



UNIVERSIDAD CENTRAL
DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

DINÁMICA DE PRODUCCIÓN DE COPROLITOS
DE LOMBRICES DE TIERRA EN LA SABANA DE
LA ESTACIÓN BIOLÓGICA DE LOS LLANOS.

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO
Presentado ante la Ilustre Universidad
Central de Venezuela, por el bachiller
Luis Manuel Hernández García como
requisito parcial para optar por el título
de Licenciado en Biología

Tutores: Dr. Danilo López Hernández
Dr. Alonso Ojeda

CARACAS, VENEZUELA
ENERO 2010.

El presente Trabajo Especial de Grado titulado **“DINÁMICA DE PRODUCCIÓN DE COPROLITOS DE LOMBRICES DE TIERRA EN LA SABANA DE LA ESTACIÓN BIOLÓGICA DE LOS LLANOS”** fue presentado ante la ilustre Universidad Central de Venezuela por el Br. Luis Manuel Hernández García para optar al título de Licenciado en Biología.

Fue aprobado en discusión pública realizada el día 22 de Enero de 2010, por los siguientes miembros del jurado:



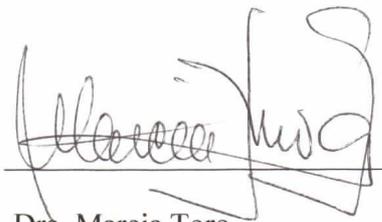
Dr. Danilo López Hernández
Tutor I



Dr. Alonso Ojeda.
Tutor II



Dr. Ismael Hernández
Jurado



Dra. Marcia Toro.
Jurado



Universidad Central de Venezuela
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología
Dirección

CONSTANCIA

El Consejo de la Escuela de Biología, Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, certifica que en su sesión del día 10/02/2010, acordó otorgar la **Mención Honorífica** al Trabajo Especial de Grado del bachiller **Hernández G., Luis M.**, titular de la cédula de identidad No. 17.353.296; titulado: **"Dinámica de producción de coprolitos de lombrices de tierra en la sabana de la Estación Biológica de los Llanos."**; considerando la originalidad, independencia y creatividad en la elaboración del mismo, así como la sobresaliente calidad del trabajo escrito y la presentación oral.

Constancia que se expide a petición de la parte interesada a los diecinueve días del mes de febrero del año dos mil diez.


Dra. Guillermina Alonso
Presidenta del Consejo de la Escuela de Biología

GA/br.-

DEDICATORIA

Dedico este trabajo con cariño a las personas que siempre me dieron su apoyo incondicional en distintas maneras e hicieron posible que esta tesis se llevara a cabo. A las personas que creyeron en mí y estuvieron a mi lado constantemente: Neyless, Ana y Carlos, las personas más especiales en mi vida. Especialmente a ti Neyless por ser tan importante en mi vida, te amo.

"Aunque nunca te lo dije siempre te lleve en mi corazón. Te marchaste y me dejaste mil dudas y sin respuesta"

AGRADECIMIENTOS.

Gracias a mis padres Rito Hernández y Juana García por darme su apoyo en todo momento. Por dejarme realizar mis experimentos en su casa.

A mi hermana Ana y a mi cuñado Mauricio por ser mis compañeros eternos y por brindarme su apoyo en toda mi carrera, me dieron una gran confianza.

Estoy muy agradecido por el apoyo ofrecido por mis tutores Danilo y Alonso, por enseñarme cuando sentía que no sabía, por corregirme y orientarme, por ser mis guías.

A mi princesita Neyless por estar a mi lado siempre, por ayudarme en mis experimentos y ensayos. Sólo tú conoces mis temores y defectos. Sólo tú me diste esperanzas cuando sentía que no podía seguir. Gracias por tu amor, comprensión y paciencia.

A mis familiares más cercanos, Carlos (Carliños Braun), Yusney y mi sobrino Brandon por obligarme a ser mejor cada día. A mis primos y tíos por ser mis compañeros en mis días libres.

Gracias a los miembros del jurado Ismael Hernández y Marcia Toro por estar pendiente durante este trabajo de grado, por sus críticas y por sus sugerencias.

Estoy en deuda con mis profesores de estadística Renato y María Eugenia, por brindarme su apoyo incondicional. Gracias por orientarme y por discutir mis ideas.

Al profesor Hermes Piñango le agradezco mucho haberme adoptado en su laboratorio cada semana y por haberme prestado los equipos necesarios para el análisis de los oligoquetos.

