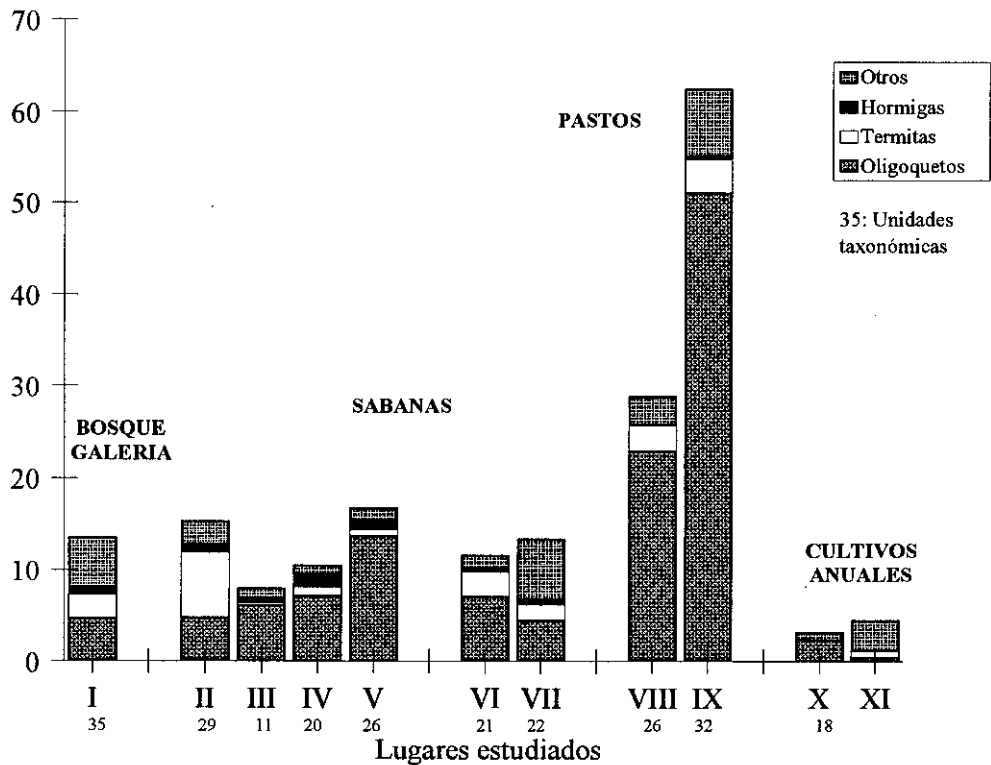


Figura I.10. Biomasa total ($g\ m^{-2}$) de los principales grupos de macrofauna

El bosque de galería presenta la mayor riqueza taxonómica y densidad; las termitas son las más abundantes en términos de individuos (65,4%) y los oligoquetos en biomasa (35%).

En la Tabla I.2 se observan los valores de biomasa de oligoquetos y su contribución a la total de macrofauna del suelo. Los oligoquetos son un componente importante de la macrofauna en todos los sistemas estudiados.

Tabla I.2. Biomasa¹ total de la comunidad de macrofauna del suelo (> de 2 mm) y oligoquetos en diferentes ecosistemas de Carimagua (DECAËNS *et al.*, 1994).

Ecosistema	Biomasa Oligoquetos	Biomasa Macrofauna	% Biomasa Oligoquetos
Pasto introducido	51,1	62,5	82
Sabana natural	4,8	15,3	31
Bosque de galería	4,7	13,6	35
Cultivo anual	2,3	3,2	71

¹g peso fresco m⁻²

La sabana protegida del fuego también presenta una riqueza taxonómica alta (29) y una diversidad elevada debido a las termitas, que también contribuyen con un 47% a la biomasa total. El fuego tiene un importante efecto a corto plazo, pues 15 días después de la quema la riqueza taxonómica se ha reducido (11), al igual que la densidad y la biomasa. Las termitas, húmívoras que forman grandes termiteros en la sabana, fueron las más afectadas ya que la disponibilidad de materia vegetal es menor tras el fuego.

La comunidad de invertebrados de los pastos introducidos se caracteriza por una biomasa elevada y una riqueza taxonómica importante. Los oligoquetos son los que más contribuyen a la biomasa (82%). Los pastos asociados con leguminosa son los que presentan mayor riqueza taxonómica y biomasa 10 veces superior a la de la sabana protegida. Sin embargo, a pesar de la alta riqueza taxonómica encontrada, sólo el 54% de las especies presentes en la sabana se encuentran en el pasto.

Los cultivos anuales presentan un efecto muy drástico sobre la estructura y abundancia de invertebrados. Los valores de densidad y biomasa son los más bajos, al igual que la riqueza taxonómica. La mecanización del suelo, una alta fertilización, el uso

de pesticidas y la reducción de las reservas de materia orgánica como resultado de la destrucción de la vegetación perenne, pueden explicar esta drástica reducción (DECAËNS *et al.*, 1994).

I.6. SISTEMAS ESTUDIADOS

A partir de los resultados obtenidos en el estudio de caracterización de la macrofauna del suelo (DECAËNS, 1993; DECAËNS *et al.*, 1994) se seleccionaron dos sistemas de uso completamente diferentes para evaluar la dinámica de las comunidades de lombrices de tierra en Carimagua. Uno de ellos corresponde a una sabana natural, como situación control, y el otro es un pasto introducido por el hombre, en el que se asocian dos especies: *Brachiaria decumbens* (Graminae) y *Pueraria phaseoloides* (Leguminosae).

I.6.1. Sabana natural

Como situación original se eligió una parcela de 2,26 hectáreas (113,2 x 200 mts) en la que no se realizaba quema periódica ni pastoreo (aunque hubo un fuego accidental en esta parcela un año antes). Esta sabana natural es de tipo herbáceo y presenta escasa variedad botánica, 45 especies aproximadamente, de las cuales *Andropogon bicornis*, *Gimnopogon foliosus*, *Imperata* spp., *Trachypogon vestitus*, *Panicum rudgei* y *Paspalum pectinatum* son las más abundantes (ESCOBAR, 1995) (Tabla I.3). Este sistema, a efectos de investigación, representa el testigo absoluto pues de él derivan el resto de sistemas de uso del suelo en los Llanos Orientales.

I.6.2. Pasto introducido

Como situación B se eligió una parcela de 2 hectáreas en la que se estudió la asociación de *B. decumbens* cv. Basilisk (Gramineae) con *P. phaseoloides* o Kudzú (Leguminosae). La gramínea, originaria del este de África, presenta una amplia distribución en los trópicos y constituye el pasto de mayor difusión en los Llanos

Orientales de Colombia. Se emplea como forraje para el ganado vacuno (raza cebú), presenta una calidad media-alta y contenidos en N de 0,7 a 2,7% en peso seco. La leguminosa, originaria del este y sureste de Asia, es de tipo herbáceo. Se asocia a pastos como banco de proteína (contenidos de N de 2-4%) para el ganado vacuno. También se utiliza como abono verde y para reducir la erosión del suelo.

Este sistema se sembró, a partir de 1978, en lotes donde previamente había sabana natural. Desde 1987 se ha recurrido a una fertilización de mantenimiento regular cada dos años (10 kg ha⁻¹ P, 92.5 Ca, 9 K, 8 Mg y 11 S). El ganado explota este sistema a razón de 1 cabeza por hectárea en época seca y el doble en época lluviosa, cuando el contenido de forraje es más alto. Las ganancias anuales de peso que el ganado experimenta con esta asociación es de 290 Kg/ha, mientras que en la sabana nativa es tan sólo de 12 Kg/ha (LASCANO y ESTRADA, 1989).

Tabla I.3. Composición relativa de la vegetación presente en la sabana natural (ESCOBAR, 1995).

Especie	Abundancia (%)
<i>Andropogon bicornis</i>	12,7
<i>Gymnopogon foliosus</i>	22,2
<i>Imperata</i> sp.	10,5
<i>Panicum rudgei</i>	8,1
<i>Panicum versicolor</i>	4,1
<i>Trachypogon vestitus</i>	13,9
<i>Trasya petrosa</i>	4,2

Las características físico-químicas de los dos sistemas estudiados se muestran en la Tabla I.4.

Tabla I.4. Características físico-químicas de los dos sistemas estudiados (Septiembre 1993).

	Sabana nativa	Pasto introducido
Carbono (%) [†]	3,44 ± 1,67	3,41 ± 1,46
P (p.p.m.)*	3,85 ± 0,85	4,82 ± 2,04
P (p.p.m.) (Bray II)	1,26 ± 0,38	2,91 ± 2,22
P total	184,75 ± 8,74	226,75 ± 12,83
pH	3,97 ± 1,55	4,97 ± 0,07
Al ¹	2,42 ± 0,12	1,90 ± 0,19
Ca ¹	0,36 ± 0,26	0,89 ± 0,20
Mg ¹	1,22 ± 2,43	0,33 ± 0,27
K ¹	0,32 ± 0,68	0,71 ± 1,37
H ¹	2,01 ± 2,17	1,44 ± 2,44
N total ²	1538,87 ± 250,77	1670,37 ± 116,03
Textura	Arcillosa	Arcillosa

Análisis CIAT (D. K. Friesen y M. Rivera).

[†]Walkey-Black modificado (con calor)

* Bray II modificado

¹ c.mol g de suelo⁻¹

Promedio y desviación estándar de 8 muestras tomadas en diferentes puntos de las parcelas y a 10 cm de profundidad.

² $\mu\text{g} \times 100 \text{ g suelo}^{-1}$ (p.p.m.)

En la sabana, el fósforo, analizado mediante cualquiera de los métodos empleados, es menor que en el pasto, al igual que el pH. La saturación de Al es mayor en sabana que en el pasto así como algunos cationes de cambio, por ejemplo, el Ca. Estas diferencias pueden explicarse por el tratamiento que se emplea sobre el terreno de los suelos ácidos, ya que antes de establecer un sistema de uso cualquiera, pasto o cultivo, el suelo es encalado de manera que tanto la acidez del suelo como la saturación de aluminio se reducen.

El contenido de N en el suelo es mayor en el pasto que en la sabana debido a la presencia de la leguminosa asociada con la gramínea.

II. MATERIAL Y MÉTODOS

II.1. RECOGIDA DEL MATERIAL BIOLÓGICO

Para la obtención de las muestras se emplearon tres métodos físicos, uno cualitativo (estudio taxonómico y cultivo en laboratorio) y dos cuantitativos (estudio de la dinámica poblacional y de la distribución espacial horizontal - geostadística).

No se empleó ningún método alternativo de extracción, como el etológico (BOUCHÉ, 1972), basado en la aplicación de soluciones químicas sobre el terreno (formalina) por diversas razones:

a) En determinadas condiciones (época lluviosa o muy seca, textura del suelo, etc.) la solución de formalina sólo es absorbida por las capas superficiales del suelo.

b) El número de muestreos y la superficie total muestreada son tan altos que el volumen de formalina necesario para la realización de los muestreos alteraría los resultados de los experimentos que se realizan en esas zonas, simultáneamente a este trabajo.

c) Estos métodos no son válidos para especies pertenecientes a determinadas categorías ecológicas (por ejemplo, las endógeas), ni para los ejemplares que están en estados de inactividad. LAVELLE (1978) no obtuvo ningún ejemplar en las sabanas de Lamto (Costa de Marfil) cuando aplicó formalina sobre el suelo. BOUCHÉ (1969) muestra que la eficacia de este método está ligada al modo de vida del animal.

d) Estos métodos de muestreo no permiten obtener, en principio, datos sobre la distribución vertical y el ciclo de vida de las especies.

e) Por último, estos métodos tampoco serían válidos cuando el número de muestreos es intensivo en un área pequeña y, una vez cuantificados los ejemplares, estos son devueltos al suelo y se intenta alterar lo menos posible a las poblaciones.

II.1.1. Método cualitativo (Estudio taxonómico y cultivo en laboratorio)¹

El objetivo de este tipo de muestreo es la obtención de ejemplares utilizados para obtener una caracterización rápida de la composición faunística de los dos sistemas de uso que iban a ser estudiados (estudio taxonómico) o para la realización de cultivos en el laboratorio de alguna de las especies.

En este tipo de muestreo no es necesario considerar ni el tamaño de la superficie muestreada ni la profundidad alcanzada. En primer lugar, se limpia la zona a muestrear y se coloca la materia vegetal que cubre la superficie en una bandeja sobre la que se revisa para recoger los ejemplares que se localizan en ella. También se revisan las epífitas y troncos podridos que se encuentran en el suelo.

A continuación, se revisan manualmente las porciones de tierra extraídas mediante cavado y depositadas en bandejas. Las lombrices de tierra recolectadas son introducidas en botes con tierra y llevadas al laboratorio.

La tierra para los cultivos se recogía de los primeros 10 cm del suelo en un pasto de *Brachiaria decumbens* asociado con *Pueraria phaseoloides* situado al lado del que se realizó el estudio de poblaciones.

¹ Las especies encontradas y que van a ser empleadas en distintos capítulos de la presente memoria son: *Andiodrilus yoparensis* (Jiménez y Moreno, en prensa), *Andiorrhinus ofeliae* (Jiménez y Moreno, en prensa), *Aymara ainawi* (Jiménez y Moreno, en prensa), *Glossodrilus sikuani* (Jiménez y Moreno, en prensa), *Metadrilus herrmannoi* (Jiménez y Moreno, en prensa), *Metadrilus kuwainu* (Jiménez y Moreno, en prensa), *Martiodrilus carimaguensis* (Jiménez y Moreno, en prensa) y *Metamenedrilus martiodrili* (Jiménez y Moreno, en prensa).

II.1.2. Método cuantitativo (Estudio de la estructura de las comunidades y la dinámica poblacional)

El diseño experimental se basa en un muestreo estratificado. Con el fin de evitar el efecto de borde, se delimita una superficie de 90x90 m centrada en la parcela que se subdivide, a su vez, en 81 cuadrículas de 10x10 m (Figura II.1). Como el número de muestreos a realizar mensualmente es de 5, las cuadrículas se agruparon en 5 áreas (cuatro de ellas con 16 cuadrículas y una con 17) para facilitar la distribución homogénea de las muestras dentro de la parcela. Cada mes se extrae una muestra al azar de cada una de las áreas. Este tipo de muestreo tiene especial interés para lugares en los que existe heterogeneidad espacial de alguna de las variables analizadas (GAUCH, 1982), ya que es sistemático y aleatorio al mismo tiempo y asegura la exactitud y la validez estadística.

Todos los muestreos de este tipo fueron realizados siguiendo la metodología propuesta por LAVELLE (1978) y FRAGOSO (1993). Consiste en el aislamiento de monolitos de tierra de tamaño variable que se van revisando en estratos sucesivos de 10 cm de grosor. En cada una de las cinco áreas escogidas para el muestreo mensual se toman tres muestras: un monolito de 1m² de superficie y dos monolitos de 20x20 cm (lavado y tamizado) que se extraen a un metro de distancia en dos de los lados opuestos de la muestra de 1m².

II.1.2.1. Muestras de 1m²

La muestra, que se toma en el centro de la cuadrícula, comprende una superficie de 1m² que se delimita con un marco metálico de un metro de lado. El número de turrículos encontrados sobre esta superficie es anotado, para relacionar su abundancia con la de la población encontrada en el monolito, antes de cortar (con la ayuda de un machete) y retirar la vegetación y hojarasca, incluidas dentro del marco. La materia vegetal retirada se revisa para recoger los ejemplares que se encuentren en ella.

Los turrículos encontrados se dividen en tres categorías: frescos recientes, frescos no recientes (aquellos que son frescos pero que tienen una base seca) y secos. Por otro lado, entre septiembre de 1994 y septiembre de 1995 se recogieron, en dos de

Gracias a toda cátedra por el apoyo mostrado en un momento delicado para mí. Gracias a Jesús, Isabel, Juan, Fernando y Cristina. A Dolores gracias por compartir y enseñarme sus conocimientos de la bioquímica de las lombrices. Gracias a los “parasitologo-molusco-nemertino-foronideofilos”, a Tito, Ignacio, Carmen, y Amaya por sus preguntas insistentes y jocosos comentarios, a veces, rayando la grosería, como “¿qué chiquitín, cuando acabas?”. A Manolo Villellas que, a pesar de no gustarle, logró enviarme una postal a Colombia.

Gracias a todos mis compañeros de cátedra los que pasaron ya y los que siguen, por tantos buenos momentos, risas y no risas vividos. Gracias a Elvira, Roberto, Pepe, Menchu, Gema, Pablo, Leticia, Ana, Julián y Loli. Gracias a Bea y Lara por algunas charlas filosóficas “arreglamundos” y por descubrir que mi carácter es pura fachada. Gracias a todos también por haberme dejado utilizar “ese ordenador en un lugar tan acogedor” al menos ¡un par de horas diarias!

Gracias a mis compañeras de despacho, a Teresa y Fani por su simpatía y por estar calladas (no siempre). Gracias a George por sus comentarios y por ayudarme a incrementar el número de referencias bibliográficas.

Gracias Marta por compartir tu conocimiento de estos “bichos”, pero sobre todo por tu amistad. Perdona mi poca originalidad Arturo, muchísimas gracias porque tú “también” pusiste mis pies en el suelo.

Gracias a los pesados de “Baltimore” que continuamente malograban un buen momento con una pregunta inoportuna. A Juanen “cabezón”, Toñi “agobios”, Lolo “Manolitro”, Amparo, Juan Pablo “trenzas”, Merce, Félix “felixir”, Santi y Loli “la bestia y la bella”, Javi “lácteo”, Paco “kiklas”, Alfredo “el auténtico Mauricio”, Luis y Reyes, Tomás “clamoxy”, Juan Carlos “el jicho”, Carlos “tirillas”, Blanco “albus”, Jorge y Javi “tovarich”.

Gracias a tres compañeros y amigos de carrera, Asun, Angel y Loli. Gracias por vuestro apoyo en todo momento y en todo lugar.

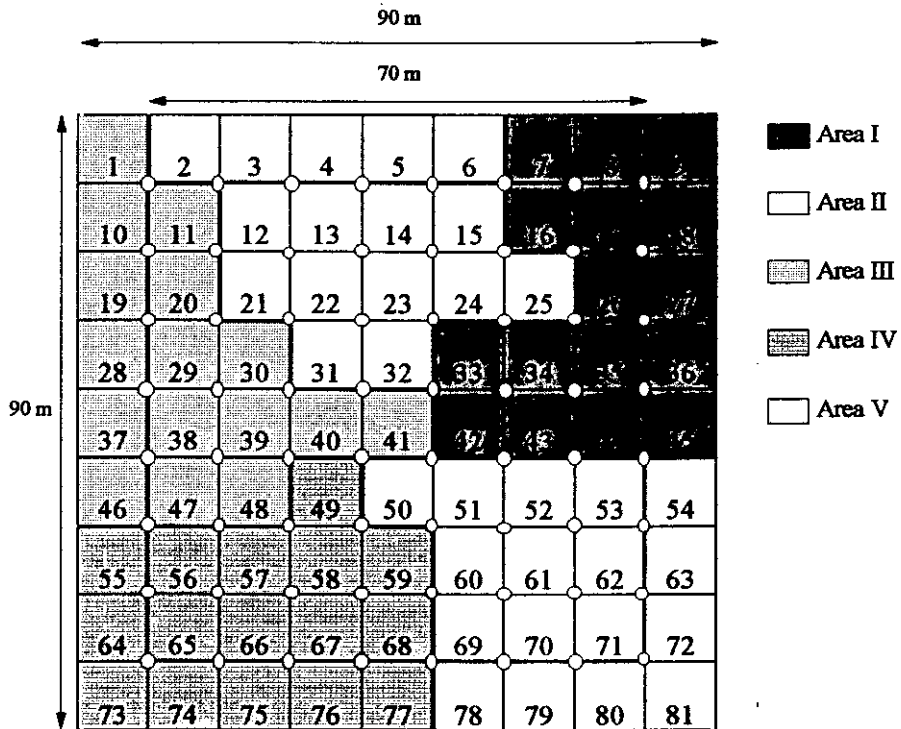
Gracias Mario por tu permanente amistad, tu comprensión y apoyo que siempre me has brindado. Gracias también al resto de la familia Martín Soler, Marta, Rafa y Pilar.

La música es uno de los lenguajes más maravillosos que el ser humano ha inventado, quizás, en un principio, como dice Alejo Carpentier “con el fin de imitar los sonidos de la naturaleza”. Sea como sea para mí ha sido un apoyo continuo y quiero agradecer en especial a U2 por sus increíbles canciones llenas de sentimiento y de verdad.

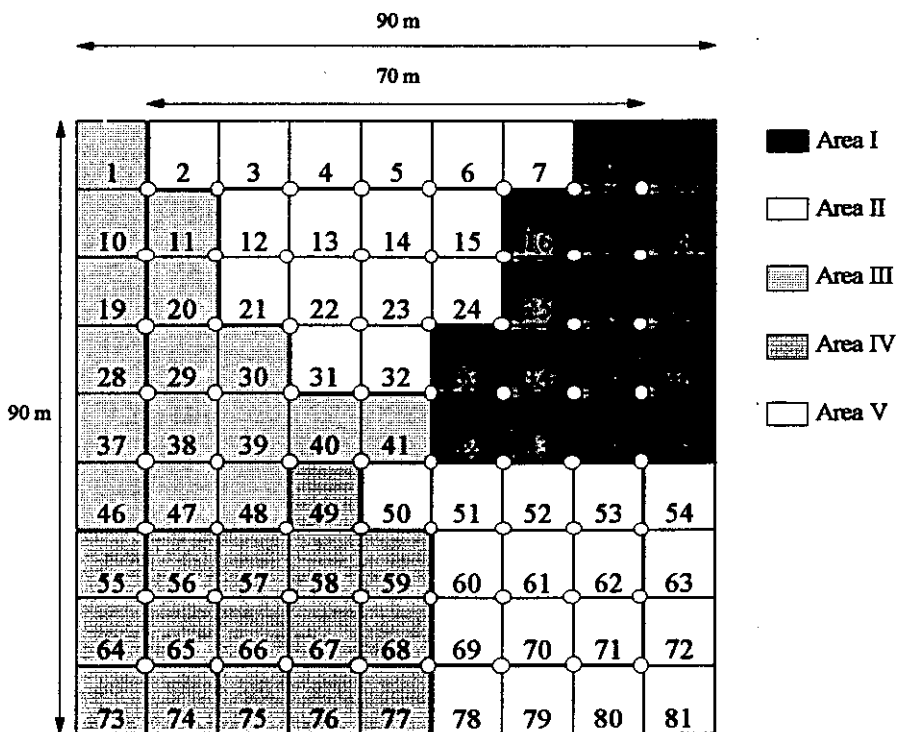
Gracias a una persona muy especial que durante la última parte de este trabajo ha soportado todo el peso de mis agobios, más los habituales y me ha enseñado a llevar con paciencia los altibajos que siempre produce la realización de una tesis. Gracias Mónica por tu paciencia, por una sonrisa a tiempo, por tu apoyo y por el resto que es todo.

Finalmente, gracias a mi familia que, en definitiva, es la que más ha sufrido el carácter y las neuras durante tanto tiempo. Gracias a Fran, Estela, José y Encarna por vuestra dedicación diaria en tan largo camino.

las cinco muestras, todos los turrículos encontrados para pesarlos en el laboratorio.



Sabana nativa



Brachiaria decumbens + *Pueraria phaseoloides*

Figura II.1. Diseño experimental para la realización de los muestreos cuantitativos en los dos sistemas estudiados. Los muestreos de distribución horizontal se realizan en los nodos (marcados con un círculo) del recuadro de $70 \times 70 \text{ m}^2$.

A continuación, se abre una zanja alrededor de todo el marco, aislando el monolito, con el fin de facilitar el corte de éste por estratos y evitar las posibles fugas de ejemplares. Cuatro operarios tardan entre 30 y 45 minutos en realizar este trabajo.

Después, se empieza a dividir el monolito en estratos de 10 cm de profundidad. El número de estratos (entre 5 y 8) varía según la época y está determinado por la migración vertical de las lombrices. El muestreo se da por terminado cuando se llega a un estrato en el que no aparecen lombrices.

Se comienza a revisar cada estrato, extrayendo pequeños bloques que se van desmenuzando manualmente. Las lombrices y los capullos que aparecen se introducen primero en una bandeja con agua para lavarlos y después se pasan a botes etiquetados que contienen formalina al 4% (10% de la solución comercial). Se anota el estado de actividad de los ejemplares. Toda la tierra revisada se introduce de nuevo al agujero formado.

La duración de la toma de la muestra es de un día completo de trabajo, siempre que las condiciones meteorológicas sean favorables.

II.1.2.2. Muestras de 20x20 cm (lavado y tamizado)

Estas muestras se utilizan para corregir las densidades subestimadas de los oligoquetos más pequeños.

La unidad de muestra es un bloque de tierra de 20x20x20 cm que se divide en dos estratos de 10 cm de profundidad. Sólo se profundizó hasta 20 cm porque la mayor parte de la población se ubica allí.

La vegetación y la hojarasca que recubre la superficie de muestreo es retirada y revisada para recoger los ejemplares que se encuentren en ella. A continuación, se abre una zanja que aísla el monolito, con el fin de facilitar el corte de éste por estratos y evitar las fugas de ejemplares. Se extraen los dos estratos y se procede inmediatamente a su lavado.

En un cubo con agua se introduce un puñado de tierra que se disgrega cuidadosamente y se pone en suspensión mediante un movimiento circular de la mano. Inmediatamente después se pasa el contenido del cubo a través de un primer tamiz de 2 mm de malla dispuesto sobre otra cubeta. El contenido de esta cubeta se vierte, previa agitación, primero sobre un tamiz de 1 mm y luego sobre otro de 0,5 mm de malla. Los tamices son revisados y todas las lombrices y los capullos encontrados se separan de las raíces y de la materia mineral del suelo y se introducen en pequeños botes con formalina al 4%.

Tanto en la sabana nativa como en el pasto introducido las muestras se tomaron desde marzo de 1994 hasta septiembre de 1995 (excepto junio 1994). Previamente, y sólo en el pasto introducido, se tomaron muestras desde octubre hasta diciembre de 1993 ($n = 3$, excepto octubre $n = 5$), con el fin de familiarizar a la mano de obra con la metodología que iba a ser empleada (Tabla II.1).

Tabla II.1. Número de muestras tomadas en cada uno de los sistemas estudiados.

AÑO	MES	Muestras de 1m ²		Muestras de 20x20cm ²		
		SABANA	PASTO	SABANA	PASTO	
1993	Octubre	-	5	-	10	
	Noviembre	-	3	-	6	
	Diciembre	-	3	-	6	
1994	Marzo	3	6	3	6	
	Abril	5	10	5	10	
	Mayo	5	10	5	10	
	Junio	-	-	-	-	
	Julio	5	10	5	10	
	Agosto	5	10	5	10	
	Septiembre	5	10	5	10	
	Octubre	5	10	5	10	
	Noviembre	5	10	5	10	
	Diciembre	5	10	5	10	
	1995	Enero	5	10	5	10
		Febrero	5	10	5	10
Marzo		5	10	5	10	
Abril		5	10	5	10	
Mayo		5	10	5	10	
Junio		5	10	5	10	
Julio		5	10	5	10	
Agosto		5	10	5	10	
Septiembre	5	10	5	10		

5 unidades muestrales al mes (excepto marzo de 1994, en donde se tomaron tres muestras) son extraídas al azar en cada uno de los dos sistemas estudiados en detalle

para seguir la dinámica poblacional de las diferentes especies de oligoquetos. El número de la cuadrícula muestreada aparece en la Tabla II.2.

Tabla II.2. Numeración de las cuadrículas muestreadas en los dos sistemas estudiados.

AÑO	MES	SABANA NATIVA					PASTO INTRODUCIDO				
		ÁREA I	ÁREA II	ÁREA III	ÁREA IV	ÁREA V	ÁREA I	ÁREA II	ÁREA III	ÁREA IV	ÁREA V
1994	Abril	17	15	30	55	60	8	3	47	73	53
	Mayo	33	23	48	73	72	25	24	38	68	79
	Julio	7	13	41	65	62	17	7	11	57	54
	Agosto	16	5	1	76	61	26	2	48	75	60
	Septiembre	27	6	40	57	63	35	22	19	65	71
	Octubre	36	21	10	64	80	27	21	40	74	62
	Noviembre	34	3	19	56	52	16	14	1	77	63
	Diciembre	35	25	29	49	70	18	32	28	64	51
1995	Enero	45	2	20	67	69	44	15	20	49	50
	Febrero	9	31	38	58	51	9	4	29	66	69
	Marzo	18	12	47	68	79	36	31	41	58	72
	Abril	8	14	39	66	81	43	12	30	76	78
	Mayo	26	24	46	74	54	45	23	37	56	52
	Junio	43	32	11	77	53	42	5	46	59	81
	Julio	42	22	37	59	71	33	13	10	67	61
	Agosto	44	4	28	75	78	34	6	39	55	80
	Septiembre	17	15	30	55	60	8	3	47	73	53

II.1.3. Evaluación de la distribución horizontal de las poblaciones

Se empleó un método especial para la visualización de la distribución espacial de las poblaciones basado en el análisis geoestadístico. La geoestadística es una herramienta matemática que fue desarrollada por MATHERON (1965) a partir de la Teoría de la Variable Regionalizada. El principal objetivo es describir cuantitativamente las variables que están distribuidas espacialmente, es decir, están correlacionadas en el espacio. Su aplicación a la Ecología del suelo es muy reciente (ROBERTSON, 1987; WEBSTER y BOAG, 1992; DELAVILLE *et al.*, 1995; ROSSI *et al.*, 1995), debido en gran parte al desarrollo que han experimentado en los últimos años los ordenadores personales y los programas informáticos asociados a dicho análisis.

Este tipo de muestreo se ha empleado para describir la estructura espacial horizontal de las distintas especies sobre el terreno y se basa en la metodología propuesta por ROSSI *et al.*, (1993). El diseño experimental consiste en tomar 64 unidades muestrales, WEBSTER y OLIVER (1992) recomiendan un mínimo de 50, distribuidas en una red regular de puntos equidistantes 10 metros que deben ser recogidas en el menor tiempo posible (no más de 48 horas), para evitar cambios importantes en los resultados obtenidos sobre la estructura demográfica de las poblaciones.

En cada punto de muestreo se cuenta el número de turrículos frescos encontrados sobre la superficie del suelo. A continuación, se extrae un monolito de 40x40x15 cm (adaptado de ROSSI, 1993, quien empleó monolitos de 20x20x15 cm, por el tamaño de una especie de gran tamaño) que es revisado manualmente en el lugar de muestreo. Se anotan los individuos clitelados, los no clitelados y los capullos que se obtienen de cada una de las especies encontradas. La tierra revisada y las lombrices son devueltas de nuevo al lugar de la muestra.

Este muestreo se realizó en los dos sistemas estudiados: sabana (noviembre 1993, noviembre 1994 y mayo 1995) y pasto (septiembre 1993, octubre 1994 y junio 1995).

II.1.4. Muestras de suelo para la determinación del contenido de humedad

Durante la realización del método cuantitativo de 1m² se procedió a la toma de una muestra de suelo en cada uno de los estratos revisados para obtener el valor de humedad. Con el fin de minimizar las pérdidas de humedad en los estratos que quedan al descubierto, se profundiza unos 5 cm en una de las paredes del agujero formado (la que menor insolación había recibido) y se extrae la tierra. En cada estrato se recogen dos bolsas, con un tamaño de 5x20 cm, que contienen unos 400 g. de tierra aproximadamente. Posteriormente, todas las bolsas debidamente etiquetadas por estratos son llevadas al laboratorio.

II.2. TRABAJO DE LABORATORIO

II.2.1. Tratamiento de los ejemplares

II.2.1.1. Muestreos cualitativos (Estudio taxonómico y cultivos en laboratorio)

II.2.1.1.1. Estudio taxonómico

Los individuos obtenidos se lavan en agua y se introducen en una mezcla a partes iguales de formalina al 4% y alcohol de 70°. Se sacan de esta solución cuando dejan de moverse, de algunos segundos a un máximo de dos minutos dependiendo del tamaño de la especie y se colocan sobre una superficie plana hasta que se endurecen, alrededor de cinco minutos. De esta manera los individuos se fijan lo suficientemente estirados como para facilitar su disección. A continuación se introducen en tubos etiquetados con formalina al 4%.

II.2.1.1.2. Cultivos en laboratorio

Los cultivos en laboratorio nos va a permitir calcular ciertos parámetros que serían muy difíciles de calcular en condiciones de campo, como la tasa de ingestión de tierra, el crecimiento de los individuos, la mortalidad y la producción de capullos.

Se realizaron cultivos en condiciones controladas de laboratorio de tres de las especies encontradas, siguiendo la metodología propuesta por LAVELLE (1971; 1973; 1978) y se basa en el cambio de las propiedades físicas de la tierra consumida frente a la no-ingerida. También se cultivaron los capullos obtenidos en el campo y en los cultivos de los individuos en laboratorio.

- **Cultivo de los individuos. Efecto de la humedad del suelo en el consumo de tierra y crecimiento**

El suelo recogido para los cultivos se dejaba secar al aire en grandes planchas. Cuando estaba completamente seco, se tamizaba a través de una malla de 1 ó 2 mm, dependiendo del tamaño de la especie que íbamos a cultivar. Las características del suelo empleado se detallan en el Anexo Tabla 2.

Antes de realizar las series de cultivos se determinó el efecto de la humedad del suelo sobre el crecimiento y consumo de tres especies consideradas: *A. yoparensis*, *G. sikuani* y *M. carimaguensis*. Los individuos fueron cultivados en botes, *A. yoparensis* y *M. carimaguensis*, o en placas de Petri, *G. sikuani*, que contenían tierra humedecida con valores que oscilaban entre menos del pF 4.2 (11,6%) hasta más del pF 2.5 (38,5%), siguiendo la metodología descrita en LAVELLE (1971, 1973 y 1974). Los botes se mantuvieron cerrados para evitar la desecación y se abrían cada día unos 10 minutos para favorecer la oxigenación. La temperatura del laboratorio se mantuvo constante a 27° C.

- **Cultivos en serie de *A. yoparensis***

Una vez calculado el valor de humedad en el que se producía el máximo crecimiento se cultivaron individuos de esta especie. La tierra seca era introducida en botes de 10x10x5 cm y humedecida hasta la capacidad de campo (pF 2.5). Transcurridos unos 7-10 días se revisaban los botes para extraer las heces y pesar los individuos, que se depositaban en un nuevo cultivo.

Se cultivaron 6 series con 4-5 inmaduros que procedían de capullos eclosionados en el laboratorio. Las series 1 hasta la 4 desde el 21 de octubre de 1994 hasta el 4 de octubre de 1995 y las series 5 y 6 desde el 22 de noviembre de 1994 hasta el 4 de octubre de 1995. Además, se cultivaron otras 6 series con dos adultos cada una procedentes de cultivos realizados previamente en el laboratorio. Las series 1-3 desde el 22 de noviembre de 1994 hasta el 26 de octubre de 1995 y las series 3 y 6 desde el 3 de diciembre de 1994 hasta el 26 de octubre de 1995.

- **Incubación de los capullos**

Los capullos que se obtuvieron en el campo y en los cultivos de laboratorio eran depositados en placas Petri con un papel de filtro húmedo después de ser pesados. Las placas eran revisadas todos los días para humedecer el papel de filtro y para controlar la eclosión de los capullos. Tras ésta, se anotaba el momento de la eclosión, el número de

individuos emergidos de cada capullo² y su peso.

- **Cultivo de individuos en estivación**

Algunos individuos inactivos que fueron encontrados en la época seca fueron introducidos en placas Petri o botes que contenían tierra húmeda hasta la capacidad de campo (pF 2.5). Estos se revisaban a diario para comprobar si las lombrices entraban en actividad.

II.2.1.2. Muestreos cuantitativos (Estudio de la estructura de las comunidades y la dinámica poblacional)

Los individuos se colocan en una bandeja con agua en donde se van limpiando y separando las distintas especies. Los individuos completos se pesan después de dejarlos algunos segundos sobre papeles de filtro con el fin de retener el exceso de humedad en el tegumento. De los fragmentos sólo se consideran las porciones anteriores que serán válidas para calcular la densidad de individuos y su biomasa, aunque para el cálculo de ésta será preciso realizar unas correcciones que estimen el peso que le correspondería al individuo completo.

Finalmente, los ejemplares son guardados por estratos en bolsas selladas con formalina al 4%. Los valores de biomasa están referidos a su peso en formalina, siendo éste un 16,1% más bajo en promedio que el peso en vivo (Tabla II.3).

Tabla II.3. Pérdida de peso en vivo de las distintas especies cuando son introducidas en una solución de formalina al 4%.

ESPECIE	Pérdida de peso (%)	Número de observaciones
<i>A. yoparensis</i>	18,8 ± 3,2	11
<i>A. ofeliae</i>	15,4 ± 2,6	13
<i>A. ainawi</i>	17,4 ± 4,8	10
<i>G. sikuani</i>	16,9 ± 5,3	10
<i>M. carimaguensis</i>	12,1 ± 4,1	15
<i>M. martiodrilii</i>	15,8 ± 3,9	19

² En principio, el número de individuos eclosionados proporciona el número de embriones viables y no el número total.

II.2.2. Peso estimado de los individuos incompletos

Durante la realización de los muestreos cuantitativos (1m² y 20x20 cm) se obtienen individuos incompletos, es decir, fragmentados, por lo que no se puede saber el peso total del individuo. Cuando la muestra obtenida se revisa en el laboratorio, sólo serán consideradas útiles las porciones anteriores de esos individuos fragmentados.

Durante los tres primeros meses de muestreo, entre octubre y diciembre de 1993, la proporción de individuos cortados por especie fue muy diferente (Tabla II.4). Así, por ejemplo, casi un 70% en *G. sikuani* y menos de un 5% en *M. carimaguensis*. A pesar de esta variabilidad la estimación se calculó en todas las especies, pues en todo el periodo de estudio se obtuvieron individuos cortados de cada una de ellas.

Tabla II.4. Porcentaje de individuos cortados en cada especie durante los muestreos previos realizados entre octubre y diciembre de 1993.

Especie	Total individuos	Individuos partidos	% Individuos partidos
<i>A. yoparensis</i>	29	6	20,7
<i>A. ofeliae</i>	12	5	41,7
<i>G. sikuani</i>	794	555	69,9
<i>M. carimaguensis</i>	36	1	2,8
<i>M. martiodrilii</i>	172	0	0

LAVELLE (1978) cita el trabajo de FERNÁNDEZ (1974) en el que se describe la existencia de una relación, altamente significativa, entre el peso del individuo y un valor igual al producto del diámetro de la región anterior por su longitud hasta el segmento 13 para la especie *Dichogaster terrae-nigrae* (Octochaetidae) en las sabanas de Lamto (Costa de Marfil).

Basándonos en este trabajo se ha desarrollado una nueva metodología que nos permite estimar la biomasa de las poblaciones que han sido estudiadas. Esta metodología consiste en medir únicamente el diámetro preclitelar máximo y relacionarlo con el peso del individuo (conservado en formalina al 4%).

Los individuos empleados para establecer la relación se obtuvieron en la época lluviosa, durante el mes de agosto de 1993, mediante muestreos cualitativos. Los

individuos, que debían ser completos, se introducían en botes que contenían formalina al 4% y se llevaban posteriormente al laboratorio, en donde se medían el diámetro máximo preclitelar y el peso. Los valores obtenidos fueron sometidos a un análisis de regresión lineal simple en el que existen dos posibilidades:

1. Cuando no se evidencia de forma clara una relación entre las dos variables, se confirma su ausencia mediante la aplicación de un coeficiente de correlación lineal simple r y se comprueba su grado de significación.
2. Cuando existe una relación entre las dos variables se identifica el tipo de función que mejor se ajuste a la relación observada.

Para las especies estudiadas han aparecido dos tipos de relaciones:

- lineal: $y = a + bx$
- exponencial: $y = ae^{bx}$, siendo $b > 0$

Hay dos especies para las que no se ha hallado ninguna estimación de peso; una de ellas es *Andiorrhinus* sp. 2, de la cual sólo apareció un ejemplar y la otra especie es *Metadrilus* spp., de la que no se obtuvieron suficientes ejemplares para calcular la ecuación de estimación de peso.

En la Tabla II.5 se muestran el tipo de relación, las ecuaciones de estimación de peso ($Z(x)$), el coeficiente de regresión (r) y el número de observaciones asociadas a cada especie (N).

Tabla II.5. Coeficientes de correlación r y ecuaciones asociadas obtenidos para algunas especies de Carimagua.

Especie	Tipo de relación	Ecuación Z (x)	Coefficiente r	N
<i>A. yoparensis</i>	lineal	$y = 0.482x - 0.892$	0.947**	(n = 30)
<i>A. ofeliae</i>	lineal	$y = 2.077x - 7.922$	0.935**	(n = 28)
<i>A. ainawi</i>	lineal	$y = 0.083x - 0.071$	0.972**	(n = 19)
<i>G. sikuani</i>	lineal	$y = 0.123x - 0.066$	0.947**	(n = 12)
<i>M. carimaguensis</i>	exponencial	$y = e^{0.541x - 2.423}$	0.991**	(n = 29)
<i>M. martiodrillii</i>	lineal	$y = 0.0151x - 0.0036$	0.961**	(n = 7)

** $p < 0,01$ para $n-2$ grados de libertad.

Todas las especies, excepto *M. carimaguensis*, presentan un tipo de relación lineal. En las Figuras II.2 hasta II.7 se muestra la recta de regresión, junto con la recta de predicción del intervalo al 95%. Asimismo se indican la ecuación y el coeficiente de correlación r obtenidos.

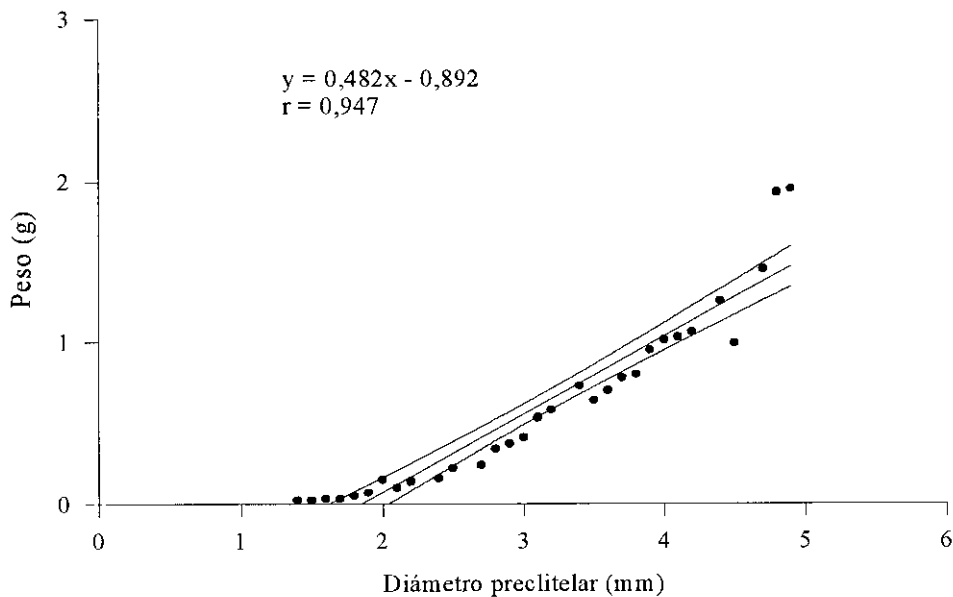


Figura II.2. Relación entre el diámetro preclitelar y el peso en *A. yoparensis*

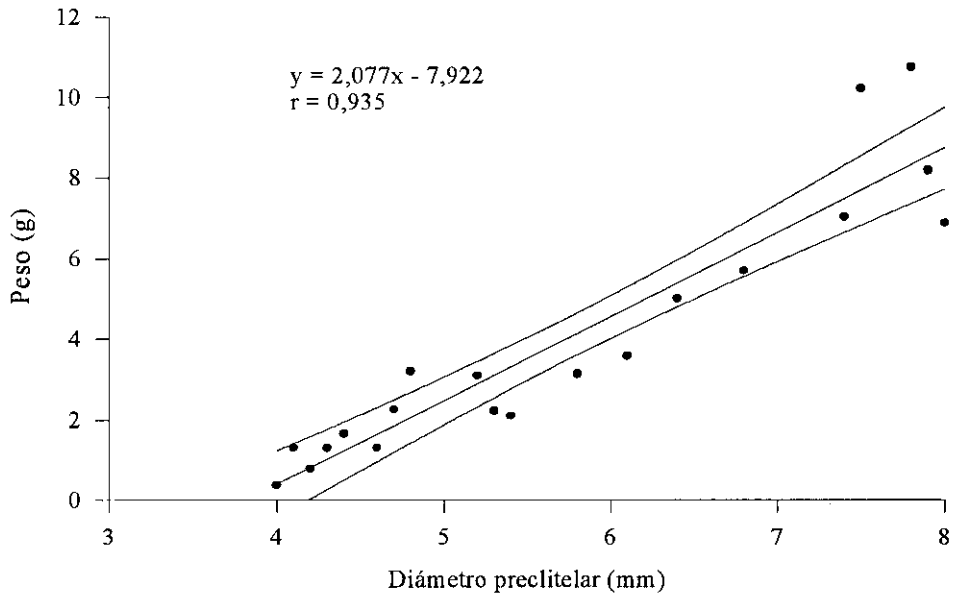


Figura II.3. Relación entre el diámetro prelitelar y el peso en *A. ofeliae*

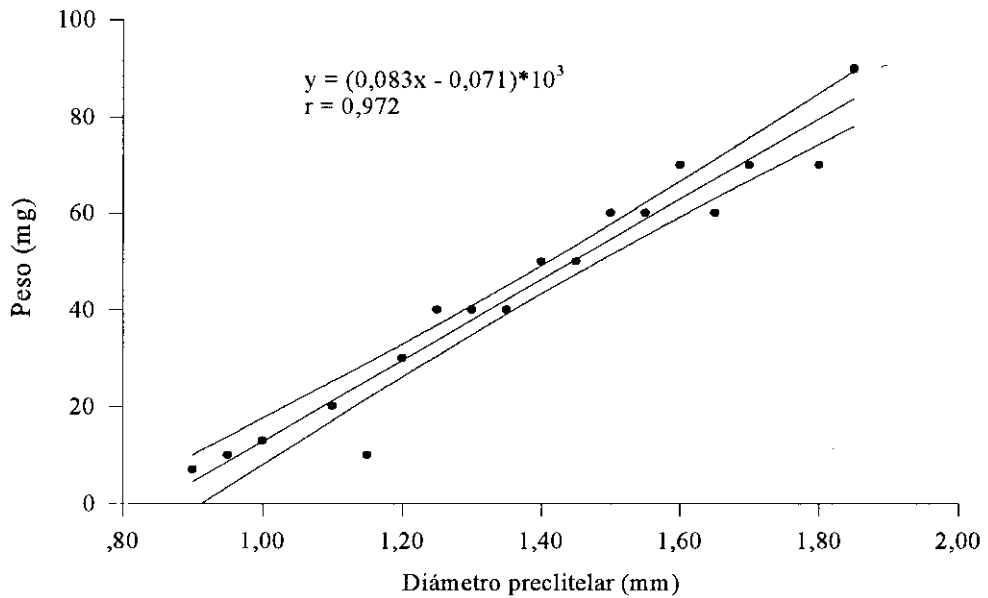


Figura II.4. Relación entre el diámetro prelitelar y el peso en *A. ainawi*

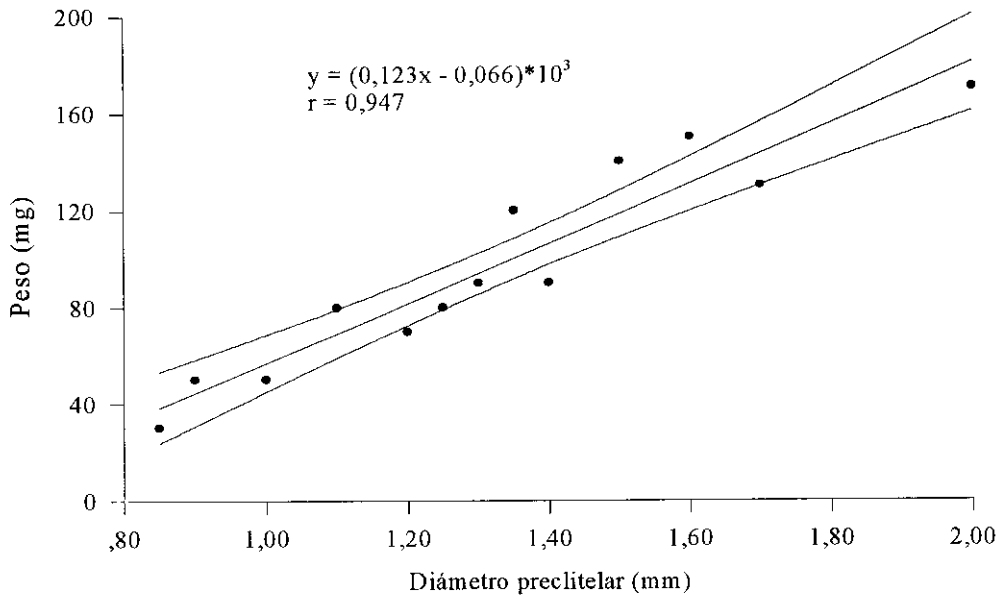


Figura II.5. Relación entre el diámetro preclitelar y el peso en *G. sikuani*

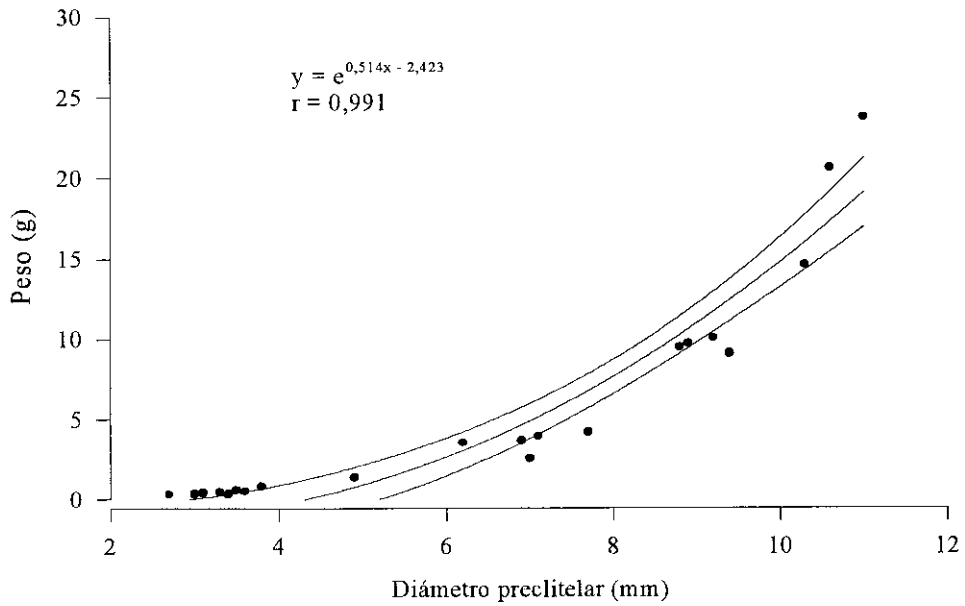


Figura II.6. Relación entre el diámetro preclitelar y el peso en *M. carimaguensis*

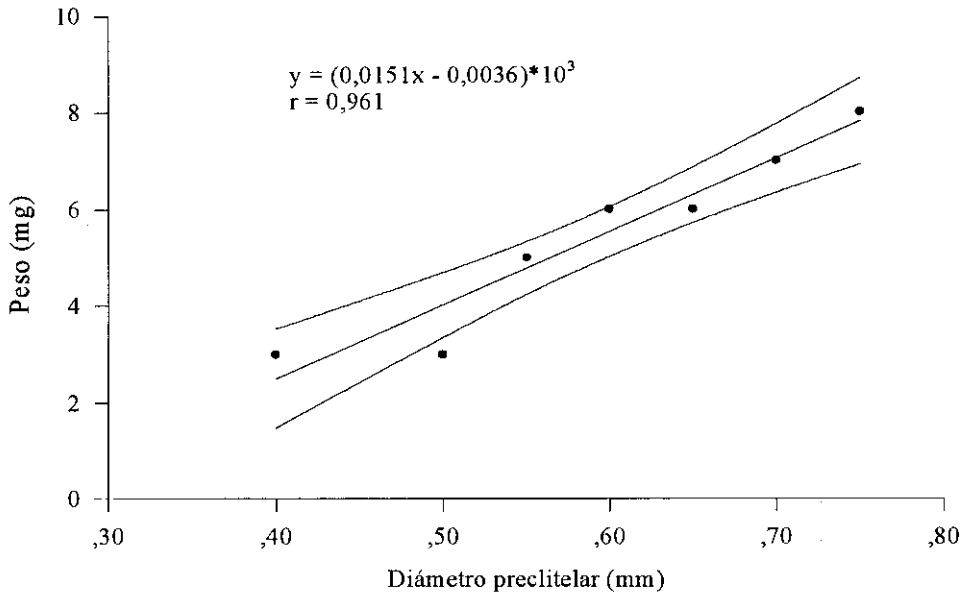


Figura II.7. Relación entre el diámetro preclitelar y el peso en *M. martiodrilii*

Una vez obtenidas las ecuaciones para cada especie ya fue posible calcular el peso de los individuos incompletos, obteniendo así valores de biomasa más fiables. En el Anexo tabla 3 se incluyen las correspondencias entre el diámetro preclitelar de un fragmento y el peso que le correspondería al ejemplar completo.

II.2.3. Corrección de la abundancia para las especies de menor talla

El método de lavado y tamizado se aplica para corregir las densidades subestimadas, al realizar el muestreo de 1m^2 , de aquellas especies con peso máximo en estado adulto menor de $0,2\text{ g}$ (LAVELLE, 1978). Esto nos va a permitir analizar dos tipos de datos:

II.2.3.1. Eficacia global estacional del método manual de 1m^2 .

II.2.3.2. Corrección de la densidad en función de la talla de los individuos.

Las especies sometidas a este análisis fueron: *G. sikuani*, *A. ainawi* y *M.*

martiodrilii.

II.2.3.1. Eficacia global estacional del método manual de 1m².

La realización de un muestreo directo manual durante un largo período de tiempo conlleva la obtención de valores muy fluctuantes de la eficacia global del método. Varios factores son responsables de esta variabilidad, a saber: humedad del suelo, granulometría y densidad radicular (LAVELLE, 1978). Por otro lado, el entrenamiento de los operarios que realizan dicho muestreo y su motivación condicionan también estas diferencias (BOUCHÉ, 1972; LAVELLE, 1978).

- *G. sikuani*

La eficacia global promedia del método manual sobre el lavado, considerando ambos sistemas, fue de un 54,9%. Los valores promedios mensuales de eficacia global del método manual respecto al lavado/tamizado se expresan en la Tabla II.6.

Tabla II.6. Valores promedios mensuales de densidad de *G. sikuani* en la sabana y en el pasto y eficacia global del método manual (media \pm desviación típica).

MES	SABANA NATIVA			PASTO INTRODUCIDO		
	Densidad EM	Densidad LT	Eficacia % EM/LT	Densidad EM	Densidad LT	Eficacia % EM/LT
Mar-94	15,3	16,7	92,0	12,7	54,2	23,4
Abr-94	76,0	90,0	84,4	41,8	45,0	92,9
May-94	53,4	152,5	35,0	93,2	152,5	61,1
Jul-94	88,4	90,0	98,2	46,0	57,5	80,0
Ago-94	47,6	70,0	68,0	44,6	85,0	52,5
Sep-94	27,4	42,5	64,5	38,0	65,0	58,5
Oct-94	19,4	20,0	97,0	32,6	42,5	76,7
Nov-94	20,2	27,5	73,4	29,0	50,0	58,0
Dic-94	12,6	45,0	28,0	20,3	45,0	45,0
Ene-95	4,8	17,5	27,4	0,8	5,0	16,0
Feb-95	3,6	32,5	11,1	0	7,5	0
Mar-95	4,6	22,5	20,4	0,6	5,0	12,0
Abr-95	7,0	45,0	15,6	4,4	42,5	10,3
May-95	25,2	50,0	50,4	32,8	75,0	43,7
Jun-95	33,8	55,0	61,4	120,0	142,5	84,2
Jul-95	71,6	92,5	77,4	118,8	185,0	64,2
Ago-95	33,4	12,5	100,0	58,8	115,0	51,1
Sep-95	10,4	25,0	41,6	60,0	60,0	100
Media \pm d.t.	30,8 \pm 26,3	50,4 \pm 36,5	58,1 \pm 30,3	41,9 \pm 37,6	68,6 \pm 50,6	51,7 \pm 29,7

Aparecen diferencias entre los dos sistemas, un 58,1% de eficacia en la sabana y

un 51,7% en el pasto, debido quizás a la mayor densidad radicular existente en este último. También aparecen diferencias en las variaciones estacionales; en la sabana la eficacia disminuye en los meses correspondientes a la época seca, siendo febrero de 1995 el mes con el valor más bajo (11,1%). Sin embargo, en mayo de 1994, inicio de la época lluviosa, también aparece un valor muy bajo de eficacia (35%). La máxima eficacia se obtuvo en octubre de 1994 (97%) y en agosto de 1995 (100%).

También en el pasto se obtuvieron los valores más bajos en los meses de época seca, mientras que los máximos valores aparecieron en abril de 1994 (92,9%) y en septiembre de 1995 (100%).

- *A. ainawi*

La eficacia global promedio del método manual sobre el lavado, considerando ambos sistemas, fue de un 90%. El método de lavado/tamizado ha sido ineficaz en este caso. Esto significa que casi la totalidad de los individuos se han obtenido mediante la realización del muestreo manual de 1m². Los valores promedios mensuales de eficacia global del método manual respecto al lavado/tamizado se expresan en la Tabla II.7.

Tabla II.7. Valores promedios mensuales de densidad de *A. ainawi* en la sabana y en el pasto y eficacia global del método manual (media \pm desviación típica).

MES	SABANA NATIVA			PASTO INTRODUCIDO		
	Densidad EM	Densidad LT	Eficacia % EM/LT	Densidad EM	Densidad LT	Eficacia % EM/LT
Mar-94	2,0	0,2	100,0	0,3	0	-
Abr-94	5,8	1,2	100,0	1,8	0,3	100,0
May-94	21,0	1,5	100,0	5,0	0,1	100,0
Jul-94	2,0	0,5	100,0	0,6	0,1	100,0
Ago-94	8,8	1,5	100,0	0,6	0,7	85,7
Sep-94	3,2	0,3	100,0	0,6	0,5	100,0
Oct-94	3,2	0,4	100,0	1,4	0,1	100,0
Nov-94	1,0	0,7	100,0	0,2	0,8	25,0
Dic-94	0,8	0,1	100,0	0,2	0,5	40,0
Ene-95	0	0	-	0	0	-
Feb-95	0,6	0,1	100,0	0	0,1	0
Mar-95	0,2	0,1	100,0	0,2	0	-
Abr-95	2,4	1,1	100,0	0,2	0,4	50,0
May-95	5,2	0,3	100,0	6,0	0,4	100,0
Jun-95	7,0	0,7	100,0	7,4	0,9	100,0
Jul-95	2,0	0,3	100,0	3,0	0,3	100,0
Ago-95	0,8	0,5	100,0	3,8	0,3	100,0
Sep-95	2,8	1	100,0	0,4	0,2	100,0
Media \pm d.t.	3,8 \pm 4,9	0,6 \pm 2,5	100,0	1,8 \pm 2,3	0,3 \pm 0,3	80,0 \pm 33,8

En la sabana se ha obtenido una eficacia del 100% en todos los meses. En enero de 1995 no se obtuvieron individuos por ninguno de los dos métodos indicando que también se recogieron todos los individuos que no había. En el pasto los valores de eficacia también son muy altos, aunque se observa una tendencia a disminuir al final de la época lluviosa, en noviembre de 1994.

• *M. martiodrilii*

La eficacia global promedio para esta especie, que en estado adulto alcanza un peso máximo de 0,015 g, fue de un 37,7%, con diferencias entre los dos sistemas considerados. Los valores promedios mensuales de eficacia global del método manual respecto al lavado/tamizado se expresan en la Tabla II.8.

Tabla II.8. Valores promedios mensuales de densidad de *M. martiodrilii* en la sabana y en el pasto y eficacia global del método manual (media \pm desviación típica).

MES	SABANA NATIVA			PASTO INTRODUCIDO		
	Densidad EM	Densidad LT	Eficacia % EM/LT	Densidad EM	Densidad LT	Eficacia % EM/LT
Mar-94	0	0	-	0,3	4,2	7,9
Abr-94	9,0	10,0	90,0	18,6	40,0	46,5
May-94	19,4	47,5	40,8	68,4	150,0	45,6
Jul-94	20,0	120,0	16,7	27,6	42,5	64,9
Ago-94	16,4	57,5	28,5	45,6	55,0	82,9
Sep-94	24,2	52,5	46,1	10,0	30,0	33,3
Oct-94	2,8	2,5	-	10,8	17,5	61,7
Nov-94	0,6	10,0	6,0	5,6	55,0	10,2
Dic-94	0	0	-	1,2	2,5	48,0
Ene-95	0	2,5	0	0	0	-
Feb-95	0	0	-	0	0	-
Mar-95	0	0	-	0	0	-
Abr-95	0,2	0	-	0	0	-
May-95	4,2	30,0	14,0	14,4	52,5	27,4
Jun-95	5,2	47,5	10,9	28,0	110,0	25,4
Jul-95	7,4	20,0	37,0	29,4	37,5	78,4
Ago-95	18,2	37,5	48,5	28,0	55,0	50,9
Sep-95	10,4	27,5	37,8	5,0	15,0	33,3
Media \pm d.t.	7,7 \pm 8,4	25,8 \pm 31,3	31,4 \pm 24,6	16,3 \pm 18,8	37,0 \pm 40,6	44,0 \pm 22,9

En la sabana, el mayor valor de eficacia se obtuvo en abril de 1994 (90%) y los meses de verano fueron de nuevo los de menor eficacia; incluso hubo meses en los que no se obtuvieron individuos durante la aplicación de los lavados.

En el pasto los máximos valores ocurrieron en agosto de 1994 (82,9%) y en julio

de 1995 (78,4%). En la época seca tampoco se recolectaron individuos, ni en el muestreo directo ni en los lavados.

II.2.3.2. Corrección de la densidad en función de la talla de los individuos.

El sistema de corrección toma en cuenta la estructura de las poblaciones en clases de peso. A los efectivos de cada una de las clases de peso se le aplica un factor multiplicador N^* (LAVELLE, 1978):

$$N^* = a_1/a_2$$

en donde a_1 es la densidad por metro cuadrado de la clase a de la especie considerada obtenida por lavado y a_2 es la densidad de la misma clase obtenida por el método manual.

- *G. sikuani*

Tabla II.9. Frecuencia de individuos de *G. sikuani* obtenidos mediante los dos métodos para cada clase de peso en los dos sistemas estudiados.

Clases de peso (g)	Manual 1m ²		Lavado/tamizado	
	Sabana	Pasto	Sabana	Pasto
0,01	46	22	12	13
0,02	152	84	23	12
0,03	210	154	35	23
0,04	295	261	35	33
0,05	132	173	20	12
0,06	338	458	46	56
0,07	428	489	49	63
0,08	313	489	36	58
0,09	396	579	37	74
0,10	133	172	15	17
0,11	181	412	30	67
0,12	65	205	16	34
0,13	26	92	3	12
0,14	9	68	2	6
0,15	3	34	2	2
0,16	2	14	1	1
0,17	1	14	0	1
0,18	0	4	0	0
0,19	1	4	0	0
0,20	0	2	0	0
0,21	0	3	0	0
0,22	0	1	0	0
0,23	0	0	0	0
0,24	0	0	0	0
0,25	0	1	0	0

A partir de esta tabla de frecuencias se calculó la eficacia promedio del método manual frente a los lavados para cada clase de peso. En la sabana, considerando el método manual de 1m², el porcentaje de individuos con peso superior a 0,12 g representa el 4% del total. En el pasto, con el mismo método, el 6,3% de todos los individuos obtenidos tuvieron peso mayor de 0,10 g. En el método de lavado/tamizado, considerando los dos sistemas juntos, el porcentaje de individuos obtenidos con peso superior a 0,12 g es de un 10,6%. Por esta razón la relación que se establece entre la eficacia del método manual respecto a los lavados en cada clase de peso no incluye los valores asociados a los individuos mayores de 0,12 g (Figuras II.8 a II.10) y está basada en los valores expresados en la Tabla II.10 (a-c).

Tabla II.10.a. Densidad media por metro cuadrado de las diferentes clases de peso de *G. sikuani* en la sabana nativa.

Método	Clases de peso (g)										
	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,07	0,08	0,09	0,10	0,11
1m ²	0,5	1,7	2,4	3,4	1,5	3,8	4,9	3,6	4,5	1,5	2,1
Lavado/tamizado	1,7	3,3	5	5	2,8	6,5	7	5,1	5,3	2,1	4,3
Eficacia (%)	29,4	51,5	48,0	68,0	53,6	58,5	70,0	70,6	84,9	71,4	48,8

Tabla II.10.b. Densidad media por metro cuadrado de las diferentes clases de peso de *G. sikuani* en el pasto introducido.

Método	Clases de peso (g)											
	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,07	0,08	0,09	0,10	0,11	0,12
1m ²	0,3	0,9	1,7	3	2	5,2	5,6	5,6	6,6	1,9	4,7	2,3
Lavado/tamizado	1,8	1,7	3,3	4,7	1,7	8	8,9	8,2	10,5	2,4	9,5	4,8
Eficacia (%)	16,7	52,9	51,5	63,8	100	65,0	62,9	68,3	62,9	79,2	49,5	47,9

Tabla II.10.c. Densidad media por metro cuadrado de las diferentes clases de peso de *G. sikuani* en los dos sistemas estudiados.

Método	Clases de peso (g)											
	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,07	0,08	0,09	0,10	0,11	0,12
1m ²	0,8	2,6	4,1	6,4	3,5	9	10,5	9,2	11,1	3,4	6,8	2,3
Lavado/tamizado	3,5	5	8,3	9,7	4,5	14,5	15,9	13,3	15,8	4,5	13,8	4,8
Eficacia (%)	22,9	52,0	49,4	66,0	77,8	62,1	66,0	69,2	70,3	75,6	49,3	47,9

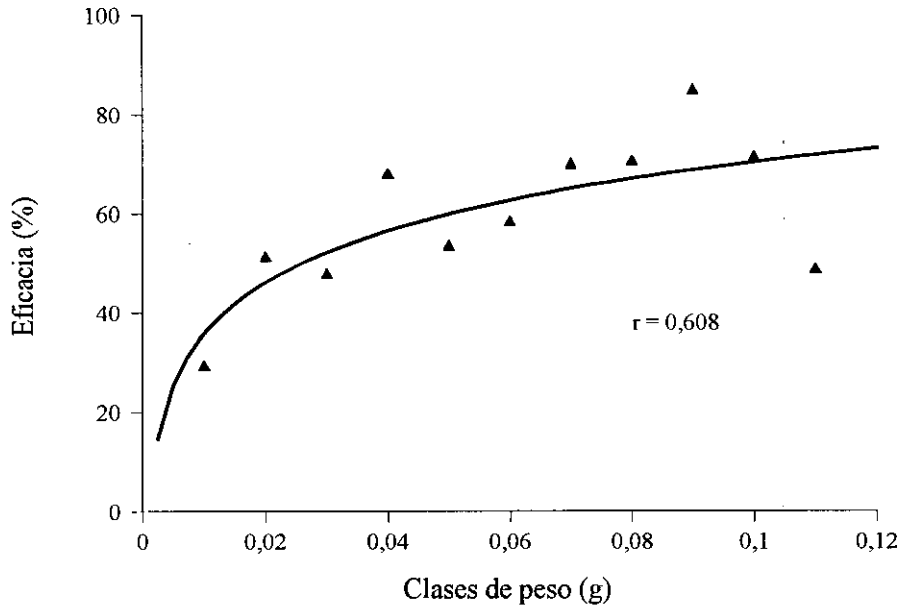


Figura IL8. Eficacia del método manual en función del peso de *G. sikuani* en la sabana nativa (ANOVA, $p = 0,011$).

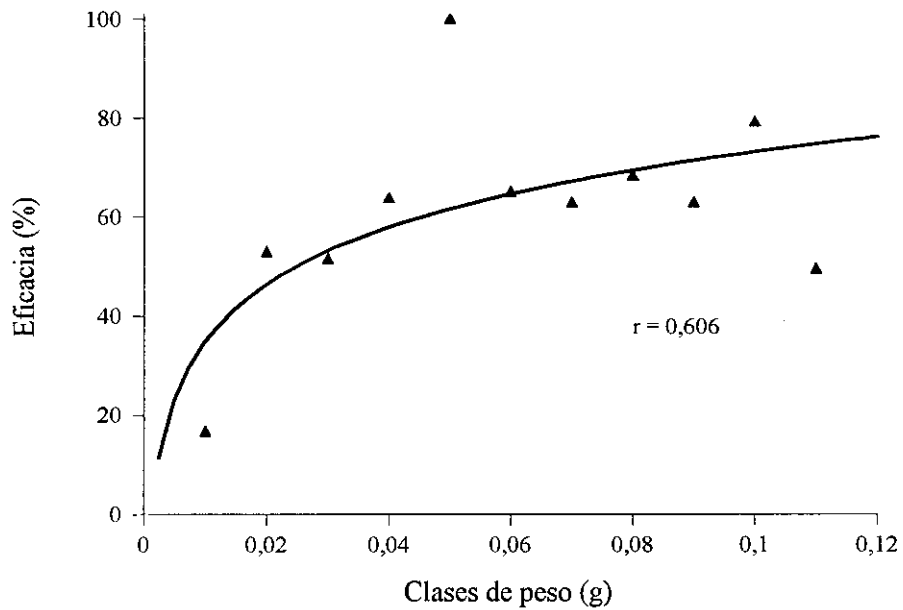


Figura IL9. Eficacia del método manual en función del peso de *G. sikuani* en el pasto introducido (ANOVA, $p < 0,05$).

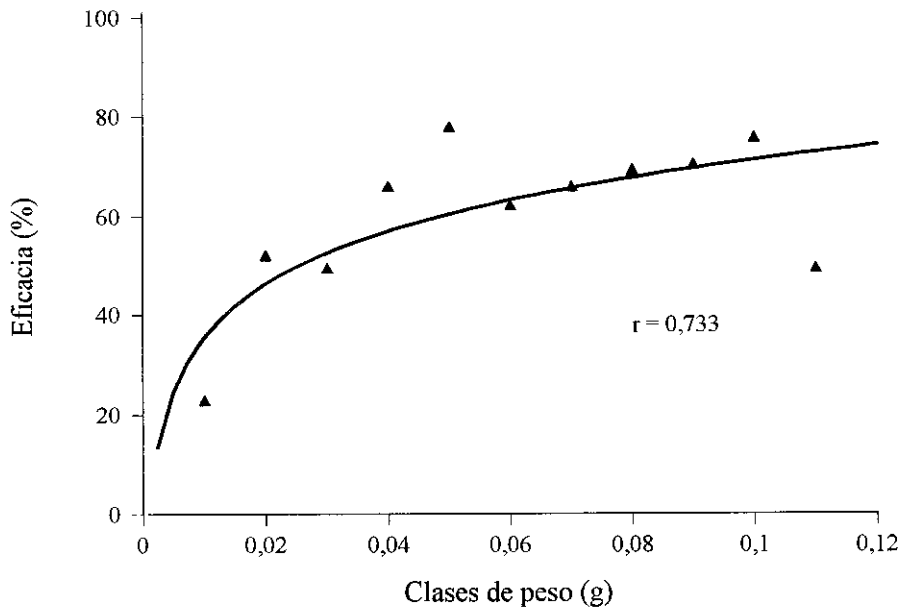


Figura II.10. Eficacia del método manual en función del peso de *G. sikuani* considerando ambos sistemas (ANOVA, $p = 0,010$).

- *A. ainawi*

Tabla II.11. Frecuencia de individuos de *A. ainawi* obtenidos mediante los dos métodos para cada clase de peso en los dos sistemas estudiados.

Clases de peso (mg)	Manual 1m ²		Lavado/tamizado	
	Sabana	Pasto	Sabana	Pasto
0-0,01	63	28	50	35
0,01-0,02	86	18	21	5
0,02-0,03	27	19	8	1
0,03-0,04	30	21	5	4
0,04-0,05	66	31	10	5
0,05-0,06	36	18	6	2
0,06-0,07	21	16	3	2
0,07-0,08	7	1	0	1
0,08-0,09	4	2	1	1
0,09-0,10	0	4	0	1
0,10-0,11	0	0	0	1

El porcentaje de individuos obtenidos con peso superior a 0,07 g fue de un 3,5%, considerando los dos métodos. Por esta razón, y al igual que ocurrió con la especie anterior, la relación entre la eficacia del método manual respecto al lavado-tamizado se basa en los datos expresados en la Tabla II.12 (a-c) (Figuras II.11 a II.13).

Tabla II.12.a. Densidad media por metro cuadrado de las diferentes clases de peso de *A. ainawi* en la sabana nativa.

Método	Clases de peso (g)						
	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,07
1m ²	0,72	0,98	0,31	0,34	0,75	0,41	0,24
Lavado/tamizado	7,10	2,98	1,14	0,71	1,42	0,85	0,43
Eficacia (%)	10,1	32,8	27,0	48,0	52,8	48,0	56,0

Tabla II.12.b. Densidad media por metro cuadrado de las diferentes clases de peso de *A. ainawi* en el pasto introducido.

Método	Clases de peso (g)							
	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,07	0,08
1m ²	0,32	0,20	0,22	0,24	0,35	0,20	0,18	0,01
Lavado/tamizado	4,97	0,71	0,14	0,57	0,71	0,28	0,28	0,14
Eficacia (%)	6,4	28,8	100,0	42,0	49,6	72,0	64,0	8,0

Tabla II.12.c. Densidad media por metro cuadrado de las diferentes clases de peso de *A. ainawi* en los dos sistemas estudiados.

Método	Clases de peso (g)							
	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,07	0,08
1m ²	0,52	0,59	0,26	0,29	0,55	0,31	0,21	0,05
Lavado/tamizado	6,04	1,85	0,64	0,64	1,07	0,57	0,36	0,07
Eficacia (%)	8,6	32,0	40,9	45,3	51,7	54,0	59,2	64,0

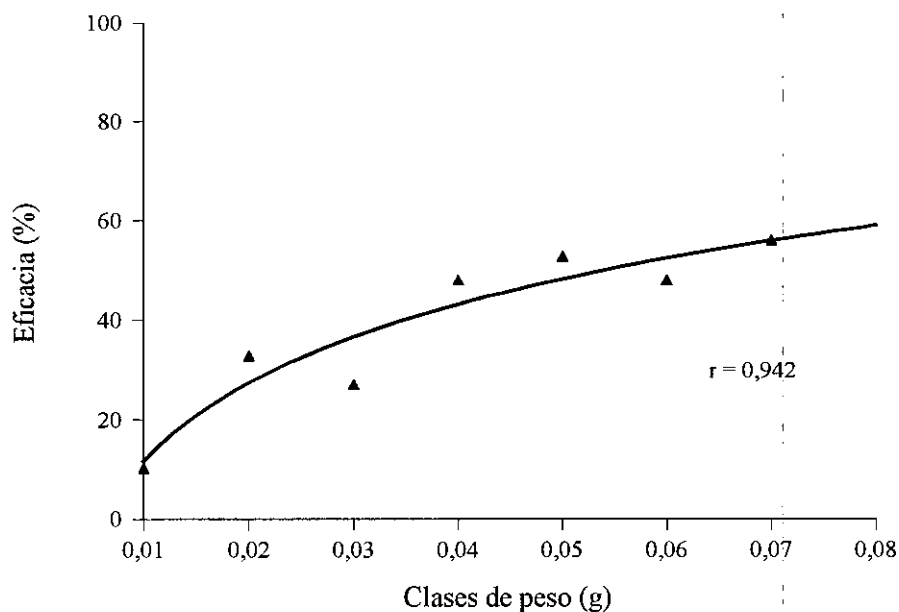


Figura II.11. Eficacia del método manual en función del peso de *A. ainawi* en la sabana nativa (ANOVA, $p = 0,001$).

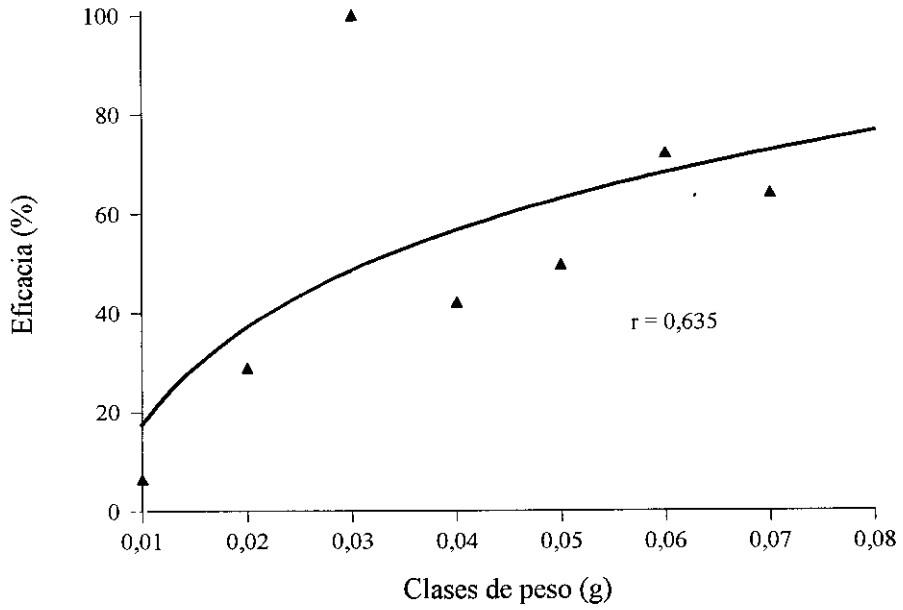


Figura II.12. Eficacia del método manual en función del peso de *A. ainawi* en el pasto introducido (ANOVA, n.s.)

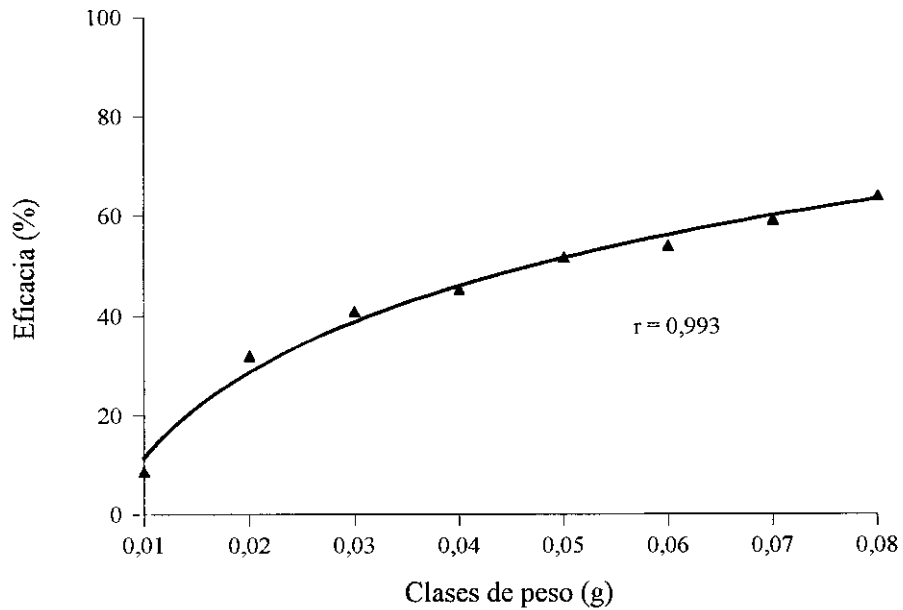


Figura II.13. Eficacia del método manual en función del peso de *A. ainawi* considerando ambos sistemas (ANOVA, $p < 0,001$).

- *M. martiodrilii*

Tabla II.13. Frecuencia de individuos de *M. martiodrilii* obtenidos mediante los dos métodos para cada clase de peso en los dos sistemas estudiados.

Clases de peso (mg)	Manual 1m ²		Lavado/tamizado	
	Sabana	Pasto	Sabana	Pasto
1	4	8	3	3
2	32	76	11	6
3	110	135	42	32
4	172	249	45	39
5	189	322	38	72
6	97	322	24	65
7	39	190	16	29
8	22	89	2	10
9	14	39	3	5
10	4	20	1	0
11	2	11	1	1
12	1	2	0	1
13	0	3	0	0
14	3	1	0	1
15	0	0	0	0
16	0	0	0	0
17	0	1	0	0

El porcentaje de individuos obtenidos con peso superior a 9 mg fue, en promedio, de un 1,3%, considerando los dos métodos. Por esta razón, y al igual que ocurrió para las especies anteriores, la relación entre la eficacia del método manual respecto al lavado/tamizado se basa en los datos expresados en la Tabla II.14 (a-c) (Figuras II.14 a II.16).

Tabla II.14.a. Densidad media por metro cuadrado de las diferentes clases de peso de *M. martiodrilii* en la sabana nativa.

Método	Clases de peso (mg)								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1m ²	0,04	0,36	1,25	1,95	2,15	1,1	0,44	0,25	0,16
Lavado/tamizado	0,43	1,56	5,97	6,39	5,4	3,4	2,27	0,28	0,42
Eficacia (%)	9,3	23,1	20,9	30,5	39,8	32,4	19,4	89,3	38,1

Tabla II.14.b. Densidad media por metro cuadrado de las diferentes clases de peso de *M. martiodrilii* en el pasto introducido.

Método	Clases de peso (mg)								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1m ²	0,09	0,86	1,53	2,83	3,66	3,66	2,16	1,01	0,44
Lavado/tamizado	0,43	0,85	4,55	5,54	10,23	9,23	4,12	1,42	0,71
Eficacia (%)	20,9	100,0	33,6	51,1	35,8	39,7	52,4	71,1	62,0

Tabla II.14.c. Densidad media por metro cuadrado de las diferentes clases de peso para *M. martiodrilii* en los dos sistemas estudiados.

Método	Clases de peso (mg)								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1m ²	0,13	1,22	2,78	4,78	5,81	4,76	2,6	1,26	0,6
Lavado/tamizado	0,86	2,41	10,52	11,93	15,63	12,63	6,39	1,7	1,13
Eficacia (%)	15,1	50,6	26,4	40,1	37,2	37,7	40,7	74,1	53,1

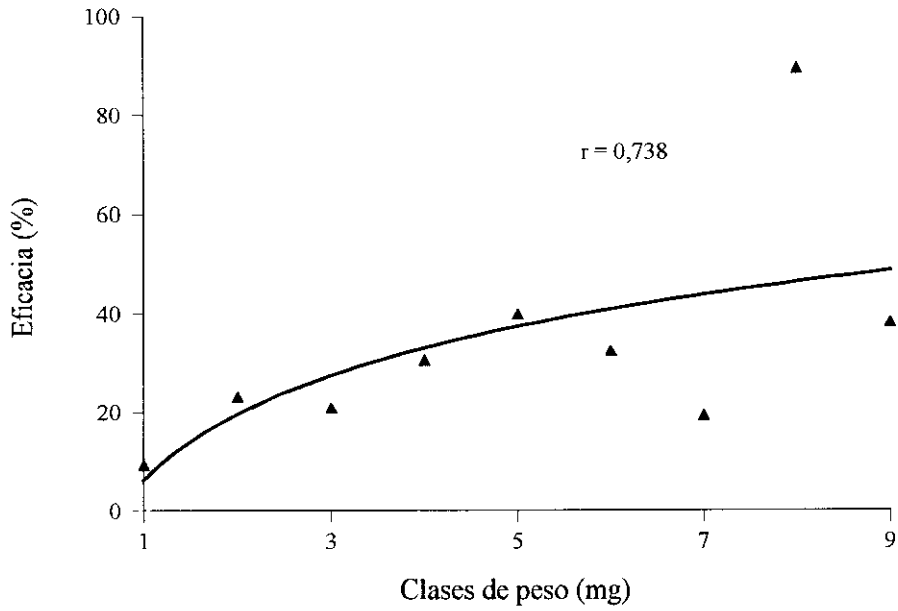


Figura II.14. Eficacia del método manual en función del peso de *M. martiodrilii* en la sabana nativa (ANOVA, $p < 0,05$; sin considerar el punto más alejado de la recta).

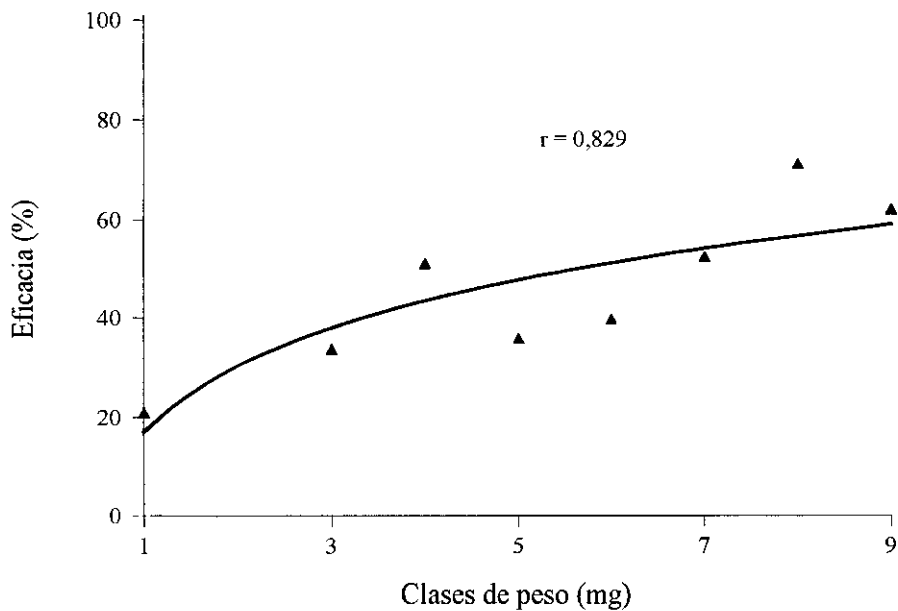


Figura II.15. Eficacia del método manual en función del peso de *M. martiodrilii* en el pasto introducido (ANOVA, $p = 0,011$; el segundo punto ha sido eliminado).

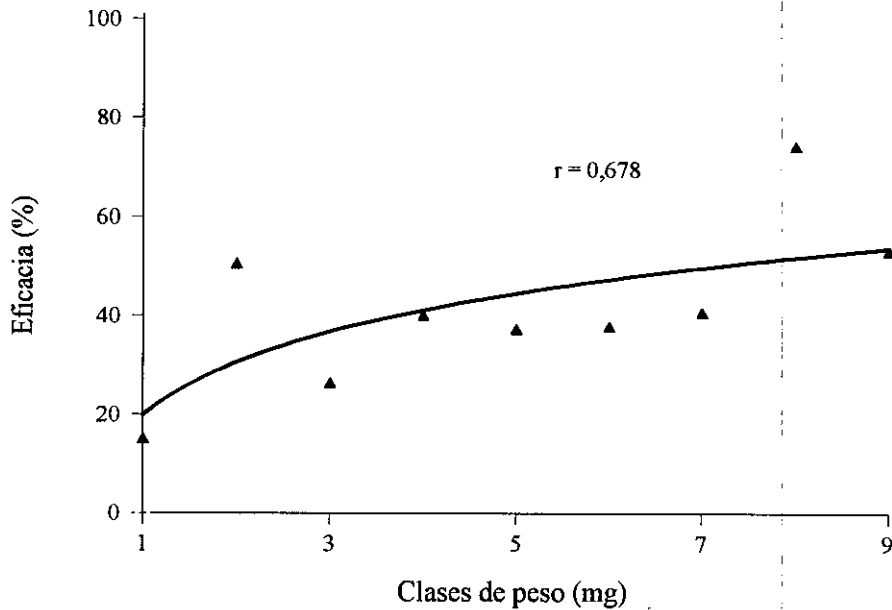


Figura II.16. Eficacia del método manual en función del peso de *M. martiodrilii* considerando ambos sistemas (ANOVA, $p < 0,05$).

II.2.4. Determinación del contenido de humedad

De cada una de las bolsas se extraían 3 submuestras de unos 100 g (peso húmedo) que eran introducidas en bolsas de papel previamente taradas. Todas las submuestras (6 repeticiones por estrato, 30 mensuales) eran secadas en un horno a una temperatura de 60°C durante 3 días consecutivos. Transcurrido este tiempo las submuestras eran sacadas y pesadas nuevamente. La humedad está expresada en porcentaje de agua sobre el peso del suelo seco.

II.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

En este estudio se han empleado: regresiones simples, ANOVA de una y dos vías y la prueba de la t de student. También se han realizado análisis no paramétricos como el test de Kruskal-Wallis y la U de Mann-Whitney. Estos análisis fueron realizados con la ayuda del paquete estadístico SPSS.

También se ha empleado el análisis de componentes principales (ACP) con la

ayuda del programa ADE-4^p (THIOULOUSE *et al.*, 1997) para determinar la dinámica poblacional y las variaciones estacionales de la distribución vertical.

Las representaciones gráficas fueron realizadas con varios programas para PC: Harvard Graphics 3.0, SigmaPlot 2.0 y los módulos “Scatter” y “Curves” de ADE-4. Los mapas de distribución espacial horizontal se representó con el módulo “Contour plot” de Sigma Plot 4.0. El análisis de la distribución espacial horizontal fue realizado con la ayuda del módulo STATIS, incluido en ADE-4 (THIOULOUSE *et al.*, 1997).

^p Agradezco a Jean Thioulouse (Universidad de Lyon) por la disponibilidad del programa en la www.

III. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

III.1. TAXONOMÍA Y BIOLOGÍA

III.1.1. Listado de especies

Las comunidades de lombrices de tierra que habitan los dos ecosistemas estudiados están compuestas por las mismas ocho especies, todas ellas nativas, que pertenecen a 3 familias:

- Familia Glossoscolecidae
 1. *Andiodrilus yoparensis* Jiménez y Moreno, en prensa
 2. *Andiorrhinus ofeliae* Jiménez y Moreno, en prensa
 3. *Aymara ainawi* Jiménez y Moreno, en prensa
 4. *Glossodrilus sikuani* Jiménez y Moreno, en prensa
 5. *Martiodrilus carimaguensis* Jiménez y Moreno, en prensa

- Familia Acanthodrilidae Subfamilia Benhamiinae
 6. *Metadrilus herrmannoi* Jiménez y Moreno, en prensa
 7. *Metadrilus kuwainü* Jiménez y Moreno, en prensa

- Familia Ocnerodrilidae
 8. *Metamenedrilus martiodrili* Jiménez y Moreno, en prensa

Las dos especies pertenecientes al género *Metadrilus* fueron imposibles de distinguir durante la realización de los muestreos cuantitativos, incluso externamente. Las referencias realizadas en el texto figurará como *Metadrilus* spp., incluyendo las dos especies.

III.1.2. Aspectos biológicos de las especies de la sabana y del pasto

III.1.2.1. Características biométricas: longitud, diámetro preclitelar y peso

Las comunidades de lombrices estudiadas en la sabana nativa y en el pasto introducido se caracterizan por la presencia de especies de tamaño variable. Se estudiaron cinco parámetros: la longitud, el diámetro preclitelar máximo (mm), el peso (g) y las relaciones longitud/diámetro (L/D) y peso/diámetro (P/D).

Los resultados obtenidos se muestran en la Tabla III.1 en los dos sistemas estudiados y se consideran 6 especies: *A. yoparensis*, *A. ofeliae*, *A. ainawi*, *G. sikuani*, *M. carimaguensis* y *M. martiodrilii*.

Tabla III.1. Características biométricas (media \pm desviación típica) de las especies estudiadas en la sabana (SN) y en el pasto (BK).

Especies ¹	Longitud (mm)		Diámetro (mm)		Peso (g)		L/D		P/D		Nº observaciones	
	SN	BK	SN	BK	SN	BK	SN	BK	SN	BK	SN	BK
Ayo	75,1 \pm 36,0	70,6 \pm 37,8	3,2 \pm 1,2	3,3 \pm 1,2	0,64 \pm 0,6	0,66 \pm 0,7	23,0 \pm 3,5	20,2 \pm 4,3	0,17 \pm 0,1	0,17 \pm 0,1	32	52
Aof	-	108,0 \pm 35,1	-	4,7 \pm 1,6	-	2,06 \pm 1,7	-	22,9 \pm 0,7	-	0,39 \pm 0,2	-	24
Anw	38,2 \pm 12,5	44,1 \pm 13,4	1,3 \pm 0,2	1,3 \pm 0,2	0,03 \pm 0,02	0,04 \pm 0,02	29,0 \pm 5,1	33,9 \pm 5,3	0,02 \pm 0,01	0,03 \pm 0,01	64	23
Gsk	66,0 \pm 7,6	70,9 \pm 11,4	1,2 \pm 0,1	1,4 \pm 0,2	0,08 \pm 0,02	0,08 \pm 0,02	52,9 \pm 4,8	52,0 \pm 6,2	0,06 \pm 0,01	0,06 \pm 0,01	68	99
Mca	-	158,3 \pm 38,8	-	7,6 \pm 1,7	-	7,3 \pm 4,2	-	20,7 \pm 0,6	-	0,90 \pm 0,4	-	99
Mma	19,1 \pm 5,4	19,4 \pm 4,9	0,6 \pm 0,2	0,6 \pm 0,1	$5 \cdot 10^{-3}$ $\pm 0,003$	$5 \cdot 10^{-3}$ $\pm 0,002$	31,6 \pm 1,0	32,4 \pm 0,9	$8 \cdot 10^{-3}$ $\pm 0,002$	$7 \cdot 10^{-3}$ $\pm 0,002$	135	198

¹ Ayo: *A. yoparensis*; Aof: *A. ofeliae*; Anw: *A. ainawi*; Gsk: *G. sikuani*; Mca: *M. carimaguensis*; Mma: *M. martiodrilii*.

M. martiodrilii fue la especie más pequeña, con 19 mm de longitud, 0,6 mm de diámetro y $5 \cdot 10^{-3}$ g de peso fresco y *M. carimaguensis* la más grande con 158,3 mm de longitud, 7,6 mm de diámetro y 7,3 g de peso.

Dos especies presentaron pequeño tamaño: *A. ainawi* y *G. sikuani*, ambas con diámetros similares (1,2-1,4 mm) aunque *G. sikuani* fue más larga y de peso mayor (68,4 mm y 0,08 g) que *A. ainawi* (41,1 mm y 0,03 g).

A. yoparensis es una especie de tamaño medio que midió en promedio 75,1 mm de longitud, 3,2 mm de diámetro y 0,65 g de peso.

Dos especies excedieron los 100 mm de longitud: *A. ofeliae* y *M. carimaguensis*, Ésta última es más gruesa y pesada que la primera, que presentó un diámetro de 4,7 mm y un peso de 2,1 g. Un hecho importante es que la diferencia de longitud media entre *A. ofeliae* y *M. carimaguensis*, 108 frente a 158 mm, implica una variación en el peso de casi tres veces más.

Existe relación entre la longitud y el peso del individuo respecto a su diámetro preclitelar máximo (Figuras III.1 y III.2). En el primer caso la relación es de tipo lineal y en el segundo es de tipo exponencial lo que indica que, a pequeñas variaciones en el diámetro preclitelar, el peso aumenta en gran medida.

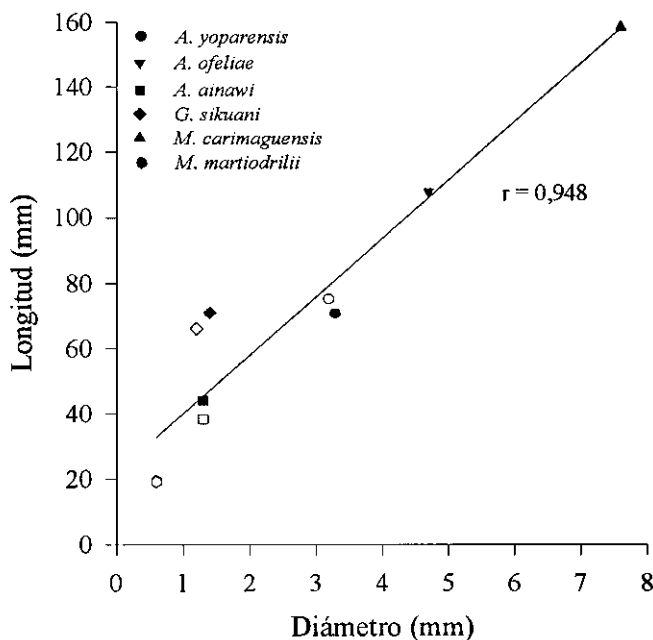


Figura III.1. Relación entre la longitud y el diámetro preclitelar en las especies encontradas en la sabana (blanco) y en el pasto (negro) ($P < 0,01$).