A Carlos Drachemberg por ser tan amable y por regalarme un poco de su tiempo y sabiduría necesarios para la identificación de las lombrices.

A mis compañeros del Laboratorio de Estudios Ambientales (LEA) por familiarizarme con los equipos y por acompañarme ocasionalmente.

A mis amigos de la universidad: Lenny, Cristina, Arturo, Cesar, María José, María Graciela, Bea, Alan, Yuliana, Sabrina, Daniela, Luis, Lorian, Laynet, Daniel, Juan, Elea, Denise, Roberto...etc por acompañarme en esta travesía, en las salidas de campo y en las pachangas.

A Lesbia Godoy y Samuel por adoptarme en su casa y dejarme ser su segundo hijo. Gracias por su apoyo.

Especial agradecimiento para Socorro, Ramón y Williams quienes me apoyaron enormemente en la Estación Biológica de los Llanos. A Carlos López y mi hermano Carlos (Carliños Braun) por ayudarme a obtener muestras. Me dieron un apoyo gigantesco.

A los profesores que contribuyeron en mi formación: Jesús Alberto León, Renato de Nobrega, María Eugenia, Marcia Toro, Ismael Hernández, Laura Delgado, Luis Gonzalo, Alexander, Claudia, Estrella, Jesús Romero, etc. Fue un placer para mí estar en sus clases
A María Soledad Tapia por ayudarme incondicionalmente con lo que no estuvo a mi alcance.

A la Universidad Central de Venezuela y a la persona que me trajo por primera vez a ella Henry García.

I. ÍNDICE DE CONTENIDO

CONTENIDO	<i>Pág.</i>
I. ÍNDICE DE CONTENIDO	i
II. ÍNDICE DE TABLAS	v
III. ÍNDICE DE FIGURAS	vii
IV. ABREVIATURAS	ix
V. RESUMEN	x
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	4
2.1. EL SUELO	4
2.1.1 Composición	4
2.1.2 Textura	6
2.2. ASPECTOS GENERALES DE LAS SABANAS	7
2.2.1 El fuego en las sabanas	8
2.3. INVERTEBRADOS DEL SUELO	9
2.4. LA LOMBRIZ DE TIERRA	10
2.4.1. Categorías ecológicas de las lombrices de tierra	13
2.4.2 Efectos de las lombrices de tierra en las sabanas	15
2.5. LA INFLUENCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES SOBRE LAS LOMBRICES DE TIERRA	17
2.5.1 Humedad del suelo	17
2.5.2. Temperatura del suelo	18
2.5.3. Efecto de la textura del suelo sobre las lombrices de tierra	20
2.6. NÚMERO Y BIOMASA DE LOMBRICES	22
2.7. COPROLITOS DE LOMBRICES DE TIERRA	23
2.7.1 Características de los coprolitos	23
2.7.1.1 Forma	23
2.7.1.2 Tamaño	24
2.7.1.3 Densidad	24

2.7.1.4 Tiempo de vida	25
2.7.2. Dinámica de producción de coprolitos.	26
2.8. BENEFICIOS DE LOS COPROLITOS	26
2.9. ASPECTOS QUÍMICOS DE LA SABANA DE LA ESTACIÓN BIOLÓGICA DE LOS LLANOS	27
3. ANTECEDENTES SOBRE ESTUDIOS DE LOMBRICES DE TIERRA	31
4. HIPÓTESIS	36
5. OBJETIVOS	37
5.1. Generales	37
5.2. Específicos	37
6. AREA DE ESTUDIO	38
6.1. Ubicación	38
6.2. Clima	39
6.3. Suelo	39
6.4. Geología y geomorfología	41
6.5. Vegetación.	42
7. MATERIALES Y MÉTODOS	43
7.1. Muestreo de coprolitos	43
7.2. Muestreo de lombrices	46
7.3. Procesamiento del material biológico	47
7.4. Muestreo de suelo	48
7.5. Análisis físico del suelo	48
7.5.1. Temperatura	48
7.5.2. Humedad	49
7.5.3. Densidad aparente	49
7.5.4. Textura	50
7.5.5. Capacidad de campo	50
8. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	51
9. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	52
9.1. TEXTURA	52
9.2. TEMPERATURA	54