El L/D es muy similar en todas las especies, excepto en *G. sikuani*, que es la especie más delgada con relación a su longitud (52,9 en la sabana y 52,0 en el pasto). Por esta razón en la figura III.1 los dos puntos que representan a *G. sikuani*, uno de la sabana y el otro del pasto, están algo alejados de la recta principal de regresión. *A. yoparensis*, *A. ofeliae* y *M. carimaguensis* presentan una relación L/D muy similar, en torno a 20, pero la relación P/D es distinta, 0,17, 0,39 y 0,90, respectivamente, y su peso es muy diferente. Es decir las variaciones del diámetro preclitelar influyen más en el peso que en la longitud (por esta razón, el diámetro preclitelar fue la variable empleada para estimar el peso de los individuos incompletos). *A. ainawi* y *M. martiodrilii* presentan valores parecidos, algo más de 30, y son especies de bajo peso.

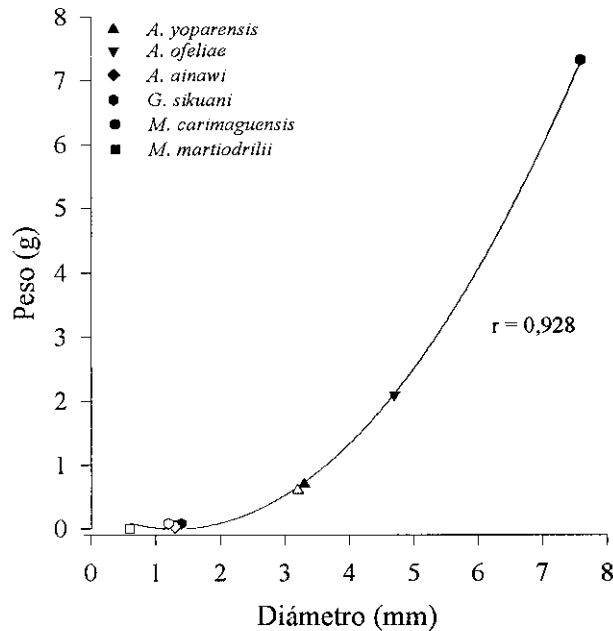


Figura III.2. Relación entre el diámetro y el peso en las especies encontradas en la sabana (blanco) y en el pasto (negro) ($P < 0,01$).

En las Tablas III.2 y III.3 aparecen las principales características biométricas de los adultos, subadultos e inmaduros de cada una de las especies estudiadas. En las que se estudiaron individuos de ambos sistemas se analizó la posible existencia de diferencias significativas en el tamaño.

Tabla III.2. Principales características biométricas de algunas especies en la sabana nativa. Valor medio y desviación estándar (mínimo y máximo entre paréntesis).

Especie	Longitud (mm)			Peso (g)			Diámetro (mm)		
	Adultos	Subadultos	Inmaduros	Adultos	Subadultos	Inmaduros	Adultos	Subadultos	Inmaduros
<i>A. yoparensis</i> (n = 4, 3, 25)*	109 ± 9,8 (97-120)	79 ± 5,3 (75-85)	37,4 ± 16,1 (19-77)	1,30 ± 0,3 (1,02-1,62)	0,53 ± 0,1 (0,43-0,64)	0,10 ± 0,1 (0,03-0,33)	4,3 ± 0,2 (4,0-4,5)	3,2 ± 0,3 (2,9-3,5)	2,0 ± 0,4 (1,5-2,8)
<i>A. ofeliae</i> ¹	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
<i>A. ainawi</i> (n = 41, 8, 15)	49,6 ± 8,2 (39-70)	40,1 ± 6,4 (31-52)	24,8 ± 9,7 (10-42)	0,05 ± 0,01 (0,03-0,09)	0,03 ± 0,01 (0,02-0,05)	0,02 ± 0,01 (0,01-0,03)	1,5 ± 0,2 (1,2-1,8)	1,3 ± 0,1 (1,2-1,5)	1,1 ± 0,2 (0,7-1,6)
<i>G. sikuani</i> (n=15, 9, 44)	73,3 ± 11,4 (55-92)	58,1 ± 5,6 (47-64)	66,6 ± 22,3 (35-110)	0,10 ± 0,02 (0,07-0,14)	0,07 ± 0,02 (0,05-0,10)	0,06 ± 0,03 (0,01-0,13)	1,4 ± 0,2 (1,2-1,8)	1,2 ± 0,1 (1,1-1,4)	1,1 ± 0,2 (0,8-1,5)
<i>M. carimaguensis</i> ¹	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -	- -
<i>M. martiodrili</i> ² (n=78, 57)	22,9 ± 3,7 (17-37)	- -	15,2 ± 2,9 (7-20)	0,007 ± 0,002 (0,003-0,012)	- -	0,003 ± 0,001 (0,001-0,006)	0,74 ± 0,15 (0,4-1,0)	- -	0,47 ± 0,09 (0,3-0,7)

* (Número de ejemplares medidos; el orden es igual al expresado en la tabla).

¹ Sólo se midieron individuos del pasto ya que en la sabana se obtuvieron muy pocos.

² Sólo se consideraron inmaduros y no inmaduros en *M. martiodrili* porque los subadultos eran difíciles de definir.

Tabla III.3. Principales características biométricas de algunas especies en el pasto introducido. Valor medio y desviación estándar (mínimo y máximo entre paréntesis).

Especie	Longitud (mm)			Peso (g)			Diámetro (mm)		
	Adultos	Subadultos	Inmaduros	Adultos	Subadultos	Inmaduros	Adultos	Subadultos	Inmaduros
<i>A. yoparensis</i> * (n = 22, 3, 27)	109 ± 14,4 (82-130)	69,3 ± 13,3 (58-84)	33,4 ± 10,9 (15-57)	1,38 ± 0,43 (0,86-2,45)	0,52 ± 0,1 (0,42-0,60)	0,08 ± 0,06 (0,02-0,22)	4,4 ± 0,4 (3,8-5,3)	3,7 ± 0,1 (3,5-3,8)	2,0 ± 0,4 (1,4-2,7)
<i>A. ofeliae</i> (n = 10, 11, 3)	188 ± 27,6 (149-228)	145 ± 32,8 (110-175)	104 ± 23,5 (74-152)	7,1 ± 2,1 (4,6-10,7)	3,9 ± 2,0 (1,7-5,7)	1,6 ± 1,0 (0,4-3,2)	7,6 ± 0,7 (6,5-8,6)	6,4 ± 0,6 (5,7-6,8)	4,6 ± 0,7 (3,6-6,1)
<i>A. ainawi</i> (n = 15, 3, 5)	58,1 ± 10,3 (38-76)	42,7 ± 8,4 (33-48)	31,4 ± 10,7 (16-43)	0,06 ± 0,02 (0,04-0,10)	0,04 ± 0,01 (0,03-0,05)	0,02 ± 0,01 (0,01-0,03)	1,5 ± 0,2 (1,2-1,8)	1,3 ± 0,2 (1,1-1,5)	1,1 ± 0,1 (0,9-1,2)
<i>G. sikuani</i> (n = 13, 8, 78)	83,9 ± 10,7 (66-99)	62,9 ± 15,2 (47-86)	65,8 ± 19,7 (28-120)	0,10 ± 0,02 (0,07-0,13)	0,08 ± 0,03 (0,01-0,11)	0,06 ± 0,03 (0,01-0,16)	1,5 ± 0,2 (1,3-1,9)	1,4 ± 0,1 (1,3-1,7)	1,2 ± 0,2 (0,8-1,6)
<i>M. carimaguensis</i> (n = 29, 7, 63)	194,3 ± 24,3 (154-249)	163,6 ± 10,1 (154-183)	117,2 ± 21,7 (71-165)	11,2 ± 2,1 (7,4-16,4)	7,8 ± 1,9 (5,4-10,6)	2,8 ± 1,4 (0,5-7,6)	9,3 ± 0,8 (7,9-11,6)	7,8 ± 0,5 (7,2-8,6)	5,8 ± 0,9 (3,3-7,8)
<i>M. martiodrilii</i> ¹ (n = 157, 41)	22,8 ± 2,7 (16-30)	-	15,9 ± 2,6 (10-21)	0,006 ± 0,002 (0,003-0,013)	-	0,003 ± 0,001 (0,001-0,008)	0,69 ± 0,14 (0,4-1,1)	-	0,50 ± 0,11 (0,3-0,9)

* (Número de ejemplares medidos; el orden es igual al expresado en la tabla).

¹ Sólo se consideraron inmaduros y no inmaduros en Ocnerodrilidae porque los subadultos eran difíciles de definir.

En *A. yoparensis* y en *G. sikuani* no hubo diferencias significativas en ninguna de las tres variables estudiadas (U de Mann-Whitney), por lo que no se puede decir que los individuos sean distintos en tamaño dependiendo del sistema de uso.

En *A. ainawi* sólo hubo diferencias en cuanto a la longitud de los adultos, 49,6 mm en la sabana frente a 58,1 mm en el pasto (U de Mann-Whitney, $p = 0,006$). Y en *M. martiodrili* se encontraron diferencias significativas en el diámetro de los adultos, 0,74 mm en la sabana y 0,69 mm en el pasto (U de Mann-Whitney, $p = 0,009$).

III.1.2.2. Estivación¹ (Inactividad)

La estivación puede definirse como la capacidad de algunos organismos para cesar su actividad durante periodos de tiempo más o menos largos. Casi todas las especies de lombrices de tierra presentan este fenómeno que se produce como respuesta a los cambios estacionales de la temperatura y humedad del suelo. Durante estos periodos de inactividad los individuos se sitúan en los estratos más profundos del suelo y no se alimentan ni se mueven. Además, reabsorben los caracteres sexuales primarios y secundarios mientras dura la inactividad.

Según BOUCHÉ (1972) y OLIVE y CLARK, 1978 (en LEE, 1985) podemos distinguir tres tipos de inactividad, aunque los límites no son tan claros y quizás existan estados intermedios dependiendo de la severidad del estrés hídrico (LEE, 1985).

- Quiescencia: Fenómeno provocado por un cambio en las condiciones ambientales. El individuo vuelve a activarse cuando las condiciones vuelven a ser favorables. Los individuos ni forman cámara de estivación ni permanecen enrollados sino extendidos, por lo que la deshidratación es muy severa. Vacían su contenido intestinal y no reabsorben los caracteres sexuales.

- Paradiapausa (= Diapausa facultativa, SAUSSEY, 1966 en LEE, 1985). Está provocada por la desecación del medio y la supresión del factor inductor implica el abandono de este tipo de letargo. Cada individuo forma una cámara de estivación y se enrolla en el interior tras eliminar su contenido intestinal. Hay regresión de los caracteres sexuales. La deshidratación está muy reducida.

- Diapausa obligatoria: Fenómeno determinado fisiológicamente ante las condiciones adversas. Está desencadenada por un factor ambiental pero el abandono viene condicionado a escala fisiológica. A diferencia de la paradiapausa, no hay respuesta cuando, de manera artificial, se introducen los individuos en tierra con un contenido de humedad igual a la capacidad de campo (pF 2.8). También se forma una cámara de estivación. El individuo pierde peso, ya que vacía su contenido intestinal,

¹ traducción del vocablo inglés "aestivation", empleado indistintamente para referirse a la inactividad de las poblaciones en cualquier época del año.

pero no sufre deshidratación. Existe regresión de los caracteres sexuales y, en algunos casos, existe regeneración durante este periodo.

Las especies que presentan diapausa, tanto facultativa como obligatoria, pueden presentar varias estrategias para evitar la desecación de sus tegumentos en el interior de las cámaras (Figura III.3):

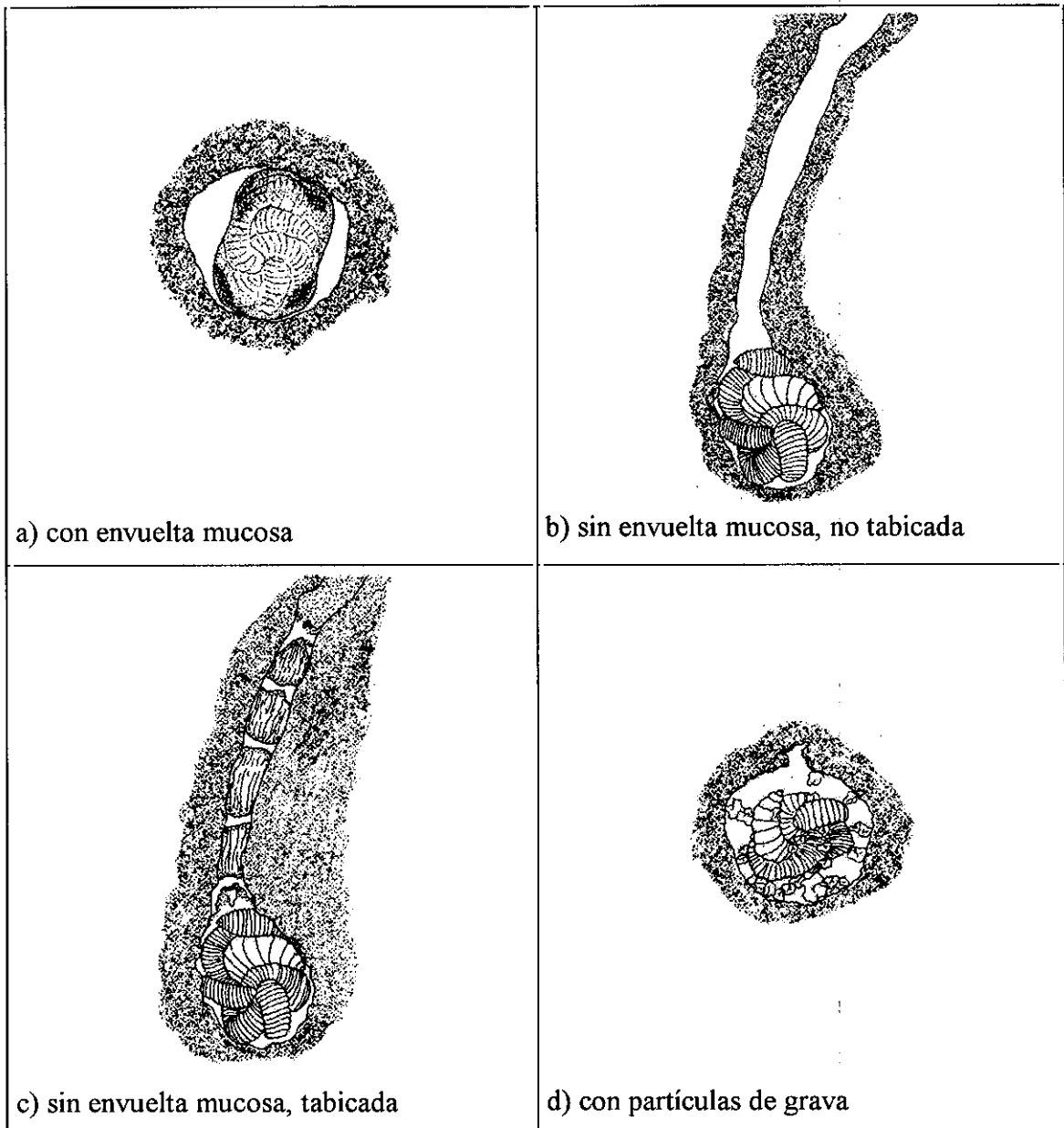


Figura III.3. Dibujo de las diferentes estrategias que pueden ser encontradas en las cámaras de estivación

a) El individuo construye la cámara de estivación y produce una cápsula de moco secretada por el tegumento en la que se incluye. Esta estructura puede ser

confundida con un capullo a punto de eclosionar.

b) y c) El individuo forma la cámara de estivación al final de su galería y se enrolla sin más. Algunas especies sellan la parte terminal de la galería con algunos tabiques (b, sin tabicar y c, tabicada).

d) El individuo forma la cámara de estivación e introduce en ella algunas partículas de grava (JIMÉNEZ, BROWN y MORENO, en preparación; LAVELLE, com. pers.)

En Carimagua, la actividad de las poblaciones de lombrices de tierra está afectada por la presencia de un periodo muy seco de 4 meses ya que la humedad del suelo sufre fluctuaciones estacionales importantes (entre el 14,4% y 23,4% en la sabana y entre el 15,2% y 20,6% en el pasto en los primeros 10 cm). Sin embargo, estos valores no llegaron al punto de marchitamiento o pF 4.2 (11,6 %, en los primeros 12 cm, Anexo Tabla 1).

La única muestra de 1m², en la que se alcanzó 110 cm de profundidad, tomada en febrero de 1994 en el pasto, puso en evidencia las estrategias empleadas por las distintas especies para soportar la época desfavorable. Estas estrategias fueron comprobadas posteriormente al realizar el estudio de la dinámica de las poblaciones.

Las estrategias empleadas por las distintas especies se relacionan en la tabla III.4:

Tabla III.4. Tipos de inactividad presentados por las especies estudiadas de Carimagua.

Especie	Tipo de inactividad			Profundidad máxima (cm)
	Quiescencia	Paradiapausa	Diapausa	
<i>A. yoparensis</i>	+			30-40
<i>A. ofeliae</i>	+			50-60
<i>A. ainawi</i>		+		30-40
<i>G. sikuani</i>		+		50-60
<i>M. martiodrili</i>		+		70-80
<i>M. carimaguensis</i>			+	70-80

- Quiescencia:

A. yoparensis y *A. ofeliae* presentan quiescencia. Descienden hasta los 30-60 cm y permanecen quietas, sin enrollarse, completamente extendidas. No forman cámaras ni estructuras de estivación y ninguno de los ejemplares encontrados de estas dos especies estaba enrollado. Su tegumento estaba completamente seco y no hubo respuesta frente a estímulos táctiles (aunque recuperaron su movimiento cuando eran humedecidas en el laboratorio). Los individuos obtenidos de estas dos especies en la muestra de febrero de 1994 fueron empleados para comparar su peso y diámetro preclitelar con los de los individuos activos (Figuras III.4 y III.5).

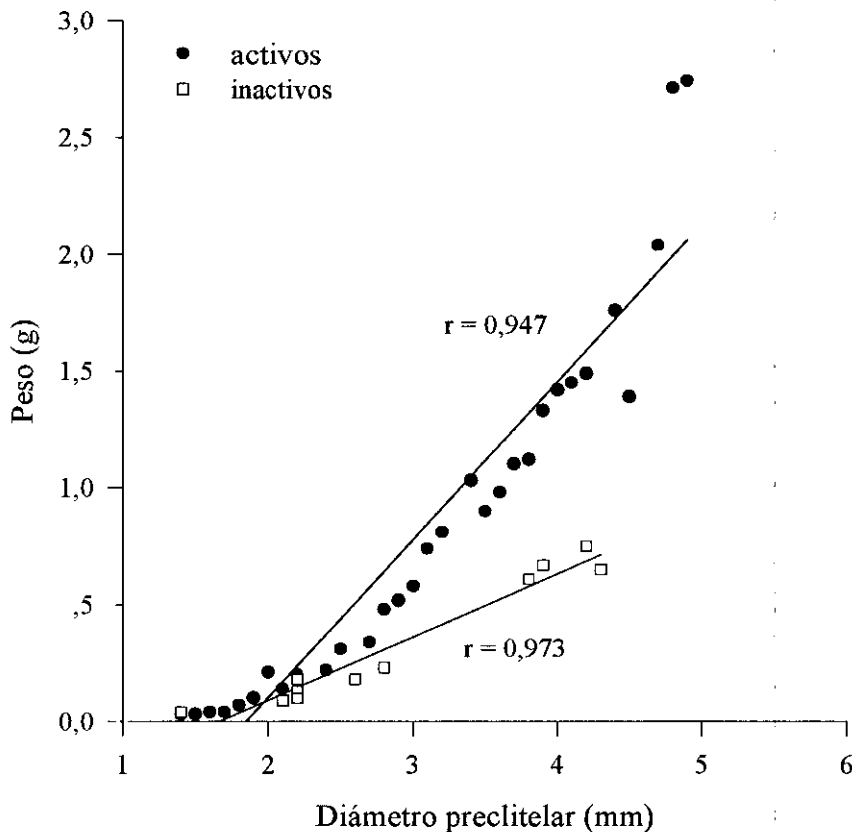


Figura III.4. Diferencias entre el peso de los individuos activos e inactivos de *A. yoparensis* en relación con su diámetro preclitelar, $p < 0,01$ (el peso de los activos está corregido a peso *in vivo*, 18,8% más que en formol).

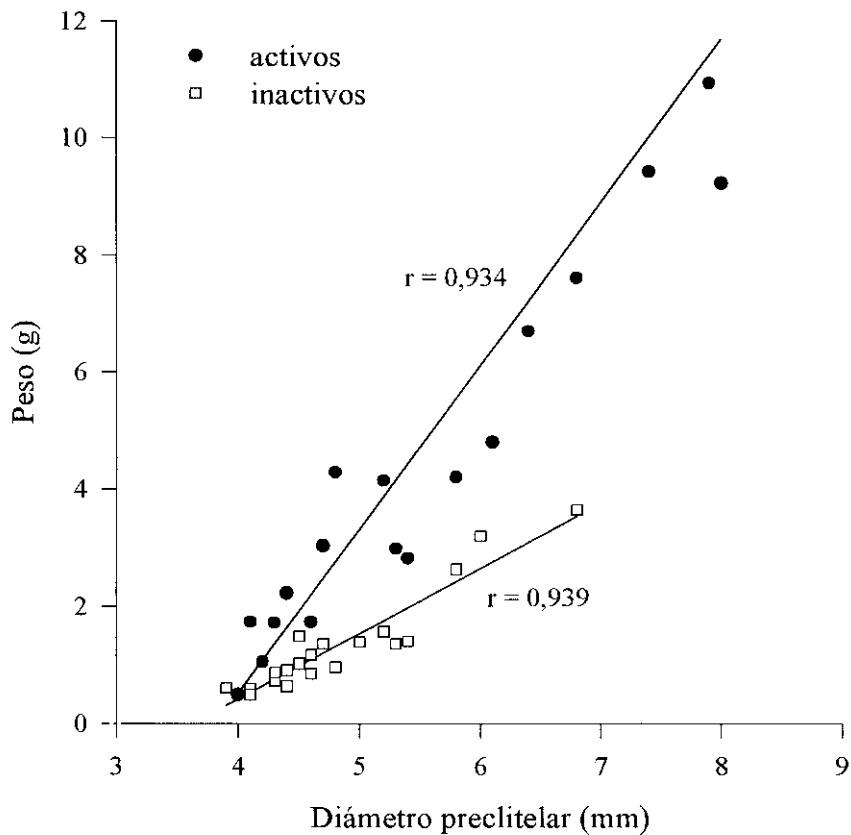


Figura III.5. Diferencias entre el peso de los individuos activos e inactivos de *A. ofeliae* en relación con el diámetro preclitelar, $p < 0,01$ (el peso de los activos está corregido a peso *in vivo*, 15,4% más que en formol).

En ambos casos existe una fuerte relación entre el peso y diámetro de los individuos activos e inactivos; para un mismo diámetro preclitelar los individuos inactivos pesaron menos, como resultado de vaciar su contenido intestinal y sufrir deshidratación. De modo general se puede decir que los adultos de ambas especies perderán casi un 60% de su peso durante la inactividad (Figura III.6).

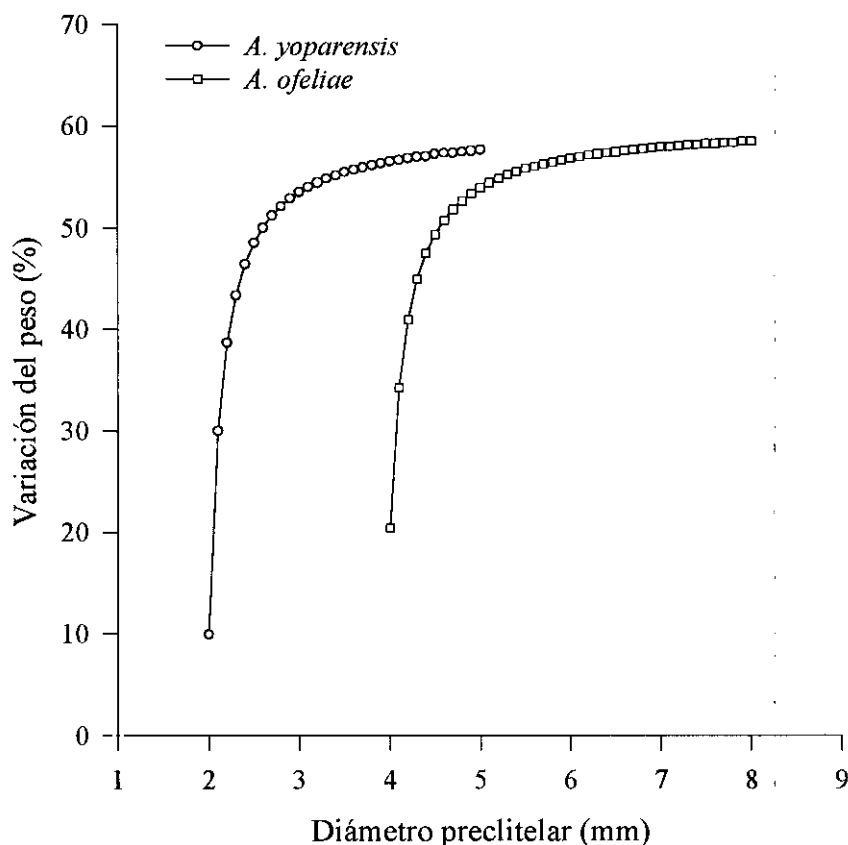


Figura III.6. Variación del peso entre los individuos activos e inactivos de *A. yoparensis* y *A. ofeliae* respecto a su diámetro preclitelar.

- Paradiapausa

G. sikuani, *A. ainawi* y *M. martiodrillii* presentan paradiapausa. Los individuos inactivos de *G. sikuani* estaban enrollados en el interior de una esfera mucosa (Figura III.3a). Esta estructura podría confundirse con los capullos, ya que poseen idéntica apariencia, aunque su tamaño (5 mm) y peso (0,04 g) son mayores. Los individuos inactivos más profundos se obtuvieron en el estrato 50-60 cm.

Los individuos inactivos de *A. ainawi* fueron encontrados a 40 cm de profundidad máxima y los de Ocnodrilidae a 70-80 cm. Los individuos de ambas especies se encontraban enrollados en cámaras de estivación del tipo de la figura III.3b.

•Diapausa

M. carimaguensis ha sido la especie que ha mostrado un comportamiento más sorprendente. Antes de inactivarse los individuos vacían el contenido intestinal, tabican el final de la galería con sus propias heces (4-5 tabiques), forman una cámara de estivación esférica y se enrollan (FOTO III.1). Los 24 individuos recogidos en la muestra tomada en febrero de 1994 fueron llevados vivos al laboratorio para comprobar la diapausa obligatoria. Fueron colocados en placas de Petri con papel de filtro húmedo. Al siguiente día la mayor parte habían reventado. El único superviviente, un adulto de 7,33 g de peso *in vivo*, fue pasado a un bote con tierra húmeda (pF = 2,8) y permaneció inactivo desde el momento en el que se tomó la muestra, 16 de febrero, hasta el 12 de mayo, día en el que se activó.



Foto III.1. Individuo de *M. carimaguensis* enrollado en la cámara de estivación al final de una galería tabicada.

La estivación de las lombrices se ha estudiado en zonas templadas europeas (EVANS y GUILD, 1948), NORDSTRÖM, 1975, ANDERSON, 1980), en Africa (MADGE, 1969) y en Australia (GARNSEY, 1994), pero esta es la primera vez que se estudia con más detalle en una especie de Suramérica.

La especie *Nicodrilus giardi* (Lumbricidae) presenta diapausa obligatoria (SAUSSEY y DEBOUT, 1984). En condiciones de laboratorio presenta un ritmo semejante al de la naturaleza, es decir, aunque los individuos sean mantenidos en condiciones óptimas de humedad y temperatura van a sufrir diapausa, al igual que *M. carimaguensis*.

III.1.2.2.1. Variaciones estacionales de la actividad total

En ambos sistemas se han encontrado diferencias significativas en la actividad de las poblaciones tanto entre la época seca y lluviosa (ANOVA, $p < 0,001$) como entre los diferentes estratos (ANOVA, $p = 0,008$ para la sabana y $p = 0,001$ para el pasto). Sin embargo, al considerar conjuntamente época y estrato las diferencias no fueron significativas ($p = 0,30$ para la sabana y $p = 0,57$ para el pasto). En las figuras III.7 y III.8 se muestran las variaciones estacionales de la actividad total de las poblaciones de lombrices de tierra en la sabana y en el pasto, respectivamente. Asimismo se indican las variaciones de la humedad del suelo en los primeros 10 cm.

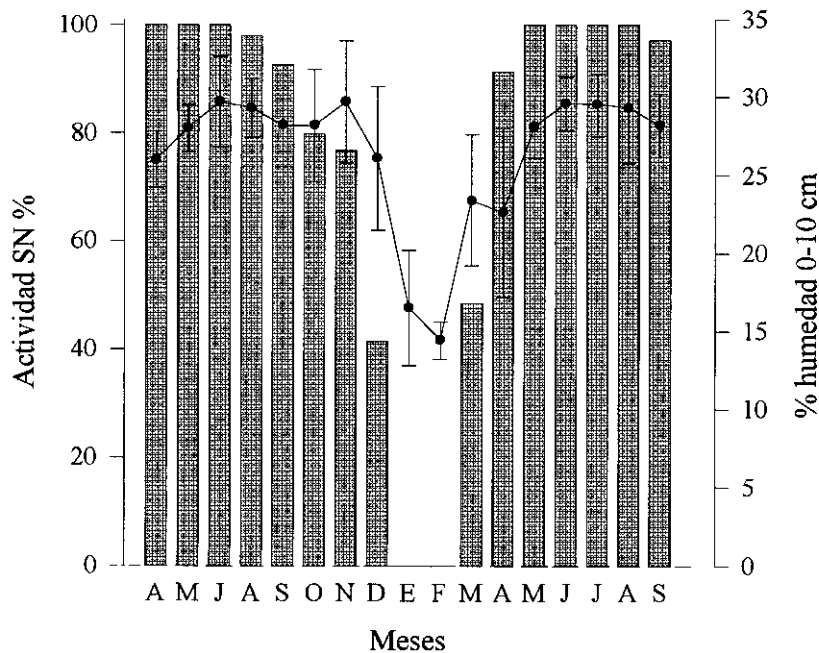


Figura III.7. Porcentaje de lombrices activas en la comunidad de la sabana y humedad promedio mensual en los primeros 10 cm (las barras verticales indican la desviación estándar).

En la sabana la actividad descendió entre agosto y septiembre, aunque todavía había más del 90% de la población activa y siguió disminuyendo a medida que transcurría el final de la época lluviosa. En diciembre, inicio de la época seca, la actividad total descendió por debajo del 50% y en los meses de enero y febrero todos los individuos estaban inactivos. En marzo, fin de la época seca, comenzaron a activarse (casi un 50% del total) y en mayo todos los individuos estaban ya activos.

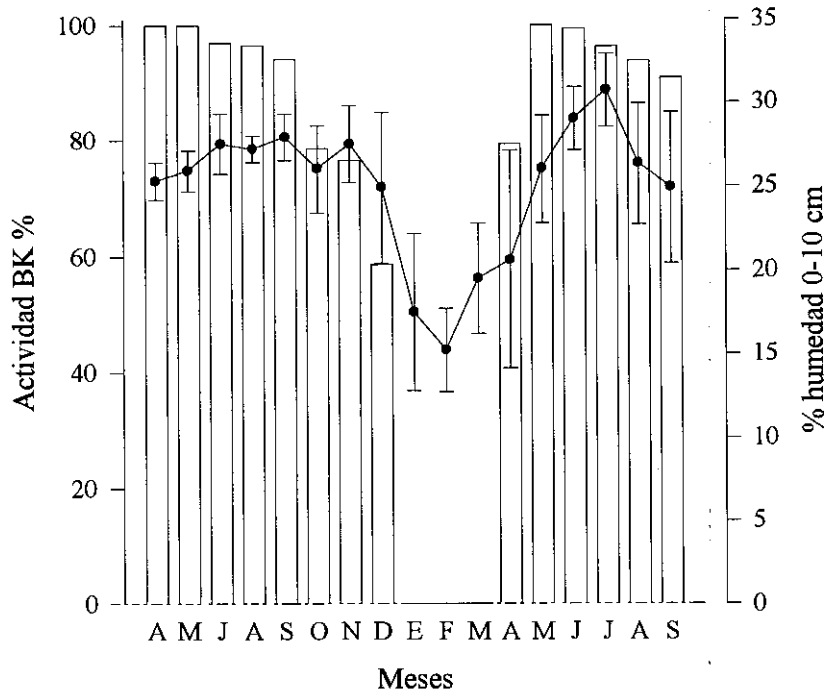
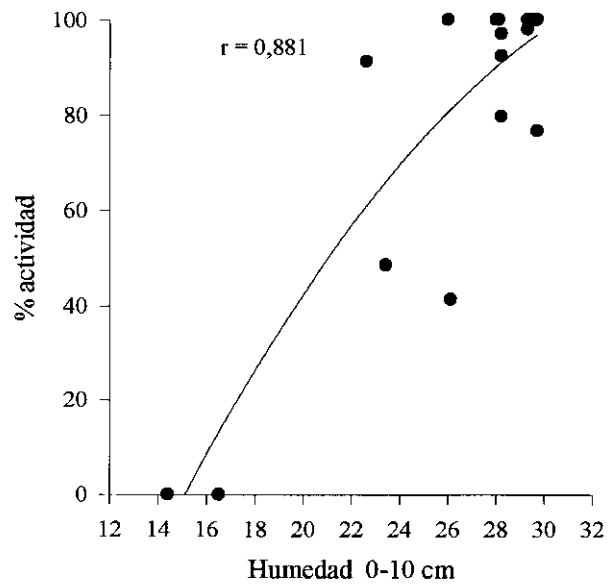


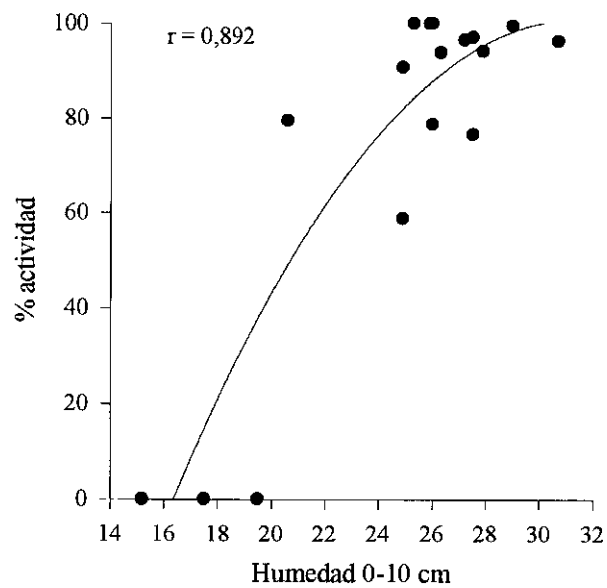
Figura III.8. Porcentaje de lombrices activas en la comunidad del pasto y humedad promedio mensual en los primeros 10 cm (las barras verticales indican la desviación estándar).

En el pasto comenzó a descender levemente la actividad entre junio y julio, aunque la actividad total de las especies se situó por encima del 90% hasta septiembre. En diciembre el porcentaje de población activa era aún del 58,7%. Durante los meses de enero, febrero y marzo no se obtuvo ningún individuo activo. En abril las poblaciones comenzaron a activarse de tal modo que en mayo todos los individuos obtenidos estaban activos.

Tanto en la sabana como en el pasto existe una fuerte relación entre el porcentaje de población total activa y la humedad media mensual del suelo (Figura III.9). En la sabana existió actividad entre un 22 y un 30% de humedad, mientras que en el pasto la amplitud se situó entre un 20 y un 30%. Quizás otros factores influyen en estas diferencias, como por ejemplo la alta densidad radicular que existe en el pasto frente a la sabana. Además, la humedad del suelo también presentó fluctuaciones muy marcadas según las estaciones (ANOVA, $p < 0,001$) y según los estratos ($p < 0,001$, para la sabana y $p < 0,05$ para el pasto).



a) Sabana nativa



b) Pasto introducido

Figura III.9. Relación entre la actividad total de las lombrices y la humedad del suelo en el estrato 0-10 cm de los dos sistemas estudiados.

III.1.2.2.2. Variaciones estacionales de la actividad por especies

Los cambios de la actividad que las especies mostraron en el transcurso de los meses de muestreo están representados gráficamente en las figuras III.10 y III.11, en la sabana y en el pasto, respectivamente. Para algunas especies no se ha podido determinar claramente la dinámica de la inactividad debido a que los resultados obtenidos fueron muy irregulares.

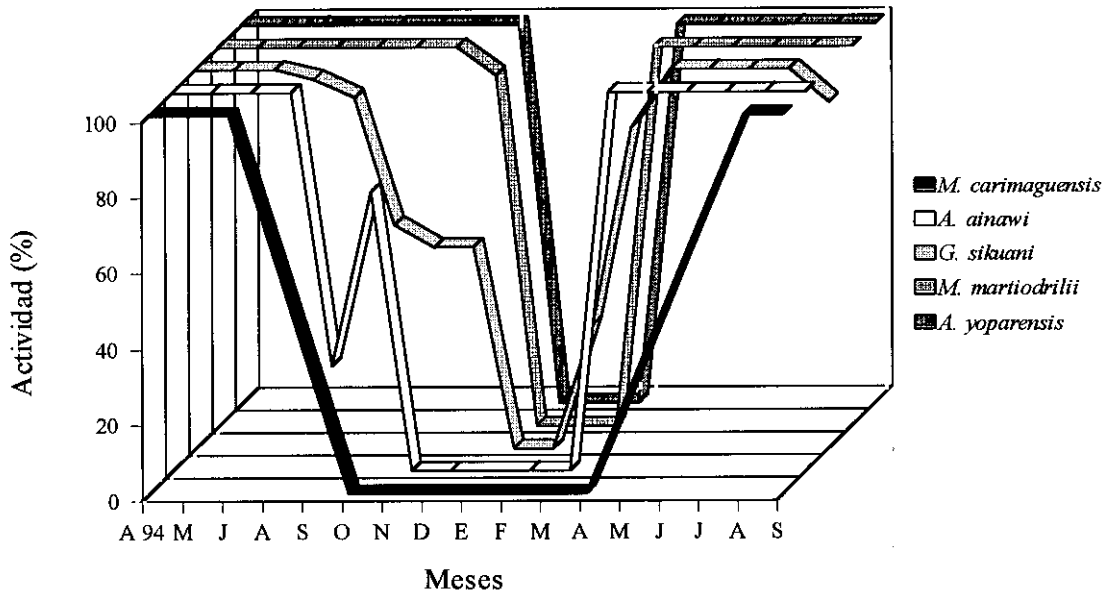


Figura III.10. Porcentaje de actividad total de cada una de las especies en la sabana nativa.

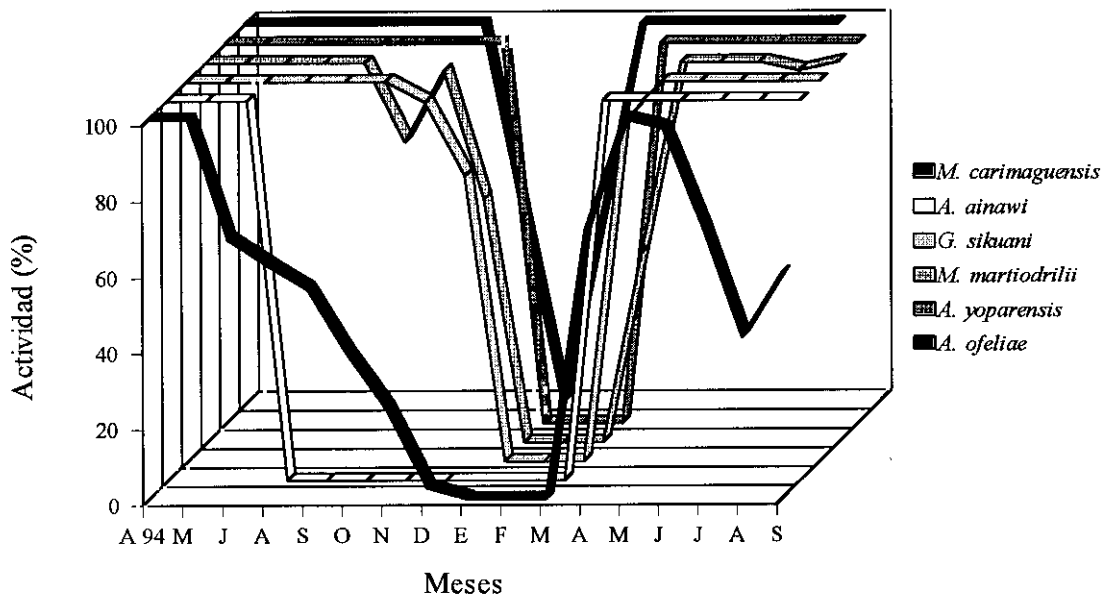


Figura III.11. Porcentaje de actividad total de cada una de las especies en el pasto introducido.

En la sabana las únicas especies que comenzaron su inactividad antes de la época seca fueron *G. sikuani*, en agosto de 1994 y septiembre de 1995, y *A. ainawi*, aunque en ésta los datos son poco fiables por la escasez de ejemplares obtenidos. La reactivación de las poblaciones se inició en marzo con *G. sikuani* y en mayo todas las especies estaban de nuevo activas.

En el pasto hubo diferencias en el comienzo de la inactividad respecto a la sabana. *M. carimaguensis* fue la que primero entró en estivación, en julio de 1994 y en junio de 1995. *G. sikuani* retrasó su inactivación hasta noviembre, tres meses después que en la sabana. En octubre, *M. martiodrilii* inició su inactividad, aunque hay un aumento en noviembre (debido quizás a un aumento de la población provocado por los nacimientos). El abandono de la inactividad se produjo en abril para todas las especies.

III.1.2.2.3. Comparación del ritmo de actividad de los adultos, subadultos e inmaduros

Sólo en el caso de *G. sikuani* y *M. carimaguensis* se han encontrado diferencias entre la actividad de los inmaduros y no inmaduros en el comienzo de la inactivación. Las variaciones estacionales de *M. carimaguensis* en la sabana, *A. ainawi* y *M. martiodrilii* no se han representado gráficamente pues los datos obtenidos en el muestreo manual (confirmados por los lavados) han sido muy irregulares como para establecer la dinámica estacional de la actividad.

A. yoparensis y *A. ofeliae* no se representan gráficamente en ningún sistema porque son especies que presentan quiescencia y, exceptuando los meses correspondientes a la época seca, durante el resto del año todos los individuos están completamente activos.

- *G. sikuani*

Para esta especie se han encontrado diferencias en la duración de la actividad entre los dos sistemas (Figuras III.12 y III.13).

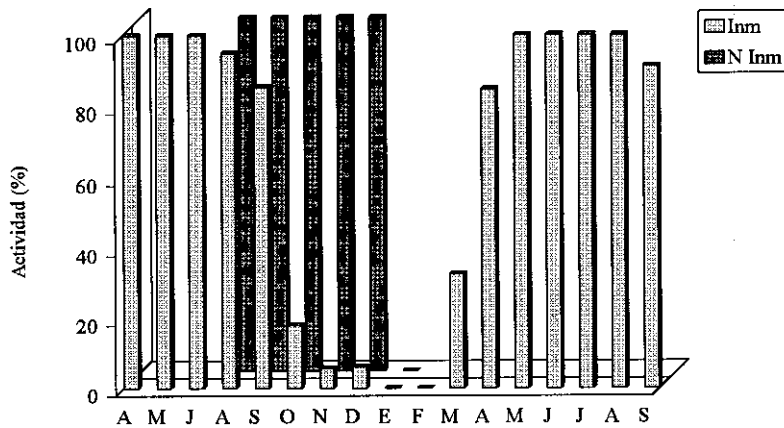


Figura III.12. Variaciones estacionales de la inactividad de los inmaduros (INM) y no inmaduros (N INM) de *G. sikuani* en la sabana.

En la sabana, los inmaduros estuvieron totalmente activos desde abril hasta julio de 1994; los primeros inmaduros inactivos se encontraron en agosto, aunque todavía el 95% de los inmaduros permanecían activos. La actividad sigue descendiendo en los meses siguientes hasta llegar a un 6% en diciembre. Durante enero y febrero de 1995 no hubo ningún indicio de actividad; en marzo el 32,4% de los inmaduros están nuevamente activos y va aumentando hasta un 84,6% en abril y un 100% desde mayo hasta agosto. En septiembre, la actividad comienza de nuevo a reducirse con el 91,1% de los inmaduros activos.

Los individuos adultos y subadultos, que sólo están presentes al final de la época lluviosa (agosto a diciembre), permanecieron activos durante los meses que fueron encontrados, aunque en enero de 1995 se obtuvo un adulto que estaba inactivo.

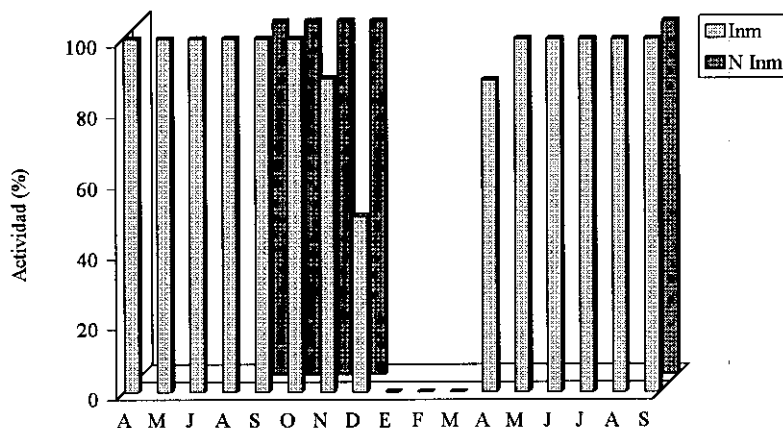


Figura III.13. Variaciones estacionales de la inactividad de los inmaduros (INM) y no inmaduros (N INM) de *G. sikuani* en el pasto.

En el pasto introducido hay un aumento en la duración de los meses de actividad para los inmaduros. Desde abril hasta octubre de 1994 el 100% de los inmaduros estuvieron activos. En noviembre la actividad descendió hasta el 88,9% y en diciembre a un 50%. Durante los meses de enero, febrero y marzo de 1995 no hubo actividad hasta abril, con un 88,5% de los inmaduros activos. Desde mayo hasta septiembre la totalidad de inmaduros estaban activos.

Para los no inmaduros, la situación fue muy parecida a la de la sabana. Todos los individuos estuvieron activos en los meses que fueron encontrados, desde septiembre hasta diciembre de 1994 y en septiembre de 1995.

- *M. carimaguensis*

Se han encontrado diferencias entre jóvenes y adultos en el inicio de la inactividad. Los individuos inmaduros y subadultos que no van a desarrollarse hasta adultos durante el año, comienzan su inactividad hacia la mitad de la época lluviosa, mientras que los adultos lo hacen al final de la época lluviosa (Figura III.14.)

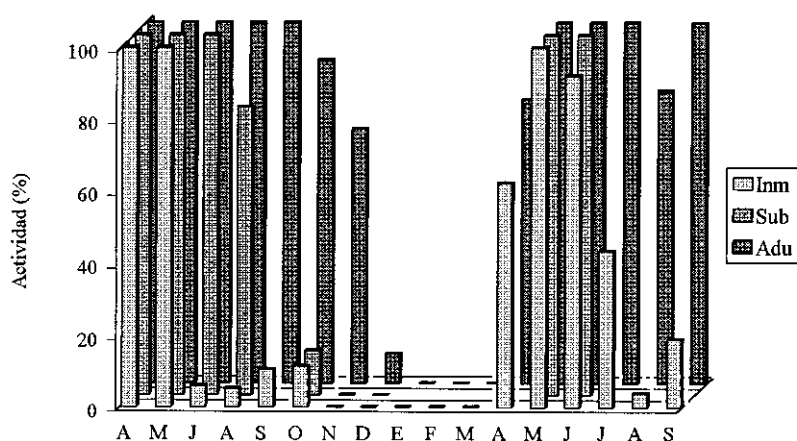


Figura III.14. Variaciones estacionales de la inactividad de los inmaduros (INM), subadultos (SUB) y adultos (ADU) de *M. carimaguensis* en el pasto.

Durante los meses de abril y mayo de 1994 todos los inmaduros estaban activos. En junio no sabemos si comenzó la inactivación de algunos individuos pues desconocemos los datos, por lo que es durante el mes de julio cuando observamos los primeros inmaduros inactivos. En este mes solamente un 6% de los inmaduros estaban

activos. En septiembre y octubre hay un ligero aumento de la actividad debido a que la mayor parte de los nacimientos se produjeron durante esos meses. En noviembre ningún inmaduro está activo y hasta abril de 1995 no volvieron a activarse, con un 62% de los inmaduros activos. En mayo todos los inmaduros estaban activos y en junio comenzaron algunos a inactivarse, descendiendo la actividad hasta el 3,8% en agosto y aumentando ligeramente en septiembre al producirse más nacimientos.

Los subadultos también iniciaron su inactividad a mediados de la época lluviosa. En agosto de 1994 obtenemos los primeros individuos inactivos. La actividad sigue descendiendo a medida que avanza la época lluviosa. Hubo meses en los que no se obtuvieron subadultos. En mayo y junio de 1995 todos los subadultos estaban activos.

Los adultos son los que más retrasaron el comienzo de su inactividad. Desde abril hasta septiembre de 1994 todos los adultos estaban activos. En octubre entraron en inactividad el 10%, en noviembre el 30% de los adultos estaban inactivos, en diciembre el 91,7% y en enero la inactividad fue del 100%. En abril comenzó la activación, con un 78,9% de los adultos activos. En los meses de mayo hasta septiembre el 100% de los adultos estaban activos.

Sería de gran utilidad realizar un estudio con más detalle con la finalidad de establecer la señal que desencadena el proceso de la diapausa en *M. carimaguensis* y provoca las diferencias que fueron encontradas entre los jóvenes y los adultos; incluso la humedad del suelo fue más elevada cuando los jóvenes comenzaron el periodo de diapausa.

III.1.2.2.4. Relación entre la estivación y la regeneración

Se intentó comprobar si los periodos de inactividad eran aprovechados por los individuos de algunas especies para aumentar el número de segmentos o para recuperar los perdidos. En este caso *M. carimaguensis* ha sido la única especie que ha presentado regeneración en número suficiente como para abordar el estudio.

Los resultados obtenidos fueron los siguientes: del total de individuos encontrados en estivación, 790 (91 adultos, 32 subadultos y 667 inmaduros), sólo el

6,6% de ellos (52) presentaron regeneración, (8 adultos, 6 subadultos y 38 inmaduros) (Tabla III.5). Sin embargo, a pesar del porcentaje tan alto de individuos inmaduros con regeneración, este representa sólo el 5,7% del total de inmaduros. Un test no paramétrico (Kolmogorov-Smirnov) mostró que no hubo diferencias significativas entre el número de segmentos regenerados y el estado de madurez sexual ($p = 0,85$).

Tabla III.5. Individuos de las diferentes categorías demográficas encontrados en estivación y con regeneración.

	Total estivados		Con regeneración		
	n1	%	n2	%	n2/n1 (%)
Adultos	91	11,5	8	15,4	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	

Podemos suponer que el porcentaje de individuos adultos con regeneración nos indica la tasa de fraccionamiento del individuo por causas diferentes al crecimiento, puesto que ya estaría completamente formado. Así, suponemos que el 8,8% se ha debido a la pérdida del extremo posterior del animal por rotura (depredación) y aplicamos esa tasa a los subadultos, quienes tendrían un valor de 9,9%, prácticamente el doble que los inmaduros (5,7%). Este último valor sería la tasa de regeneración en los inmaduros, de modo que los subadultos acumularían un 5% proveniente de los inmaduros más su propia tasa de otro 5% (en total 9,9%), pues ya se ha indicado anteriormente que la tasa de fraccionamiento por factores ajenos al crecimiento fue de un 8,8%. Al considerar los 790 individuos los adultos y subadultos con regeneración son el 1% del total, mientras que los inmaduros son el 4,8%.

Para comprobar la relación se formuló la pregunta de si los individuos menos pesados van a aumentar los segmentos en mayor medida que los que pesan más. Se relacionó el peso de los individuos inactivos con regeneración y el número de segmentos regenerados (Figura III.15).

Sin embargo, al considerar los individuos inmaduros de peso menor a 2 gramos, que serían los nacidos de los capullos depositados a finales de la época lluviosa y que se

han inactivado inmediatamente, encontramos que sí existe relación. Es decir, los individuos menos pesados aumentarían su número de segmentos más que los que estuvieran más cercanos a los 2 gramos (Figura III.16).

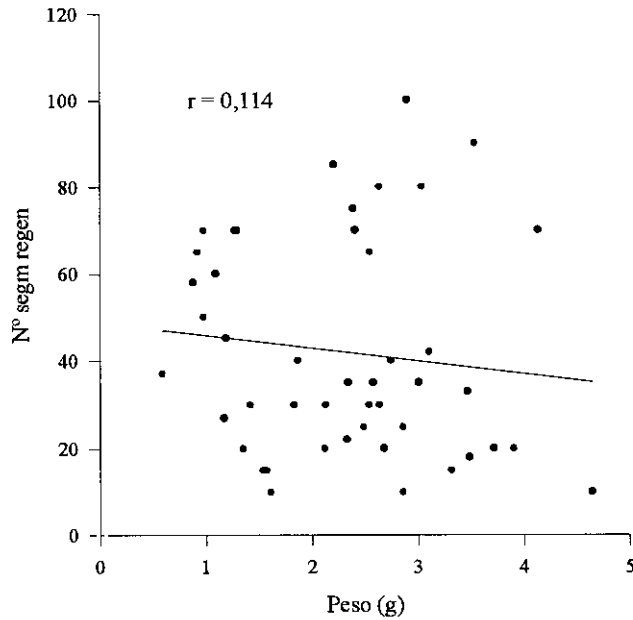


Figura III.15. Relación entre el número de segmentos regenerados en los individuos inactivos de *M. carimaguensis* y peso de los mismos (n.s.)

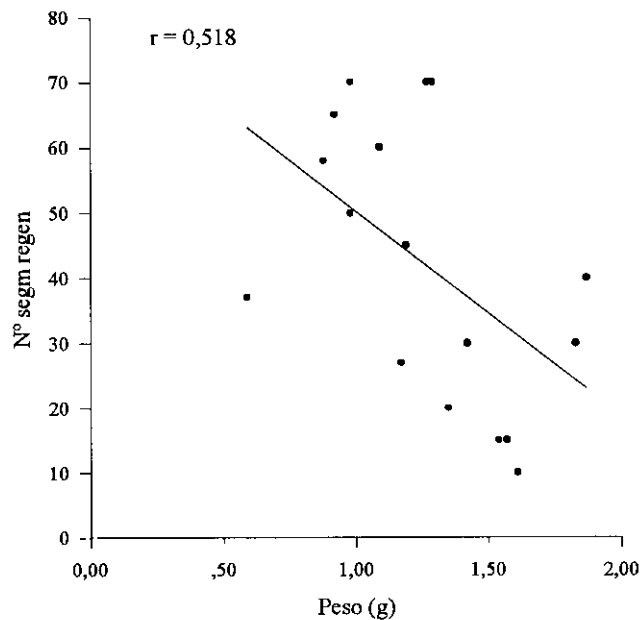


Figura III.16. Relación entre el número de segmentos regenerados en los individuos inactivos de *M. carimaguensis* menores de 2 gramos ($p < 0,05$, para 15 g.l.)

Podemos establecer dos hipótesis respecto a la inactividad en *M. carimaguensis*:

Los individuos nacen con un número de segmentos invariable durante toda su vida, o bien algunos individuos nacen con un número de segmentos variable durante su desarrollo, es decir, aumentan el número de segmentos en los periodos de inactividad. Esta última característica podría suponer una estrategia adaptativa intraespecífica, ya que, presentarían ventaja sobre el resto de los individuos a la hora de ingerir suelo; si viven en suelos con bajos contenidos de nutrientes y materia orgánica podrán absorber más nutrientes que el resto al presentar una mayor longitud de tracto intestinal.

Sin embargo, no hay relación entre la inactividad y la regeneración, por lo que la segunda hipótesis no se ha podido comprobar. Lo que sí parece cierto es que los inmaduros de peso comprendido entre 0,5 y 1 g aumentan el número de segmentos más que los de 1 y 2 g. EDWARDS y BOHLEN (1996) afirman que los inmaduros son más frágiles que los subadultos y adultos, por tanto, pierden sus porciones caudales con mayor facilidad; los inmaduros, por tanto, crecerán más rápidamente que los individuos más pesados.

Finalmente, ¿qué es la regeneración, una forma natural de crecimiento por la adición de segmentos o la reparación de la amputación accidental de cierto número de segmentos?. Es posible que ambos procesos ocurran y eso explicaría la falta de relación observada. Posteriores estudios deberían esclarecer con precisión este proceso.

III.1.2.3. Turrículos

Básicamente se puede distinguir dos tipos de heces producidas por las lombrices (LEE, 1985): gránulos esféricos o semiesféricos que varían de 1 mm a 1 cm de diámetro (heces granulares) y deposiciones pastosas que forman generalmente heces de forma muy variada (heces globulares). Los turrículos son heces globulares que algunas especies de lombrices depositan sobre la superficie del suelo; generalmente, tienen forma de torre como consecuencia de la acumulación continuada de heces recientes que se depositan sobre otras menos recientes. En este estudio se han clasificado estas deposiciones según su evolución en el tiempo en:

- Frescas recientes: heces completamente nuevas, las primeras que deposita un individuo cuando se halla en su galería.
- Frescas no recientes: heces que son recientes pero que se asientan sobre una base ya seca, es decir, formadas por individuos que llevan tiempo en la galería.
- Secas: heces completamente secas, viejas; o bien la galería ha sido abandonada o el individuo ocupa los estratos profundos del suelo.

Los turrículos son estructuras duras cuando son viejos; cuando han sido mojados por la lluvia se pueden diferenciar de las depositadas recientemente, ya que estas últimas son blandas. Si las heces son depositadas sobre un claro de vegetación tendrán más probabilidad de que se disuelvan tras una fuerte tormenta; sin embargo, en la mayoría de los casos, la vegetación realiza un efecto amortiguador y las heces frescas recientes se pueden distinguir fácilmente. También se ha observado que el turrículo puede disgregarse fácilmente por la lluvia o por el tacto después de que el fuego, habitual en las sabanas, haya actuado sobre él.

En Carimagua estos turrículos sólo son producidos por *M. carimaguensis*², como consecuencia de su hábitat anécico, ya que vive en galerías verticales que utiliza de una manera permanente, en cuyo extremo va depositando las heces. El resultado final es una

² *A. yoparensis* también deposita sobre la superficie, pero en mucha menor medida.

estructura de unos 10 cm de altura y 5 de ancho (Ilustración III.17) distinguible de otras estructuras presentes sobre el suelo y en la que en ocasiones puede observarse el extremo posterior del animal.



Figura III.17. Forma y estructura de los turrículos producidos por *M. carimaguensis* en Carimagua

III.1.2.3.1. Cuantificación de los turrículos: Promedio anual

Existen diferencias significativas entre el número promedio mensual de heces y el sistema estudiado (Tabla III.6). En el pasto introducido se han cuantificado mayor número de heces que en la sabana nativa. El promedio mensual de turrículos encontrados en el pasto fue de 17,9 por metro cuadrado, casi tres veces superior al encontrado en la sabana (6,7). Sin embargo, al cuantificar el número de turrículos frescos, el pasto introducido presentó 10 veces más que la sabana nativa, 3,0 frente a 0,3 turrículos m^{-2} . En cuanto al número de turrículos secos la diferencia entre los dos sistemas fue sólo del doble.

Tabla III.6. Número promedio mensual de heces por metro cuadrado depositadas por *M. carimaguensis* durante el periodo de julio de 1994 hasta junio de 1995.

MES	FRESCAS RECIENTES ²		FRESCAS NO RECIENTES ³		TOTAL FRESCAS ⁴		TOTAL SECAS ¹		TOTAL HECES ¹	
	SN [†]	BK	SN	BK	SN	BK	SN	BK	SN	BK
Jul.	0	1,8	0	1,2	0	3	10,6	31,8	10,6	34,8
Ago.	0,2	1,4	0,2	0,8	0,4	2,2	8,6	26	9	30,2
Sept.	0	0,4	0	0,6	0	1	10,2	21,4	10,2	22,4
Oct.	0	0,2	0	0,6	0	0,8	7,4	17	7,4	17,8
Nov.	0	0,4	0	0,2	0	0,6	5,8	10,4	5,8	11
Dic.	0	0	0	0	0	0	5,8	9,2	5,8	9,2
Ene.	0	0	0	0	0	0	4,8	6,8	4,8	6,8
Feb.	0	0	0	0	0	0	2,4	10,2	2,4	10,2
Mar.	0	0	0	0	0	0	2,6	3,8	2,6	3,8
Abr.	0	0,6	0	0,2	0	0,8	2,4	2,8	2,4	3,69
May.	0	9,8	0,8	3,4	0,8	13,2	6,8	17,6	7,6	30,8
Jun.	1,8	11,8	0	2,8	1,8	14,6	10,2	19,4	12	34
Media	0,2	2,2	0,1	0,8	0,3	3,0	6,5	14,7	6,7	17,9
desv. st.	0,5	4,1	0,2	1,1	0,5	5,2	3,0	9,0	3,3	12,0

¹ p = 0,001; ² p = 0,084; ³ p = 0,026; ⁴ p = 0,065 (ANOVA)

En el anexo Tabla 4 se detalla el número total de heces encontradas en cada muestra.

[†] SN: Sabana nativa; BK: Pasto introducido

No se han encontrado diferencias entre la cantidad de heces frescas recientes y las no recientes. En este estudio no se ha comprobado qué proporción de turrículos fue producida por los inmaduros, los subadultos y los adultos por lo que, en la representación gráfica, incluiremos los datos referidos al total de heces frescas. Pero, prácticamente todos los turrículos frescos depositados desde julio hasta diciembre pertenecerán a los adultos, ya que a partir de dicho mes todos los inmaduros descenderán a los estratos inferiores para inactivarse.

Los turrículos de *M. carimaguensis* pueden permanecer mucho tiempo sin ser destruidos físicamente. Esto se deduce de los datos correspondientes al número de heces secas encontradas en la sabana, muy superior comparado con el número de heces frescas.

III.1.2.3.2. Variaciones estacionales en la cantidad de turrículos frescos

La deposición de turrículos frescos sobre la superficie del suelo es un signo de la

actividad de las poblaciones de lombrices de tierra. En la Figura III.18 se representa el número promedio de turrículos obtenidos cada mes en ambos sistemas.

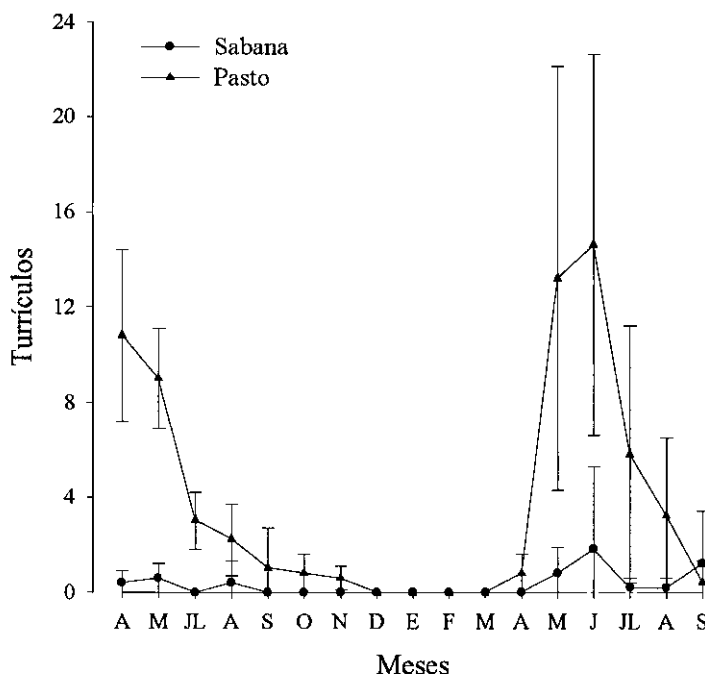


Figura III.18. Variaciones estacionales del número de turrículos frescos mensuales por m² de *M. carimaguensis* en la sabana y en el pasto (media y desviación estándar de 5 muestras al mes).

Los máximos valores aparecieron al inicio de la época lluviosa (mayo y junio), tanto en la sabana como en el pasto. A medida que transcurrió la época lluviosa hubo un descenso en el número de turrículos frescos depositados sobre la superficie del suelo. En la sabana, no hay deposición de turrículos desde septiembre de 1994 hasta el comienzo de la siguiente temporada de lluvias, mayo de 1995 (ANOVA, $p = 0,136$). En el pasto, no apareció ninguna deposición desde diciembre de 1994 hasta el mes de abril de 1995, inicio de una nueva temporada de lluvias (ANOVA, $p < 0,001$). Durante los meses de la época seca, diciembre a marzo, no se obtuvieron turrículos frescos en ninguno de los dos sistemas.

III.1.2.3.3. Estimación del número de individuos

Algunos autores, como EVANS y GUILD (1947) han establecido relaciones entre

el número de deposiciones frescas encontradas sobre la superficie del suelo y el número de individuos encontrados en los primeros estratos. En este trabajo se ha establecido una relación entre el número de turrículos frescos y el número de individuos encontrados en los tres primeros estratos de la muestra, ya que durante el periodo de actividad los individuos se encuentran en los estratos más superficiales. Los datos utilizados son los correspondientes al periodo comprendido entre abril y diciembre de 1994 en el pasto, ya que en la sabana el número de individuos obtenidos fue muy bajo.

En total fueron 40 datos los considerados (8 meses por 5 muestras al mes); primero se estableció la relación entre el número de turrículos frescos y los individuos en el estrato 0-10 cm; después se añadieron los individuos encontrados en el 10-20 cm y por último se sumaron los del estrato 20-30 cm.

En la tabla III.7 aparece el coeficiente de correlación asociado a dicho análisis. A pesar de que los tres coeficientes de correlación son altamente significativos ($p < 0,001$) la mayor correlación aparece en el primer estrato. En la figura III.19 se reflejan los datos referentes a esos estratos.

Tabla III.7. Coeficientes de correlación obtenidos entre el número de turrículos frescos y el número de individuos en cada uno de los estratos analizados.

Estrato	Coficiente r	N	Significación
0-10 cm	0,908	40	**
0-20cm	0,877	40	**
0-30 cm	0,849	40	**

**Altamente significativo ($p < 0,001$)

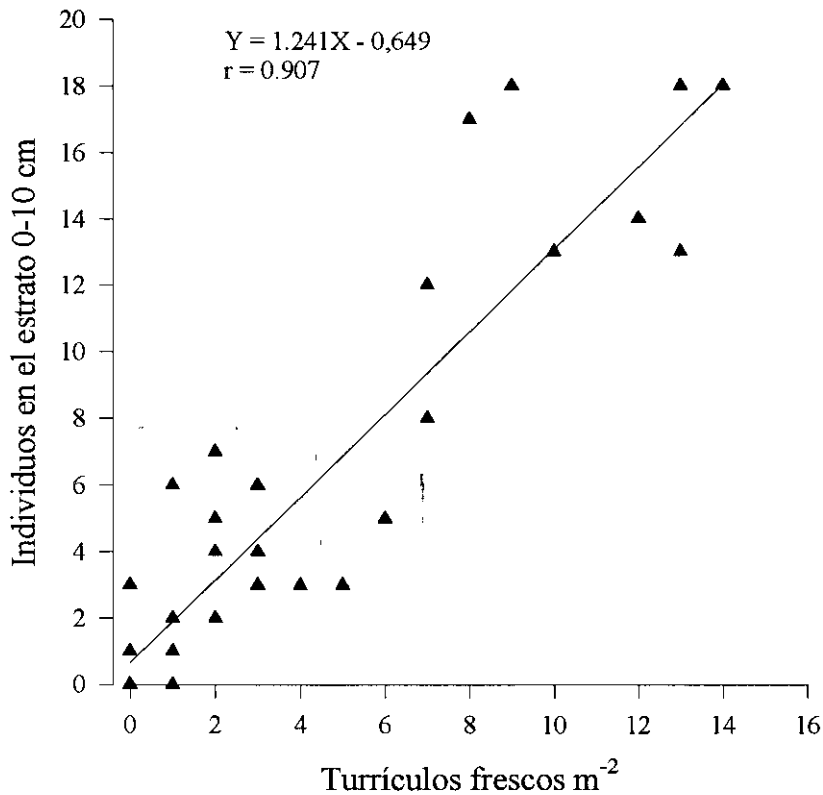


Figura III.19. Relación entre el número de turrículos frescos por metro cuadrado y el número de individuos totales encontrados en el primer estrato.

III.1.2.3.4. Peso de los turrículos

A pesar de observar diferencias significativas en cuanto al número de turrículos frescos, la diferencia de peso de todos los turrículos encontrados en los dos sistemas durante un año no es significativa (ANOVA, $p = 0,453$). El peso total de todos los turrículos recolectados, frescos y secos, fue de $29,9 \text{ T ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en la sabana y de $37,7 \text{ T ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en el pasto (Tabla III.8). El peso seco medio de los turrículos recolectados en la sabana fue de $39,3 \text{ g} \pm 29,5$, mientras que en el pasto fue menor, $29,2 \text{ g} \pm 14,1$. No se consideró si la deposición estaba seca o fresca, por lo que esta caracterización engloba tanto los turrículos que fueron depositados durante ese tiempo como los que ya había. Por esta razón, las diferencias entre los dos sistemas no son significativas.

Tabla III.8. Peso total de todos los turrículos recolectados en superficie (g de tierra seca x 2m²) en los dos sistemas estudiados (octubre 1994 - septiembre 1995).

	SABANA	PASTO
Octubre	389,1	425,4
Noviembre	202,3	133,5
Diciembre	873,3	575,3
Enero	570,2	167,3
Febrero	30,4	483,7
Marzo	105,7	296,1
Abril	427,7	81,1
Mayo	410,6	765,7
Junio	1278,8	875,1
Julio	525,1	1474,9
Agosto	353,7	814,7
Septiembre	817,2	1447
Total g x 2m²	5.984,0	7.539,8
Total ton x ha⁻¹	29,9	37,7

La deposición de heces turrícolas sobre la superficie del suelo se limitó a la época lluviosa, fenómeno que ha sido citado también en otras especies tropicales por GATES (1961) y MADGE (1969). EDWARDS y BOHLEN (1996) indican que la abundancia y la actividad de las lombrices no pueden ser inferidas a partir del número de heces frescas sobre la superficie. En este estudio se ha demostrado que existió una correlación muy fuerte entre el número de heces frescas y el número de individuos en los primeros 10 cm, de modo que la densidad puede ser estimada en algunos casos. EVANS y GUILD (1947) también encontraron una fuerte correlación en el caso de *Allolobophora longa* y *A. caliginosa* (Lumbricidae).

A pesar de las diferencias significativas encontradas en ambos sistemas respecto al número de heces frescas, el peso de las heces recolectadas en ambos sistemas no refleja las diferencias anteriores. Quizás en el pasto exista una reingestión de las heces después de producirse una incubación microbiana, definido por SWIFT *et al* (1979) como un "rumen externo".

También es posible que *M. carimaguensis* sea más activa en la sabana que en el pasto y que produzca, de esta manera, mayor cantidad de heces por unidad de biomasa corporal (Figura III.20). LAVELLE *et al.* (1989) mostró que ciertas lombrices ingieren una mayor cantidad de suelo cuando habitan suelos pobres en materia orgánica. En cualquier caso, las heces depositadas en la sabana parecen perdurar durante mayor tiempo que en el pasto.

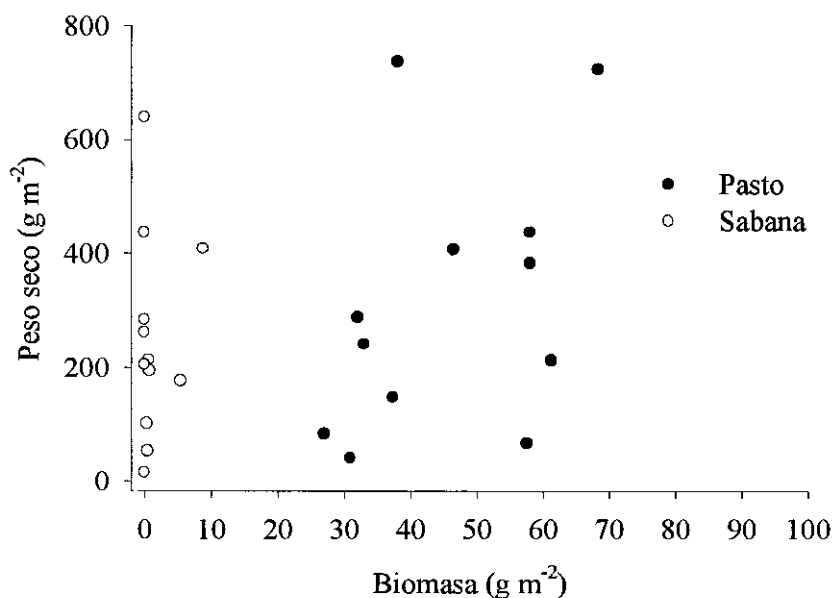


Figura III.20. Relación entre la biomasa de *M. carimaguensis* y el peso seco de los turrículos producidos en ambos sistemas

En los dos sistemas analizados no hubo relación entre la biomasa de *M. carimaguensis* y el peso de las heces recolectadas ($r = 0,147$ en la sabana y $r = 0,404$ en el pasto). La irregularidad de los datos obtenidos en la sabana puede ser debida a una mayor duración de las heces que en el pasto, donde la gran actividad desarrollada por las lombrices y la presencia del ganado puede provocar la destrucción de los turrículos.

III.1.2.4. Reproducción

La reproducción sólo se ha determinado a partir de métodos indirectos, pues durante todo el periodo de estudio nunca pudo observarse la cópula de los individuos. Por lo tanto, el periodo de reproducción podrá ser determinado a partir de la observación de ciertos fenómenos: presencia de un clítelos turgente en los individuos adultos y obtención de capullos recolectados en el campo.

III.1.2.4.1. Clítelos

En la tabla III.9 aparece la época en la que los individuos adultos de las especies estudiadas presentaron un clítelos muy conspicuo:

Tabla III.9. Periodo en el que las especies estudiadas presentaron los primeros individuos adultos

Especie	Epoca	Periodo
<i>A. yoparensis</i>	Inicio lluviosa	abril-mayo
<i>A. ainawi</i>	Inicio lluviosa	abril-mayo
<i>M. carimaguensis</i>	Mitad lluviosa	junio-julio
<i>M. martiodrillii</i>	Mitad lluviosa	junio-julio
<i>A. ofeliae</i>	Mitad lluviosa	julio-agosto
<i>G. sikuani</i>	Final lluviosa	septiembre-octubre

No todas las especies presentaron los adultos en el mismo periodo. Hay dos especies, *A. yoparensis* y *A. ainawi*, en las que aparecieron al inicio de la época lluviosa (abril-mayo); en dos especies, *M. carimaguensis* y *M. martiodrillii*, los primeros adultos se encontraron hacia la mitad de la época lluviosa (junio-agosto); por último, los adultos de *A. ofeliae* y *G. sikuani* aparecieron al final de la época lluviosa (septiembre-octubre). Los adultos van a determinar la aparición de los capullos a partir del momento en que aquellos estén presentes.

III.1.2.4.2. Capullos: Morfología y duración del desarrollo

Se han obtenido los capullos de cuatro especies: *A. yoparensis*, *A. ofeliae*, *G. sikuani* y *M. carimaguensis*. No se han obtenido capullos de *A. ainawi*, *Metadrilus* spp. y *M. martiodrili*, a pesar de emplear durante algún tiempo, para recolectarlos, tamices con luz de malla muy fina (250 μ m). Es posible que los capullos de estas especies fueran destruidos al aplicar el método de lavado y tamizado.

En la tabla III.10 se relacionan las principales características estudiadas en los capullos.

Tabla III.10. Principales características de los capullos recolectados y observados en el laboratorio¹ (en el anexo tablas 5 y 6 se indican las características individuales de los capullos estudiados)

	<i>A. ofeliae</i>	<i>G. sikuani</i>	<i>A. yoparensis</i>	<i>M. carimaguensis</i>
Nº capullos estudiados	1	79	88	46
Morfología	esférico	esférico	esférico	ovoide
Tamaño (mm)	9	3,0x2,2	6	23,6x14
Peso fresco <i>in vivo</i> (mg)	720	6,2 \pm 1,4 (4,6-8,1)	78,9 \pm 22,2 (30-130)	1.808 \pm 414,5 (890-3020)
Tiempo de eclosión (días)	?	?	12,8 \pm 6,3 (1-28)	23,3 \pm 12,9 (1-48)
Nº individuos/capullo	?	?	1,02 \pm 0,15	1,91 \pm 0,29
Peso individuos al nacer (mg)	?	5 ²	55,7 \pm 22,9 (20-120)	760 \pm 219,4 (270-1760)
Peso individuos/Peso capullo (%)	?	80,6	71	79,7
Tasa de eclosión en laboratorio (%)	0	0	48,3	73,9

¹ Promedio \pm desviación standard; mínimo y máximo entre paréntesis.

² Datos referidos a los individuos obtenidos en el campo.

La mayor parte de los capullos que no eclosionaron presentaron hongos sobre su superficie, lo que pudo influir en la baja tasa de eclosión, aunque se desconoce si los hongos fueron la causa o surgieron por la no-viabilidad del capullo como han apuntado algunos autores (SENAPATI, 1980).

Sólo se recolectó un capullo de *A. ofeliae*, en noviembre de 1994, de un pasto de *Andropogon gayanus* cercano a los sistemas estudiados del que no se pudo determinar

su tiempo de eclosión puesto que no eclosionó. Su forma fue esférica y su color, en el momento en que se recolectó, pardo claro; midió 9 mm de diámetro y pesó *in vivo* 720 mg.

Ninguno de los 79 capullos encontrados de *G. sikuani* eclosionaron en el laboratorio, por lo que tampoco se ha podido determinar el tiempo de eclosión, número de embriones viables, peso de los mismos y demás características estudiadas. El capullo de *G. sikuani* es también esférico, aunque con uno o dos de los extremos aguzados, de 3,0x2,2 mm de diámetro y 6,2 mg de peso *in vivo*. Su color fue blanquecino y algo opaco, en el momento de la recolección.

El capullo de *A. yoparensis* (88 estudiados) también presentó morfología esférica, de 5 mm de diámetro, y 78,9 mg de peso *in vivo*, de color blanco translúcido y en el que se puede observar el único embrión que presenta, a medida que se va desarrollando. El tiempo promedio de eclosión, considerando todos los capullos recolectados, fue de casi 13 días con 1,02 individuos por capullo que pesan 55,7 mg en el momento de nacer. El individuo eclosionado representó el 71% del peso fresco total del capullo y la tasa de eclosión, en condiciones de laboratorio, fue de un 48,3%.

El capullo de *M. carimaguensis* fue el único obtenido con morfología ovoide, midiendo 23,6 x 14 mm en promedio, de 1.808 mg de peso fresco *in vivo*. El color del capullo comienza siendo amarillo claro al principio y deriva hacia el marrón oscuro antes de la eclosión. El número de embriones, que se pueden observar por transparencia, es habitualmente 2 por capullo (1,91) y pesan al nacer 760 mg. El tiempo promedio de eclosión fue de 23,5 días. La relación entre el peso de los recién nacidos y el capullo fue del 80 % y la tasa de eclosión en laboratorio fue de un 73,9 %.

III.1.2.4.3. Distribución estacional

Las variaciones estacionales del número de capullos obtenidos por mes nos va a permitir conocer parte de la dinámica de la época reproductora y las estrategias presentadas por cada una de las especies. Así, se podrá determinar si hay especies con un periodo o más de reproducción anual y si los capullos eclosionan antes o después de la

época desfavorable. Esta dinámica sólo ha podido ser establecida para tres especies: *G. sikuani*, *A. yoparensis* y *M. carimaguensis*.

- *G. sikuani*

Esta especie presentó un solo periodo de reproducción, al final de la época lluviosa (Figura III.21). En la sabana los primeros capullos se encontraron en el mes de octubre hasta llegar a un máximo en enero. En el pasto, los primeros capullos aparecieron en septiembre y el máximo se obtuvo en febrero. En ambos sistemas una gran parte de los capullos no eclosionan hasta el comienzo de la época lluviosa.

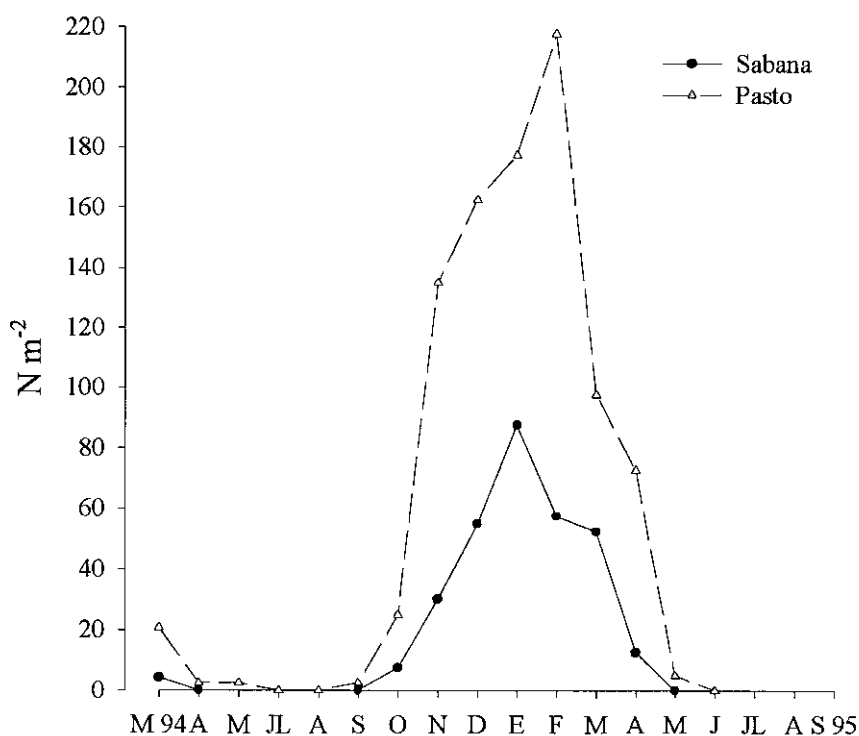


Figura III.21. Número promedio mensual por metro cuadrado de capullos de *G. sikuani* obtenidos en los dos sistemas estudiados (datos del lavado y tamizado).

- *A. yoparensis*

Esta especie presentó dos épocas de reproducción anual (Figura III.22). En la sabana aparecieron dos máximos, uno al inicio de la época de lluvias, que es cuando se obtuvo el número máximo de capullos, en mayo y otro en la mitad del periodo de lluvias, en agosto. El segundo año también se observaron dos picos en los mismos meses aunque con valores más bajos.

En el pasto hubo un mayor número de capullos que en la sabana. También se observó un pico máximo en mayo de 1994 seguido de otro periodo en octubre del mismo año. En el segundo año los máximos valores fueron en mayo-junio y agosto.

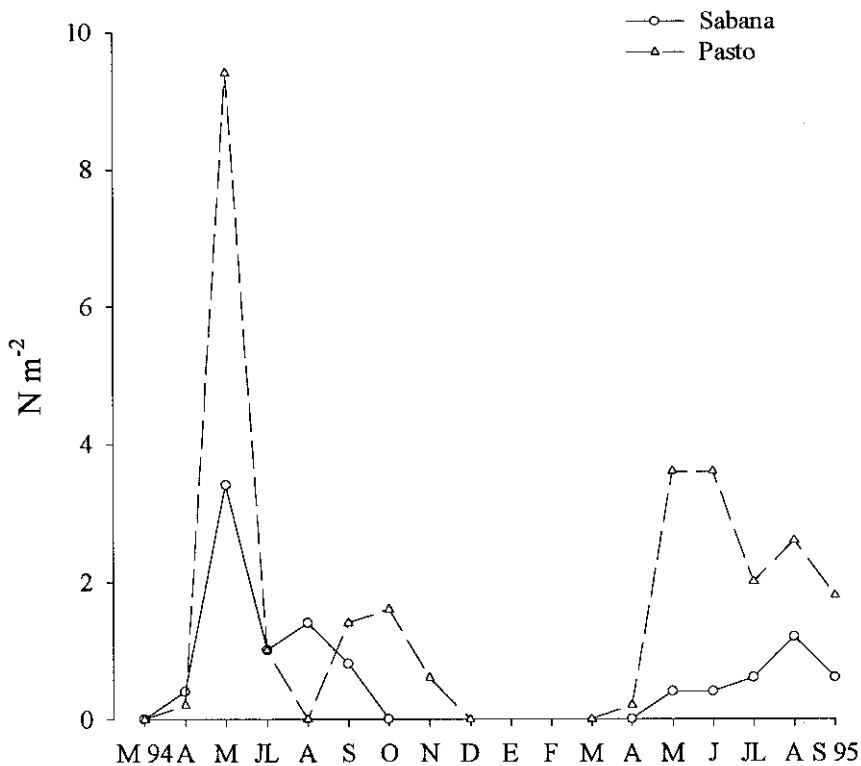


Figura III.22. Número promedio mensual por metro cuadrado de capullos de *A. yoparensis* obtenidos en los dos sistemas estudiados (datos del muestreo manual cuantitativo).

- *M. carimaguensis*

Esta especie sólo presentó un periodo de reproducción anual, al final de la época de lluvias, y el máximo número de capullos encontrados apareció en el periodo septiembre-octubre (Figura III.23). En marzo se obtuvieron capullos lo que indica que parte de estos no eclosionan hasta el inicio de una nueva temporada de lluvias. Sólo se obtuvo un capullo en la sabana nativa, en julio de 1994.

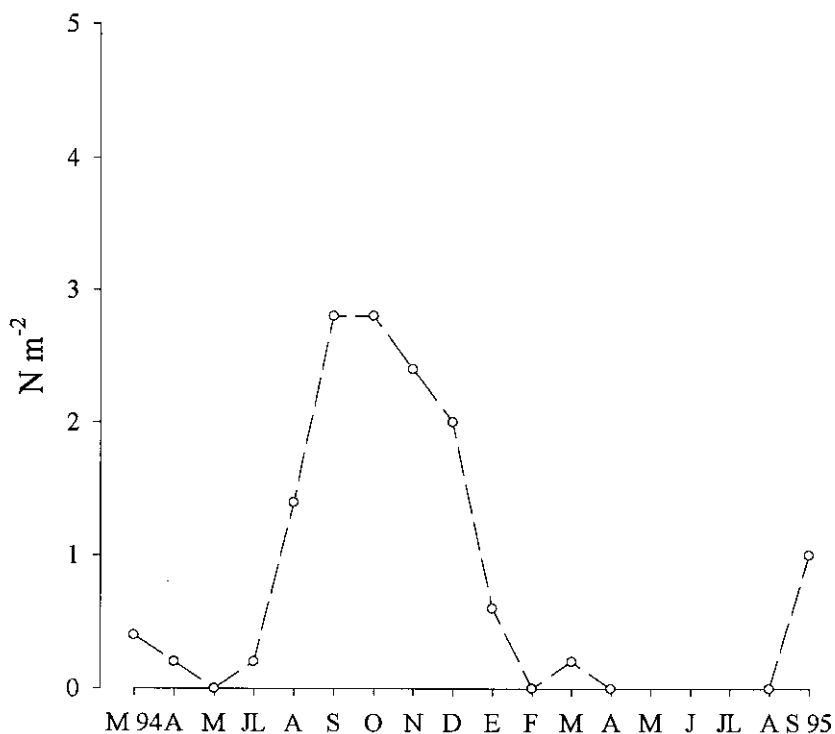


Figura III.23. Número promedio mensual por metro cuadrado de capullos de *M. carimaguensis* obtenidos en el pasto (datos del muestreo cuantitativo).

III.1.2.4.4. Distribución vertical de los capullos

Se ha calculado la profundidad media anual (julio de 1994 hasta junio de 1995) a la que son depositados los capullos en ambos sistemas para las tres especies de las que se han encontrado (Tablas III.11a y 11b).

Tabla III.11a. Profundidad media y porcentaje de capullos encontrados en la sabana

Especie	Profundidad media	estrato (cm)				
		0-10	10-20	20-30	30-40	40-50
<i>G. sikuani</i> *	8,7	67,5	27,5	5,0	-	-
<i>A. yoparensis</i>	6,5	85,0	15,0	-	-	-
<i>M. carimaguensis</i>	-	-	-	-	-	-

* Datos del lavado/tamizado

Tabla III.11b. Profundidad media y porcentaje de capullos encontrados en el pasto

Especie	Profundidad media	estrato (cm)				
		0-10	10-20	20-30	30-40	40-50
<i>G. sikuani</i> *	12,4	48,2	36,8	7,5	7,5	-
<i>A. yoparensis</i>	5,6	94,1	5,9	-	-	-
<i>M. carimaguensis</i>	26,0	1,6	18,0	54,1	21,3	4,9

* Datos del lavado/tamizado

La profundidad media en la que se encontró *G. sikuani* fue de 8,7 cm en la sabana, mientras que en el pasto bajó hasta 12,4 cm. El estrato 0-10 cm fue el más utilizado (Figura III.24). A raíz de los resultados de las muestras de 1m², en la sabana se consideró que el 95% de los capullos se hallaron en los primeros 20 cm, y el 5% restante en el estrato 20-30 cm. Así mismo, en el pasto se consideró que el 85% de los capullos se encontraron en los primeros 20 cm y el 15% restante en los dos siguientes estratos. Estos porcentajes calculados corresponden a los datos del muestreo manual ya que sólo se llegó hasta 20 cm en los lavados, a pesar de haber obtenido 22 capullos en la sabana y 28 en el pasto.

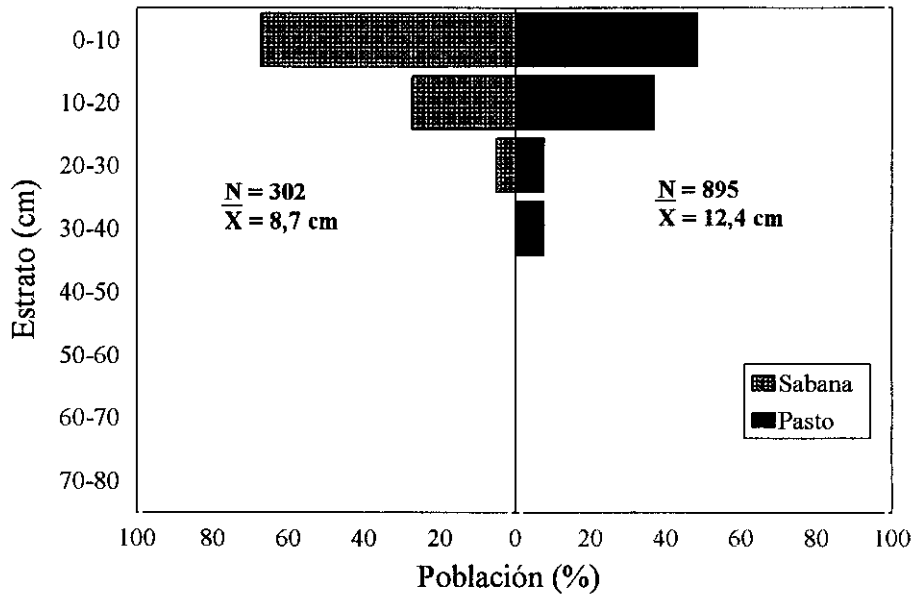


Figura III.24. Distribución vertical de los capullos de *G. sikuani* en los dos sistemas estudiados (promedio anual junio de 1994-julio de 1995). Datos del lavado/tamizado.

En *A. yoparensis* la profundidad media fue de 6,5 cm en la sabana y 5,6 cm en el pasto, siendo el primer estrato el más utilizado (Figura III.25).

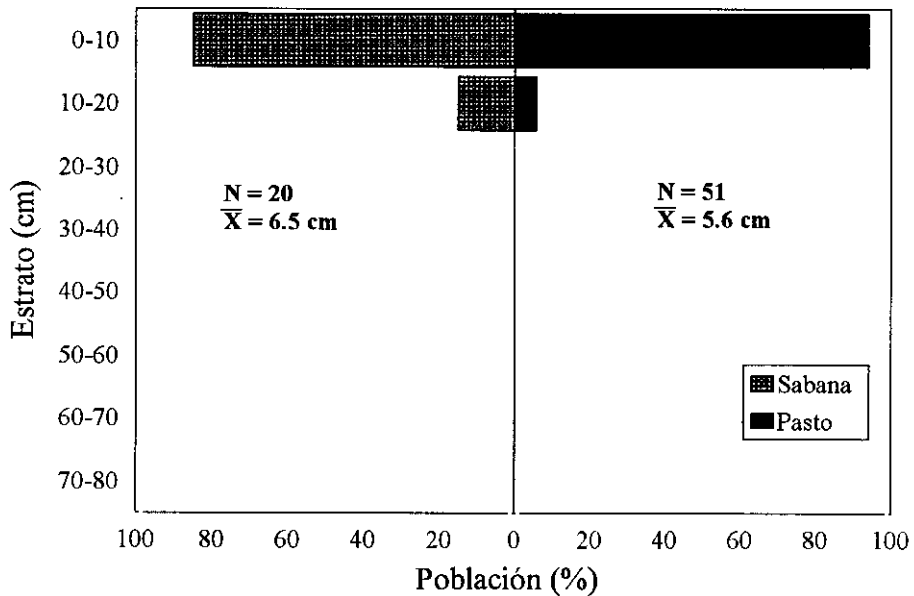


Figura III.25. Distribución vertical de los capullos de *A. yoparensis* en los dos sistemas estudiados (promedio anual junio de 1994-julio de 1995).

En *M. carimaguensis* la profundidad media a la que se encontraron en el pasto fue de 26,0 cm, siendo el estrato 20-30 el más utilizado (Figura III.26). En la sabana sólo se obtuvo un capullo en la cuarta muestra de julio de 1994, también en el estrato 20-30 cm.

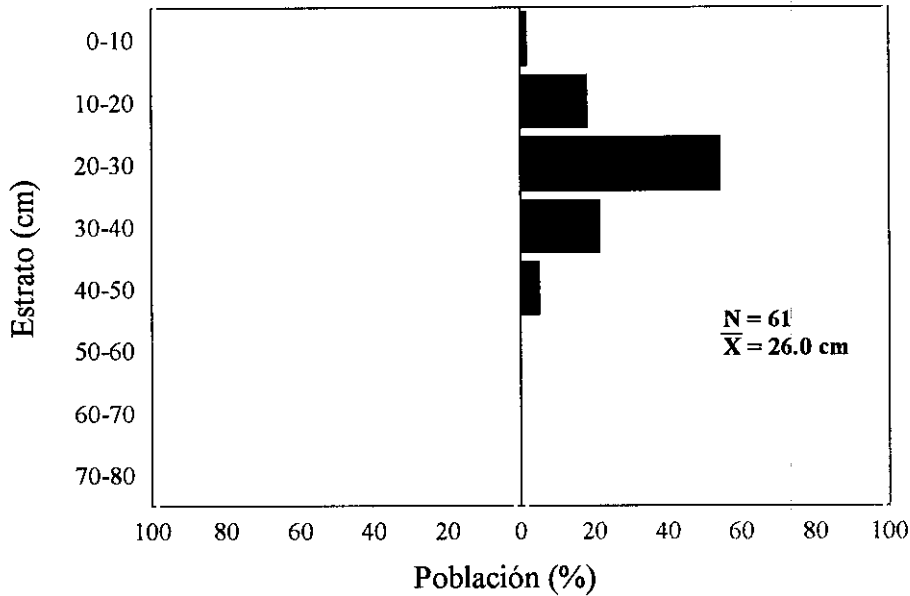


Figura III.26. Distribución vertical de los capullos de *M. carimaguensis* en los dos sistemas estudiados (promedio anual junio de 1994-julio de 1995).

III.1.2.4.5. Relación entre el peso de los capullos y los adultos

Siguiendo a LAVELLE (1978) se ha calculado la relación existente entre el peso de los capullos y los adultos que los producen con el fin de conocer la cantidad de energía, expresada en porcentaje del peso del adulto, que se invierte en la formación de los capullos. Encontramos diferencias según las especies (Tabla III.12)

Tabla III.12. Relación entre el peso de los capullos y los adultos

Especie	P adulto (mg)	P capullo (mg)	P cap/P adulto (%)
<i>G. sikuani</i>	110,6 (n = 32)	6,2 (n = 60)	5,6
<i>A. yoparensis</i>	1.340 (n = 26)	78,9 (n = 88)	5,9
<i>M. carimaguensis</i>	11.240 (n = 29)	1.808 (n = 46)	16,1

De modo general, se ha observado que cuanto mayor es el tamaño del adulto mayor es el capullo que produce, tanto en las lombrices tropicales como las encontradas en latitudes templadas (Figura III.27). Los adultos de *A. yoparensis* y *G. sikuani* invierten casi el mismo porcentaje del peso en la formación del capullo, un 6%. Sin embargo, los adultos de *M. carimaguensis* invierten un 16,1% de su peso en la elaboración de los capullos, casi tres veces más que las dos especies anteriores.

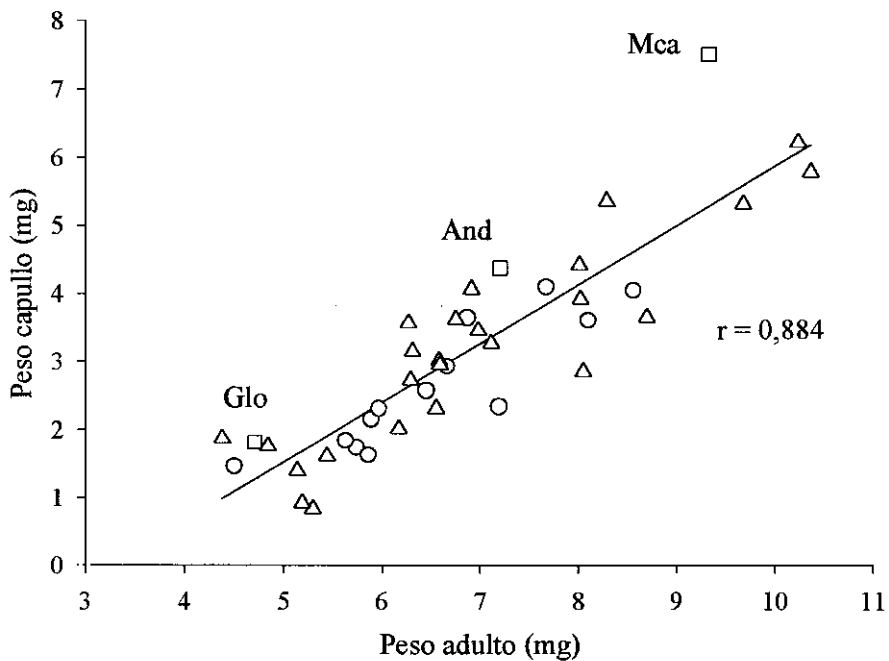


Figura III.27. Relación entre el peso fresco de los capullos y adultos (escala logarítmica) para 38 especies de lugares tropicales (triángulo Δ) y templados (círculo O) más tres especies de Carimagua (cuadrado \square) ($p < 0.01$). Datos tomados de Lavelle (1981) y Barois *et al.* (1996).

El tamaño del capullo no está siempre relacionado con el tamaño del adulto (EDWARDS y BOHLEN, 1996). Sin embargo, LAVELLE (1981) encontró una relación positiva clara entre ambas variables, tanto en lombrices tropicales como en las encontradas en latitudes templadas. La alta tasa de inversión reproductora realizada por *M. carimaguensis* puede ser el resultado de una estrategia adaptativa más compleja antes de su inactivación; el valor obtenido en esta especie ha sido el más alto hasta la fecha y, por ésta razón, aparece alejado de la recta principal en la figura anterior.

Los factores que afectan la actividad reproductora de las lombrices son la temperatura y humedad del suelo (EVANS y GUILD, 1948). En Carimagua, las fuertes variaciones climáticas estacionales limitan la deposición de los capullos a sólo 8 meses al año, ya que el resto del tiempo las poblaciones están inactivas.

Finalmente, parece existir una clara relación entre el número de capullos

producidos y su localización en el suelo (SACHELL, 1967). Este autor concluye que las especies que habitan un ambiente con un alto riesgo de mortalidad presentan una mayor tasa de producción de capullos. En este sentido, *G. sikuani* ha producido la mayor cantidad de capullos encontrados y su ubicación ha sido en los primeros 10 cm. Por el contrario, *M. carimaguensis* produjo mucha menor cantidad de capullos y presentó la característica anécica de descender varias decenas de cm en el suelo para iniciar el periodo de diapausa.

Los capullos de *A. yoparensis* son similares en tamaño y peso a los producidos por *Millsonia anomala* (Megascolecidae), una especie endogea de las sabanas de Costa de Marfil. Además, la tasa de eclosión en laboratorio obtenida para *A. yoparensis*, un 70%, es casi la misma a la obtenida por LAVELLE (1971) para la especie anterior.

III.1.2.5. Consumo de tierra y aumento de peso en laboratorio

III.1.2.5.1. Influencia de la humedad del suelo en el consumo de suelo y el aumento de peso de los individuos

Este estudio se realizó con el fin de determinar la variación en el consumo de tierra y en el crecimiento de los individuos en relación con el contenido de humedad en el suelo. Se emplearon tres especies en este estudio: *A. yoparensis*, *G. sikvani* y *M. carimaguensis*. Nunca se obtuvieron individuos suficientes de *A. ofeliae* y *A. ainawi* como para abordar el estudio y no fue posible ajustar la metodología a una especie tan pequeña como *M. martiodrilii*.

No se realizó el mismo número de ensayos y repeticiones en los cultivos ya que no se obtuvieron el mismo número de individuos en cada una de las especies. Además, la categoría empleada fue diferente pues cada especie se encontraba en un momento determinado de su ciclo vital. Así, se emplearon adultos en *A. yoparensis* e inmaduros en *G. sikvani* y *M. carimaguensis*.

- *A. yoparensis*

Se emplearon 10 series de cuatro botes (10x10x5 cm) con un individuo adulto en cada bote (adaptado de LAVELLE, 1974). Los valores de humedad oscilaron entre un 10% (porcentaje de suelo seco) y el 46% (encharcamiento). En total, fueron cultivados 40 individuos adultos entre 8 y 10 días. Los resultados obtenidos se muestran en la tabla III.13.

Tabla III.13. Influencia de la humedad del suelo en el consumo y aumento de biomasa de los adultos de *A. yoparensis* en condiciones de laboratorio; valor medio de los cuatro botes, (tierra empleada T6)

Humedad media (%)	Pi (g)	Pf (g)	Pm (g)	ΔP %	Días de Cultivo	$\Delta P/D$ %	C	Cm	Cm/Pm
9,7	1,28	†	-	-	10	-	0,27	0,03	-
13,6	1,36	†	-	-	10	-	0,39	0,04	-
17,6	1,26	1,32	1,29	4,76	10	0,48	11,51	1,15	0,89
21,5	1,54	1,65	1,60	7,14	10	0,71	19,02	1,9	1,19
25,6	1,48	2,09	1,79	41,22	9	4,58	33,01	3,47	1,94
29,4	1,02	1,27	1,15	24,51	11	2,23	41,48	3,77	3,29
33,4	2,18	2,62	2,40	20,18	11	1,83	59,58	5,42	2,26
37,3	1,3	1,84	1,57	41,54	11	3,78	47,75	4,34	2,76
41,5	1,58	1,53	1,56	-3,16	8	-0,40	6,44	0,8	0,51
45,8 (inundado)	1,34	†	-	-	8	-	4,39	0,55	-

Pi: Peso fresco inicial de la lombriz

Pf: Peso fresco final de la lombriz

Pm: Peso medio

ΔP : Variación del peso

$\Delta P/D$: Variación diaria del peso

C: Consumo (peso seco en g de las heces)

Cm: Consumo medio diario

Cm/Pm: Consumo medio relativo

Los individuos murieron con una humedad media de entre un 10 y un 14% (pF 4.2 = 11,6%) al igual que cuando el suelo estaba completamente inundado (45,8%). Entre un 18 y un 37% de humedad la variación en el peso fue positiva y negativa cuando la humedad fue del 41,5% (pF 2.5 = 38,5%).

La relación entre la humedad del suelo, consumo (tanto medio como relativo) y el aumento de biomasa puede ser expresada gráficamente bajo la forma de una curva (Figuras III.28 a, b y c).

El máximo consumo (g suelo seco x día⁻¹) apareció asociado a un 33,4% de humedad, aunque el consumo relativo máximo (número de veces que el animal ingiere su propio peso) fue con un 29,4% de humedad. La variación de peso máxima surgió a un 25,8% de humedad.

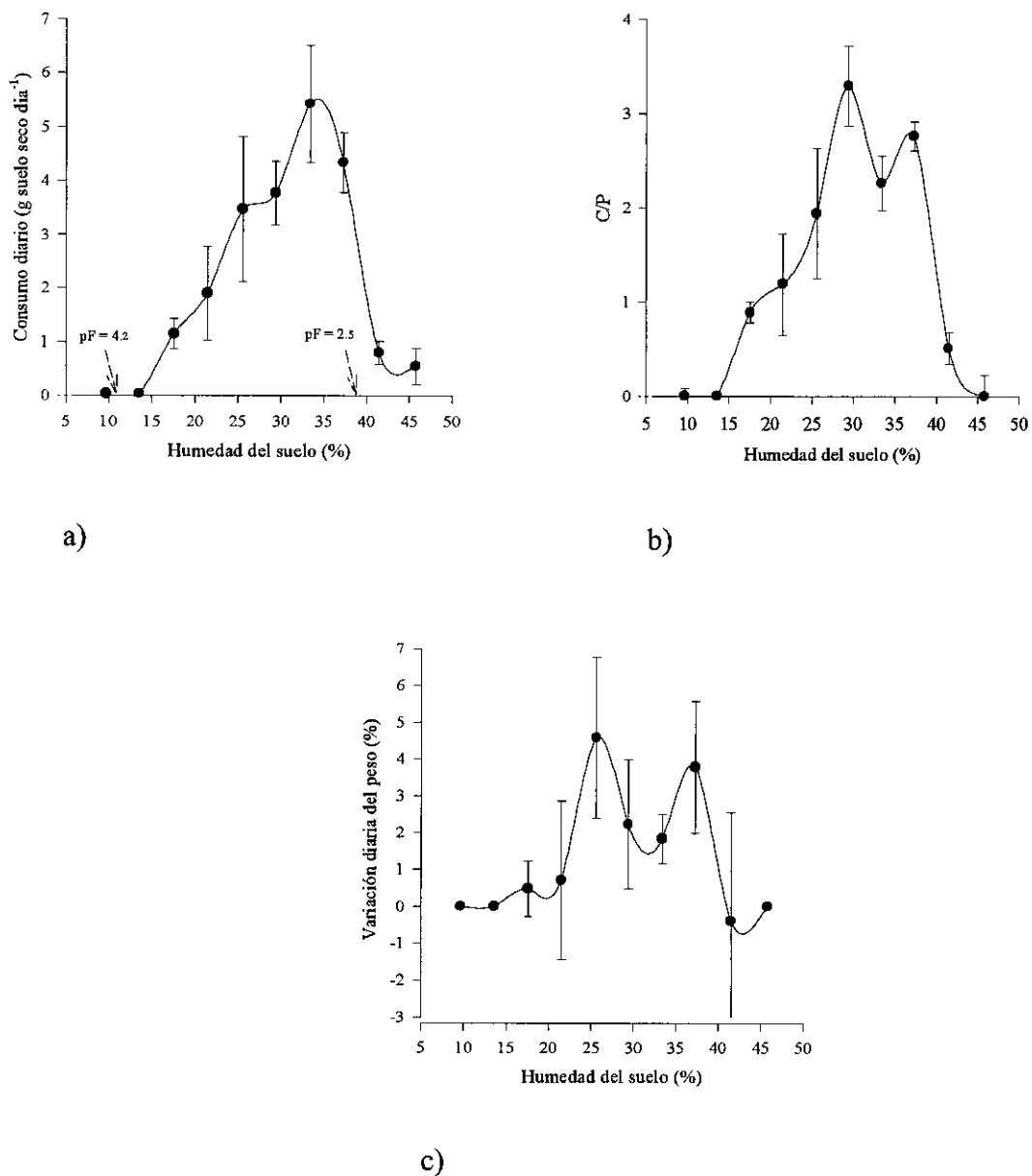


Figura III.28. Influencia de la humedad del suelo en el consumo medio diario (a), relativo (b) y variación diaria del peso (c) de los adultos de *A. yoparensis*.

En resumen, se pueden distinguir varias fases según el aumento de la humedad del suelo:

1. De un 10 al 14% de humedad, valores cercanos al punto de marchitamiento pF 4.2, los individuos no pudieron sobrevivir.
2. Del 18 al 21% de humedad el consumo fue muy bajo y la variación diaria del peso no llegó a un 1%.

3. Del 26 al 37% de humedad el consumo aumentó hasta un máximo de 5,4 g suelo seco x día⁻¹ y la lombriz ingirió diariamente 3,3 veces su propio peso. Los máximos valores aparecieron entre el 29 y el 33% de humedad del suelo.

4. A partir del 41% de humedad hubo un descenso tanto del consumo como del peso del animal. La inundación del suelo (45% de humedad) provocó la muerte de los individuos.

De modo general se puede decir que se observaron claramente dos extremos, inferior y superior, más allá de los cuales no hay actividad y entre los que se sitúa un continuo con un máximo entre un 30 y 35% de humedad, es decir, algo menos que el pF 2.5.

- *G. sikuani*

Se emplearon 10 series de tres placas de Petri (10 cm Ø) con un individuo inmaduro en cada placa. Los valores de humedad oscilaron entre el 6% y el 32,3%. En total 30 individuos fueron cultivados durante 15 días. Los resultados obtenidos aparecen en la tabla III.14.

Tabla III.14. Influencia de la humedad del suelo en el consumo y aumento de peso de los inmaduros de *G. sikuani* en condiciones de laboratorio; valor medio de las tres placas, (tierra empleada T5)

Humedad media (%)	Pi (mg)	Pf (mg)	Pm (mg)	ΔP %	Días de Cultivo	ΔP/D %	C	Cm	Cm/Pm
5,9	50	†	-	-	15	-	-	-	-
8,6	47	†	-	-	15	-	-	-	-
11,6	28	†	-	-	15	-	-	-	-
14,2	20	†	-	-	15	-	-	-	-
16,0	35	†	-	-	15	-	-	-	-
19,6	37	17	27	-54,05	15	-3,6	190	12,67	0,47
22,9	63	49	56	-22,22	15	-1,48	2100	140	2,50
25,4	55	58	56,5	5,45	15	0,36	1960	130,7	2,31
28,3	45	41	43	-8,89	15	-0,59	500	33,3	0,78
32,3	52	44	48	-15,38	15	-1,03	2580	172	3,58

Pi: Peso fresco inicial de la lombriz

Pf: Peso fresco final de la lombriz

Pm: Peso medio

ΔP: Variación del peso

ΔP/D: Variación diaria del peso

C: Consumo (peso seco en g de las heces)

Cm: Consumo medio diario

Cm/Pm: Consumo medio relativo

Los datos obtenidos fueron muy irregulares. La mortalidad de los individuos fue total en las primeras cinco series y sólo hubo aumento de peso en la serie 8, con un 25,4% de humedad (Figura III.29).

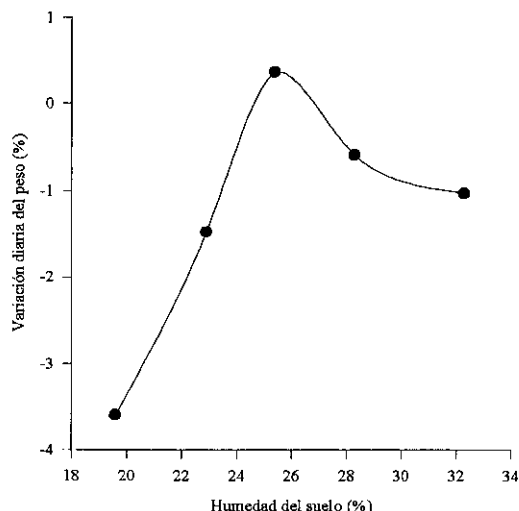


Figura III.29. Variación del peso diario con relación a la humedad del suelo en *G. sikuani*.

- *M. carimaguensis*

Se emplearon 6 series de tres botes (10x15x25 cm) con un individuo inmaduro en cada bote. Los valores de humedad oscilaron entre el 14 y el 39%. En total, 18 individuos que fueron cultivados durante 12 días. Los resultados obtenidos aparecen relacionados en la tabla III.15.

En esta especie los datos obtenidos también fueron muy irregulares. Sólo hubo mortalidad cuando la humedad del suelo fue del 39%. Los máximos valores de consumo aparecieron entre el 29 y el 34% de humedad, entre 20-21 g suelo seco diarios que corresponden a 3-3,7 veces el peso del animal, respectivamente. La variación diaria del peso de los individuos mostró un valor máximo a un 29% de humedad y valores negativos a un 14 y 19% (Figura III.30)

Tabla III.15. Influencia de la humedad del suelo en el consumo y crecimiento de los inmaduros de *M. carimaguensis* en condiciones de laboratorio; valor medio de los tres botes, (tierra empleada T6)

Humedad media (%)	Pi (g)	Pf (g)	Pm (g)	ΔP %	Días de Cultivo	$\Delta P/D$ %	C	Cm	Cm/Pm
14,1	5,15	4,21	4,68	-18,25	12	-1,52	18,34	1,53	0,33
19,0	4,76	4,45	4,61	-6,51	12	-0,54	161,27	13,44	2,92
23,8	3,97	4,18	4,08	5,29	12	0,44	72,19	6,02	1,48
28,9	5,78	7,46	6,62	29,07	12	2,42	236,86	19,74	2,98
33,9	5,24	6,4	5,82	22,14	12	1,84	255,38	21,28	3,66
39,0	3,51	†	-	-	12	-	-	-	-

Pi: Peso fresco inicial de la lombriz
 Pf: Peso fresco final de la lombriz
 Pm: Peso medio
 ΔP : Variación del peso

$\Delta P/D$: Variación diaria del peso
 C: Consumo (peso seco en g de las heces)
 Cm: Consumo medio diario
 Cm/Pm: Consumo medio relativo

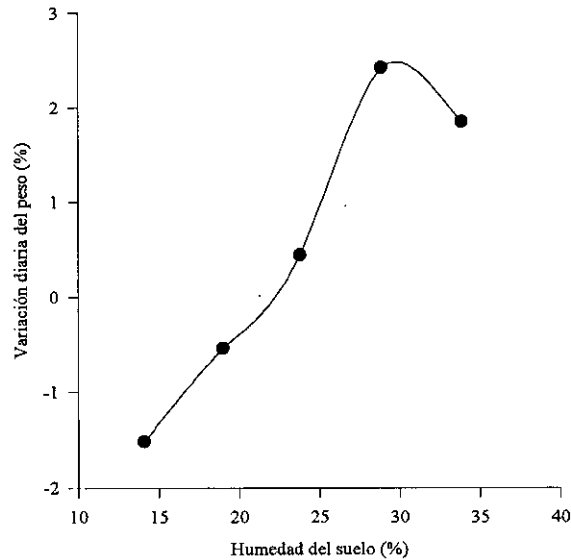


Figura III.30. Variación del peso diario con relación a la humedad del suelo en *M. carimaguensis*.

La finalidad de este estudio era obtener el porcentaje de humedad en el que se presentaba el mayor aumento de peso de los individuos de manera que, posteriormente, se realizaran series de cultivos durante el mayor tiempo posible para evaluar la tasa de crecimiento, tiempo en desarrollar el clíelo, la producción de capullos y la mortalidad bajo condiciones de laboratorio.

Por tanto, sólo en *A. yoparensis* se ha realizado dicho estudio con más detalle, porque *G. sikvani* y *M. carimaguensis* no pudieron cultivarse con éxito. De los numerosos ensayos realizados siempre se obtuvo una mortalidad muy elevada, razón por la que era muy difícil la continuidad de los cultivos a lo largo del tiempo.

III.I.2.5.2. Cultivo de *A. yoparensis* en condiciones de laboratorio

- Inmaduros

La mortalidad del conjunto de individuos cultivados fue del 60%. Los resultados obtenidos muestran que existieron correlaciones significativas entre las variables consideradas (Tabla III.16; Anexo tabla 7a y 7b)

Tabla III.16. Correlaciones obtenidas entre las variables estudiadas

	Peso de las heces	Consumo ¹	Consumo relativo
Peso medio individual (g)	0,850**	0,870**	-0,231**
Peso de las heces (g)	-	0,887**	-0,030 n.s.
Consumo	-	-	0,116 n.s.

¹ g suelo seco x día⁻¹

** Altamente significativo a $p < 0,05$

Datos considerando las seis series (n = 204)

n.s.: no significativo

Existió una correlación directa positiva entre el peso medio individual, el peso de las heces y el consumo (estos aumentaron con relación al P_m individual). Sin embargo, la relación fue negativa con el consumo relativo, es decir, cuanto mayor era el peso del individuo menos consumía con relación a su peso. Este resultado concuerda con LAVELLE (1978) para la especie *Millsonia anomala*. El peso de las heces también estuvo relacionado, aunque no significativamente, con el consumo medio y negativamente con el consumo relativo. Por último, no hubo una relación clara entre el consumo medio individual y el consumo relativo.



En la tabla III.17 se muestran los datos obtenidos en el conjunto de las series 1-4 y 5-6.

Tabla.III.17. Peso fresco medio individual (g), peso seco de las heces producidas (g), consumo medio individual (g suelo seco x día⁻¹) y consumo relativo (g suelo seco x g lombriz⁻¹ x día⁻¹) de los inmaduros¹

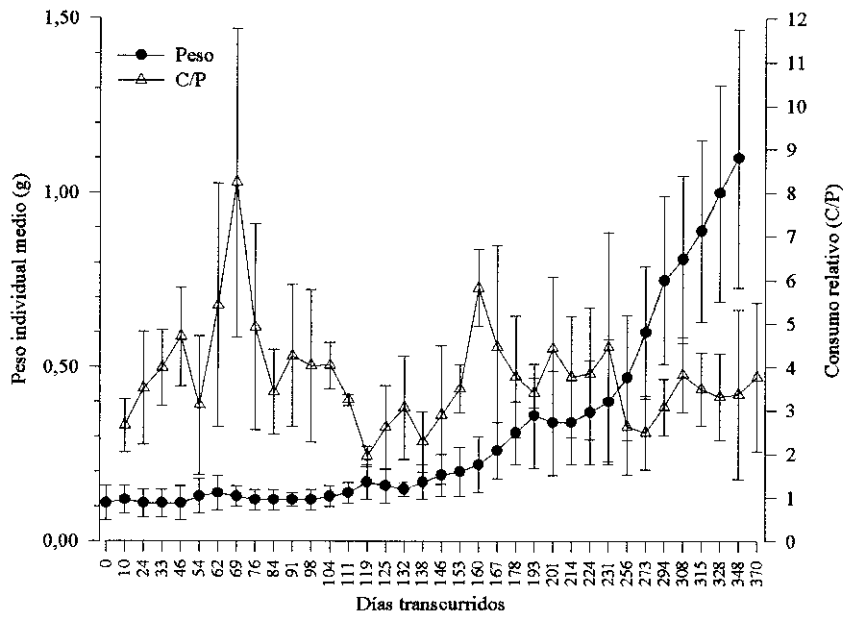
	Series 1-4	Series 5-6
Peso medio individual (Pm)	0,31 ± 0,28 (0,11-1,10)	0,48 ± 0,39 (0,12-1,41)
Peso de las heces	13,98 ± 17,79 (2,29-82,76)	18,64 ± 19,05 (2,89-60,58)
Consumo medio (Cm)	1,09 ± 0,91 (0,29-3,76)	1,45 ± 1,01 (0,36-3,8)
Consumo relativo (Cm/Pm)	3,77 ± 1,15 (1,95-8,23)	3,38 ± 0,96 (1,62-5,17)

¹ Media ± desviación típica (mínimo y máximo entre paréntesis)

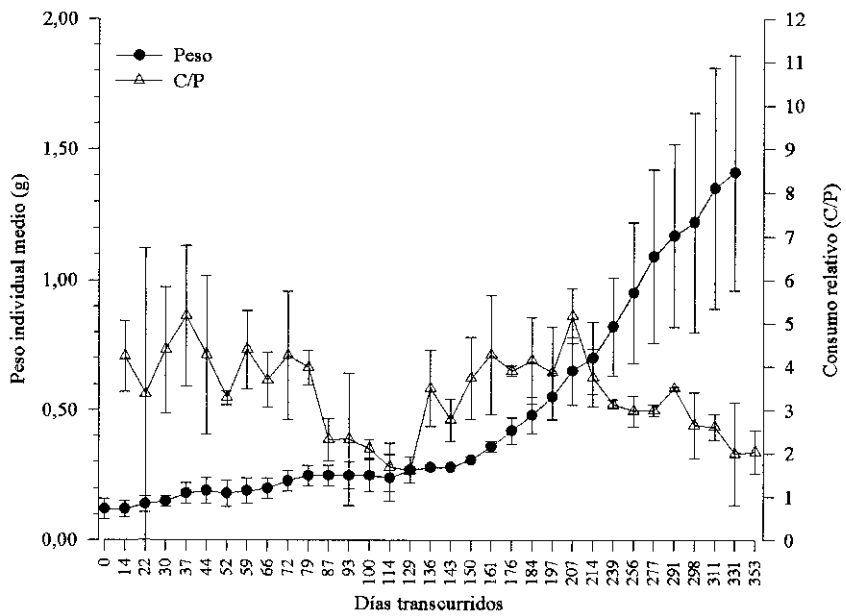
La media del Cm se situó entre 1,09 y 1,45 g de suelo seco diario, con un mínimo de 0,29 y un máximo de 3,8, es decir, consumieron diariamente de tres a cuatro veces su propio peso. Durante los primeros 125-130 días el Pm individual se mantuvo más o menos constante, entre 0,10 y 0,25 g (Figuras III.31 a y b). En ellas se observa una cierta estabilidad del consumo y variaciones cíclicas del consumo relativo. A partir de ese momento aumentaron de peso. Es probable que la inactividad de *A. yoparensis* en condiciones naturales determine una fase de reposo, sin aumentar su peso en el laboratorio, durante el tiempo que transcurre la época seca. Esta característica ya ha sido citada por algunos autores. SAUSSEY y DEBOUT (1984) confirmaron las conclusiones previas de AVEL (1929), quien demostró que la especie *Nicodrilus giardi* conservaba en el laboratorio un ritmo similar al observado en la naturaleza.

El consumo relativo obtenido en esta especie dista mucho de los datos obtenidos por LAVELLE (1975; 1978) para la especie endogea *Millsonia anomala*, quien puede llegar a consumir más de 20 veces su propio peso.

En el conjunto de las 6 series cultivadas, los primeros adultos se desarrollaron a los 310 días.



a)



b)

Figura III.31. Variación del peso medio individual y del consumo relativo durante todo el desarrollo de los inmaduros de *A. yoparensis* en las series 1-4 (a) y las series 5-6 (b)

- Adultos

La mortalidad del conjunto de individuos cultivados fue del 8%. Los resultados obtenidos muestran que existieron correlaciones significativas entre las variables consideradas (Tabla III.18; Anexo tabla 8a y 8b).

Tabla III.18. Correlaciones obtenidas entre las variables estudiadas

	Peso de las heces	Consumo ¹	Consumo relativo
Peso medio individual (g)	0,752**	0,633**	0,299**
Peso de las heces (g)	-	0,628**	0,420**
Consumo	-	-	0,792**

¹ g suelo seco x día⁻¹

** Altamente significativo a $p < 0,05$

Datos considerando las seis series (n = 192)

Existió una correlación directa positiva entre el peso medio del adulto, el peso de las heces, el consumo diario y el consumo relativo, a diferencia de los inmaduros. El peso de las heces también está relacionado con el consumo medio y el consumo relativo. Por último, el consumo medio individual presentó una relación positiva significativa con el consumo relativo.

En la tabla III.19 se muestran los datos obtenidos en el conjunto de las series 1-3 y 4-6.

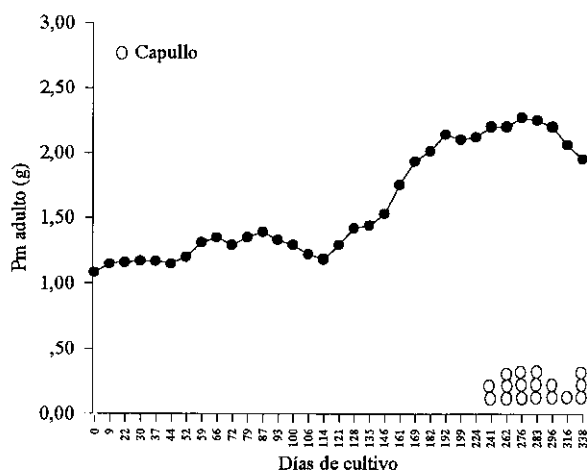
Tabla.III.19. Peso fresco medio individual (g), peso seco de las heces producidas (g), consumo medio individual (g suelo seco x día⁻¹) y consumo relativo (g suelo seco x g lombriz-1 x día⁻¹) de los adultos[†]

	Series 1-3	Series 4-6
Peso medio individual (Pm)	1,59 ± 0,43 (1,08-2,27)	1,96 ± 0,36 (1,48-2,73)
Peso de las heces	38,54 ± 25,15 (9,80-93,54)	40,60 ± 19,61 (16,64-87,49)
Consumo medio (Cm)	3,52 ± 1,13 (0,75-5,75)	3,96 ± 1,17 (2,26-6,51)
Consumo relativo (Cm/Pm)	3,11 ± 0,88 (0,75-4,91)	2,03 ± 0,47 (1,41-3,58)

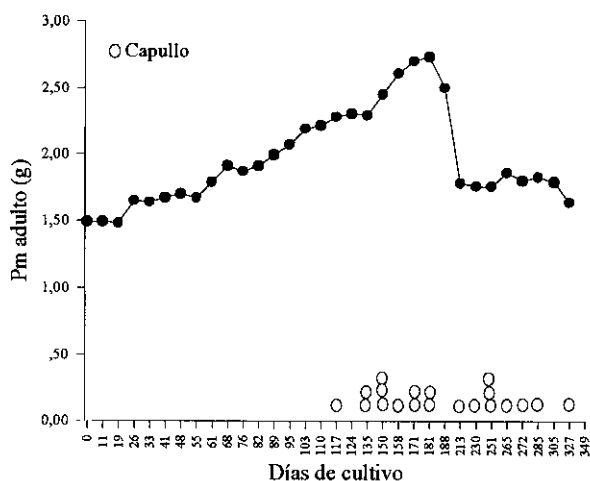
[†] Media ± desviación típica (mínimo y máximo entre paréntesis)

Los adultos consumieron de dos a tres veces más suelo que los inmaduros. La media del Cm diario osciló entre 3,5 y 4,0 g suelo seco, con un mínimo de 0,75 y un máximo de 6,51 g, lo que supone de dos a tres veces su propio peso (Figuras III.33 a y b).

En estos cultivos también se ha podido determinar que los adultos comenzaron a producir capullos cuando su peso corporal alcanzó entre 2,00 y 2,50 g (Figuras III.32 a y b).

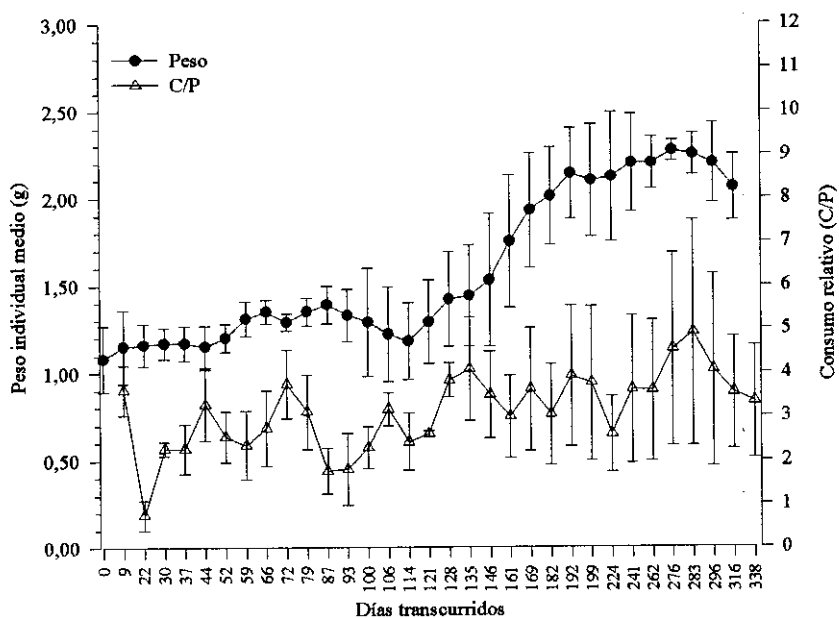


a)

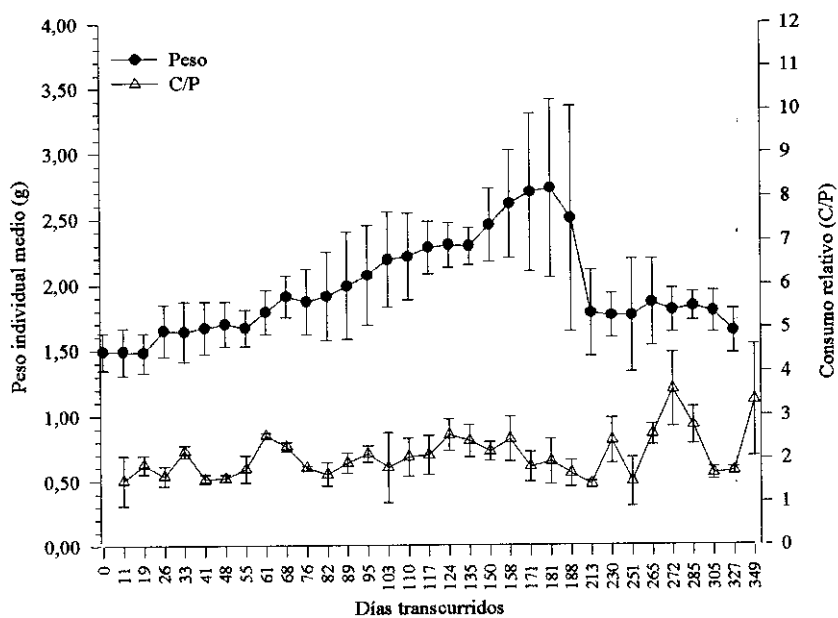


b)

Figura III.32. Variación del peso medio de los adultos e inicio de la aparición de los primeros capullos en las series 1-3 (a) y las series 4-6 (b).



a)



b)

Figura III.33. Variación del peso medio individual y del consumo relativo de los adultos de *A. yoparensis* en las series 1-3 (a) y las series 4-6 (b).

III.2. ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE OLIGOQUETOS EN LA SABANA Y EN EL PASTO

III.2.1. Riqueza específica, índices de diversidad y equitatividad

Los índices de diversidad fueron calculados a partir de los valores de biomasa. Generalmente, la categoría utilizada es el número de individuos; sin embargo, éste no nos aporta una buena información acerca del lugar que una especie ocupa en la organización de una población. Por ello, y siempre que estén disponibles, es mejor emplear los valores de biomasa (HURLBERT, 1971; LYONS, 1981; BARBAULT, 1992). En este estudio se han empleado los valores de densidad (N° de individuos $\times m^{-2}$) y de biomasa ($g \times m^{-2}$).

Estos índices deben ser empleados con cierta precaución puesto que no todas las especies presentan la misma probabilidad de ser capturadas y los resultados se basan en el número de individuos recogidos (LUDWIG y REYNOLDS, 1988). Además, el rigor matemático de dichos índices no muestra la eventual fragilidad de las mediciones realizadas (BARBAULT, 1992).

Para comparar los dos sistemas emplearemos la riqueza específica y los índices de diversidad sobre la base de los números de HILL (1973), más fácilmente interpretables, ya que están en términos de número de especies. Estos están definidos por:

$N0 = S$, siendo S la riqueza específica o número de especies encontradas.

$N1 = e^{H'}$, siendo H' el índice de Shannon (SHANNON y WEAVER, 1949):

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i \ln p_i)$$

siendo p_i la proporción de individuos perteneciente a la especie i respecto al total de individuos N obtenidos en la muestra o conjunto de las muestras.

Este índice expresa el grado medio de incertidumbre al predecir a qué especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección de S especies y N individuos. Su valor es cero cuando sólo hay un individuo en la muestra y es máximo cuando las S especies están representadas por el mismo número de individuos (LUDWIG y REYNOLDS, 1988).

$N2 = 1/\lambda$, siendo λ el índice de SIMPSON (1949):

$$\lambda = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

con p_i igual que en la ecuación anterior.

El índice de Simpson toma valores entre 0 y 1 e indica la probabilidad de que dos individuos extraídos al azar de una población pertenezcan a la misma especie. Si la probabilidad es alta (cercana a 1) entonces la diversidad será baja (LUDWIG y REYNOLDS, 1988).

La equitatividad es una medida de la "igualdad" de la abundancia entre las especies. Cuando todas las especies de una muestra son igualmente abundantes la equitatividad será máxima y decrecerá hacia cero cuando la abundancia de cada una de las especies sea diferente. En este estudio se ha empleado la J' de PIELOU (1975, 1977), que es uno de los índices más usados en ecología y expresa la relación entre el índice H' y el número de especies:

$$E = H' / \ln S$$

En la tabla III.20 y III.21 se relacionan la riqueza específica, los índices de diversidad y la equitatividad obtenidos en ambos sistemas.

La riqueza específica es muy similar, 8 especies en sabana y 7 en el pasto introducido, sobre todo cuando en el sistema natural se obtuvo únicamente un individuo

de una especie sin determinar.

Tabla III.20. Riqueza específica e índices de diversidad (naturales y transformados) obtenidos en los dos sistemas utilizando los valores de densidad (promedio anual).

	SABANA	PASTO
$N0$	8	7
λ	0,44	0,30
H'	1,00	1,35
$N1$	2,73	3,85
$N2$	2,25	3,38
E	0,48	0,69

Tabla III.21. Riqueza específica e índices de diversidad (naturales y transformados) obtenidos en los dos sistemas utilizando los valores de biomasa (promedio anual).

	SABANA	PASTO
$N0$	8	7
λ	0,40	0,77
H'	1,13	0,52
$N1$	3,09	1,68
$N2$	2,52	1,29
E	0,54	0,27

Las diferencias aparecen cuando observamos los valores obtenidos en los índices de diversidad y en la equitatividad. Los índices de diversidad empleados indican el efecto que el pasto ha ejercido sobre la comunidad de lombrices. Los valores de los índices de diversidad empleados van a ser diferentes según se utilicen los datos de densidad o de biomasa.

Respecto a los valores de densidad, puede decirse que el pasto es más diverso que la sabana. El valor de $N2$, medida de las especies muy abundantes (LUDWIG y REYNOLDS, 1988) fue 3,38 en el pasto, mientras que en la sabana fue 2,25. Es decir, en el pasto hay 3 especies que influyen de manera importante en los valores de densidad: *G.*

sikuani, *M. carimaguensis* y *M. martiodrillii*; en la sabana sólo dos especies: *G. sikuani* y *M. martiodrillii* fueron las más abundantes. La equitatividad también fue superior en el pasto, 0,69, por 0,48 en la sabana.

Sin embargo, la diversidad ha descendido notablemente en este sistema cuando observamos los valores obtenidos al emplear los datos de biomasa. El valor de N2 fue 1,29 es decir, casi la totalidad de la biomasa fue aportada por una sola especie: *M. carimaguensis*, que contribuyó con el 85% a la biomasa total. En la sabana, N2 fue igual a 2,52 y fueron dos especies las que más contribuyeron a la biomasa total del sistema: *A. yoparensis* y *G. sikuani*. La equitatividad fue muy baja en el pasto y también confirma la desigual distribución de la biomasa entre las diferentes especies puesto que descendió desde 0,54 en la sabana hasta 0,27 en el pasto.

Se puede decir, de modo general, que la riqueza específica de lombrices no está afectada en gran medida por el cambio de la sabana al pastizal. Sin embargo, la diversidad se reduce considerablemente al comparar los distintos índices empleados. Por otro lado, el cambio de sistema está alterando la diversidad de otros grupos de invertebrados del suelo (DECAËNS *et al.*, 1994).

Algunos estudios realizados sobre la ecología de las lombrices tropicales han considerado el papel de las especies endémicas y su adaptación cuando los ecosistemas naturales son reemplazados por el hombre (LAVELLE, 1978, SENAPATI, 1980; NÉMETH, 1981; LAVELLE y PASHANASI, 1989; FRAGOSO, 1993). La situación en Carimagua difiere ampliamente de muchos bosques tropicales que fueron reemplazados por pastos y en donde una sola especie exótica era la dominante, *Pontoscolex corethrurus* Müller, 1856 (Glossoscolecidae), siendo la fauna nativa totalmente reemplazada. Esto ha ocurrido en Yurimaguas, Perú (LAVELLE y PASHANASI, 1989), Florencia, Colombia (JIMÉNEZ, sin publicar), México (FRAGOSO, 1993; FRAGOSO y LAVELLE, 1992), Manaus, Brasil (BARROS *et al.*, 1996) y Ecuador (LAVELLE, com. pers.).

Los pastos son similares a las sabanas (LAVELLE *et al.*, 1994). Cuando son establecidos en áreas boscosas tropicales de alta precipitación sólo aparecen especies peregrinas de distribución pantropical, *P. corethrurus* y *Polypheretima elongata* Perrier,

1872 (Megascolecidae). Los pastos, solos o asociados con leguminosas, que proceden de sabanas naturales son más propicios a conservar la comunidad de lombrices nativas que aquellos establecidos sobre bosque tropical.

En Carimagua, a pesar de que el establecimiento de un pasto es una clara perturbación, la riqueza original de especies se mantiene. Sin embargo, al observar los índices de diversidad empleados, el pasto es menos diverso que la sabana y no todas las especies fueron favorecidas por este cambio.

III.2.2. Densidad y Biomasa

III.2.2.1. Promedio anual (Julio de 1994 hasta Junio de 1995)

La densidad media anual de lombrices obtenida en la sabana fue de 80,6 ind m⁻², (Tabla III.22) con un valor mínimo obtenido en marzo de 1995 (20,3 ind m⁻²) y un máximo en julio de 1994 (200,4 ind m⁻²). Respecto a la biomasa el promedio anual fue de 4,7 g m⁻². Los valores de biomasa oscilaron desde 1,3 g m⁻², obtenidos en enero de 1995, hasta los 15,3 g m⁻² del mes de julio de 1994.

Tabla III.22. Valores corregidos de densidad y biomasa por metro cuadrado obtenidos en los dos sistemas estudiados

MES	DENSIDAD (ind m ⁻²) ¹		BIOMASA (g m ⁻²) ²	
	SABANA	PASTO	SABANA	PASTO
Julio 1994	200,4	133,8	15,3	88,8
Agosto	179,7	161,8	7,6	89,9
Septiembre	120,5	99,3	5,1	69,0
Octubre	87,3	137,2	5,0	74,1
Noviembre	56,6	93,6	4,3	67,0
Diciembre	57,4	69,6	3,1	38,8
Enero 1995	30,0	30,5	1,3	29,3
Febrero	20,4	24,2	1,7	33,7
Marzo	20,3	35,1	1,8	39,0
Abril	35,1	37,4	1,9	35,8
Mayo	67,3	134,7	3,7	68,8
Junio	91,8	293,0	5,0	81,0
MEDIA	80,6	104,2	4,7	59,6
Desviación típica	59,6	76,4	3,8	22,7

¹ Diferencia entre sistemas no significativa (p = 0,1289; ANOVA)

² Altamente significativo (p < 0,001); ANOVA)

En el pasto las poblaciones fueron más abundantes. La densidad media anual fue de 104,2 ind m⁻², con valores oscilantes entre los 24,2 ind m⁻² del mes de febrero de 1995, hasta los 293 ind m⁻² del mes de junio de 1995. En cuanto a la biomasa, el promedio anual fue de 59,6 g m⁻², 12,7 veces superior al valor obtenido en la sabana, y

oscilaron entre los 29,3 g m⁻² del mes de enero de 1995 hasta los 89,9 g m⁻² del mes de agosto de 1994.

III.2.2.2. Contribución relativa de las categorías ecológicas

En la sabana las especies endógeas fueron las más abundantes y constituyeron el 83,5% de la densidad total de oligoquetos (Tabla III.23). El 16,2% fue aportado por una especie epígea y un 0,3% correspondió a una anécica.

En términos de biomasa las especies endógeas aportaron el 84,5% del total anual. El 5,4% fue aportado por la epígea y el 10,1% restante lo aportó la especie anécica.

Tabla III.23. Valores de densidad y biomasa (g) por metro cuadrado aportada por cada una de las especies en ambos sistemas.

Especie	Sabana	Pasto
<i>A. yoparensis</i>	2,3	5,0
(endogea)	0,82	2,39
<i>A. ofeliae</i>	0	0,6
(endogea)	0	1,78
<i>A. ainawi</i>	13,1	6,6
(epígea)	0,25	0,15
<i>G. sikuani</i>	50,1	51,2
(endogea)	3,04	4,43
<i>M. carimaguensis</i>	0,2	18,2
(anécica)	0,47	50,74
<i>M. martiodrillii</i>	14,9	22,6
(endogea)	0,08	0,13

En el pasto la situación fue completamente distinta. Las especies endógeas fueron las más abundantes en términos de densidad, un 76,2%. *A. ainawi* contribuyó con un 6,3% a la densidad y *M. carimaguensis* aportó el 17,5% restante (Figura III.34).

Sin embargo, en términos de biomasa las especies endógeas contribuyeron con un 14,6% al total, *A. ainawi* con un 0,3% y *M. carimaguensis* aportó el 85,1% del total de la biomasa (Figura III.35). Es la primera vez que en ambientes tropicales una especie

anécica alcanza valores tan altos dentro del porcentaje de biomasa.

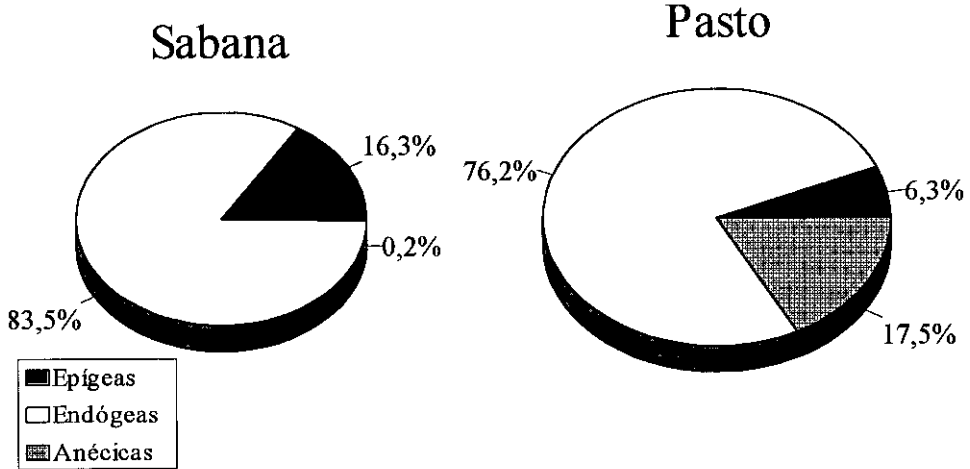


Figura III.34. Contribución de las categorías ecológicas a la densidad total de ambos sistemas (el tamaño de los gráficos es proporcional a la densidad obtenida).

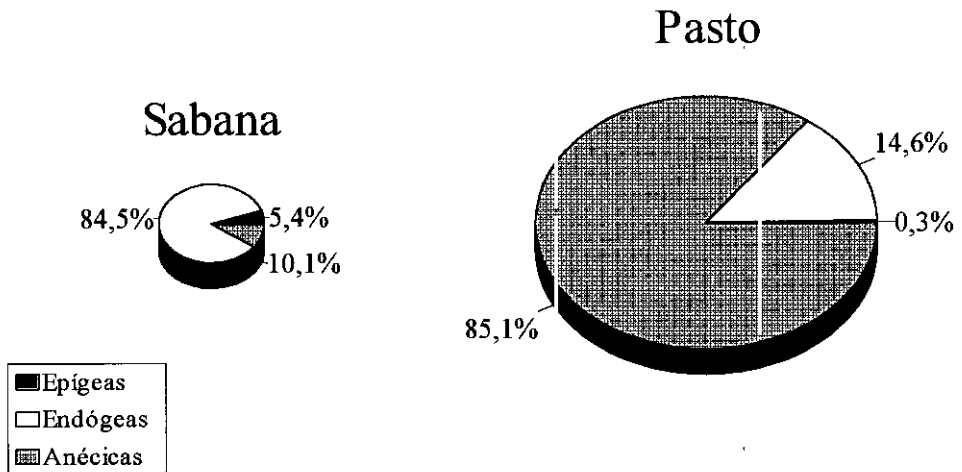


Figura III.35. Contribución de las categorías ecológicas a la biomasa total de ambos sistemas (el tamaño de los gráficos es proporcional a la biomasa obtenida).

BAROIS *et al.*, (1988) y LAVELLE y PASHANASI (1989) citan valores de biomasa en los pastos de 1000 a 3000 kg ha⁻¹. Ambas comunidades están dominadas casi exclusivamente por *P. corethrurus* con una contribución del 80 al 100% de la biomasa total. En Carimagua, la biomasa obtenida fue de casi 600 kg ha⁻¹ y una sola especie anécica, *M. carimaguensis*, contribuyó con el 88% a la biomasa total.

Los pastos son lugares de alta actividad y biomasa de lombrices (SYERS y SPRINGETT, 1983; LEE, 1985). La composición de la hojarasca es el factor determinante (CUENDET, 1984; MISHRA y RAMAKRISHNAN, 1988). La fertilización, las diferencias en la calidad de la materia vegetal y la gran cantidad de deposiciones del ganado, que son rápidamente incorporadas por *M. carimaguensis* y algunas especies de coleópteros, son los factores responsables del incremento de la actividad y la biomasa de *M. carimaguensis* en los pastos.

KOUASSI (1987) estudió la macrofauna endógena de las sabanas y pastos de Lamto, en Costa de Marfil y encontró que las lombrices eran el principal componente de la biomasa de la macrofauna, con diferencias entre ambos sistemas. En los pastos la biomasa osciló de 6,5 g m⁻² en la época seca hasta los 70,9 g m⁻² en la época lluviosa, valores más bajos a los obtenidos en este trabajo.

En la tabla III.24 los valores de densidad y biomasa de lombrices encontradas en ambos sistemas y su relativa contribución a las categorías ecológicas son comparados con otros valores obtenidos en el trópico húmedo. El número de lombrices encontradas en las sabanas de Carimagua es bajo, comparado con otros lugares tropicales de sabana, mientras que los valores de biomasa en el pasto son muy altos, comparado con otros lugares tropicales (Tabla III.25). Esta comparación, no obstante, debe realizarse con precaución pues los datos fueron obtenidos con métodos diferentes.

Hasta la fecha no ha habido estudios que hayan considerado la dinámica de las poblaciones de especies anécicas en suelos tropicales y su respuesta a los cambios producidos en los medios naturales. La mayoría de los estudios se han realizado con especies introducidas por el hombre. Además existe poca información sobre especies anécicas en lugares comparables. LAVELLE (1978) en las sabanas de Lamto obtuvo

valores de densidad para la especie anécica *Millsonia lamtoiana* que oscilaron entre los 0,02 y 1,43 ind m⁻² y 0,01 hasta 8,43 g m⁻² de biomasa fresca, valores muy similares a los obtenidos en este estudio.

Tabla III.24. Riqueza específica, densidad, biomasa y proporción de las diferentes categorías ecológicas en Carimagua comparado con valores obtenidos en el trópico húmedo.

Sistema	Densidad	Biomasa	Nº de especies	Epígeas		Endógeas		Anécicas		
	(D) N m ⁻²	(B) g m ⁻²		D (%)	B (%)	D (%)	B (%)	D (%)	B (%)	
Carimagua	Pasto	96,4	62,2	7	1,9	0,1	79,8	12,0	18,3	87,9
		(24-215,8)	(29,2-110,4)							
	Sabana	57,8	5,0	8	6,8	2,5	92,8	83,2	0,4	14,3
		(10,8-135,8)	(0,7-11,5)							
Trópico húmedo ¹	Pasto	310	59,7	6,5	0,75	1,75	99,25	98,25	0	0
		(93-740)	(0,6-153)	(2-9)						
	Sabana	236	44,1	8	3,5	6,5	96,5	93,5	0	0
		(187-286)	(38-50,1)	(8)						

¹ Fuente: Fragoso (1992)

Tabla III.25. Densidad y biomasa de lombrices encontradas en varios ecosistemas de sabana tropical.

Localidad	Tipo de sabana	Precipitación anual (mm)	Duración del estudio (meses)	Superficie muestreada (m ²) ¹	Profundidad (cm) ²	Método ³	Densidad (ind. m ⁻²)	Biomasa (g. p. f. m ⁻²)	Referencia
Berhampur, Orissa (India)	Pastos de <i>Cynodon dactylon</i> e <i>Hygrorhiza</i> sp.	1250	18	11,3	20	EM	64-800	30,2	Dash and Patra (1977)
Sambalpur, Orissa (India)	Pasto irrigado pastoreado	1343	13	4,1	40	LT	17,4	41,0	Senapati (1980)
	Pasto 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
	Pasto pastoreado	2280	18	88 + 7,04	50	EM, LT	96,9	62,1	Este estudio

¹ Cuando dos métodos diferentes han sido empleados, el segundo número indica la superficie extraída por el método de lavado y tamizado.

² En Carimagua la profundidad de la muestra varió según la época hasta un máximo de 90 cm en la época seca.

³ Extracción manual de monolitos (EM) o lavado de muestras (LT).

III.2.2.3. Variaciones estacionales de las comunidades

Las variaciones estacionales de la densidad y de la biomasa de las comunidades de lombrices de tierra estudiadas en la sabana y en el pasto son ilustradas en la figura III.36 y III.37. La presencia de una época seca muy severa de cuatro meses de duración juega un papel fundamental en las variaciones de la densidad y la biomasa en ambos sistemas, ya que un análisis de la varianza muestra la existencia de diferencias significativas en la densidad y la biomasa según la época y el sistema ($p < 0,001$ para la densidad y biomasa en ambos sistemas.)

La densidad en ambos sistemas mostró una fluctuación importante a lo largo de todo el periodo de estudio. Las poblaciones fueron más abundantes al comienzo de la época de lluvias y a medida que transcurre el periodo lluvioso hasta llegar al comienzo de la época seca (diciembre) la densidad fue disminuyendo.

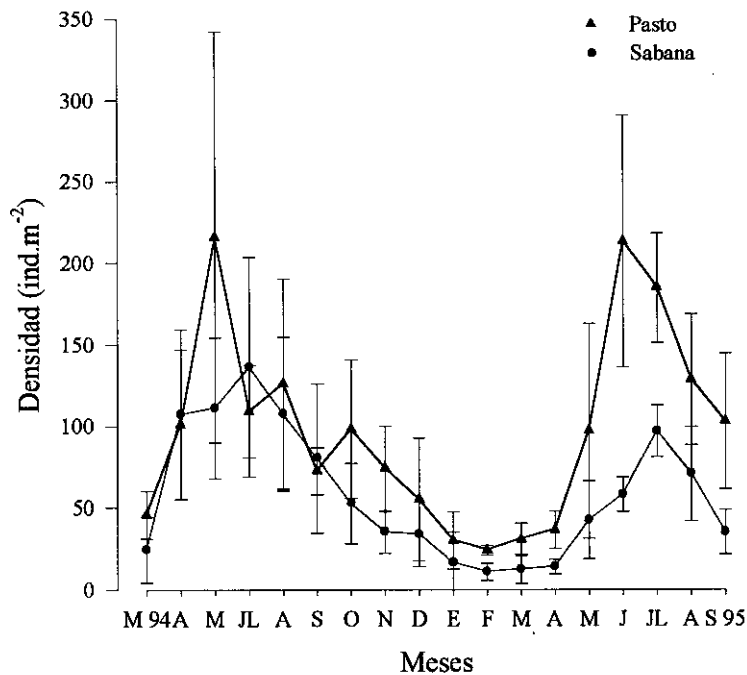


Figura III.36. Densidad media por metro cuadrado de oligoquetos en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos del muestreo cuantitativo de un metro cuadrado).

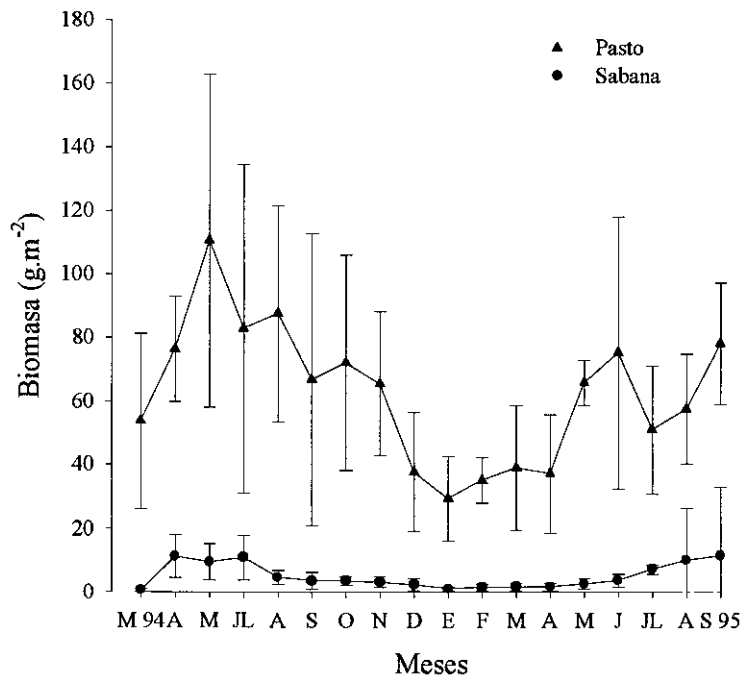


Figura III.37. Biomasa media (g peso fresco) por metro cuadrado de oligoquetos en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos del muestreo cuantitativo de un metro cuadrado).

III.2.3. Variaciones estacionales de la densidad y la biomasa de las diferentes especies

En el anexo tabla 9 se muestran los datos obtenidos de densidad y biomasa de las especies estudiadas. En algunas especies estos están corregidos a partir de la eficacia del método de lavado y tamizado.

III.2.3.1. *A. yoparensis*

En la figura III.38 se indican las variaciones estacionales de la densidad en los dos sistemas estudiados. Existieron diferencias significativas al comparar los valores de densidad entre los dos sistemas (ANOVA, $p < 0,05$). Tanto en la sabana como en el pasto se observan dos picos anuales de abundancia

En la sabana el máximo número de efectivos encontrados se da al comienzo y a la

mitad de la época lluviosa. En el primer año, los picos se dan en los meses de mayo y agosto, mientras que en el segundo año los máximos valores aparecen en agosto y en septiembre. Durante la época seca se obtuvieron los valores más bajos.

En el pasto los máximos valores fueron al comienzo y al final de la época lluviosa, en mayo y en octubre para el primer año y en junio y septiembre para el segundo año. Los mínimos valores aparecieron en la época seca.

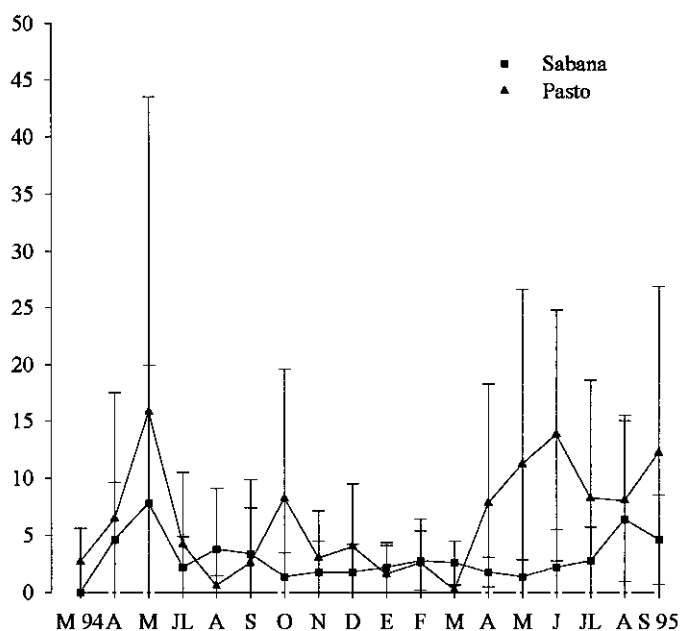


Figura III.38. Densidad media por metro cuadrado de *A. yoparensis* en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos del muestreo cuantitativo de un metro cuadrado).

En la figura III.39 se indican las variaciones estacionales de la biomasa en los dos sistemas estudiados. Existieron diferencias significativas al comparar los valores de biomasa entre los dos sistemas (ANOVA, $p < 0,05$).

En la sabana los máximos valores aparecen en abril y septiembre de 1994 y en julio y agosto de 1995. La época seca aporta los valores más bajos. En el pasto los máximos valores aparecieron en mayo y en octubre del primer año, mientras que en el segundo año aparecieron en los meses de mayo, junio y septiembre. Los valores más bajos se obtuvieron en la época seca.

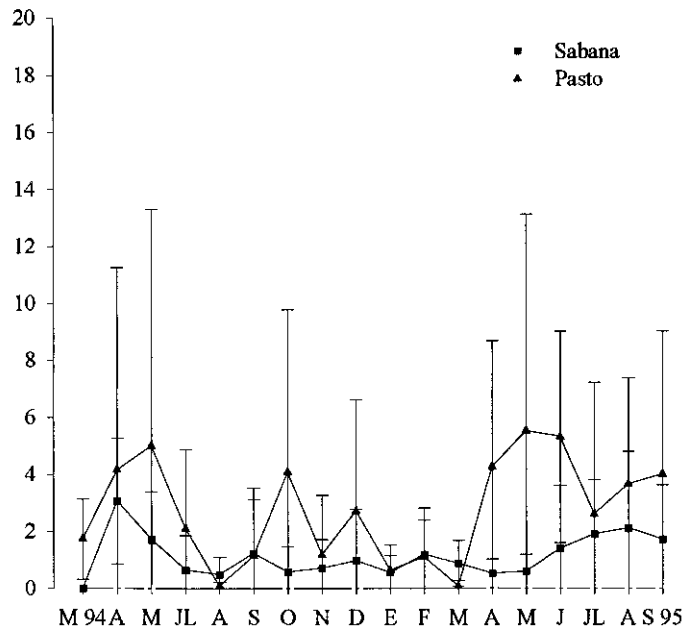


Figura III.39. Biomasa media por metro cuadrado de *A. yoparensis* en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos del muestreo cuantitativo de un metro cuadrado).

III.2.3.2. *A. ofeliae*

En las figuras III.40 y III.41 se indican las variaciones estacionales de la densidad y la biomasa en los dos sistemas estudiados. Los resultados obtenidos para esta especie fueron muy irregulares, pues es una especie rara en la sabana y sólo se obtuvieron datos en abril de 1994; por tanto no es posible comparar los valores obtenidos en ambos sistemas para establecer diferencias significativas.

Sin embargo esta especie, que es rara en la sabana, se ha adaptado al pasto. Tanto para la densidad como la biomasa los máximos valores aparecieron en marzo y julio de 1994 y en junio de 1995.

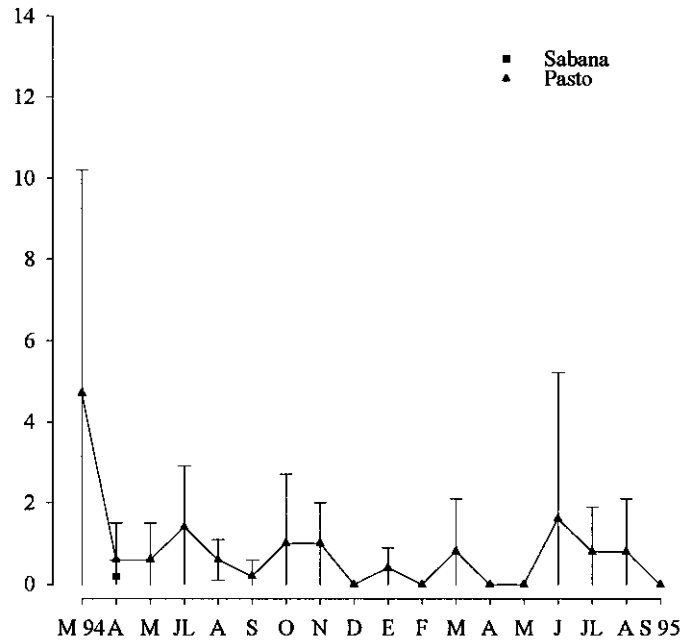


Figura III.40. Densidad media por metro cuadrado de *A. ofeliae* en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos del muestreo cuantitativo de un metro cuadrado).

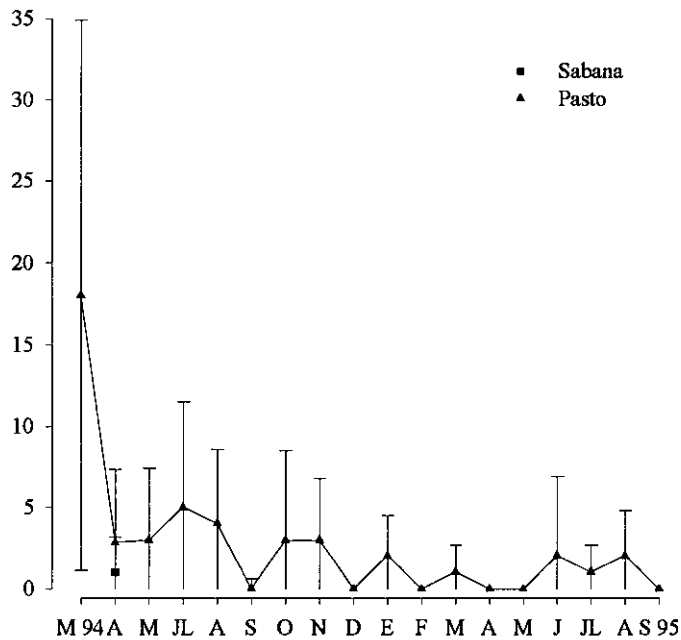


Figura III.41. Biomasa media por metro cuadrado de *A. ofeliae* en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos del muestreo cuantitativo de un metro cuadrado).

III.2.3.3. *A. ainawi*

En la figura III.42 se indican las variaciones estacionales de la densidad en los dos sistemas estudiados. No existieron diferencias significativas al comparar los valores de densidad entre los dos sistemas (ANOVA, $p < 0,05$). Es al comienzo de la época lluviosa cuando aparecen los picos máximos de densidad.

En la sabana la abundancia es mayor en los meses de mayo y julio de 1994 y abril, junio y septiembre de 1995. En la época seca se obtuvieron los valores más bajos. En el pasto los valores máximos aparecieron en los meses de mayo y agosto de 1994 y en mayo, junio y agosto de 1995. Los valores mínimos aparecieron en la época seca.

En la figura III.43 se indican las variaciones estacionales de la biomasa en los dos sistemas estudiados. No existieron diferencias significativas al comparar los valores de biomasa entre los dos sistemas (ANOVA, $p < 0,05$). Tanto en la sabana como en el pasto los máximos valores de biomasa aparecieron al comienzo de la época lluviosa, en mayo de 1994 y en junio de 1995.

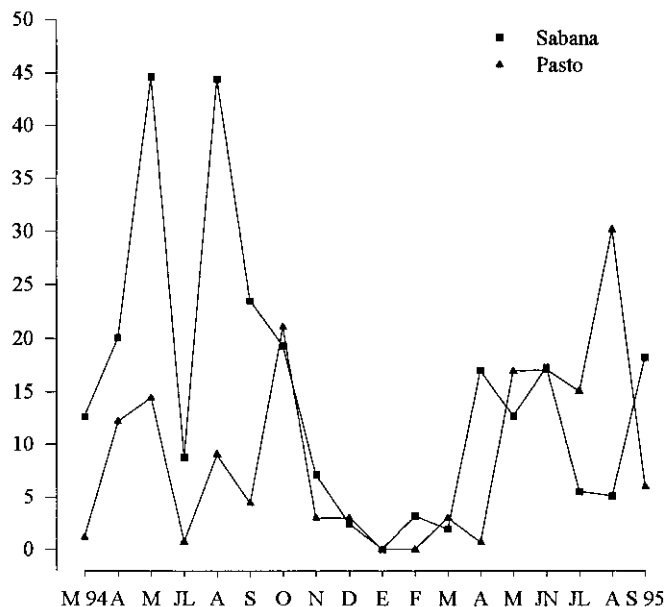


Figura III.42. Densidad media por metro cuadrado de *A. ainawi* en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos corregidos sobre el total de las 5 muestras mensuales; por esa razón no se indican las barras de desviación típica).

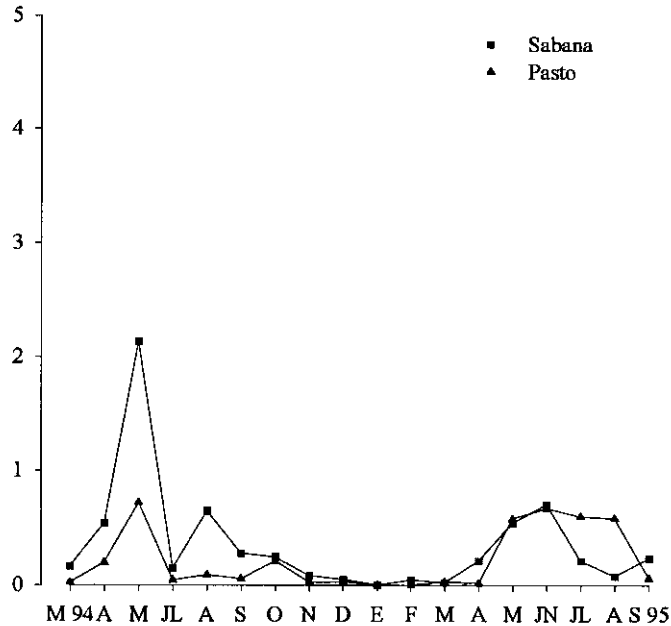


Figura III.43. Biomasa media por metro cuadrado de *A. ainawi* en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos corregidos).

III.2.3.4. *G. sikuani*

En las figuras III.44 y III.45 se indican las variaciones estacionales de la densidad y la biomasa en los dos sistemas estudiados. No existieron diferencias significativas al comparar los valores de densidad entre los dos sistemas, pero sí entre los valores de biomasa obtenidos (ANOVA, $p < 0,05$).

Tanto en la sabana como en el pasto los valores máximos de densidad y de biomasa aparecieron al comienzo de la época lluviosa, y los valores mínimos ocurrieron en la época seca.

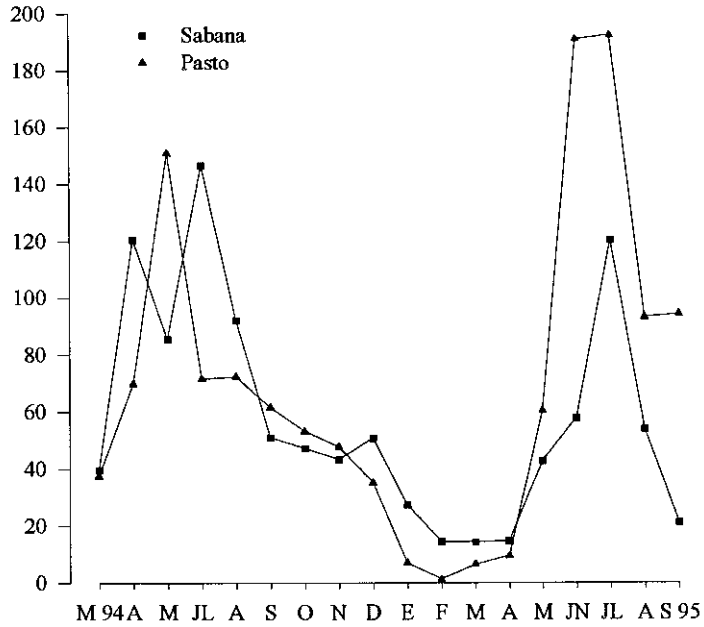


Figura III.44. Densidad media por metro cuadrado de *G. sikuani* en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos corregidos).

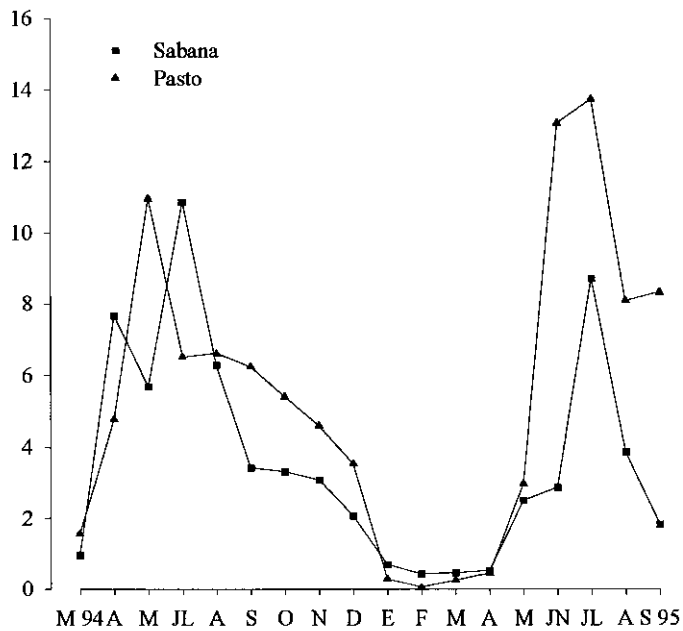


Figura III.45. Biomasa media por metro cuadrado de *G. sikuani* en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos corregidos).

III.2.3.5. *M. carimaguensis*

En las figuras III.46 y III.47 se indican las variaciones estacionales de la densidad y la biomasa en los dos sistemas estudiados. Existieron diferencias significativas al comparar los valores de densidad y biomasa entre los dos sistemas (ANOVA, $p < 0,05$ y $p < 0,001$, respectivamente). En la sabana las poblaciones fueron muy reducidas, tanto en términos de densidad como de biomasa.

En el pasto las poblaciones fueron muy abundantes; los máximos valores de densidad fueron al inicio de la época lluviosa. Los valores más bajos se obtuvieron en julio, agosto y septiembre de 1994 debido a que, hasta esa fecha, la profundidad alcanzada en el muestreo cuantitativo de un metro cuadrado era de 50 cm y una parte de la población se encontraba ya inactiva por debajo de esa profundidad. Los máximos valores obtenidos de biomasa en el pasto fueron al inicio de la época lluviosa, en mayo de 1994 y en mayo, junio y septiembre de 1995. Los valores mínimos de biomasa se obtuvieron en la época seca.

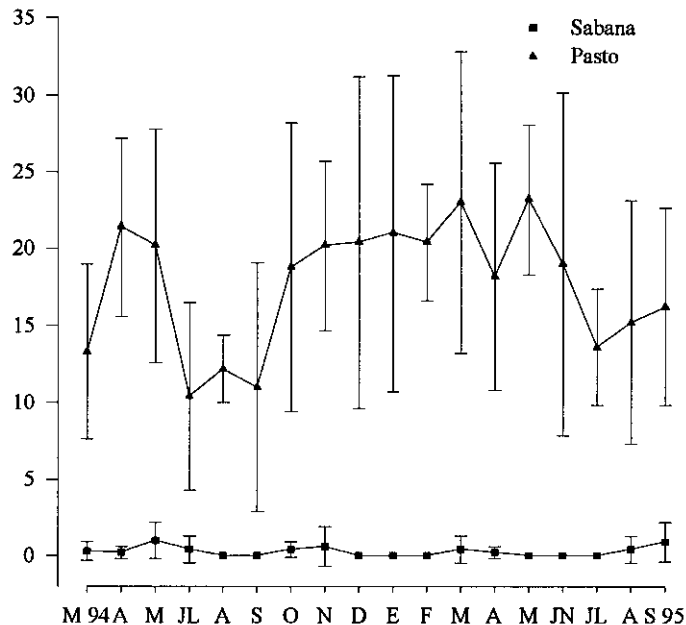


Figura III.46. Densidad media por metro cuadrado de *M. carimaguensis* en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos del muestreo cuantitativo de un metro cuadrado).

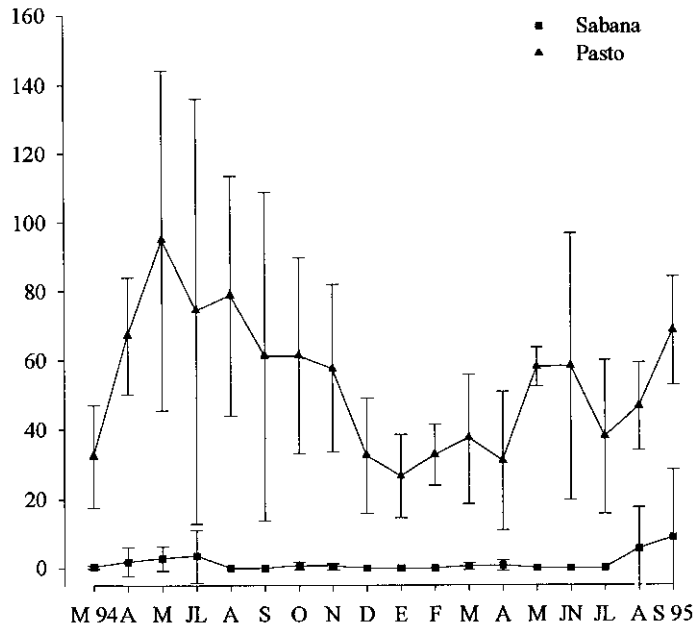


Figura III.47. Biomasa media por metro cuadrado de *M. carimaguensis* en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos del muestreo cuantitativo de un metro cuadrado).

El descenso del número de individuos de *M. carimaguensis* en el pasto durante los meses de julio, agosto, septiembre (1994) es debido, probablemente, a un defecto en la profundidad del muestreo (sólo hasta 50 cm) y no a una variación real.

III.2.3.6. *M. martiodrili*

En las figuras III.48 y III.49 se indican las variaciones estacionales de la densidad en los dos sistemas estudiados. No existieron diferencias significativas al comparar tanto los valores de densidad como de biomasa entre los dos sistemas (ANOVA, $p < 0,05$).

Tanto en la sabana como en el pasto los máximos valores de densidad aparecieron en la mitad de la época lluviosa y en la época seca los más bajos. En la sabana fueron los meses de julio, agosto y septiembre de 1994 los más abundantes. En el pasto, agosto de 1994 y junio de 1995 fueron los meses con los valores más altos.

La biomasa también toma los valores máximos en la mitad de la época lluviosa.

En la sabana los meses de julio, agosto y septiembre de 1994 y agosto de 1995 fueron los más abundantes. En el pasto los valores máximos aparecieron en los meses de agosto de 1994 y en junio de 1995. En ambos sistemas los valores más bajos fueron en la época seca.

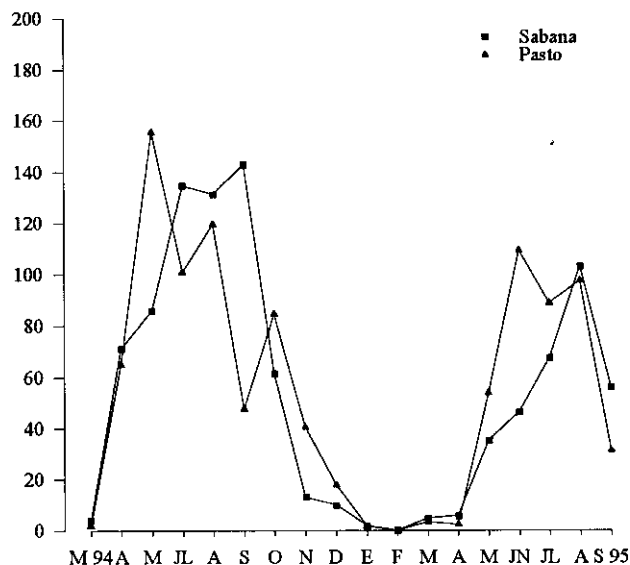


Figura III.48. Densidad media por metro cuadrado de *M. martiodrilii* en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos corregidos).

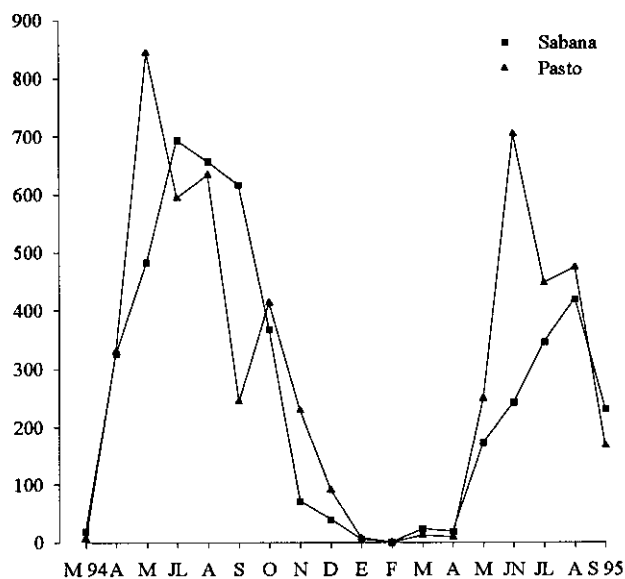


Figura III.49. Biomasa (mg) media por metro cuadrado de *M. martiodrilii* en la sabana y en el pasto durante 18 meses de muestreo (Datos corregidos).

En la mayoría de las especies analizadas se observa una dinámica de la densidad y de la biomasa muy afectada por las fuertes variaciones estacionales que sufren las sabanas tropicales. LAVELLE (1978) observó el mismo patrón en la dinámica de las poblaciones de las diferentes especies que estudió en las sabanas de Costa de Marfil, con fuertes variaciones cíclicas de la densidad y de la biomasa.

En Carimagua, se pueden observar varias estrategias. Dos especies, *G. sikuani* y *M. martiodrillii*, presentan un ciclo con un máximo anual que corresponde con el inicio o mitad de la época lluviosa (abril-julio). Otras dos especies, *A. yoparensis* y *A. ainawi*, presentan un ciclo con dos máximos anuales, al inicio y final de la época lluviosa. *M. carimaguensis* presenta un patrón muy similar todo el año, al menos en el ciclo de la densidad, siendo más variable el de la biomasa. Por último, *A. ofeliae* no muestra un patrón nada claro a raíz de los datos obtenidos.

III.2.4. Distribución espacial

III.2.4.1. Distribución vertical

El estudio de la distribución vertical de las poblaciones nos va a permitir establecer aquellos estratos que van a ser explotados por los individuos de las distintas especies. Por otro lado, se podrá observar si existen diferencias en la distribución vertical entre los dos sistemas estudiados para la misma especie y entre las categorías demográficas analizadas (si existen estas diferencias pueden ser atribuidas a un distinto patrón de humedad en el perfil del suelo). Los datos aquí expresados están referidos al método manual puesto que se consideran los estados de la población y no los pesos de los individuos, por lo que no se aplica el factor de corrección correspondiente a los lavados.

III.2.4.1.1. Promedio anual de la población

En la tabla III.26 se pueden observar el porcentaje de población de cada una de las especies en los diferentes estratos encontrados en los dos sistemas. No hubo efecto del sistema sobre la distribución vertical de las especies, excepto para *M. carimaguensis* (ANOVA, $p < 0,001$).

Tabla III.26. Distribución vertical de las principales especies en los dos sistemas estudiados en Carimagua (% de la población desde julio de 1994-junio de 1995). SN: Sabana Nativa; BK: *Brachiaria decumbens* + KUDZU.

Estr. (cm)	Especies											
	<i>A. yoparensis</i>		<i>A. ofeliae</i>		<i>A. ainawi</i>		<i>G. sikuani</i>		<i>M. carimaguensis</i>		<i>M. martiodrillii</i>	
	SN	BK	SN	BK	SN	BK	SN	BK	SN	BK	SN	BK
0-10	68,6	74,0	100 [†]	79,4	48,9	97,8	76,0	90,2	-	21,3	19,8	22,6
10-20	20,4	19,7	-	5,9	45,2	2,2	7,9	6,4	11,1	12,7	21,6	27,7
20-30	8,8	5,7	-	0	5,4	-	6,9	1,8	11,1	11,2	19,1	23,8
30-40	2,2	0,6	-	2,9	0,5	-	5,2	1,2	22,2	13,4	18,9	10,5
40-50	-	-	-	2,9	-	-	3,7	0,3	44,4	19,2	17,1	9,9
50-60	-	-	-	8,8	-	-	0,2	0,1	11,1	12,4	1,9	2,5
60-70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8,2	1,5	1,9
70-80	-	-	-	-	-	-	-	0,1	-	1,7	0,1	0,9

[†] Sólo 1 individuo

- *A. yoparensis*

En la sabana la profundidad media de la especie fue de 9,5 cm, con una profundidad máxima de 40 cm (Figura III.50). El 68,6% se encontró en los primeros 10 cm, un 20,4% en el segundo estrato, un 8,8% en el tercero y un 2,2% en el estrato 30-40 cm.

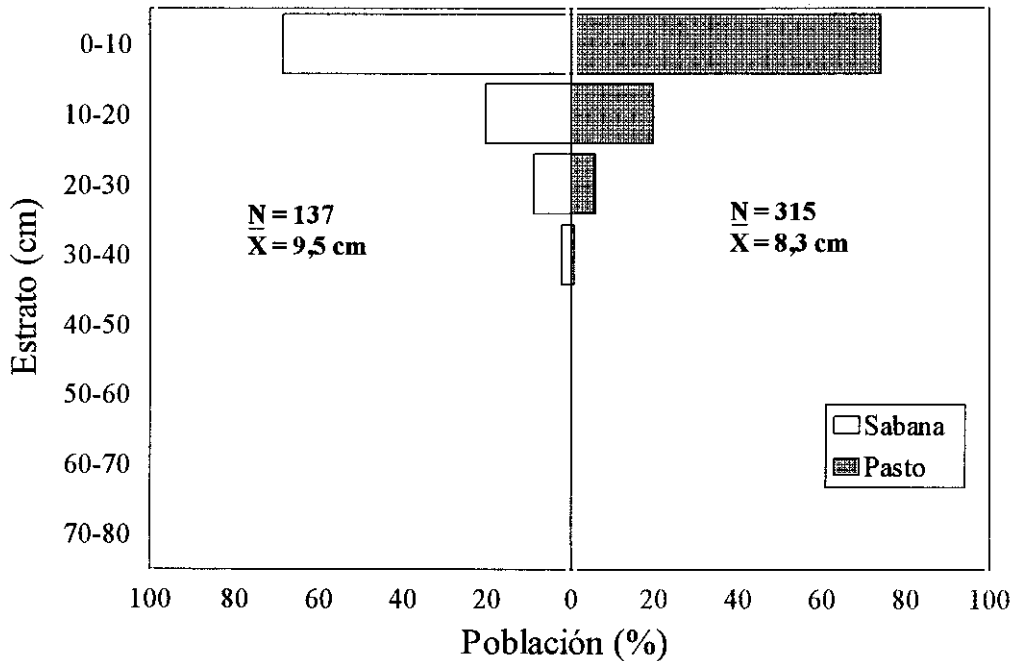


Figura III.50. Distribución vertical promedio anual y porcentaje de población de *A. yoparensis* encontrado en cada estrato en la sabana y en el pasto (N = número total de individuos; X = profundidad media en cm).

En el pasto la profundidad media de la especie fue de 8,3 cm, con una profundidad máxima también de 40 cm. En este sistema, el 74% de la población se encontró en el primer estrato, un 19,7% en el segundo, un 5,7% en el tercero y apenas un 0,6% en el cuarto estrato.

- *A. ofeliae*

En la sabana no se obtuvo ningún individuo durante el periodo comprendido entre julio de 1994 y junio de 1995, y sólo se representa gráficamente los datos obtenidos en el pasto. En este sistema la profundidad media de la especie fue de 12,1 cm, con una profundidad máxima de 60 cm (Figura III.51). El 79,4% se encontró en los primeros 10 cm, un 5,9% en el segundo estrato, un 2,9% en el cuarto y quinto estratos y un 8,8% en el estrato 50-60 cm.

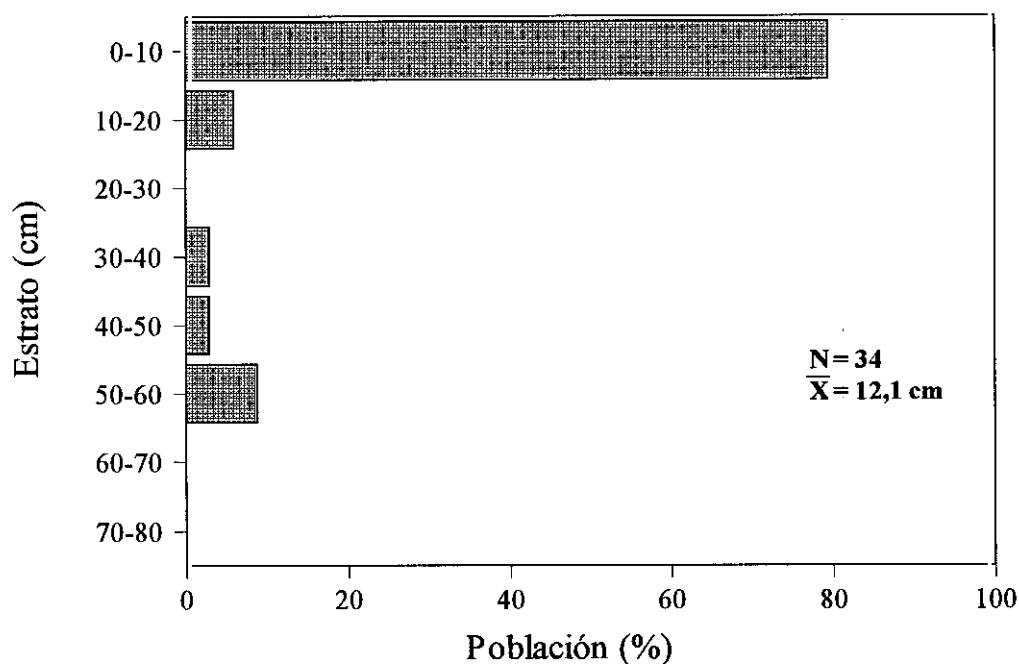


Figura III.51. Distribución vertical promedio anual y porcentaje de población de *A. ofeliae* encontrado en cada estrato en el pasto (N = número total de individuos; X = profundidad media en cm).

- *A. ainawi*

En la sabana la profundidad media de la especie fue de 10,8 cm, con una profundidad máxima de 40 cm (Figura III.52). El 48,9% se encontró en los primeros 10 cm, un 45,2% en el segundo estrato, un 5,4% en el tercero y un 0,5% en el estrato 30-40 cm.

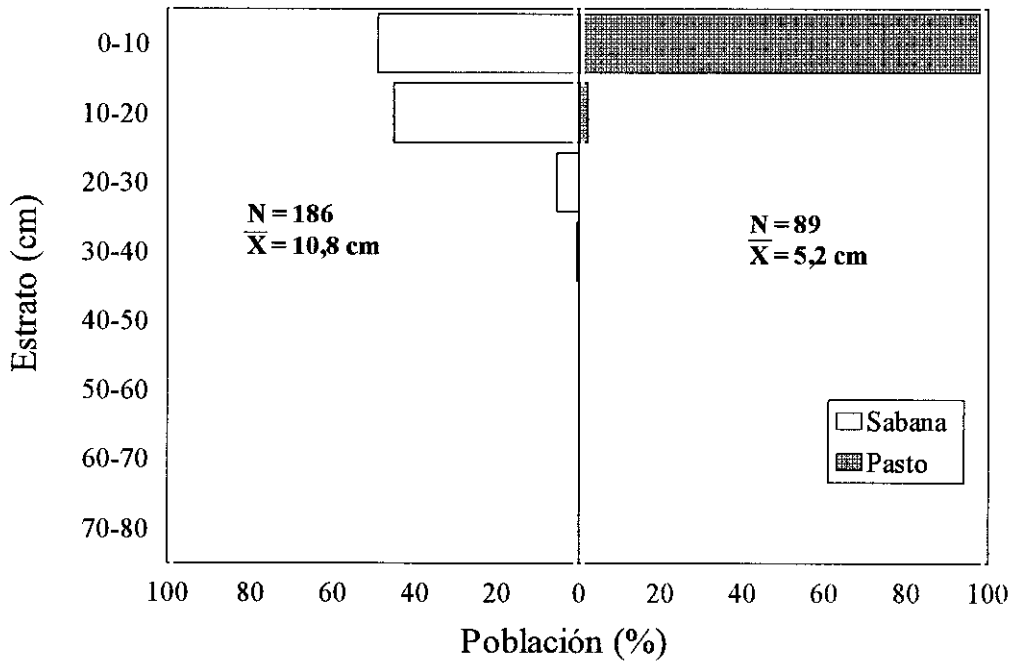


Figura III.52. Distribución vertical promedia anual y porcentaje de población de *A. ainawi* encontrado en cada estrato en la sabana y en el pasto (N = número total de individuos; X = profundidad media en cm).

En el pasto la profundidad media de la especie fue de 5,2 cm, con una profundidad máxima de 20 cm. En este sistema, el 97,8% de la población se encontró en el primer estrato y un 2,2% en el segundo.

- *G. sikuani*

En la sabana la profundidad media de la especie fue de 10,3 cm, con una profundidad máxima de 60 cm (Figura III.53). El 76% se encontró en los primeros 10 cm, un 7,9% en el segundo estrato, un 6,9% en el tercero, un 5,2% en el estrato 30-40 cm, un 3,7% en el quinto estrato y un 0,2% en el estrato 50-60 cm.

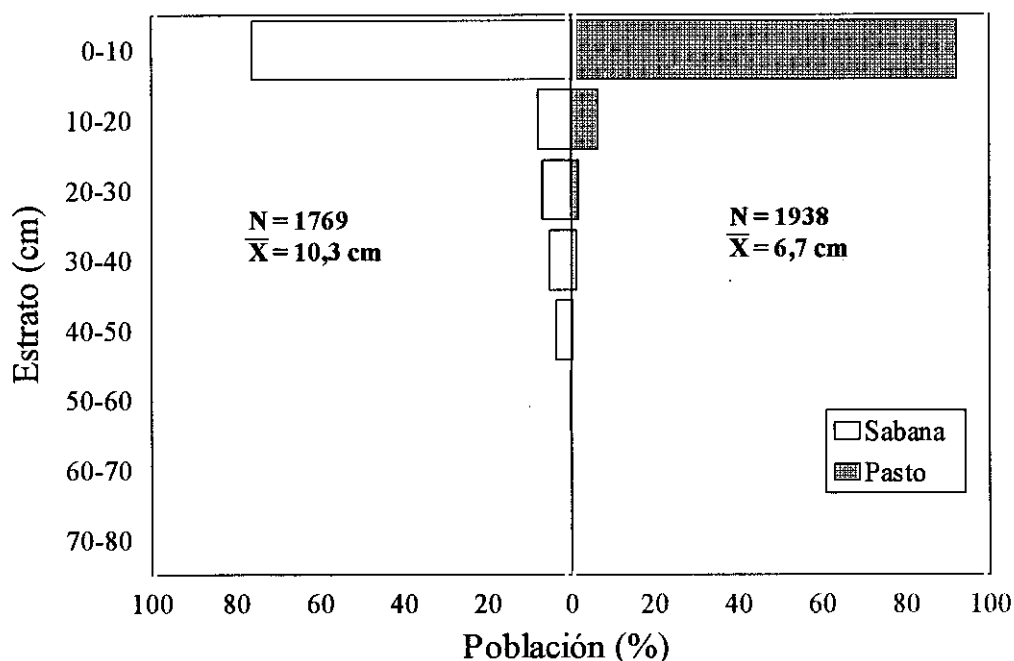


Figura III.53. Distribución vertical promedio anual y porcentaje de población de *G. sikuani* encontrado en cada estrato en la sabana y en el pasto (N = número total de individuos; X = profundidad media en cm).

En el pasto la profundidad media de la especie fue de 6,7 cm, con una profundidad máxima de 80 cm. En este sistema, el 92,1% de la población se encontró en el primer estrato, un 6,4% en el segundo, un 1,8% en el tercero, un 1,2% en el cuarto, un 0,3% en el quinto, un 0,1% en el sexto y un 0,1% en el estrato 70-80 cm.

- *M. carimaguensis*

En la sabana la profundidad media de la especie fue de 38,3 cm, con una profundidad máxima de 60 cm (Figura III.54). Sólo 9 individuos fueron obtenidos a lo largo del periodo comprendido entre julio de 1994 y junio de 1995. En el primer estrato no se encontró ningún individuo, un 11,1% se encontró en el segundo estrato, un 11,1% en el tercer estrato, un 22,2% en el cuarto, un 44,4% en el estrato 40-50 cm y un 11,1% en el estrato 50-60 cm.

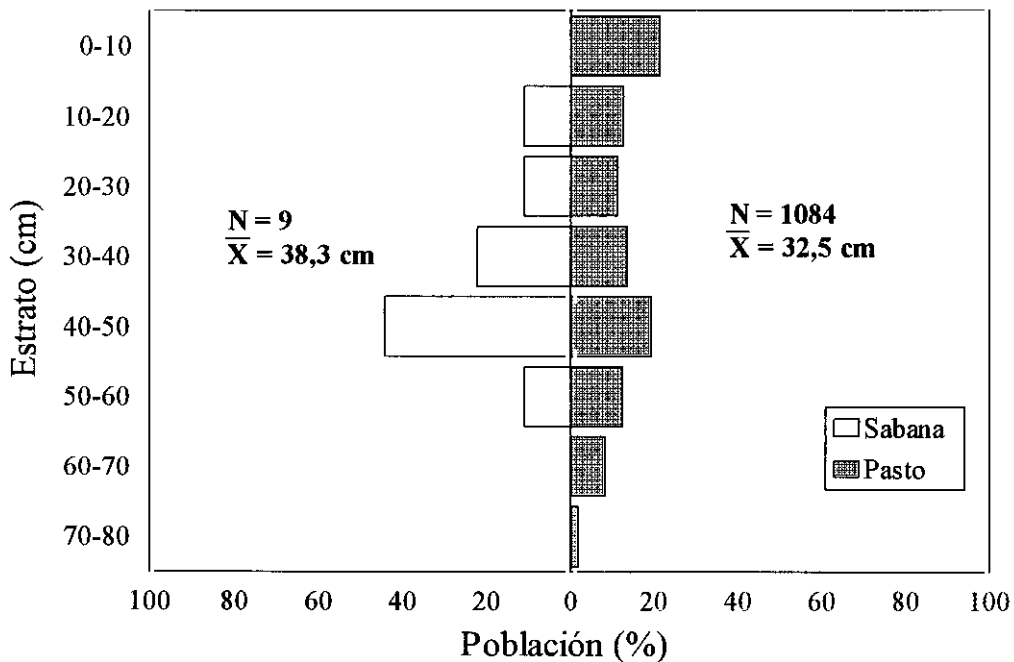


Figura III.54. Distribución vertical promedio anual y porcentaje de población de *M. carimaguensis* encontrado en cada estrato en la sabana y en el pasto (N = número total de individuos; X = profundidad media en cm).

En el pasto la profundidad media de la especie fue de 32,5 cm, con una profundidad máxima de 80 cm. En este sistema, el 21,3% de la población se encontró en el primer estrato, un 12,7% en el segundo, un 11,2% en el tercero, un 13,4% en el cuarto, un 19,2% en el quinto, un 12,4% en el sexto, un 8,2% en el séptimo y un 1,7% en el estrato 70-80 cm.

- *M. martiodrilii*

En la sabana la profundidad media de la especie fue de 25,4 cm, con una profundidad máxima de 80 cm (Figura III.55). En el primer estrato se encontró el 19,8%, un 21,6% se encontró en el segundo estrato, un 19,1% en el tercer estrato, un 18,9% en el cuarto, un 17,1% en el estrato 40-50 cm, un 1,9% en el sexto estrato, un 1,5% en el estrato 60-70 cm y un 0,1% en el estrato 70-80 cm.

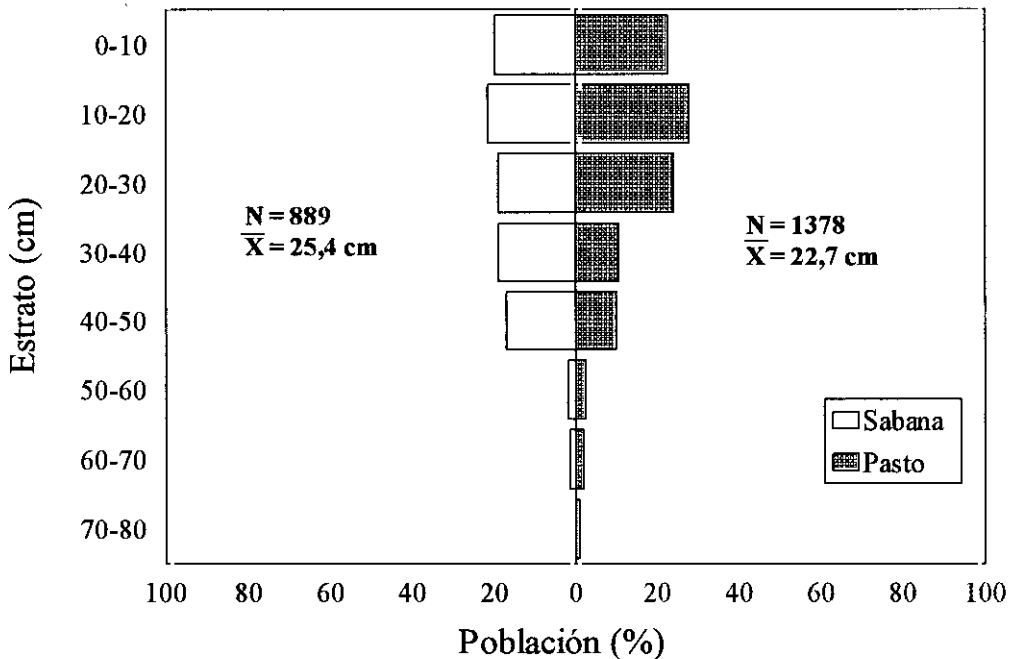


Figura III.55. Distribución vertical promedia anual y porcentaje de población de *M. martiodrilii* encontrado en cada estrato en la sabana y en el pasto (N = número total de individuos; X = profundidad media en cm).

En el pasto la profundidad media de la especie fue de 22,7 cm, con una profundidad máxima de 80 cm. En el primer estrato se encontró el 22,6%, un 27,7% se encontró en el segundo estrato, un 23,8% en el tercer estrato, un 10,5% en el cuarto, un 9,9% en el estrato 40-50 cm, un 2,5% en el sexto estrato, un 1,9% en el estrato 60-70 cm y un 0,9% en el estrato 70-80 cm.

III.2.4.1.2. Promedio anual de las categorías demográficas

En la tabla III.27 se relaciona la profundidad media (cm) a la que se encontraron las diferentes categorías demográficas: adultos, subadultos e inmaduros en la sabana nativa y en el pasto introducido.

Tabla III.27. Profundidad media (cm) en la que viven los adultos, subadultos e inmaduros de las especies estudiadas en los dos sistemas de Carimagua (entre paréntesis número de observaciones). Periodo anual comprendido entre julio de 1994 y junio de 1995.

Especie	Sabana nativa			Pasto introducido		
	Adultos	Subadultos	Inmaduros	Adultos	Subadultos	Inmaduros
<i>A. yoparensis</i>	13,5 (33)	6,7 (12)	8,9 (72)	9,4 (110)	5,8 (25)	9 (129)
<i>A. ofeliae</i>	ND	ND	ND	20,6 (9)	15 (2)	8,5 (23)
<i>A. ainawi</i>	5 (38)	5 (10)	12,8 (138)	5 (50)	5 (14)	5,8 (25)
<i>G. sikuaní</i>	5,4 (214)	10,9 (132)	11 (1409)	6,2 (464)	6,3 (156)	6,6 (1290)
<i>M. carimaguensis</i>	25 (1)	ND	40 (8)	26,1 (236)	33,2 (62)	35 (725)
<i>M. martiodrilií</i>	26,2 (709)	ND	22,4 (179)	22,3 (1090)	ND	24,4 (288)

ND = No determinado

El estrato 0-10 cm es el más utilizado por todas las especies y categorías demográficas consideradas, excepto *M. carimaguensis* que incluye el estrato 40-50 cm y Ocneroдрilidae que se distribuye prácticamente por igual desde el estrato 0-10 al 40-50 cm en la sabana, mientras que en el pasto son los primeros tres estratos los más utilizados (Figuras III.56 hasta III.61).

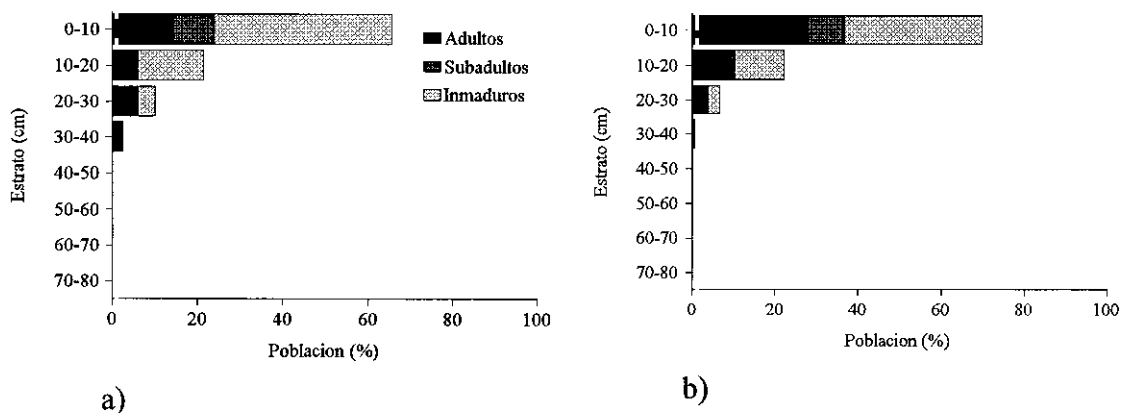


Figura III.56. Distribución vertical promedio anual de las categorías demográficas de *A. yoparensis* en la sabana nativa (a) y en el pasto introducido (b)

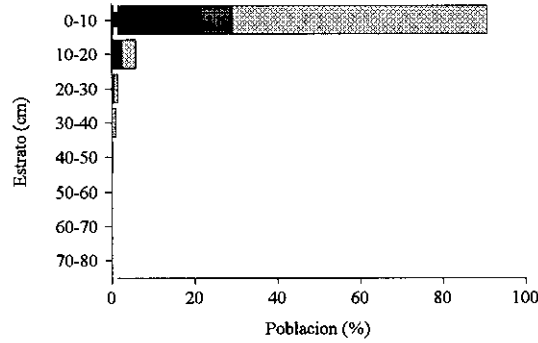
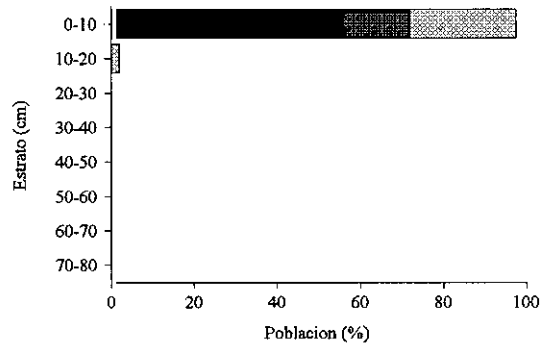
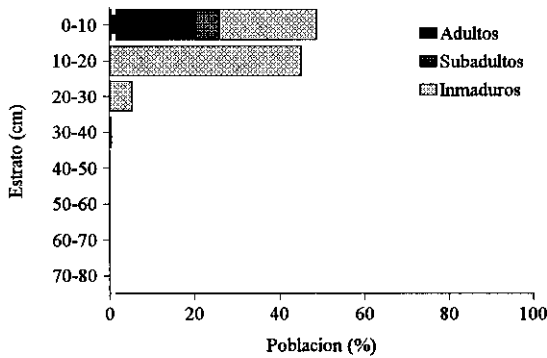


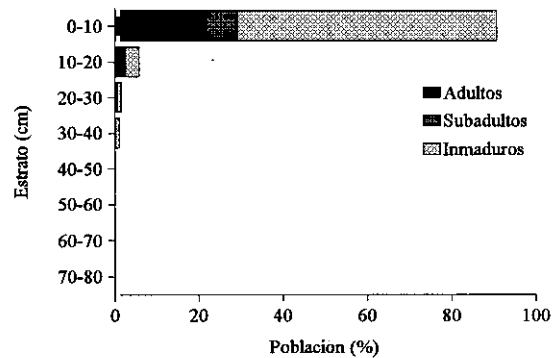
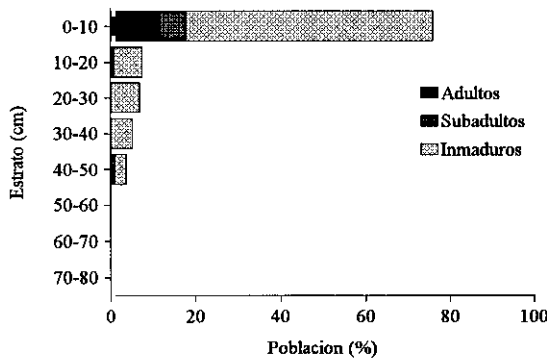
Figura III.57. Distribución vertical promedio anual de las categorías demográficas de *A. ofeliae* en el pasto introducido.



a)

b)

Figura III.58. Distribución vertical promedio anual de las categorías demográficas de *A. ainawi* en la sabana nativa (a) y el pasto introducido (b).



a)

b)

Figura III.59. Distribución vertical promedio anual de las categorías demográficas de *G. sikuani* en la sabana nativa (a) y el pasto introducido (b).

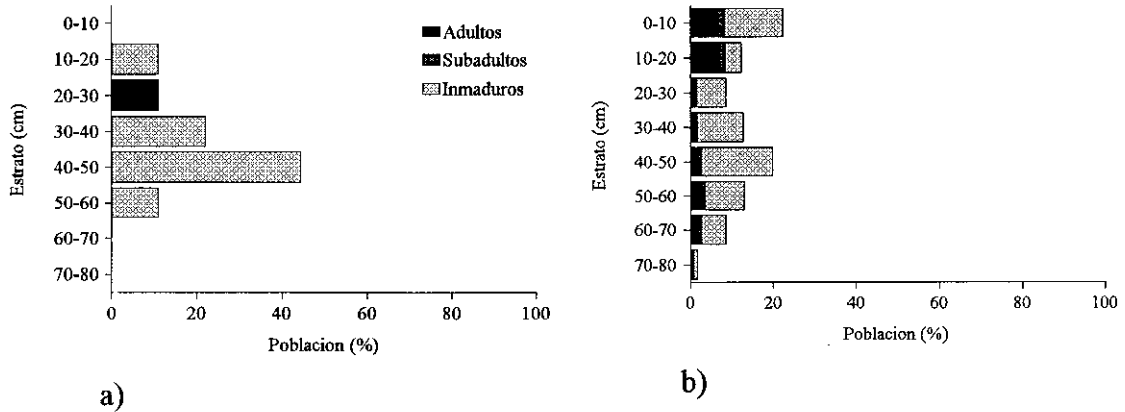


Figura III.60. Distribución vertical promedio anual de las categorías demográficas de *M. carimaguensis* en la sabana nativa (a) y el pasto introducido (b).

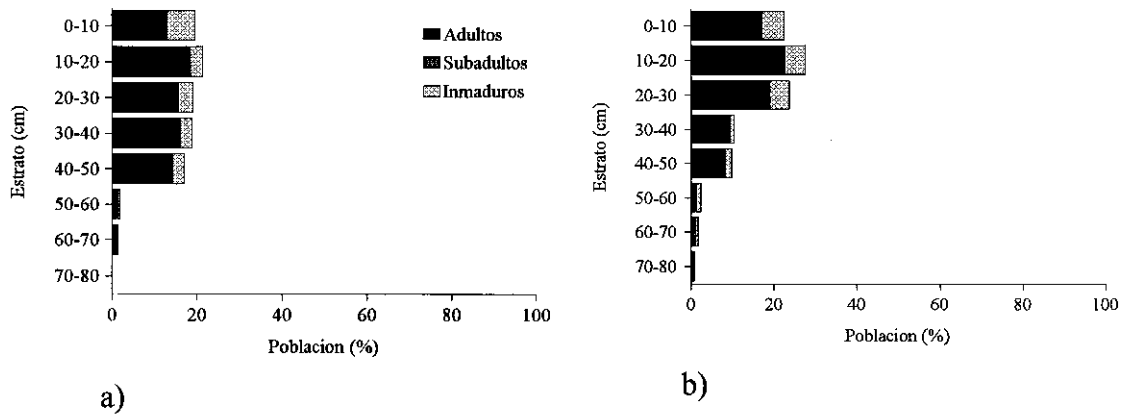


Figura III.61. Distribución vertical promedio anual de las categorías demográficas de *M. martiodrilli* en la sabana nativa (a) y el pasto introducido (b).

III.2.4.1.3. Relación longitud, peso y diámetro con la profundidad media anual

LAVELLE (1978) y FRAGOSO (1993) establecen una relación entre algunas características biométricas de las especies encontradas y la profundidad media en que viven. LAVELLE (1978) utiliza la relación longitud/diámetro máximo preclitelar, al igual que FRAGOSO (1993). El principal objetivo es relacionar el tamaño con la profundidad, comprobar si las especies más alargadas son las que más profundamente viven.

En este estudio hemos empleado la relación longitud/diámetro máximo preclitelar y peso/diámetro máximo preclitelar con la profundidad media alcanzada para cada una de las especies estudiadas (Figuras III.62 y III.63).

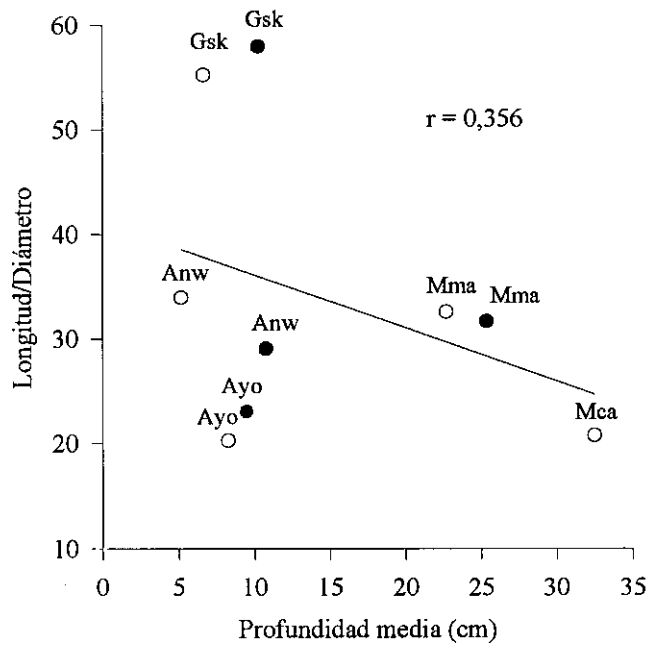


Figura III.62. Relación entre la longitud relativa (L/D) de las distintas especies estudiadas y la profundidad media donde viven (círculo negro: sabana; círculo blanco: pasto). Ayo: *A. yoparensis*; Anw: *A. ainawi*; Gsk: *G. sikuani*; Mca: *M. carimaguensis*; Mma: *M. martiodrili*. (No significativo, $p < 0,05$).

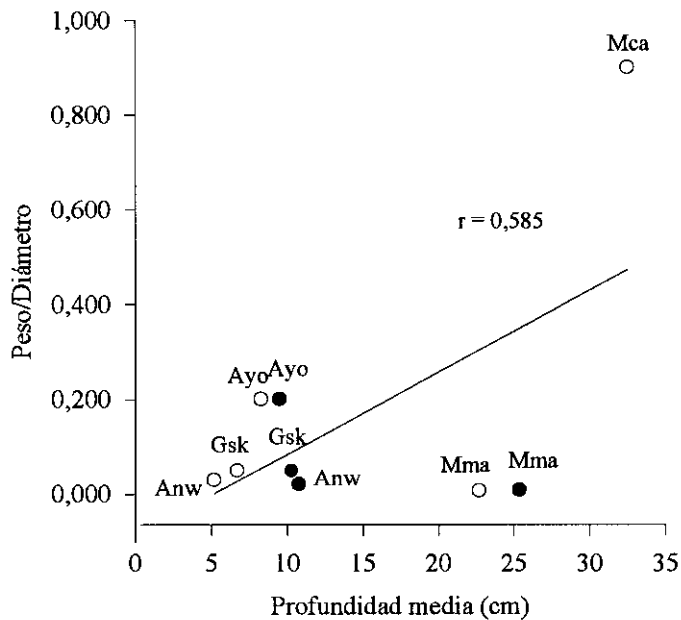


Figura III.63. Relación entre peso relativo (P/D) de las distintas especies estudiadas y la profundidad media donde viven (círculo negro: sabana; círculo blanco: pasto). Ayo: *A. yoparensis*; Anw: *A. ainawi*; Gsk: *G. sikuani*; Mca: *M. carimaguensis*; Mma: *M. martiodrili*. (No significativo, $p < 0,05$).

Para ninguna de las dos variables se ha obtenido relación con la profundidad media ($p < 0,05$), lo que muestra en principio que las especies de mayor relación L/D y P/D no ocupan los estratos más profundos.

La falta de una clara relación entre las variables biométricas empleadas y la distribución vertical no representa diferencias frente a las comunidades de lombrices estudiadas en otros lugares, como en Africa (LAVELLE, 1973; 1978), excepto para la especie *Millsonia ghanensis*, América central (FRAGOSO, 1993) y en Sudamérica (NÉMETH y HERRERA, 1982), donde las especies más grandes fueron encontradas a mayor profundidad. Los resultados obtenidos en este estudio pueden ser explicados por los hábitos de la especie *M. martiodrili*, que con un peso medio de 0,005 g y 19,2 mm de longitud y localizada a una profundidad media de 25,4 cm en la sabana y 22,7 cm en el pasto, se encuentra asociada a las galerías rellenas de heces de *M. carimaguensis*. Esto concuerda con PEARCE (1983) quien encontró la especie *Dendrobaena mammalis* en las galerías de *A. longa*.

LEE (1959) clasificó la fauna oligoquetológica de Nueva Zelanda concluyendo que las especies epígeas presentaban relaciones L/D desde 8 hasta 17, las que habitaban los estratos superficiales entre 15 y 40 y las encontradas en los estratos profundos entre 20 y 130. LAVELLE (1978) obtuvo valores similares para la fauna megascolécida. En Carimagua, *G. sikuani* es una especie que ocupa los estratos superiores y presenta una relación L/D entre 50 y 60 (larga y estrecha).

Una relación L/D alta puede ser importante en ambientes anaerobios (PEARCE, 1983), como ocurre en el caso de *Allolobophora* (sensu lato) *oculata oculata* (Lumbricidae) y *Haplotaxis gordioides* (Haplotaxidae). En este sentido, *G. sikuani* podría presentar una ventaja sobre el resto de especies, especialmente después de las fuertes lluvias que inundan durante algún tiempo el suelo.

III.2.4.1.4. Distribución vertical de la inactividad en *M. carimaguensis*

M. carimaguensis realiza migraciones verticales importantes según la época, con diferencias en el inicio de la inactividad (o estivación) entre los adultos y los no adultos. La distribución vertical de la estivación en *M. carimaguensis* se indica en la figura

III.64.

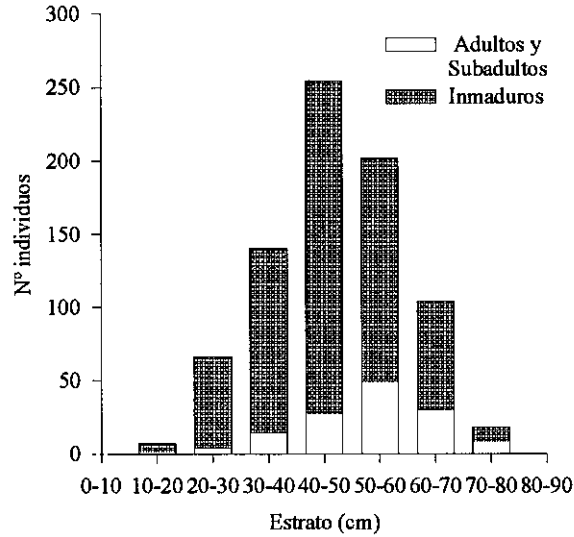


Figura III.64. Distribución vertical de la estivación en *M. carimaguensis* con relación a las categorías demográficas.

Los inmaduros se situaron preferentemente en el estrato 40-50 cm, mientras que los adultos y los subadultos se ubicaron en el estrato 50-60 cm. Para comprobar si los individuos de mayor peso ocuparon los estratos más profundos para inactivarse, se relacionó la distribución vertical de los individuos inactivos y su localización (Figura III.65).

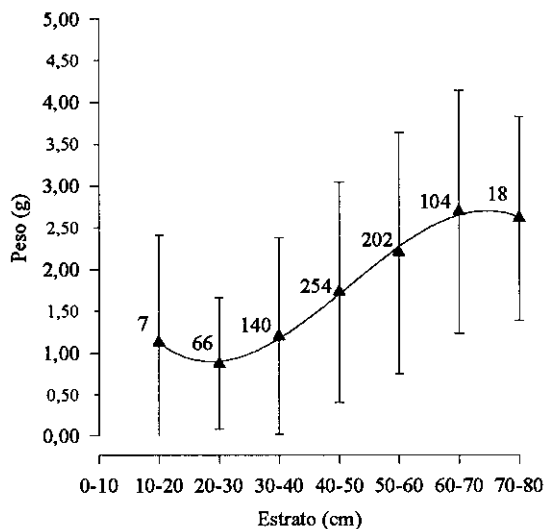


Figura III.65. Distribución vertical de los individuos inactivos de *M. carimaguensis* en el pasto (los números indican la cantidad de individuos obtenidos y las barras indican la desviación típica).

La figura anterior muestra que los individuos de mayor peso ocuparon los estratos más profundos (ANOVA, $p = 0,01$; r no tiene validez estadística y sólo indica el ajuste de la curva). Por otro lado, se observa que el peso medio alcanzado por los individuos en estivación fue de casi 3 gramos, muy bajo considerando el peso medio de los adultos (11,2 g), resultante de vaciar su contenido intestinal para enrollarse, perder agua y permanecer inactivos.

La capacidad de sobrevivir sin alimentarse durante periodos de inactividad forzada por las condiciones ambientales puede estar definida por un tamaño grande, ya que éste puede proporcionar resistencia al ayuno (BOUCHÉ, 1972; PEARCE, 1983). *M. carimaguensis* ha sido la especie de mayor tamaño encontrada en Carimagua y su estrategia en la época seca puede considerarse como una de las más sorprendentes encontradas en los estudios de ecología de lombrices llevados hasta la fecha.

La distribución vertical de las lombrices ha sido estudiada en menor medida en latitudes tropicales. REDDY y PASHA (1993) en pastos de la zona semiárida en la India; SENAPATI (1980) en pastos con o sin pastoreo de la India; NÉMETH y HERRERA (1982) en el bosque tropical venezolano sobre suelos ácidos; LAVALLE (1978) en diferentes sistemas de las sabanas de Costa de Marfil y FRAGOSO (1993) en ecosistemas naturales y perturbados del sudeste mexicano.

Algunos autores han citado diferencias entre la distribución vertical de los inmaduros y los adultos. SACHELL (1955), GERARD (1967), PEARCE (1983), MATO (1988) y GARNSEY (1994) encontraron en estudios realizados en diversos países de latitud templada que los adultos se localizaban más profundo que los inmaduros. Generalmente, las razones que explican este fenómeno son la profundidad a la que se depositan los capullos y, por tanto, a la que eclosionan los inmaduros y la débil penetrabilidad de estos en el suelo.

Aunque la humedad del suelo presenta un efecto muy patente en la distribución vertical de las lombrices, las diferencias encontradas entre los inmaduros y adultos de *M. carimaguensis* también pueden ser de origen bióticas. La pronta entrada en diapausa de los inmaduros está inducida fisiológicamente ya que no hubo respuesta cuando eran introducidos en suelo con una humedad del 30%. Quizás la explicación a este fenómeno

se basa en la estrategia adaptativa de especies grandes que explotan los primeros centímetros de suelo para evitar una concentración elevada de individuos, lo cual reduciría la competencia intraespecífica. FRAGOSO (1993) mostró que ésta puede ser un factor determinante tanto en el tamaño como en la distribución vertical de las lombrices. Quizás también las secreciones producidas por los adultos podrían ser la señal que induciría la anterior entrada en diapausa de los jóvenes. El fotoperiodo, que ha sido citado en algunos trabajos como inductor de la diapausa (SAUSSEY y DEBOUT, 1984; BEGON *et al.*, 1996) por qué afectaría de manera distinta a los adultos que a los jóvenes. Es necesario aún diseñar experimentos para determinar las causas de estas diferencias que condicionan comportamientos distintos en adultos y jóvenes.

A pesar de no suministrar datos sobre la dinámica del nitrógeno y del carbono, el efecto anécico de *M. carimaguensis* es muy importante. Los pastos asociados con leguminosa necesitan el N suministrado por la leguminosa. Cuando el N es alto, la relación C/N disminuye y en suelos con un C/N bajo la densidad de lombrices disminuye (KALE y KRISNAMOORTHY, 1981). Pero en Carimagua los pastos introducen C al suelo (FISHER *et al.*, 1994) de manera que la relación C/N aumenta y esto puede relacionarse con un incremento en las poblaciones de lombrices. Posteriores estudios deben considerar el papel de las lombrices y otros grupos de fauna del suelo en el ciclo del C y otros elementos.

También se ha observado que las raíces de las gramíneas y leguminosas colonizan las heces incluidas en las galerías de *M. carimaguensis* y *M. martiodrilii* se ha encontrado sobre estas heces (JIMÉNEZ *et al.*, 1998). No hay datos hasta la fecha que confirmen las relaciones existentes entre la actividad de las lombrices, las heces de las galerías y las raíces. Este aspecto debe ser considerado de gran importancia si puede probarse que *M. carimaguensis* es, al final, responsable del crecimiento de estas raíces por lo que intervendrían directamente en la incorporación de C al suelo.

La habilidad de entrar en diapausa antes de la época seca y la capacidad de construir galerías verticales profundas explican por qué la densidad de población de *M. carimaguensis* se mantiene.

III.2.4.1.5. Variación estacional de la distribución vertical

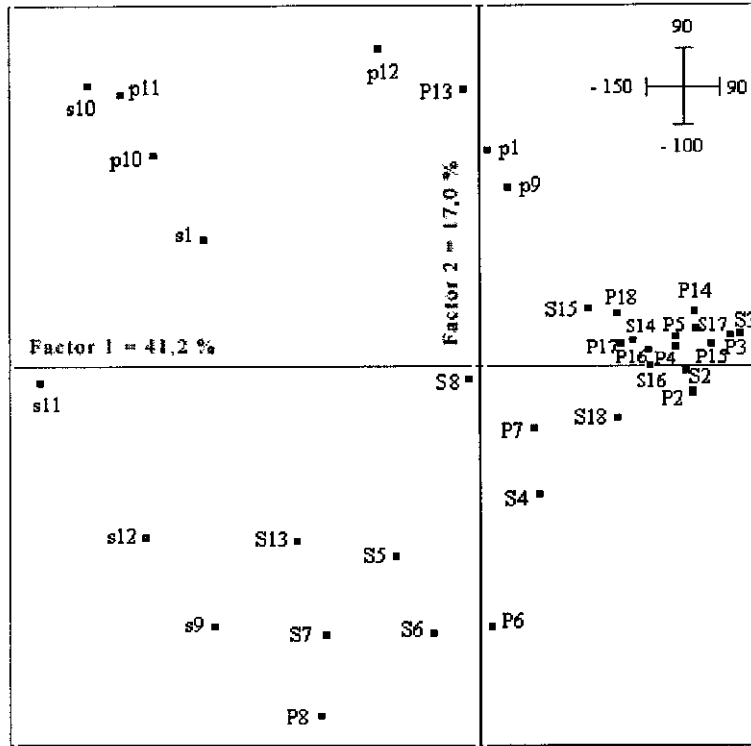
Debido a la inmensa cantidad de gráficos que supondría representar cada una de las especies durante cada mes y en cada sistema, la variación estacional de la distribución vertical se ha representado mediante un análisis multifactorial. Un ACP o análisis de componentes principales (matriz de frecuencias) fue realizado con la ayuda del programa ADE-4 (THIOULOUSE *et al.*, 1997)¹. La matriz de datos empleada estaba definida por 36 filas (frecuencia de los individuos obtenidos en cada mes, 18 en la sabana y 18 en el pasto) y 40 columnas (8 estratos: 0-10 cm hasta 70-80 cm, por 5 especies: *A. yoparensis*, *A. ainawi*, *G. sikuani*, *M. carimaguensis* y *M. martiodrillii*). *A. ofeliae* no fue incluido en el análisis ya que sólo apareció un individuo en una muestra de la sabana. Además, la ordenación de los puntos se realizó con base a tres criterios: sistema de uso, época de muestreo y humedad mensual media en el primer estrato.

Los dos primeros factores explicaron el 60% de la variabilidad total, 41,2 y 17,0% respectivamente (tabla III.28).

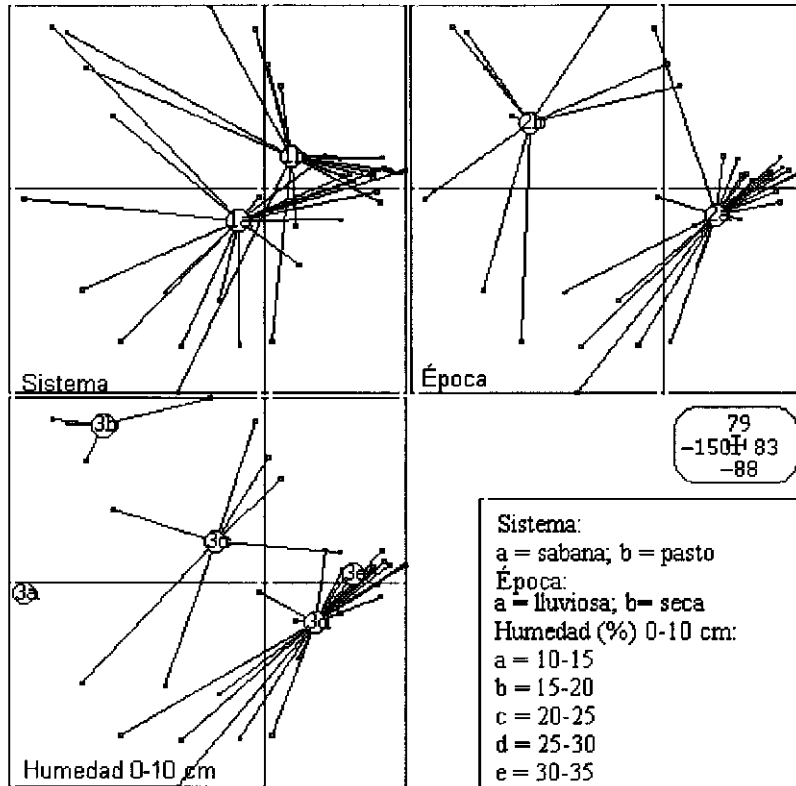
Tabla III.28. Factores extraídos del ACP, autovalores (“eigenvalues”) y porcentaje de inercia o variabilidad explicada por los factores.

<i>Factores</i>	<i>Autovalores</i>	<i>% inercia</i>	<i>% acumulado</i>
1	0,02	41,2	41,2
2	0,01	17,0	58,2
3	0,005	9,4	67,6
4	0,003	6,2	73,8
5	0,002	4,6	78,4
6	0,002	4,0	82,5

¹ Mi más sincero agradecimiento a Sylvain Dolédec por las sugerencias en la realización de dicho análisis.



a)



b)

Figura III.67. a) proyección de los objetos (meses de muestreo, comenzando desde marzo de 1994 hasta septiembre de 1995, excepto julio de 1994) sobre los ejes factoriales 1 y 2. (S: sabana; P: pasto; en minúscula, datos obtenidos en la época seca). b) ordenación de los objetos según los tres criterios empleados.

En la figura III.67 se puede observar claramente la separación entre las muestras obtenidas en la época lluviosa (a la derecha del eje 1) de aquellas obtenidas en la época seca (a la izqda. del eje 1). Por otro lado, el eje 2 separa las muestras obtenidas al final de la época seca (arriba) de aquellas realizadas al final de la época lluviosa (abajo). Esto indica las variaciones en la distribución vertical que las poblaciones sufren en estos periodos, donde la humedad del suelo sufre grandes fluctuaciones, como por ejemplo, periodos secos seguidos de una gran precipitación o grandes descargas de agua seguidas de un periodo seco. La humedad media del suelo obtenida tanto en la época seca como lluviosa en los primeros 50 cm también explica la separación de las muestras (Figura III.68).

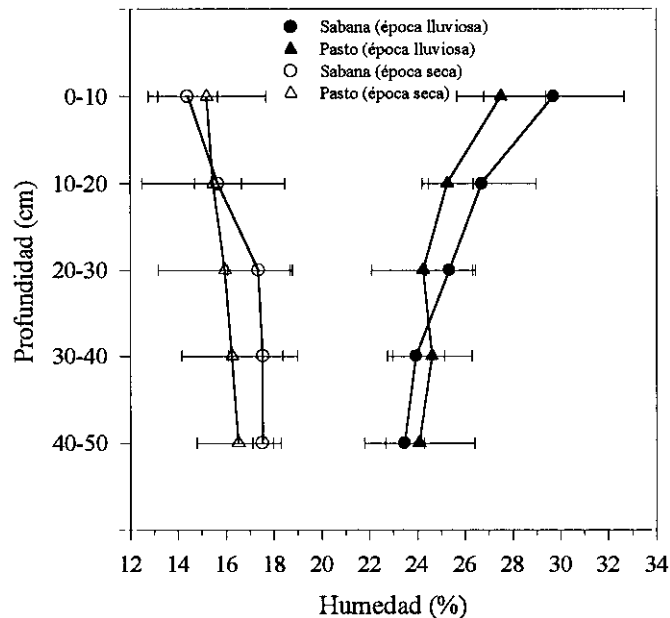


Figura III.68. Valores de humedad obtenidos en los 50 primeros cm tanto en la época seca como lluviosa en ambos sistemas estudiados (media \pm desviación típica).

El tipo de sistema parece no influir en la distribución vertical de las poblaciones, lo cual parece normal si se consideran las migraciones verticales como específicas, por ejemplo, *M. carimaguensis* y, además, una respuesta a las condiciones climatológicas.

Las poblaciones siguieron un patrón uniforme de distribución vertical con toda o la mayor parte de la población localizada en los estratos superficiales (0-20 cm) en la época lluviosa. Sin embargo, hubo especies, *G. sikuani* y *M. carimaguensis*, que

presentaron cambios en su distribución vertical en plena época lluviosa (Figuras III.69a-c) debido a la migración vertical que inician los individuos inmaduros de ambas especies para entrar en un periodo de inactividad (capítulo III.1.2.2.3).

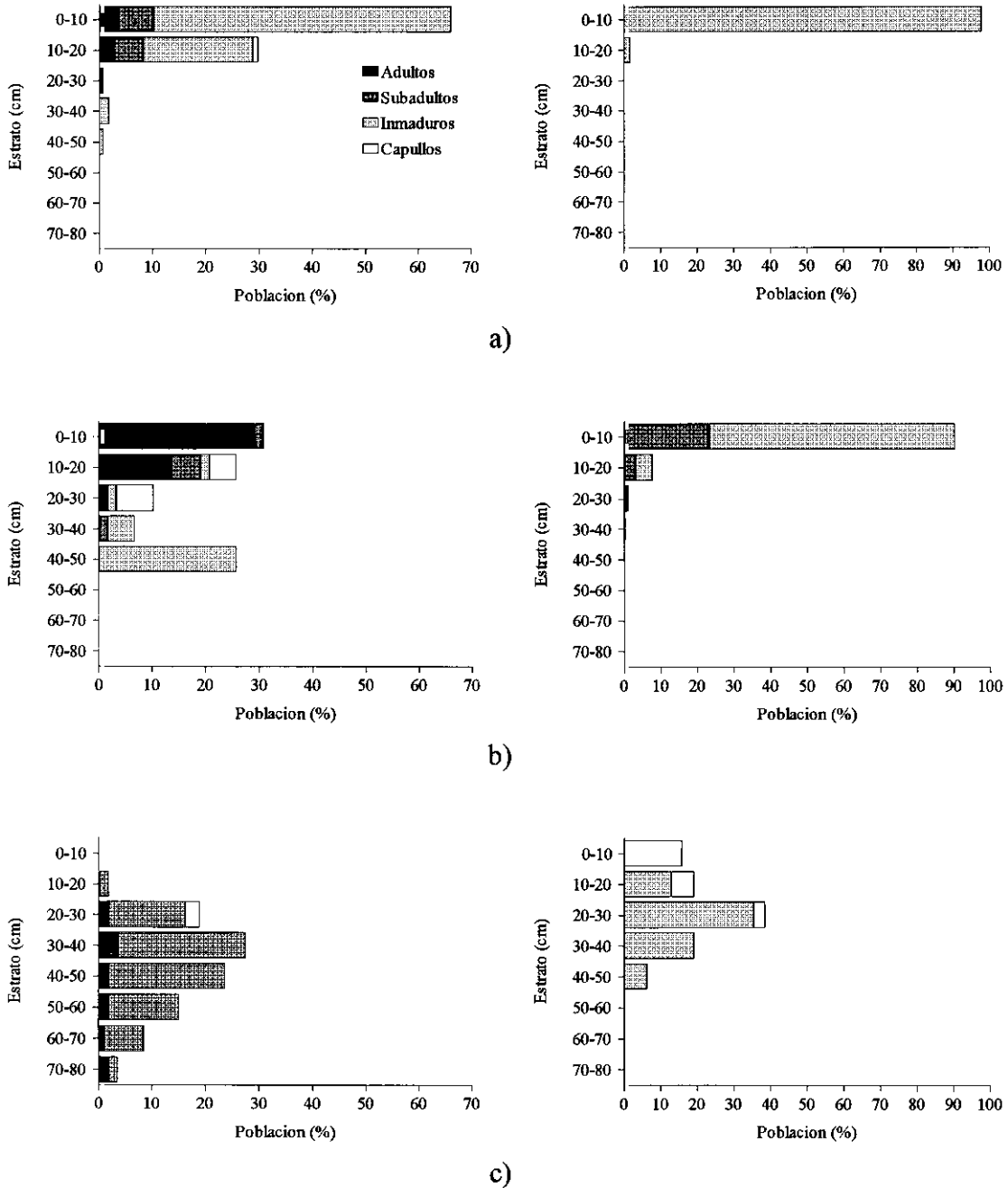


Figura III.69. Variaciones estacionales de la distribución vertical de *M. carimaguensis* (columna izqda.) y *G. sikuani* (columna dcha.) en el pasto en tres meses diferentes de muestreo. a: abril de 1994; b: agosto de 1994; c: enero de 1995.

III.2.4.2. Distribución horizontal

El patrón de distribución espacial es una característica muy importante en el estudio de las comunidades de organismos (LUDWIG y REYNOLDS, 1988). Existen tres patrones de distribución espacial (Figura III.70) (BEGON *et al.*, 1996):

- a) Aleatoria: los individuos están localizados independientemente de la posición de los demás.
- b) Agregada: los individuos están agrupados, tienden a estar localizados en grupos.
- c) Uniforme: los individuos están espaciados de forma regular.

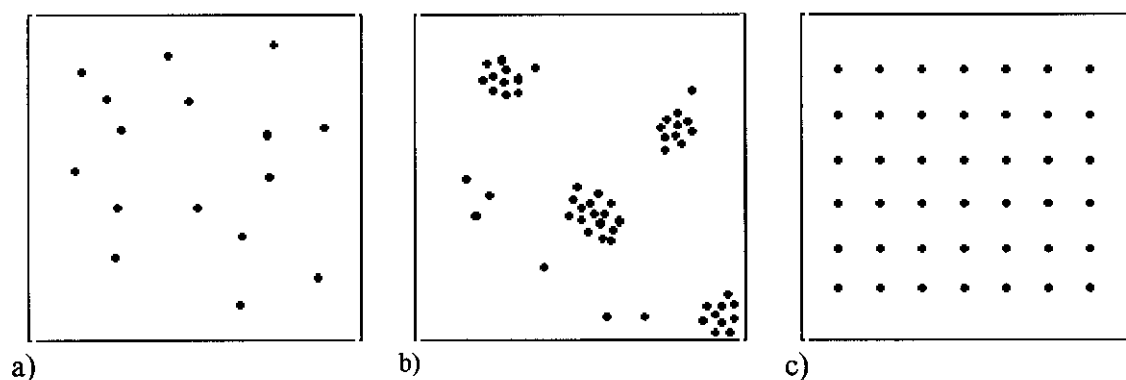


Figura III.70. Tipos de distribución espacial horizontal encontrados en los organismos

Muchos procesos ecológicos dependen del patrón espacial de los recursos o de los organismos y no sólo de su abundancia (MANGEL y ADLER, 1994). CRESSIE (1991) cita la gran variedad de test estadísticos empleados para distinguir los patrones de distribución espacial de aquellos que son aleatorios y para explicar el proceso que provoca dicha distribución.

La distribución espacial aleatoria implica una homogeneidad ambiental y/o comportamientos no selectivos (PEMBERTON y FREY, 1984); por el contrario, distribuciones agregadas y uniformes pueden ser el resultado de comportamientos selectivos dentro de la población.

HUTCHINSON (1953), uno de los primeros en destacar la importancia de la

distribución espacial dentro del estudio de las comunidades de organismos, concluye que los procesos que determinan dicha distribución pueden ser intrínsecos (factores reproductivos, sociales, etc.) o extrínsecos (factores ambientales).

Para la descripción de la distribución horizontal se han definido numerosos índices de dispersión (ID) para cuantificar el grado de agregación en los organismos, que tienen en cuenta la relación entre la varianza S^2 y la media de la variable analizada ($ID=s^2/x$) y se han empleado para describir tres tipos de patrón de distribución en ecología (LUDWIG y REYNOLDS, 1988):

1. La distribución de Poisson, para distribuciones aleatorias: $\sigma^2 = \mu$
2. La distribución Binomial Negativa, para distribuciones agregadas: $\sigma^2 > \mu$
3. La distribución Binomial Positiva, para distribuciones uniformes: $\sigma^2 < \mu$

La distribución binomial negativa es, generalmente, la más empleada aunque ninguna frecuencia de distribución es aplicable a todos los datos (BROWN y CAMERON, 1982; WILSON *et al.*, 1983). La evaluación de los índices de agregación depende de la escala de la medida y se aplica a todos los métodos para cuantificar la varianza espacial de la distribución de un organismo (HORNE y SCHNEIDER, 1995). CURTIS y MCINTOSH (1950) demostraron la dependencia de varios índices sobre la escala de medición, al igual que PIELOU (1969) y GREIG-SMITH (1983); aunque HURLBERT (1990) concluye que es una medida de la agregación sin interpretación. Por lo tanto la comparación de los índices de agregación entre las poblaciones sólo es válida si están realizadas en la misma escala espacial. El siguiente paso será evaluar la varianza espacial como función de la escala empleada.

III.2.4.2.1. Índices de dispersión

Se han calculado dos índices de dispersión, I_d (MORISITA, 1959) y el coeficiente b de Taylor (TAYLOR, 1961), con el fin de observar una estructura espacial en las

poblaciones. Para ello los datos empleados han sido los referentes al muestreo cuantitativo de $1m^2$. En total, 85 muestras en los dos sistemas estudiados, distribuidas en 17 series de 5 muestras al mes, desde abril de 1994 hasta septiembre de 1995. Los índices empleados son:

1) Índice de MORISITA (1959):

Este índice está basado en el índice de diversidad λ (SIMPSON, 1949) y toma la expresión:

$$I_{\delta} = q \frac{\sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

en donde,

n_i (1, 2, 3, ..., q): número de individuos en q muestras.

N : número total de individuos

Si:

$I_{\delta} < 1$, la distribución es uniforme, regular.

$I_{\delta} \cong 1$, la distribución es al azar.

$I_{\delta} > 1$, la distribución es agregada.

2) Coeficiente b de TAYLOR (1961):

TAYLOR (1961) describió la varianza en función de la media. La densidad media de la población, $\mu(\bar{x})$, se relaciona con la varianza $V(S^2)$ mediante la función exponencial:

$$V = \alpha \mu^{\beta} \text{ (Ecuación 1)}$$

o también mediante la expresión:

$$S^2 \cong a\bar{x}^{-b} \text{ (Ecuación 2)}$$

Los valores de la muestra están representados en escala logarítmica. Empleando la ecuación 2 obtenemos la expresión:

$$\text{Log}S^2 = a + b \log \bar{x}$$

donde b es el índice de agregación (pendiente de la curva de regresión entre la varianza y la media). El parámetro b toma valor cero, en la distribución uniforme; 1, en la distribución aleatoria y mayor de 1 en distribuciones altamente agregadas. ANDERSON *et al.* (1982) menciona que b toma, generalmente, valores entre 1 y 2. Sin embargo, TAYLOR *et al.* (1983) indica que b varía desde menor de 1 hasta casi 4 y critica a ANDERSON *et al.* por seleccionar datos de TAYLOR *et al.* (1978) para definir los valores de oscilación de b .

El índice de agregación b proporciona un modelo adecuado para la relación entre la densidad media de la población y la varianza para todos los taxones, espaciales y métodos de muestreo (TAYLOR *et al.*, 1978); por dicha razón se ha empleado este índice.

Los resultados obtenidos se muestran en la tabla III.29 para los dos índices empleados. En las gráficas III.71 hasta la III.76 se muestran la relación entre la media y la varianza de la densidad mensual obtenidas en cada una de las especies, excepto *A. ofeliae* en la sabana (sólo un dato). Todos los coeficientes de regresión r fueron significativos ($p < 0,01$), excepto *M. carimaguensis* en la sabana y en el pasto ($p < 0,05$).

Tabla III.29. Valores del índice de Morisita y el coeficiente b de Taylor en la sabana y en el pasto.

Especie	Índice de Morisita		Coeficiente b de Taylor		Valor medio de b	Error standard
	Sabana	Pasto	Sabana	Pasto		
<i>A. yoparensis</i>	2,903	3,396	1,889	1,704	1,797	0,131
<i>A. ofeliae</i>	ND*	3,759	ND	1,801	1,801	ND
<i>A. ainawi</i>	3,722	3,505	1,634	1,385	1,510	0,176
<i>G. sikuanii</i>	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
<i>M. martiodrillii</i>	2,604	2,234	1,579	1,603	1,591	0,017

* ND = No determinado

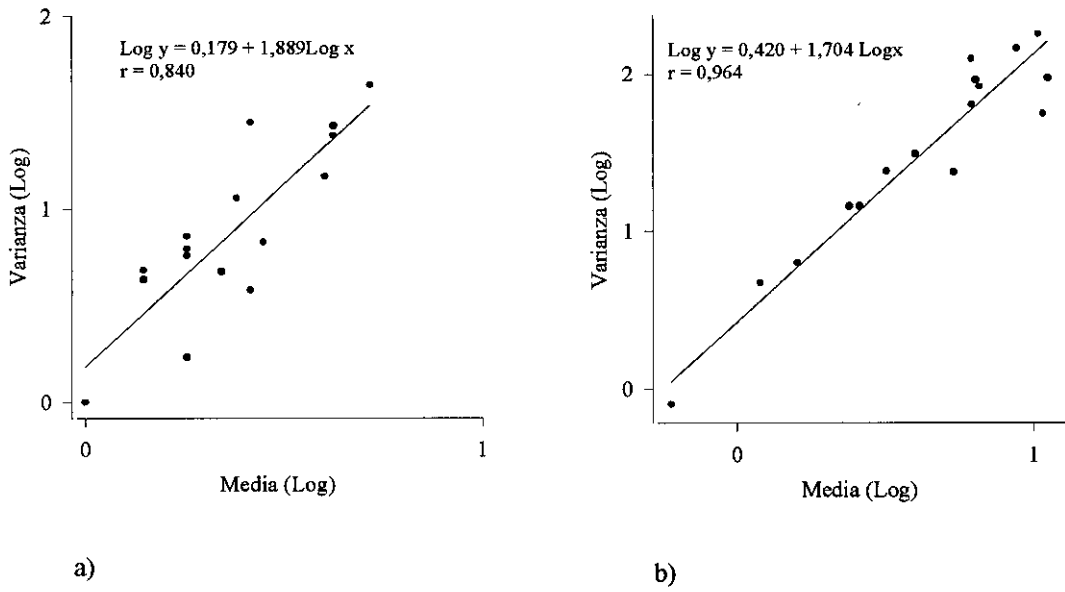


Figura III.71. Relación entre la media y la varianza de *A. yoparensis* en la sabana nativa (a) y en el pasto introducido (b).

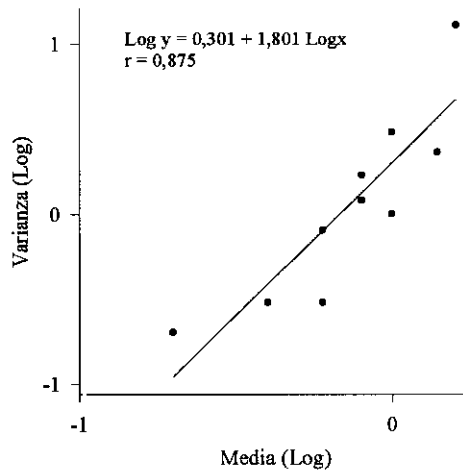
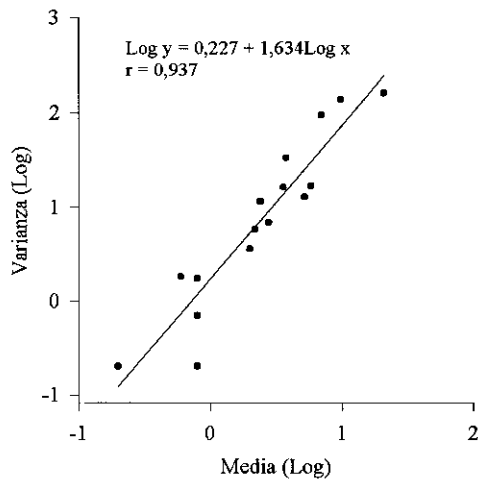
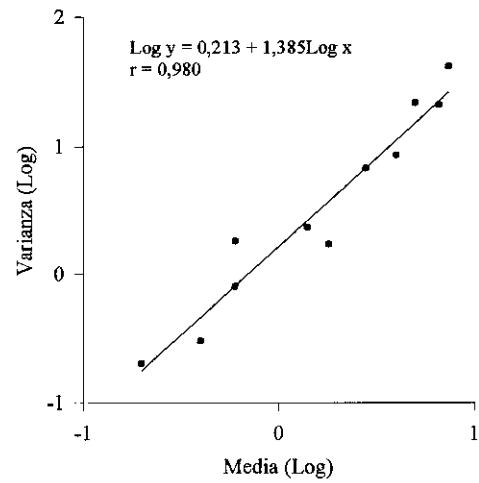


Figura III.72. Relación entre la media y la varianza de *A. ofeliae* en el pasto introducido.

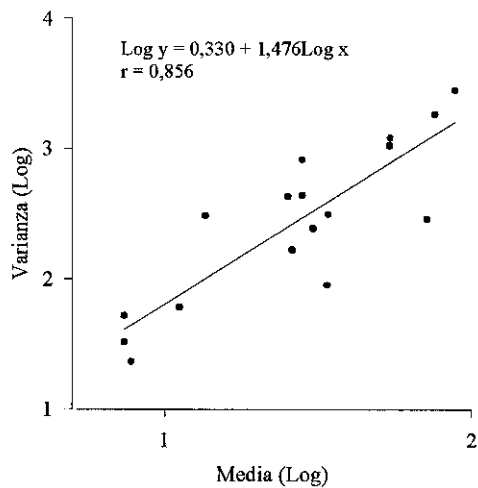


a)

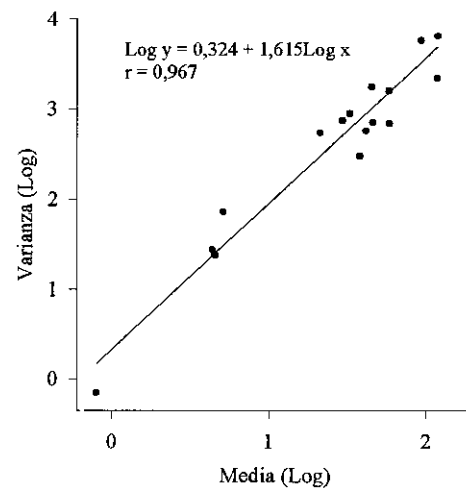


b)

Figura III.73. Relación entre la media y la varianza de *A. ainawi* en la sabana nativa (a) y en el pasto introducido (b).



a)



b)

Figura III.74. Relación entre la media y la varianza de *G. sikuani* en la sabana nativa (a) y en el pasto introducido (b).

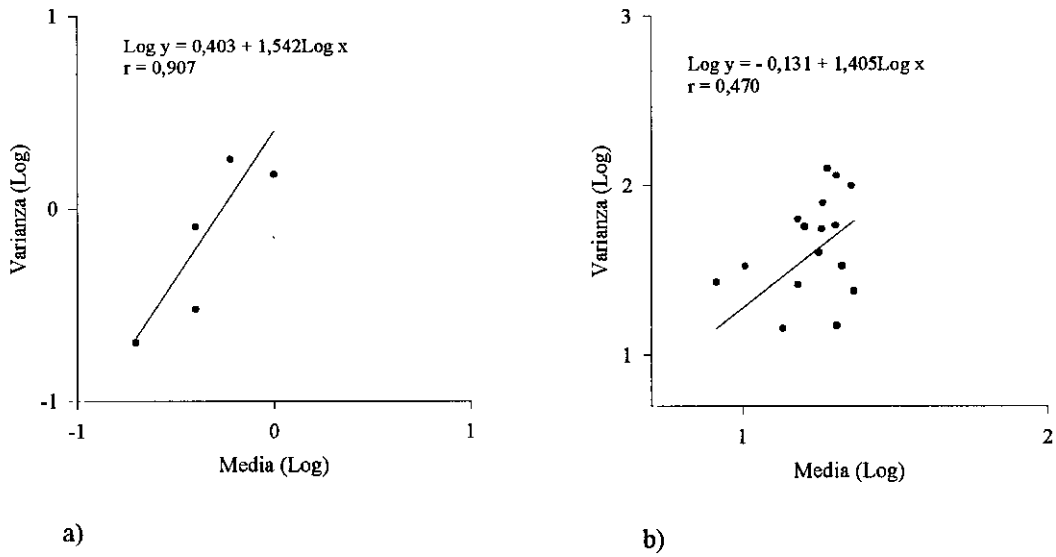


Figura III.75. Relación entre la media y la varianza de *M. carimaguensis* en la sabana nativa (a) y en el pasto introducido (b).

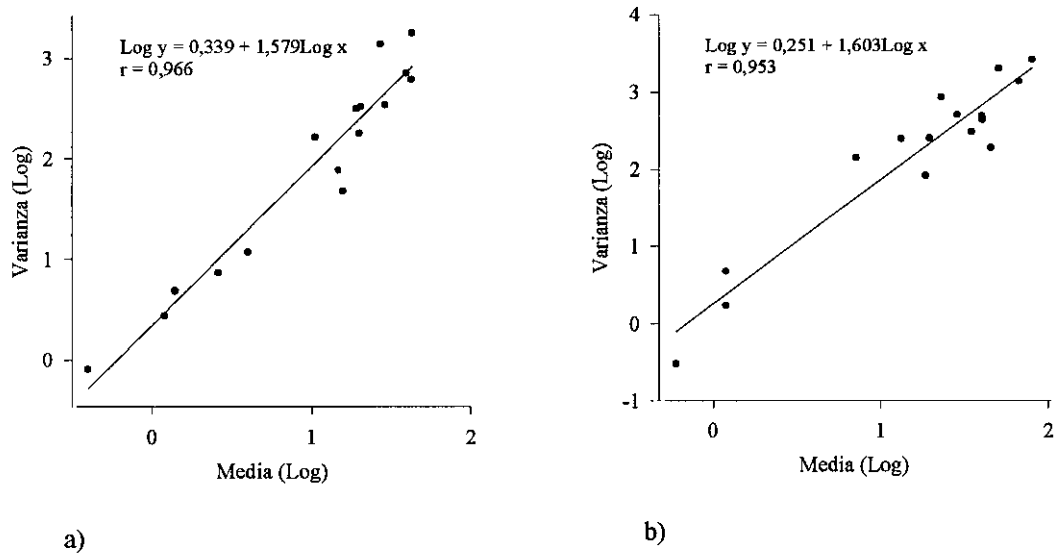


Figura III.76. Relación entre la media y la varianza de *M. martiodrillii* en la sabana nativa (a) y en el pasto introducido (b).

El patrón de distribución de las especies estudiadas fue agregado, independientemente del índice empleado. En la sabana nativa, los valores más altos del índice de Morisita I_d aparecieron en *A. yoparensis*, *A. ainawi* y *M. carimaguensis*; en el pasto, considerando el mismo índice, los valores máximos aparecieron en *A. yoparensis*, *A. ofeliae* y *A. ainawi*. En este último sistema, el valor del I_d en *M. carimaguensis* fue muy cercano a uno (distribución aleatoria), aunque indicando también una distribución agregada.

Al observar el coeficiente b de Taylor encontramos diferencias. En la sabana nativa, todas las especies presentaron valores muy altos de b , siendo *A. yoparensis* y *A. ainawi* las especies, de nuevo, más agregadas. En el pasto también se obtuvieron valores elevados de b ; en este sistema, *A. yoparensis*, *A. ofeliae* y *M. martiodrilii* fueron las especies más agregadas. El valor tan alto obtenido en *A. ofeliae* podría ser explicado según las tesis de HAIRSTON (1959; *op. cit.* LLOYD, 1967), quien sostiene que las especies raras presentan una mayor agregación que el resto de las especies.

PIEARCE (1982) encontró, empleando conjuntamente los índices I_d y b que las lombrices estudiadas en suelos de la costa noroeste de Inglaterra estaban muy agregadas. Respecto al índice b encontró valores similares a los obtenidos por TAYLOR *et al.* (1978), quien empleó datos de GERARD (1960). En este estudio también se observa la gran utilidad de estos dos índices a la hora de definir el tipo de agregación de las poblaciones.

ROSSI y LAVELLE (1998) establecieron una relación altamente significativa entre la distribución espacial y algunos parámetros morfológicos y demográficos de las lombrices estudiadas por LAVELLE (1978) en las sabanas de Lamto. Con el fin de establecer similitudes o diferencias entre ambas comunidades se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) estandarizado empleando los datos obtenidos con los índices de distribución y las variables biométricas que fueron medidas en las especies estudiadas (Tabla III.30.)

No hubo efecto del sistema sobre las variables estudiadas, excepto en la distribución vertical (T-test, $p = 0,0123$).

Tabla III.30. Variables empleadas en el análisis de componentes principales[†]

Especies	Sistema	<i>b</i>	<i>I_d</i>	PAd	LAd	PIn	LIn	L/D	P/D	DVe
<i>A. yoparensis</i>	Sabana	1,889	2,903	1,3	109	0,10	37,4	23	0,17	9,5
<i>A. ainawi</i>	Sabana	1,634	3,722	0,05	49,6	0,02	24,8	29	0,02	10,8
<i>G. sikuani</i>	Sabana	1,476	1,833	0,10	73,3	0,06	66,6	52,9	0,06	10,3
<i>M. martiodrilii</i>	Sabana	1,579	2,604	0,007	22,9	0,003	15,2	31,6	0,008	25,4
<i>A. yoparensis</i>	Pasto	1,704	3,396	1,38	109	0,08	33,4	20,2	0,17	8,3
<i>A. ofeliae</i>	Pasto	1,801	3,759	7,1	188	1,6	104	22,9	0,39	12,1
<i>A. ainawi</i>	Pasto	1,385	3,505	0,06	58,1	0,02	31,4	33,9	0,03	5,2
<i>G. sikuani</i>	Pasto	1,615	2,160	0,10	83,9	0,06	65,8	52	0,06	6,7
<i>M. carimaguensis</i>	Pasto	1,405	1,137	11,2	194,3	2,8	117,2	20,7	0,90	32,5
<i>M. martiodrilii</i>	Pasto	1,603	2,234	0,006	22,8	0,003	15,9	32,4	0,007	22,7

[†] *b* = Índice de Taylor

I_d = Índice de Morisita

PAd = Peso adulto (g)

LAd = Longitud adulto (mm)

PIn = Peso inmaduros (g)

Lin = Longitud inmaduros (mm)

L/D = Relación longitud/diámetro preclitelar (media de la especie)

P/D = Relación peso/diámetro preclitelar (media de la especie)

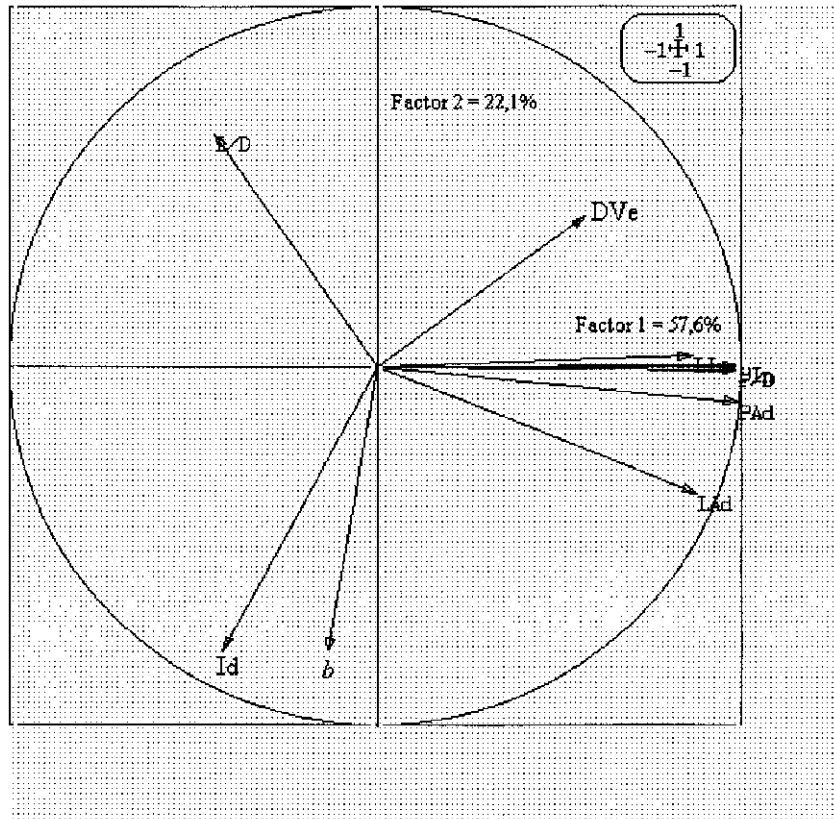
Dve = Distribución vertical media anual (cm)

El ACP extrajo tres factores con autovalores (“*eigenvalues*”) superiores a 1 y que explicaron el 92% de la variabilidad total (inercia) (tabla III.31).

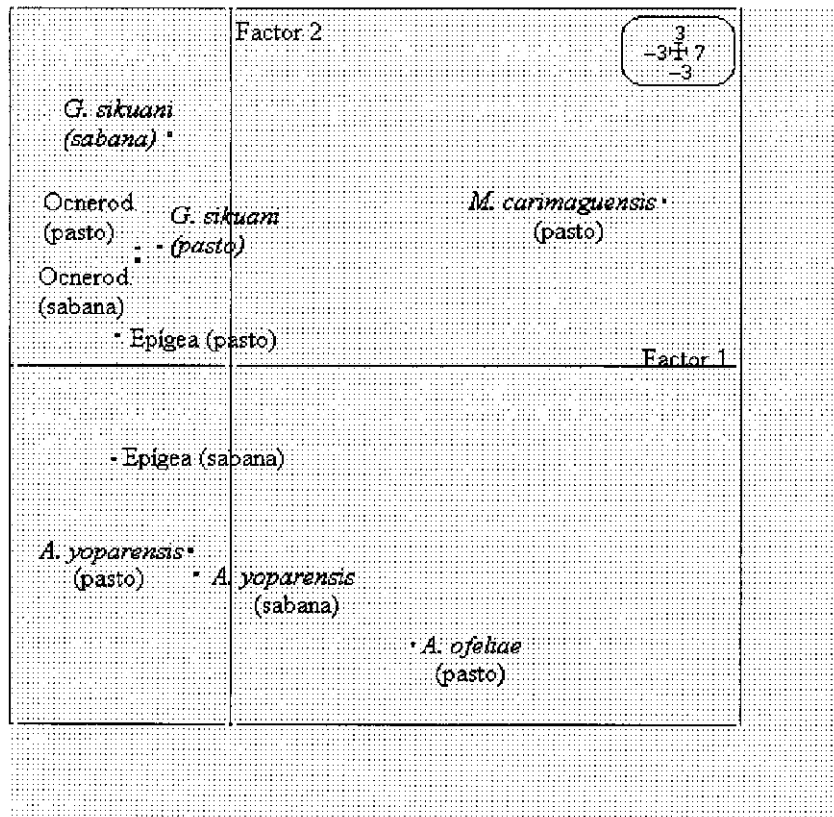
Tabla III.31. Factores extraídos del ACP realizado sobre la matriz de datos de la tabla III.30.

Factores	Autovalores	% inercia	% acumulado
1	5,18	57,6	57,6
2	1,98	22,1	79,7
3	1,10	12,3	92,0

El ACP mostró una relación multivariada entre el tamaño de la lombriz y la agregación (Figura III.77). Este tipo de relación ya fue observado por ROSSI y LAVELLE (1998). La ubicación de las especies estudiadas sobre los ejes factoriales 1 y 2 revela que el sistema de uso, sabana o pasto, no presenta un efecto importante, por lo que la distribución de estas especies puede ser explicada por variables biológicas.



a)



b)

Figura III.77. a) Mapa factorial del ACP realizado con las variables biométricas y espaciales; b) proyección de los objetos (especies) sobre los ejes factoriales 1 y 2.

El eje factorial 1 está definido por la distribución vertical y las variables biométricas, excepto la relación L/D. El eje factorial 2, por el contrario, está definido por la relación L/D en oposición a los índices de agregación empleados. Es decir, el eje 1 segrega las especies de mayor tamaño y que presentan una distribución vertical profunda (*M. carimaguensis*) con aquellas más pequeñas y que no se encuentran habitualmente en los estratos profundos del suelo. El eje 2, por otro lado, segrega las especies con mayor relación L/D (*G. sikuaní*) y que presentan índices de agregación próximos a 1 frente a las especies que están más agregadas y su relación L/D es menor (*A. yoparensis*).

ROSSI y LAVELLE (1998) encontraron que las especies más pequeñas fueron las más agregadas. En este trabajo las especies más agregadas no fueron las más pequeñas por lo que no se puede generalizar en este sentido. Es necesario el estudio de otras comunidades para determinar si estas relaciones son intrínsecas a la comunidad y, por lo tanto, específicas o, por el contrario, están definidas por factores externos.

Los índices de agregación empleados en este trabajo han constituido una herramienta muy valiosa para establecer el patrón espacial de las lombrices y su correlación con variables biológicas, como por ejemplo, el tamaño. Este tipo de análisis debería ser empleado en próximas clasificaciones de las categorías ecológicas de las lombrices, en especial si el índice *b* es específico de cada especie (TAYLOR *et al.*, 1988).

III.2.4.2.2. Mapas de densidad

En las figuras III.78 hasta la III.83 se representan gráficamente los datos obtenidos en el muestreo espacializado (ADE-4). Cada uno de los cuadrados representa una especie y su estado demográfico (adultos, jóvenes y capullos) dentro del área muestreada de 70x70 m (escala en el borde inferior). La especie que mejor apareció representada fue *G. sikuani* debido a la alta densidad poblacional que apareció en cada una de las fechas de muestreo. Todos los datos obtenidos en cada sistema y punto de muestreo en las diferentes fechas aparecen relacionados en el Anexo Tabla 10 (a-f).

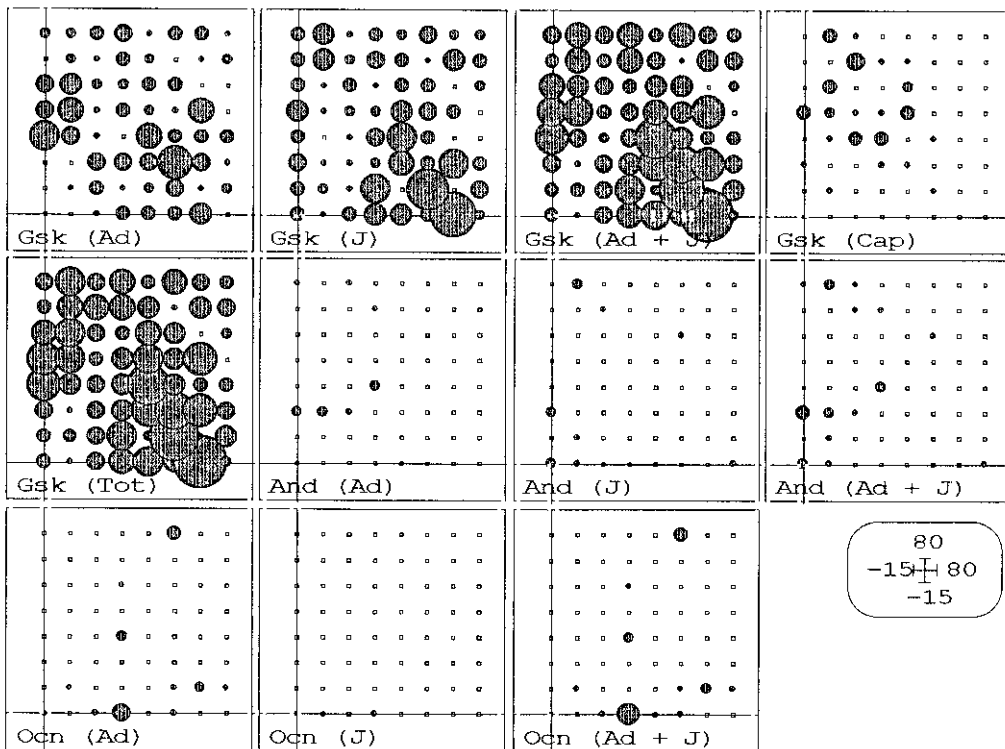


Figura III.78. Representación gráfica de la distribución horizontal de las lombrices de tierra en la sabana nativa (noviembre de 1993). De izquierda a derecha y de arriba a abajo: *G. sikuani* (adultos; juveniles; adultos y juveniles; capullos); *A. yoparensis* (adultos; juveniles; adultos y juveniles); *M. martiodrilii* (Ocn: adultos; juveniles; adultos y juveniles). El tamaño de los círculos es proporcional a la densidad de individuos ($N^{\circ} m^{-2}$).

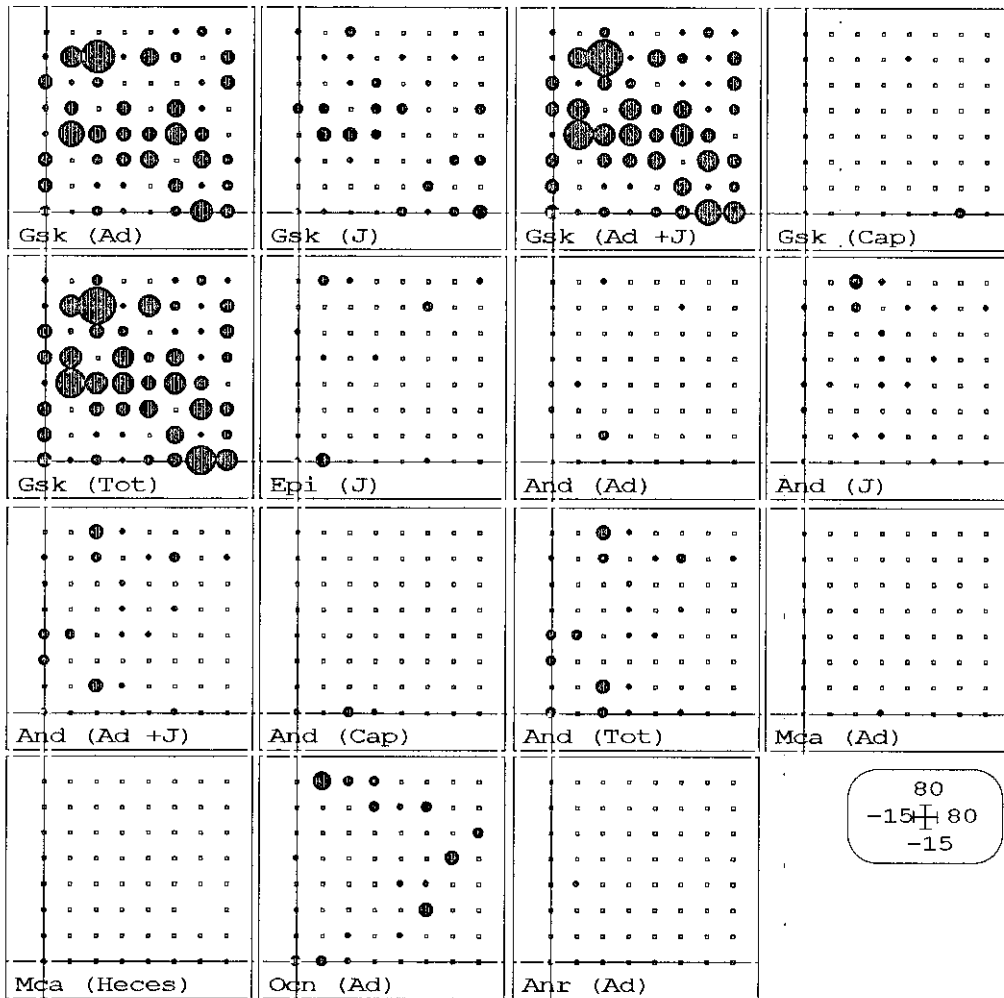


Figura III.79. Representación gráfica de la distribución horizontal de las lombrices de tierra en la sabana nativa (noviembre de 1994). De izquierda a derecha y de arriba a abajo: *G. sikuani* (adultos; juveniles; adultos y juveniles; capullos; adultos, juveniles y capullos), *A. ainawi* (Epi: juveniles), *A. yoparensis* (adultos; juveniles; adultos y juveniles; capullos; adultos, juveniles y capullos), *M. carimaguensis* (adultos; heces frescas), *M. martiodrili* (Ocn: adultos), *A. ofeliae* (adultos). El tamaño de los círculos es proporcional a la densidad de individuos ($N^{\circ} m^{-2}$).

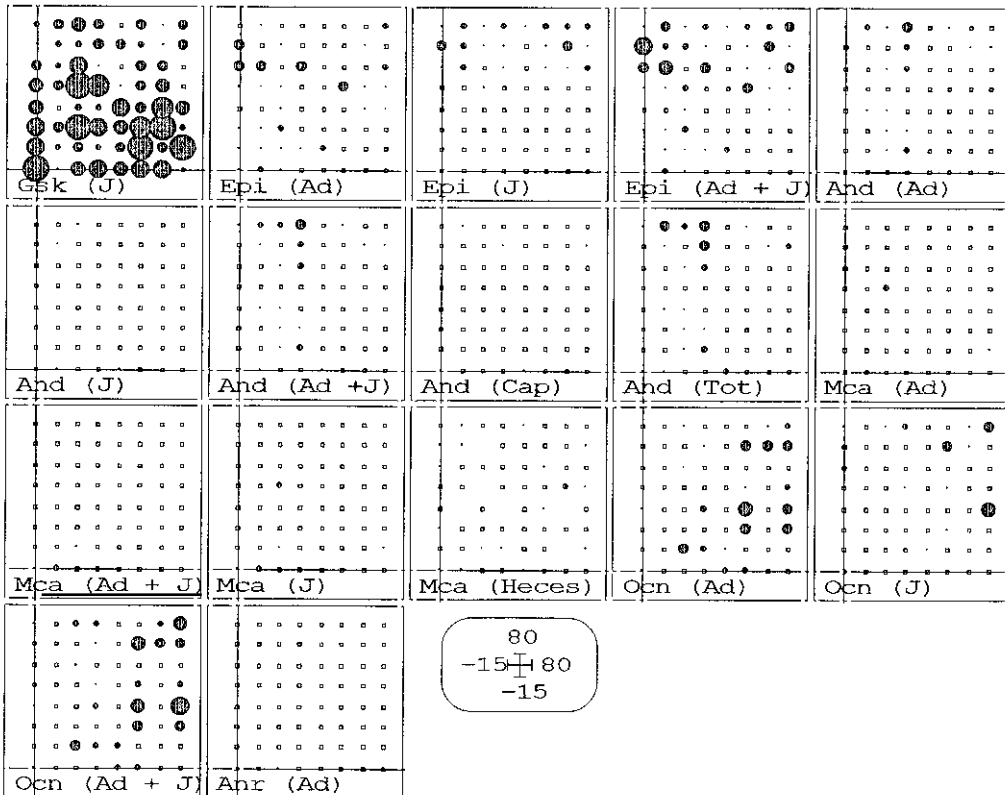


Figura III.80. Representación gráfica de la distribución horizontal de las lombrices de tierra en la sabana nativa (mayo de 1995). De izquierda a derecha y de arriba a abajo: *G. sikuanii* (juveniles), *A. ainawi* (Epi: adultos; juveniles; adultos y juveniles), *A. yoparensis* (adultos; juveniles; adultos y juveniles; capullos; adultos, juveniles y capullos), *M. carimaguensis* (adultos; juveniles; adultos y juveniles; heces frescas), *M. martiodrilii* (Ocn: adultos; juveniles; adultos y juveniles), *A. ofeliae* (adultos). El tamaño de los círculos es proporcional a la densidad de individuos ($N^{\circ} m^{-2}$).

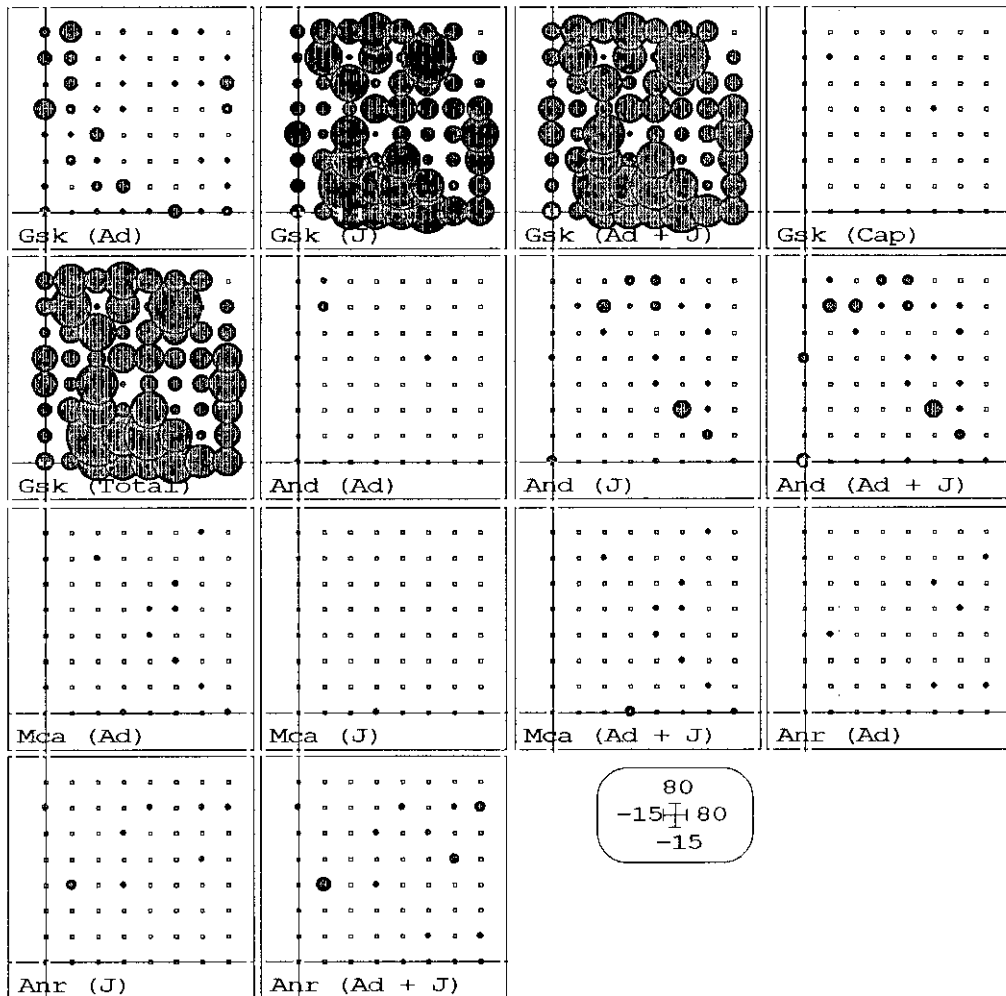


Figura III.81. Representación gráfica de la distribución horizontal de las lombrices de tierra en el pasto introducido (septiembre de 1993). De izquierda a derecha y de arriba a abajo: *G. sikuani* (adultos; juveniles; adultos y juveniles; capullos; adultos, juveniles y capullos), *A. yoparensis* (adultos; juveniles; adultos y juveniles), *M. carimaguensis* (adultos; juveniles; adultos y juveniles), *A. ofeliae* (adultos; juveniles; adultos y juveniles). El tamaño de los círculos es proporcional a la densidad de individuos ($N^{\circ} m^{-2}$).

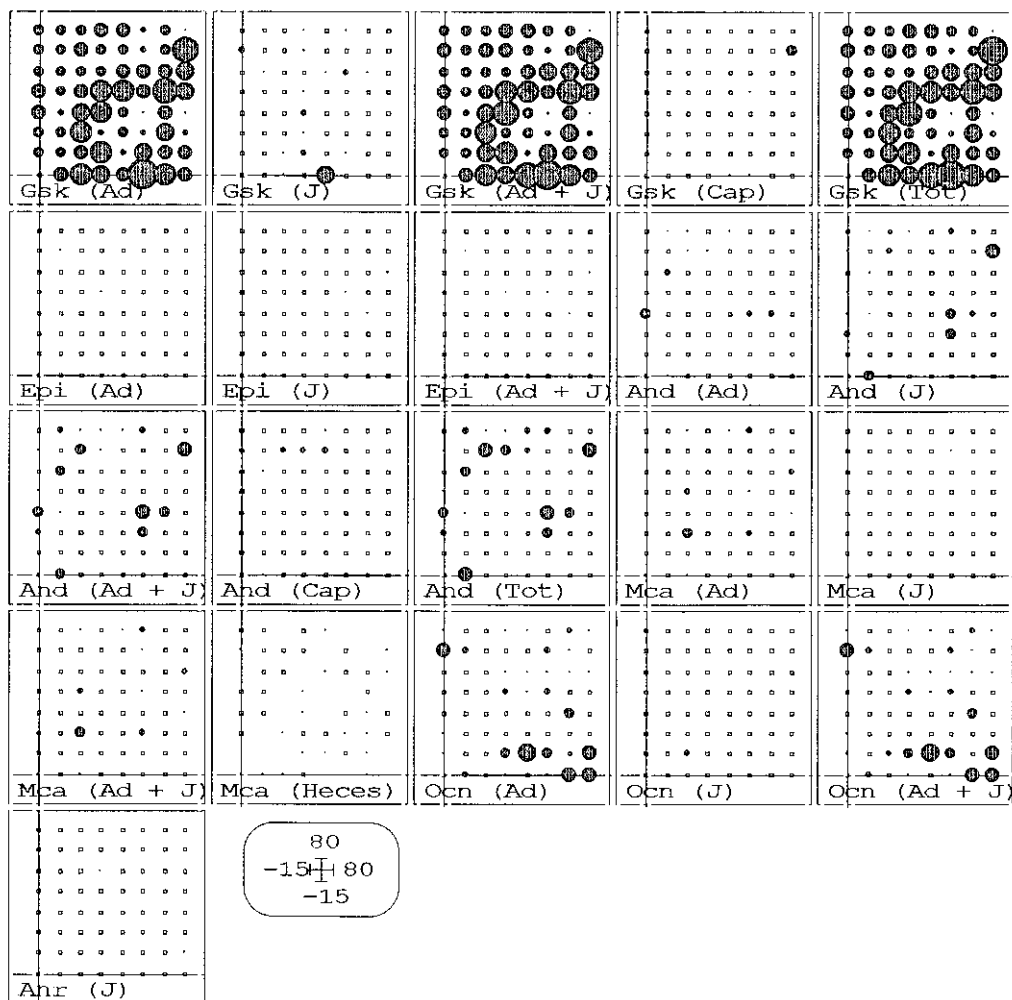


Figura III.82. Representación gráfica de la distribución horizontal de las lombrices de tierra en el pasto introducido (octubre de 1994). De izquierda a derecha y de arriba a abajo: *G. sikuani* (adultos; juveniles; adultos y juveniles; capullos; adultos, juveniles y capullos), *A. ainawi* (Epi: adultos; juveniles; adultos y juveniles), *A. yoparensis* (adultos; juveniles; adultos y juveniles; capullos; adultos, juveniles y capullos), *M. carimaguensis* (adultos; juveniles; adultos y juveniles; heces frescas), *M. martiodrili* (Ocn: adultos; juveniles; adultos y juveniles), *A. ofeliae* (juveniles). El tamaño de los círculos es proporcional a la densidad de individuos ($N^{\circ} m^{-2}$).

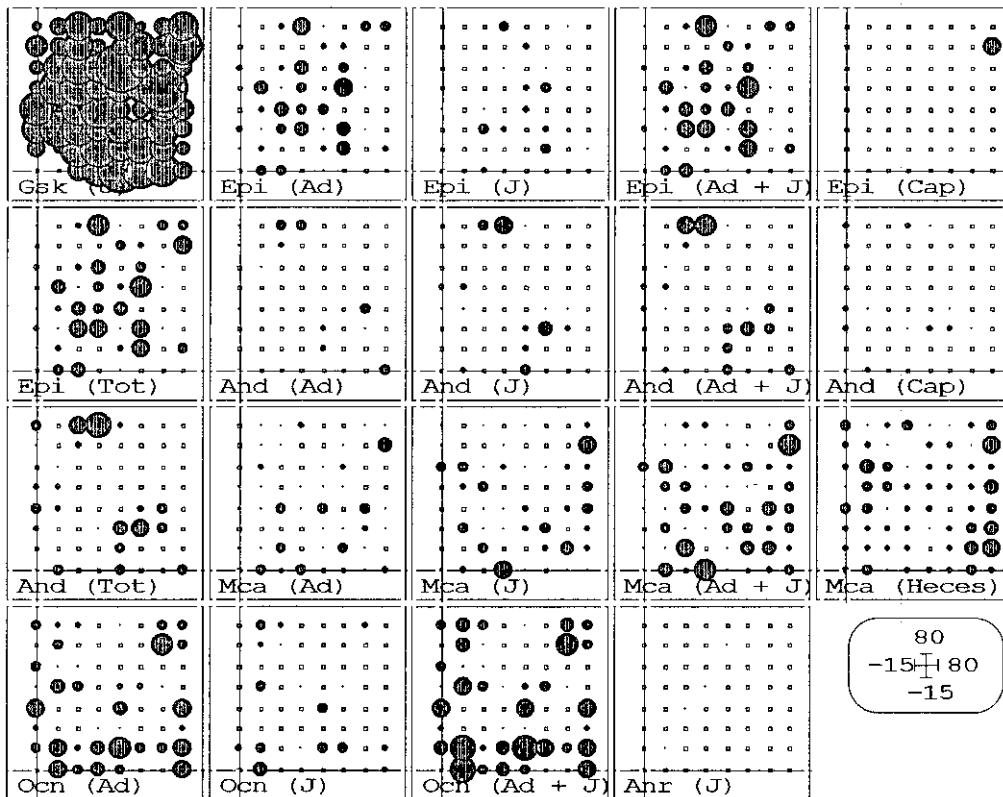


Figura III.83. Representación gráfica de la distribución horizontal de las lombrices de tierra en el pasto introducido (junio de 1995). De izquierda a derecha y de arriba a abajo: *G. sikuani* (juveniles), *A. ainavi* (Epi: adultos; juveniles; adultos y juveniles; capullos; adultos, juveniles y capullos), *A. yoparensis* (adultos; juveniles; adultos y juveniles; capullos; adultos, juveniles y capullos), *M. carimaguensis* (adultos; juveniles; adultos y juveniles; heces frescas), *M. martiodrilii* (Ocn: adultos; juveniles; adultos y juveniles), *A. ofeliae* (juveniles). El tamaño de los círculos es proporcional a la densidad de individuos ($N^{\circ} m^{-2}$).

Existen varias limitaciones en este tipo de muestreo:

1. Época: se ha comprobado que la densidad poblacional sufre fluctuaciones estacionales, de tal modo que en los muestreos realizados al final de la época lluviosa (años 1993 y 1994) se obtuvieron densidades bajas de algunas especies porque ya habían iniciado su periodo de inactividad.
2. Tamaño de las especies: El muestreo, que se realiza manualmente, tiene el inconveniente de no extraer todos los individuos de la muestra. Hay especies, por tanto, cuyas densidades están subestimadas, como por ejemplo *G. sikuani*, *Epigea*, *Ocnerodrilidae* y los capullos de *G. sikuani*.
3. Tamaño de la muestra: El tamaño empleado, 40x40x15 cm puede ser insuficiente en el caso de especies grandes de hábito anécico, como *M. carimaguensis*, que puede retraerse rápidamente en la galería que ocupa.

III.2.4.2.3. Variogramas

Los índices de dispersión y distribuciones de probabilidad no consideran la localización de la unidad muestral, por lo que no se obtiene ninguna información sobre la distribución espacial a escalas mayores del tamaño de dicha unidad muestral (ROSSI *et al.*, 1995). La geoestadística o Teoría de la Variable Regionalizada de Matheron (MATHERON, 1965; 1971) es una herramienta básica para describir cualquier estructura espacial de una variable en el suelo.

La función empleada para describir dicha distribución espacial es el semivariograma $\gamma(h)$, que nos indica si existe relación entre la semivarianza de cualquier variable distribuida espacialmente (regionalizada) y su separación en el espacio (WEBSTER y MCBRATNEY, 1989). El semivariograma, que es estimado a cada intervalo de distancia, es una medida de la autocorrelación espacial, es decir, expresa si la variable está espacialmente distribuida. Para una variable cualquiera, Z , la semiavarianza en dos puntos \mathbf{x} y $\mathbf{x} + \mathbf{h}$, separados por un intervalo \mathbf{h} , toma la expresión (WEBSTER y MCBRATNEY, 1989):

$$\gamma(h) = \frac{1}{2} E\left(\{Z(x) - Z(x+h)\}^2\right)$$

, en donde

$\gamma(h)$: semivarianza; la mitad del valor esperado del cuadrado de la diferencia entre los valores obtenidos en dos puntos separados una distancia h .

E : valor esperado

Los valores estimados de la semivarianza son ajustados a un modelo teórico. Existen dos tipos de modelos (WEBSTER, 1985; WEBSTER y OLIVER, 1990) (Figura III.84):

- a) limitados: aquellos que muestran un límite superior de la varianza (“*sill*”). Modelos logarítmico, esférico y Gaussiano (sigmoideo).

- b) Ilimitados: aquellos en los que la varianza parece crecer sin límite. Modelo lineal.

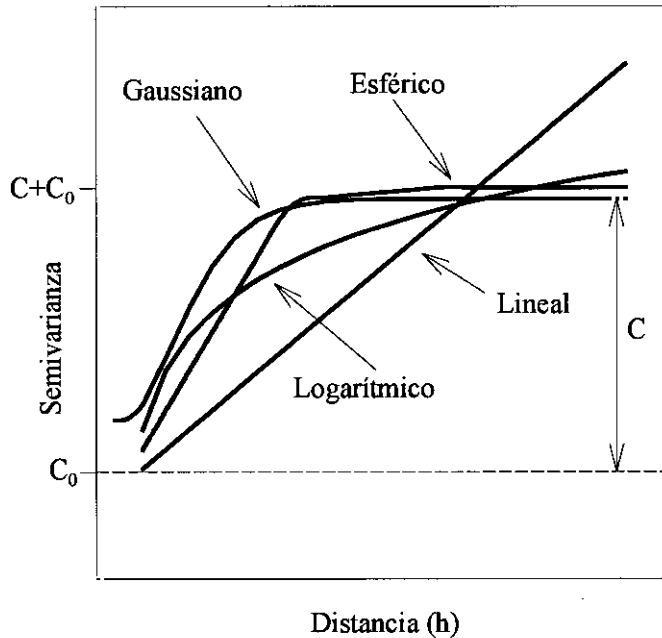


Figura III.84. Modelos de variogramas comúnmente empleados para describir el patrón espacial de cualquier variable. C_0 = varianza “nugget”; C = varianza espacial.

La varianza “nugget” (C_0) es la suma de dos fuentes de variación:

- Error de la medida (factor humano).
- Variaciones dentro del intervalo de distancia.

La varianza espacial (C) es la parte de la varianza que puede ser atribuida a la autocorrelación espacial.

La semivarianza incrementa hasta un límite para un cierto valor de h llamado rango. Es decir, el rango es la distancia a partir de la cual los datos no están autocorrelacionados.

Cuando no hay un modelo que se ajuste a la semivarianza obtenida se dice que hay un efecto “nugget”, indicando que no hay autocorrelación entre los valores

obtenidos y, por tanto, que la distribución espacial de la variable considerada es uniforme en toda el área muestreada (Figure III.85). El efecto “nugget” corresponde a las variaciones locales que ocurren a escalas menores del intervalo de muestreo. En este caso, C está muy próximo a cero y C_0 es muy similar a la semivarianza (CAMPBELL, 1978).

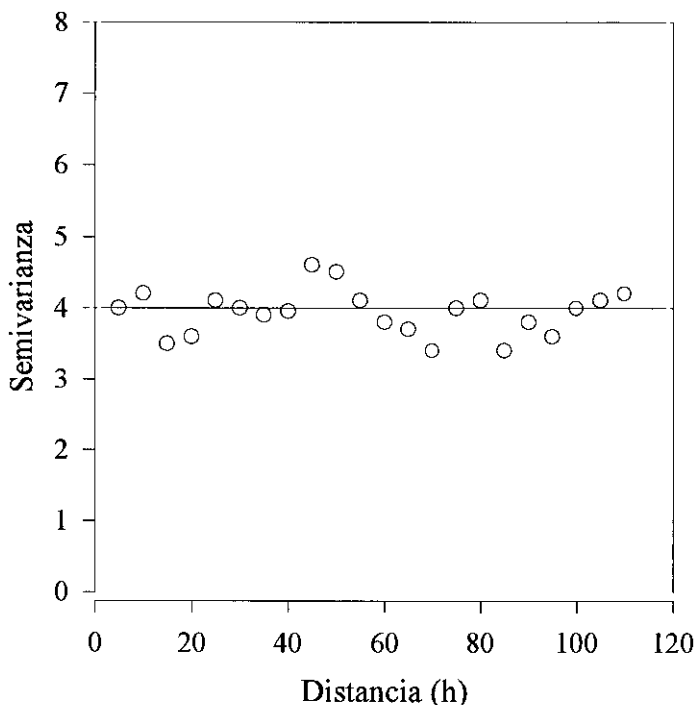


Figura III.85. Variograma hipotético obtenido en el que se muestra la ausencia de estructura espacial (100% varianza “nugget”).

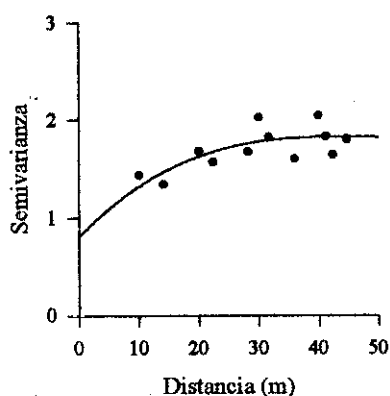
El procedimiento para ajustar el modelo es un punto crítico en la geoestadística. Generalmente, el procedimiento más empleado es el de las diferencias mínimas cuadráticas (ROSSI, 1995), aunque algunos prefieren ajustar el modelo “a ojo” (Dr. David Marx, com. pers.)

Se han representado gráficamente aquellos semivariogramas que se ajustaron a cualquiera de los modelos.

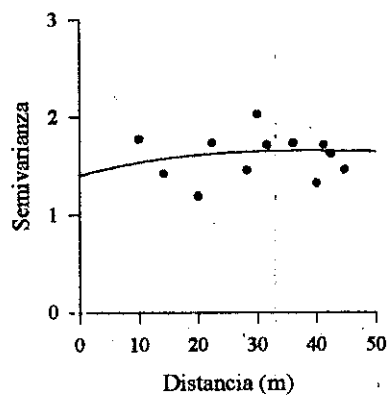
a) Sabana nativa

- Noviembre de 1993

En esta fecha, final de la época lluviosa, sólo *G. sikuani* presentó estructura espacial reflejada en el variograma. Los adultos y jóvenes se ajustaron al modelo esférico, con un rango de 37,2 y 29,8 m, respectivamente (Figura III.86).



a)

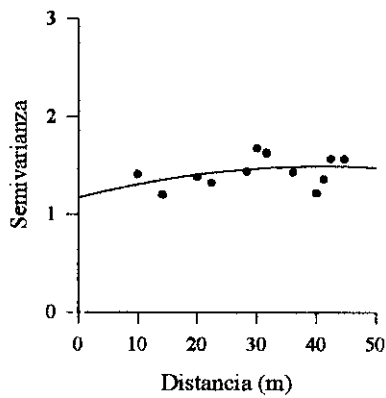


b)

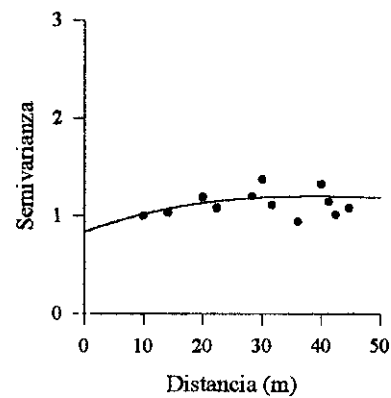
Figura III.86. Variogramas obtenidos en los adultos (a; rango = 37,2 m) y jóvenes (b; rango = 29,8 m) de *G. sikuani*.

- Noviembre de 1994

En esta fecha, final de la época lluviosa, solamente los jóvenes de *G. sikuani* y los adultos de *M. martiodrillii* presentaron estructura espacial reflejada en el variograma. El rango obtenido (modelo esférico) fue de 36,2 m y 30,9 m, respectivamente (Figura III.87).



a)

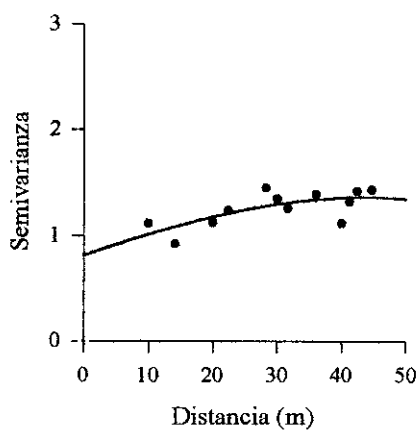


b)

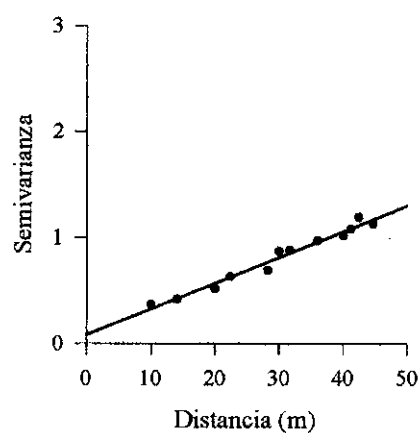
Figura III.87. Variogramas obtenidos en los jóvenes de *G. sikuani* (a; rango = 36,2 m) y adultos de *M. martiodrilii* (b; rango = 30,9 m).

- Mayo de 1995

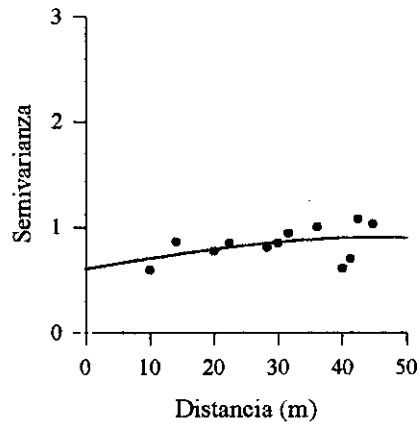
En esta fecha, inicio de la época lluviosa, hubo dos especies que se ajustaron a un patrón espacial: *A. ainawi* y *A. yoparensis*. Los adultos de *A. ainawi* a un modelo esférico de rango 41,2 m y los jóvenes a un modelo lineal. Los adultos de *A. yoparensis* presentaron un modelo esférico, con un rango de 44,7 m (Figura III.88).



a)



b)



c) Adultos *A. yoparensis* (rango = 44,7 m.)

Figura III.88. Variogramas obtenidos en los adultos (a; rango = 41,2 m), jóvenes (b) de *A. ainawi* y adultos de *A. yoparensis* (c; rango = 44,7 m).

b) Pasto introducido

- Septiembre de 1993

En esta fecha, final de la época lluviosa, sólo los adultos de *G. sikuani* presentaron estructura espacial reflejada en el variograma, ajustándose a un modelo lineal (Figura III.89).

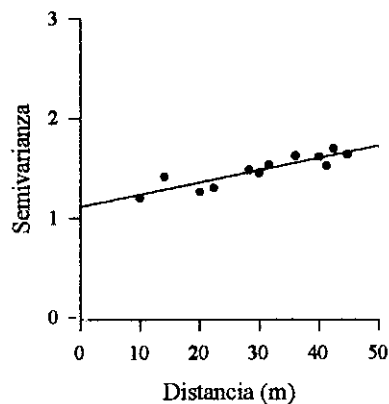
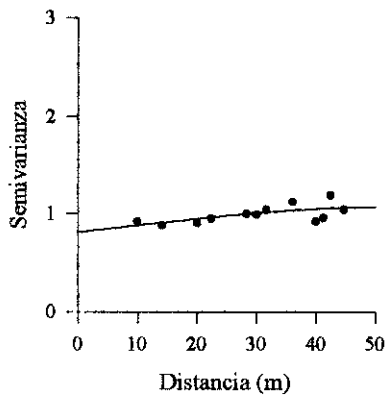


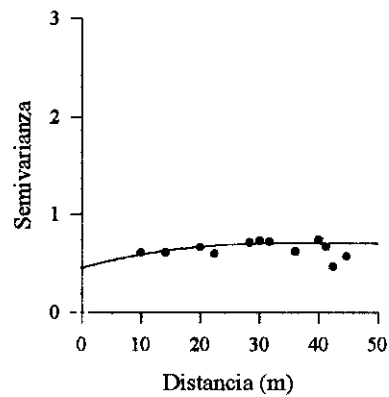
Figura III.89. Variograma obtenidos en los adultos de *G. sikuani*.

- Octubre de 1994

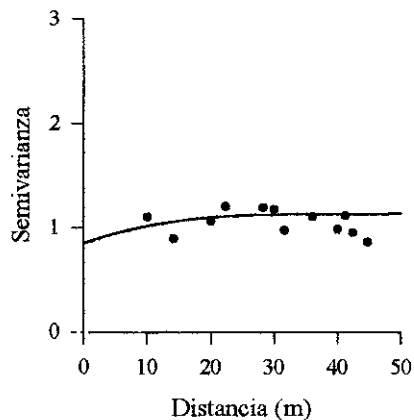
En esta fecha, final de la época lluviosa, dos especies mostraron estructura espacial: *G. sikuani* y *A. yoparensis*. Los jóvenes de *G. sikuani* presentaron un modelo esférico, con un rango de 57,4 m; los adultos y jóvenes de *A. yoparensis*, que también se ajustaron a un modelo esférico, presentaron un rango de 28,7 y 27,1 m, respectivamente (Figura III.90).



a)



b)

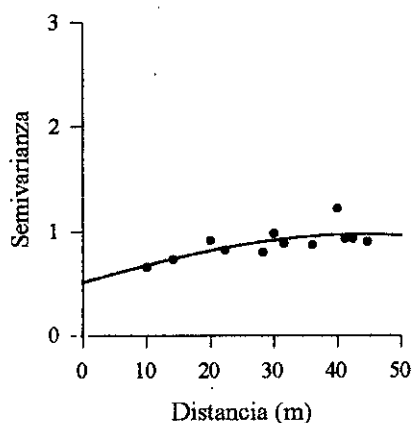


c)

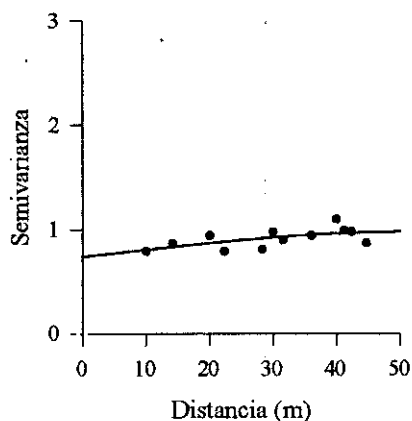
Figura III.90. Variogramas obtenidos en los jóvenes (a; rango = 57,4 m) de *G. sikuani*, adultos (b; rango = 28,7 m) y jóvenes (c; rango = 27,1) de *A. yoparensis*.

- Junio de 1995

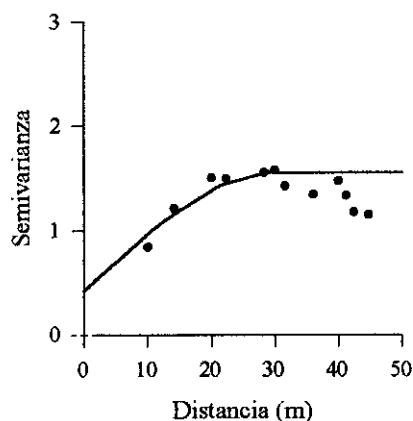
En esta fecha, mitad de la época lluviosa, cuatro especies mostraron estructura espacial: *G. sikuani*, *A. yoparensis*, *M. carimaguensis* y *M. martiodrilii*. Los jóvenes de *G. sikuani* presentaron un modelo esférico, con un rango de 41,8 m. Los adultos, jóvenes y capullos de *A. yoparensis*, que también se ajustaron a un modelo esférico, presentaron rangos de 54,5, 30,3 y 32,1 m, respectivamente. Las heces frescas de *M. carimaguensis* también se ajustaron a un modelo esférico, con un rango de 48,9 m. Finalmente, los adultos de *M. martiodrilii* presentaron un modelo esférico con un rango de 30,8 m (Figura III.91).



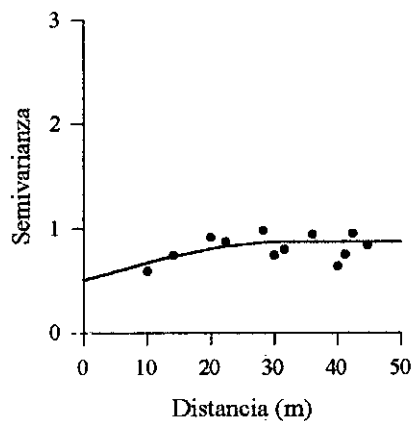
a)



b)



c)



d)

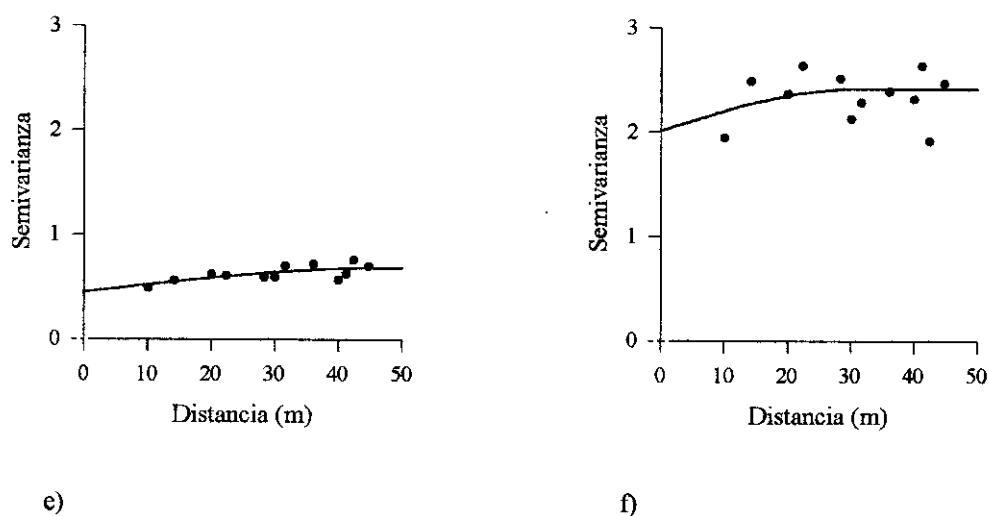


Figura III.91. Variogramas obtenidos en los jóvenes de *G. sikuani* (a; rango = 41,8 m.), adultos (b; rango = 54,5 m), jóvenes (c; rango = 30,3 m), capullos (d; rango = 32,1 m.) de *A. yoparensis*, heces frescas de *M. carimaguensis* (e; rango = 48,9 m) y adultos de *M. martiodrillii* (f; rango = 30,8 m).

El análisis realizado muestra que algunas especies se agruparon en parches con un tamaño medio de 30-40 m. En algunos casos, el tamaño es mayor (algunas fechas de *G. sikuani*) debido a que la especie se distribuyó en toda el área muestreada.

En otras especies no se ha obtenido un patrón espacial claro, confirmado por la ausencia de un modelo determinado por el variograma. La razón, explicada anteriormente, es que la estructura espacial está definida a una escala menor que la distancia entre las muestras.

III.2.4.2.4. Representación gráfica de la distribución horizontal

Con el fin de observar más claramente el patrón de distribución espacial de las especies se han realizado algunos mapas de contorno para visualizar la dinámica espacial.

1. Pasto introducido

En septiembre de 1993 la población de *G. sikuani* se hallaba compuesta casi en su totalidad de individuos inmaduros y subadultos (incluidos en la categoría inicial de jóvenes). Los adultos aparecieron principalmente en el extremo inferior derecho mientras que los jóvenes presentaron dos parches principales, uno en el lado izquierdo del sistema, en un parche de unos 60 m, detectado por el variograma y otro más pequeño en el lado superior derecho (Figura III.92).

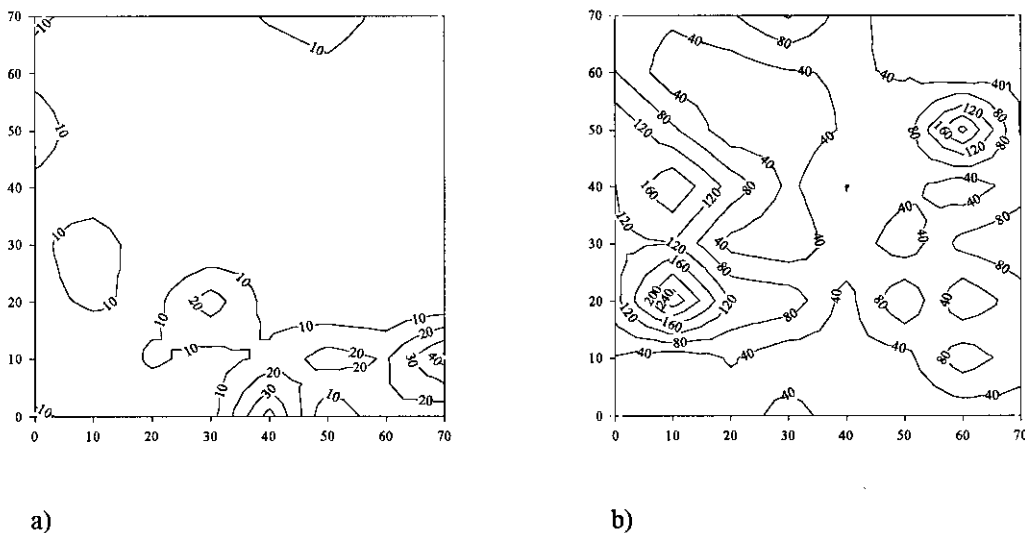
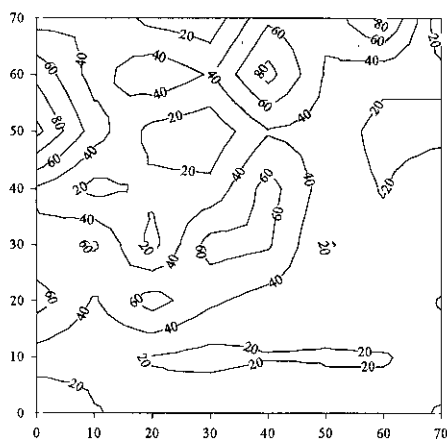


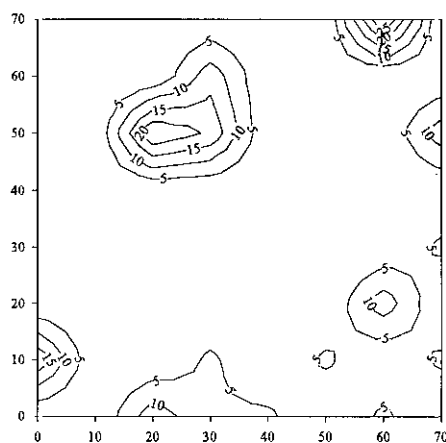
Figura III.92. Mapas de contorno de los adultos (a) y jóvenes (b) de *G. sikuani* obtenidos en septiembre de 1993 en el pasto introducido.

En octubre de 1994, *G. sikuani* estaba conformada casi en su totalidad por adultos, que ocuparon la parte superior izquierda del sistema, aunque algo más centrado que en el año anterior (Figura III.93). Este parche podría provenir del parche de jóvenes del año anterior. Los adultos de *A. yoparensis* se encontraron en un parche de unos 30 m (estructura detectada por el variograma) situado en el cuadrante superior izquierdo, en una zona donde la densidad de *G. sikuani* no fue tan alta. La oposición entre parches de

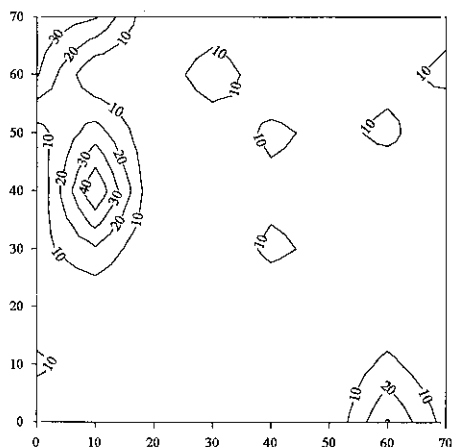
poblaciones de diferentes especies podría reflejar, en principio, la competencia interespecífica. Otros parches más pequeños de *A. yoparensis* se encontraron en los bordes del sistema. Los adultos de *M. martiodrili* se encontraron en el lado superior izquierdo del sistema en un parche cuyo tamaño no detectó el variograma.



a)



b)

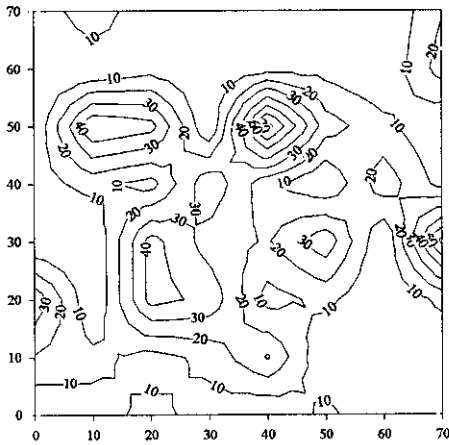


c)

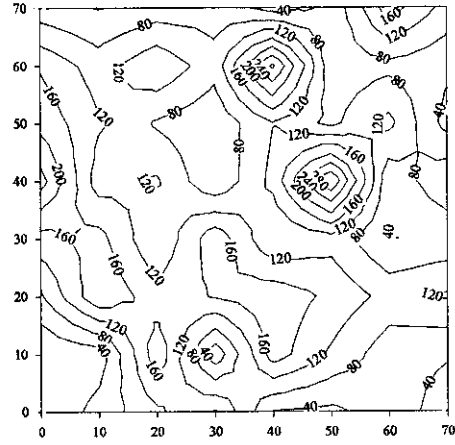
Figura III.93. Mapas de contorno de los adultos de *G. sikvani* (a), de *A. yoparensis* (b) y de *M. martiodrili* obtenidos en octubre de 1994 en el pasto introducido.

En junio de 1995, mitad de la época lluviosa, se detectó un mayor número de especies y categorías demográficas en los mapas de contorno, pues las poblaciones fueron más abundantes en esta época (Figura III.94). Los adultos de *A. ainawi* parecen

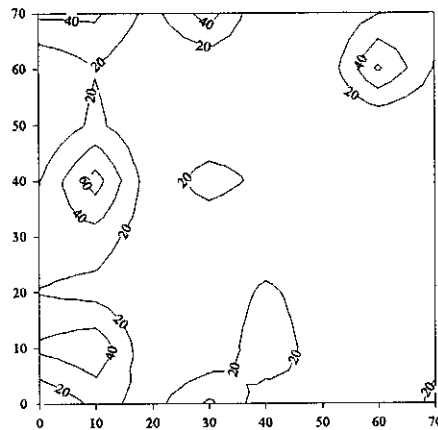
mostrar un parche localizado en el centro del sistema y con las mayores densidades en el lado superior. *G. sikuani*, que en esta fecha estaba compuesta exclusivamente por inmaduros, presentó densidades muy altas en un gran parche que ocupaba la zona izquierda y desplazada hacia el centro; además, hubo dos parches de alta densidad, entre 160 y 240 individuos m^{-2} , que se localizaron en el lado superior derecho. Al igual que en el año precedente, aparece una zona en el lado izquierdo donde no se encontraron individuos de *G. sikuani*, siendo quizás la zona donde *A. yoparensis* se encontraría. Los adultos de *M. martiodrilii* volvieron a aparecer en el borde inferior del sistema y en el lado izquierdo, con unos parches cuyo tamaño fue de unos 30 m (variograma).



a)



b)



c)

Figura III.94. Mapas de contorno de los adultos de *A. ainawi* (a), inmaduros de *G. sikuani* (b) y adultos de *M. martiodrilii* (c) obtenidos en junio de 1995 en el pasto introducido.

Los mapas de contorno también visualizaron la distribución horizontal de *M. carimaguensis* (Figura III.95) a pesar de que el muestreo no es muy favorable para obtener esta especie. Los jóvenes ocuparon la mayor parte de la franja superior del sistema, detectado por el variograma con una dimensión de unos 50 m, junto a un parche en el borde inferior y otro en el lado izquierdo. La representación de la distribución espacial de las heces frescas, signo de actividad, también refleja este patrón. Esto ocurre porque en la fecha que se realizó el muestreo la mayoría de los jóvenes se encuentran en los primeros estratos del suelo antes de iniciar la diapausa en el mes de julio. También hay adultos pero no fueron reflejados ni en el variograma ni en el mapa de contorno.

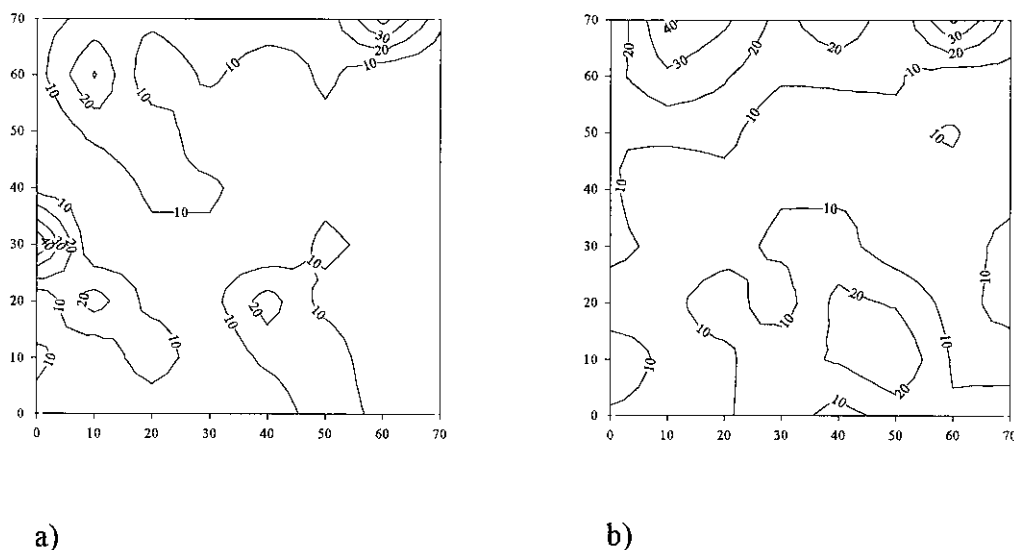


Figura III.95. Mapas de contorno de los jóvenes (a) y heces frescas (b) de *M. carimaguensis* obtenidos en junio de 1995 en el pasto introducido.

2. Sabana nativa

En noviembre de 1993 los mapas de contorno obtenidos fueron los de los adultos, jóvenes y capullos de *G. sikuani* (Figura III.96). Los adultos se ubicaron en el cuadrante superior izquierdo y en el lado inferior, en dos parches de unos 40 m que el variograma detectó. Los jóvenes, que fueron muy abundantes, se encontraron también en el cuadrante superior izquierdo. Los capullos ocuparon una ubicación inversa a la presentada por los adultos, en el cuadrante inferior derecho.

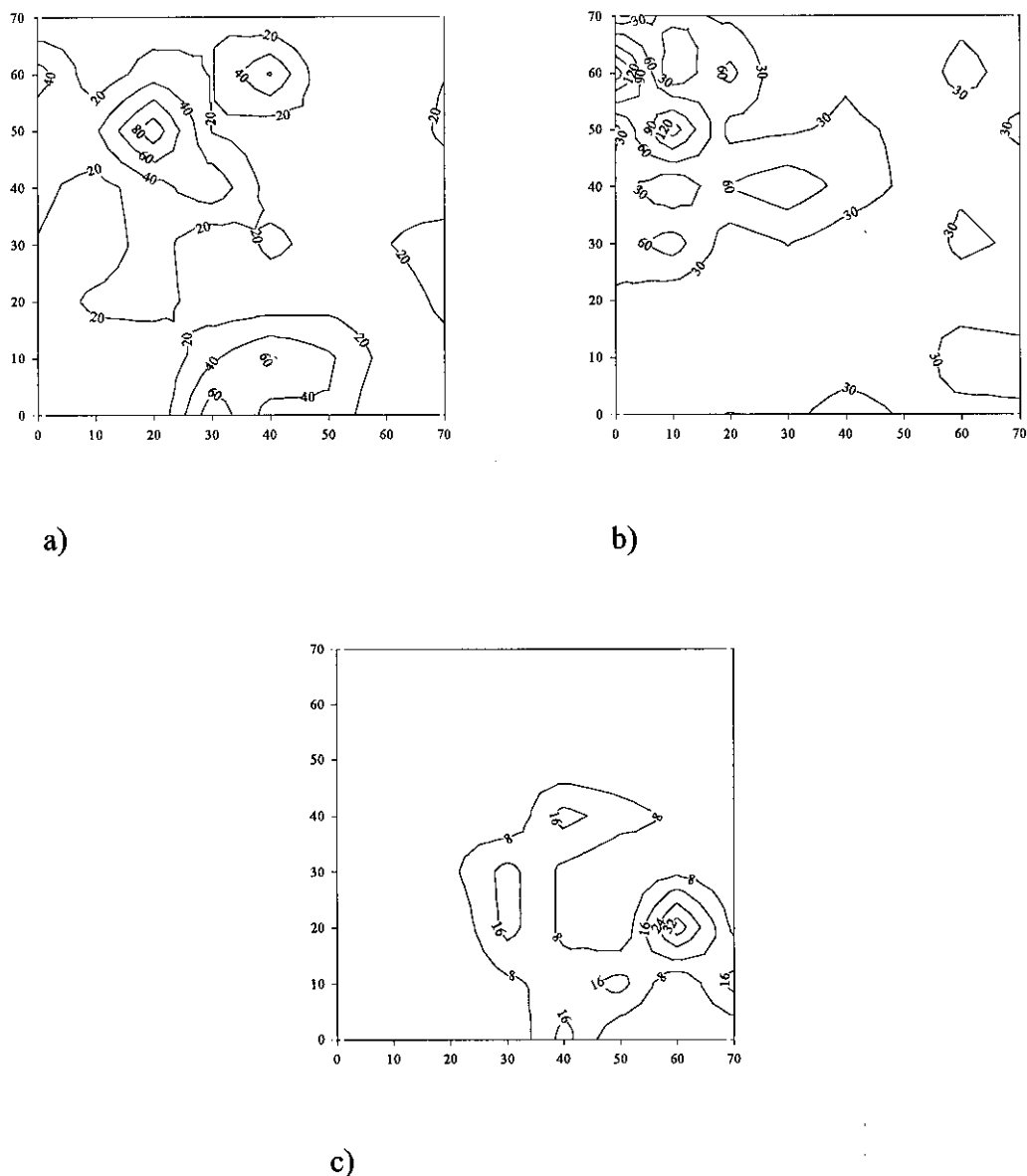


Figura III.96. Mapas de contorno de los adultos (a), jóvenes (b) y capullos (c) de *G. sikuani* obtenidos en noviembre de 1993 en la sabana nativa.

En noviembre de 1994 la densidad obtenida de *G. sikuani* fue muy baja y, en otras especies no fue posible detectar un patrón espacial claro (Figura III.97). En el caso de los adultos de *G. sikuani*, aparecieron tres parches, uno situado en el lado superior izquierdo, una franja de unos 10 m de ancho y otro, al más abundante, situado en el lado inferior derecho, que podría derivar del parche de capullos encontrados el año anterior. La franja central quizás surgió a partir de la migración de los individuos situados en el parche izquierdo así como del parche inferior encontrados el año precedente. Los jóvenes de esta especie, poco abundantes en esta fecha, se ubicaron al igual que el año

anterior, en el lado superior izquierdo y en el inferior derecho. Por último, los adultos de *M. martiodrilii*, muy escasos, presentaron un parche en el lado inferior derecho junto a otros parches dispersos de menor densidad situados en el lado superior del sistema.

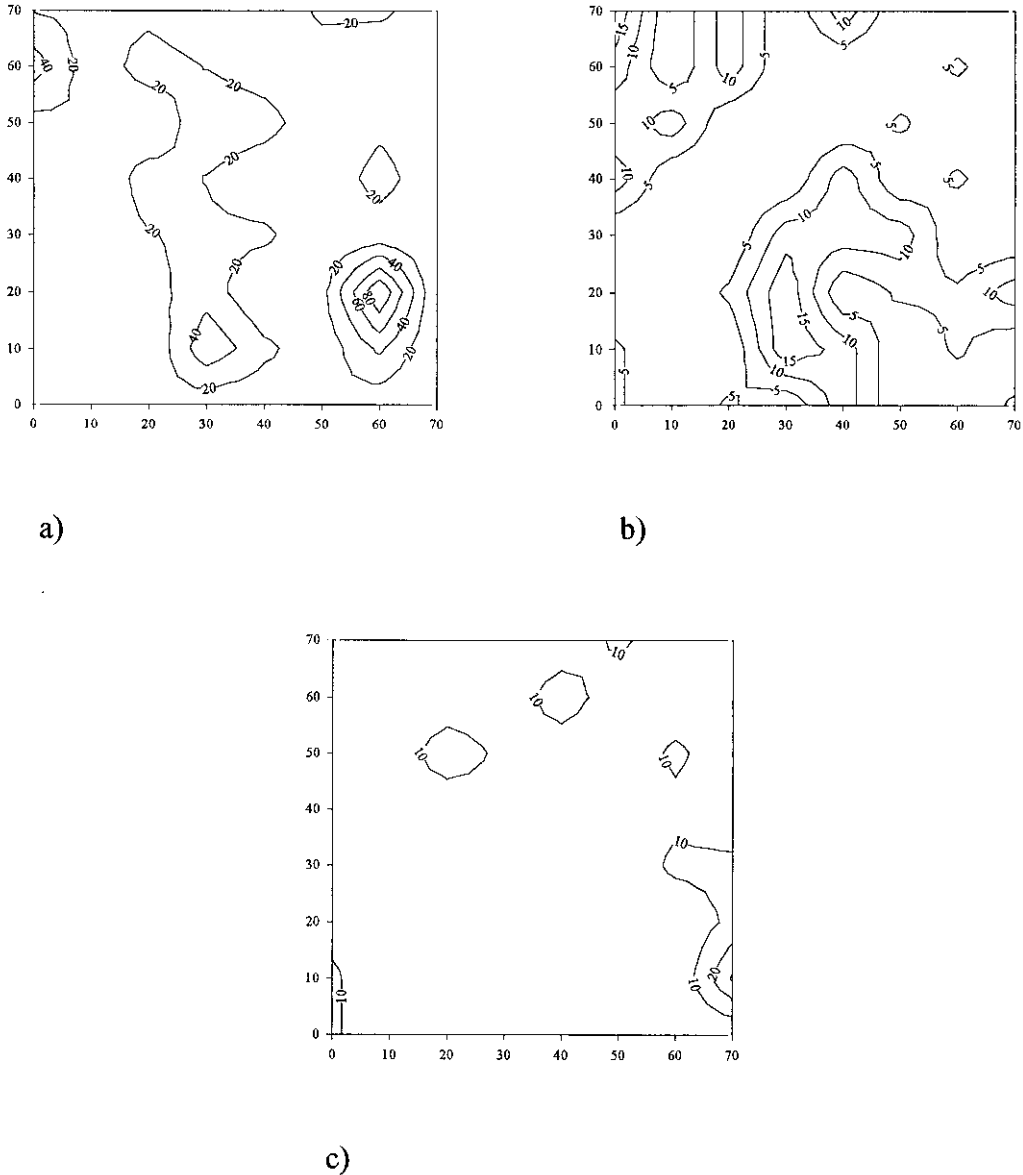
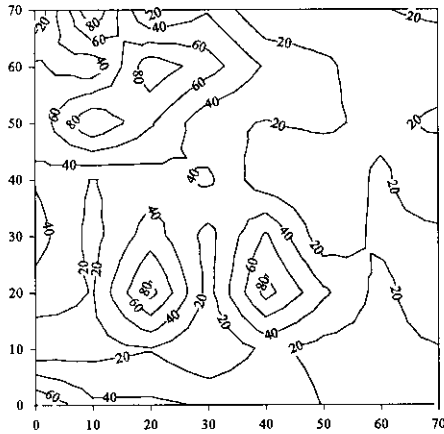


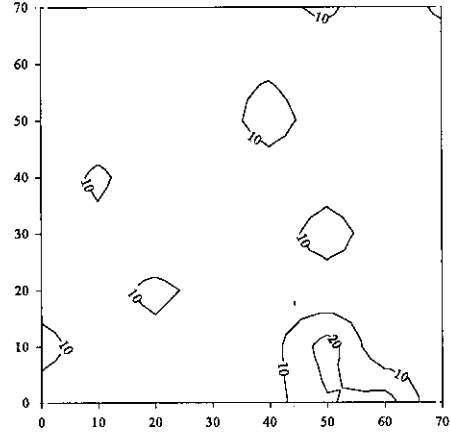
Figura III.97. Mapas de contorno de los adultos (a), jóvenes (b) de *G. sikuani* y los adultos de *M. martiodrilii* (c) obtenidos en noviembre de 1994 en la sabana nativa.

En la última fecha de muestreo, mayo de 1995, se obtuvo representación gráfica en tres especies. *G. sikuani*, que estaba formada exclusivamente por inmaduros, se encontró agregada en tres parches principales, dos centrales inferiores y otro situado en el lado superior izquierdo. En *A. ainawi*, los adultos se encontraron principalmente en un parche situado en el lado inferior derecho junto a otros parches más dispersos y de

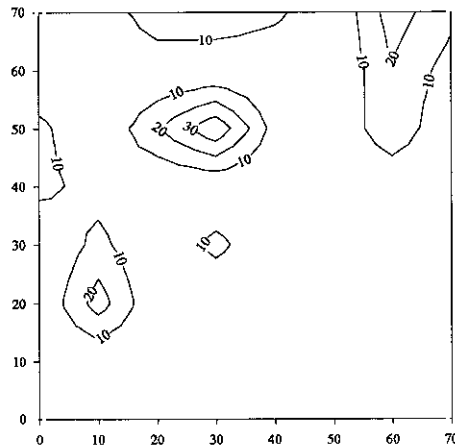
menor densidad. Los adultos de *M. martiodrilii* presentaron un patrón completamente distinto al aparecido el año anterior. Hubo un parche situado en el centro del sistema, algo desplazado hacia arriba y otros parches encontrados en algunos de los bordes del área estudiada.



a)



b)



c)

Figura III.98. Mapas de contorno de los inmaduros de *G. sikuani* (a), adultos de *A. ainawi* (b) y adultos de *M. martiodrilii* (c) obtenidos en mayo de 1995 en la sabana nativa.

Tanto en la sabana como en el pasto, las poblaciones se encuentran distribuidas en parches de tamaño variable que varía de unas fechas a otras. En algunos casos hay una distribución inversa de las poblaciones, es decir, parches opuestos entre especies e, incluso, entre categorías demográficas de la misma especie.

La distribución de las poblaciones es el resultado de un equilibrio entre dos factores que siempre están presentes en los individuos. El primero es la repulsión entre individuos, para maximizar los recursos que explotan y el segundo es la atracción, que sería la explotación máxima de los recursos disponibles y por tanto se agregarían en dichas zonas (TAYLOR y TAYLOR, 1977). En este estudio se desconoce si la distribución espacial observada corresponde a patrones internos o externos de las especies. ROSSI *et al.* (1997) observaron que la distribución espacial de *Polypheretima elongata* (Megascolecidae) en pastos de la isla de Martinica no era el resultado de una agregación debida a las variables físico-químicas analizadas, explicando dicha distribución como un proceso interno en la población.

El tamaño de los parches obtenidos en este estudio coincide con el tamaño obtenido por ROSSI *et al.* (1997) en la especie anteriormente mencionada de Martinica y ROSSI y LAVELLE (1998) con especies de las sabanas de Lamto (Costa de Marfil). Además, los límites de la distribución están dentro de la escala a la que se manifiesta la variabilidad espacial de la macrofauna del suelo, por debajo de los 100 m (ROBERTSON, 1994).

Con el fin de establecer, si existiera, un patrón común en la distribución horizontal de las poblaciones se realizó un análisis multifactorial para establecer la dinámica temporal de dicha distribución.

III.2.4.2.5. Análisis factorial de la variabilidad espacio-temporal. Análisis Triádico Parcial o técnica STATIS

El Análisis Triádico Parcial (CHESSEL y THIOULOUSE, 1987; KROONENBERG, 1989) es un tipo de análisis factorial realizado sobre múltiples tablas, que fue desarrollado por la escuela francesa en los años 70 (ESCOUFIER, 1973), aunque poco utilizado desde entonces. También se conoce con el nombre de STATIS ("*Structuration des Tableaux à Trois Indices de la Statistique*"; L'HERMIER DES PLANTES, 1976). Los distintos métodos empleados para realizar este análisis pueden consultarse en los trabajos de KROONENBERG (1987), LAVIT (1988) y KIERS (1991).

En definitiva, es un análisis de componentes principales realizado sobre tablas de tres entradas (tridimensional):

N observaciones de p variables realizadas en T periodos

El objetivo es definir la estructura común de varias tablas que comparten las mismas filas (individuos) y columnas (variables). Consiste en la aplicación de un ACP a varias matrices temporales con el fin de lograr una mayor síntesis de los resultados: variables y observaciones referidas a los mismos ejes y, por tanto, a una mejor interpretación de la evolución temporal de las variables (JÚDEZ, 1989). Podrían realizarse T análisis ACP, uno para cada periodo, pero los ejes factoriales extraídos en cada matriz podrían ser diferentes en cada uno de ellos.

STATIS es una técnica alternativa a la que resultaría de aplicar ACP a varias matrices temporales; presenta la ventaja de toda técnica que contempla el conjunto de los periodos sobre las técnicas que no permiten más que un estudio estático comparado, dejando desapercibidas las evoluciones temporales que no están asociadas a una tendencia regular (JÚDEZ, 1989).

El método se compone de tres pasos (CHESSEL y THIOULOUSE, 1987; KROONENBERG, 1989; ROSSI, en prensa):

a) **Interestructura:** Las T tablas $N \times p$ se convierten en una sola, sobre la cual se realiza un análisis de componentes principales (ACP) no centrado. El objetivo es describir una estructura común de las T tablas. Los datos son normalizados (por columnas) ya que la inercia, o variabilidad explicada por cada uno de los ejes extraídos, podría ser diferente de una fecha a otra.

b) **Compromiso:** El análisis anterior define la matriz-compromiso (JÚDEZ, 1989), que es un resumen de la situación en cada fecha. Esta matriz, ficticia, surge a partir de las coordenadas de las $T \times p$ filas sobre el primer factor extraído en el análisis anterior. Las variables de la matriz compromiso maximizan la correlación entre las correspondientes variables de cada fecha (THIOULOUSE y CHESSEL, 1987). Sobre esta tabla se realiza otro ACP, en donde se obtienen los ejes factoriales del compromiso (compromiso 1, 2, etc.) que expresan la estructura común en las diferentes fechas. La estructura del compromiso es aquella que está inducida por la variabilidad del medio (CHESSEL *et al.*, 1997).

c) **Intraestructura:** El último paso consiste en la representación gráfica de las variables y de los puntos de muestreo sobre los componentes principales extraídos de la matriz compromiso (THIOULOUSE y CHESSEL, 1987).

En este estudio los datos han sido tratados como una serie cronológica de matrices del tipo: puntos de muestreo por variables; una matriz por cada uno de los meses de muestreo. El modelo empleado para realizar el análisis es el descrito en JAFFRENOU (1978; Capítulo IV). Ya que las matrices empleadas son del tipo variables x puntos de muestreo, una por cada fecha, el análisis se centra en el estudio de la estructura de las diferentes variables y su variabilidad temporal, es decir, en la estabilidad (CHESSEL y THIOULOUSE, 1987).

Pasto introducido

Primero se muestran los datos correspondientes al pasto por ser más clara y fácil la interpretación.

En la tabla III.32 se indica la estadística descriptiva de las tres matrices temporales analizadas.

Tabla III.32. Media poblacional (N° individuos m⁻²) y desviación estándar de cada una de las especies obtenidas en el conjunto de los 64 puntos de muestreo.

Especies	Septiembre 1993	Octubre 1994	Junio 1995
<i>A. yoparensis</i>	3,5 ± 6,1	4,4 ± 8,7	6,2 ± 13,0
<i>A. ofeliae</i>	1,4 ± 3,5	0,2 ± 1,1	0,4 ± 1,5
<i>A. ainawi</i>	0	0,5 ± 1,6	13,5 ± 17,3
<i>G. sikuani</i>	66,6 ± 55,5	36,9 ± 23,5	102,5 ± 68,4
<i>M. carimaguensis</i>	1,0 ± 2,5	1,9 ± 4,6	14,5 ± 14,9
<i>M. martiodrilii</i>	0	6,6 ± 10,6	18,8 ± 23,5

Y el análisis de la interestructura de las 3 tablas se representa gráficamente en la figura III.99:

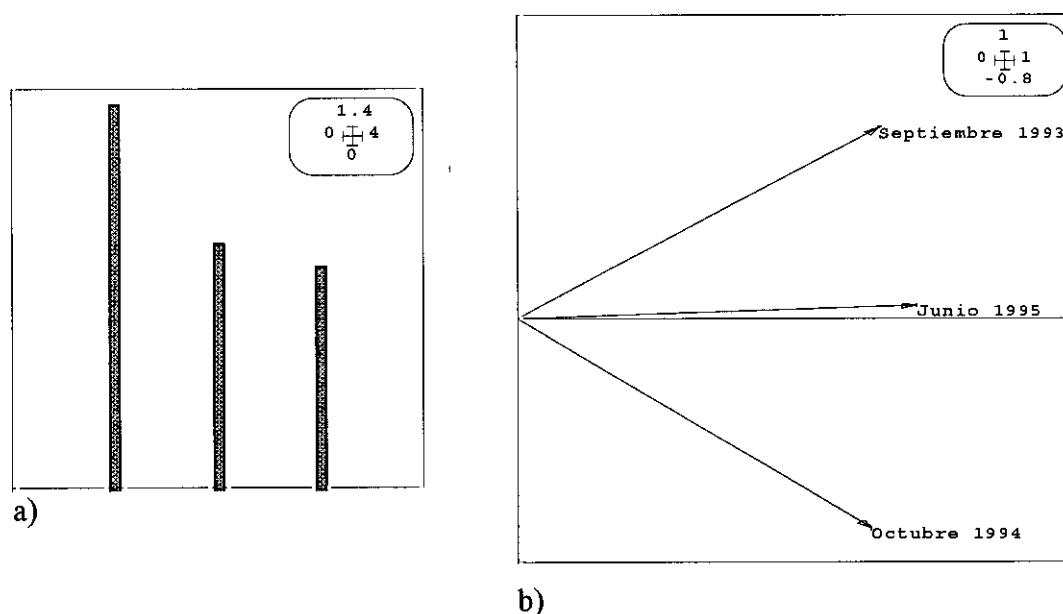


Figura III.99. Valores propios (a) y ordenación de las fechas de muestreo (b) obtenidos en el análisis de la interestructura.

Los valores propios del análisis de la interestructura presentaron un decrecimiento claro, por lo que se extrajo solamente el eje 1. El 44,9% de la varianza total es explicada por este eje.

La ordenación de las fechas mostró el llamado "efecto del tamaño entre tablas" (ROSSI, en prensa). Esto significa que todas las fechas tienen el mismo signo en relación

con el eje 1, es decir, que todas las correlaciones entre las tablas son positivas, no existe inversión de la estructura espacial de las comunidades de una fecha a otra. La estructura extraída en el primer eje corresponde a un patrón espacial común a las diferentes fechas.

La interestructura mostrada por cada una de las especies aparece en la figura III.100:

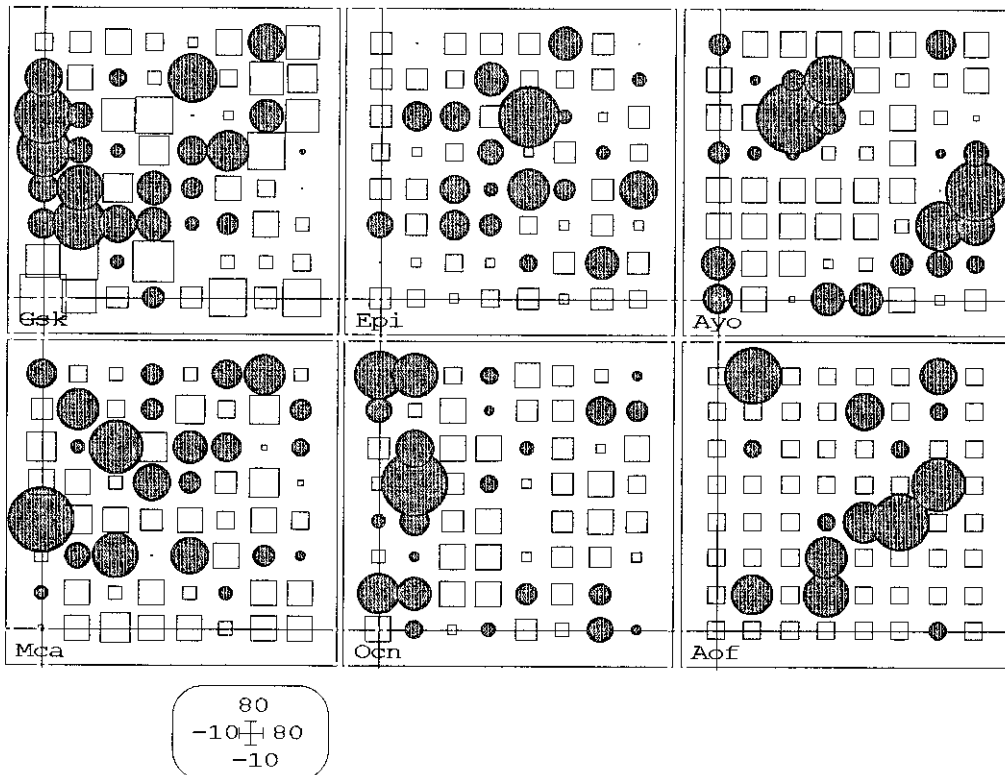


Figura III.100. Representación gráfica de los 64 puntos de muestreo sobre el eje 1 del análisis de la interestructura mostrando la distribución espacial de las especies en el pasto. Gsk: *G. sikuani*, Epi: *A. ainawi*, Ayo: *A. yoparensis*; Mca: *M. carimaguensis*; Ocn: *M. martiodrilii*; Aof: *A. ofeliae*.

En la figura anterior, donde los círculos representan valores positivos (altas densidades de individuos en todas las fechas) y los cuadrados valores negativos, se muestra, para cada especie, una descripción de la estructura espacial común en las tres fechas. Claramente, *G. sikuani* presentó un tipo de distribución agregado en el espacio, con una zona de alta densidad en forma de U, más abundante en el lado izquierdo. Parece que *A. yoparensis* también presentó este tipo de distribución, con dos parches principales a la derecha y arriba. Para las otras especies no apareció un patrón claro, aunque parece que *A. ainawi* presentó un parche en el centro y *M. martiodrilii* una franja situada en el lado izquierdo del sistema. En el caso de *M. carimaguensis* parece que la tendencia fue a ocupar la franja superior, aunque aparece de forma algo dispersa.

El análisis de la intraestructura aparece ilustrado en la figura III.101:

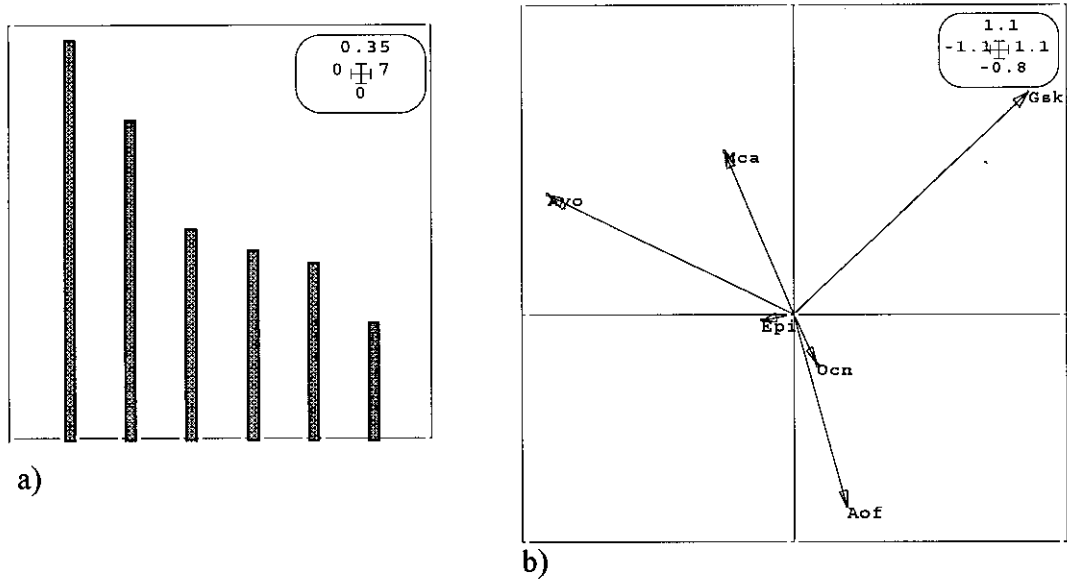


Figura III.101. Representación gráfica de los valores propios del análisis del compromiso (a) y ordenación de las variables especies a partir de dicho análisis (b) en el pasto introducido.

Los principales aspectos de la evolución temporal de las especies y de las relaciones entre las variables pueden evidenciarse reteniendo solamente 2 factores obtenidos en el ACP de la matriz-compromiso, que explicaron el 50,7% de la inercia total (Tabla III.33). La ordenación de las especies en el plan definido por los dos primeros ejes mostró oposición entre *G. sikuani* y *A. yoparensis* en el eje 1, y una oposición entre el conjunto formado por las dos especies anteriores junto con *M. carimaguensis* y *M. martiodrilii* y *A. ofeliae* en el eje 2.

Tabla III.33. Factores extraídos del ACP realizado sobre la matriz-compromiso

Factores	Eigenvalues	% inercia	% acumulado
1	0,34	28,1	28,1
2	0,27	22,5	50,7

La representación de los 64 puntos de muestreo sobre los dos ejes extraídos del compromiso aparece en la figura III.102:

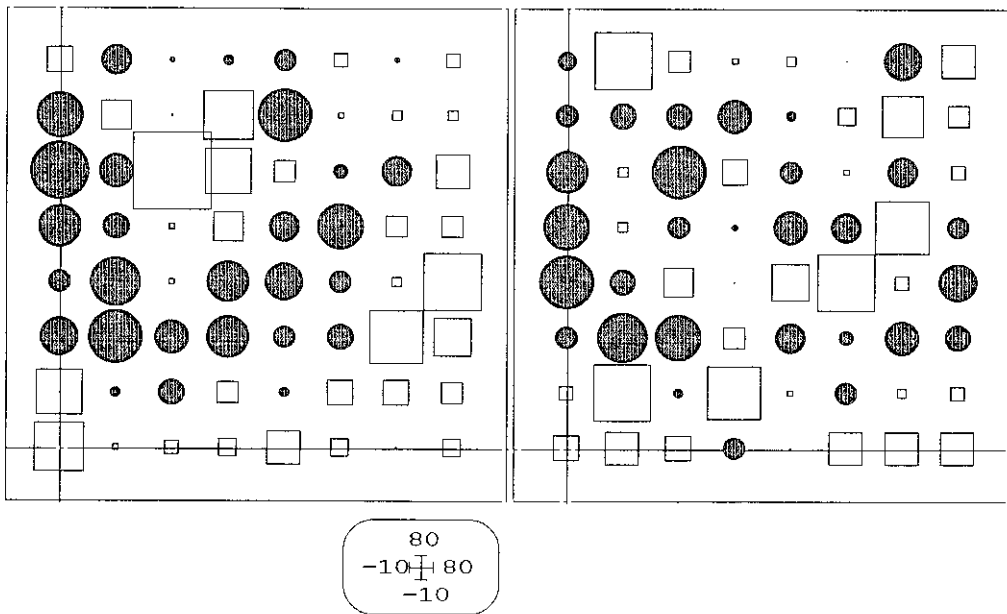


Figura III.102. Representación gráfica de los 64 puntos de muestreo sobre el eje 1 del análisis de componentes principales de la matriz-compromiso.

La figura anterior muestra la oposición que existe entre *A. yoparensis* y *G. sikuani*. La parte inferior derecha está dominada por *A. yoparensis* (valores negativos, cuadros), y la parte superior izquierda por *G. sikuani* (valores positivos, círculos). El eje 2 mostró casi el mismo patrón porque también *G. sikuani* presentó una correlación fuerte y positiva con este eje.

Sabana nativa

En la tabla III.34 se indica la estadística descriptiva de las tres matrices temporales analizadas.

Tabla III.34. Media poblacional (N° individuos m⁻²) y desviación estándar de cada una de las especies obtenidas en el conjunto de los 64 puntos de muestreo.

Especies	Noviembre 1993	Noviembre 1994	Mayo 1995
<i>A. yoparensis</i>	2,0 ± 4,4	2,8 ± 5,2	2,5 ± 4,4
<i>A. ofeliae</i>	0	0	0,1 ± 0,8
<i>A. ainawi</i>	0	1,4 ± 3,6	7,8 ± 9,5
<i>G. sikuani</i>	46,3 ± 39,7	19,0 ± 19,7	30,5 ± 25,9
<i>M. carimaguensis</i>	0	0,1 ± 0,8	0,7 ± 2,6
<i>M. martiodrillii</i>	2,0 ± 6,6	3,1 ± 3,2	7,0 ± 11,8

Y el análisis de la interestructura de las 3 tablas se representa gráficamente en la figura III.103:

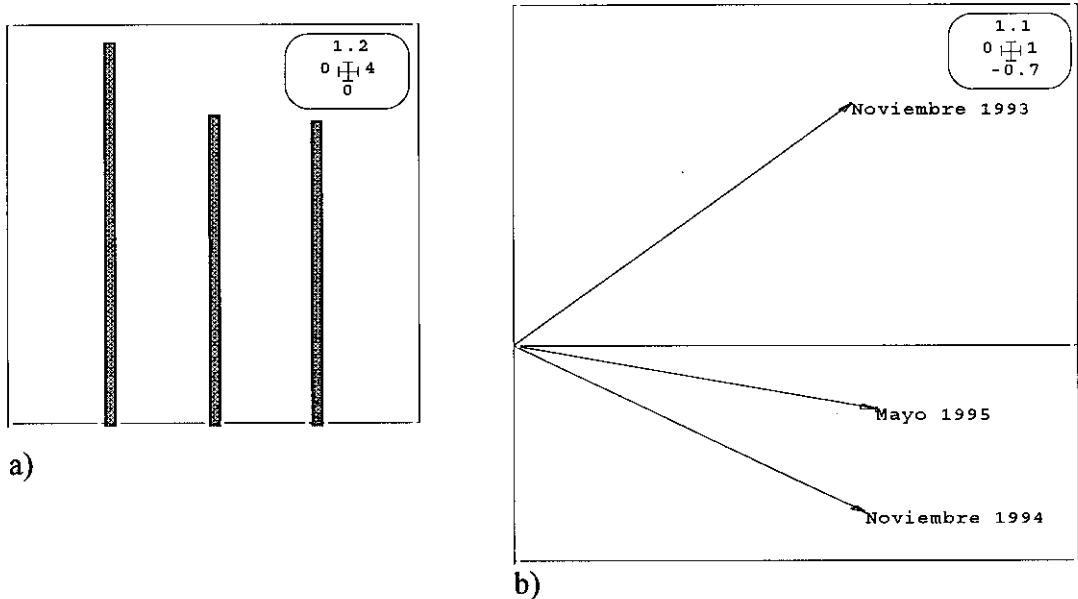


Figura III.103. Valores propios (a) y ordenación de las fechas de muestreo (b) obtenidos en el análisis de la interestructura.

En la sabana, el análisis de la interestructura no mostró un patrón tan claro como en el pasto, aunque se puede extraer el primer eje que explicó el 38,4 % de la varianza total. Aunque, al igual que en el pasto, todas las fechas de muestreo tuvieron el mismo signo en relación con el eje 1, es decir, que todas las correlaciones entre las tablas son positivas.

La interestructura mostrada por cada una de las especies aparece en la figura III.104. En dicha figura se puede observar cómo *G. sikuani* se localizó en la parte superior izquierda (valores positivos). Aparecen también dos parches de *A. yoparensis* en la parte inferior del área muestreada. *A. ainawi* parece presentar un parche situado también en la parte inferior derecha. Para el resto de las especies el patrón no es muy claro, o bien por la poca densidad, como en *A. ofeliae*, o por presentar una mayor dispersión, como *M. martiodrili*. La ausencia de patrón claro en el extremo derecho superior puede estar relacionado con la presencia de la especie vegetal *Imperata brasiliensis* (Gramineae) Esta planta se caracteriza principalmente por poseer unas raíces abundantes y muy afiladas, lo que podría limitar la existencia de las especies, excepto la más pequeña, en esos lugares.

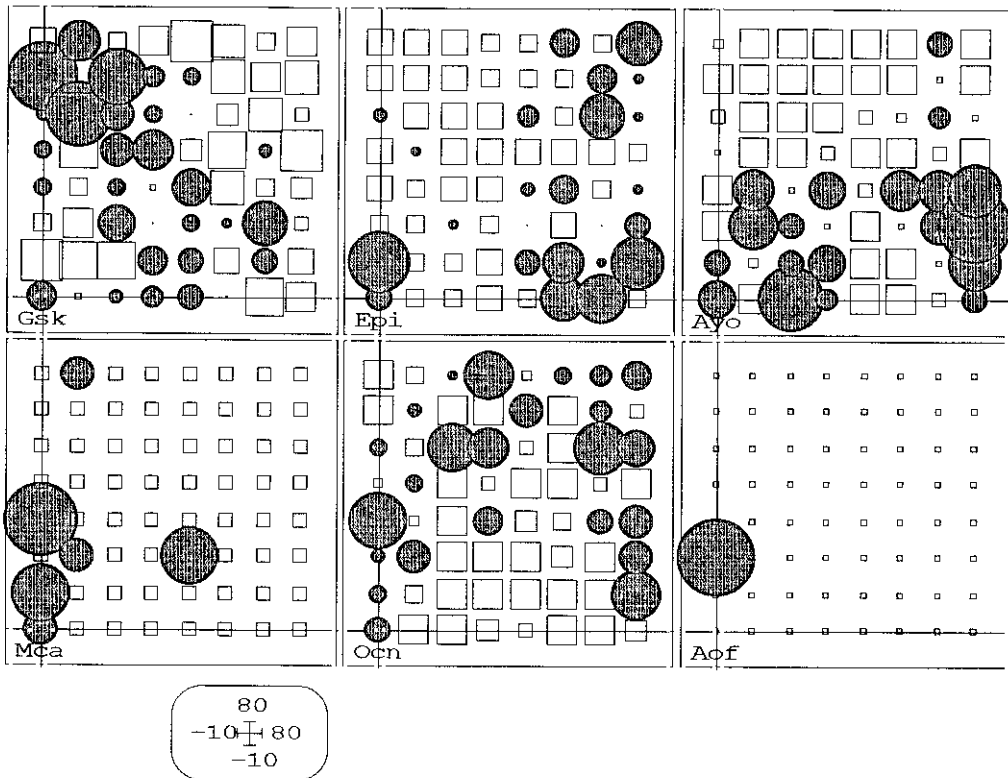


Figura III.104. Representación gráfica de los 64 puntos de muestreo sobre el eje 1 del análisis de la interestructura mostrando la distribución espacial de las especies en la sabana. Gsk: *G. sikuani*, Epi: *A. ainawi*, Ayo: *A. yoparensis*; Mca: *M. carimaguensis*; Ocn: *M. martiodrili*; Aof: *A. ofeliae*.

El análisis de la intraestructura aparece ilustrado en la figura III.105:

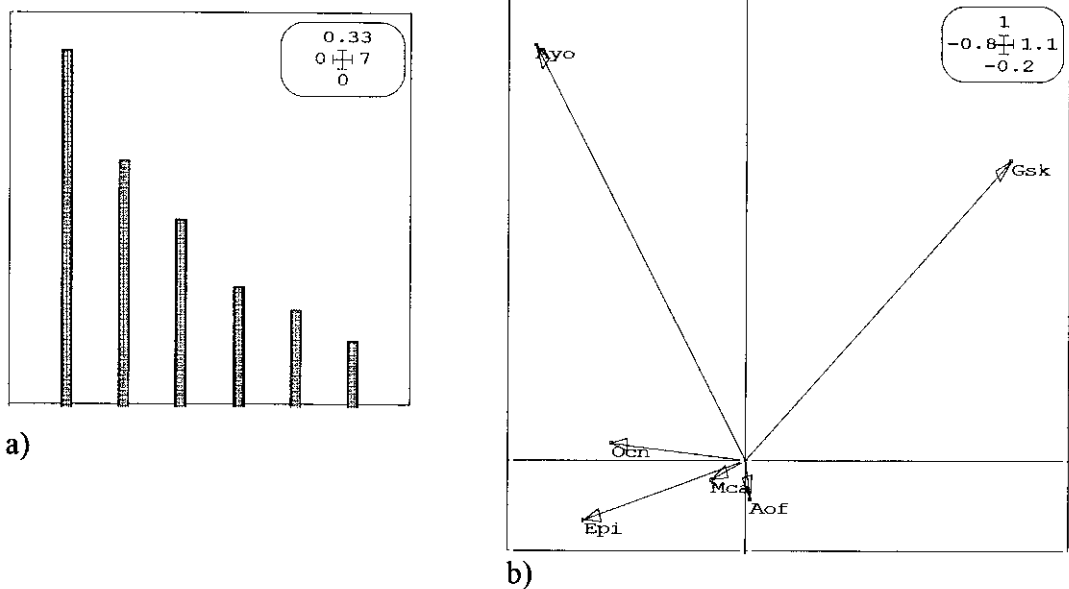


Figura III.105. Representación gráfica de los valores propios del análisis del compromiso (a) y ordenación de las variables especies a partir de dicho análisis (b) en la sabana nativa

Al igual que en el pasto, en este caso se extrajeron también dos factores, para facilitar la interpretación, obtenidos en el ACP de la matriz-compromiso, que explicaron el 56 % de la inercia total (Tabla III.35). La ordenación de las especies en el plan definido por los dos primeros ejes mostró la misma oposición que la encontrada en el pasto entre *G. sikuani* y *A. yoparensis* en el eje 1. En el eje 2 *M. carimaguensis* ya no participa tanto como en el pasto, quizás debido a la poca densidad obtenida en la sabana y sería *A. ainawi* la que estaría opuesta al conjunto *A. yoparensis*, *G. sikuani* y *M. martiodrilli*.

Tabla III.35. Factores extraídos del ACP realizado sobre la matriz-compromiso

Factores	Eigenvalues	% inercia	% acumulado
1	0,30	33,1	33,1
2	0,21	22,9	56,0

La representación de los 64 puntos de muestreo sobre los dos ejes extraídos del compromiso aparece en la figura III.106:

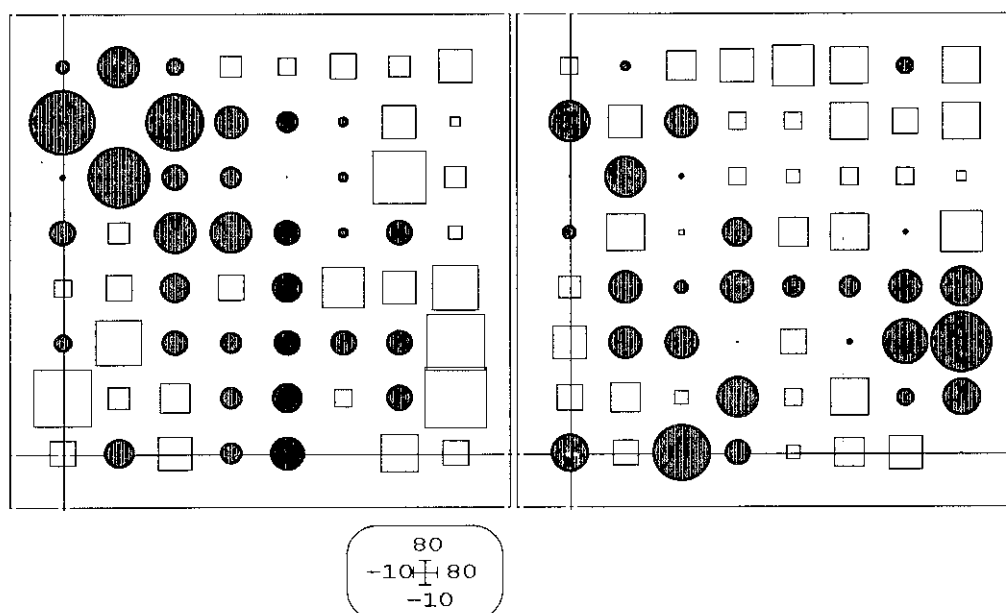


Figura III.106. Representación gráfica de los 64 puntos de muestreo sobre el eje 1 del análisis de componentes principales de la matriz-compromiso.

La figura anterior muestra la oposición que existió también en la sabana entre *A. yoparensis* y *G. sikuani*. La parte superior izquierda está dominada por *G. sikuani* (valores positivos, círculos) y la parte inferior derecha por *A. yoparensis* (valores negativos, cuadrados).

negativos, cuadrados). El eje 2 mostró casi el mismo patrón porque también *G. sikuani* presentó una correlación fuerte y positiva con este eje.

En resumen, aparece un patrón de distribución espacial diferente y opuesto entre dos especies endógeas, que habitan los estratos superficiales de los dos sistemas, *G. sikuani* y *A. yoparensis*. Este patrón podría indicar la presencia de un fenómeno de exclusión competitiva, que es visualizado mediante el análisis empleado. Estos resultados también han sido obtenidos por DECAËNS (1999) en múltiples sistemas de uso estudiados en Carimagua.

Dos especies endógeas parecen explicar el patrón de distribución obtenido. *M. carimaguensis* es una especie anécica que puede desplazarse con facilidad sobre la superficie tras abandonar la galería, sobre todo después de grandes precipitaciones (de hecho, los índices de dispersión de Taylor y Morisita fueron los más bajos de las especies estudiadas). En el caso de *A. ainawi*, el patrón podría ser un poco más claro por la presencia de las deposiciones del ganado que concentraría esta especie en dichos lugares.

Anteriormente, se indicó que el primer eje del compromiso estaba formado por valores que maximizan la correlación entre las variables y, por tanto, pueden ser empleados al igual que los valores iniciales de las matrices. Tanto en la sabana como en el pasto se ha realizado un test de significación estadístico para comprobar la supuesta autocorrelación que existe en el patrón común obtenido (ROSSI, en prensa). Para ello se computan el índice I de MORAN (1950) y el coeficiente c de GEARY (1954) a distintos intervalos de distancia entre los puntos de muestreo⁵. Estos valores son después ilustrados gráficamente en una figura llamada correlograma (SOKAL y ODEN, 1978; ROSSI, 1996). El correlograma muestra cómo el valor de los índices computados cambian en función de la distancia entre los puntos, es decir, la existencia de un patrón espacial y la escala a la cual se produce (SOKAL y ODEN, 1978).

La hipótesis inicial (H_0) es que no existe autocorrelación espacial, frente a la hipótesis alternativa (H_1) que sí existe. En la H_0 I es igual a cero y c es igual a 1; bajo la

⁵ Las fórmulas pueden encontrarse en SOKAL y ODEN (1978) y ROSSI (1996).

H1, I es significativamente distinto de cero y c los es de 1. Por tanto, los valores positivos de I y los valores menores de 1 para c corresponden a una autocorrelación positiva (SOKAL y ODEN, 1978; ROSSI, 1996).

La significación global del correlograma se realiza mediante un ajuste de la probabilidad con el método de Bonferroni y consiste en comprobar si al menos uno o varios de los coeficientes computados son significativos al nivel $\alpha' = \alpha/k$, siendo $\alpha = 5\%$ y k el número de intervalos de distancia analizados (ODEN, 1984).

Una autocorrelación positiva indica que los valores obtenidos en esa distancia son similares a valores obtenidos en los puntos de muestreo cercanos, es decir, la distribución es agregada, mientras que la autocorrelación negativa indica diferencias entre los puntos adyacentes (SOKAL y ODEN, 1978).

Los correlogramas obtenidos son significativos, al menos un valor del índice los es ($p < 0,0055$), por tanto, la estructura espacial común descrita en el análisis triádico es significativa en ambos sistemas. Los datos obtenidos en este análisis se muestran en las tablas III.36 y III.37 para el pasto y la sabana, respectivamente. En el pasto, tres intervalos de distancia (1, 3 y 5) presentaron valores globalmente significativos (Figura III.107). En la sabana, por el contrario, sólo un intervalo (el 2) presentó significación global (Figura III.108).

Tabla III.36. Valores obtenidos del índice I de Moran y el coeficiente c de Geary obtenidos con el primer eje de la matriz-compromiso del pasto. El intervalo de distancia es de 11 m; p (H_0) indica la probabilidad de obtener el índice bajo la hipótesis nula.

Intervalo de distancia	Pares de puntos	Límite inferior (m)	Límite superior (m)	I (Moran)	P (H_0)	c (Geary)	$P(H_0)$
1	112	0	11	0,2460	0,002 [†]	0,7777	0,013
2	194	11	22	0,1265	0,016	0,9397	0,264
3	460	22	33	-0,1887	0 [†]	1,2401	0,003 [†]
4	346	33	44	-0,0027	0,610	1,0037	0,404
5	380	44	55	0,1361	0 [†]	0,9224	0,097
6	276	55	66	-0,0617	0,197	0,9503	0,330
7	178	66	77	-0,1736	0,009	0,9620	0,430
8	60	77	88	-0,0090	0,523	0,6532	0,143
9	10	88	99	0,0415	0,424	0,5675	0,272

[†] P significativa al nivel corregido de Bonferroni, $0,05/9 = 0,0055$.

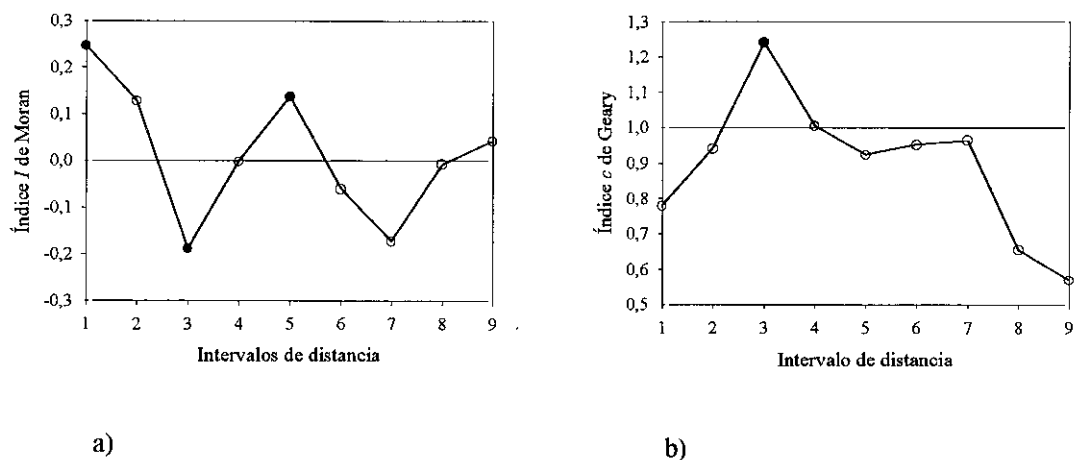


Figura III. 107. Correlogramas obtenidos a partir de los valores del eje 1 de la matriz-compromiso en el pasto; índice de Moran (a) y coeficiente de Geary (b). (○ = valores no significativos; ● = valores significativos)

En la figura 107.a se observa una alternancia de valores de autocorrelación positivos y negativos. Esto es un signo de la existencia de parches en la zona muestreada. El índice I es significativamente positivo en el intervalo de distancia 1 y disminuye hasta la distancia 3, aumenta de nuevo hasta el 5 (valor positivo) y vuelve a descender hasta la distancia 7, aunque no significativamente. Los dos picos obtenidos en las distancias 1 y 5 indican que hay dos parches de unos 20-30 m y dos zonas donde la densidad fue más baja, puntos 3 y 7. La autocorrelación significativa negativa obtenida en la distancia 3 refleja la zona de transición entre un parche y otro. La figura 107.b refleja el mismo patrón, aunque de manera menos clara. Sólo la zona de transición entre parches aparece indicada significativamente.

Tabla III.37. Valores obtenidos del índice I de Moran y el coeficiente c de Geary obtenidos con el primer eje de la matriz-compromiso la sabana. El intervalo de distancia es de 11 m; p (H_0) indica la probabilidad de obtener el índice bajo la hipótesis nula.

Intervalo de distancia	Pares de puntos	Límite inferior (m)	Límite superior (m)	I (Moran)	P (H_0)	c (Geary)	$P(H_0)$
1	112	0	11	0,1991	0,009	0,7750	0,011
2	194	11	22	0,2840	0 [†]	0,6394	0 [†]
3	460	22	33	0,0280	0,132	0,8481	0,034
4	346	33	44	-0,1039	0,033	1,0025	0,401
5	380	44	55	-0,1178	0,013	1,1159	0,009
6	276	55	66	-0,0540	0,241	1,1745	0,028
7	178	66	77	-0,0503	0,303	1,1707	0,157
8	60	77	88	-0,2836	0,013	1,6340	0,011
9	10	88	99	-0,0665	0,434	1,3509	0,279

[†] P significativa al nivel corregido de Bonferroni, $0,05/9 = 0,0055$.

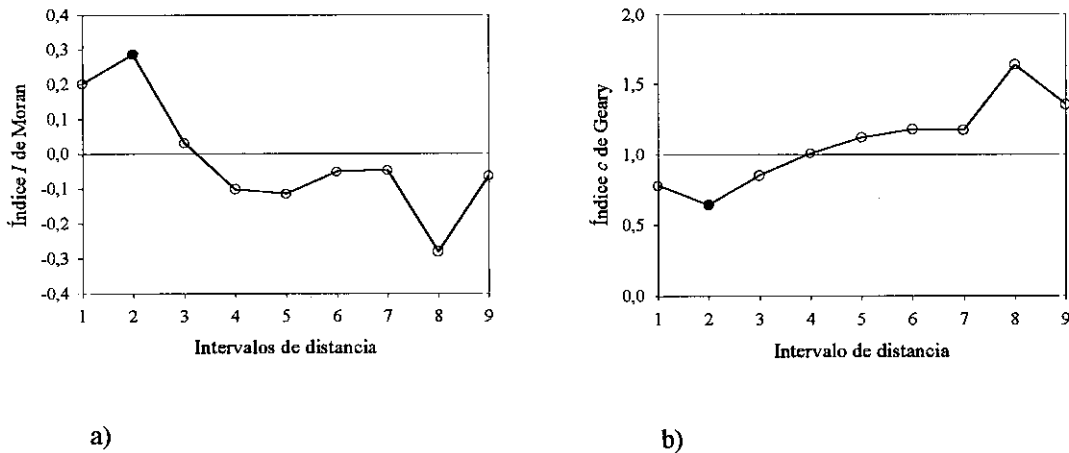


Figura III. 108. Correlogramas obtenidos a partir de los valores del eje 1 de la matriz-compromiso en la sabana; índice de Moran (a) y coeficiente de Geary (b). (O = valores no significativos; ● = valores significativos)

En la sabana (Figura III.108.a y b) sólo el intervalo de distancia 2 presentó autocorrelación positiva significativa. De la distancia 3 a la 7, los valores fueron prácticamente iguales, sin presentar autocorrelación, lo que indica que los valores de densidad obtenidos en esos puntos fueron muy similares entre sí. Se puede decir que la estructura común observada en la sabana corresponde a un parche de *G. sikuani*.

El correlograma muestra información sobre el comportamiento de los coeficientes de autocorrelación a medida que la distancia entre los puntos aumenta. (SOKAL y ODEN, 1978). La interpretación no es fácil, pues correlogramas similares pueden indicar patrones espaciales distintos por lo que es necesario visualizar la distribución de la variable a lo largo de toda el área muestreada con técnicas de mapeo (ROSSI, 1996).

El correlograma refleja la distribución del tamaño de los parches y los valores relativos pertenecientes a cada uno, en esto caso la densidad (SOKAL y ODEN, 1978). La forma obtenida del correlograma muestra que en el pasto la dimensión de la estructura espacial es más grande que en la sabana (LEGENDRE y FORTIN, 1989). Aparecen dos parches en el pasto separados unos 40 m respecto a la zona de mayor densidad, mientras que en la sabana sólo aparece reflejado un parche. La estructura espacial común, explicada por la misma especie en ambos sistemas, cambia según el sistema considerado, es decir, el pasto ha influido en el tamaño de la estructura espacial.

III.2.5. Solapamiento de nichos: Índice O_{jk} de Pianka

Uno de los primeros intentos en cuantificar el concepto de coexistencia de especies fue el realizado por PIANKA (1973, 1974). En un estudio ecológico realizado sobre las comunidades de lacértidos de un desierto mexicano introdujo un índice capaz de medir el grado de similitud o “solapamiento” de las diferentes especies que constituían la comunidad. Este índice está basado en la proporción de recursos empleados por cada una de las especies; por ejemplo, dos especies con requerimientos similares dentro del nicho ecológico¹ tendrán un valor muy alto de solapamiento.

Dicho índice toma valores entre 0 y 1 y, su expresión (PIANKA, 1973; 1974), que es una modificación del coeficiente de competencia alfa (α) creado por MACARTHUR y LEVINS (1967), viene dada por la fórmula:

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}}$$

donde p_{ij} y p_{ik} representan la proporción del recurso i que es empleada por la especie j y k .

MACARTHUR (1972) introdujo el término de competencia difusa en el que sostiene que el solapamiento de nicho está más relacionado con el número de especies competidoras que con la variabilidad ambiental. Además, el solapamiento no implica, necesariamente, que exista competencia total; por ejemplo, dos especies requieren una misma proporción de recurso y este se presenta en el medio de forma abundante, entonces ambas especies podrán compartirlo sin que haya perjuicio alguno para ninguna de las dos. El solapamiento puede ser unidimensional, si sólo se considera la utilización de un recurso, o multidimensional, cuando son varios los recursos analizados (PIANKA, 1974).

¹ Conjunto de condiciones en las que viven y se mantienen las poblaciones (HUTCHINSON, 1957)

El solapamiento existente en las especies que constituyen las comunidades de oligoquetos tropicales ha sido calculado por algunos autores: LAVELLE (1983a, 1983b) y LAVELLE *et al.* (1979) en Costa de Marfil, NÉMETH (1981) en Venezuela y FRAGOSO (1993) en México.

En este estudio se ha calculado el solapamiento multidimensional referido a la distribución vertical media anual (cm) y el ciclo estacional de la densidad anual de las especies de la sabana y del pasto. El índice O_{jk} referido a la distribución horizontal no se ha calculado (LAVELLE, 1983b) ya que se trata de establecer las diferencias en cada sistema y no al conjunto de ellos. En principio podría calcularse el solapamiento que considerara los índices de agregación empleados (I_a de Morisita y b de Taylor), pero no suministra información acerca de la ubicación de las especies sobre el terreno.

También se ha calculado el solapamiento biométrico empleando el tamaño de las especies ya que este influye, por ejemplo, en el tamaño de las partículas de suelo ingeridas (LAVELLE, 1983b), lo que puede influir en tipos de dieta diferentes (solapamiento trófico). Las especies en las que pudo calcularse el índice de PIANKA fueron: *A. yoparensis*, *A. ofeliae* (únicamente en el pasto) *A. ainawi*, *G. sikuani*, *M. carimaguensis* y *M. martiodrilii*.

III.2.5.1. Solapamiento espacio-temporal

- Solapamiento en la distribución vertical

Los resultados obtenidos se muestran en la tabla III.38:

Tabla III.38. Solapamiento espacio-temporal de la distribución vertical media anual de las especies estudiadas en la sabana (a) y en el pasto (b). Ayo: *A. yoparensis*, Aof: *A. ofeliae*, Anw: *A. ainawi*, Gsk: *G. sikuani*, Mca: *M. carimaguensis*, Mma: *M. martiodrilii*.

	Aof	Anw	Gsk	Mca	Mma
Ayo	-	0,90	0,98	0,10	0,64
Aof	-	-	-	-	-
Anw	-	-	0,80	0,16	0,71
Gsk	-	-	-	0,11	0,59
Mca	-	-	-	-	0,72

a)

	Aof	Anw	Gsk	Mca	Mma
Ayo	0,97	0,97	0,98	0,65	0,68
Aof	-	0,99	0,99	0,65	0,56
Anw	-	-	0,99	0,57	0,51
Gsk	-	-	-	0,6	0,55
Mca	-	-	-	-	0,85

b)

La separación vertical entre las especies fue mayor en la sabana que en el pasto, aunque el índice O_{jk} de *M. carimaguensis* en la sabana fue muy bajo, debido en parte a los datos tan irregulares de abundancia en este sistema. Dicho índice osciló desde 0,10 hasta 0,98 (media de 0,57) en la sabana y desde 0,51 hasta 0,99 (media de 0,77) en el pasto. Estos datos expresan también las diferencias que aparecieron en las especies respecto a su localización en el suelo.

LAVELLE (1983b) obtuvo valores medios de solapamiento vertical de 0,47 en las sabanas tropicales de Lamto, NÉMETH (1981) de 0,50 en bosques tropicales de Venezuela y FRAGOSO (1993) obtuvo valores que oscilaron desde 0,48 hasta 0,75 en suelos ácidos de bosque tropical húmedo de Chajul y Los Txutlas (México), respectivamente.

El solapamiento medio vertical obtenido en Carimagua ha sido algo mayor que el obtenido en estudios anteriores. En el pasto, las especies están más concentradas en los estratos superficiales que en la sabana. FRAGOSO (1993) explica el valor obtenido en Los Txutlas como una consecuencia de la escasa época seca del lugar. En Carimagua, quizás la calidad de la materia orgánica incorporada al sistema sea la razón por la que las especies se agrupan mayoritariamente en los primeros estratos.

- Solapamiento en el ciclo estacional de la densidad

Los resultados obtenidos se muestran en la tabla III.39:

Tabla III.39. Solapamiento espacio-temporal del ciclo estacional de la densidad poblacional de las especies estudiadas en la sabana (a) y en el pasto (b). Ayo: *A. yoparensis*, Aof: *A. ofeliae*, Anw: *A. ainawi*, Gsk: *G. sikvani*, Mca: *M. carimaguensis*, Mma: *M. martiodrili*.

	Aof	Anw	Gsk	Mca	Mma		Aof	Anw	Gsk	Mca	Mma
Ayo	-	0,81	0,82	0,51	0,76	Ayo	0,66	0,85	0,83	0,79	0,67
Aof	-	-	-	-	-	Aof	-	0,65	0,83	0,67	0,81
Anw	-	-	0,74	0,34	0,83	Anw	-	-	0,80	0,68	0,76
Gsk	-	-	-	0,56	0,89	Gsk	-	-	-	0,66	0,88
Mca	-	-	-	-	0,38	Mca	-	-	-	-	0,61

a)

b)

Los índices de similitud O_{jk} obtenidos en ambos sistemas mostraron que las poblaciones de cada una de las especies tienden a sincronizarse, ya que están afectadas

por los factores ambientales que determinan el ciclo anual de la actividad, como por ejemplo, el contenido de humedad en el suelo o la incorporación de materia orgánica al suelo. En la sabana los valores del índice oscilaron entre 0,34 y 0,93 (media de 0,66) y en el pasto entre 0,61 y 0,92 (media de 0,74).

Al contrario que en el análisis anterior, el solapamiento medio obtenido en las variaciones estacionales de la densidad fue más bajo que el obtenido por LAVELLE (1978).

- Solapamiento espacio-temporal total

El solapamiento espacio-temporal total puede ser calculado mediante la media aritmética de cada uno de los solapamientos unidimensionales (PIANKA, 1973, 1974), ya que no se consideran totalmente independientes. Sin embargo, también puede calcularse un solapamiento total mediante el producto de cada uno de los elementos. Ninguno de estos dos procedimientos es completamente satisfactorio, ya que la media aritmética sobreestima y el producto subestima el valor total real del índice O_{jk} .

En este estudio se ha calculado el solapamiento total a partir del producto para comparar los datos obtenidos con los de otros autores. El resultado final aparece en la tabla III.40:

Tabla III.40. Solapamiento espacio-temporal total de las especies estudiadas en la sabana (a) y en el pasto (b). Ayo: *A. yoparensis*, Aof: *A. ofeliae*, Anw: *A. ainawi*, Gsk: *G. sikuani*, Mca: *M. carimaguensis*, Mma: *M. martiodrillii*.

	Aof	Anw	Gsk	Mca	Mma
Ayo	-	0,73	0,80	0,05	0,49
Aof	-	-	-	-	-
Anw	-	-	0,59	0,05	0,59
Gsk	-	-	-	0,06	0,53
Mca	-	-	-	-	0,27

a)

	Aof	Anw	Gsk	Mca	Mma
Ayo	0,64	0,82	0,81	0,51	0,46
Aof	-	0,64	0,82	0,44	0,45
Anw	-	-	0,80	0,39	0,39
Gsk	-	-	-	0,40	0,48
Mca	-	-	-	-	0,52

b)

Existió un mayor solapamiento de nicho espacio-temporal en el pasto que en la sabana. El índice O_{jk} osciló entre 0,05 y 0,80 (media de 0,42) en la sabana y entre 0,39 y 0,82 (media de 0,57) en el pasto. LAVELLE (1979; 1983b) obtuvo un valor medio de

solapamiento para la comunidad de oligoquetos de 0,35. Se pueden distinguir ciertas diferencias entre una comunidad y otra; en Carimagua, donde también se produce una fuerte estacionalidad, las especies se ubicaron durante la época lluviosa en los estratos superficiales y redujeron su competencia mediante un menor solapamiento en el ciclo anual de la densidad. En Lamto, donde las especies presentan un ciclo de la densidad sincronizado con las variaciones estacionales, la distribución vertical disminuye el solapamiento de estas.

Se pueden distinguir dos grupos de especies en ambos sistemas; uno de ellos estaría formado por *A. yoparensis*, *A. ofeliae* (sólo en el pasto), *A. ainawi* y *G. sikuani*, con valores altos de solapamiento y un segundo grupo formado por *M. carimaguensis* y *M. martiodrilii*, con valores más bajos del índice O_{jk} .

1. Sabana

En el grupo 1 el mayor solapamiento apareció entre *A. yoparensis* y *G. sikuani* (0,80) y *A. yoparensis* y *A. ainawi* (0,73). Estas tres especies se ubican principalmente en los primeros 10 cm de suelo e incrementan sus efectivos al comienzo de la época lluviosa. *A. ainawi* y *G. sikuani* presentaron un valor total O_{jk} de 0,59, debido a que presentan diferencias en el ciclo anual de la densidad.

Las especies del segundo grupo presentaron un solapamiento bajo entre ellas (0,27), aunque es probable que este valor esté infravalorado por los pocos efectivos de *M. carimaguensis* que aparecieron en la sabana.

2. Pasto

Los valores más altos de solapamiento aparecieron también entre *A. yoparensis* y *A. ainawi* (0,82), *A. yoparensis* y *G. sikuani* (0,81) y *A. ofeliae* y *G. sikuani* (0,82). Al igual que en la sabana, reducen su solapamiento total mediante el ciclo estacional de la densidad. *A. ofeliae* presentó el mismo valor de O_{jk} con *A. ainawi* y con *A. yoparensis* (0,64), valor también reducido por las diferencias en el ciclo anual de la densidad.

M. carimaguensis presentó un valor intermedio de solapamiento con *M. martiodrilii* (0,52), reducido por las diferencias en la distribución vertical y, sobre todo, en el ciclo estacional de la densidad.

III. 2.5.2. Solapamiento biométrico

Los datos empleados para calcular este índice fueron las variables biométricas medidas (capítulo III.1.2.1.): longitud, diámetro preclitelar, peso y las relaciones longitud/diámetro y peso/diámetro. Los resultados obtenidos se muestran en la tabla III.41:

Tabla III.41. Solapamiento biométrico de las especies estudiadas en la sabana (a) y en el pasto (b). Ayo: *A. yoparensis*, Aof: *A. ofeliae*, Anw: *A. ainawi*, Gsk: *G. sikuani*, Mca: *M. carimaguensis*, Mma: *M. martiodrilii*.

	Aof	Anw	Gsk	Mca	Mma
Ayo	-	0,63	0,65	-	0,43
Aof	-	-	-	-	-
Anw	-	-	0,95	-	0,91
Gsk	-	-	-	-	0,94
Mca	-	-	-	-	-

a)

	Aof	Anw	Gsk	Mca	Mma
Ayo	0,89	0,80	0,77	0,75	0,6
Aof	-	0,60	0,60	0,95	0,41
Anw	-	-	0,99	0,40	0,94
Gsk	-	-	-	0,40	0,94
Mca	-	-	-	-	0,25

b)

En la sabana el índice O_{jk} osciló de 0,43 hasta 0,95 (media de 0,75) y en el pasto de 0,25 hasta 0,99 (media de 0,69). Estos datos indican que el tamaño del nicho fue muy alto, mostrando las diferencias existentes en el tamaño de las especies. El valor más bajo en la sabana se obtuvo entre *A. yoparensis* y *M. martiodrilii* y en el pasto entre *M. carimaguensis* y *M. martiodrilii*, es decir, las especies de mayor tamaño (diferente en cada sistema porque en la sabana no se tomaron medidas de *M. carimaguensis* y *A. ofeliae*) frente a la más pequeña. Estos datos coinciden con los estudios de LAVELLE (1983a; 1983b) en las sabanas de Lamto.

En el apartado III.2.4.2.5. se indicó la presencia de patrones espaciales opuestos entre dos especies endógeas, *A. yoparensis* y *G. sikuani*, que podrían indicar un proceso de exclusión competitiva. A raíz del cálculo del índice O_{jk} se puede establecer más concretamente el grado de competencia entre dichas especies. Estas reducen su competencia, que es máxima en la distribución vertical, mediante diferencias en el ciclo estacional de la densidad y en el tamaño. La reducción en el solapamiento total es una

consecuencia de la reducción de alguno o varios de los recursos analizados (PIANKA, 1973). Por dicha razón, ambas especies, aunque excluidas espacialmente, podrían estar presentes temporalmente en el mismo lugar.

En las comunidades de oligoquetos tropicales se diferencia mejor la separación de nichos referida a la distribución vertical y al tamaño. FRAGOSO y LAVELLE (1992) y LAVELLE (1983b) concluyen que el solapamiento es mayor en las comunidades de latitudes templadas ya que dependen ampliamente de la hojarasca como fuente de alimento y la profundidad a la que pueden encontrarse es menor, debido a su inferior tamaño.

III.2.6. Análisis demográfico

En el estudio de la dinámica de las poblaciones uno de los métodos es el análisis detallado de la estructura por edades, representadas por el peso de los individuos, de las diferentes especies. La utilidad de este análisis es conocer la demografía y el número de generaciones que constituyen las poblaciones estudiadas.

El análisis de las generaciones naturales, también llamadas cohortes (LAVELLE, 1978) permite estimar una serie de parámetros como la fecundidad, el crecimiento y la supervivencia de los individuos. Este tipo de análisis se ha realizado muy poco en el estudio de las comunidades de lombrices de tierra, siendo LAVELLE (1978) quien estudió en detalle la estructura demográfica en las poblaciones de lombrices de las sabanas de Lamto (Costa de marfil).

La organización por talla de las poblaciones se considera como una expresión global indirecta de su estructura funcional (BARBAULT, 1992), definida también por la distribución vertical, el grado de actividad y la producción de capullos (LAVELLE, 1978). El método es gráfico: sobre un histograma se representa la estructura ponderal de la población, de manera que se visualiza la sucesión de generaciones de las que se compone la población en un momento dado (LAVELLE, 1971d; 1973).

Este análisis se ha realizado sobre cuatro especies: *A. yoparensis*, *G. sikuani* y *M. carimaguensis* y *M. martiodrilii*. Cada periodo de reproducción supone la incorporación de nuevos individuos a la población que pueden ser diferenciados de otros procedentes de otro periodo de reproducción.

Sin embargo, debido al poco éxito obtenido en los cultivos realizados en el laboratorio no se han podido distinguir las generaciones de las especies estudiadas, por lo que esta representación gráfica sólo ha servido para intuir el ciclo vital de las especies. No se ha podido determinar qué cantidad de individuos de una determinada clase de peso pasa a las clases siguientes y cuál es la mortalidad de estas. Además, las cinco muestras de 1m² realizadas al mes pueden ser insuficientes con el fin de establecer la dinámica poblacional, como en el caso de *A. yoparensis*. Por otro lado, ya que la población se

distribuye en manchas de tamaño variable, no se sabe si la demografía está sincronizada entre el conjunto de los parches.

III.2.6.1. Relación anual inmaduros/maduros

Un primer análisis de la estructura demográfica de las poblaciones permite visualizar la proporción de individuos inmaduros y maduros, estos últimos entendidos como los adultos y subadultos, encontrados en el ciclo anual de las especies. Las especies analizadas en Carimagua presentaron diferencias respecto a la distribución de estas categorías (Figura III.109).

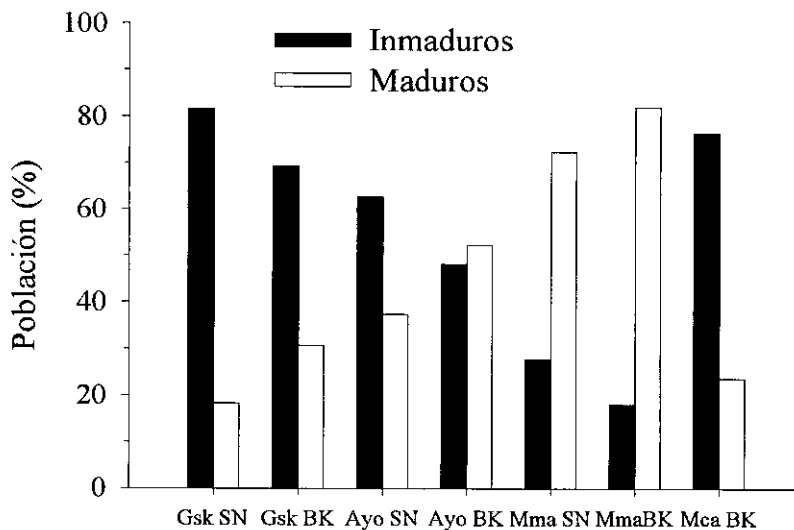


Figura III.109. Estructura promedio anual del porcentaje de inmaduros y maduros durante el periodo comprendido entre julio de 1994 y junio de 1995 en las especies estudiadas. SN = Sabana Nativa, BK = *Brachiaria decumbens* + Kudzú; Gsk = *G. sikuani*, Ayo = *A. yoparensis*; Mma = *M. martiodrili*; Mca = *M. carimaguensis*.

G. sikuani, independientemente del sistema y *M. carimaguensis* están constituidas durante la mayor parte del tiempo por individuos inmaduros, entre un 70 y 80% de la población. *A. yoparensis* presentó valores cercanos al 50% para ambas categorías, aunque con una superior proporción de inmaduros en la sabana. Por último, *M. martiodrili* estuvo constituida por individuos maduros; la proporción de inmaduros fue de entre un 20 y 30%.

III.2.6.2. Variación estacional de la estructura de las poblaciones

Generalmente, en los ciclos de vida de las lombrices de tierra, los capullos e inmaduros ocupan una gran parte del ciclo vital, mientras que los individuos maduros (subadultos y adultos) se concentran en una época determinada del año (EVANS y GUILD, 1948; RAW, 1962; SATCHELL, 1967; LAVELLE, 1978; DASH y PATRA, 1977; SENAPATI, 1980). Esto sucede en el ciclo vital de *G. sikuani*, en donde los individuos subadultos y adultos aparecieron en la segunda mitad de la época lluviosa y se reprodujeron. Parte de los capullos depositados eclosionarán antes de la época seca y otros al comienzo de la época lluviosa. En esta especie se produjo primero un aumento de peso y después la maduración sexual.

El resto de las especies estudiadas presentaron todas las categorías demográficas consideradas[§] durante la totalidad o gran parte del año.

- *A. yoparensis*

La población estuvo constituida básicamente por inmaduros, subadultos y adultos durante todo el año, aunque los datos fueron irregulares y no mostraron un patrón claro (Figura III.110). En la sabana hubo un pico en el mes de agosto de 1994 pero provocado por la presencia de un adulto solamente. Quizás las diferencias haya que atribuir las a un patrón espacial muy marcado o un número insuficiente de muestras para esta especie, ya que hubo meses en los que el análisis demográfico fue muy inconsistente (julio de 1994).

[§] Inmaduros, subadultos (excepto en *M. martiodrillii*) y adultos.

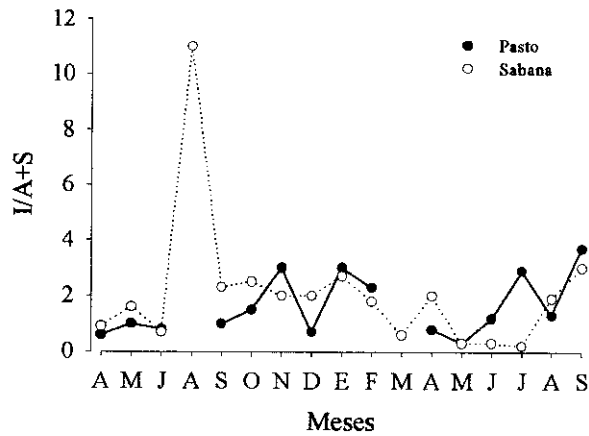


Figura III.110. Relación entre el número de inmaduros y maduros de *A. yoparensis* a lo largo de todo el periodo de estudio

- *M. carimaguensis*

Los datos sólo están referidos al pasto. La población estuvo formada durante gran parte del año por inmaduros (Figura III.111), es decir, una relación superior a 1, que alcanzó un máximo en dos periodos al año, al inicio y al final de la época lluviosa. Aquí se reflejan dos procesos: la mortalidad de los adultos y los nacimientos.

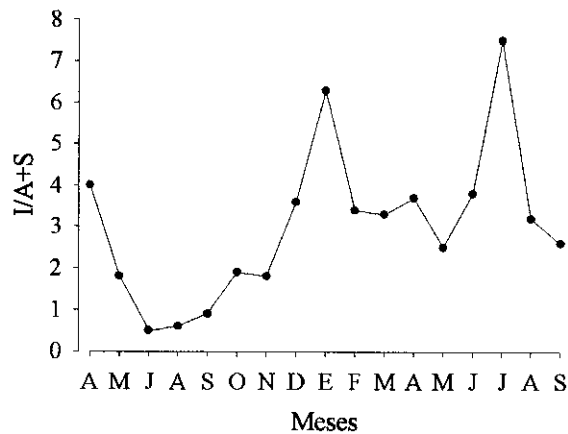


Figura III.111. Relación entre el número de inmaduros y maduros de *M. carimaguensis* a lo largo de todo el periodo de estudio

- *M. martiodrilii*

Esta especie estuvo constituida por adultos durante gran parte del período de estudio (Figura III.112). En la sabana hubo un pico en agosto del segundo año (presumiblemente en el mes anterior fue cuando se depositaron los capullos). En el pasto hubo dos picos de inmaduros en el segundo año, uno al comienzo de la época lluviosa y otro en agosto. No se obtuvieron individuos en el mes de febrero de 1994 en ninguno de los dos sistemas.

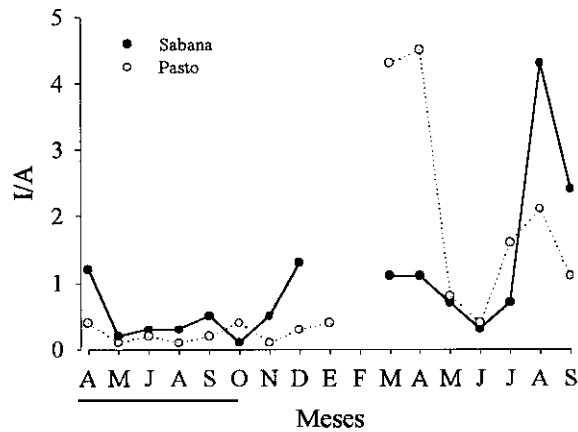


Figura III.112. Relación entre el número de inmaduros y maduros de *M. martiodrilii* a lo largo de todo el periodo de estudio

III.2.6.3. Análisis de las cohortes naturales

a) *A. yoparensis*

Los histogramas obtenidos cada mes en ambos sistemas se muestran en las figuras III.113 (sabana) y III.114 (pasto).

• Sabana

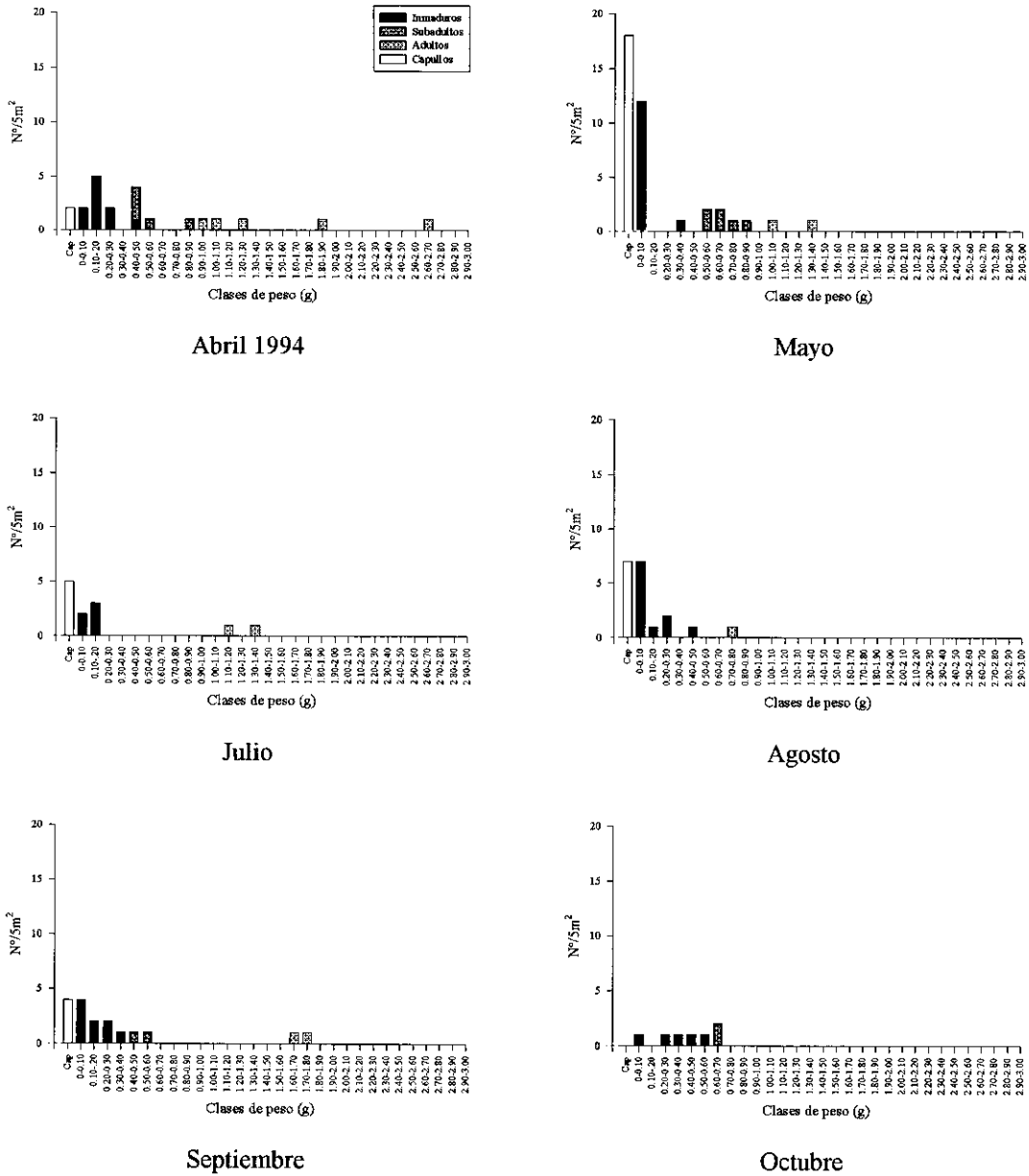
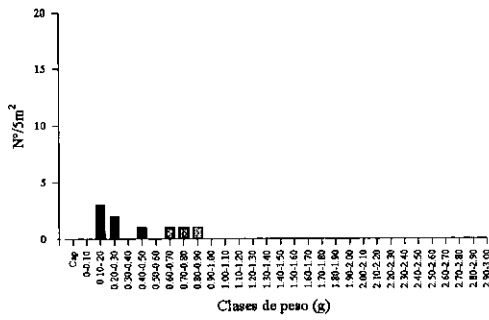
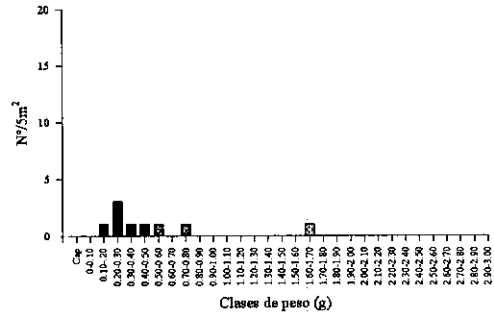


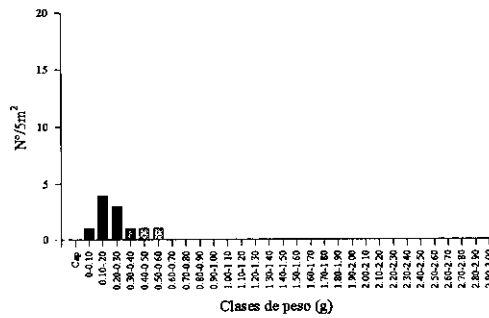
Figura III.113. Estructura demográfica de la población de *A. yoparensis* obtenida cada mes en la sabana nativa



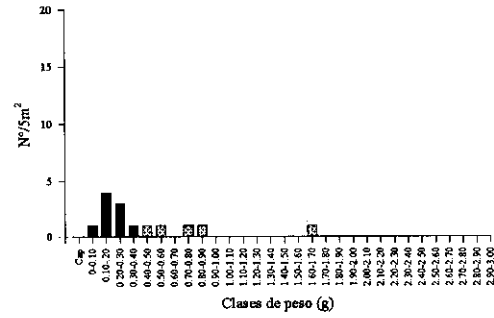
Noviembre



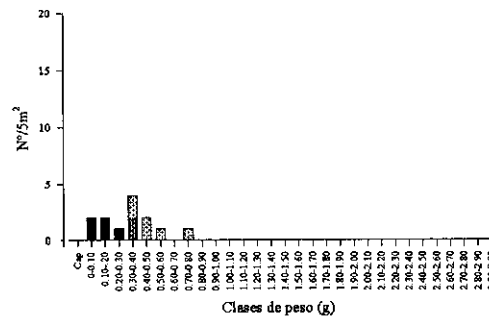
Diciembre



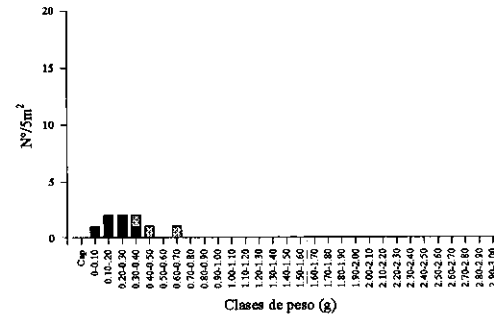
Enero 1995



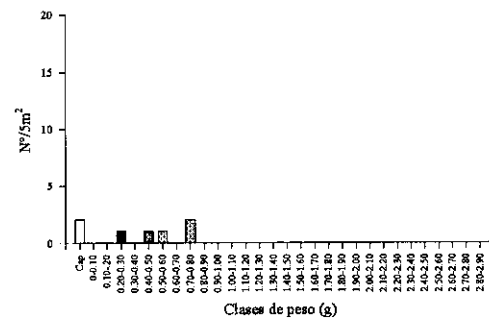
Febrero



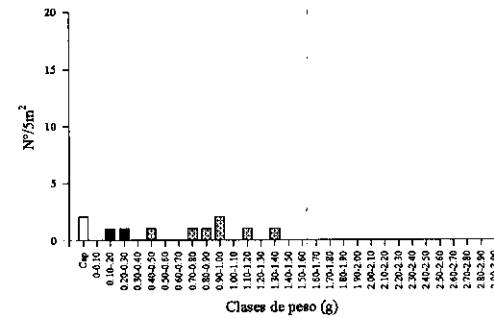
Marzo



Abril



Mayo



Junio

Figura III.113 (continuación). Estructura demográfica de la población de *A. yoparensis* obtenida cada mes en la sabana nativa

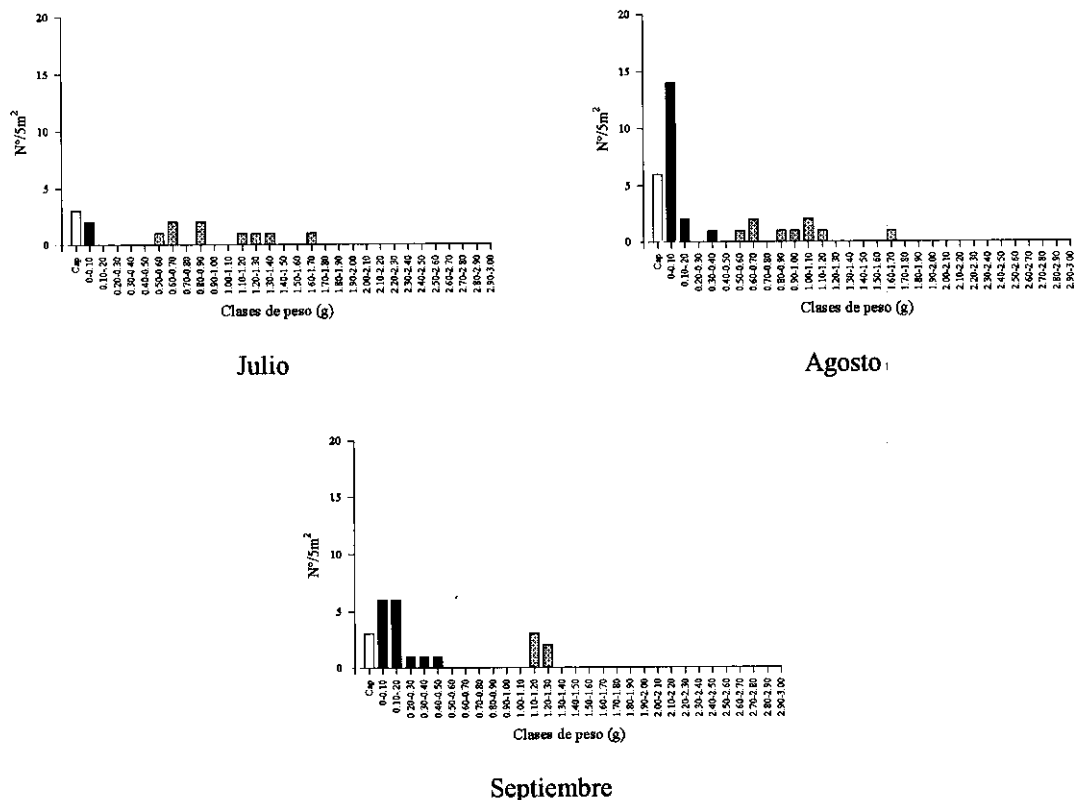


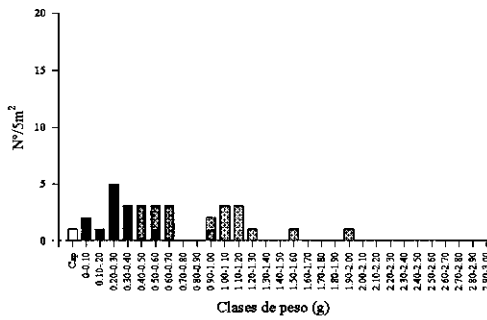
Figura III.113 (continuación). Estructura demográfica de la población de *A. yoparensis* obtenida cada mes en la sabana nativa

En abril de 1994 la población estaba compuesta por inmaduros recién nacidos (procedentes de capullos depositados por los adultos que sobrevivieron a la época seca), subadultos y adultos del año anterior. Esta estructura se mantuvo en los meses siguientes. El peso de los adultos encontrados con los capullos es inferior al de los adultos cultivados en el laboratorio, lo que muestra que las condiciones de laboratorio fueron muy óptimas. En octubre no se obtuvieron adultos y en noviembre y diciembre aparecieron adultos que, quizás, son los que proceden de los subadultos e inmaduros de inicio de año. De enero a abril se mantuvo, básicamente, la misma composición de la población y en mayo se obtuvieron de nuevo capullos (reproducción), originando un pico de inmaduros en agosto. En junio y julio la población estaba constituida por adultos y en septiembre hubo un descenso en la densidad, siendo los inmaduros el componente más abundante de la población.

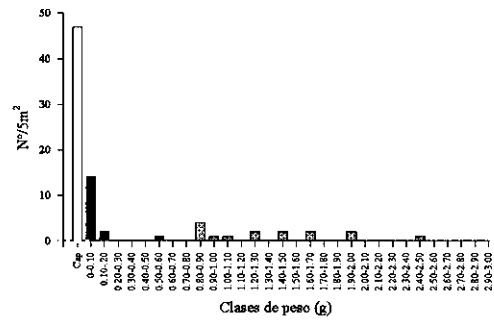
La fecundidad puede estimarse a partir del número de capullos e inmaduros de peso menor a 0,10 g, ya que los recién nacidos presentan un peso inferior (ver apartado

III.1.2.4.2) y el número de adultos del mes precedente. En mayo de 1994 apareció una nueva cohorte de unos 30 individuos que procedía de unos 6-8 adultos y en agosto de 1995 otra de 22 individuos procedentes de 7-9 adultos. La relación entre el número de capullos más los individuos de peso inferior a 0,10 g y los adultos en estas fechas osciló entre 2 y 5. Es decir, un adulto produjo más de un capullo en la época de reproducción.

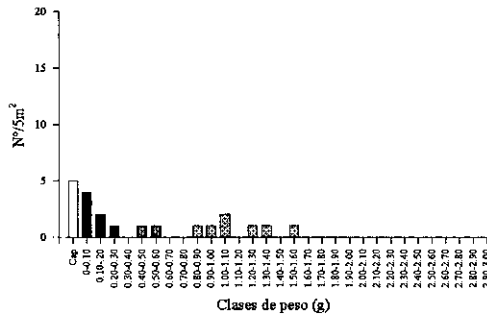
• Pasto



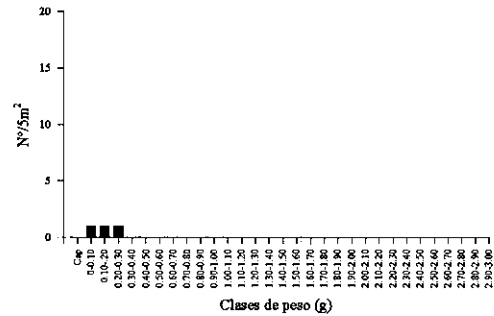
Abril 1994



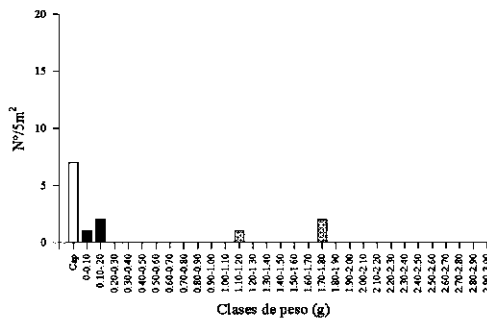
Mayo



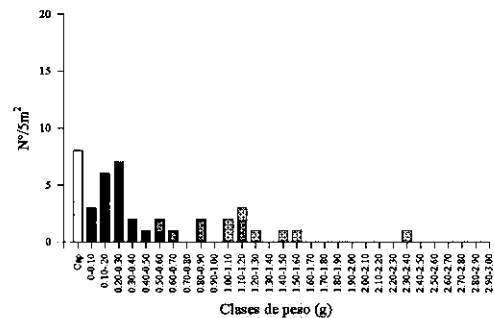
Julio



Agosto

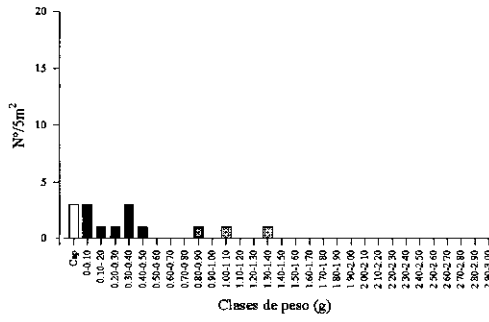


Septiembre

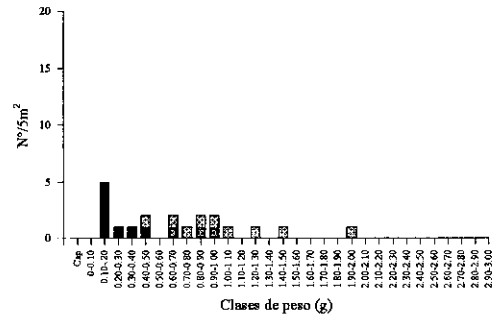


Octubre

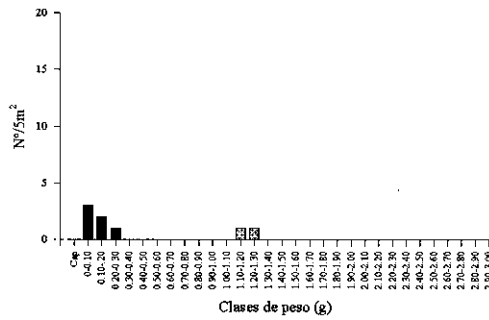
Figura III.114. Estructura demográfica de la población de *A. yoparensis* obtenida cada mes en el pasto introducido



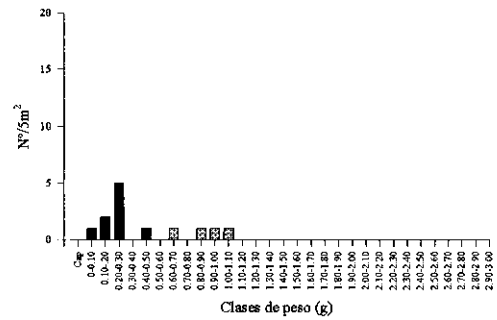
Noviembre



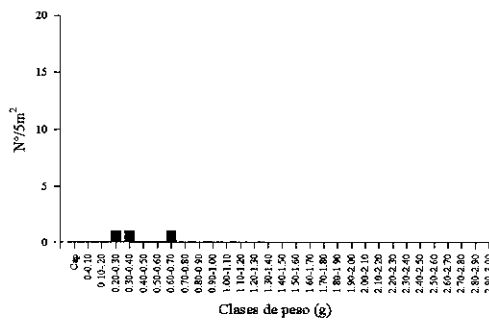
Diciembre



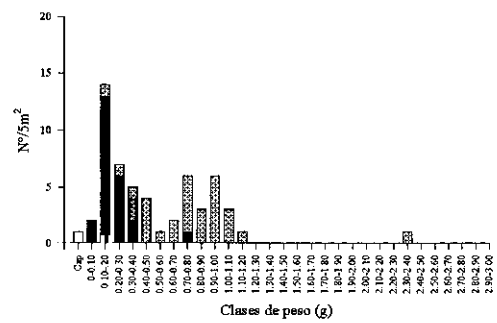
Enero 1995



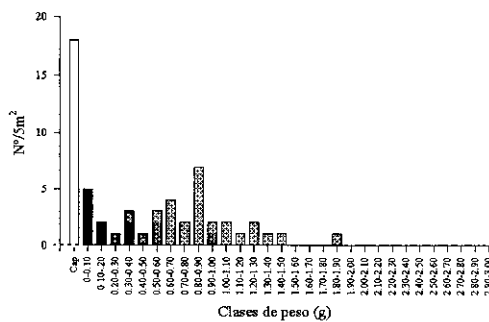
Febrero



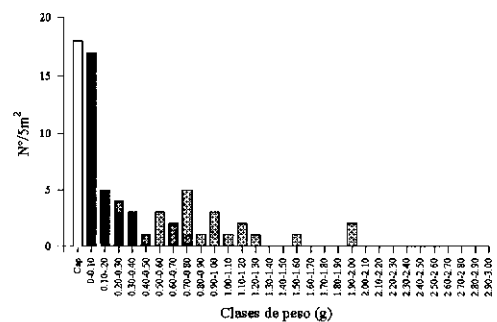
Marzo



Abril



Mayo



Junio

Figura III.114 (continuación). Estructura demográfica de la población de *A. yoparensis* obtenida cada mes en el pasto introducido

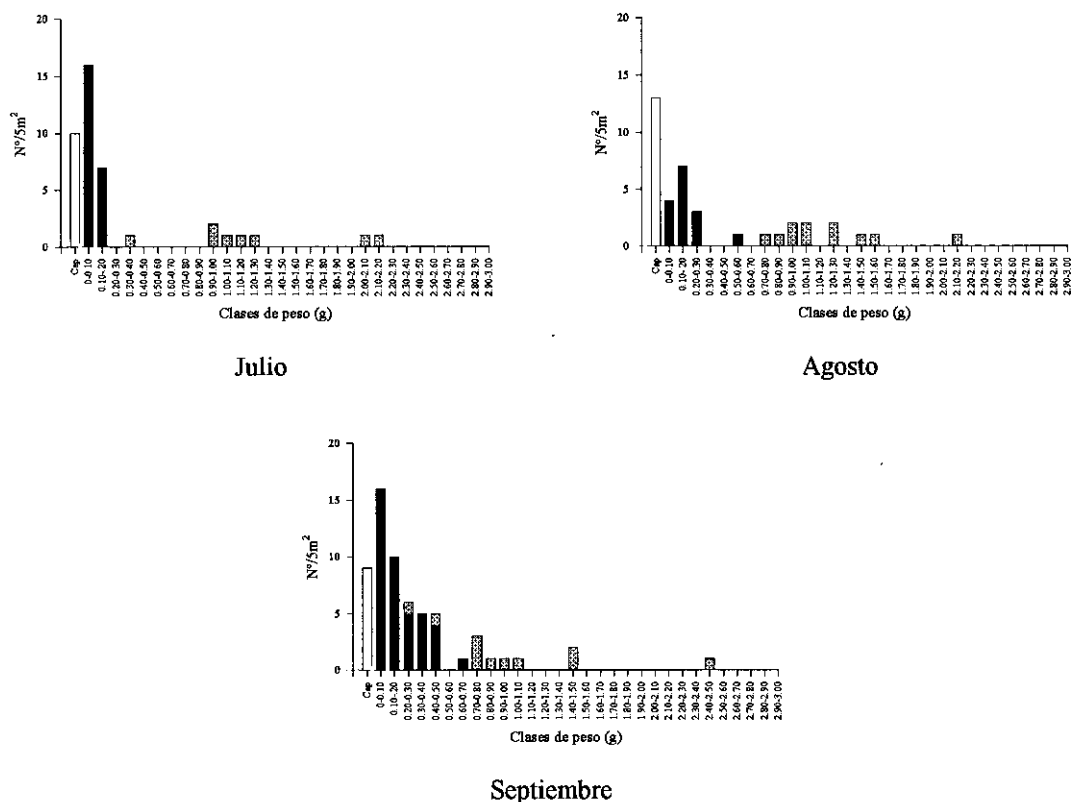


Figura III.114 (continuación). Estructura demográfica de la población de *A. yoparensis* obtenida cada mes en el pasto introducido

La observación de los histogramas mensuales de esta especie en el pasto también mostró un patrón similar al observado en la sabana. Al inicio de la época lluviosa los adultos que sobrevivieron la época seca se reproducen y depositan los primeros capullos del año. Estos originaron un pico de inmaduros en mayo y julio y, posteriormente, en octubre. La población disminuyó sus efectivos hacia el final de la época lluviosa y en diciembre la población estaba constituida por subadultos y adultos, principalmente. Al comienzo de la siguiente temporada de lluvias se repite la estructura de la población y de mayo a septiembre se sucedieron los nacimientos y la deposición de capullos. En septiembre de 1995 los inmaduros fueron más abundantes que los adultos.

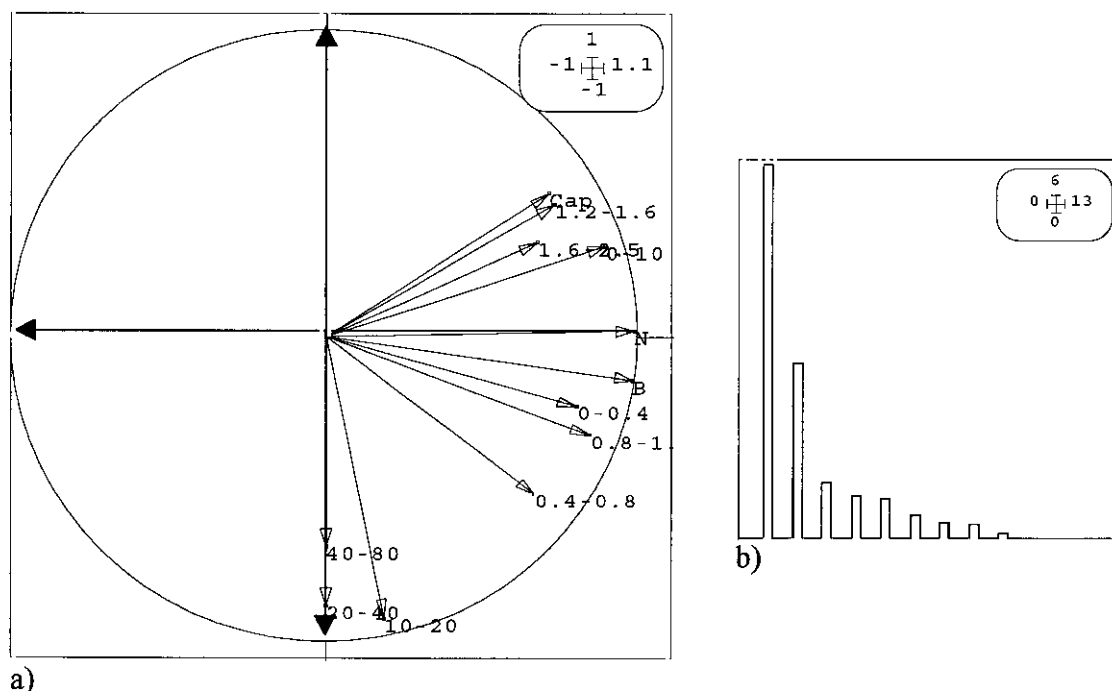
En mayo de 1994 apareció una nueva cohorte de 60 individuos procedentes de unos 12-15 adultos. En junio de 1995 unos 40 individuos procedían de unos 20 adultos. Al igual que en la sabana la relación entre el número de individuos (capullos más individuos de peso inferior a 0,10 g) en la nueva cohorte y el número de capullos osciló entre 2 y 5.

En general aparece una cohorte nueva cada año, más o menos definida, aunque existe una gran variabilidad entre un mes y el siguiente. La población está compuesta, al menos, por 2 generaciones: inmaduros de primer año y subadultos y adultos de 1 y 2 años. La época seca origina una mortalidad muy alta en la población y los escasos adultos supervivientes se reproducen rápidamente al comienzo de la época lluviosa. A veces, resulta difícil interpretar los resultados de algunos histogramas. Varias causas podrían ser las responsables:

1. Mortalidad muy elevada.
2. Reproducción no sincrónica en los parches de población.
3. Insuficiente número de muestras por mes.

Parece claro que los datos obtenidos en cada una de las muestras dependen de la distribución espacial de las poblaciones. En los capítulos precedentes se ha comprobado la naturaleza agregada de la distribución espacial en esta especie, por lo que es muy probable que hubiera muestras en las que la población no existía o era muy escasa.

Un análisis factorial de la dinámica poblacional muestra las variables que explican dicha dinámica (Figura III.115). En el anexo tabla 11 se muestran los datos empleados en el análisis así como las variables utilizadas.



a) **Figura III.115. Análisis de componentes principales de la dinámica poblacional. Ordenación de las variables (a) y representación relativa de los autovalores ("eigenvalues") obtenidos (b).**

Los dos primeros factores extraídos del análisis explicaron el 72,9% de la variabilidad total. El factor 1, que explica el 49,6% de la varianza total, está definido por aquellas variables que indican la fase de crecimiento de la población: Densidad, biomasa, reproducción y actividad. El factor 2, 23,3% de la varianza, muestra la fase de reposo de la población, definida por la distribución vertical de las poblaciones en la época seca. Los capullos están fuertemente relacionados con los individuos de peso superior a 1,2 g.

La ordenación de los puntos de muestreo (meses) se representa en la figura III.116.

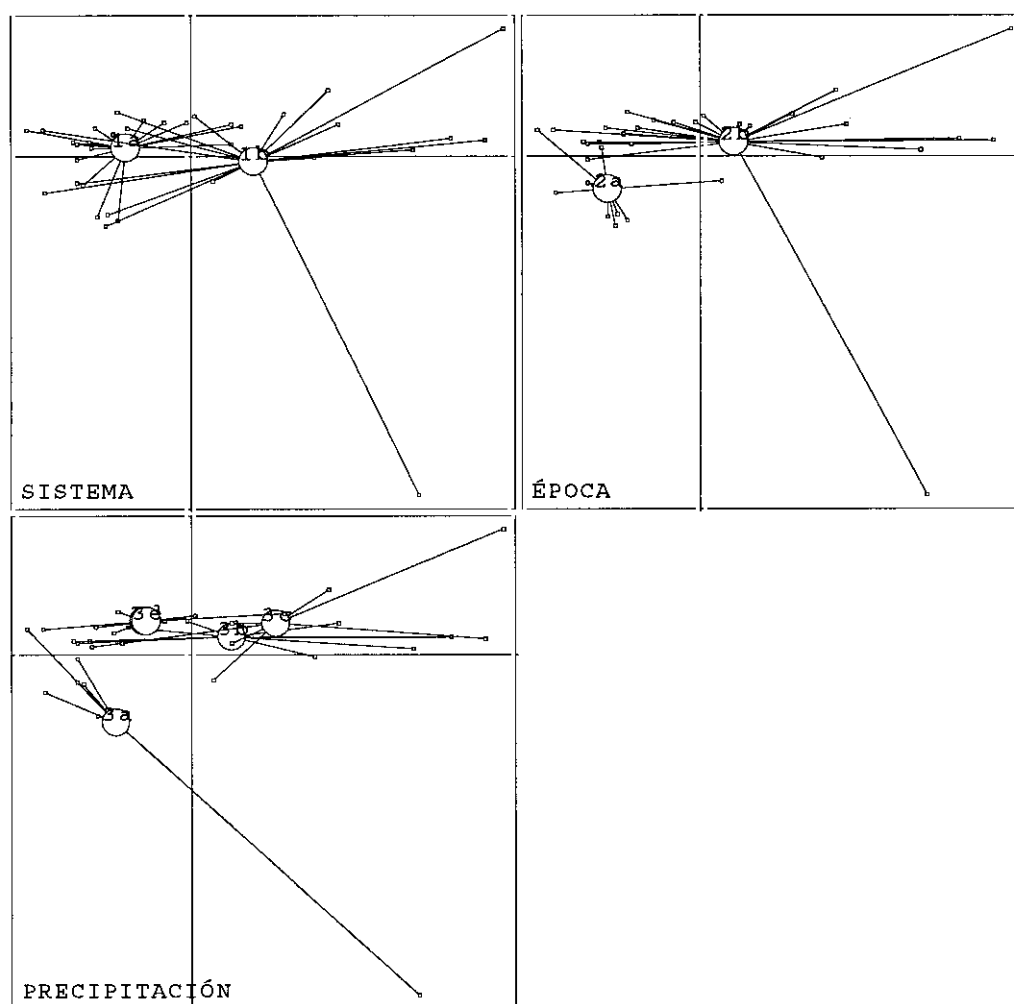


Figura III.116. Ordenación de las fechas de muestreo de ambos sistemas sobre el plano factorial definido por los ejes 1 y 2 según tres criterios: sistema (a: sabana, b: pasto), época (a: seca, b: lluviosa) y precipitación total durante el mes anterior a la toma de la muestra (a: 0-100 mm, b: 100-200 mm, c: 200-300 mm, d: 300-400 mm y e: 400-500 mm).

El eje 1 está claramente determinado por los datos del pasto, por tanto, el sistema afecta a la dinámica de las poblaciones de *A. yoparensis*.

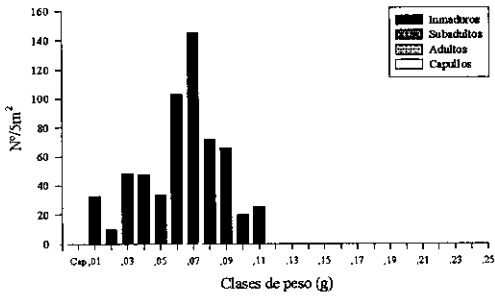
El ciclo vital podría quedar representado del siguiente modo:

Los inmaduros nacidos a principios de la época lluviosa llegan a subadultos y adultos en los últimos meses de la época lluviosa, quienes se reproducen y depositan capullos. Después de la fase reproductora los adultos y los inmaduros eclosionados descienden varias decenas de cm durante la época seca. La mortalidad es muy fuerte durante este periodo y los escasos supervivientes inmaduros y adultos vuelven a reproducirse al comienzo de una nueva temporada de lluvias.

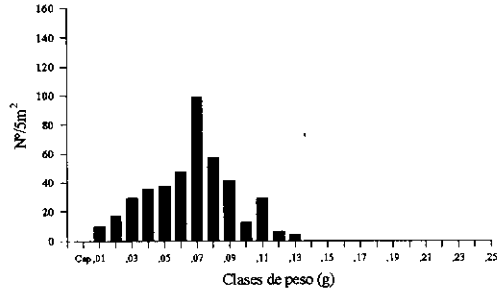
b) *G. sikuani*

Los histogramas obtenidos cada mes en ambos sistemas a partir de los datos corregidos por los lavados se muestran en las figuras III.117 (sabana) y III.118 (pasto).

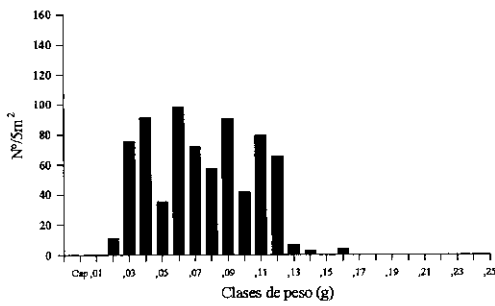
• Sabana



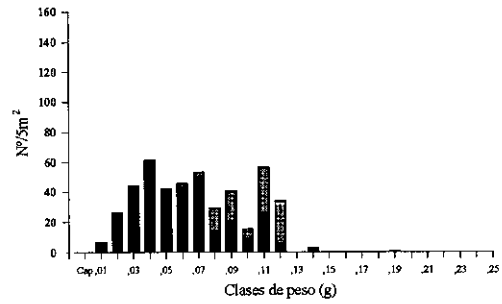
Abril 1994



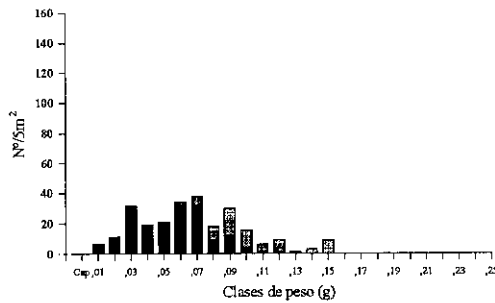
Mayo



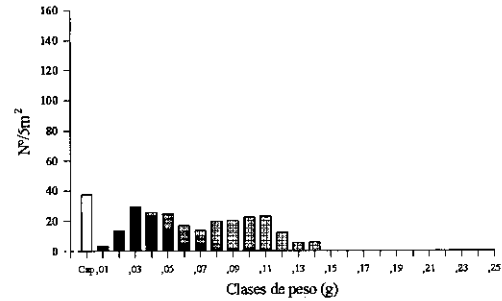
Julio



Agosto



Septiembre



Octubre

Figura III.117. Estructura demográfica de la población de *G. sikuani* obtenida cada mes en la sabana nativa.

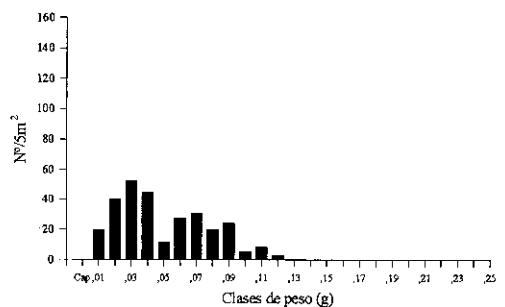
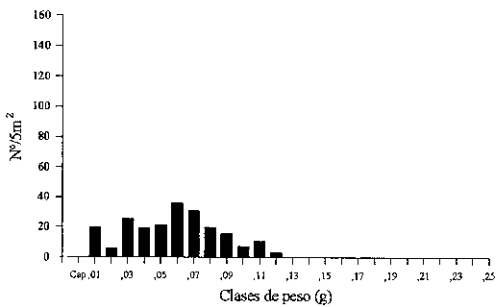
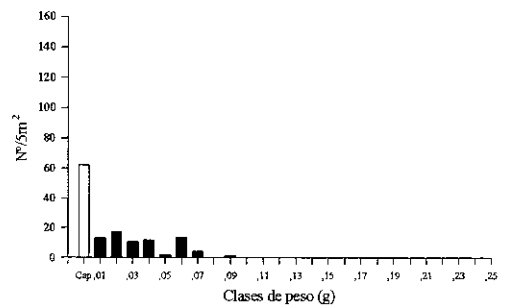
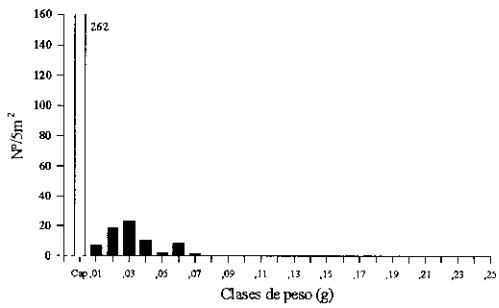
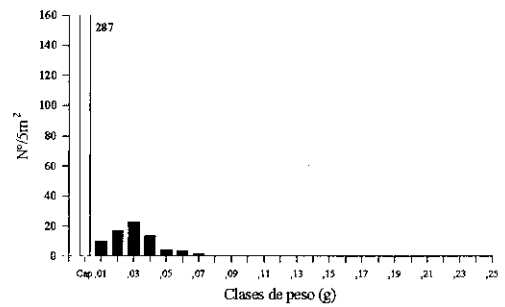
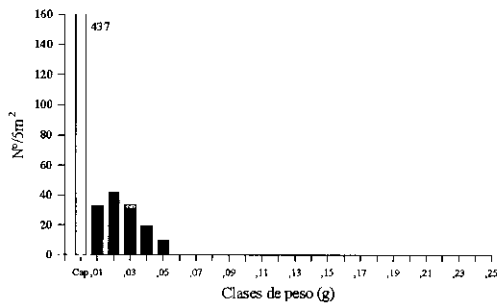
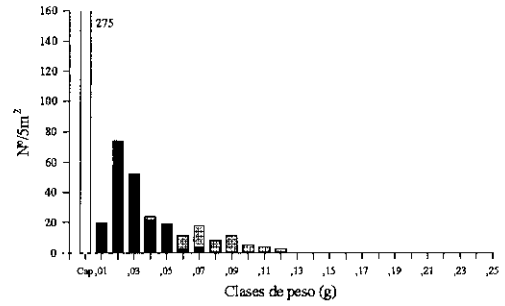
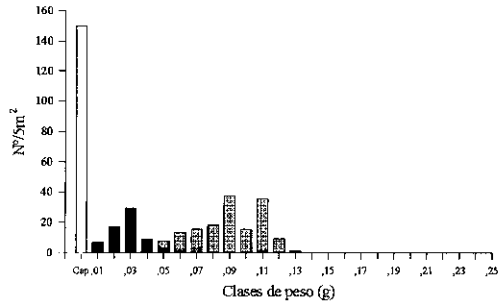


Figura III.117 (continuación). Estructura demográfica de la población de *G. sikuani* obtenida cada mes en la sabana nativa.

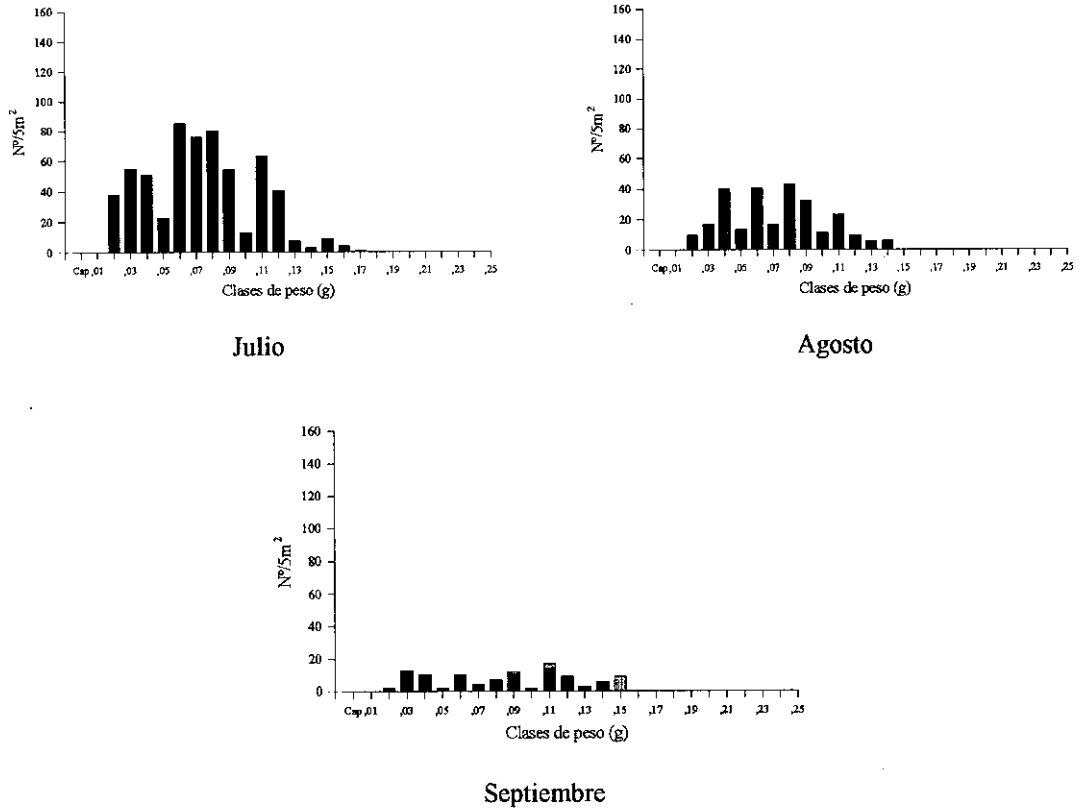


Figura III.117 (continuación). Estructura demográfica de la población de *G. sikuani* obtenida cada mes en la sabana nativa

En abril de 1994 la población estaba compuesta por individuos de 0,06 y 0,07 g, todos inmaduros, que llegaron a un peso máximo de 0,16 g en julio. En agosto aparecieron los primeros subadultos y adultos y parece que son dos las cohortes que constituyen toda la población, una de ellas compuesta por inmaduros de 0,04 g de peso y la otra por subadultos y adultos de 0,11 g. El número de efectivos de la población disminuyó en los meses siguientes. En octubre los adultos depositaron los primeros capullos, que eclosionaron un mes más tarde (ver capítulo III.1.2.4. de reproducción). En noviembre la estructura de la población es bimodal y parece estar constituida por una cohorte de inmaduros de 0,03 g y otra de adultos de peso entre 0,9 y 0,11 g. En diciembre la mayor parte de la población estuvo constituida por los nuevos efectivos y los adultos, probablemente, sufrieron una gran mortalidad. En los meses siguientes la población restante, compuesta por capullos e inmaduros, también disminuyó su número (mortalidad o distribución espacial fuertemente agregada). Al inicio de la época lluviosa se produce la incorporación de una nueva cohorte procedente de los capullos que sobrevivieron a la época seca. En agosto y septiembre hubo una reducción de individuos

y los primeros adultos del año aparecieron en septiembre, un mes más tarde que en el año anterior.

En noviembre de 1994 se encontraron 150 capullos que fueron depositados por unos 100 adultos del mes anterior. En diciembre 275 capullos por 150 adultos y en enero de 1995 437 capullos fueron producidos por unos 60 adultos. En julio de 1995 parece posible distinguir la cohorte que procede de los 437 capullos encontrados en enero. Si se consideran todos los datos obtenidos, la fecundidad de *G. sikuani* en la sabana fue de 3 capullos adulto⁻¹ año⁻¹.

- Pasto

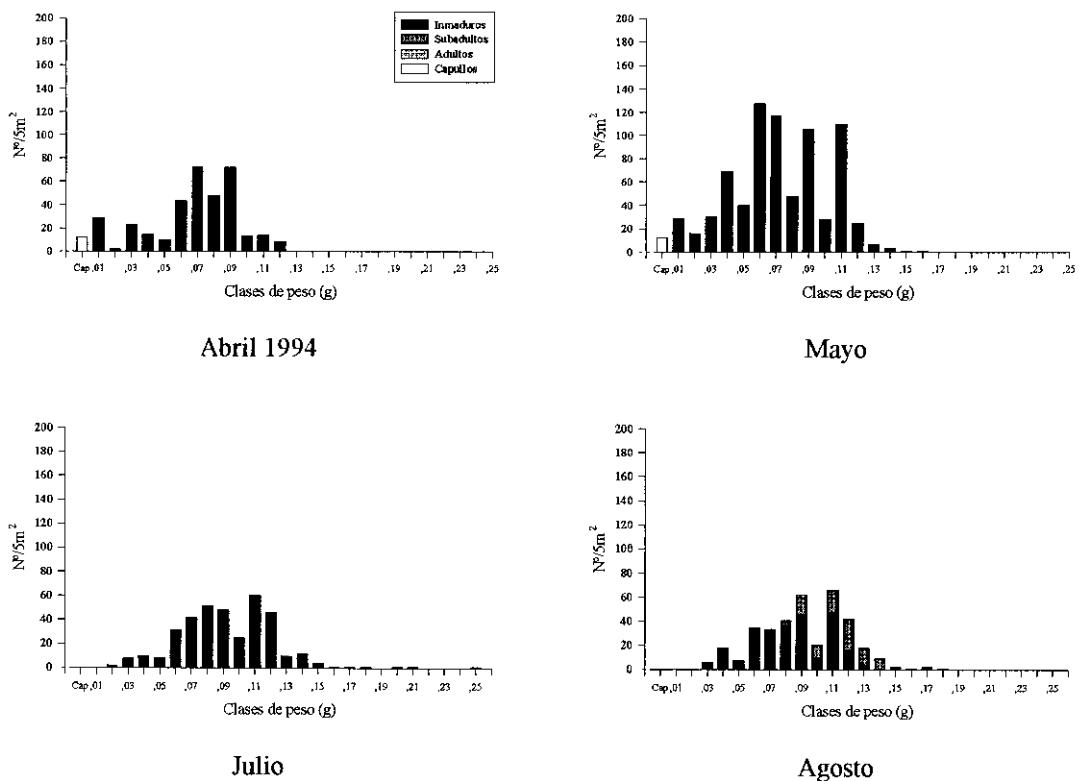
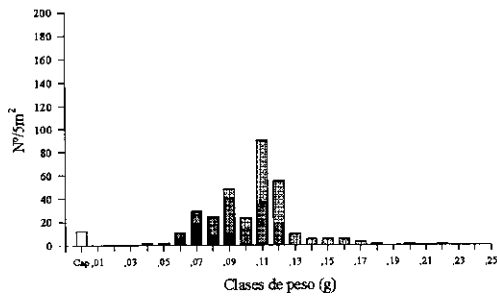
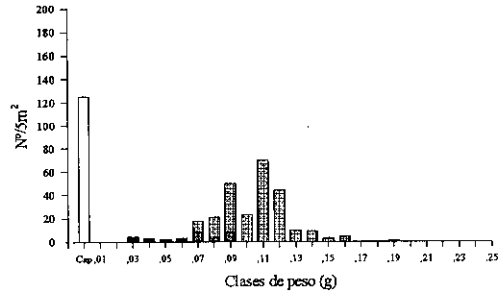


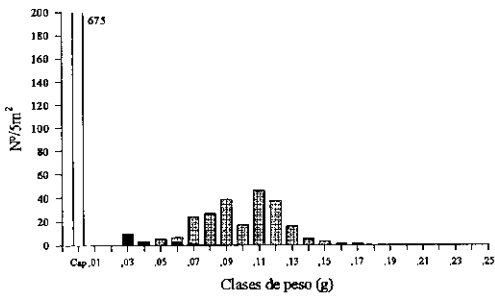
Figura III.118. Estructura demográfica de la población de *G. sikuani* obtenida cada mes en el pasto introducido.



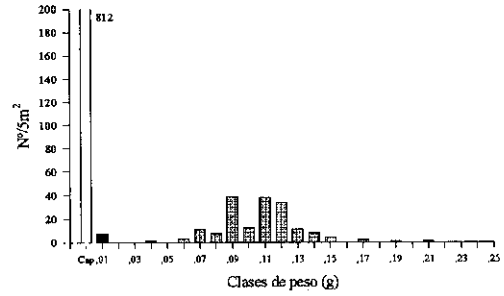
Septiembre



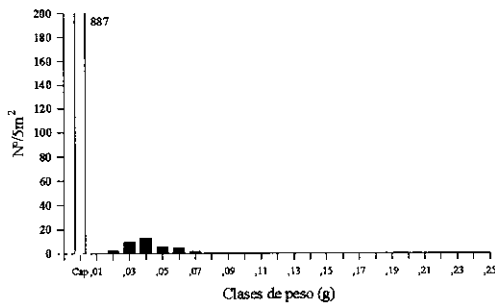
Octubre



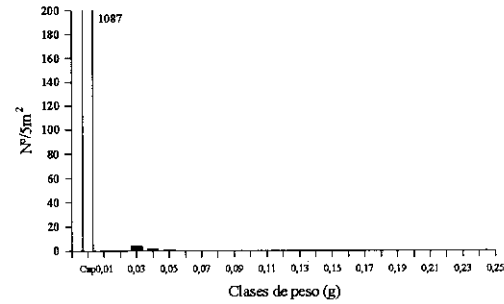
Noviembre



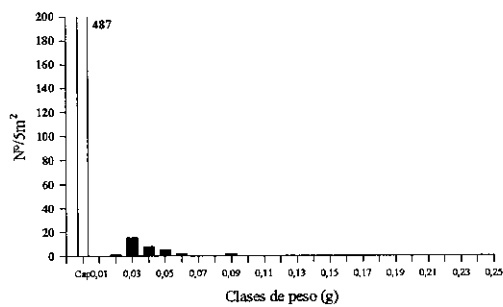
Diciembre



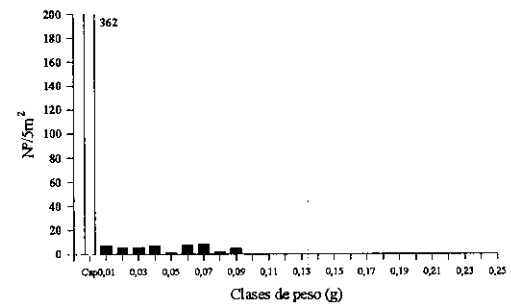
Enero 1995



Febrero



Marzo



Abril

Figura III.118 (continuación). Estructura demográfica de la población de *G. sikani* obtenida cada mes en el pasto introducido.

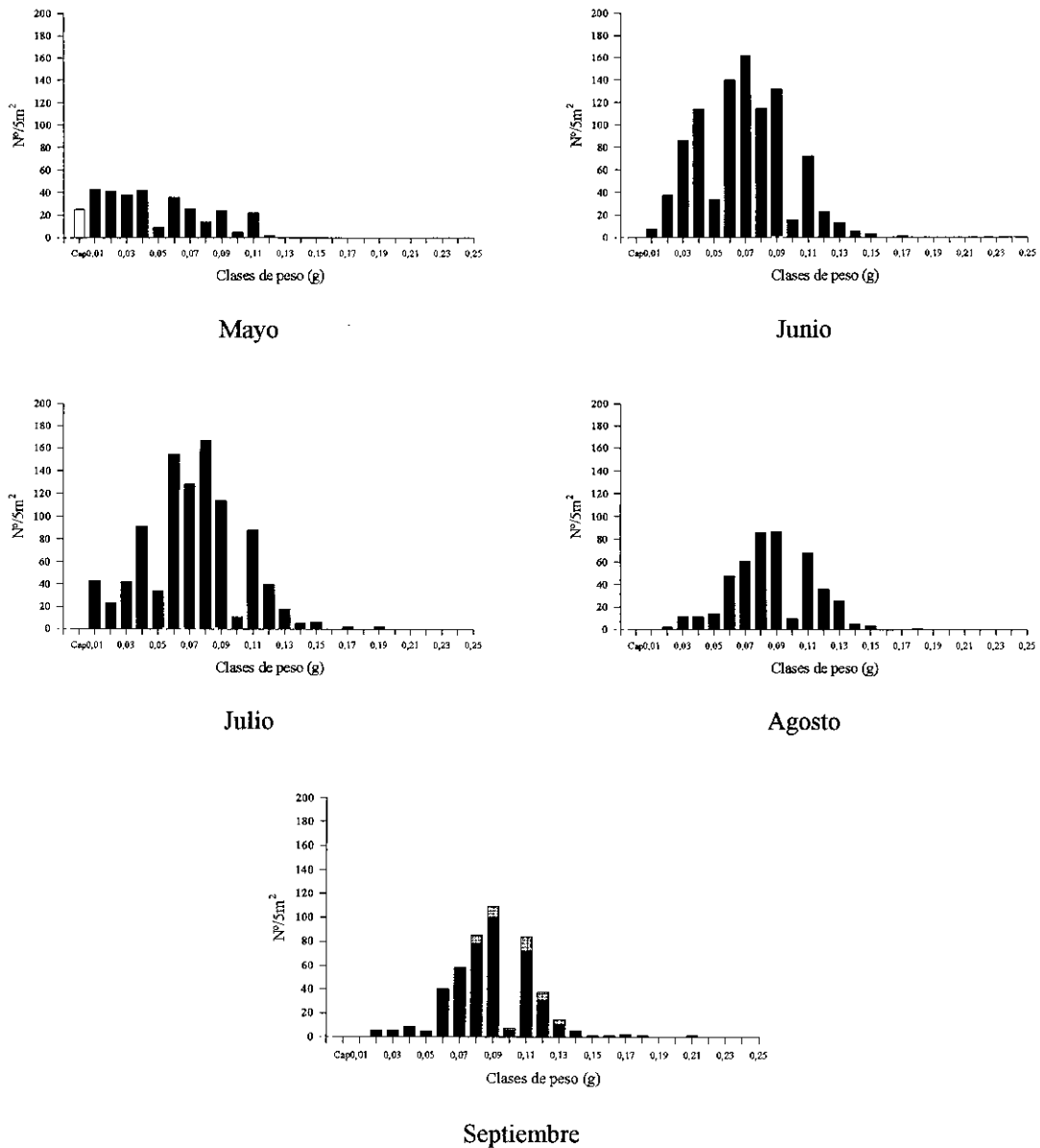


Figura III.118 (continuación). Estructura demográfica de la población de *G. sikuani* obtenida cada mes en el pasto introducido.

La observación de los histogramas mensuales de esta especie en el pasto mostró un patrón similar al observado en la sabana, en el que los subadultos y adultos comenzaron a desarrollarse en agosto de 1994. En septiembre aparecieron los primeros capullos y de octubre a diciembre la población estuvo compuesta por adultos principalmente. Entre octubre y diciembre hubo pocos nacimientos, se obtuvieron muy pocos individuos en las clases de peso más bajas, es decir, los nacimientos se producirán, en su gran mayoría, al comienzo de la época lluviosa siguiente, en abril de 1995. También hubo una mortalidad muy elevada que provocó una reducción

importante de la densidad durante la época seca. En abril y mayo comenzó la incorporación de una nueva cohorte de inmaduros a la población, aumentando su número en junio y julio. Durante este último mes parece observarse los restos de la cohorte del año anterior, formada por individuos de 0,17 y 0,19 g de peso. En agosto hubo una reducción de estos y en septiembre aparecieron los primeros adultos del año, también un mes después que en el año precedente. Un hecho importante es que de junio a septiembre de 1995 aparece un hueco en la clase de peso 0,10 g, quizás es la separación entre la cohorte nueva del año y la de los supervivientes del año anterior.

La fecundidad de *G. sikuaní* en el pasto fue de 4 capullos adulto⁻¹ año⁻¹. En los últimos meses del año 1994 aparecieron entre 200 y 250 adultos que depositaron un máximo de 1087 capullos en febrero de 1995. En el último mes de muestreo, de los 1000 capullos obtenidos quedaron unos 400 individuos que se reproducirán y la gran mayoría morirá.

Un análisis factorial de la dinámica poblacional se muestra en la figura III.119. En el anexo tabla 12 se muestran los datos empleados en el análisis así como las variables utilizadas.

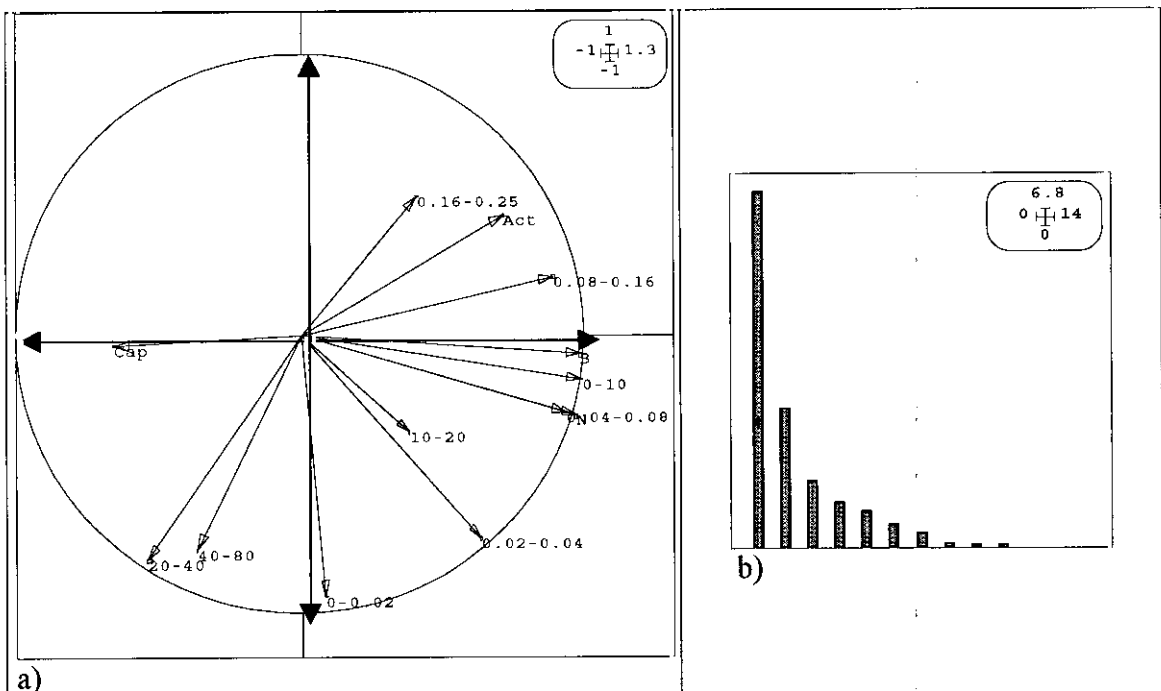


Figura III.119. Análisis de componentes principales de la dinámica poblacional. Ordenación de las variables (a) y representación relativa de los autovalores ("eigenvalues") obtenidos (b).

Los dos primeros factores extraídos del análisis explicaron el 69,7% de la variabilidad total. El factor 1, que explica el 49,9% de la varianza total, separa la época de crecimiento y actividad de la población frente a la época de reproducción, en la que no hay crecimiento (aumento de biomasa) y que está representada por los capullos obtenidos durante los meses de la época seca. El factor 2, 19,8% de la varianza, muestra la distribución vertical de las poblaciones en la época seca y los nacimientos producidos, que ocurren tanto al final como al principio de la época lluviosa. Es decir, los nacimientos se producen cuando la población se halla en los estratos inferiores.

La ordenación de los puntos de muestreo (meses) se representa en la figura III.120.

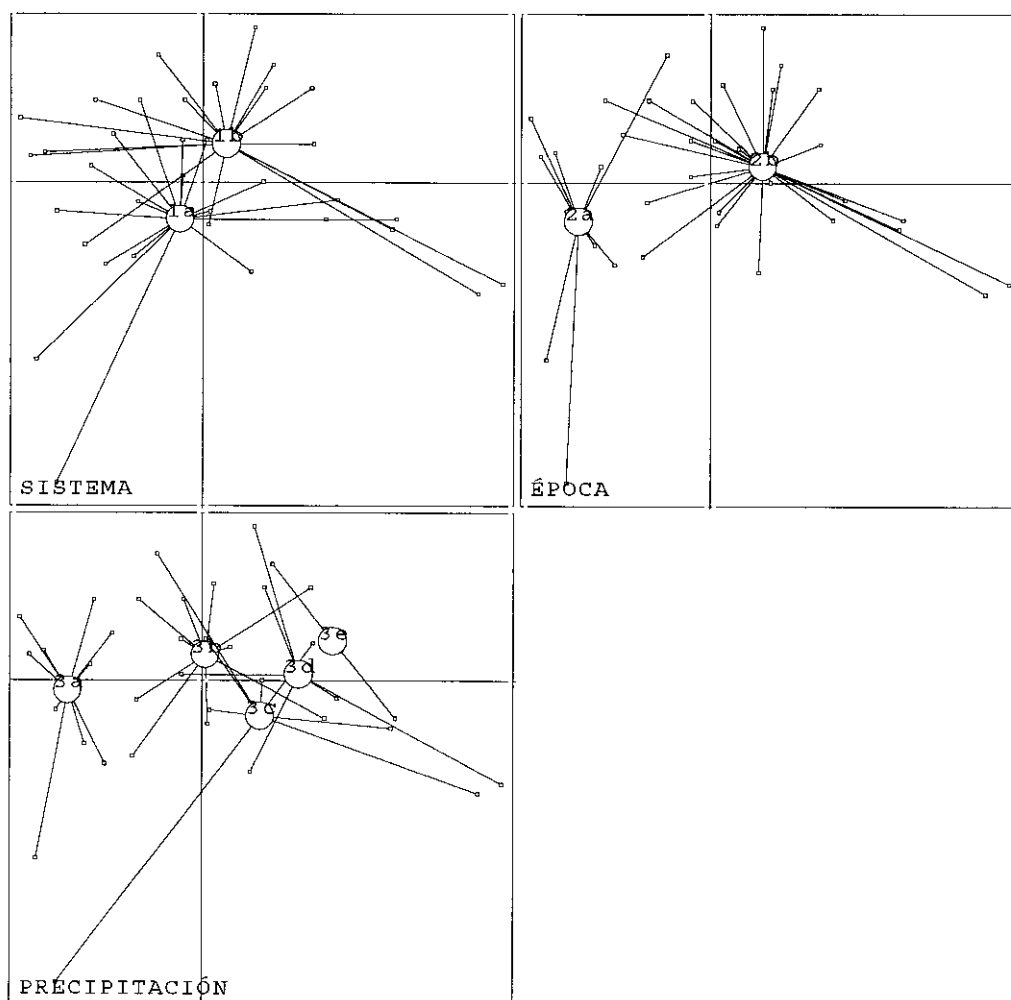


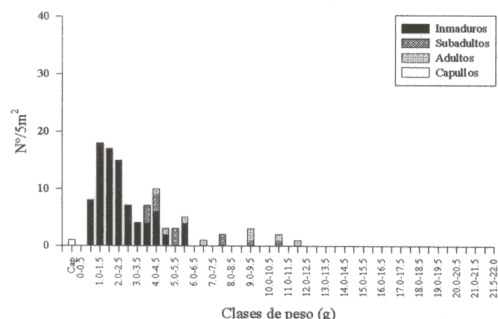
Figura III.120. Ordenación de las fechas de muestreo de ambos sistemas sobre el plano factorial definido por los ejes 1 y 2 según tres criterios: sistema (a: sabana, b: pasto), época (a: seca, b: lluviosa) y precipitación total durante el mes anterior a la toma de la muestra (a: 0-100 mm, b: 100-200 mm, c: 200-300 mm, d: 300-400 mm y e: 400-500 mm).

No parece existir un efecto claro del sistema sobre alguna de las variables consideradas, aunque es posible que el pasto influya en la biomasa y la actividad de la población de manera positiva, ya que el "centroide" del pasto (punto medio con relación a la nube de puntos) se haya desplazado hacia el lugar que ocupan dichas variables. La ordenación de los objetos (meses) respecto a la época y la precipitación muestra que los valores más altos de biomasa aparecen en la época lluviosa, cuando la precipitación total es superior a los 300 mm mensuales.

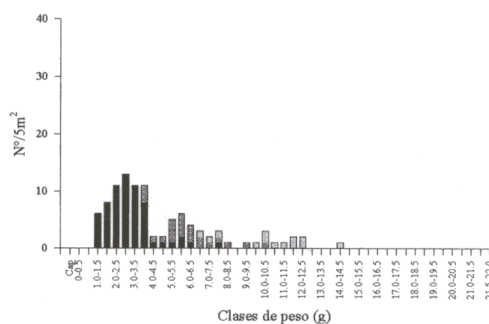
En resumen, el ciclo vital de *G. sikuaní* se caracteriza por la presencia de dos cohortes anuales, una nueva que surge al comienzo de la época lluviosa y otra constituida por los supervivientes, escasos, de la época seca. Estas dos cohortes pueden llegar a solaparse, de modo que al final del año es difícil distinguir una de otra. Tras la aparición de los primeros adultos comienza el periodo reproductor y se depositan los primeros capullos. Estos permanecerán durante toda la época seca y eclosionarán al comienzo de la siguiente temporada de lluvias, aunque puede haber algunos que lo hagan antes de la entrada de la época seca. Quizás, también hay una mortalidad de capullos muy alta, ya que en algunos meses donde se encontraron capullos no hay nacimientos.

c) *M. carimaguensis*

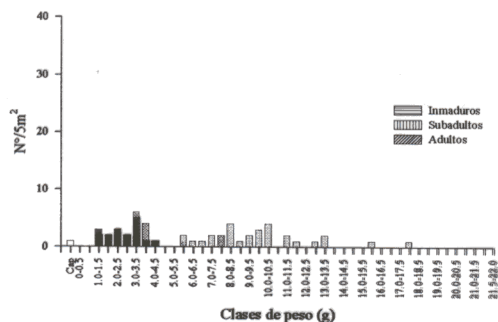
Sólo se representan los histogramas de la población del pasto ya que en la sabana no se obtuvieron suficientes individuos (figura III.121). Con el fin de precisar con más detalle la dinámica poblacional también se muestran los histogramas de los individuos que están inactivos de tal modo que se puedan diferenciar las diferentes cohortes.



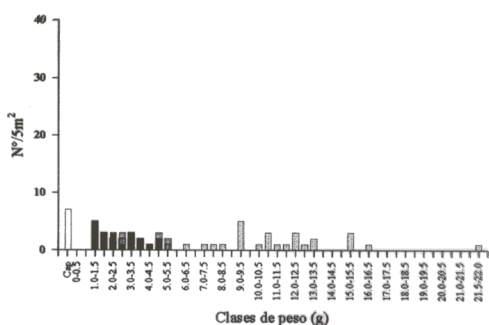
Abril 94



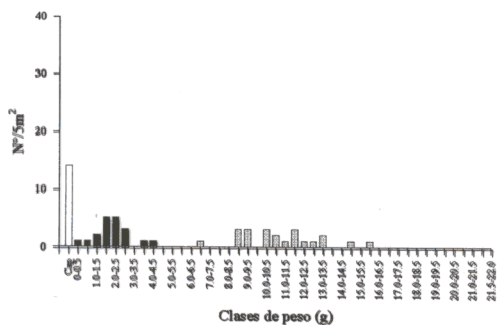
Mayo



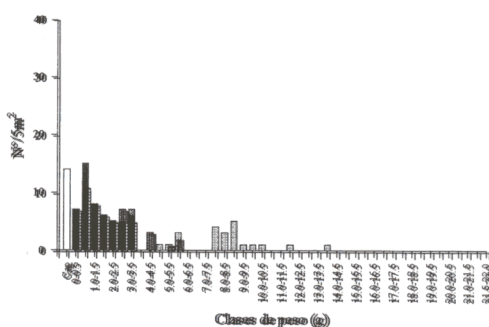
Julio



Agosto

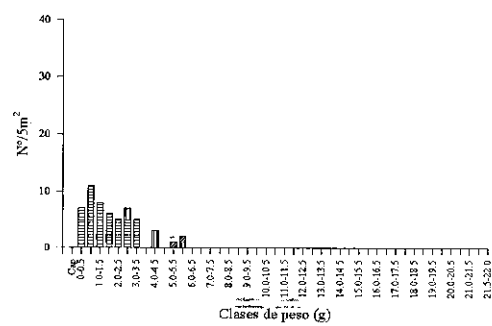
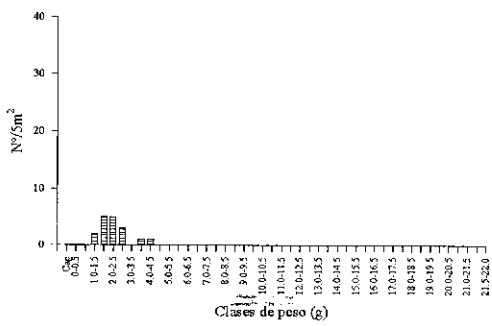
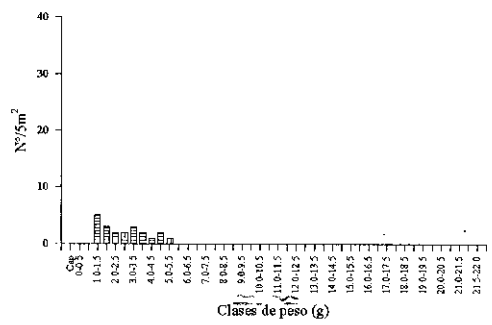
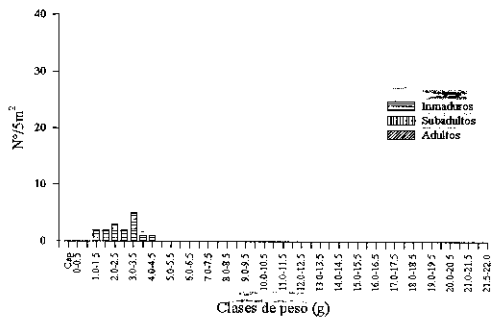


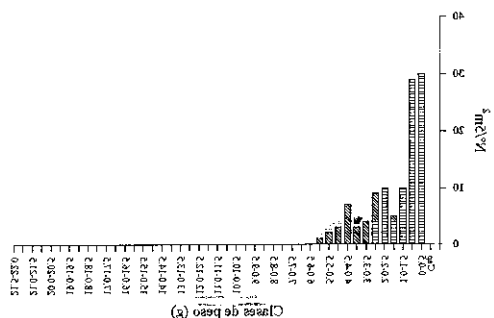
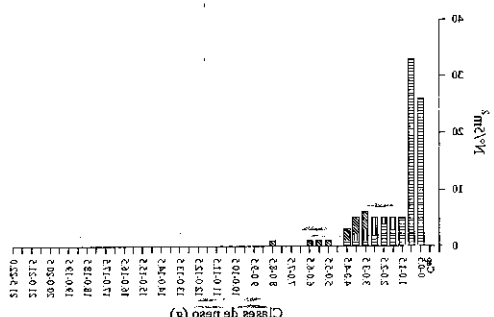
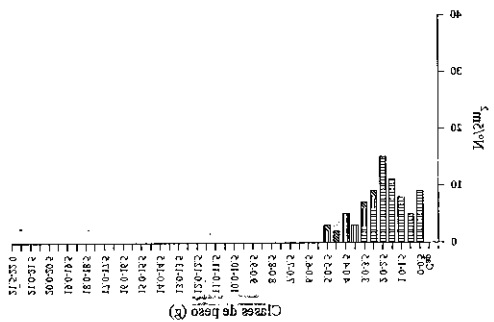
Septiembre

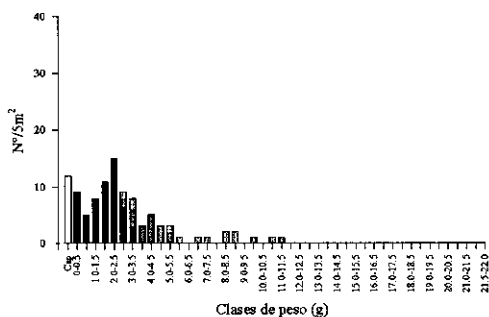


Octubre

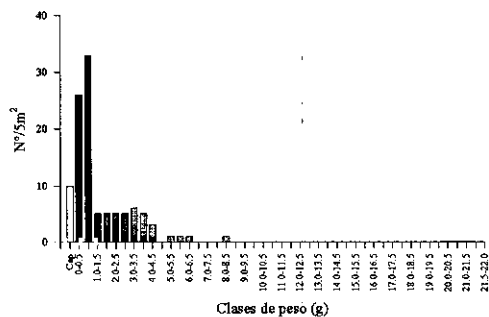
Figura III.121. Estructura demográfica de la población de *M. carimaguensis* en el pasto introducido.



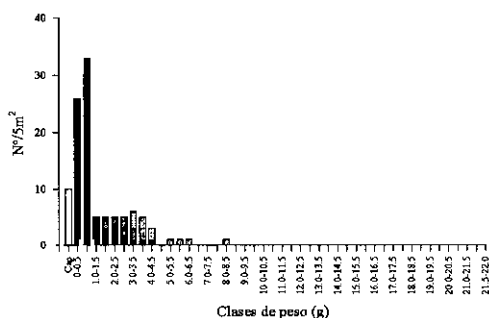




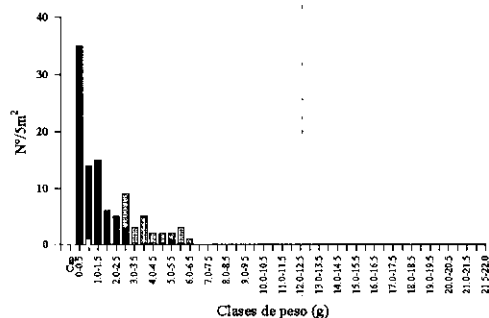
Noviembre



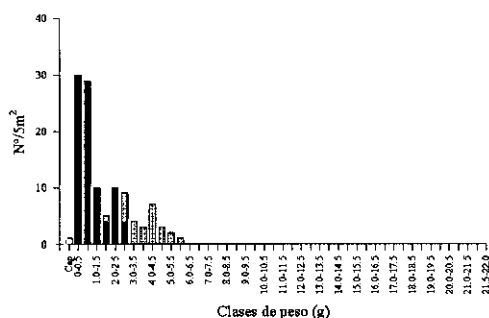
Diciembre



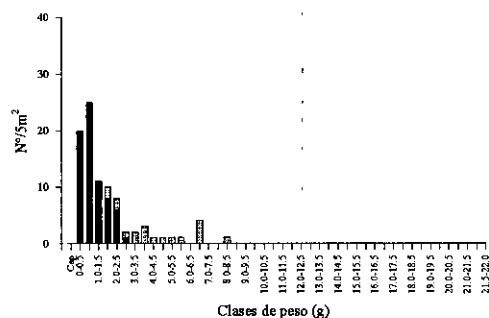
Enero 95



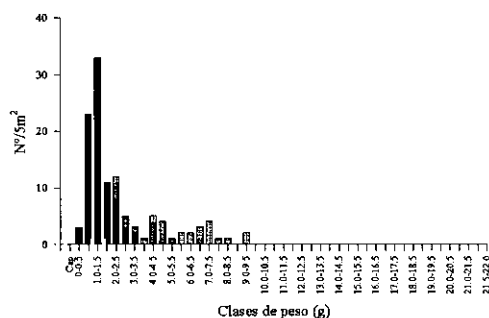
Febrero



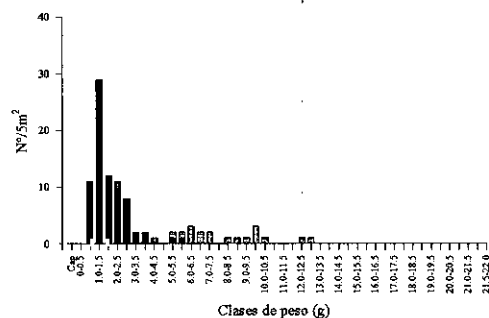
Marzo



Abril



Mayo



Junio

Figura III.121 (continuación). Estructura demográfica de la población de *M. carimaguensis* en el pasto introducido.

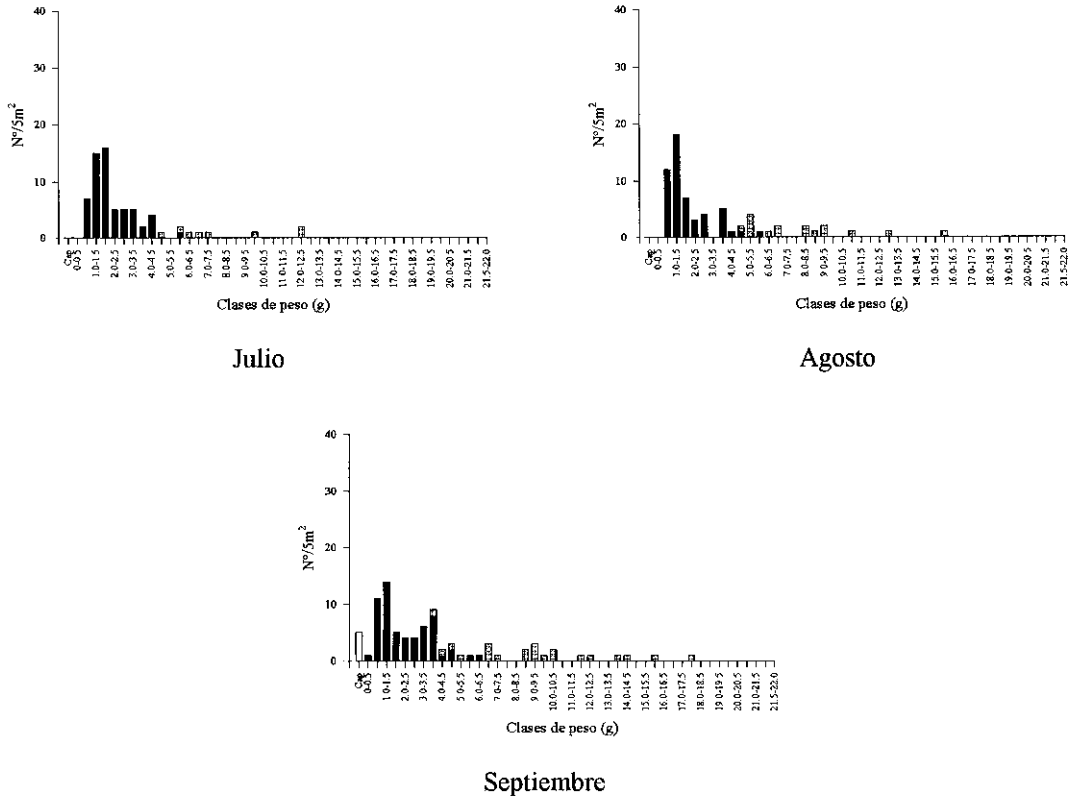
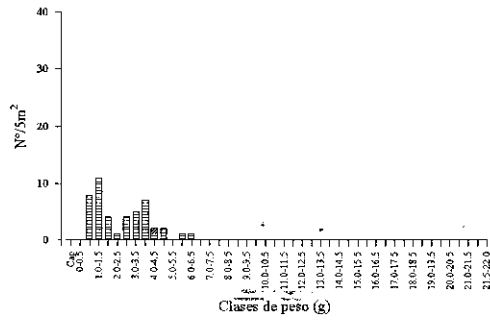
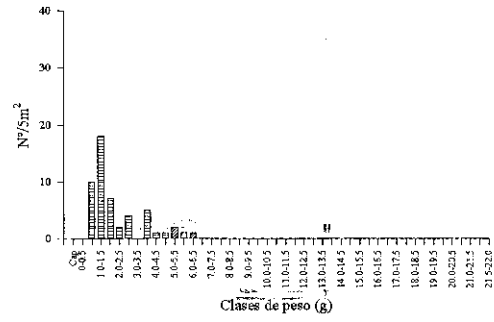
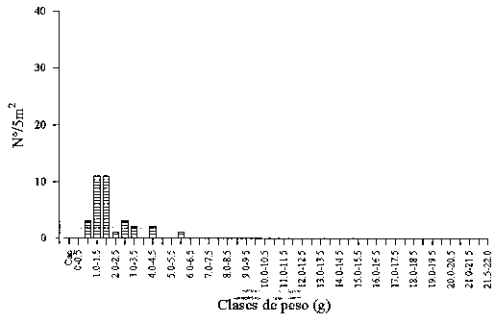


Figura III.121. Estructura demográfica de la población de *M. carimaguensis* en el pasto introducido.

A pesar de no distinguir claramente las cohortes que constituyen la población analizada de *M. carimaguensis*, es posible que sean tres las que conviven. En abril de 1994 una cohorte estaría constituida por individuos inmaduros, nacidos al final de la época lluviosa anterior (en octubre y noviembre de 1993), otra generación constituida por inmaduros y subadultos (del año 1992) y otra por subadultos de más peso y adultos (año 1991). En este mes, la relación inmaduros/maduros¹ es de 4.0 y todos los individuos están activos.

En mayo de 1994 la presencia de las tres cohortes se aprecia mejor y parte de los inmaduros de mayor peso pasaron a subadultos. En julio sólo el 5,9% de los inmaduros estaban activos, que serían los nacidos a finales de 1993; el límite de peso de estos inmaduros se situó entre 1 y 4 g. Prácticamente la totalidad de la población activa estaba constituida por adultos de dos cohortes, quienes comenzaron el periodo reproductor (en este mes se encontró el primer capullo del año).



En agosto la situación fue muy parecida al mes anterior con solamente el 5% de los inmaduros activos y algunos subadultos también. Los adultos, que seguían depositando capullos, oscilaron entre los 6 y 22 g de peso hasta que en septiembre se producen los primeros nacimientos (la cantidad de inmaduros activos aumenta por esta razón). Los inmaduros recién eclosionados, que constituyen la nueva cohorte de 1994, se solapan con la del año 1993. Todos los adultos siguen activos y depositando capullos.

En octubre la nueva cohorte aumenta por la eclosión de más capullos y aparecen los primeros adultos inactivos, quizás tras haber depositado los capullos. Es posible que los que fueron considerados como subadultos sean adultos que reabsorbieron el clítelos antes de entrar en diapausa (por esa razón se ha considerado maduros e inmaduros). La mayoría de los adultos pesaron de media entre 7,5 y 9 g.

En noviembre todos los inmaduros y subadultos se encontraban inactivos. Los adultos inactivos bajaron su peso hasta 3 g (ver capítulo III.1.2.2.4.). Quizás las cohortes de los años 1992 hasta 1994 estén incluidas en la población inactiva y que la del año 1991, constituida sólo por adultos, siga activa.

En el último mes del año aumenta la densidad de inmaduros por los nacimientos producidos y sólo hubo un individuo adulto activo. En esta fase de inactividad total de la población, los adultos presentaron un peso similar a lo subadultos e inmaduros, como resultado de vaciar su contenido intestinal y pérdidas de agua.

Durante los meses de enero, febrero y marzo de 1995 la relación entre inmaduros y maduros fue de 6.3, 3.4 y 3.3, respectivamente. Quizás hay una mortalidad de los inmaduros que se situaron en los estratos superficiales durante la diapausa, ya que es donde se producen las mayores fluctuaciones de humedad. En marzo también apareció un capullo que permaneció toda la época seca y en abril comenzaron a activarse de nuevo.

En mayo toda la población estaba activa y la relación inmaduros/maduros descendió hasta 2.5 debido, quizás, a una mortalidad de inmaduros o un crecimiento de

¹ (subadultos + adultos)

los inmaduros de segundo año a subadultos. La mayoría de los inmaduros podrían ser de la cohorte 1994 ya que pesaron entre 0,5 y 1,5 g.

En junio de 1995 el número de adultos disminuye posiblemente por la muerte de algunos adultos, los de mayor peso o por depredación tras una fuerte tormenta. En condiciones naturales se observó más de una vez que el ave *Polyborus plancus* (Falconidae) ingería los individuos de *M. carimaguensis* que se encontraban sobre la superficie del suelo (aunque no hay datos para confirmar el efecto sobre la densidad poblacional que presenta la depredación). También comienzan algunos inmaduros el periodo de diapausa, lo que muestra que los inmaduros sólo son activos durante los primeros 3 ó 4 meses de la temporada de lluvias. En julio aumenta el número de inmaduros inactivos y de nuevo el límite del peso se situó en torno a los 4 g.

En agosto aparecieron los primeros adultos inactivos y no se obtuvieron capullos; quizás adultos que no intervienen en la reproducción o la alta variabilidad espacial explican estos datos. En septiembre la población estuvo constituida por 4 cohortes, adultos nacidos en el año 1991 y 1992, inmaduros de dos años nacidos en 1993 e inmaduros nacidos en 1994.

El nulo éxito de los cultivos en el laboratorio unido al solapamiento de los individuos pertenecientes a diferentes cohortes hace difícil conocer con exactitud cuántas cohortes constituyen la población estudiada de *M. carimaguensis*.

Respecto a la fecundidad ésta podría analizarse de dos formas:

1. Considerando el máximo de adultos de un mes (27 en julio de 1994) y el máximo de inmaduros en alguno de los meses siguientes (60 inmaduros hasta 1 g de peso en enero de 1995) se obtendría un valor de 2,2 inmaduros por cada adulto, es decir, $1,1 \text{ capullos adulto}^{-1} \text{ año}^{-1}$.
2. Considerando, arbitrariamente, los adultos de peso mayor de 9 g, 65 en total, ya que en el análisis de componentes principales esta variable era la más cercana a los capullos, la fecundidad es de $0,89 \text{ capullos adulto}^{-1} \text{ año}^{-1}$, valor muy próximo al anterior. Los adultos pesan de media 9,63 g cuando

depositan los capullos (Tabla III.42).

Tabla III.42. Relación entre el número de adultos activos de *M. carimaguensis*, peso de los mismos y la cantidad de capullos depositados.

Fecha	Nº adultos activos (total)	P _{total} adultos (g)	Peso _{medio} ± desv. est.	Nº capullos al mes siguiente
Julio 1994	27 (27)	270,75	10,03 ± 2,8	7
Agosto	26 (26)	301	11,58 ± 3,3	14
Septiembre	22 (22)	241,5	10,98 ± 2,1	14
Octubre	18 (20)	159,0	8,83 ± 1,8	12
Noviembre	12 (17)	93,5	7,79 ± 2,4	10
Agosto 1995	13 (16)	111,75	8,60 ± 3,1	5

Parece que no todos los adultos intervienen en la reproducción (figura III.122) puesto que hay casi la mitad de capullos que de adultos, aunque también puede ser que intervengan al siguiente mes y los que ya han depositado capullos entren en diapausa. Si la fecundidad hubiera sido más baja apoyaría la hipótesis de reproducción en el cuarto año; una forma de analizar exactamente dicha hipótesis sería observar si el interior de las espermatecas de los individuos adultos inactivos contiene espermatozoides.

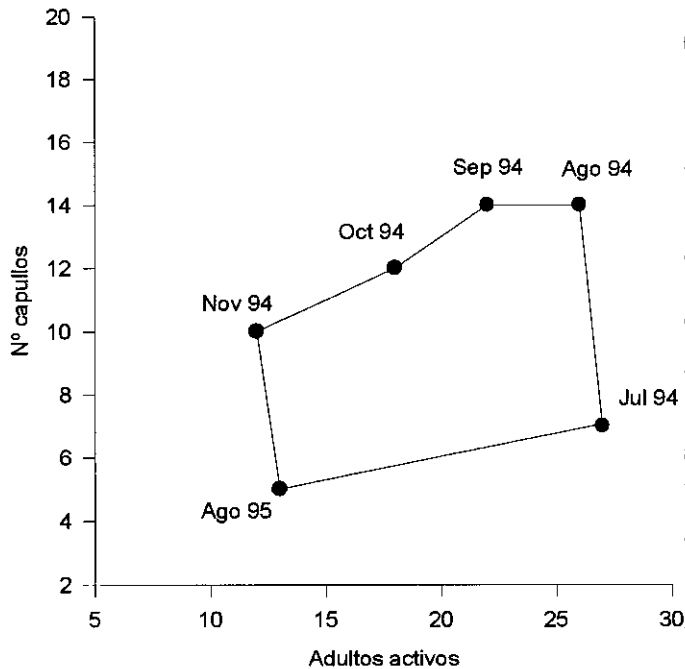
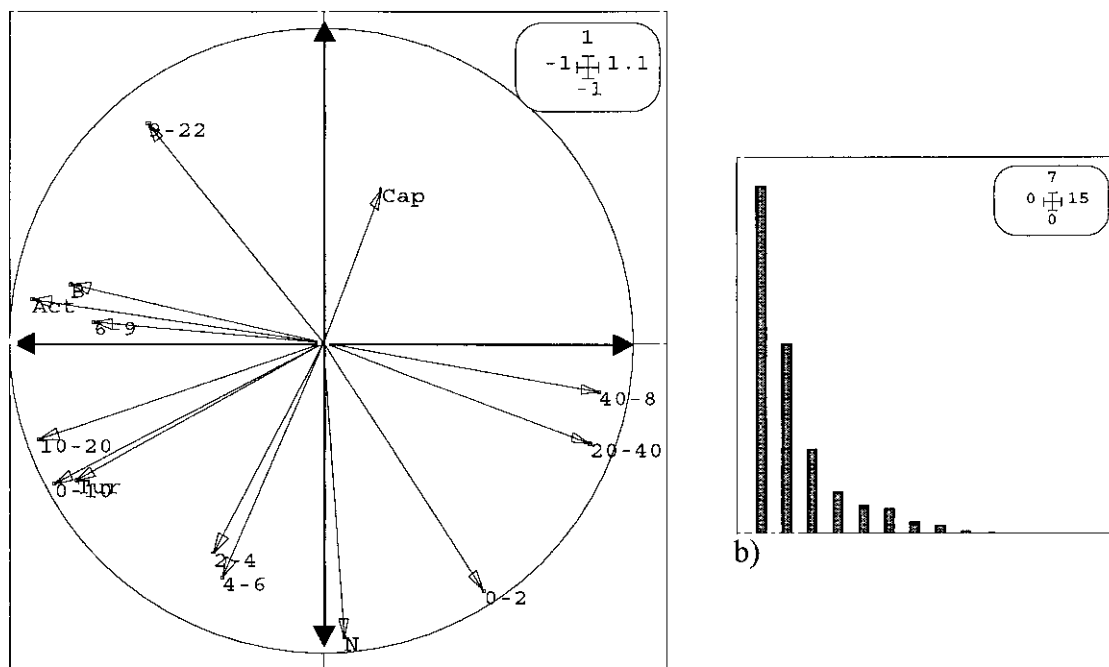


Figura III.122. Relación entre el número de adultos activos y los capullos obtenidos.

El análisis de componentes principales se muestra en la figura III.123. En el anexo tabla 13 se muestran los datos empleados en el análisis así como las variables utilizadas.



a)

Figura III.123. Análisis de componentes principales de la dinámica poblacional. Ordenación de las variables (a) y representación relativa de los autovalores ("eigenvalues") obtenidos (b).

Los dos factores extraídos del análisis de componentes principales explicaron el 71,8% de la varianza total. El eje 1, 46,4% de la varianza, separa la época en la que la población ocupa los primeros estratos, produciendo turrículos frente al periodo en el que la población está inactiva en los estratos profundos, inmaduros de peso entre 0 y 2 g la mayor parte del año.

El eje 2, 25,4% de la variabilidad total, muestra la oposición entre el periodo reproductor, con pocos individuos pero de gran tamaño que depositan capullos, frente a los nacimientos que aportan muchos individuos a la densidad pero con poca biomasa.

La ordenación de los puntos de muestreo (meses) se representa en la figura III.124.

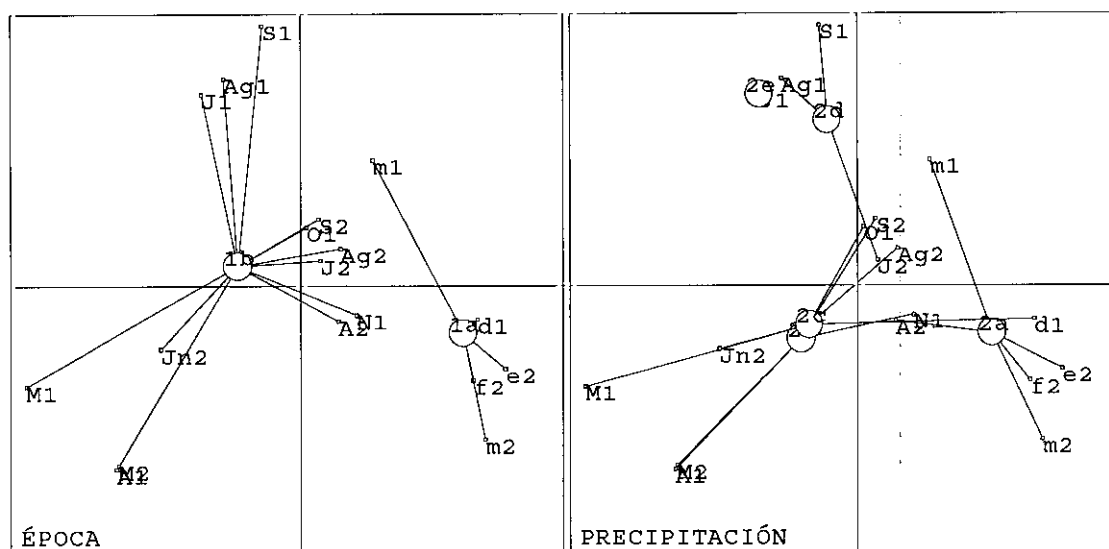


Figura III.124. Ordenación de las fechas de muestreo de ambos sistemas sobre el plano factorial definido por los ejes 1 y 2 según dos criterios: época (a: seca, b: lluviosa) y precipitación total durante el mes anterior a la toma de la muestra (a: 0-100 mm, b: 100-200 mm, c: 200-300 mm, d: 300-400 mm y e: 400-500 mm). En minúscula se indican los meses de la época seca y en mayúsculas los de la época lluviosa.

Finalmente, el ciclo vital de *M. carimaguensis* podría resumirse del siguiente modo:

Los individuos eclosionados en septiembre u octubre, descienden rápidamente hacia los estratos inferiores para entrar en diapausa. Al inicio de la temporada de lluvias se activan y permanecen así durante 3-4 meses, hasta julio, momento en el que de nuevo entran en diapausa (4 g de peso máximo) y pasan el resto de la época lluviosa y toda la época seca en dicho estado. En la temporada siguiente (2° año) serán activas hasta la mitad o casi el final de la época lluviosa, dependiendo del grado de desarrollo (alguno puede ser todavía subadulto). En este estado encontramos inmaduros y subadultos de 6 g de peso máximo. Al siguiente año (3°) los subadultos e inmaduros de 2° año podrán desarrollarse hasta ser adultos. En este momento puede ocurrir que estos adultos no se reproduzcan hasta el cuarto año (ya que se encontraron adultos inactivos y ningún capullo), o bien que en años donde hay una menor precipitación la reproducción sea realizada por la mayoría de los adultos, pero no por todos. Éste último caso supondría una ventaja adaptativa pues aseguraría una mayor supervivencia de adultos para el siguiente año.

d) *M. martiodrilii*

Los histogramas obtenidos cada mes en ambos sistemas se muestran en las figuras III.125 y III.126. La información suministrada por los histogramas es muy pobre, se trata de una especie de crecimiento muy rápido (es mayor la proporción de adultos que de inmaduros durante todo el ciclo vital).

• Sabana

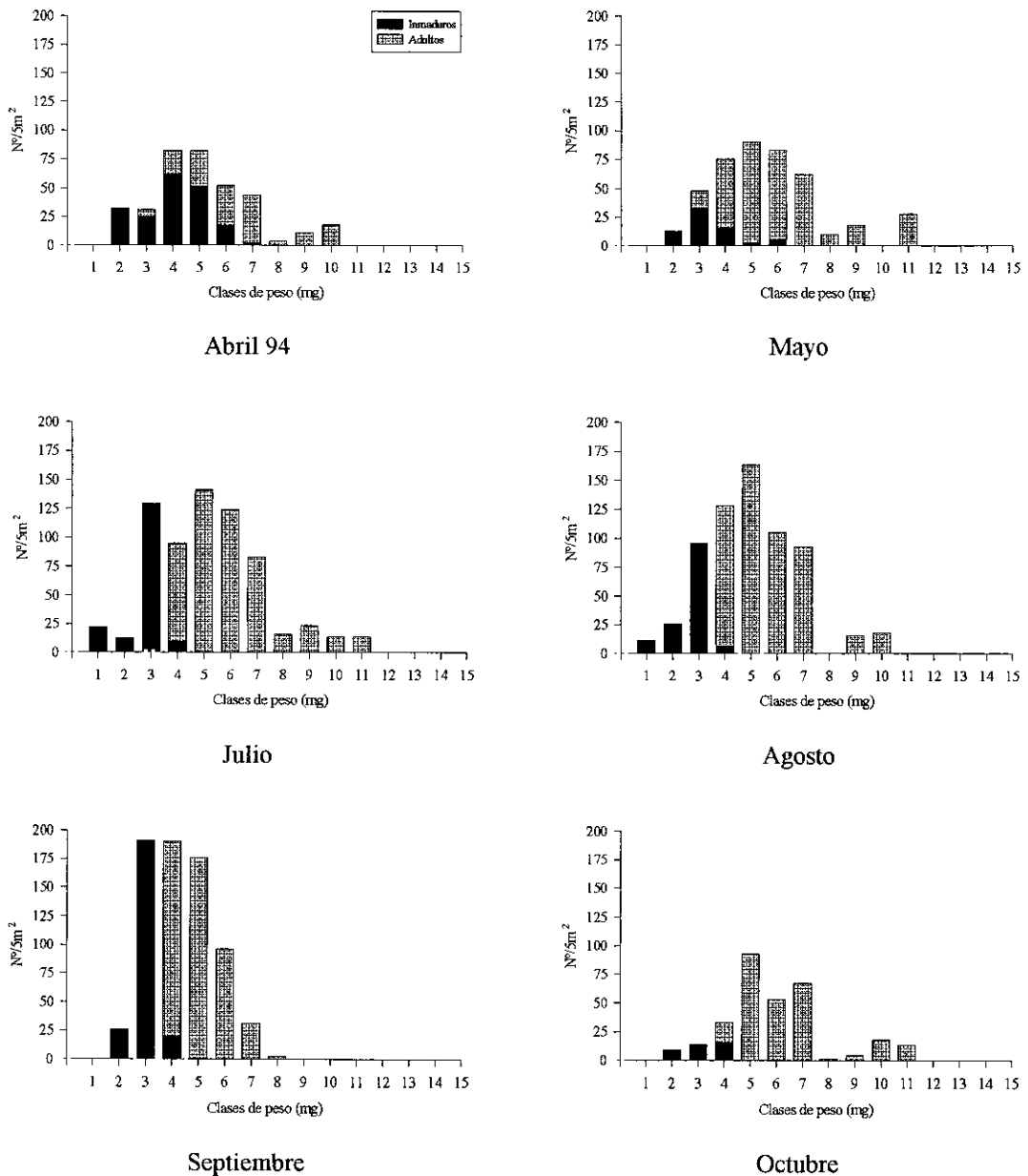
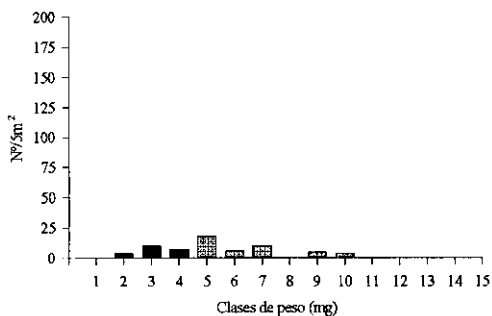
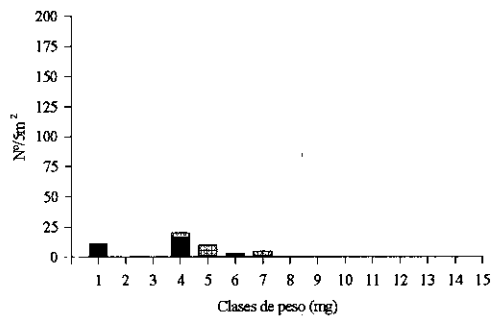


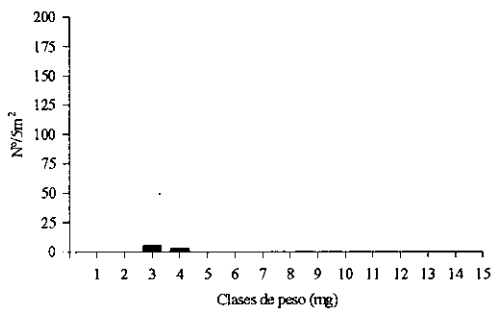
Figura III.125. Estructura demográfica de la población de *M. martiodrilii* obtenida cada mes en la sabana nativa



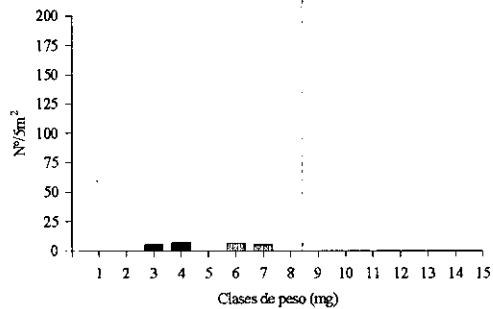
Noviembre



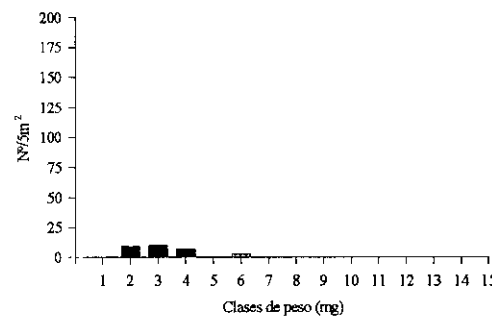
Diciembre



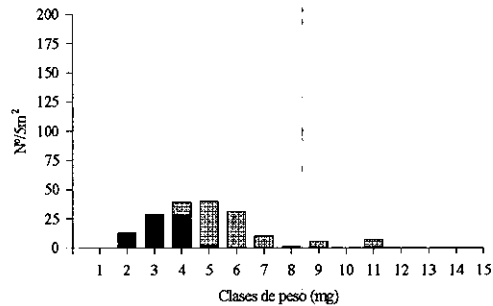
Enero 95



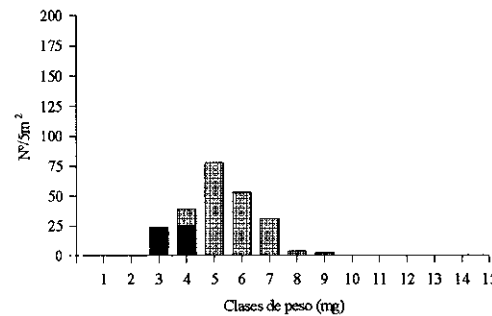
Marzo



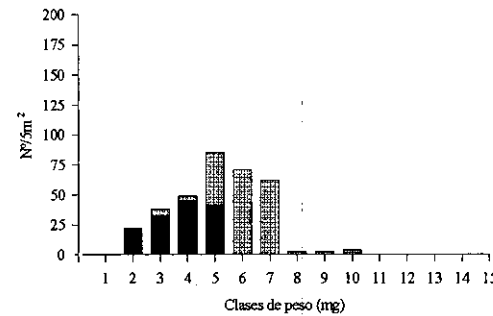
Abril



Mayo



Junio



Julio

Figura III.125 (continuación). Estructura demográfica de la población de *M. martiodrili* obtenida cada mes en la sabana nativa

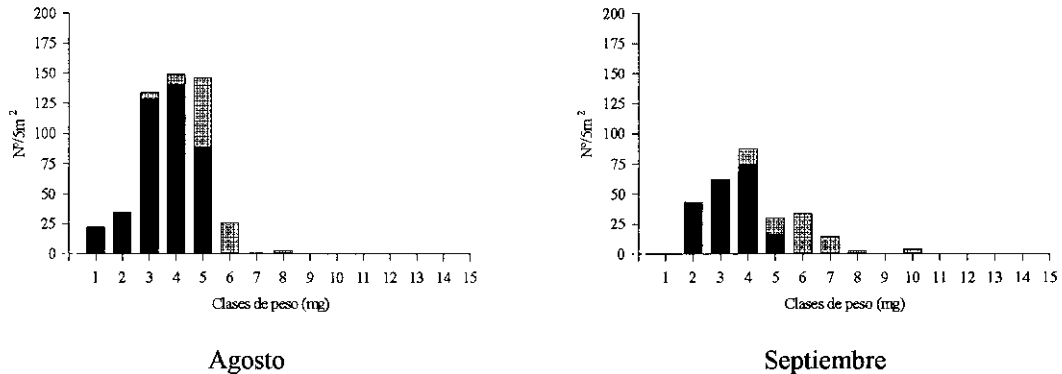
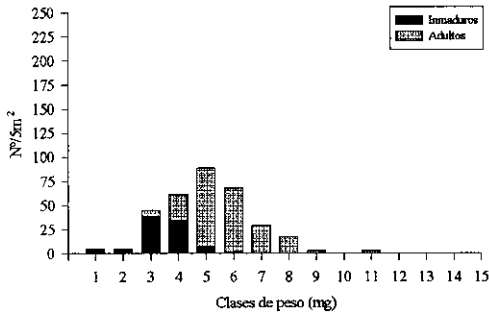


Figura III.125 (continuación). Estructura demográfica de la población de *M. martiodrilii* obtenida cada mes en la sabana nativa

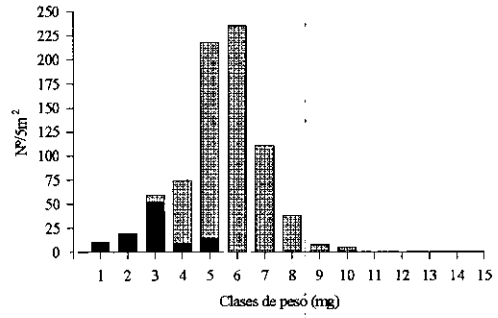
En abril de 1994 la población estaba compuesta en su mayoría por individuos de 4 y 5 mg de peso, principalmente inmaduros que se desarrollaron hasta adultos en el mes siguiente (peso máximo de 11 mg). En julio apareció un pico de inmaduros de 3 mg, posiblemente nacidos en junio (en este mes no se tomó ninguna muestra). En agosto los adultos fueron de nuevo el componente principal de la población y en septiembre volvió a aparecer un pico de inmaduros de 3 mg procedentes, quizás, de nacimientos producidos en agosto. A partir de octubre la población comenzó a reducir sus efectivos y durante la época seca se obtuvieron muy pocos individuos[§]. Al comienzo de la época lluviosa se obtuvo una densidad mayor, no por nacimientos, ya que no aparecieron individuos de 1 ó 2 mg. En junio y julio se produjo un aumento en la cantidad de inmaduros, debido posiblemente a nacimientos y una reducción del número de adultos, quizás por mortalidad. En septiembre tanto inmaduros como adultos redujeron su densidad.

[§] Ya que los lavados fueron realizados hasta 20 cm y en las muestras de 1m² se obtenían muy pocos individuos, a veces ninguno, el factor de corrección aplicado no es del todo preciso.

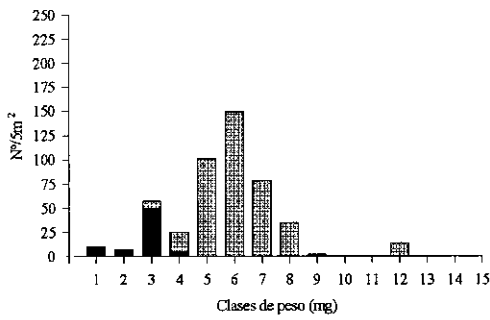
● Pasto



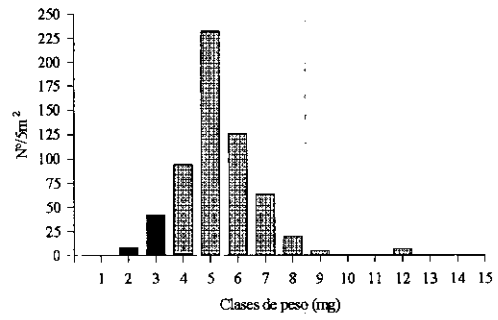
Abril 94



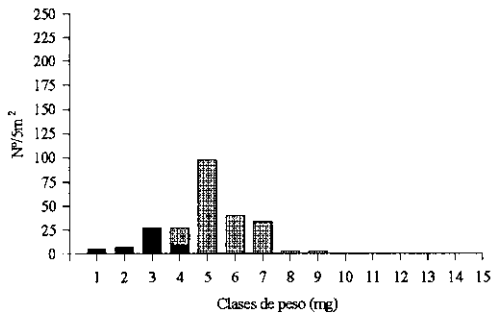
Mayo



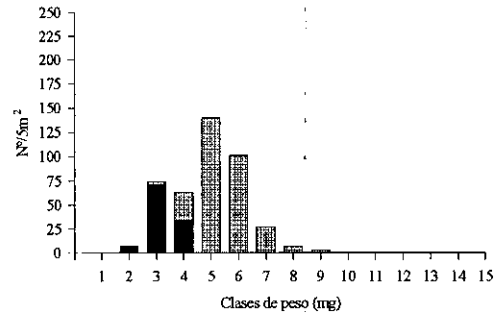
Julio



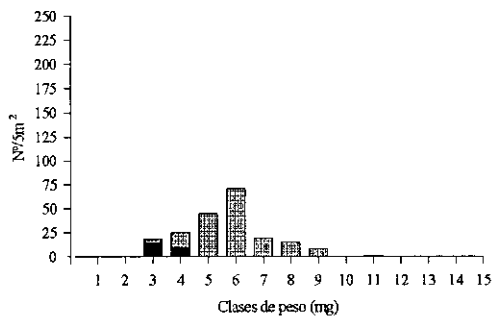
Agosto



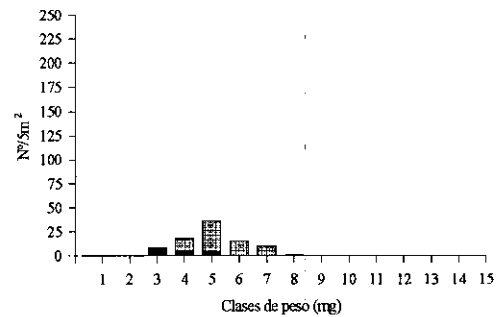
Septiembre



Octubre

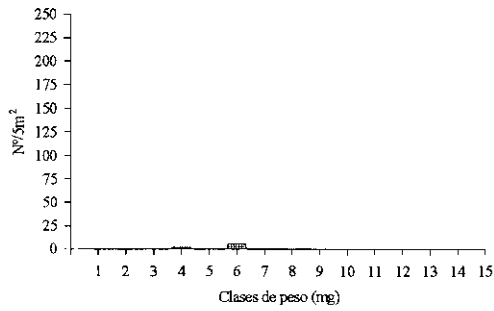


Noviembre

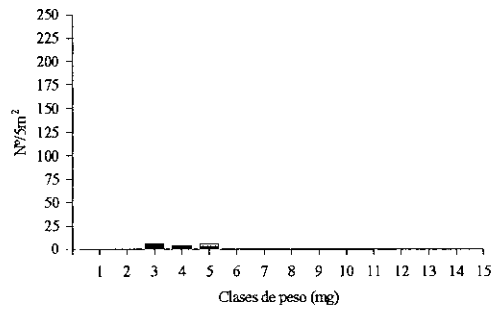


Diciembre

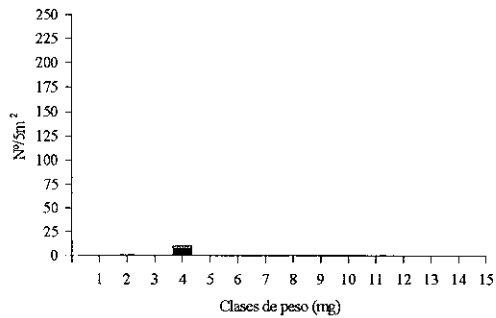
Figura III.126. Estructura demográfica de la población de *M. martiodrillii* obtenida cada mes en el pasto introducido



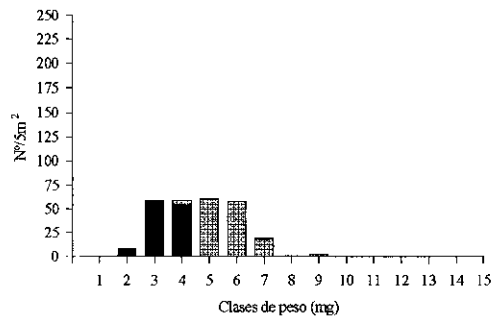
Enero 95



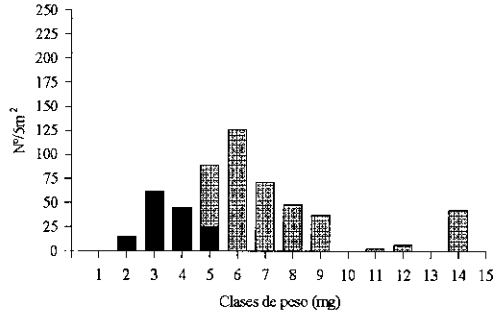
Marzo



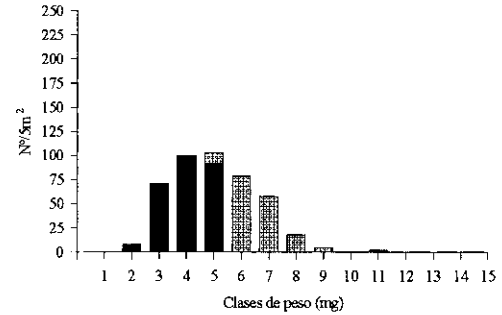
Abril



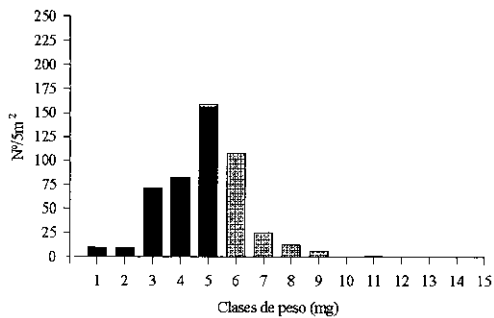
Mayo



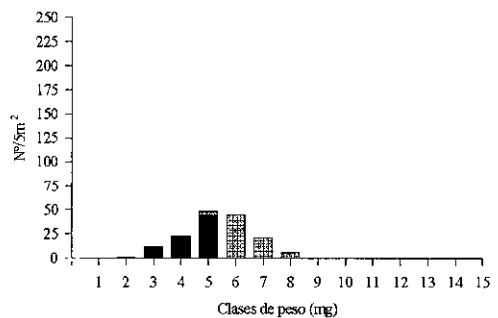
Junio



Julio



Agosto

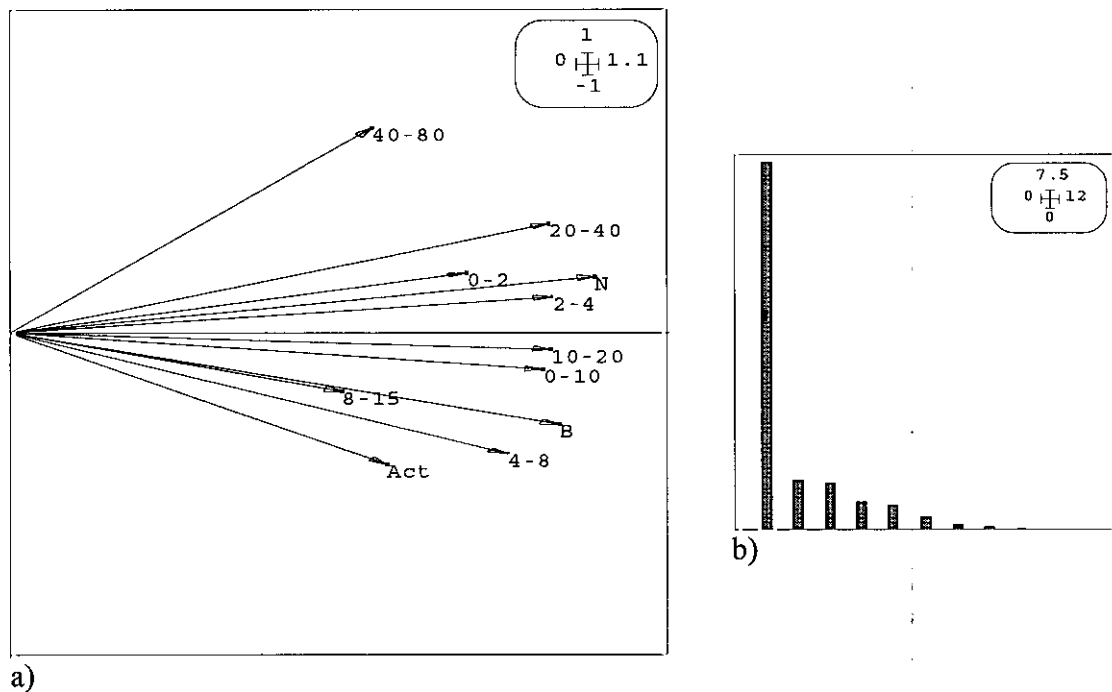


Septiembre

Figura III.126 (continuación). Estructura demográfica de la población de *M. martiodrilii* obtenida cada mes en el pasto introducido

En los histogramas del pasto *M. martiodrilii* mostró un patrón similar al observado en la sabana, con incremento de inmaduros en la mitad de la época lluviosa, reducción de los efectivos en la época seca y los adultos constituyendo la mayoría de la población.

Un análisis factorial de la dinámica poblacional muestra las variables que explican dicha dinámica (Figura III.127). En el anexo tabla 14 se muestran los datos empleados en el análisis así como las variables utilizadas.



a)
Figura III.127. Análisis de componentes principales de la dinámica poblacional. Ordenación de las variables (a) y representación relativa de los autovalores ("eigenvalues") obtenidos (b).

Solamente el factor 1 explica el 67,1% de la varianza total y está definido por casi todas las variables empleadas. Sólo la distribución de las poblaciones en el estrato 40-80 cm parece algo alejado del eje 1 y es que la distribución vertical de esta especie es muy homogénea en los primeros 50 cm. La falta de datos referentes a la reproducción hace que el análisis apenas pueda visualizar una dinámica temporal. El factor 2 apenas explica el 9,4% de la varianza total.

La ordenación de los puntos de muestreo (meses) se representa en la figura III.128.

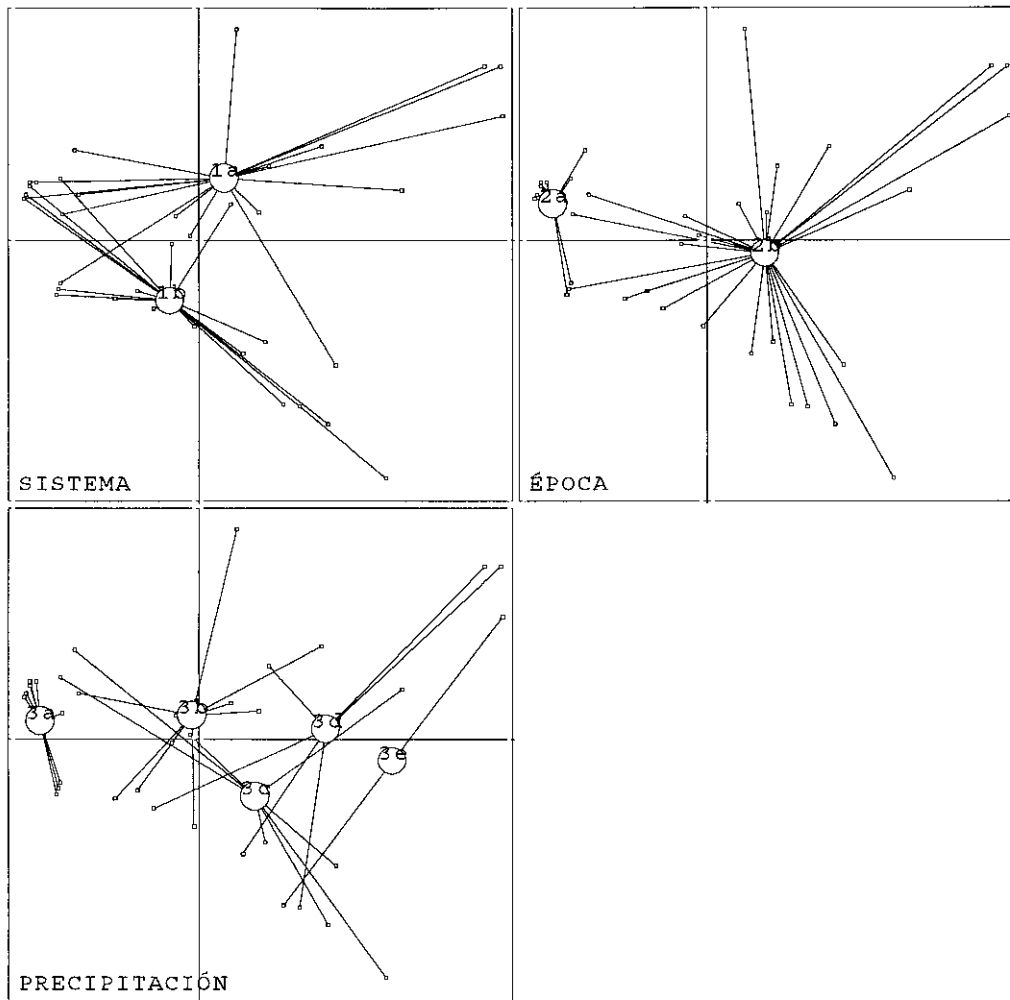


Figura III.128. Ordenación de las fechas de muestreo de ambos sistemas sobre el plano factorial definido por los ejes 1 y 2 según tres criterios: sistema (a: sabana, b: pasto), época (a: seca, b: lluviosa) y precipitación total durante el mes anterior a la toma de la muestra (a: 0-100 mm, b: 100-200 mm, c: 200-300 mm, d: 300-400 mm y e: 400-500 mm).

El efecto del sistema y la época aparece reflejado en el eje 2 y 1, respectivamente. En el pasto la población presenta mayor biomasa y está activa durante más tiempo. Quizás, la presencia de altas densidades de *M. carimaguensis* en el pasto favorece esta particularidad y por el hábito de *M. martiodrilii* de ocupar las galerías rellenas con heces de dicha especie.

Respecto al ciclo vital en general, considerando los dos sistemas, esta especie parece presentar dos cohortes. La población de la sabana estuvo constituida por adultos en su mayoría, aunque quizás es porque los inmaduros crecen muy rápidamente. Los nacimientos, a raíz de los histogramas observados, puede que ocurran a partir del inicio de la época lluviosa y seguir durante los meses siguientes. No es posible asegurar si la

mayor parte de los adultos sobreviven al periodo seco o si, por el contrario, mueren y son los capullos los que permanecen durante ese tiempo.

En el estudio de la dinámica de las poblaciones la superposición de diferentes generaciones se produce entre los adultos reproductores y su descendencia (BEGON *et al.*, 1996). Además, como se ha mostrado en el caso de *M. carimaguensis*, aquellos individuos que pierdan peso se solaparán con otros pertenecientes a otras generaciones.

LAVELLE (1978) concluye que el número de cohortes que constituyen las poblaciones de lombrices de Lamto está muchas veces limitado a 1 ó 2 por año y que el intervalo de un mes que separa las muestras sucesivas es lo suficientemente corto como para seguir de manera precisa la evolución de las poblaciones. En este estudio hay diferencias ya que en el caso de *M. carimaguensis* el número de cohortes es de 3 ó 4 y quizás un mes no es lo suficientemente corto para establecer la dinámica de las poblaciones de *M. martiodrili*.

IV. DISCUSIÓN GENERAL

Este trabajo supone una contribución al estudio de las lombrices de las sabanas suramericanas y el objetivo general ha sido la caracterización y descripción de la estructura de las comunidades y la dinámica de las poblaciones de lombrices de tierra en una sabana nativa y su transformación en pastizal mejorado, especialmente cuando se emplean plantas que aumentan la disponibilidad de los residuos de la superficie y la materia orgánica del suelo (SOMBROEK *et al.*, 1993; THOMAS *et al.*, 1995), en una zona de los Llanos Orientales de Colombia.

La composición y estructura de la comunidad de lombrices en las sabanas ha sido estudiada en detalle, hasta el momento, en 5 lugares: Berhampur (India) por DASH y PATRA (1977), Lamto y Foro-Foro (Costa de Marfil) por LAVELLE (1978), Sambalpur (India) por SENAPATI (1980) y Laguna Verde (México) por LAVELLE *et al.* (1981).

Diversidad

En líneas generales, la diversidad obtenida en Carimagua está incluida en el rango de especies normalmente presentes en cualquier comunidad de lombrices (LEE, 1985; 1995).

La comunidad de lombrices de la sabana estudiada en Carimagua está compuesta por 8 especies, número inferior al obtenido en las sabanas africanas (LAVELLE, 1978), aunque dentro del rango obtenido en distintos lugares tropicales (LAVELLE, 1983a; LAVELLE *et al.*, en prensa; FRAGOSO, 1993; FRAGOSO y LAVELLE, 1992). NÉMETH (1981), por citar un lugar próximo a Carimagua, obtuvo también 8 especies, todas pertenecientes a la familia Glossoscolecidae, en un bosque húmedo amazónico de Venezuela.

En el pasto, sin embargo, la riqueza específica es más baja que en zonas europeas como es el caso de algunos pastos de Francia (9-14 especies), pero dentro del rango de pastos de Gran Bretaña y más alta que en zonas de Polonia (LEE, 1991). En comparación con otras comunidades, el número de especies encontradas en el pasto es más alto que las encontradas en los de Nueva Zelanda (LEE, 1991).

Ecosistema sabanas y estrategias adaptativas de las lombrices

Las sabanas tropicales son ecosistemas sometidos a una fuerte sequedad estacional. La duración de la época seca puede variar desde 3 hasta 9 meses, configurando diferentes tipos sabanas con diversos regímenes de humedad y, por tanto, de vegetación (SOLBRIG *et al.*, 1996). Esta fuerte estacionalidad influye directamente en la humedad del suelo, uno de los factores determinantes en la actividad y dinámica de las poblaciones de lombrices (LAVELLE, 1978, 1983a). Las especies encontradas presentan diferentes estrategias adaptativas a tal severidad ambiental para que sus poblaciones no desaparezcan.

Las estrategias adaptativas de las lombrices son diversas, proceden de sus regímenes alimentarios, localización en el suelo, tamaño, etc. y derivan en tres categorías ecológicas (BOUCHÉ, 1977; LAVELLE, 1981) que son las respuestas dadas a los factores limitantes del suelo: reservas pobres de nutrientes, movimiento y condiciones climáticas desfavorables.

La estructura funcional de la comunidad analizada por LAVELLE (1978) está definida por tres factores que son la abundancia de la población, el grado de actividad y la distribución vertical, factores que son explicados por las variaciones estacionales ambientales. Las especies se adaptan a dichas variaciones mediante cambios en su actividad y estructura demográfica (cambios en los parámetros de desarrollo: fecundidad, crecimiento y mortalidad). Los ciclos estacionales de actividad están determinados por la humedad, temperatura y disponibilidad de recursos alimenticios. DASH *et al.* (1974), LAVELLE (1978) y SENAPATI (1980) encontraron que la sequedad era el factor más determinante en la actividad de las poblaciones y las estrategias que presentan: quiescencia o diapausa. En Carimagua, la estacionalidad, definida por la sequedad del ambiente, aparece reflejada claramente en los análisis factoriales realizados. Según LAVELLE (1983a), el tamaño de las especies está relacionado con la duración de la época seca. En Lamto (Costa de Marfil), con una época seca de dos meses de duración al año, las lombrices alcanzan gran tamaño, hasta 20-30 g, mientras que en Sambalpur (India), con una época seca de 6 meses no exceden de 1,5 g. (Tabla IV.1). En Carimagua, donde la época seca comprende 4 meses, el tamaño máximo de

las lombrices es intermedio, alcanzando 11,2 g (una excepción de 25 g) en *M. carimaguensis*.

Tabla IV.1. Relación entre el tamaño máximo de las especies y la duración de la época seca en tres sabanas tropicales.

	Lamto (Costa de Marfil)	Carimagua (Colombia)	Sambalpur (India)
Duración época seca (meses)	2	4	6
Tamaño máximo especies (g)	20-30	11,2	1,5

Más que la relación entre el tamaño y la duración de la época seca se puede considerar la duración de la época lluviosa. Aquellas zonas que presenten un mayor número de meses de lluvia al año serán los que permitan que ciertas especies alcancen un tamaño mayor.

Además, es necesario considerar las estrategias adaptativas empleadas por las especies en dicha época. Con el fin de facilitar la comprensión de dichas estrategias se ha empleado el índice ecológico E (LAVELLE, 1978, 1988). Dicho índice toma la expresión:

$$E = \log(W_x \bar{p}), \text{ en donde}$$

W_x = peso fresco máximo del adulto

\bar{p} = distribución vertical media

Según LAVELLE (1978) éste índice se relaciona inversamente con el índice demográfico D (LAVELLE, 1978, 1988). Dado que la relación entre el índice E y D es inversa, las especies que presentan valores bajos del índice E son especies con un peso máximo bajo, viven cerca de la superficie del suelo y presentan crecimiento rápido, fecundidad elevada y esperanza de vida baja (LAVELLE, 1978). Por el contrario, las especies con altos valores del índice E son especies de gran tamaño que descienden profundamente en el suelo y presentan un crecimiento lento, fecundidad baja y esperanza de vida alta.

En la tabla IV.2 se relacionan los datos obtenidos en Carimagua con los obtenidos en diferentes referencias bibliográficas.

Tabla IV.2. Índice ecológico de las especies de Carimagua y comparación con otras procedentes de África y México.

	Peso máximo	Dist. Vertical media	Índice E
Lamto (Costa de Marfil)			
(LAVELLE, 1978)			
<i>Chuniodrillus zieleae</i>	0,2	18	0,556
<i>Dichogaster agilis</i>	0,6	6	0,556
<i>Millsonia anomala</i>	6	8	1,681
<i>Agastrodrillus opisthogynus</i>	3,5	29	2,006
<i>Millsonia lamtoniana</i>	22	7	2,188
<i>Millsonia ghanensis</i>	16	32	2,709
<i>Dichogaster terrae-nigrae</i>	28	23	2,809
Carimagua (Colombia)			
<i>M. martiodrillii</i>	0,013	24,1	-0,504
<i>A. ainawi</i>	0,1	8	-0,097
<i>G. sikuani</i>	0,2	8,5	0,230
<i>A. yoparensis</i>	2,5	8,9	1,347
<i>A. ofeliae</i>	10,7	12,1	2,112
<i>M. carimaguensis</i>	25	35,5	2,948
Laguna Verde (México)			
BAROIS (sin publicar)			
<i>P. corethrurus</i>	0,85	10	0,929

Los valores hallados en Carimagua separan tres grupos de especies:

- 1) Aquellas que presentan un peso bajo y viven en los primeros 10 cm del suelo: *M. martiodrillii*, *A. ainawi* y *G. sikuani*. *M. martiodrillii*, a excepción de las anteriores, presenta una distribución vertical profunda.
- 2) Especie intermedia: *A. yoparensis*. Especie de tamaño intermedio que en la época lluviosa ocupa los primeros 10 cm del suelo y que desciende en la época seca a unos 20-40 cm de profundidad.
- 3) Especies de tamaño y profundidad elevados: *A. ofeliae* y *M. carimaguensis*.

MACARTHUR y WILSON (1967) definieron el concepto de estrategia r y K aunque PLANKA (1970) indica que ningún organismo es totalmente r o K, sino que existe un gradiente continuo desde un extremo cuantitativo (r) hacia uno cualitativo (K). Así, LAVELLE (1978) observó que las especies de Lamto oscilaban a lo largo de dicho gradiente según colonizaban los estratos más profundos del suelo.

En Carimagua el gradiente continuo también está relacionado con la distribución vertical. *M. martiodrillii*, *A. ainawi* y *G. sikuani* se sitúan en el extremo r con la misma estrategia adaptativa para sobrevivir a la época seca, la quiescencia. *M. martiodrillii* es una especie en la que el crecimiento y la reproducción ocurren rápidamente en el tiempo y con una mortalidad muy alta, a pesar de encontrarse en los estratos profundos. La estrategia de esta especie está vinculada directamente a la presencia de *M. carimaguensis*, ya que vive en sus galerías y se alimenta de sus defecaciones, por lo que, a pesar de su tamaño y de sus estrategias adaptativas, es posible encontrarla a gran profundidad. *G. sikuani* produce muchos capullos que eclosionan después de la época seca y presenta una mortalidad muy elevada de individuos adultos después de la reproducción. *A. ainawi* es una especie epígea típica que es muy sensible a los cambios que ocurren en la superficie del suelo presentando, al igual que la especie arriba indicada, un crecimiento rápido, reproducción corta y mortalidad elevada.

A. yoparensis puede considerarse una especie intermedia entre ambos extremos y su estrategia en la época seca consiste en descender unas decenas de cm y permanecer quietas, completamente estiradas. Esto origina una gran mortalidad no compensada con una fecundidad elevada; los adultos supervivientes a dicho periodo iniciarán la reproducción al comienzo del periodo de lluvias.

A. ofeliae y *M. carimaguensis* pueden incluirse en el extremo K. La estrategia de *A. ofeliae* es similar a la de *A. yoparensis*, aunque es difícil determinarla con exactitud debido a la irregularidad de los datos obtenidos. No se puede saber, a raíz de dichos datos, si esta especie se haya inmersa en un proceso de exclusión competitiva por parte de *M. carimaguensis*. *A. ofeliae* descende unas decenas de cm y permanece quieta y estirada. También sufre una mortalidad elevada que no compensa con deposición de capullos antes de dicha época. *M. carimaguensis*, que adopta como estrategia la diapausa, mantiene sus efectivos de manera casi constante. Sus individuos sobreviven descendiendo a gran profundidad y enrollándose en cámaras de estivación (los inmaduros varios meses antes que los adultos).

El rango obtenido del valor del índice E en Carimagua es más amplio que el obtenido por LAVELLE (1978) en la comunidad de Lamto, -0,504-2,948 frente a 0,556-

2,809. Quizá son las diferencias existentes en la estacionalidad las que definen los valores que puede tomar el índice en una comunidad dada.

Clasificación ecológica de la comunidad de Carimagua

Los tres grandes grupos originariamente descritos por LEE (1959) y BOUCHÉ (1977), más los tres subgrupos de LAVELLE (1981) pueden distinguirse, a grandes rasgos, en la comunidad estudiada de Carimagua (Tabla IV.3.):

Tabla IV.3. Clasificación ecológica de la comunidad de Carimagua según los criterios empleados por LEE (1959) y BOUCHÉ (1977).

Especies	<i>sensu</i> LEE (1959)	<i>sensu</i> BOUCHÉ (1977)
<i>A. ainawi</i>	"Litter"	Epígea
<i>Metadrilus</i> spp.	"Litter"	Epígea
<i>M. carimaguensis</i>	"Topsoil"	Anécica
<i>A. yoparensis</i>	"Topsoil"	Endogea (Epi-)
<i>G. sikuani</i>	"Topsoil"	Endogea (Epi-)
<i>A. ofeliae</i>	"Subsoil"	Endogea (Hipo-)
<i>M. martiodrilii</i>	?	Endogea

Siguiendo la clasificación de LEE (1959), *M. martiodrilii* no podría ser incluida en ninguna categoría descrita, aunque la más cercana sería la de una endogea polihúmica y tanto *M. carimaguenis* como *G. sikuani* serían especies "topsoil" cuando en realidad sus características biométricas, hábitos de vida y estrategias empleadas son totalmente diferentes. Si se considera la clasificación de BOUCHÉ (1977) la inclusión de las especies encontradas en cualquiera de las categorías ecológicas es más ajustada. Sin embargo, *M. martiodrilii* no puede definirse ni como epi-endogea ni como hipo-endogea, ya que se distribuye prácticamente por igual en los primeros 50 cm. Esta especie se puede incluir dentro del subgrupo que BOUCHÉ (1972) creó para aquellas especies epígeas que habitan las galerías del suelo, foleófilas ("pholéophiles"), como por ejemplo *D. mammalis*, que SAUSSEY (1956), BOUCHÉ (1970) y PEARCE (1983) encontraron asociada a las galerías producidas por *A. longa*.

Por tanto, la diagnosis de las categorías ecológicas debería ser revisada a medida que aumenta el conocimiento de otras comunidades tropicales de lombrices. Asimismo nuevas variables deberían ser incluidas en posteriores clasificaciones; por ejemplo, la distribución espacial, como sugieren ROSSI y LAVELLE (1998) y las variables

relacionadas con la reproducción (tasa de inversión en la formación del capullo) y caracteres relacionados con el tipo de estructuras biogénicas producidas (turrículos, galerías, etc.).

BOUCHÉ (1977, en EDWARDS y BOHLEN, 1996) indica que las especies anécicas presentan quiescencia y diapausa. En este estudio se ha descrito el fenómeno de la diapausa en *M. carimaguensis*, con claras diferencias entre los inmaduros y los adultos. Según la referencia anterior, *G. sikuani* debería ser una epígea puesto que sobrevive a la época seca en estado de capullo y, en realidad, es una endogea (o epiendogea, *sensu* BOUCHÉ, 1977, en la época lluviosa) que alcanza más profundidad que *A. yoparensis* durante la época seca.

Influencia de la perturbación humana en la estructura de la comunidad

1. Composición faunística

Los cambios realizados sobre el sistema original han influido en la estructura funcional de las comunidades y no en su composición. En ambos sistemas se encuentran las mismas categorías ecológicas y son las diferencias en la estructura de la comunidad las que determinan los efectos ejercidos sobre el ecosistema. Uno de los hechos más relevantes que se desprenden de este estudio es el mantenimiento de la fauna nativa de la sabana en el pasto introducido, no sólo en el estudiado durante todo el periodo sino en otros compuestos por diferentes especies vegetales: *Andropogon gayanus* y la asociación *Brachiaria humidicola* con la leguminosa *Arachis pintoi*. Esto es un hecho excepcional pues, generalmente, tras las perturbaciones realizadas la fauna nativa se reduce o desaparece por completo (LEE, 1991), siendo sustituida por especies de distribución pantropical como *P. corethrurus* y *P. elongata* (BAROIS *et al.*, 1988; FRAILE, 1989; LAVELLE y PASHANASI, 1989; RÖMBKE y VERHAAGH, 1992).

P. corethrurus es originaria de algún lugar del escudo guyanés (RIGHI, 1984) y su amplia distribución por todo el cinturón tropical se debe a un amplio rango de tolerancia a características físicas y químicas, a la humedad y la temperatura del suelo y a una asimilación muy eficiente de la materia orgánica, gracias a un sistema de digestión mutualista con la microflora, y una capacidad colonizadora muy alta por el tipo de reproducción, partenogénesis (BAROIS y LAVELLE, 1986; LAVELLE *et al.*, 1987;

ZHANG *et al.*, 1993). Pero quizás su capacidad competidora no es tan alta como la colonizadora en presencia de especies locales que se han adaptado a los cambios producidos, lo que podría explicar la ausencia de esta especie en los pastos introducidos de Carimagua. Según KALISZ y WOOD (1995) una de las causas del establecimiento de poblaciones exóticas de lombrices es la colonización del nicho vacante dejado por las especies nativas tras una alteración del hábitat.

Aunque *P. corethrurus* se ha encontrado en suelos ácidos o básicos, con altos o bajos contenidos de materia orgánica, en sabanas, pastos, bosque secundario o plantaciones de árboles (KNÄPER y PINTO PORTO, 1979; LAVELLE *et al.*, 1981; FRAGOSO, 1985; LAVELLE y PASHANASI, 1989; FRAGOSO, 1993; FRAGOSO *et al.*, 1999) está menos adaptada a la sequedad que otras especies nativas de sabana, como *M. anomala* en las sabanas de Lamto o *M. carimaguensis* en las de Carimagua. Quizás también la fuerte estacionalidad de Carimagua no permite su asentamiento.

P. elongata es una especie endogea mesohúmica originaria de Asia que también presenta una gran tolerancia a características físico-químicas y climáticas, lo que le permite ocupar tanto sistemas naturales como perturbados (FRAGOSO *et al.*, 1996).

2. Encalado, fertilización y leguminosas

Según HUHTA (1979) y TOUTAIN *et al.* (1987) una de las razones para explicar el espectacular aumento de la biomasa de lombrices en el pasto es el encalado de los suelos ácidos. En Carimagua las especies son ácido-tolerantes por lo que el efecto del encalado podría ser limitado y no explicar suficientemente tal diferencia. BUCKERFIELD y DOUBE (1991) encontraron en pastos de Australia que, tras el encalado, sólo la especie introducida *Aporrectodea trapezoides* (Lumbricidae) incrementó significativamente su población, mientras que la especie nativa *Gemascolex walkeri* Jamieson, 1974 (Megascolecidae) no fue afectada. Según LAVELLE *et al.* (1995), la fauna epígea, que no es tan tolerante, podría ocupar lugares de menor acidez, como la hojarasca. Por el contrario, en Carimagua, *A. ainawi* no parece estar afectada por el encalado, ya que tanto su densidad como su biomasa está reducida en el pasto introducido.

La fertilización regular del pasto introducido también puede favorecer la actividad de las lombrices. Sus efectos pueden ser directos, cambiando la acidez del

suelo, o indirectos, aumentando la producción vegetal que posteriormente constituirá la hojarasca sobre la superficie del suelo (EDWARDS y BOHLEN, 1996). Los fertilizantes pueden ser orgánicos o inorgánicos. Los primeros presentan un impacto más beneficioso sobre las comunidades de lombrices ya que mejoran las condiciones microclimáticas en los primeros centímetros del suelo y proveen de recursos alimenticios (CURRY, 1976; LEE, 1985). Las deposiciones del ganado y la presencia de la leguminosa en el pasto son fertilizantes orgánicos, originando efectos beneficiosos sobre las poblaciones. En Carimagua no se ha estudiado la relación entre la cantidad de deposiciones del ganado presentes en el sistema, que son incorporadas al suelo por especies de hábito anécico (lombrices y coleópteros), con el aumento de la biomasa de las poblaciones.

La fertilización inorgánica regular realizada sobre el pasto introducido también puede aumentar las poblaciones de lombrices. Según ZAJONC (1970) la aplicación de dosis de N (100 kg/ha), P (60kg/ha) y K (80 kg/ha) a intervalos regulares condujo a un aumento de lombrices en pastos de Eslovaquia.

La principal característica de las sabanas de los Llanos, asentadas sobre suelos con bajos contenidos de N, P, K y Ca, es su baja calidad nutricional para el ganado. Las plantas desarrollan estrategias, como la lignificación de sus tejidos, para conservar sus escasos recursos (FISHER *et al.*, 1992). La presencia de la leguminosa en el pasto introducido conduce a las siguientes funciones beneficiosas (THOMAS *et al.*, 1992):

- Incorporación de N mediante fijación biológica
- Mejora la calidad nutritiva del alimento del ganado (proteínas y minerales)
- Mejora el ciclo de nutrientes mediante el aumento de la calidad de la hojarasca
- Estimula la actividad biológica por la calidad de la hojarasca y de los exudados de las raíces

El conjunto de los factores anteriormente mencionados puede ser la causa que favorece la gran actividad biológica desarrollada por las lombrices en el pasto introducido. Queda por saber, sin embargo, cómo afecta dicha actividad al conjunto de

la producción vegetal, ciclo de nutrientes y mineralización de la materia orgánica, de modo que el sistema también se beneficie de los efectos de las lombrices.

3. Competencia

FRAGOSO (1993) analizó la competencia interespecífica para explicar la estructura de las poblaciones por los datos que obtuvo de tamaño, distribución vertical y riqueza específica. El análisis realizado en Carimagua también se basa en la obtención de dichos datos por lo que no se han considerado todas las variables que permitan definir, de una manera mucho más clara, procesos de competencia inter- o intraespecífica.

En el pasto hay un alargamiento del nicho global debido, probablemente, a la mayor cantidad de recursos que son incorporados al sistema (PIANKA, 1978; GILLER, 1984), que reduce la competencia interespecífica. La mayor diversidad funcional (categorías ecológicas descritas) en los trópicos no se traduce en un aumento de la riqueza específica, sino en una mayor eficacia del sistema de digestión mutualista de las lombrices, que les permite explotar suelos más pobres (LAVELLE, 1986).

En el pasto introducido de Carimagua hay algunas especies que han sido favorecidas por el cambio de sistema y parece que, a pesar del aumento del número de individuos, la competencia no es tan alta. Este aspecto puede estar ligado a la baja riqueza específica de los sistemas estudiados (8 especies), que es la mitad del valor máximo indicado por FRAGOSO (1993) y EDWARDS y BOHLEN (1996).

No obstante, a raíz de los datos obtenidos, no se puede concluir sobre cuáles son los procesos de competencia o de exclusión competitiva que pueden estar ocurriendo en la comunidad, especialmente cuando se ha observado la existencia de patrones espaciales opuestos entre algunas especies.

4. Drilosfera, grupos funcionales y especies clave

La drilosfera, que es la zona de influencia de las lombrices y sus estructuras producidas, es uno de los cuatro componentes de los sistemas biológicos de regulación (o dominios funcionales) en el suelo (LAVELLE *et al.*, 1993; LAVELLE y BEARE, 1998). Juega un papel muy importante en los pastos, en donde se desarrolla en gran medida

este componente activo. Sus actividades afectan tanto a la dinámica de la materia orgánica como a la estructura física de los suelos.

Las categorías ecológicas anteriormente mencionadas pueden ser incluidas en otra clasificación jerárquicamente superior, que es la de los grupos funcionales (CUMMINS, 1974). Dentro de éstos las especies pueden agruparse dependiendo de los efectos realizados sobre el ecosistema. En este sentido, *M. carimaguensis* se considera un “ingeniero del ecosistema” (*sensu* JONES *et al.*, 1994; 1997), pues produce estructuras que van a ser utilizadas por otros animales. Las raíces también parecen estar favorecidas por las galerías de *M. carimaguensis*, donde la actividad bacteriana y la mineralización de la materia orgánica son muy importantes (MENAUT *et al.*, 1985; BROWN, 1994). DECAËNS (1999) ha ampliado el conocimiento de esta especie mostrando el papel funcional de las estructuras producidas sobre el funcionamiento del ecosistema suelo y cómo afectan a diversos procesos que operan a distintas escalas espacio-temporales.

Sería necesario investigar en detalle la agregación de las partículas en las heces de las galerías de *M. carimaguensis* y la posterior formación de agregados más pequeños que produce *M. martiodrilii* (FOTO IV.1). Este proceso puede constituir, quizás, un modelo análogo al de especies compactantes y decompactantes de BLANCHART *et al.* (1997). La realización de dicho estudio permitiría clarificar el papel exacto de *M. martiodrilii* en el ecosistema pues, quizás, constituye un modelo de interacción positiva (JONES *et al.*, 1997).

M. carimaguensis podría ser una especie clave (PAINE, 1969) si se demuestra que la abundancia de *M. martiodrilii* es dependiente de las estructuras que produce aquella, las galerías con deposiciones, y sería un ejemplo claro de cómo los ingenieros del ecosistema actúan como reguladores y determinantes de las especies más pequeñas (WARDLE y LAVELLE, 1997). Aunque muchas especies clave son ingenieros (MILLS *et al.*, 1993) ambos términos no son sinónimos (JONES *et al.*, 1997).

La presencia de especies clave es fundamental para mantener la riqueza específica de la comunidad (TERBORGH, 1989; GUTIER-HION, 1989). Es posible que el mantenimiento de la riqueza específica en el pasto sea el producto de la presencia de *M.*

carimaguensis, junto a otros factores aún no determinados. Tres especies, *A. yoparensis*, *G. sikuani* y *M. martiodrilii*, incrementan su abundancia en el pasto. MEADOWS (1991) revisó el impacto que producían las galerías de algunas especies y HANSELL (1993) sugiere que la presencia de este tipo de organismos contribuye significativamente a la diversidad de especies encontradas en el sistema. Aunque todas estas hipótesis deberían ser comprobadas en próximos estudios.

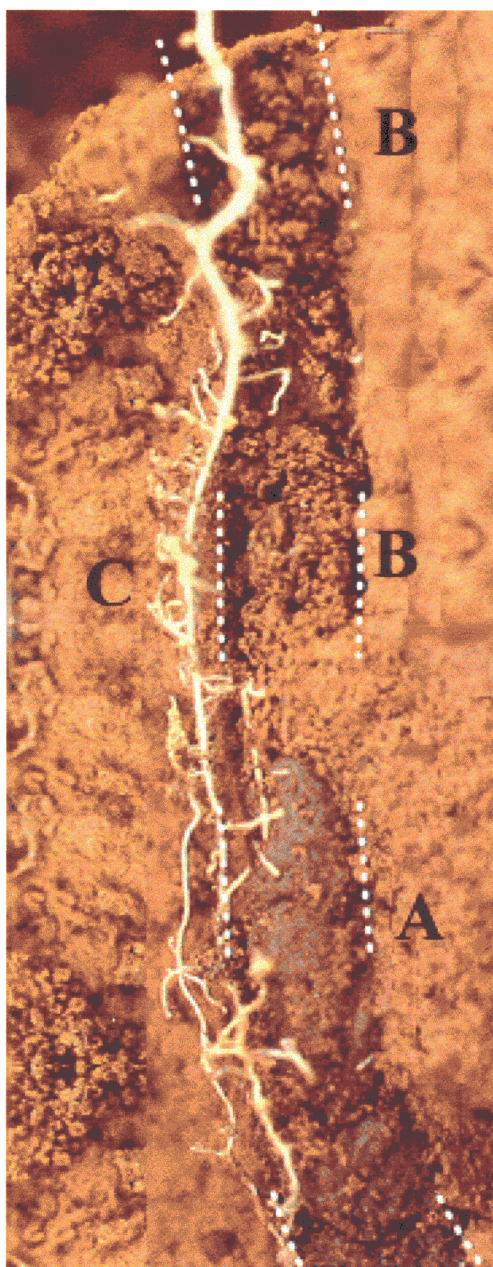


Foto IV.1. Estructuras observadas en los suelos ácidos de Carimagua. *M. carimaguensis* forma una galería (línea punteada) en la que deposita las heces (A) que, posteriormente, van a ser ingeridas por *M. martiodrilii* desmenuzándolas en agregados de menor tamaño (B). Las raíces (C) son favorecidas por este proceso.

5. Manejo

Para realizar un manejo de la diversidad de lombrices en los agrosistemas, LEE (1991, 1995) recomienda que el modelo de comunidad de lombrices a conseguir (“target earthworm community”) consista en una o más especies epígeas, en una o más especies anécicas que construyan galerías verticales, depositen heces sobre la superficie y mezclen residuos vegetales con el sustrato mineral y una o más especies endogeas que se alimenten de la materia orgánica, exudados de raíces y construyan galerías horizontales. La comunidad de lombrices encontrada en Carimagua responde exactamente al objetivo propuesto por LEE (1991, 1995) por lo que se considera un ejemplo perfecto para la realización de futuros estudios en los que se incluyan los aspectos físicos, químicos y biológicos del sistema. También hay que considerar el efecto que *M. carimaguensis* y sus estructuras biogénicas producen en las propiedades físicas del suelo. DECAËNS (1999) ha demostrado que la exclusión de esta especie del sistema produce una disminución significativa de la tasa de infiltración del agua.

Perspectivas

Existe un gran interés en el estudio de los procesos ligados a las modificaciones del ambiente por parte del hombre. Es preciso determinar el papel funcional de la biodiversidad en los suelos y cuál es el papel de las especies en el funcionamiento del ecosistema (GILLER, 1996). En Carimagua parece existir un ejemplo claro de “ingeniero del ecosistema” (*sensu* JONES *et al.*, 1994) que produce una gran cantidad de estructuras biogénicas (LAVELLE, 1996) que afectan al medio físico y, quizás, están determinando la disponibilidad de algunos recursos para otros organismos. DECAËNS (1999) ha cuantificado el dominio funcional (ANDERSON, 1995; LAVELLE, 1997) de estos ingenieros a varias escalas espaciales y temporales.

Existe un mínimo de diversidad necesaria para el funcionamiento del ecosistema, más allá del cual las especies son redundantes (WALKER, 1992; LAWTON y BROWN, 1993) por lo que la adición o supresión de especies no presenta efectos visibles en los procesos analizados. ¿Cuál es dicho mínimo en Carimagua?. El sistema introducido presenta una especie menos que la sabana, sin embargo, los efectos observados son mucho mayores debido al cambio en la estructura de la comunidad. De cualquier forma, no existen dos especies redundantes para todos los atributos

funcionales; pueden serlo para alguna función pero seguro que no lo son para otra (BLONDEL, 1995; HUSTON, 1996). ¿Cuál es la función que presentan las especies en el ecosistema?. ¿Cómo afecta dicha función sobre el resto de las especies y sobre el resto de los parámetros físicos, químicos y biológicos?. La integración de todo este conocimiento con el de futuros trabajos, algunos ya realizados (DECAËNS, 1999; L. Mariani, en prep.), permitirá un mejor manejo de ciertos agrosistemas, en los que la productividad, la conservación y la sostenibilidad puedan estar completamente integrados, sobre todo cuando los niveles actuales de producción de alimentos deben ser mantenidos al ritmo actual durante los próximos 20 años.

Hay necesidad de investigar la degradación que están sufriendo la mayoría de los pastos tropicales frente a los pastos de Carimagua en donde no hay evidencia, hasta la fecha, de ninguna degradación, ya sea física, química o biológica. La razón de esto aún permanece sin respuesta y se conoce muy poco sobre los procesos que contribuyen a la sostenibilidad o degradación de los pastos en el trópico húmedo (FISHER *et al.*, 1995). Además, la posible contribución de las especies endémicas, que se adaptan a los cambios producidos por el establecimiento de los pastos, debe ser considerada para diseñar prácticas agrícolas con menor impacto dañino sobre el ecosistema.

Una manera de promover la sostenibilidad es mediante la “manipulación” de los procesos biológicos que mantienen la fertilidad en los ecosistemas naturales y permiten, aparentemente, mantener altos niveles de producción primaria en suelos pobres.

En Carimagua el pasto introducido favorece la gran actividad de un recurso natural, las lombrices, que pueden influir también sobre la productividad del sistema. No hay datos definitivos para afirmar que el sistema es sostenible pero, actualmente, hay un hecho que puede condicionar terriblemente el futuro de los Llanos de Colombia. Cada vez más se destina mayor superficie a los pastos introducidos (factores sociales) y las consecuencias de este proceso podrían ser irreversibles, ya que afectaría al ciclo natural de los nutrientes y del agua (SOLBRIG *et al.*, 1996). Quedan, por tanto, estudios por realizar en sistemas como el pasto introducido para poder establecer el grado de optimización del sistema entre la superficie utilizada, la productividad y la conservación de la fauna.

V. CONCLUSIONES

1. Se ha desarrollado un método para estimar la biomasa de los individuos fragmentados a partir de su diámetro preclitelar. La longitud del individuo no es un carácter útil para relacionar con el peso, en este caso, ya que depende de factores como el modo de fijación del individuo (en formalina al 4%), ejemplar con regeneración de segmentos, etc. Por esta razón se ha empleado el máximo diámetro, medido en la región preclitelar, que corresponde a la zona donde se halla la molleja. Aunque el individuo esté fijado en formol dicha estructura se mantiene firme, por ser de paredes gruesas, de modo que la variación en el diámetro es mínima. Esta metodología presenta la ventaja de medir solamente una variable.
2. La riqueza específica es la misma en ambos sistemas, 8 especies.

Familia	Especie
Glossoscolecidae	<i>A. yoparensis</i>
Glossoscolecidae	<i>A. ofeliae</i>
Glossoscolecidae	<i>A. ainawi</i>
Glossoscolecidae	<i>G. sikuani</i>
Glossoscolecidae	<i>M. carimaguensis</i>
Acanthodrilidae	<i>M. herrmannoi</i>
Acanthodrilidae	<i>M. kurwainii</i>
Ocnerodrilidae	<i>M. martiodrilii</i>

3. Todas las especies encontradas en los sistemas estudiados son nativas. Procesos de competencia parecen determinar la ausencia de especies de distribución pantropical en el sistema perturbado.
4. El sistema de uso no influye en las variables biométricas medidas excepto en dos especies. Las diferencias encontradas en la longitud de *A. ainawi* se explican por la cantidad de deposiciones vacunas existentes en el pasto y las encontradas en el diámetro de *M. martiodrilii* por el mayor sistema de galerías producidas por *M. carimaguensis* en el pasto, lo que significaría un menor esfuerzo de excavado por parte de *M. martiodrilii*.
5. La fuerte estacionalidad es el factor desencadenante del periodo de inactividad de todas las especies. No ha sido posible determinar cuál es la señal que induce a los inmaduros de *M. carimaguensis* inactivarse cuatro meses antes que los adultos.
6. *A. yoparensis* y *A. ofeliae* pierden como máximo el 60% de su peso vivo cuando están inactivos, aunque se desconoce la pérdida debida a la humedad corporal y cuál

- al contenido intestinal.
7. Los estados de inactividad no son utilizados por *M. carimaguensis* para aumentar el número de segmentos. Sin embargo, existe relación entre el número de nuevos segmentos y el peso en aquellos individuos de peso menor a 2 g (los nacidos durante ese año) y que podrían aprovechar el período de inactividad para crecer.
 8. Las especies que presentan diapausa son las que más profundamente se ubican en el suelo.
 9. Las poblaciones de lombrices permanecen más tiempo activas en el pasto que en la sabana. La dinámica estacional de la actividad de las poblaciones es diferente según la especie y la categoría demográfica considerada, con diferencias en el comienzo de la inactividad y que se retrasa en el pasto.
 10. El conteo de heces en un área dada es un buen índice de la actividad desarrollada por *M. carimaguensis* y, además, también ha resultado ser un útil estimador de la densidad de la población. En el pasto, debido a la alta densidad de *M. carimaguensis*, puede existir una reingestión de las heces.
 11. Las estrategias reproductoras de las especies son de utilidad para complementar la clasificación de las categorías ecológicas. Se ha establecido una relación entre el peso del adulto y el tamaño del capullo. La inversión reproductora de *M. carimaguensis* en la formación del capullo ha sido la más alta obtenida por especie alguna citada hasta la fecha.
 12. El cambio producido desde un sistema de sabana natural hacia un pasto introducido no afecta significativamente a la diversidad de lombrices, expresada en términos de riqueza específica, aunque sí los valores de los índices de diversidad empleados y la densidad y biomasa total. A pesar de mantener la riqueza específica, el cambio de sistema afecta a la estructura de la comunidad, originando cambios en la contribución de cada una de las categorías ecológicas consideradas. Una especie anécica, *M. carimaguensis*, es responsable del 85% de la biomasa total obtenida en el pasto. Este valor tan alto se explica por la fertilización periódica del sistema, la mejor calidad de la materia vegetal incorporada al suelo y la gran cantidad de deposiciones del ganado existentes.
 13. El cambio de sistema no afecta a la distribución vertical de las especies, excepto la de *M. carimaguensis*. La distribución vertical es, más bien, una respuesta específica de las poblaciones a la fuerte estacionalidad climática. Además, no existe relación entre las variables biométricas medidas y la distribución vertical, que se explica por

- el modo de vida de *M. martiodrilii*. En *M. carimaguensis* los individuos de mayor peso se ubican a mayor profundidad.
14. La distribución horizontal de las poblaciones de lombrices presenta un patrón fuertemente agregado en ambos sistemas, agrupándose en parches de unos 30-40 m. Existe también una relación clara entre la distribución espacial de las especies y el tamaño de éstas.
 15. El patrón de distribución espacial horizontal mantiene una estructura común en ambos sistemas e independiente de la época de muestreo y algunas especies presentan patrones opuestos de exclusión espacial. Por otro lado, en el pasto, el solapamiento espacio-temporal entre las especies es mayor que en la sabana.
 16. El pasto introducido presenta un grado de conservación de la fauna estudiada excelente. Las especies nativas se mantienen en el sistema perturbado. Se plantea la posibilidad de desarrollar un tipo de manejo que no implique una degradación del sistema.
 17. La comunidad de lombrices encontrada en las sabanas y pastos de Carimagua son un ejemplo de la posible y necesaria utilización de un recurso natural en mejorar la productividad de un sistema introducido.
 18. La contribución que las especies nativas, adaptadas tras el cambio, pueden realizar en algunos sistemas perturbados debe ser considerada a fin de diseñar prácticas agrícolas que presenten un menor impacto dañino sobre el ecosistema.
 19. Debe plantearse la realización de futuros estudios que rechacen o confirmen los dos puntos anteriores. Carimagua puede ser una excepción globalmente hablando, pero localmente debería servir para integrar la relación existente entre los procesos físicos, químicos y biológicos.
 20. La asociación entre *M. carimaguensis* y *M. martiodrilii* se ajusta al modelo de especies compactantes y decompactantes de BLANCHART *et al.* (1997) y es fundamental en la estabilidad de la estructura física del suelo y el aumento de la biomasa vegetal.

BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez, A. y Lascano, C. E. 1987. Valor nutritivo de la sabana bien drenada de los Llanos Orientales de Colombia. *Pasturas Tropicales* (CIAT), **9** (3): 9-17.
- Allen, T. F. H. and Starr, T. B. 1982. *Hierarchy. Perspectives for Ecological Complexity*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Anderson, C. 1980. The influence of climatic conditions on activity and vertical distribution of earthworms in a Danish arable soil. *Kongelige Veterinaer -og Landbohøjskole. Arsskrift*, 57-68.
- Anderson, J. M. 1988. Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes. *Biol. Fertil. Soils*, **6**: 216-227.
- Anderson, J. M. 1995. Soil organisms as engineers: microsite modulation of macroscale processes. In: Jones, C. G. and Lawton, J. H. (Eds.). *Linking Species and Ecosystems*. Chapman and Hall, London, UK. pp. 94-106.
- Anderson, J. M. and Ingram, J. S. I. (Eds.). 1993. *Tropical Soil Biology and Fertility. A Handbook of Methods*. 2nd ed. C.A.B., Oxford. 221 p.
- Anderson, R. M., Gordon, D. M., Crawley, M. J. and Hassell, M. P. 1982. Variability in the abundance of animal and plant species. *Nature*, **296**: 245-248.
- Arndt, W. and Norman, M. J. T. 1959. Characteristics of native pasture on Tippera clay loam at Katherine, N. T. CSIRO, Australia, Division of Land Research Technical Paper N° 3. 20 p.
- Barbault, R. 1992. *Écologie des Peuplements. Structure, Dynamique et Évolution*. Masson, Paris. 273 p.
- Barois I. and 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** (5): 539-541.
- Barois, I., Cadet, P., Albrecht, A. and Lavelle, P. 1988. Systèmes de culture et faune des sols. Quelques données. In: Feller, C. (Ed.). *Fertilité des Sols dans les Agricultures Paysannes Caraïbéennes. Effets des retentions organiques*. Paris, France: ORSTOM-Martinique. pp. 85-96.
- Barois, I., Ángeles, A., Blanchart, E., Brossard, M., Fragoso, C., Jiménez, J. J., Martínez, M. A., Moreno, A. G., Lattaud, C., Lavelle, P., Rossi, J.-P., Senapati, B. K., Giri, S and Tondoh, J. 1996. Ecology of species with large environmental tolerance and/or extended distributions. In: P. Lavelle (Ed.). *Conservation of Soil Fertility in Low-Input Agricultural Systems of the Humid Tropics by Manipulating Earthworm Communities*. EC Macrofauna Project N° ERBTS3*CT920128. Final Report. pp. 39-58.
- Barros, M. E., Blanchart, E., Neves, A., Desjardins, T., Chauvel, A. and Lavelle, P. 1996. Relação entre a macrofauna e agregação do solo em tres sistemas na Amazonia central. In: Solo/Suelo XII Congresso Latino America de Ciencia do

- Solo (CD-Rom), Aguas de Lindoia, Brazil.
- Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C. R. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 3rd Edition. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK. 1068 p.
- Blanchart, E., Lavelle, P. and Spain, A. 1990. Effects of biomass and size of *Millsonia anomala* (Oligochaeta: Acanthodrilidae) on particle aggregation in a tropical soil in presence of *Panicum maximum* (Graminaceae). *Biol. Fertil. Soils*, **10**: 113-120.
- Blanchart, E., Lavelle, P., Braudeau, E., Bissonnais, Y. L. and Valentin, C. 1997. Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil Biol. Biochem.*, **29**: 431-439.
- Blondel, J. 1995. *Biogéographie. Approche Ecologique et Evolutive*. Masson, Paris, France. 297 p.
- Bouché, M. B. 1969. Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de Lombricidés. *Pedobiologia*, **9 (1-2)**: 26-34.
- Bouché, M. B. 1970. Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. *In*: P. Pesson (Ed.). *La Vie dans le Sol*. Gauthiers-Villars, Paris. pp. 187-209.
- Bouché, M. B. 1972. *Lombriciens de France. Ecologie et Systematique*. I.N.R.A. Paris. 671 p.
- Bouché, M. B. 1977. Stratégies Lombriciennes. *Ecol. Bull.*, **25**: 122-132.
- Brinkhurst, R. O. and Jamieson, B. G. M. 1971. *Aquatic Oligochaeta of the World*. Oliver & Boyd, Edinburgh. 860 p.
- Brown, G. G. 1995. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? *Plant and Soil*, **170**: 209-231.
- Brown, M. W. and Cameron, E. A. 1982. Spatial distribution of adults of *Ooencyrtus kuvani* (Hymenoptera: Encyrtidae), an egg parasite of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Can. Entomol.*, **114**: 1109-1120.
- Campbell, J. B. 1978. Spatial variation of sand content and pH within a single contiguous delinations of two soil mapping units. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **42**: 460-464.
- Chessel, D., Thioulouse, J. et Hanafi, M. 1997. Statis et valeurs typologiques des groupes faunistiques. *In*: ADE-4 Topic Documentation. Fiche thématique 5.1. 30 p.
- CIAT. 1974. *Reconocimiento general de suelos del CNIA Carimagua (Departamento del Meta)*. Bogotá, D.E., Colombia. 58 p.
- CIAT. 1988. *National Soil Survey Laboratory*. CIAT/U.S. Department of Agriculture,

- Lincoln, Nebraska, USA.
- Cole, M. 1986. *The Savannas. Biogeography and Geobotany*. Academic Press, London, UK. 438 p.
- Cortés, A. 1982. La Orinoquia. En: *Geografía de los Suelos de Colombia*. Universidad de Bogotá. pp. 111-127.
- Cressie, N. 1991. *Statistics for Spatial Data*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Cuendet, G. 1984. A comparative study of the earthworm population of four different woodland types in Wytham woods, Oxford. *Pedobiologia*, **26**: 421-439.
- Cummins, K. W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, **24**: 631-641.
- Curtis, J. T. and McIntosh, R. P. 1950. The interrelation of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology*, **31**: 434-455.
- Darwin, C. R. 1881. *The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms, with Observations on their Habits*. Murray, London.
- Dash, M. C. and Patra, U. C. 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.
- Dash, M. C., Patra, U. C. and Thambi, A. V. 1974. Comparison of primary production of plant material and secondary production of oligochaetes in a tropical grassland of Southern Orissa, India. *Trop. Ecol.*, **15 (1/2)**: 16-21.
- Decaëns, T. 1993. Impact des Pratiques Agricoles sur la Macrofaune des Sols dans quelques Pâturages et Cultures des Llanos Orientaux de Colombie. D.E.S.S. Université Paris XII. 69 p.
- Decaëns, T. 1999. *Rôle fonctionnel et réponses aux pratiques agricoles des vers de terre et autres ingénieurs écologiques dans les savanes colombiennes*. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI). 374 p.
- Decaëns, T., Lavelle, P., Jiménez Jaén, J. J., Escobar, G. and Rippstein, G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *Eur. J. Soil Biol.*, **30 (4)**: 157-168.
- 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. *Fund. Appl. Nem.*, **19 (4)**: 321-328.
- Edwards, C. A. (Ed.). 1998. *Earthworm Ecology*. S^t. Lucie Press, Boca Raton, FL, USA. 389 p.
- Edwards, C. A. and Bohlen, P. J. 1996. *Biology and Ecology of Earthworms*. 3rd

- Edition. Chapman and Hall, UK. 426 p.
- Escobar, M. E. 1995. *Degradación de pasturas mejoradas por presencia de especies no deseadas en Carimagua, Llanos Orientales, Meta (Colombia)*. Tesis de Grado. Universidad Nacional de Palmira. 90 p + anexos.
- Escoufier, Y. 1973. Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics*, **29**: 750-760.
- Evans, A. C. and Guild, W. J. 1947. Method of studying the burrowing activity of earthworms. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **11(14)**: 643-650.
- Evans, A. C. and Guild, W. J. 1948. Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. IV. On the life cycles of some British Lumbricidae. *Ann. Appl. Bio.*, **35 (4)**: 473-493.
- F.A.O. (1996). *Reconocimiento Edafológico de los Llanos Orientales. Tomo III. La Vegetación Natural y la Ganadería en los Llanos Orientales*. Roma, Italia. 233 p.
- Fisher, M. J. 1978. The recovery of leaf water potential following burning of two droughted tropical pasture species. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, **18**: 423-425.
- Fisher, M. J., Lascano, C. E., Vera, R. R. and Rippstein, G. 1992. Integrating the native savanna resource with improved pastures. In: CIAT. *Pastures for the Tropical Lowlands: CIAT's Contribution*. Cali, Colombia. Chapter 6, pp. 75-99.
- Fisher, M. J., Rao, I. M., Thomas, R. J. and Lascano, C. E. 1995. Grasslands in the well-watered Tropical lowlands. In: J. Hodgson and A.W. Illius (Eds.). *The Ecology and Management of Grazing Systems*. CAB International, Wallingford, UK. pp. 393-425.
- Fisher, M. J., Rao, I. M., Ayarza, M. A., Lascano, C. E., Sanz, J. I., Thomas, R. J. and Vera, R. R. 1994. Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. *Nature*, **371**: 236-238.
- Fragoso, C. 1985. Ecología general de las lombrices terrestres (Oligochaeta: Annelida) de la región Boca del Chajul, selva Lacandona (Chiapas, México). Tesis de grado, Universidad Autónoma de México. 133 p.
- 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 + annexes.
- Fragoso, C. and Lavelle, P. 1987. The earthworm community of a Mexican tropical rain forest (Chajul, Chiapas). In: A. M. Bonvicini Pagliai and P. Omodeo (Eds.). *On earthworms*. Modena, Italy. pp 281-295.
- Fragoso, C. and Lavelle, P. 1992. Earthworm communities of tropical rain forests. *Soil Biol. Biochem.*, **24 (12)**: 1397-1408.

- Fragoso, C., Kanyonyo ka Kajondo, J., Lavelle, P. and Moreno, A. G. 1992. EWDATA BASE: A survey of communities and selected species of earthworms for their potential use in low-input tropical agricultural systems. In: 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. Brussels, Belgium. pp. 7-34.
- Fragoso, C., Moreno, A. G., Kanyonyo ka Kajondo, J. and Rodríguez, C. 1996. A survey of tropical earthworms: taxonomy, biogeography and environmental plasticity. In: P. Lavelle (Ed.). *Conservation of Soil Fertility in Low-Input Agricultural Systems of the Humid Tropics by Manipulating Earthworm Communities*. EC Macrofauna Project N° ERBTS3*CT920128. Final Report. pp. 6-19.
- Fragoso, C., Lavelle, P., Blanchart, E., Jiménez, J. J., Martínez, M., Senapati, B. K., Tondoh, J. E. and Feijoo, A. 1999. Earthworm communities of tropical agroecosystems: Origin, structure and influence of management practices. In: Lavelle, P., Brussaard, L., and Hendrix, P. (Eds.). *Management of Earthworm Communities in Tropical Agroecosystems* CAB-International. Wallingford, UK.
- Fraile, J. M. 1989. Poblaciones de lombrices de tierra (Oligochaeta: Annelida) en una pastura de *Cynodon plectostachvus* (pasto estrella) asociada con árboles de *Eythina poeppigiana* (Poro), una pastura asociada con árboles de *Cordia alliodora* (Laurel), una pastura sin árboles y vegetación a libre crecimiento en el CTIE, Turrialba, Costa Rica. Tesis doctoral, Universidad de Costa Rica.
- Friesen, D. K., Sanz, J. I., Molina, D. and Rivera, M. 1994. Crop nutritional and input use efficiency on Llanos oxisols under crop rotations. In: CIAT. *Tropical Lowlands Program Annual Report*. Chapter 5. Projects TL-02 and TC-02: Mechanistic understanding and models of soil chemical, physical and biological processes in agropastoral and sequential crop production systems. pp. 223-233.
- Garnsey, R. B. 1994. Seasonal activity and aestivation of Lumbricid earthworms in the Midlands of Tasmania. *Aust. J. Soil Res.*, **32**: 1355-1367.
- Gates, G. 1961. Ecology of some earthworms with special reference to seasonal activity. *Am. Midl. Nat.*, **66**: 61-86.
- Gautier-Hion, A. 1989. Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates?. A test in Gabon. *Ecology*, **70** (6): 1826-1833.
- Geary, R. C. 1954. The contiguity and statistical mapping. *Incorp. Statist.*, **5**: 115-145.
- Gerard, B. M. 1967. Factors affecting earthworms in pastures. *J. Anim. Ecol.*, **36**: 235-252.
- Giller, P. S. 1984. *Community Structure and the Niche*. Chapman and Hall, UK.
- Giller, P. S. 1996. The diversity of soil communities, the "poor man's tropical rainforest". *Biodiv. Cons.*, **5**: 135-168.

- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. University of California Press, Berkeley, USA.
- Guerra, R. T. 1994. Earthworm activity in forest and savanna soils near Boa Vista, Roraima, Brazil. *Acta Amazonica*, **24** (3/4): 303-308.
- Guzmán, S. y Vera, R. R. 1991. Establecimiento de pasturas en los Llanos Orientales de Colombia. *En*: Lascano, C. E. y Spain, J. M. (Eds.). *Establecimiento y Renovación de Pasturas. Conceptos, experiencias y enfoque de la investigación*. Centro Internacional de Agricultura Tropical, CIAT. pp. 385-398.
- Hansell, M. H. 1993. The ecological impact of animal nests and burrows. *Funct. Ecol.*, **7**: 5-12.
- Horne, J. K. and Schneider, D. C. 1995. Spatial variance in ecology. *Oikos*, **74**: 18-26.
- Huhta, V. 1979. Effects of liming and deciduous litter on earthworm (Lumbricidae) populations of a spruce forest, with an inoculation experiment on *Allolobophora caliginosa*. *Pedobiologia*, **19**: 340-345.
- Hurlbert, S. H. 1971. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**: 577-586.
- Hurlbert, S. H. 1990. Spatial distribution of montane unicorn. *Oikos*, **58**: 257-271.
- Huston, M. A. 1996. *Biological diversity. The Coexistence of Species in Changing Landscape*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 681 p.
- Hutchinson, G. E. 1953. The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*. Philadelphia, USA.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, **22**: 415-427.
- IGAC.1983. Estudio semidetallado del Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias de Carimagua (ICA-CIAT). Bogotá, D.E.
- IGAC.1988. Suelos y bosques de Colombia. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá. 28 p.
- Kale, R. D. and Krishnamoorthy, R. V. 1981. What affects the abundance and diversity of earthworms in soils?. *Proc. Indian Acad. Sci.*, **90** (1): 117-121.
- Kalisz, P. J. and Wood, H. B: 1995. Native and exotic earthworms in wildland ecosystems. *In*: P. F. Hendrix (Ed.). *Earthworm Ecology and Biogeography in North America*. Lewis Publishers, Boca Raton, USA. pp. 117-126.
- Jaffrenou, P. A. 1978. Sur l'analyse des familles finies des variables vectorielles. Bases algébriques et application à la description statistique. *Thèse de 3^{ème} cycle*, Université des Sciences et Technique du Languedoc, Montpellier-II.

- Jiménez, J. J y Moreno, A. G. *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una nueva especie de lombriz de tierra para Colombia. (en prensa).
- Jiménez, J. J y Moreno, A. G. Lombrices de tierra de Carimagua (Meta, Colombia). I. Familia Glossoscolecidae. (en prensa)
- Jiménez, J. J y Moreno, A. G. Lombrices de tierra de Carimagua (Meta, Colombia). II. Familia Acanthodrilidae. (en prensa)
- Jiménez, J. J., Moreno, A. G., Lavelle, P. and Decaëns, T. 1998. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* nov. sp. (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a native species from the well-drained savannas of Colombia. *Applied Soil Ecology*, **9** (1-3): 153-160. Special issue XII International Colloquium on Soil Zoology.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. and Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystems engineers. *Oikos*, **69**: 373-386.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. and Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, **78** (7): 1946-1957.
- Judez, L. 1989. *Técnicas de Análisis de Datos Multidimensionales. Bases Teóricas y Aplicaciones en Agricultura*. Publicaciones del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. 301 p.
- Kleinheisterkamp, I. y Häbich, G. 1985. Colombia: Estudio biológico y técnico. En: Vera, R. R. y Seré, C. (Eds.). *Sistemas de Producción Pecuaria Extensiva: Brasil, Colombia, Venezuela*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. pp. 213-278.
- Knäper, C. F. e Pinto Porto, R. 1979. Ocorrência de Oligoquetos nos solos do Rio Grande do Sul. *Acta Biol. Leop.*, **1**: 137-166.
- Kouassi, P. K. 1987. Étude comparative de la macrofaune endogée d'écosystèmes guinéens naturels et transformés de Côte d'Ivoire. Thèse doctorat, Université d'Abidjan. 129 p.
- Kroonenberg, P. M. 1989. The analysis of multiple tables in factorial ecology. III. Three mode principal component analysis: "analyse triadique complète". *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*, **10** (3): 245-256.
- Lascano, C. L. and Estrada J. 1989. Long-term productivity of legume-based and pure grass pastures in the Eastern Plains of Colombia. In: Proceedings of the XVI International Grassland Congress, Nice. pp. 1179-1180.
- Lavelle, P. 1971. Recherches ecologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Production annuelle d'un ver de terre *Millsonia anomala* Omodeo. *La Terre et la Vie*, **2**: 240-254.

- Lavelle, P. 1973. Peuplement et production des vers de terre dans les savanes de Lamto. *Ann. Univ. Abidjan*, série E, **VI (2)**: 79-98.
- Lavelle, P. 1974. Influence de l'humidité du sol sur la consommation et la croissance de *Millsonia anomala* (Oligochètes - Acanthodrilidae) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, série E, **VII (1)**: 305-314.
- Lavelle, P. 1975. Consommation annuelle de terre par une population naturelle de vers de terre (*Millsonia anomala* Omodeo, Acanthodrilidae-Oligochètes) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **12 (1)**: 11-24.
- Lavelle, P. 1978. *Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème*. Thèse de Doctorat, Paris VI. Publ. Lab. Zool. E.N.S., 12. 301 p.
- Lavelle, P. 1981. Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecologica*, **2 (2)**: 117-133.
- Lavelle, P. 1983a. The Soil Fauna of Tropical Savannas. II. The Earthworms. In: F. Bourlière (Ed.). *Tropical Savannas*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. pp. 485-504.
- Lavelle, P. 1983b. The structure of earthworm communities. In: J. E. Satchell (Ed.). *Earthworm ecology: From Darwin to Vermiculture*. Chapman and Hall, London. pp. 449-466.
- Lavelle, P. 1986. Associations mutualistes avec la microflore du sol et richesse spécifique sous les tropiques: l'hypothèse du premier maillon. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **302 (III(1))**: 11-14.
- 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. and Beare, M. 1998. Ecosystem engineers, functional domains and processes in soil. Looking for integrative concepts. In: Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science, Montpellier, 20-26 August 1998.
- Lavelle, P. and Pashanasi, B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia*, **33**: 283-291.
- Lavelle, P., Chauvel, A. and Fragoso, C. 1995. Faunal activity in acid soils. In: R. A. Date (Ed.). *Plant and Soil Interactions at Low pH*. Kluwer Academic Publishers, the Netherlands. pp. 201-211.
- Lavelle, P., Brussaard, L. and Hendrix, P. F. (Eds.). *The Potential for Earthworm*

- Management in Tropical Ecosystems*. C.A.B. International, Wallingford, UK. (en prensa).
- Lavelle, P., Maury, M. E. y Serrano, V. 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la región de Laguna Verde, Veracruz, época de lluvias. *Inst. Ecol. Publ.* (México), **6**: 75-105.
- Lavelle, P., Schaefer, R. and Zaidi, Z. 1989. Soil ingestion and growth in *Millsonia anomala*, a tropical earthworm, as influenced by the quality of the organic matter ingested. *Pedobiologia*, **33**: 379-388.
- Lavelle, P., Sow, B. and Schaeffer, R. 1979. The geophagous earthworm community in the Lamto savanna (Ivory Coast): Niche partitioning and utilization of soil nutritive resources. *In: Proc. 7th Int. Congr. Soil Zool.* Syracuse, NY. pp. 653-672.
- Lavelle, P., Barois, I., Martin, A., Zaidi, Z. and Schaefer, R. 1989. Management of earthworm populations in agro-ecosystems: A possible way to maintain soil quality?. *In: M. Clarholm and L. Bergström (Eds.). Ecology of Arable Land.* Kluwer Academic Publishers, the Netherlands. pp 109-122.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Spain, A. V. and Martin, S. 1992. Impact of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics. *In: R. Lal (Ed.). Myths and Science of Soils in the Tropics.* Soil Science Society of America Special Publication, Madison, Wisconsin. pp. 157-185.
- Lavelle, P., Barois, I., Cruz, I., Fragoso, C., Hernández, A., Pineda, A. and Rangel, P. 1987. Adaptive strategies of *Pontoscolex 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. and Brussard, L. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. *In: P. L. Woomer and M. J. Swift (Eds.). The Biological Management of Tropical Soil Fertility.* Wiley, UK. pp. 137-169.
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O. W. and Dhillion, S. 1997. Soil function in a changing world: the role of soil ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.*, **33** (4): 159-193.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S., Spain, A., Toutain, F., Barois, I. and Schaefer, R. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. *Biotropica*, **25** (2): 130-150.
- Lavelle, P., Barois, I., Blanchart, E., Brown, G., Brussard, L., Decaëns, T., Fragoso, C., Jiménez, J. J., Kajondo, K., Martínez, M. A., Moreno, A., Pashanasi, B., Senapati, B. and Villenave, C. 1998. Earthworms as a resource in tropical agrosystems. *Nature and Resources*, **34** (1): 28-44.
- Lavit, C. 1988. *Analyse conjointe de tableaux quantitatifs*. Masson, Paris. 240 p.

- Lawton, J. H. and Brown, V. K. 1993. Redundancy in ecosystems. *In*: E.-D. Schulze and H. A. Mooney (Eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. pp. 255-270.
- Lee, K. E. 1959. The earthworm fauna of New Zealand. *Bull. N. Z. Dep. Sci. Ind. Res.*, **130**: 1-486.
- Lee, K. E. 1985. *Earthworms: Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use*. Academic Press, New York. 411 p.
- Lee, K. E. (1991). The Diversity of Soil Organisms. *In*: D. L. Hawksworth (Ed.). *The Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates: Its Role in Sustainable Agriculture*. CAB International, Wallingford, UK. pp. 73-87.
- Lee, K. E. (1995). Earthworms and Sustainable Land Use. *In*: P. F. Hendrix (Ed.). *Earthworm Ecology and Biogeography in North America*. Lewis Publishers, Boca Raton, USA. pp. 215-234.
- Legendre, P. and Fourtin, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**: 107-138.
- Ludwig, J. A. and Reynolds, J. F. 1988. *Statistical Ecology. A Primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons, New York, USA. 337 p.
- Lyons, N. Y. 1981. Comparing diversity indices based on counts weighted biomass and other importance values. *Am. Nat.*, **118**: 438-442.
- Lloyd, M. 1967. Mean crowding. *J. Anim. Ecol.*, **36**: 1-30.
- MacArthur, R. H. and Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, **101**: 377-385.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. Some generalized theorem of natural selection. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **48**: 1893-1897.
- Madge, D. S. 1969. Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia*, **9 (8)**: 188-214.
- Mangel, M. and Adler, F. 1994. Construction of multidimensional clustered patterns. *Ecology*, **75 (5)**: 1289-1298.
- Martin, A. 1991. Short- and long-term effects of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochaeta) of tropical savannas on soil organic matter. *Biol. Fertil. Soils*, **11**: 234-238.
- Martin, A., Mariotti, A., Balesdent, J., Lavelle, P. and Vuattoux, R. 1990. Estimate of organic matter turnover rate in a savanna soil by ¹³C natural abundance measurements. *Soil Biol. Biochem.*, **22 (4)**: 517-523.

- Matheron, G. 1965. *Les variables regionalisées et leur estimation*. Masson, Paris. 305 p.
- Matheron, G. 1971. The theory of regionalized variables and its application. *Cashiers du Centre Morphologie Mathématique*, N° 5. Fontainebleau, France.
- Mato, S., Mascato, R., Trigo, D. and Díaz-Cosín, D. J. 1988. Vertical distribution in soil of earthworms in Sierra del Caurel. 1. Species and vegetation types. *Pedobiologia*, **32**: 193-200.
- Meadows, P. S. 1991. The environmental impact of burrows and burrowing animals - conclusions and a model. *Symp. Zool. Soc. London*, **63**: 327-338.
- Medina, E. and Huber, O. 1992. The role of biodiversity in the functioning of savanna ecosystems. In: Solbrig, O. T., van Emden, H. M. and van Oordt, P. G. W. J. (Eds). *Biodiversity and Global Change*. I.U.B.S. Monograph n° 8. Paris. pp. 139-158.
- Menaut, J. C., Barbault, R. Lavelle, P and Lepage, M. 1985. African savannas: Biological systems of humification and mineralization. In: J. C. Tothill and J. J. Mott (Eds.). *Ecology and Management of the World's Savannas*. Australian Acad. Science. Canberra, Australia. pp. 14-33.
- Michaelsen, W. 1900. *Oligochaeta*. Das tierreich, **10**. Berlin.
- Mills, L. S. M., Soulé, M. E. and Doak, D. F. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *Bioscience*, **38**: 750-752.
- Mishra, K. C. and Ramakrishnan, P. S. 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.
- Moran, P. A. P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, **37**: 17-23.
- Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion of individual and analysis of the distribution patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E Biol.*, **2**: 215-235.
- 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 de grado, Universidad Central de Venezuela. 92 p.
- Nemeth, A. and Herrera, R. 1982. Earthworm populations in a Venezuelan rain forest. *Pedobiologia*, **23**: 437-443.
- Nordström, S. 1975. Seasonal activity of lumbricids in Southern Sweden. *Oikos*, **26**: 307-315.
- Oden, N. L. 1984. Assessing the significance of spatial correlograms. *Geographical Analysis*, **16**: 1-16.

- Paine, R. T: 1969. A note on trophic complexity and community stability. *Am. Nat.*, **103**: 91-93.
- Paladines, O. 1975. El manejo y la utilización de las praderas naturales en el trópico americano. *En: Centro Internacional de Agricultura Tropical. El Potencial para la Producción de Ganado de Carne en América Tropical*. Cali, Colombia. pp. 331-346.
- Pemberton, S. G. and Frey, R. W. 1984. Quantitative methods in ichnology: spatial distribution among populations. *Lethaia*, **17**: 33-49.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. *Am. Nat.*, **104**: 592-597.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**: 53-74.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **71** (5): 2141-2145.
- Pianka, E. R. 1978. *Evolutionary Ecology*. 2nd Ed. Harper and Row, New York, USA.
- Pearce, T. G. 1982. Recovery of earthworm populations following salt-water flooding. *Pedobiologia*, **24**: 91-100.
- Pearce, T. G. 1983. Functional morphology of lumbricid earthworms with special reference to locomotion. *J. Nat. Hist.*, **17** (1): 95-111.
- Pielou, E. C. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology*. John Wiley, New York, USA.
- Reddy, M. V. and 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. Biometeorol.*, **37**: 19-26.
- Righi, G. 1984. *Pontoscolex* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a new evaluation. *Stud. Neotrop. Fauna Env.*, **19**: 159-177.
- Robertson, G. P. 1987. Geostatistics in ecology: interpolating known variance. *Ecology*, **68**: 744-748.
- Robertson, G. P. 1994. The impact of soil and crop management practices on soil spatial heterogeneity. *In: C. E. Pankhurst, B. M. Doube, V. V. S. R. Gupta and P. R. Grace (Eds.) Soil Biota. Management in sustainable farming systems*. CSIRO, Melbourne. pp 156-161.
- Römbke, J. and Verhaagh, M. 1992. About earthworm communities in a rain forest and an adjacent pasture. *Amazoniana*, **XII** (1): 29-49.
- Rossi, J.-P. 1996. Statistical tool for soil biology. XI. Autocorrelogram and Mantel test. *Eur. J. Soil Biol.*, **32** (4): 195-203.

- Rossi, J.-P. and Lavelle, P. 1993. Statistical procedure for field surveys. In : P. Lavelle (Ed.). *Conservation of soil fertility in low-input agricultural systems by manipulating earthworm communities*. EC Project n° ERBTS3*CT920128. Report n° 1. Chapter IX. pp 63-86.
- Rossi, J.-P. and Lavelle, P. 1998. Earthworm aggregation in the savannas of Lamto (Côte d'Ivoire). *Appl. Soil Ecol.*, 7: 195-199.
- Rossi, J.-P., Lavelle, P. and Albrecht, A. 1997. Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* and soil heterogeneity. *Soil Bio. Biochem.*, 29 (3-4): 485-488.
- Rossi, J.-P., Lavelle, P. and Tondoh, J. E. 1995. Statistical tool for soil biology. X. Geostatistical analysis. *Eur. J. Soil Biol.*, 31 (4): 173-181.
- Sánchez, P. A. and Salinas, J. G. 1981. Low-input technology for managing Oxisols and Ultisols in tropical America. *Adv. Agron.*, 34: 279-406.
- Satchell, J. E. 1955. Some aspects of earthworm ecology. In: D. K. Mc. E. Kevan (Ed.). *Soil Zoology*. Butterworth, London, UK. pp. 180-201.
- Satchell, J. E. 1967. Lumbricidae. In: A. Burges and F. Raw (Eds.). *Soil Biology*. Academic Press, London, UK. pp. 259-322..
- Satchell, J. E. 1983. *Earthworm Ecology: From Darwin to Vermiculture*. Chapman & Hall, London, UK. 495 p.
- Saussey, M. 1956. Un cas de commensalisme chez les lombriciens. *Bull. Soc. Fr.*, 81: 411-413.
- Saussey, M. et Debout, G. 1984. Nouvelles données sur le déterminisme de la diapause de *Nicodrilus giardi* (Ribacourt) (Oligochète, Lombricien). *C. R. Acad. Sc. Paris, serie III*, 299 (2): 35-38.
- Senapati, B. K. 1980. *Aspects of Ecophysiological Studies on Tropical Earthworms (Distribution, Population dynamics, Production, Energetics and their Role in the Decomposition Process)*. Ph. D. Thesis. School of Life Science, Sambalpur University, India. 154 p.
- Shannon, C. E. and Weaver, W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University Illinois Press, Urbana, IL.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.
- Sokal, R. R. and Oden, N. L. 1978. Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biol. J. Lin. Soc.*, 10: 199-228.
- Solbrig, O. T., Medina, E. and Silva, J. F. 1996. Determinants of tropical savannas. In: O. T. Solbrig, E. Medina and J. F. Silva (Eds.). *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 31-41.

- Sombroek, W. G., Nachtergoele, F. O. and Hebel, A. 1993. Amounts, dynamics and sequestering of carbon in tropical and subtropical soils. *Ambio*, **22**: 417-426.
- Stephenson, J. 1930. *The Oligochaeta*. Oxford University Press, London, UK. 978 p.
- Stork, N. E. and Eggleton, P. 1992. Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. *Am. J. Alt. Agr.*, **7** (1, 2): 38-47.
- Swift, M. J., Heal, O. W. and Anderson, J. M. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Studies in Ecology*, Vol. 5. Blackwell, Oxford, UK. 372 p.
- Swift, M. J. 1984. Soil biological processes and tropical soil fertility: a proposal for collaborative program of research. *Biol. Int. Spec. Issue*, **5**: 1-38. IUBS, Paris.
- Syers J. K. and Springett, J. A. 1984. Earthworms and soil fertility. *Plant and Soil*, **76**: 93-104.
- Taylor, L. R. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature*, **189**: 732-735.
- Taylor, L. R. and Taylor, R. A. J. 1977. Aggregation, migration and population mechanics. *Nature*, **265**: 415-421.
- Taylor, L. R., Taylor, R. A. J. and Perry, J. N. 1983. Behavioural dynamics. *Nature*, **303**: 801-804.
- Taylor, L. R., Woiwod, I. P. and Perry, J. N. 1978. The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J. Anim. Ecol.*, **47**: 383-406.
- Taylor, L. R., Perry, J. N., Woiwod, I. P. and Taylor, R. A. J. 1988. Specificity of the spatial power-law exponent in ecology and agriculture. *Nature*, **332**: 721-722.
- Terborgh, J. 1989. *Where have all the birds gone? Essays on the biology and conservation of birds that migrate to the American tropics*. Princeton University Press, Princeton.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. and Olivier, J. M. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Stat. Comput.*, **7** (1): 75-83.
- Thomas, R. J., Fisher, M. J., Ayarza, M. and Sanz, J. I. 1995. The role of forage grasses and legumes in maintaining the productivity of acid soils in Latin America. In: R. Lal and B.A. Stewart (Eds.). *Soil management: Experimental basis for sustainability and environmental quality*. Advances in Soil Science Series, Lewis Publishers, Boca Raton, USA. pp. 61-83.
- Thomas, R. J., Lascano, C. E., Sanz, J. I., Ara, M. A., Spain, J. M., Vera, R. R. and Fisher, M. J. 1992. The role of pastures in production systems. In: CIAT. *Pastures for the Tropical Lowlands: CIAT's Contribution*. Cali, Colombia. Chapter 8, pp: 121-144.
- Toutain, F., Diagne, A. et Le Tacon, F. 1987. Conséquences d'un apport d'engrais sur le

- fonctionnement d'un écosystème forestier de l'Est de France. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **24**: 283-300.
- USDA Soil Survey Staff. 1975. *Soil Taxonomy*. Washington, D.C. 754 p.
- Vidal, M. L. y Rangel, J. O. 1987. Efecto del fuego sobre la temperatura del suelo y la vegetación en un pastizal de los Llanos Orientales (Meta, Colombia). *Pérez-Arbelaezia*, **1** (4-5): 55-84.
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.*, **6**: 18-23.
- Wardle, D. and Lavelle, P. 1997. Linkages between Soil Biota, plant litter quality and decomposition. In: G. Cadisch and K. E. Giller (Eds.). *Driven by Nature*. CAB International, Wallingford, UK. pp. 107-125.
- Webster, R. 1985. Quantitative spatial analysis of soil in the field. *Adv. Soil Sci.*, **3**: 1-70.
- Webster, R. and Boag, B. 1992. Geostatistical analysis of cyst nematodes in soil. *J. Soil Sci.*, **43**: 583-595.
- Webster, R. and McBratney, A. B. 1989. On the Akaike Information Criterion for choosing models for variograms of soil properties. *J. Soil Sci.*, **40**: 493-496.
- Webster, R. and Oliver, M. A. 1990. *Statistical methods in soil and land resource survey*. Oxford University Press, London, UK. 316 p.
- Webster, R. and Oliver, M. A. 1992. Sample adequately to estimate variograms of soil properties. *J. Soil Sci.*, **43**: 177-192.
- Wilson, L. T., Room, P. M. and Bourne, A. S. 1983. Dispersion of arthropods, flower buds and fruit in cotton fields: Effects of population density and season on the fit of probability distributions. *J. Aust. Entomol. Soc.*, **22**: 129-134.
- Zajonc, I. 1970. Dynamique saisonnière des synusies de lombrics (Lumbricidae) vivant les prairies de la Slovaquie méridionale; action des engrais azotés sur la composition de celles-ci. *Pedobiologia*, **10**: 286-304.
- Zhang B. G., Rouland C., Lattaud C. and Lavelle P. 1993. Activity and origin of digestive enzymes in gut of the tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus*. *Eur. J. Soil Biol.*, **29** :7-11.

ANEXOS

Anexo Tabla 1. Características físicas y químicas de los suelos en donde se realizó el estudio (adaptado de IGAC, 1983 y CIAT, 1988).

Profundidad (cm)	Horizonte	Granulometría (%)				Textura*	pH		Carbono orgánico (%)	Nitrógeno Total (ppm)
		Arcillas	Limos		Arenas		KCl	H ₂ O		
		<0,002 mm	0,002-0,02 mm	0,02-0,05 mm	0,05-2 mm		1N	1:1		
0-12	A	28,6	16,8	38,2	16,4	FArL	3,8	4,8	2,08	1126,3
12-26	AB	28,4	17,3	37,0	17,3	FArL	3,9	5,0	1,40	1126,3
26-44	BO1	31,0	15,9	35,3	17,8	FArL	4,0	5,1	0,91	759
44-65	BO2	20,7	24,4	43,9	11,0	FArL	4,0	5,3	0,62	584,1
65-89	BO3	33,8	16,1	33,6	16,5	FArL	4,2	5,5	0,38	535,5
89-113	BO4	35,1	15,5	34,1	15,3	FArL	4,2	5,5	0,26	535,5
113-150	BO5	38,1	15,3	32,4	14,2	FArL	4,2	5,5	0,14	535,5
150-173	BO6	41,3	14,6	30,6	13,5	FArL	4,1	5,7	0,10	535,5
173-195	BO7	43,9	13,6	30,2	12,3	FArL	4,0	5,5	0,08	535,5

Profundidad (cm)	Horizonte	Cationes de cambio meq/100 g				Capacidad Intercambio Catiónico (pH = 7) meq/100 g	Fósforo disponible (ppm)	Saturación de Aluminio (%)	Retención humedad	
		Ca	Mg	Na	K				pF 2.5	pF 4.2
0-12	A	0,15	0,06	0,2	0,04	12,1	1,71	92	38,5	11,6
12-26	AB	0,15	0,06	0,1	0,04	8,0	1,71	96	24,2	11,5
26-44	BO1	0,10	0,04	0,1	0,02	8,0	0,99	92	20,0	12,1
44-65	BO2	0,10	0,03	0,2	0,02	5,5	0,82	89	19,1	12,5
65-89	BO3	0,9	0,03	0,2	0,02	5,5	0,73	85	21,6	13,2
89-113	BO4	0,9	0,03	0,2	0,02	4,0	0,73	85	21,4	13,6
113-150	BO5	0,9	0,03	0,1	0,02	4,9	0,73	85	23,4	15,1
150-173	BO6	0,9	0,03	0,1	0,02	6,5	0,73	85	25,7	17,4
173-195	BO7	0,9	0,03	0,1	0,02	6,5	0,73	85	26,3	17,8

* Clasificación USDA

Anexo Tabla 2. Características físicas y químicas del suelo procedente de un pasto de *Brachiaria decumbens* asociado con *Pueraria phaseoloides* empleado para los cultivos de lombrices (CIAT, Laboratorio de Servicios Analíticos)[§]

	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
% M.O. ¹	5,1	5,7	5,3	6,0	6,3	6,3	5,3
P ²	4,2	4,4	3,7	3,0	2,5	3,6	3,1
pH	4,5	4,5	4,6	4,5	4,4	4,4	4,4
Al ³	2,03	2,14	1,51	2,38	2,30	2,12	2,51
Ca ³	0,48	0,67	0,75	0,46	0,67	0,65	0,57
Mg ³	0,26	0,32	0,38	0,29	0,35	0,14	0,19
K ³	0,22	0,27	0,31	0,17	0,22	0,14	0,11
% Arena	9,00	9,99	9,43	10,93	13,42	17,25	7,21
% Limo	46,78	44,26	46,78	46,42	46,80	45,67	47,31
% Arcilla	44,22	45,75	43,79	42,65	39,78	37,08	45,48
Textura ⁴	ArL	ArL	ArL	ArL	FArL	ArL	ArL

¹ Materia orgánica

² Bray II (ppm)

³ Miliequivalente x 100 g suelo⁻¹

⁴ ArL: Arcillo-limoso, FArL: Franco-arcillo-limoso

[§] Muestra de 200 g extraída a partir de 5 submuestras

Anexo Tabla 3. Correspondencias obtenidas a partir de las ecuaciones de regresión entre el diámetro preclitelar y el peso de algunas especies de Carimagua

<i>Andiodrilus yoparensis</i>		<i>Andiorrhinus ofeliae</i>		<i>Aymara ainawi</i>		<i>Martiodrilus carimaguensis</i>		<i>Metanenedrilus martiodrilii</i>	
Diámetro preclitelar (mm)	Peso (g)	Diámetro preclitelar (mm)	Peso (g)	Diámetro preclitelar (mm)	Peso (g)	Diámetro preclitelar (mm)	Peso (g)	Diámetro preclitelar (mm)	Peso (g)
1,9	0,02	4	0,39	0,9	0,004	3	0,41	0,3	0,001
2	0,07	4,1	0,59	0,95	0,008	3,2	0,46	0,35	0,002
2,1	0,11	4,2	0,80	1	0,012	3,4	0,51	0,4	0,002
2,2	0,16	4,3	1,01	1,05	0,016	3,6	0,56	0,45	0,003
2,3	0,21	4,4	1,22	1,1	0,020	3,8	0,63	0,5	0,004
2,4	0,26	4,5	1,42	1,15	0,02	4	0,69	0,55	0,005
2,5	0,31	4,6	1,63	1,2	0,03	4,2	0,77	0,6	0,005
2,6	0,36	4,7	1,84	1,25	0,03	4,4	0,85	0,65	0,006
2,7	0,40	4,8	2,05	1,3	0,04	4,6	0,94	0,7	0,007
2,8	0,45	4,9	2,26	1,35	0,04	4,8	1,05	0,75	0,008
2,9	0,50	5	2,46	1,4	0,05	5	1,16	0,8	0,008
3	0,55	5,1	2,67	1,45	0,05	5,2	1,28	0,85	0,009
3,1	0,60	5,2	2,88	1,5	0,05	5,4	1,42	0,9	0,010
3,2	0,64	5,3	3,09	1,55	0,06	5,6	1,58	0,95	0,011
3,3	0,69	5,4	3,29	1,6	0,06	5,8	1,75	1	0,012
3,4	0,74	5,5	3,50	1,65	0,07	6	1,94		
3,5	0,79	5,6	3,71	1,7	0,07	6,2	2,15		
3,6	0,84	5,7	3,92	1,75	0,07	6,4	2,38		
3,7	0,89	5,8	4,12	1,8	0,08	6,6	2,64		
3,8	0,93	5,9	4,33	1,85	0,08	6,8	2,92		
3,9	0,98	6	4,54	1,9	0,09	7	3,24		
4	1,03	6,1	4,75	1,95	0,09	7,2	3,59		
4,1	1,08	6,2	4,96	2	0,10	7,4	3,98		
4,2	1,13	6,3	5,16			7,6	4,41		
4,3	1,17	6,4	5,37	<i>Glossodrilus sikuani</i>		7,8	4,89		
4,4	1,22	6,5	5,58	Diámetro preclitelar	Peso (g)	8	5,41		
4,5	1,27	6,6	5,79	0,7	0,02	8,2	6,00		
4,6	1,32	6,7	5,99	0,75	0,03	8,4	6,65		
4,7	1,37	6,8	6,20	0,8	0,03	8,6	7,37		
4,8	1,42	6,9	6,41	0,85	0,04	8,8	8,17		
4,9	1,46	7	6,62	0,9	0,04	9	9,05		
5	1,51	7,1	6,82	0,95	0,05	9,2	10,03		
5,1	1,56	7,2	7,03	1	0,06	9,4	11,12		
5,2	1,61	7,3	7,24	1,05	0,06	9,6	12,32		
5,3	1,66	7,4	7,45	1,1	0,07	9,8	13,66		
5,4	1,70	7,5	7,66	1,15	0,08	10	15,13		
5,5	1,75	7,6	7,86	1,2	0,08	10,2	16,77		
5,6	1,80	7,7	8,07	1,25	0,09	10,4	18,59		
5,7	1,85	7,8	8,28	1,3	0,09	10,6	20,60		
5,8	1,90	7,9	8,49	1,35	0,10	10,8	22,83		
5,9	1,95	8	8,69	1,4	0,11	11	25,30		
6	1,99	8,1	8,90	1,45	0,11				
		8,2	9,11	1,5	0,12				
		8,3	9,32	1,55	0,12				
		8,4	9,52	1,6	0,13				
		8,5	9,73	1,65	0,14				
		8,6	9,94	1,7	0,14				
		8,7	10,15	1,75	0,15				
		8,8	10,36	1,8	0,16				
		8,9	10,56	1,85	0,16				
		9	10,77	1,9	0,17				
				1,95	0,17				
				2	0,18				

Anexo Tabla 4. Número de heces por metro cuadrado de *M. carinaguensis* encontradas sobre la superficie de la sabana y el parto en cada una de las muestras

MES	Nº MUESTRA	TOTAL SECAS		FRESCAS				TOTAL FRESCAS		TOTAL HECES	
		SN*	BK	SN	BK	SN	BK	SN	BK	SN	BK
abr-94	1	0	4	0	6	0	0	0	6	0	10
	2	1	17	0	7	0	1	0	8	1	25
	3	6	19	1	5	0	8	1	13	7	32
	4	5	42	0	9	0	4	0	13	5	55
	5	9	29	0	3	1	11	1	14	10	43
may-94	6	5	28	0	2	0	5	0	7	5	35
	7	17	43	1	3	2	9	3	12	20	55
	8	15	25	0	2	0	7	0	9	15	34
	9	18	30	0	1	0	6	0	7	18	37
	10	15	31	0	2	0	8	0	10	15	41
jul-94	11	8	28	0	2	0	1	0	3	8	31
	12	18	32	0	2	0	3	0	5	18	37
	13	14	23	0	2	0	0	0	2	14	25
	14	8	31	0	2	0	0	0	2	8	33
	15	5	45	0	1	0	2	0	3	5	48
ago-94	16	6	14	1	2	1	1	2	3	8	17
	17	9	28	0	0	0	0	0	0	9	28
	18	17	28	0	1	0	1	0	2	17	30
	19	7	36	0	3	0	1	0	4	7	40
	20	4	24	0	1	0	1	0	2	4	26
sep-94	21	8	19	0	0	0	0	0	0	8	19
	22	11	17	0	0	0	0	0	0	11	17
	23	16	26	0	1	0	0	0	1	16	27
	24	6	32	0	1	0	3	0	4	6	36
	25	10	13	0	0	0	0	0	0	10	13
oct-94	26	7	22	0	0	0	0	0	0	7	22
	27	13	18	0	1	0	0	0	1	13	19
	28	8	19	0	0	0	2	0	2	8	21
	29	5	13	0	0	0	0	0	0	5	13
	30	4	13	0	0	0	1	0	1	4	14
nov-94	31	11	21	0	0	0	1	0	1	11	22
	32	5	11	0	1	0	0	0	1	5	12
	33	5	6	0	0	0	0	0	0	5	6
	34	8	9	0	1	0	0	0	1	8	10
	35	0	5	0	0	0	0	0	0	0	5
dic-94	36	5	8	0	0	0	0	0	0	5	8
	37	10	11	0	0	0	0	0	0	10	11
	38	7	8	0	0	0	0	0	0	7	8
	39	6	11	0	0	0	0	0	0	6	11
	40	1	8	0	0	0	0	0	0	1	8
ene-95	41	6	5	0	0	0	0	0	0	6	5
	42	6	6	0	0	0	0	0	0	6	6
	43	7	6	0	0	0	0	0	0	7	6
	44	5	14	0	0	0	0	0	0	5	14
	45	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3
feb-95	46	8	8	0	0	0	0	0	0	8	8
	47	1	7	0	0	0	0	0	0	1	7
	48	0	15	0	0	0	0	0	0	0	15
	49	3	14	0	0	0	0	0	0	3	14
	50	0	7	0	0	0	0	0	0	0	7
mar-95	51	2	6	0	0	0	0	0	0	2	6
	52	2	4	0	0	0	0	0	0	2	4
	53	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
	54	5	5	0	0	0	0	0	0	5	5
	55	4	2	0	0	0	0	0	0	4	2
abr-95	56	3	7	0	0	0	0	0	0	3	7
	57	1	2	0	0	0	0	0	0	1	2
	58	3	1	0	0	0	1	0	1	3	2
	59	3	2	0	2	0	0	0	2	3	4
	60	2	2	0	1	0	0	0	1	2	3
may-95	61	9	7	0	8	2	3	2	11	11	18
	62	7	21	0	4	2	5	2	9	9	30
	63	2	19	0	8	0	1	0	9	2	28
	64	10	22	0	23	0	6	0	29	10	51
	65	6	19	0	6	0	2	0	8	6	27
jun-95	66	6	12	1	23	0	5	1	28	7	40
	67	22	25	0	7	0	4	0	11	22	36
	68	18	23	0	11	0	2	0	13	18	36
	69	1	21	8	6	0	1	8	7	9	28
	70	4	16	0	12	0	2	0	14	4	30
jul-95	71	2	25	1	9	0	1	1	10	3	35
	72	0	31	0	3	0	1	0	4	0	35
	73	6	33	0	10	0	3	0	13	6	46
	74	5	9	0	0	0	1	0	1	5	10
	75	0	14	0	1	0	0	0	1	0	15
ago-95	76	3	13	0	7	0	1	0	8	3	21
	77	8	20	0	1	0	1	0	2	8	22
	78	5	18	0	0	0	0	0	0	5	18
	79	3	24	0	4	0	1	0	5	3	29
	80	1	19	1	1	0	0	1	1	2	20
sep-95	81	18	16	5	0	0	0	5	0	23	16
	82	0	16	0	0	0	0	0	0	0	16
	83	7	33	0	2	0	0	0	2	7	35
	84	6	23	1	1	0	0	1	1	7	24
	85	0	21	0	0	0	0	0	0	0	21

* SN: Sabana nativa

BK: *Brachiaria decumbens* + *Pueraria phaseoloides*

Anexo Tabla 5. Datos obtenidos de los cultivos de los capullos de *A. yoparensis* realizados en el laboratorio

Nº cultivo	Nº capullo	Peso vivo fresco (mg)	Nº Individuos	Peso individuo (mg)	Tiempo eclosión (máx)	P indiv/P capullo (%)
41	1	90	-	-	RIP	-
	2	90	-	-	RIP	-
42	3	50	1	40	1	80,0
43	4	90	-	-	RIP	-
	5	80	1	70	14	87,5
	6	110	1	80	20	72,7
44	7	60	1	40	13	66,7
	8	50	1	40	13	80,0
	9	70	-	-	RIP	-
	10	80	-	-	RIP	-
	11	60	-	-	RIP	-
	12	60	-	-	RIP	-
	13	70	-	-	RIP	-
	14	90	-	-	RIP	-
	15	100	-	-	RIP	-
	16	80	-	-	RIP	-
	17	70	-	-	RIP	-
	18	60	-	-	RIP	-
	19	70	-	-	RIP	-
	20	90	-	-	RIP	-
	21	110	-	-	RIP	-
	22	80	-	-	RIP	-
45	23	70	1	50	28	71,4
	24	40	-	-	RIP	-
	25	50	-	-	RIP	-
	26	50	-	-	RIP	-
	27	60	-	-	RIP	-
	28	70	-	-	RIP	-
	29	60	-	-	RIP	-
	30	80	-	-	RIP	-
	31	60	-	-	RIP	-
46	32	80	1	60	7	75,0
	33	90	1	70	7	77,8
	34	60	1	50	7	83,3
	35	80	1	70	13	87,5
	36	70	1	60	13	85,7
	37	90	1	70	13	77,8
	38	110	1	80	13	72,7
	39	50	1	30	13	60,0
	40	100	1	80	13	80,0
	41	50	1	20	13	40,0
	42	50	1	20	13	40,0
47	43	70	1	40	7	57,1
	44	70	1	50	7	71,4
	45	110	1	80	13	72,7
	46	70	2	20	19	28,6
		70		30	19	42,9
	47	120	1	90	19	75,0
48	48	110	1	90	6	81,8
	49	100	1	80	6	80,0
	50	90	1	80	6	88,9
	51	70	-	-	RIP	-
	52	70	-	-	RIP	-

	53	80	1	60	12	75,0
	54	130	1	120	18	92,3
	55	100	1	80	18	80,0
	56	80	-	-	RIP	-
	57	60	-	-	RIP	-
	58	50	-	-	RIP	-
49	59	60	1	40	6	66,7
	60	70	1	50	12	71,4
	61	50	1	40	12	80,0
	62	90	-	-	RIP	-
	63	80	-	-	RIP	-
62	64	120	1	30	16	25,0
63	65	130	-	-	RIP	-
	66	90	-	-	RIP	-
	67	80	-	-	RIP	-
68	68	70	1	50	15	71,4
	69	60	1	60	3	100,0
69	70	120	-	-	RIP	-
70	71	100	1	30	19	30,0
76	72	100	-	-	RIP	-
	73	60	-	-	RIP	-
	74	100	-	-	RIP	-
78	75	60	1	50	8	83,3
	76	30	1	20	10	66,7
	77	60	1	60	1	100,0
83	78	80	-	-	RIP	-
88	79	70	-	-	RIP	-
93	80	110	1	60	16	54,5
94	81	120	-	-	RIP	-
95	82	80	-	-	RIP	-
96	83	100	-	-	RIP	-
97	84	90	1	80	17	88,9
98	85	80	1	60	26	75,0
99	86	120	-	-	RIP	-
100	87	60	1	40	28	66,7
101	88	50	1	30	11	60,0
	PROM	78,9	1,0	55,7	12,8	71,0
	SD	22,2	0,2	22,9	6,3	17,9
	Máx	130	2	120	28	100
	Mín	30	1	20	1	25
	N	89	43	44	44	44

* En el cultivo 47, el capullo 46 eran dos individuos de 20 y 30 mg respectivamente

RIP = El capullo no eclosionó

Mortalidad en laboratorio = 51,7%

Anexo Tabla 6. Datos obtenidos de los cultivos de los capullos de *M. carimaguensis* realizados en el laboratorio

Nº cultivo	Nº capullo	Peso vivo fresco (mg)	Nº Individuo	Peso Individuo 1	Peso Individuo 2	Peso total	Tiempo eclosión (máx)	P indiv/P capullo (%)
4	1	1620	2	560	480	1040	23	64,2
5	2	1830	2	530	860	1390	43	76,0
11	10	1700	-	-	-	-	RIP	-
12	3	1540	2	620	650	1270	35	82,5
13	4	1470	2	570	640	1210	14	82,3
14	5	2240	2	820	840	1660	30	74,1
15	6	1480	2	800	670	1470	8	99,3
16	7	1710	2	830	720	1550	8	90,6
17	8	1910	2	830	740	1570	40	82,2
18	9	1530	1	850	-	850	44	55,6
19	11	2260	-	-	-	-	RIP	-
27	12	1020	-	-	-	-	RIP	-
28	13	890	-	-	-	-	RIP	-
35	14	1920	1	1760	-	1760	9	91,7
36	15	1150	2	530	460	990	16	86,1
50	16	1920	2	750	740	1490	23	77,6
51	17	1620	2	760	710	1470	31	90,7
52	18	1800	2	600	680	1280	25	71,1
53	19	2350	2	780	900	1680	27	71,5
54	20	3020	2	1070	880	1950	36	64,6
55	21	2280	2	810	880	1690	31	74,1
56	22	2000	2	1060	310	1370	22	68,5
57	23	1940	2	790	750	1540	38	79,4
58	24	2710	2	1010	1090	2100	15	77,5
59	25	2140	2	750	790	1540	16	72,0
60	26	2330	2	750	920	1670	18	71,7
61	27	1780	2	840	680	1520	11	85,4
64	28	2310	-	-	-	-	RIP	-
65	29	1970	-	-	-	-	RIP	-
66	30	1700	-	-	-	-	RIP	-
67	31	1550	2	760	610	1370	10	88,4
71	32	2030	-	-	-	-	RIP	-
72	33	1230	2	600	660	1260	11	102,4
73	34	1980	2	790	860	1650	34	83,3
74	35	1500	2	770	590	1360	1	90,7
75	36	2030	2	1250	-	1250	41	61,6
79	37	1880	2	680	660	1340	17	71,3
80	38	1910	2	690	710	1400	32	73,3
81	39	1750	-	-	-	-	RIP	-
85	40	1340	2	720	690	1410	9	105,2
86	41	1620	2	920	270	1190	29	73,5
87	42	1830	-	-	-	-	RIP	-
89	43	1940	-	-	-	-	RIP	-
90	44	1710	1	1190	-	1190	48	69,6
91	45	1590	-	-	-	-	RIP	-
92	46	1140	2	490	670	1160	5	101,8
	PROM	1808,0	1,9	809,7	703,7	1430,6	23,5	79,7
	SD	414,5	0,3	245,5	172,7	260,6	12,9	12,1
	Máx	3020	2	1760	1090	2100	48	105,2
	Mín	890	1	490	270	850	1	55,6
	N	46	34	34	30	34	34	34

Mortalidad en laboratorio = 26,1%

Anexo Tabla 7b. Datos obtenidos en las series de cultivos 5 y 6 realizados con *A. yoparensis* en el laboratorio

ESPECIE: *Andiodrilus yoparensis*

CATEGORIA: Jóvenes

(Ad): momento en el que aparecieron los primeros adultos

Fecha	SERIE 5				SERIE 6				Días cultivo	SERIE 5				SERIE 6				Tierra usada
	Pm indiv	Pm indiv	Media	Desv. típica	P heces indiv	P heces indiv	Media	Desv. típica		C medio (g/día)	C medio (g/día)	Media	Desv. típica	Cm/Pm	Cm/Pm	Media	Desv. típica	
22/11/94	0,15	0,10	0,12	0,04													T6	
6/12/94	0,15	0,10	0,12	0,03	7,73	6,41	7,07	0,93	14	0,55	0,46	0,50	0,07	3,66	4,82	4,24	0,82	T6
14/12/94	0,16	0,12	0,14	0,03	1,18	4,60	2,89	2,41	8	0,15	0,57	0,36	0,30	0,99	5,75	3,37	3,36	T6
22/12/94	0,17	0,14	0,15	0,02	4,35	5,21	4,78	0,61	8	0,54	0,65	0,60	0,08	3,36	5,43	4,39	1,46	T6
29/12/94	0,21	0,15	0,18	0,04	4,79	6,09	5,44	0,91	7	0,68	0,87	0,78	0,13	4,03	6,32	5,17	1,62	T6
5/01/95	0,23	0,15	0,19	0,05	8,30	3,17	5,74	3,63	7	1,19	0,45	0,82	0,52	5,58	2,99	4,28	1,83	T6
13/01/95	0,22	0,15	0,18	0,05	6,25	3,87	5,06	1,68	8	0,78	0,48	0,63	0,21	3,40	3,17	3,28	0,16	T6
20/01/95	0,23	0,15	0,19	0,05	5,73	5,33	5,53	0,28	7	0,82	0,76	0,79	0,04	3,76	5,03	4,39	0,90	T6
27/01/95	0,23	0,17	0,20	0,04	5,09	4,46	4,77	0,45	7	0,73	0,64	0,68	0,06	3,23	4,14	3,69	0,64	T6
2/02/95	0,25	0,20	0,23	0,04	7,31	3,27	5,29	2,86	6	1,22	0,54	0,88	0,48	5,30	3,21	4,26	1,48	T6
9/02/95	0,28	0,22	0,25	0,04	7,53	5,13	6,33	1,69	7	1,08	0,73	0,90	0,24	4,26	3,70	3,98	0,40	T6
17/02/95	0,28	0,22	0,25	0,04	4,40	4,65	4,53	0,18	8	0,55	0,58	0,57	0,02	1,98	2,66	2,32	0,48	T6
23/02/95	0,28	0,21	0,25	0,05	5,66	1,64	3,65	2,84	6	0,94	0,27	0,61	0,47	3,41	1,25	2,33	1,53	T6
2/03/95	0,30	0,21	0,25	0,06	4,49	2,88	3,68	1,14	7	0,64	0,41	0,53	0,16	2,26	1,96	2,11	0,21	T6
8/03/95	0,30	0,18	0,24	0,09	8,67	3,84	6,26	3,42	14	0,62	0,27	0,45	0,24	2,08	1,31	1,69	0,55	T6
16/03/95	0,30	0,23	0,27	0,05	7,03	4,54	5,79	1,76	15	0,47	0,30	0,39	0,12	1,55	1,68	1,62	0,09	T6
23/03/95	0,28	0,28	0,28	0,01	8,73	4,67	6,70	2,86	7	1,25	0,67	0,96	0,41	4,12	2,88	3,50	0,88	T6
30/03/95	0,28	0,28	0,28	0,00	6,17	4,68	5,42	1,06	7	0,88	0,67	0,77	0,15	3,11	2,43	2,77	0,48	T6
6/04/95	0,32	0,31	0,31	0,01	8,64	5,95	7,29	1,90	7	1,23	0,85	1,04	0,27	4,41	3,06	3,73	0,95	T6
17/04/95	0,35	0,38	0,36	0,02	18,17	11,03	14,60	5,05	11	1,65	1,00	1,33	0,46	5,24	3,29	4,27	1,38	T6
2/05/95	0,39	0,46	0,42	0,05	20,09	22,41	21,25	1,64	15	1,34	1,49	1,42	0,11	3,81	3,98	3,90	0,12	T7
10/05/95	0,43	0,53	0,48	0,07	10,71	17,74	14,22	4,97	8	1,34	2,22	1,78	0,62	3,43	4,85	4,14	1,00	T7
23/05/95	0,49	0,62	0,55	0,09	17,50	31,59	24,54	9,96	13	1,35	2,43	1,89	0,77	3,11	4,61	3,86	1,06	T7
2/06/95	0,56	0,74	0,65	0,13	27,31	29,26	28,28	1,38	10	2,73	2,93	2,83	0,14	5,62	4,72	5,17	0,63	T7
9/06/95	0,60	0,81	0,70	0,14	12,83	21,76	17,30	6,31	7	1,83	3,11	2,47	0,90	3,29	4,22	3,75	0,66	T7
4/07/95	0,69	0,95	0,82	0,19	48,34	61,53	54,94	9,33	25	1,93	2,46	2,20	0,37	3,21	3,06	3,13	0,11	T7
21/07/95	0,75	1,14	0,95	0,27	31,69	52,23	41,96	14,52	17	1,86	3,07	2,47	0,85	2,72	3,23	2,98	0,36	T7
11/08/95	0,86	1,30 (Ad)	1,09	0,33	45,84	73,91	59,87	19,85	21	2,18	3,52	2,85	0,95	2,90	3,09	2,99	0,13	T7
25/08/95	0,92 (Ad)	1,43	1,17	0,35	42,21	64,29	53,25	15,61	14	3,02	4,59	3,80	1,12	3,53	3,47	3,50	0,04	T7
1/09/95	0,92	1,51	1,22	0,42	20,63	21,15	20,89	0,37	7	2,95	3,02	2,98	0,05	3,19	2,12	2,65	0,76	T7
14/09/95	1,02	1,68	1,35	0,46	33,66	47,15	40,41	9,54	13	2,59	3,63	3,11	0,73	2,82	2,40	2,61	0,30	T7
4/10/95	1,09	1,73	1,41	0,45	57,66	38,76	48,21	13,37	20	2,88	1,94	2,41	0,67	2,82	1,16	1,99	1,18	T7

Anexo Tabla 8a. Datos obtenidos en las series de cultivos 1 a 3 realizados con *A. yoparensis* en el laboratorioESPECIE: *Andiodrihus yoparensis*

CATEGORIA: Adultos

(Entre paréntesis se indica el número de capullos encontrados)

Fecha	SERIE 1			SERIE 2			SERIE 3			Media	Desv. típica	Días cultivo	SERIE 1			SERIE 2			SERIE 3			Media	Desv. típica	Tierra usada
	Pm indiv	Pm indiv	Pm indiv	Pm indiv	Media	Desv. típica	P heces indiv	P heces indiv	P heces indiv				C medio (g/día)	C medio (g/día)	C medio (g/día)	Cm/Pm	Cm/Pm	Cm/Pm	Cm/Pm	Cm/Pm	Cm/Pm			
22/11/94	0,93	1,02	1,30	1,08	0,19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T6
1/12/94	1,02	1,05	1,40	1,15	0,21	35,19	27,79	31,28	31,42	3,70	9	3,91	3,09	3,48	3,49	0,41	4,23	3,09	3,48	3,60	0,58	-	T6	
14/12/94	1,07	1,11	1,29	1,16	0,12	15,15	8,07	6,18	9,80	4,73	13	1,17	0,62	0,48	0,75	0,36	1,15	0,62	0,48	0,75	0,35	-	T6	
22/12/94	1,08	1,17	1,25	1,17	0,09	20,62	16,75	18,47	18,61	1,94	8	2,58	2,09	2,31	2,33	0,24	2,41	2,09	2,31	2,27	0,16	-	T6	
29/12/94	1,09	1,13	1,28	1,17	0,10	19,65	18,09	11,42	16,39	4,37	7	2,81	2,58	1,63	2,34	0,62	2,61	2,58	1,63	2,27	0,56	-	T6	
5/01/95	1,07	1,10	1,29	1,15	0,12	22,99	29,25	18,35	23,53	5,47	7	3,28	4,18	2,62	3,36	0,78	3,01	4,18	2,62	3,27	0,81	-	T6	
13/01/95	1,13	1,19	1,28	1,20	0,08	16,80	25,03	20,23	20,68	4,14	8	2,10	3,13	2,53	2,59	0,52	1,96	3,13	2,53	2,54	0,58	-	T6	
20/01/95	1,21	1,31	1,40	1,31	0,10	11,85	21,20	17,65	16,90	4,72	7	1,69	3,03	2,52	2,41	0,67	1,50	3,03	2,52	2,35	0,78	-	T6	
27/03/95	1,28	1,37	1,41	1,35	0,07	15,26	24,38	20,62	20,09	4,58	7	2,18	3,48	2,95	2,87	0,65	1,80	3,48	2,95	2,74	0,86	-	T6	
2/02/95	1,31	1,32	1,24	1,29	0,05	22,61	27,01	22,70	24,10	2,52	6	3,77	4,50	3,78	4,02	0,42	2,95	4,50	3,78	3,74	0,78	-	T6	
9/02/95	1,28	1,44	1,32	1,35	0,08	21,17	28,03	21,04	23,41	4,00	7	3,02	4,00	3,01	3,34	0,57	2,31	4,00	3,01	3,11	0,85	-	T6	
17/02/95	1,26	1,48	1,43	1,39	0,11	12,14	17,71	14,97	14,94	2,79	8	1,52	2,21	1,87	1,87	0,35	1,19	2,21	1,87	1,76	0,52	-	T6	
23/02/95	1,29	1,21	1,50	1,33	0,15	6,53	13,97	13,31	11,27	4,12	6	1,09	2,33	2,22	1,88	0,69	0,86	2,33	2,22	1,80	0,82	-	T6	
2/03/95	1,34	0,96	1,57	1,29	0,31	16,64	15,60	19,49	17,24	2,01	7	2,38	2,23	2,78	2,46	0,29	1,85	2,23	2,78	2,29	0,47	-	T6	
8/03/95	1,28	0,92	1,46	1,22	0,27	22,60	18,74	21,39	20,91	1,97	6	3,77	3,12	3,57	3,48	0,33	2,81	3,12	3,57	3,16	0,38	-	T6	
16/03/95	1,23	0,94	1,38	1,18	0,22	17,42	21,17	23,45	20,68	3,04	8	2,18	2,65	2,93	2,58	0,38	1,70	2,65	2,93	2,42	0,65	-	T6	
23/03/95	1,37	1,02	1,48	1,29	0,24	21,70	18,38	18,63	19,57	1,85	7	3,10	2,63	2,66	2,80	0,26	2,53	2,63	2,66	2,60	0,07	-	T6	
30/03/95	1,57	1,11	1,59	1,42	0,27	33,05	26,72	29,65	29,80	3,17	7	4,72	3,82	4,24	4,26	0,45	3,45	3,82	4,24	3,83	0,39	-	T7	
6/04/95	1,69	1,13	1,50	1,44	0,29	30,19	35,14	31,20	32,17	2,62	7	4,31	5,02	4,46	4,60	0,37	2,75	5,02	4,46	4,08	1,18	-	T7	
17/04/95	1,89	1,13	1,57	1,53	0,38	47,55	49,81	37,26	44,87	6,69	11	4,32	4,53	3,39	4,08	0,61	2,55	4,53	3,39	3,49	0,99	-	T7	
2/05/95	2,04	1,33	1,89	1,75	0,38	54,10	51,37	54,40	53,29	1,67	15	3,61	3,42	3,63	3,55	0,11	1,91	3,42	3,63	2,99	0,94	-	T7	
10/05/95	2,08	1,55	2,15	1,93	0,33	32,64	35,84	35,01	34,50	1,66	8	4,08	4,48	4,38	4,31	0,21	2,00	4,48	4,38	3,62	1,40	-	T7	
23/05/95	2,19	1,69	2,14	2,01	0,28	47,31	51,47	44,40	47,72	3,56	13	3,64	3,96	3,42	3,67	0,27	1,75	3,96	3,42	3,04	1,15	-	T7	
2/06/95	2,33	1,85	2,24	2,14	0,26	47,10	43,28	52,86	47,75	4,82	10	4,71	4,33	5,29	4,77	0,48	2,15	4,33	5,29	3,92	1,61	-	T7	
9/06/95	2,39	1,75	2,18	2,10	0,32	35,28	39,57	24,29	33,04	7,88	7	5,04	5,65	3,47	4,72	1,13	2,16	5,65	3,47	3,76	1,76	-	T7	
4/07/95	2,52	1,80	2,03	2,12	0,37	98,63	84,06	68,50	83,73	15,07	25	3,95	3,36	2,74	3,35	0,60	1,65	3,36	2,74	2,59	0,86	-	T7	
21/07/95	2,49 (1)	1,95	2,16 (1)	2,20	0,28	71,71	77,04	78,84	75,86	3,71	17	4,22	4,53	4,64	4,46	0,22	1,67	4,53	4,64	3,61	1,68	-	T7	
11/08/95	2,32 (1)	2,03	2,26 (2)	2,20	0,15	91,27	89,97	99,39	93,54	5,10	21	4,35	4,28	4,73	4,45	0,24	1,74	4,28	4,73	3,59	1,61	-	T7	
25/08/95	2,25 (2)	2,22	2,34 (1)	2,27	0,06	66,24	86,53	75,18	75,98	10,17	14	4,73	6,18	5,37	5,43	0,73	2,04	6,18	5,37	4,53	2,20	-	T7	
1/09/95	2,12 (2)	2,36	2,27 (1)	2,25	0,12	31,65	48,45	40,65	40,25	8,41	7	4,52	6,92	5,81	5,75	1,20	2,01	6,92	5,81	4,91	2,58	-	T7	
14/09/95	1,97 (1)	2,43	2,20 (1)	2,20	0,23	46,17	78,03	58,67	60,95	16,05	13	3,55	6,00	4,51	4,69	1,23	1,68	6,00	4,51	4,06	2,20	-	T7	
4/10/95	1,87 (1)	2,25	2,05	2,06	0,19	81,10	85,63	85,56	84,10	2,59	20	4,06	4,28	4,28	4,20	0,13	2,06	4,28	4,28	3,54	1,28	-	T7	
26/10/95	1,84 (2)	2,11	1,91 (1)	1,95	0,14	84,39	101,45	73,04	86,29	14,30	22	3,84	4,61	3,32	3,92	0,65	2,06	4,61	3,32	3,33	1,28	-	T7	

Anexo Tabla 8b. Datos obtenidos en las series de cultivos 4 a 6 realizados con *A. yoparensis* en el laboratorio

ESPECIE: *Anidodrilus yoparensis*

CATEGORIA: Adultos

(Entre paréntesis se indica el número de capullos encontrados)

Fecha	SERIE 4			SERIE 5			SERIE 6			Media	Desv. típica	Días cultivo	SERIE 4			SERIE 5			SERIE 6			Media	Desv. típica	Tierra usada
	Pm indiv	Pm indiv	Pm indiv	Media	Desv. típica	P heces indiv	P heces indiv	P heces indiv	C medio (g/día)				C medio (g/día)	C medio (g/día)	Media	Desv. típica	Cm/Pm	Cm/Pm	Cm/Pm	Media	Desv. típica			
3/12/94	1,45	1,64	1,37	1,49	0,14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T6
14/12/94	1,53	1,65	1,30	1,49	0,18	13,59	33,61	27,24	24,81	10,23	11	1,24	3,06	2,48	2,26	0,93	0,85	1,86	1,80	1,51	0,57	-	-	T6
22/12/94	1,54	1,59	1,32	1,48	0,15	20,33	24,47	21,63	22,14	2,12	8	2,54	3,06	2,70	2,77	0,26	1,66	1,86	2,08	1,87	0,21	-	-	T6
29/12/94	1,59	1,87	1,49	1,65	0,20	18,75	15,05	16,11	16,64	1,91	7	2,68	2,15	2,30	2,38	0,27	1,74	1,35	1,75	1,61	0,23	-	-	T6
5/01/95	1,60	1,88	1,42	1,64	0,23	23,63	27,21	24,39	25,08	1,89	7	3,38	3,89	3,48	3,58	0,27	2,12	2,08	2,34	2,18	0,14	-	-	T6
13/01/95	1,70	1,86	1,46	1,67	0,20	20,78	23,64	16,25	20,22	3,73	8	2,60	2,96	2,03	2,53	0,47	1,62	1,57	1,43	1,54	0,10	-	-	T6
20/01/95	1,69	1,87	1,53	1,70	0,17	18,90	19,05	16,70	18,22	1,32	7	2,70	2,72	2,39	2,60	0,19	1,59	1,46	1,63	1,56	0,09	-	-	T6
27/01/95	1,63	1,83	1,56	1,67	0,14	19,31	20,15	22,77	20,74	1,80	7	2,76	2,88	3,25	2,96	0,26	1,63	1,54	2,13	1,77	0,32	-	-	T6
2/02/95	1,69	1,98	1,69	1,79	0,17	24,44	27,42	24,64	25,50	1,67	6	4,07	4,57	4,11	4,25	0,28	2,50	2,50	2,63	2,54	0,07	-	-	T6
9/02/95	1,76	2,07	1,89	1,91	0,16	26,80	33,36	26,21	28,79	3,97	7	3,83	4,77	3,74	4,11	0,57	2,26	2,41	2,21	2,29	0,10	-	-	T6
17/02/95	1,64	2,14	1,83	1,87	0,25	24,48	30,42	27,31	27,40	2,97	8	3,06	3,80	3,41	3,43	0,37	1,74	1,84	1,80	1,79	0,05	-	-	T6
23/02/95	1,67	2,31	1,75	1,91	0,34	13,09	22,90	19,95	18,65	5,03	6	2,18	3,82	3,33	3,11	0,84	1,33	1,79	1,82	1,65	0,27	-	-	T6
2/03/95	1,79	2,45	1,72	1,99	0,41	19,92	34,66	23,03	25,87	7,77	7	2,85	4,95	3,29	3,70	1,11	1,70	2,15	1,88	1,91	0,23	-	-	T6
8/03/95	1,77	2,50	1,95	2,07	0,38	23,43	33,32	19,51	25,42	7,11	6	3,90	5,55	3,25	4,24	1,19	2,18	2,26	1,90	2,11	0,19	-	-	T6
16/03/95	1,85	2,56	2,15	2,19	0,36	31,64	46,04	13,47	30,38	16,32	8	3,95	5,75	1,68	3,80	2,04	2,24	2,30	0,87	1,80	0,81	-	-	T6
23/03/95	1,97	2,58	2,07	2,21	0,33	32,42	35,46	24,46	30,78	5,68	7	4,63	5,07	3,49	4,40	0,81	2,51	1,98	1,63	2,04	0,44	-	-	T6
30/03/95	2,07	2,46 (1)	2,33	2,28	0,20	35,49	35,08	24,81	31,79	6,05	7	5,07	5,01	3,54	4,54	0,86	2,57	1,94	1,71	2,08	0,45	-	-	T6
6/04/95	2,11	2,36	2,44	2,30	0,17	41,78	37,34	42,14	40,42	2,67	7	5,97	5,33	6,02	5,77	0,38	2,89	2,17	2,58	2,55	0,36	-	-	T7
17/04/95	2,17	2,27 (2)	2,44	2,29	0,14	65,71	59,07	57,00	60,59	4,55	11	5,97	5,37	5,18	5,51	0,41	2,83	2,28	2,13	2,41	0,37	-	-	T7
2/05/95	2,20 (1)	2,40 (2)	2,75	2,45	0,08	72,74	65,50	85,94	74,73	10,36	15	4,85	4,37	5,73	4,98	0,69	2,23	1,93	2,35	2,17	0,22	-	-	T7
10/05/95	2,31 (1)	2,44	3,08	2,61	0,41	36,27	42,96	66,88	48,70	16,09	8	4,53	5,37	8,36	6,09	2,01	2,07	2,24	3,05	2,45	0,52	-	-	T7
23/05/95	2,42 (1)	2,29 (1)	3,39	2,70	0,60	43,07	59,75	84,09	62,30	20,63	13	3,31	4,60	6,47	4,79	1,59	1,43	1,89	2,10	1,81	0,34	-	-	T7
2/06/95	2,35 (1)	2,31 (1)	3,52	2,73	0,68	43,38	34,65	85,36	54,46	27,11	10	4,34	3,47	8,54	5,45	2,71	1,80	1,51	2,52	1,94	0,52	-	-	T7
9/06/95	2,21	1,83	3,47	2,50	0,86	30,56	21,31	44,27	32,05	11,55	7	4,37	3,04	6,32	4,58	1,65	1,86	1,32	1,80	1,66	0,30	-	-	T7
4/07/95	2,02	1,55 (1)	-	1,78	0,33	81,30	65,98	115,20	87,49	25,19	25	3,25	2,64	4,61	3,50	1,01	1,47	1,44	1,33	1,41	0,08	-	-	T7
21/07/95	1,64 (1)	1,88	-	1,76	0,17	70,53	73,26	2,82	48,87	39,90	17	4,15	4,31	0,17	2,87	2,35	2,06	2,79	-	2,42	0,52	-	-	T7
11/08/95	1,46	2,06 (3)	-	1,76	0,43	37,24	73,77	-	55,50	25,83	21	1,77	3,51	-	2,64	1,23	1,08	1,87	-	1,47	0,56	-	-	T7
25/08/95	1,63	2,09 (1)	-	1,86	0,33	55,57	68,75	-	62,16	9,32	14	3,97	4,91	-	4,44	0,67	2,73	2,39	-	2,56	0,24	-	-	T7
1/09/95	1,68	1,92 (1)	-	1,80	0,17	47,40	43,70	-	45,55	2,62	7	6,77	6,24	-	6,51	0,37	4,17	2,98	-	3,58	0,84	-	-	T7
14/09/95	1,75	1,91 (1)	-	1,83	0,11	53,40	76,30	-	64,85	16,19	13	4,11	5,87	-	4,99	1,25	2,45	3,06	-	2,76	0,43	-	-	T7
4/10/95	1,67	1,90	-	1,79	0,16	54,70	67,40	-	61,05	8,98	20	2,74	3,37	-	3,05	0,45	1,56	1,76	-	1,66	0,14	-	-	T7
26/10/95	1,52	1,77 (1)	-	1,64	0,17	60,98	74,08	-	67,53	9,26	22	2,77	3,37	-	3,07	0,42	1,66	1,77	-	1,71	0,08	-	-	T7

Anexo Tabla 9. Densidad ($N.m^{-3}$) y biomasa ($g.m^{-3}$) corregidas obtenidos en cada uno de los meses de muestreo

a) Sabana

ESPECIE	1994										1995								
	Mar	Abr	May	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	
<i>Andiodrilus yoparensis</i>	0 0	4,6 3,06	7,8 1,698	2,2 0,642	3,8 0,492	3,4 1,216	1,4 0,568	1,8 0,706	1,8 0,968	2,2 0,564	2,8 1,2	2,6 0,89	1,8 0,536	1,4 0,592	2,2 1,392	2,8 1,894	6,4 2,1	4,6 1,716	
<i>Andiorrhinus ofeliae</i>	0 0	0,2 0,99	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	
<i>Aymara ainawi</i>	12,6 0,167	20,0 0,541	44,6 2,135	8,7 0,151	44,4 0,647	23,5 0,28	19,3 0,247	7,1 0,083	2,4 0,049	0,0 0	3,2 0,044	2,0 0,02	17,0 0,209	12,7 0,54	17,2 0,698	5,5 0,209	5,1 0,078	18,2 0,233	
<i>Glossodrilus sikuani</i>	39,6 0,955	120,5 7,659	85,3 5,692	146,4 10,866	92,3 6,287	50,8 3,436	47,2 3,322	43,1 3,091	50,5 2,061	27,4 0,683	14,4 0,432	14,2 0,452	14,7 0,516	42,7 2,483	57,5 2,864	120,2 8,716	53,7 3,862	21,0 1,813	
<i>Martiodrilus carimaguensis</i>	0,3 0,24	0,2 1,82	1 2,642	0,4 3,386	0 0	0 0	0,4 0,74	0,6 0,386	0 0	0 0	0 0	0,4 0,466	0,2 0,646	0 0	0 0	0 0	0,4 5,426	0,6 8,756	
<i>Metamenedrilus martiodrili</i>	3,8 0,019	71,2 0,326	85,7 0,482	134,5 0,694	131,1 0,657	142,6 0,617	61,5 0,367	12,9 0,07	9,7 0,039	1,6 0,005	0,0 0	4,5 0,023	5,6 0,018	35,2 0,172	46,3 0,242	67,4 0,345	102,8 0,418	56,1 0,23	
TOTAL	56,23 1,38	216,7 14,4	224,4 12,65	292,3 15,74	271,6 8,083	220,3 5,548	129,7 5,245	65,51 4,336	64,51 3,116	31,17 1,252	20,38 1,676	23,68 1,85	39,25 1,925	91,89 3,788	123,3 5,196	195,9 11,16	168,4 11,88	100,5 12,75	

b) Pasto

ESPECIE	1994										1995								
	Mar	Abr	May	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	
<i>Andiodrilus yoparensis</i>	2,7 1,733	6,4 4,154	15,8 4,994	4,2 2,07	0,6 0,088	2,6 1,144	8,2 4,074	3 1,168	4 2,7	1,6 0,642	2,6 1,118	0,2 0,078	7,8 4,258	11,2 5,508	13,8 5,298	8,2 2,592	8 3,646	12,2 3,996	
<i>Andiorrhinus ofeliae</i>	4,67 18,25	0,6 2,85	0,6 3,08	1,4 5,45	0,6 4,09	0,2 0,26	1 2,96	1 3,48	0 0	0,4 1,81	0 0	0,8 1,09	0 0	0 0	1,6 2,21	0,8 1,18	0,8 1,86	0 0	
<i>Aymara ainawi</i>	1,2 0,023	12,1 0,199	14,4 0,718	0,7 0,043	9,0 0,090	4,4 0,058	21,0 0,210	3,0 0,030	3,0 0,030	0 0	0 0	3,0 0,030	0,7 0,014	16,9 0,575	17,0 0,664	15,0 0,597	30,1 0,580	6,0 0,060	
<i>Glossodrilus sikuani</i>	37,7 1,565	69,8 4,774	151,8 10,96	72,4 6,512	72,5 6,602	62,8 6,243	53,7 5,401	47,9 4,589	35,7 3,535	7,0 0,286	1,2 0,044	6,6 0,251	9,5 0,443	60,2 2,968	191,4 13,04	193,6 13,71	93,5 8,07	94,4 8,313	
<i>Martiodrilus carimaguensis</i>	13,3 32,350	21,4 67,140	20,2 94,784	10,4 74,402	12,2 78,694	11 61,204	18,8 61,238	20,2 57,596	20,4 32,47	21 26,518	20,4 32,574	23 37,314	18,2 30,9	23,2 57,852	19 58,150	13,6 37,784	15,2 46,520	16,2 68,302	
<i>Metamenedrilus martiodrili</i>	1,6 0,006	64,9 0,329	155,3 0,844	100,6 0,594	119,4 0,634	47,7 0,244	84,3 0,413	40,5 0,229	17,8 0,09	1,4 0,008	0,0 0	3,1 0,012	2,2 0,008	53,7 0,249	109,1 0,704	88,6 0,446	97,2 0,473	31,2 0,167	
TOTAL	61,15 53,93	175,2 79,45	358 115,4	189,8 89,07	214,4 90,2	128,7 69,15	187 74,3	115,5 67,09	80,91 38,82	31,42 29,26	24,24 33,74	36,68 38,78	38,33 35,62	165,2 67,15	352 80,07	319,9 56,31	244,8 61,15	160 80,84	

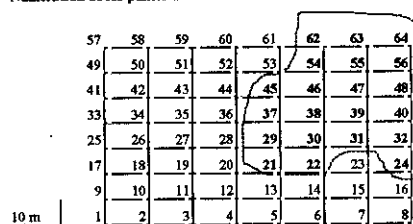
Anexo Tabla 10a. Datos obtenidos en el muestreo realizado para la evaluación de la distribución horizontal de las especies en la sabana nativa (noviembre de 1993).

PTO	ESPECIES																		
	<i>G. stiviani</i>			<i>A. abnawi</i>			<i>A. yoparensis</i>			<i>M. carinaguensis</i>				<i>M. martiodorilli</i>			<i>A. ofitiae</i>		
	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Tur.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.
1	0	25	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	6	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	19	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	37	6	0	0	0
5	25	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	25	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0
7	50	169	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	12	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	6	12	6	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0
11	25	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	6	75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	37	137	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0
15	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0
16	12	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0
17	0	31	6	0	0	0	12	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	0	6	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	31	6	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	31	12	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	31	62	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	94	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	31	69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	6	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	75	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	37	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	6	6	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	0	31	19	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0
29	56	81	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	19	25	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	31	50	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34	62	6	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
35	6	12	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
36	25	12	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
37	12	50	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
38	6	37	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
39	62	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
41	37	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
42	44	6	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
43	12	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
44	12	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0
45	19	25	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
46	19	25	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
48	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	12	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
51	6	12	37	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
52	19	37	6	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53	12	25	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
54	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
55	6	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
56	12	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
57	12	25	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
58	12	44	19	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
59	25	6	6	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
60	31	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
61	6	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
62	25	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0
63	19	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
64	6	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Ad.- Número de adultos
 Jov.- Número de jóvenes
 Cap.- Número de capullos
 Tur.- Número de turrículos frescos
 ND - No determinado
 Los datos están expresados en metro cuadrado

Numeración de los puntos de muestreo:

Mancha de *Imperata brasiliensis*



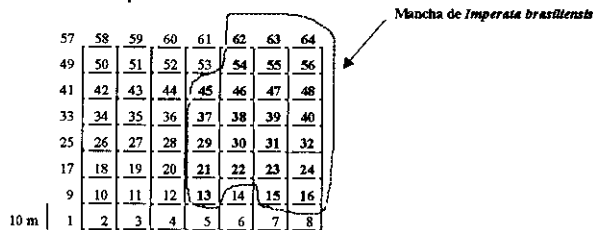
10 m

Anexo Tabla 10b. Datos obtenidos en el muestreo realizado para la evaluación de la distribución horizontal de las especies en la sabana nativa (noviembre de 1994).

PTO	ESPECIES																				
	<i>G. silvandi</i>			<i>A. abnandi</i>			<i>A. yoparensis</i>			<i>M. caribaeensis</i>			<i>M. martiodrilli</i>			<i>A. ofitiae</i>					
	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Tur.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.		
1	13	6	0	0	6	0	0	6	6	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	
2	0	6	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	
3	13	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	
4	6	0	0	0	0	0	0	0	6	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
5	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	13	6	0	0	6	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	50	13	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
8	19	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
9	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
11	6	0	0	0	0	0	13	6	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	
12	6	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	
14	19	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
15	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
16	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
17	19	6	0	0	0	0	6	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
19	13	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
20	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
21	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0	0	0	
23	31	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
24	13	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
25	6	0	0	0	0	0	6	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
26	56	19	0	0	0	0	6	6	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	
27	31	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
28	25	13	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
29	19	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	6	6	0	0	0	0	0	
30	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	
31	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
33	6	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	
34	25	13	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
36	25	13	0	0	6	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
37	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
38	31	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
39	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0	0	0	
40	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
41	19	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
42	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
43	13	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
44	0	13	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
46	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
47	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
48	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	
49	6	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
50	44	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
51	100	6	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
52	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	
53	31	6	6	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	
54	13	0	0	0	13	0	0	6	6	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	
55	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
56	25	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
57	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
58	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	31	0	0	0	0	0	0	
59	0	13	0	0	6	0	0	6	19	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	
60	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	
61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
62	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
63	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
64	6	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Ad. = Número de adultos
 Jov. = Número de juvenes
 Cap. = Número de capullos
 Tur. = Número de ferrucillos frescos
 Los datos están referidos a N/m²
 -- Lugar donde sólo se encontró *Imperata brasiliensis*

Numeración de los puntos de muestreo:



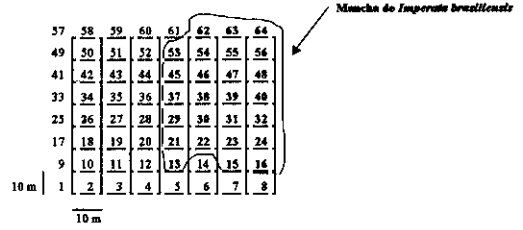
10 m

Anexo Tabla 10c. Datos obtenidos en el muestreo realizado para la evaluación de la distribución horizontal de las especies en la sabana nativa (mayo de 1995).

FTO	ESPECIES																							
	<i>C. tikvahii</i>			<i>A. obtusoides</i>			<i>A. vociferans</i>			<i>M. curvicauda</i>			<i>M. martinicensis</i>			<i>A. affinis</i>								
	Ad.	Juv.	Cap.	Ad.	Juv.	Cap.	Ad.	Juv.	Cap.	Ad.	Juv.	Cap.	Ad.	Juv.	Cap.	Ad.	Juv.	Cap.						
1	0	81	0	6	0	0	0	0	6	0	6	0	6	0	0	0	0	0						
2	0	6	0	13	0	0	0	6	0	0	13	0	5	0	0	0	0	0						
3	0	31	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0						
4	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
5	0	38	0	0	0	0	0	6	6	0	0	0	2	13	0	0	0	0						
6	0	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0						
7	0	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
9	0	44	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
10	0	13	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
11	0	19	0	6	0	0	6	0	0	0	6	0	3	25	0	0	0	0						
12	0	13	0	6	0	0	13	0	0	0	0	0	3	13	0	0	0	0						
13	0	19	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	6	6	0	0	0	0						
14	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
15	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0						
16	0	100	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	4	0	0	0	0	0						
17	0	44	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0						
18	0	19	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
19	0	88	0	13	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
20	0	50	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
21	0	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
22	0	63	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	6	0	0	0						
23	0	94	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
24	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0						
25	0	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0						
26	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0						
27	0	13	0	6	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
28	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	13	0	0	0	0						
29	0	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
30	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	38	0	0	0	0						
31	0	69	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0						
32	0	38	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	19	38	0	0	0	0						
33	0	38	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
34	0	25	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
35	0	88	0	6	6	0	0	0	0	13	0	0	1	0	0	0	0	0						
36	0	63	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0						
37	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
38	0	19	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	6	0	0	0						
39	0	38	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0						
40	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	2	13	0	0	0	0						
41	0	19	0	19	6	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0						
42	0	13	0	25	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
43	0	44	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0						
44	0	6	0	19	6	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
46	0	25	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0						
47	0	25	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
48	0	0	0	13	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
49	0	6	0	25	19	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0						
50	0	13	0	0	13	0	0	6	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0						
51	0	13	0	6	6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0						
52	0	25	0	0	6	0	13	0	6	0	0	0	0	6	0	0	0	0						
53	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
54	0	13	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	19	19	0	0	0						
55	0	6	0	6	19	0	6	0	0	0	0	0	0	19	6	0	0	0						
56	0	19	0	0	6	0	6	0	6	0	0	0	2	25	0	0	0	0						
57	0	13	0	0	6	0	6	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0						
58	0	19	0	6	13	0	13	0	6	0	0	0	2	0	0	0	0	0						
59	0	38	0	0	6	0	6	6	0	0	0	0	6	6	0	0	0	0						
60	0	25	0	0	13	0	19	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0						
61	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0						
62	0	25	0	0	13	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
63	0	6	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	6	6	0	0	0						
64	0	25	0	13	13	0	0	0	0	0	0	0	0	13	19	0	0	0						

Ad.- Número de adultos
 Juv.- Número de jóvenes
 Cap.- Número de capullos
 Tur.- Número de turriculas frescas
 Los datos están referidos a N/m²
 - = Lugar donde sólo se encontró *Imperata brasiliensis*

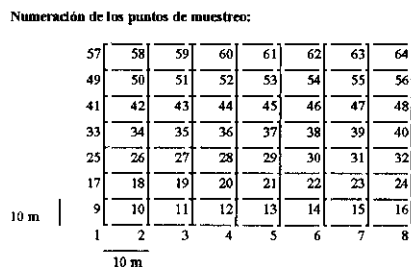
Numeración de los puntos de muestreo:



Anexo Tabla 10d. Datos obtenidos en el muestreo realizado para la evaluación de la distribución horizontal de las especies en el pasto introducido (septiembre de 1993).

PTO	ESPECIES																			
	<i>G. strausi</i>			<i>A. abnawi</i>			<i>A. voparensis</i>			<i>M. carmaguensis</i>				<i>M. martiodrilli</i>			<i>A. ofellae</i>			
	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Tur.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	
1	12	19	0	0	0	0	6	12	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0	
2	0	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
3	6	106	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
4	6	112	0	0	0	0	0	0	0	6	6	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
5	6	119	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
6	19	156	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
7	6	81	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
8	12	69	0	0	0	0	0	6	0	6	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
9	6	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
10	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
11	12	269	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
12	19	119	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
13	0	194	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
14	0	87	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	6	0	0
15	0	12	0	0	0	0	0	12	0	6	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
16	6	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	6	0	0
17	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
18	12	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
19	6	119	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
20	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
21	0	106	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
22	0	12	0	0	0	0	0	31	0	6	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
23	6	19	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
24	6	75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
25	6	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
26	6	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	6	12	0
27	25	106	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
28	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	6	0
29	0	31	0	0	0	0	0	5	0	6	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
30	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
31	0	37	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
32	0	125	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
33	44	19	0	0	0	0	6	6	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
34	12	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
35	6	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
36	6	69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
37	0	81	0	0	0	0	6	0	6	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
38	0	44	6	0	0	0	6	0	6	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
39	0	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	6	6	0
40	12	62	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
41	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
42	25	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
43	0	119	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
44	6	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	6	0
45	0	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
46	6	56	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	6	0	0
47	6	37	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
48	18	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
49	19	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	6	0
50	19	106	6	0	0	0	12	6	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
51	0	6	0	0	0	0	0	19	0	6	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
52	6	94	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
53	0	12	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	6	0
54	0	212	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
55	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	6	0
56	6	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	6	6	0
57	12	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
58	44	56	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
59	0	62	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
60	6	112	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
61	0	62	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
62	6	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
63	6	37	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0
64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	ND	ND	ND	ND	0	0	0

Ad.= Número de adultos
 Jov.= Número de juvenes
 Cap.= Número de capullos
 Tur.= Número de turriculos frescos
 ND = No determinado
 Los datos están referidos a individuos por metro cuadrado



Anexo Tabla 10e. Datos obtenidos en el muestreo realizado para la evaluación de la distribución horizontal de las especies en el pasto introducido (octubre de 1994).

PTO	ESPECIES																		
	<i>G. sikani</i>			<i>A. ahawi</i>			<i>A. voparevsi</i>			<i>M. carbagueusis</i>				<i>M. martioarilli</i>			<i>A. ofellae</i>		
	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Tur.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
2	31	0	0	0	0	0	6	19	6	0	0	0	2	13	0	0	0	0	0
3	69	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
4	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0
5	38	44	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
6	106	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	1	6	0	0	0	0	0
7	75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	31	0	0	0	0	0
8	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	38	0	0	0	0	0
9	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	0	0	0	0	0
10	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
11	38	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	13	0	0	0	0
12	63	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	19	0	0	0	0	0
13	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	50	0	0	0	0	0
14	50	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0
15	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
16	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	31	0	0	0	6	0
17	25	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0
18	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
19	69	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	5	0	0	0	0	0	0
20	13	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	13	0	0	0	0	0	0	25	0	13	0	0	2	0	0	0	0	0	0
23	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
24	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	38	0	0	0	0	0	19	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	13	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
28	69	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
29	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
30	6	0	0	0	0	0	13	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	38	0	0	0	0	0	13	13	0	0	0	0	2	19	0	0	0	0	0
32	6	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	38	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
35	31	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	1	0	0	0	0	0	0
36	63	6	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	3	13	0	0	0	0	0
37	69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	0	0	0	0	0
38	38	0	0	0	6	6	0	0	0	6	0	0	1	13	0	0	0	0	0
39	88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
41	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
42	19	6	0	0	0	0	13	6	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
43	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
44	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	0	0	0	6	0
45	31	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	6	0	0	0	0	0
46	31	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0
47	38	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0
48	44	0	0	0	6	0	0	0	0	13	0	0	3	6	0	0	0	0	0
49	25	13	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	4	31	0	0	0	0	0
50	19	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0
51	31	0	0	0	0	0	6	13	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
52	25	6	0	0	0	0	6	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53	19	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
54	13	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	13	0	0	0	0	0
55	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	0	0	0	0	0
56	88	0	0	0	0	25	0	31	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
57	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0
58	25	0	0	0	0	0	6	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
59	19	0	0	0	0	0	6	0	0	6	0	0	1	0	0	0	0	0	0
60	31	6	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0
61	38	0	0	0	0	0	6	0	6	6	0	0	2	6	0	0	0	0	0
62	13	6	0	0	0	0	13	0	13	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
63	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	13	0	0	0	0	0
64	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	0	0	0	0	0

Ad.- Número de adultos
 Jov.- Número de juvenes
 Cap.- Número de capullos
 Tur.- Número de turrículos frescos
 Los datos están referidos a N/m²

Numeración de los puntos de muestreo:

57	38	59	60	61	62	63	64	
49	50	51	52	53	54	55	56	
41	42	43	44	45	46	47	48	
33	34	35	36	37	38	39	40	
25	26	27	28	29	30	31	32	
17	18	19	20	21	22	23	24	
9	10	11	12	13	14	15	16	
10 m	1	2	3	4	5	6	7	8

10 m

Anexo Tabla 10f. Datos obtenidos en el muestreo realizado para la evaluación de la distribución horizontal de las especies en el pasto introducido (junio de 1995).

PTO	ESPECIES																		
	<i>G. stuarti</i>			<i>A. abnormis</i>			<i>A. ypparensis</i>			<i>M. caribaeensis</i>				<i>M. ruficornis</i>			<i>A. sylviae</i>		
	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.	Tur.	Ad.	Jov.	Cap.	Ad.	Jov.	Cap.
1	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	6	0	9	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	19	0	0	0	13	13	13	0	15	44	38	0	0	0	0	0
3	0	75	0	25	13	0	0	0	0	0	0	5	19	0	0	0	0	0	0
4	0	144	0	0	0	0	0	0	0	19	50	0	13	31	0	0	0	0	0
5	0	256	0	6	0	0	0	19	0	0	6	0	12	19	0	0	0	0	0
6	0	188	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0
7	0	156	0	0	0	0	0	0	0	6	6	0	17	0	0	0	0	0	0
8	0	56	0	0	0	0	19	0	0	13	6	0	10	44	13	0	0	0	0
9	0	56	0	6	0	0	0	0	0	6	0	0	8	25	13	0	0	0	0
10	0	19	0	13	0	0	0	0	0	6	0	0	8	56	25	0	6	0	0
11	0	194	0	0	0	0	0	0	0	19	25	0	8	13	0	0	0	0	0
12	0	175	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	31	6	0	0	0	0
13	0	100	0	13	0	0	13	13	0	6	0	0	0	69	25	0	0	0	0
14	0	125	0	31	19	0	0	0	0	19	13	0	13	25	19	0	0	0	0
15	0	100	0	0	0	0	0	0	0	6	31	0	28	19	0	0	0	0	0
16	0	38	0	13	6	0	0	0	0	0	13	0	42	44	13	0	0	0	0
17	0	113	0	13	0	0	0	0	13	0	0	0	9	13	0	0	0	0	0
18	0	188	0	6	0	0	0	0	0	0	19	0	8	0	0	0	0	0	0
19	0	138	0	25	19	0	0	0	0	0	6	0	14	0	0	0	0	0	0
20	0	81	0	31	13	0	0	0	6	0	6	0	7	6	0	0	0	0	0
21	0	125	0	6	0	0	13	13	13	6	13	0	5	6	0	0	0	0	0
22	0	75	0	31	13	0	0	38	13	6	19	0	14	0	0	0	0	0	0
23	0	156	0	6	0	0	6	13	6	13	0	0	21	0	0	0	0	0	0
24	0	56	0	0	0	0	0	0	0	6	13	0	32	13	0	0	0	0	0
25	0	163	0	0	6	0	6	6	13	6	0	0	15	44	0	0	0	0	0
26	0	13	0	13	0	0	0	6	6	6	0	0	17	0	0	0	0	0	0
27	0	163	0	31	6	0	0	0	19	6	0	0	5	0	0	0	6	0	0
28	0	188	0	25	0	0	0	0	0	6	6	0	12	0	0	0	0	0	0
29	0	44	0	25	13	0	0	0	19	13	0	0	9	31	19	0	0	0	0
30	0	50	0	0	0	0	0	6	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	0	94	0	0	0	0	19	6	0	25	13	0	12	0	0	0	0	0	0
32	0	63	0	0	0	0	0	0	6	19	0	0	16	50	0	0	0	0	0
33	0	38	0	0	0	0	13	0	6	0	0	0	6	6	0	0	0	0	0
34	0	181	0	31	0	0	0	13	0	6	13	0	21	38	19	0	0	0	0
35	0	188	0	6	0	0	0	0	0	0	25	0	23	25	0	0	0	0	0
36	0	81	0	19	0	0	0	0	6	0	0	0	14	0	6	0	6	0	0
37	0	131	0	0	13	0	0	0	6	0	0	0	8	13	0	0	0	0	0
38	0	119	0	56	19	0	0	0	6	0	0	0	7	13	6	0	0	0	0
39	0	288	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	11	6	0	0	0	0	0
40	0	25	0	0	0	0	0	0	0	19	0	0	30	0	0	0	0	0	0
41	0	31	0	13	0	0	0	0	0	19	0	0	14	19	0	0	0	0	0
42	0	113	0	0	0	0	6	0	0	13	19	0	30	6	0	0	0	0	0
43	0	150	0	13	0	0	0	0	0	0	6	0	19	6	0	0	0	0	0
44	0	106	0	31	6	0	0	0	0	13	0	0	4	0	0	0	0	0	0
45	0	319	0	0	0	0	0	0	6	6	0	0	8	0	0	0	0	0	0
46	0	69	0	19	6	0	0	0	13	6	0	0	8	0	0	0	0	0	0
47	0	56	0	6	0	0	0	0	0	13	0	0	11	0	0	0	0	0	0
48	0	44	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	11	0	0	0	0	0	0
49	0	63	0	0	0	0	6	0	0	6	0	0	11	0	0	0	0	0	0
50	0	56	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	9	19	13	0	0	0	0
51	0	106	0	0	0	0	13	0	6	0	0	0	6	0	6	0	0	0	0
52	0	38	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	1	0	0	0	0	0	0
53	0	50	0	13	13	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	6	0	0
54	0	131	0	13	0	0	0	0	6	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0
55	0	69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	63	0	0	0	0	0
56	0	181	0	0	0	50	0	0	31	44	0	0	42	19	0	0	0	0	0
57	0	19	0	6	0	0	6	0	13	0	6	0	16	25	0	0	0	0	0
58	0	44	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	5	13	19	0	0	0	0
59	0	125	0	13	0	0	19	25	0	6	6	0	14	13	13	0	0	0	0
60	0	50	0	44	19	0	19	56	13	13	0	0	16	0	0	0	0	0	0
61	0	113	0	6	0	0	0	6	6	0	6	0	4	6	0	0	0	0	0
62	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
63	0	50	0	19	6	0	0	0	6	0	0	0	7	19	13	0	0	0	0
64	0	106	0	19	0	0	0	0	6	13	0	0	16	25	0	0	0	0	0

Ad.- Número de adultos
 Jov.- Número de juvenes
 Cap.- Número de capullos
 Tur.- Número de turriculos frescos
 Los datos están referidos a individuos por metro cuadrado

Numeración de los puntos de muestreo:

57	58	59	60	61	62	63	64	
49	50	51	52	53	54	55	56	
41	42	43	44	45	46	47	48	
33	34	35	36	37	38	39	40	
25	26	27	28	29	30	31	32	
17	18	19	20	21	22	23	24	
9	10	11	12	13	14	15	16	
10 m	1	2	3	4	5	6	7	8

Anexo tabla 11. Variables empleadas en el análisis factorial de las poblaciones de *A. yoparensis* en ambos sistemas

		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95
<i>A. yoparensis</i> Pasto	N	11	32	79	21	3	13	41	15	20	8	13	3	57	56	69	41	40	61
	B	6,2	20,8	25,0	10,4	0,4	5,7	20,4	5,8	13,5	3,2	5,6	1,3	29,1	27,5	26,5	13,0	18,2	20,0
	Cap	0	1	47	5	0	7	8	3	0	0	0	0	1	18	18	10	13	9
	0-10	7	31	32	16	3	6	33	12	10	1	0	1	12	37	51	30	27	50
	10-20	0	0	0	0	0	0	0	0	10	1	10	0	31	1	0	1	0	2
	20-40	2	0	0	0	0	0	0	0	0	6	3	0	11	0	0	0	0	0
	40-80	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0
	0-0.4	5	11	16	7	3	3	18	8	7	6	8	2	29	11	29	24	14	37
	0.4-0.8	4	9	1	2	0	0	4	1	5	0	2	1	13	10	11	0	2	9
	0.8-1.2	2	8	6	4	0	1	7	2	5	1	3	0	13	12	7	4	5	3
	1.2-1.6	0	2	4	3	0	0	3	1	2	1	0	0	0	4	2	1	4	2
	1.6-2.5	0	1	5	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1	1	2	2	2	1
	<i>A. yoparensis</i> Sabana	N	0	23	39	12	19	17	7	9	9	11	14	13	9	7	11	14	32
B		0	15,3	8,49	3,32	2,46	6,08	2,84	3,53	4,84	2,82	6	4,45	2,68	2,96	6,96	9,47	10,5	8,58
Cap		0	2	18	5	7	4	0	0	0	0	0	0	0	2	2	3	6	3
0-10		0	21	21	6	11	13	7	9	8	1	0	4	6	5	7	11	25	20
10-20		0	0	0	0	1	0	0	0	1	9	9	2	1	0	2	0	1	0
20-40		0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	5	7	2	0	0	0	0	0
40-80		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0-0.4		0	9	13	5	10	9	3	5	5	9	9	9	7	1	2	2	17	14
0.4-0.8		0	5	5	0	2	2	4	3	3	2	3	4	2	4	2	3	3	1
0.8-1.2		0	3	2	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	4	3	5	3
1.2-1.6		0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	2
1.6-2.5		0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0

N: Densidad total (N° de individuos 5m⁻²)

B: Biomasa total (g peso fresco 5m⁻²)

Cap: N° de capullos 5m⁻²

0-10: N° individuos encontrados en el estrato 0-10 cm

10-20: N° individuos encontrados en el estrato 10-20 cm

20-40: N° individuos encontrados en el estrato 20-40 cm

40-80: N° individuos encontrados en el estrato 40-80 cm

0-0.4: individuos de peso entre 0 y 0,4 g

0.4-0.8: individuos de peso entre 0,4 y 0,8 g

0.8-1.2: individuos de peso entre 0,8 y 1,2 g

1.2-1.6: individuos de peso entre 1,2 y 1,6 g

1.6-2.5: individuos de peso entre 1,6 y 2,5 g

Anexo tabla 12. Variables empleadas en el análisis factorial de las poblaciones de *G. sikuani* en ambos sistemas

		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95
<i>G. sikuani</i>	N	113	349	759	362	363	314	269	239	179	35	6	33	47	301	957	968	468	472
Pasto	B	5	24	55	33	33	31	27	23	18	1	0	1	2	15	65	69	40	42
(Datos corregidos)	Act	0	100	100	100	100	100	100	100	99	0	0	5	89	100	100	100	100	100
	Cap	63	13	13	0	0	13	125	675	813	888	1088	488	363	25	0	0	0	0
	0-10	38	342	736	337	327	304	241	197	165	0	0	3	40	288	925	893	388	437
	10-20	25	7	21	24	29	8	23	37	8	6	0	2	0	13	30	73	80	32
	20-40	34	0	2	2	6	2	5	5	5	26	0	24	7	0	2	2	0	3
	40-80	16	0	0	0	0	0	0	0	0	3	6	5	0	0	0	0	0	0
	0-0.02	16	31	45	2	0	0	0	0	7	2	0	2	13	84	45	66	2	5
	0.02-0.04	63	37	98	17	23	2	7	13	2	22	5	23	12	79	197	132	22	14
	0.04-0.08	28	174	335	132	116	65	43	62	22	11	1	7	18	85	451	486	208	190
	0.08-0.16 g	6	108	281	207	221	241	217	164	144	0	0	2	5	53	264	280	234	259
	0.16-0.25	0	0	0	5	3	6	1	1	4	0	0	0	0	0	1	4	1	4
		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95
<i>G. sikuani</i>	N	119	602	427	732	461	254	236	215	253	137	72	71	74	213	288	601	269	105
Sabana	B	3	38	28	54	31	17	17	15	10	3	2	2	3	12	14	44	19	9
(Datos corregidos)	Act	0	100	100	100	96	90	67	75	25	0	0	87	87	100	100	100	100	91
	Cap	25	0	0	0	0	0	75	300	550	875	575	525	125	0	0	0	0	0
	0-10	38	590	400	706	387	216	155	156	80	2	8	21	55	200	265	589	248	88
	10-20	54	13	22	23	17	13	8	12	27	44	27	23	11	14	22	12	16	9
	20-40	24	0	5	3	37	17	42	38	98	79	35	25	8	0	0	0	2	8
	40-80	2	0	0	0	20	8	30	10	47	12	2	2	0	0	0	0	3	0
	0-0.02	66	42	27	11	33	18	17	24	94	75	27	26	30	25	60	38	10	2
	0.02-0.04	51	96	65	166	105	51	55	38	76	53	36	33	22	45	97	105	57	23
	0.04-0.08	2	354	241	263	172	112	76	55	58	9	9	12	20	108	90	265	115	24
	0.08-0.16 g	0	110	93	291	150	73	89	98	25	0	0	0	1	36	41	192	87	57
	0.16-0.25	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

N: Densidad total (Nº de individuos 5m⁻²)B: Biomasa total (g peso fresco 5m⁻²)Cap: Nº de capullos 5m⁻²

Act: Actividad de la población (%)

0-10: Nº individuos encontrados en el estrato 0-10 cm

10-20: Nº individuos encontrados en el estrato 10-20 cm

20-40: Nº individuos encontrados en el estrato 20-40 cm

40-80: Nº individuos encontrados en el estrato 40-80 cm

0-0.02: individuos de peso entre 0 y 0,02 g

0.02-0.04: individuos de peso entre 0,02 y 0,04 g

0.04-0.08: individuos de peso entre 0,04 y 0,08 g

0.08-0.16: individuos de peso entre 0,08 y 0,16 g

0.16-0.25: individuos de peso entre 0,16 y 0,25 g

Anexo tabla 13. Variables empleadas en el análisis factorial de las poblaciones de *M. carimaguensis* en ambos sistemas

		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95	
<i>M. carimaguensis</i> Pasto	N	40	107	101	52	61	55	94	101	102	105	102	115	91	116	95	68	76	81	
	B	97,1	335,7	473,9	372,0	393,5	306,0	306,2	288,0	162,4	132,6	162,9	186,6	154,5	289,3	290,8	188,9	232,6	341,5	
	Tur	0	54,0	45,0	15,0	11,0	5,0	4,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	66,0	73,0	29,0	16,0	3,0	
	Act	39,5	100	100	70,6	80,4	92,7	71,3	25,8	1	0	0	0	64,4	100	93,7	50	28,9	21	
	Cap	2	1	0	1	7	14	14	12	10	3	0	1	0	0	0	0	0	0	5
	0-10	8	71	65	17	18	12	11	2	1	0	0	0	25	79	65	22	7	3	
	10-20	4	31	36	15	12	11	7	7	1	2	1	1	20	33	17	6	10	12	
	20-40	6	3	0	5	6	8	14	13	31	46	31	40	17	4	5	6	9	15	
	40-80	20	1	0	14	15	11	48	67	59	54	67	73	29	0	9	34	50	46	
	0-2 g	19	43	14	5	8	9	36	33	69	79	70	74	66	70	52	38	37	31	
	2-4 g	12	33	46	15	11	9	19	35	21	17	22	26	15	21	23	17	12	23	
	4-6 g	6	21	15	3	6	1	8	12	5	6	9	13	4	12	5	7	8	7	
	6-9 g	1	3	13	11	4	4	12	6	2	0	1	0	5	11	9	3	6	7	
9-22 g	0	6	13	17	22	18	5	3	0	0	0	0	0	2	7	3	5	12		
		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95	
<i>M. carimaguensis</i> Sabana	N	1	1	5	2	0	0	2	3	0	0	0	2	1	0	0	0	2	3	
	B	0,7	9,1	13,2	16,9	0,0	0,0	3,7	1,9	0,0	0,0	0,0	2,3	3,2	0,0	0,0	0,0	27,1	43,8	
	Tur	0	2,0	3,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	9,0	1,0	1,0	6,0	
	Act	0	100	100	100	-	-	0	0	0	0	0	100	0	-	-	-	100	100	
	Cap	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	0-10	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
	10-20	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	
	20-40	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	
	40-80	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
	0-2 g	1	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	
	2-4 g	0	0	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
	4-6 g	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	6-9 g	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
9-22 g	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3		

N: Densidad total (N° de individuos 5m⁻²)

B: Biomasa total (g peso fresco 5m⁻²)

Tur: Turrículos frescos 5m⁻²

Act: Actividad de la población (%)

Cap: N° de capullos 5m⁻²

0-10: N° individuos encontrados en el estrato 0-10 cm

10-20: N° individuos encontrados en el estrato 10-20 cm

20-40: N° individuos encontrados en el estrato 20-40 cm

40-80: N° individuos encontrados en el estrato 40-80 cm

0-2: individuos de peso entre 0 y 2 g

2-4: individuos de peso entre 2 y 4 g

4-6: individuos de peso entre 4 y 6 g

6-9: individuos de peso entre 6 y 9 g

9-22: individuos de peso entre 9 y 22 g

Anexo tabla 14. Variables empleadas en el análisis factorial de las poblaciones de *M. martiodrilii* en ambos sistemas

		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95
<i>M. martiodrilii</i>	N	23	712	857	1345	1311	1426	615	129	97	16	0	45	56	352	463	674	1028	561
Sabana	B	57	1629	2411	3469	3283	3083	1835	352	194	27	0	114	91	861	1210	1727	2092	1152
(Datos corregidos)	Act	100	100	100	100	100	100	22	30	36	0	0	0	50	100	100	100	100	100
	0-10	0	92	158	299	291	339	20	7	0	0	0	0	8	126	69	99	362	270
	10-20	0	232	453	336	264	466	71	14	0	0	0	0	0	13	94	146	283	100
	20-40	6	303	246	488	519	406	285	75	23	0	0	33	32	126	232	311	362	149
	40-80	17	85	0	222	237	214	239	34	75	16	0	12	16	86	69	119	22	42
	0-2	0	58	13	35	37	26	9	4	11	0	0	0	9	13	0	22	56	43
	2-4	3	139	123	224	223	381	47	16	20	8	0	11	16	68	63	87	275	151
	4-8	8	131	246	363	362	306	215	35	18	0	0	11	3	83	166	222	181	83
	8-15	0	28	46	52	33	0	37	9	0	0	0	0	0	12	3	6	3	4
		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95
<i>M. martiodrilii</i>	N	5	324	776	503	597	238	421	202	89	7	0	15	11	269	546	443	486	156
Pasto	B	17	1647	4221	2971	3171	1220	2064	1144	448	38	0	61	41	1246	3519	2229	2364	833
(Datos corregidos)	Act	100	100	100	100	100	100	100	100	3	0	0	0	100	100	100	100	100	100
	0-10	2	96	404	123	197	41	34	17	4	0	0	0	0	38	181	164	133	5
	10-20	0	112	254	180	207	80	96	43	12	0	0	0	0	59	117	158	199	53
	20-40	0	96	93	180	168	89	132	90	34	2	0	3	4	99	201	106	131	75
	40-80	2	20	26	20	24	29	160	52	39	5	0	13	7	72	46	15	23	23
	0-2	0	10	28	16	8	6	7	0	0	0	0	0	1	9	15	8	19	1
	2-4	5	105	134	82	136	54	137	43	27	2	0	10	10	118	107	171	154	35
	4-8	0	203	601	363	441	175	274	150	62	5	0	6	0	140	334	257	305	120
	8-15	0	6	13	42	13	3	3	9	0	0	0	0	0	2	89	7	8	0

N: Densidad total (Nº de individuos 5m⁻²)

B: Biomasa total (g peso fresco 5m⁻²)

Act: Actividad de la población (%)

0-10: Nº individuos encontrados en el estrato 0-10 cm

10-20: Nº individuos encontrados en el estrato 10-20 cm

20-40: Nº individuos encontrados en el estrato 20-40 cm

40-80: Nº individuos encontrados en el estrato 40-80 cm

0-2: individuos de peso entre 0 y 2 mg

2-4: individuos de peso entre 2 y 4 mg

4-8: individuos de peso entre 4 y 8 mg

8-15: individuos de peso entre 8 y 15 mg