9.3. HUMEDAD	57
9.4. DENSIDAD APARENTE	60
9.5. DENSIDAD Y BIOMASA DE LOMBRICES DE TIERRA	63
9.5.1. Distribución vertical	69
9.5.2. Relación entre densidad y biomasa de lombrices de tierra con los parámetros ambientales	74
9.5.3. Composición de la familia	79
9.5.4. Distribución de clase de etapas	82
9.6. CATEGORÍAS ECOLÓGICAS	85
9.7. CARACTERÍSTICAS DE LOS COPROLITOS	86
9.8. PRODUCCIÓN DE COPROLITOS	91
10. CONCLUSIONES	97
11. RECOMENDACIONES	99
12. BIBLIOGRAFÍA	100
13. ANEXOS.	111
13.1 Anexo 1: Vista general de los dos sistemas estudiados (SP y SNP)	112
13.2 Anexo 2: Aspecto del suelo en algunas zonas de la sabana no protegida, SNP, en el mes de abril (A y B)	112
13.3 Anexo 3: Aspecto del suelo en algunas zonas de la sabana protegida luego de la quema en abril de 2009 (A y B)	113
13.4 Anexo 4: Proceso de extracción de los estratos de suelos y medición de temperatura (A, B, C y D)	113
13.5 Anexo 5: Unidades muestrales para la colección de coprolitos en la SNP para el mes de Julio (A y B)	114
13.6 Anexo 6: Coprolitos con diversas formas en la SP. A) Hebras. B y C) Globulares, degradado y en buen estado respectivamente	114
13.7 Anexo 7: Coprolitos envejecidos acumulados en la SP observados en abril	115

13.8 Anexo 8: Marcas de arado en la SNP	115
13.9 Anexo 9: Esfera incrustada en el suelo indicando individuos en estivación en la SP en época de sequía	115
13.10 Anexo 10: Fragmento de suelo con marcas de galería y producción de coprolitos subterráneos	116
13.11 Anexo 11: Extracción manual de las lombrices de tierra	116
13.12 Anexo 12: Método de flotabilidad de capullos. Los capullos en buen estado tienden a flotar en agua facilitando su extracción	117
13.13 Anexo 13: Lombriz de tierra más común en la SP. A) Este es un individuo adulto clitelado pero incompleto. B) Individuo fijado en formol	117
13.14 Anexo 14: Lombriz de tierra más común en la SP. Esquema indicando algunas características anatómicas	118
13.15 Anexo 15: Descripción del holotipo más común	118

II. ÍNDICE DE TABLAS

TABLAS	<i>Pág.</i>
1. Categorías ecológicas de las lombrices de tierra y adaptaciones asociadas (adaptado de Lavelle y col, 1989).	14
2. Contenido de carbono orgánico (%CO) y nitrógeno total (ppm N) en el suelo y coprolitos de Guárico para la SP y la SNP (Tomado de Quintero, 2008).	29
3. Valores de pH, bases intercambiables totales y aluminio intercambiable total en el suelo y coprolitos de Guárico para la SP Y la SNP (Tomado de Quintero, 2008)	30
4. Clase textural y porcentaje promedio de tamaños de partículas en el suelo y desviación estándar para la SP y la SNP.	53
5. Temperatura promedio (°C) y desviación estándar para diferentes profundidades y en diferentes meses de muestreo para la SP y la SNP.	55
6. Humedad promedio (%) y desviación estándar para diferentes profundidades y en diferentes meses de muestreo para la SP y la SNP.	58
7. Capacidad de campo promedio (% peso) y desviación estándar para la SP y la SNP.	59
8. Densidad aparente promedio (g/cm ³) y desviación estándar para la SP y la SNP.	60
9. Densidad y biomasa promedios de las lombrices de tierras en diferentes ecosistemas.	67
10. Correlaciones de Pearson (r) para la Sabana Protegida (SP) en abril.	75
11. Correlaciones de Pearson (r) para los parámetros físicos estimados en la Sabana no Protegida (SNP) en abril.	77
12. Correlaciones de Pearson (r) para la Sabana no Protegida (SNP) en agosto.	78

13. Dimensiones de algunos coprolitos presentes en la SP.	88
14. Dimensiones de algunos coprolitos presentes en la SNP.	88
15. Color característico de los coprolitos de lombrices de tierra ubicados en la sabana de la estación biológica de los llanos.	89
16. Colores asociados con los componentes minerales y orgánicos del suelo.	90
17. Densidad promedio de coprolitos (n/m^2 .mes) y desviación estándar en la SP y la SNP.	92
18. Producción de coprolitos promedio (t/ha.a) y desviación estándar en la SP y la SNP.	93
19. Producción de coprolitos en varias localidades tropicales.	94

III. ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURAS	<i>Pág.</i>
1. Composición en volumen (%) de un suelo superficial en buenas condiciones (Tomado de Casanova, 2005).	4
2. Separación de los constituyentes sólidos del suelo de acuerdo a su tamaño (Tomado de Casanova, 2005).	6
3. Distribución mundial de las sabanas tropicales (Adaptado de Bourlière, 1983).	7
4. Composición de las comunidades de la macrofauna del suelo en sabanas tropicales, pastizales, plantaciones de árboles-barbechos y bosques. El área de los círculos es proporcional al tamaño total (Tomado de Lavelle y col, 1994)	11
5. Forma de vida en relación a la secuencia latitudinal de vegetación (Tomado de Lavelle, 1983a).	15
6. Abundancia de poblaciones de lombrices de tierra en suelos con diferente textura. (Benckiser 1997, después de Guild, 1948)	21
7. Localización de la Estación Biológica de los Llanos en Venezuela (EBL) y la posición de cuatro parcelas adyacentes. A) EBL protegida contra el fuego y pastoreo. B) cultivo agrícola fertilizado "La madera", ganadería intensiva, quemas anuales. C) rancho "Los aceititos" ganadería intensiva quemas anuales. D) cultivo "Mi llanura" no pastoreado y baja frecuencia de quema. F) Fundo La Matica (Modificado de Silva y col. 2001).	38
8. Variación de la precipitación total anual durante más de treinta años. Datos suministrados por Minamb , Guárico.	40
9. Variación de la temperatura promedio anual durante más de treinta años. Datos suministrados por Minamb , Guárico.	40
10. Climadiagrama de Gausse para la Estación Biológica de Los Llanos (1999-2008). Datos suministrados por Minamb , Guárico.	41
11. Esquema para la toma de muestra de coprolitos. Se tomaron 5	44

muestras al azar.	
12. Densidad total promedio de lombrices de tierra (n/m^2) y desviación estándar para la SP y la SNP.	64
13. Biomasa total promedio de lombrices de tierra (g/m^2) y desviación estándar para la SP y la SNP.	65
14. Densidad promedio de lombrices de tierra (n/m^2) y desviación estándar para la SP y la SNP a diferentes profundidades.	70
15. Biomasa promedio de lombrices de tierra (g/m^2) y desviación estándar para la SP y la SNP a diferentes profundidades.	71
16. Representación de la región anterior del espécimen típico presente en la SP.	80
17. Representación de la región clitelar del espécimen típico presente en la SP.	81
18. Distribución de clases de tamaños de las lombrices de tierra en la SP para los distintos meses de muestreo. El muestreo de capullos no se realizó en el mes Agosto.	83
19. Distribución de clases de tamaños de las lombrices de tierra en la SNP para los distintos meses de muestreo. El muestreo de capullos no se realizó en el mes Agosto.	83
20. Variedad de coprolitos en la sabana de la Estación Biológica de Los Llanos. A) Forma de hebra. B) Globular. C) Diferentes tipos de coprolitos (Hebroso y Globular) justo en el momento de la deposición.	86

IV. ABREVIATURAS

Año	a
Areno francoso	AF
Carbono	C
Carbono Orgánico	CO
Centímetro	cm
Centimol	cmol
Densidad aparente	Da
Estación Biológica de los Llanos	EBL
Fósforo	P
Franco arenoso	FA
Grado centígrado	°C
Gramo	g
Hectárea	ha
Individuo	ind
Kilogramo	Kg
Ministério de Ambiente	Minamb
Metro	m
Metros sobre el nivel del mar	msnm
Milímetro	mm
Nitrógeno	N
Numero de individuos o muestras	n
Partes por millón	ppm
Sabana Natural	SN
Sabana no Protegida	SNP
Sabana Protegida	SP
Sistema agroforestal	AFS
Tonelada	t

RESUMEN

Fue analizada la dinámica de producción espacio-temporal de coprolitos epígeos de lombrices de tierra en dos sistemas, una sabana protegida del fuego y pastoreo durante más de treinta años ubicada en la Estación Biológica de los Llanos en el Estado Guárico (SP) y una sabana adyacente no protegida actualmente sometida a quemas anuales y baja tasa de pastoreo, perteneciente a el Fundo “La Matica” (SNP). Adicionalmente, se analizó la composición de las comunidades de lombrices de tierra a nivel de Familia en ambos sistemas y se estimaron algunos parámetros físicos (temperatura, humedad, densidad aparente, capacidad de campo y textura) a profundidades de 0-10,10-20,20-30 cm. Se realizaron tres muestreos, uno en época de sequía y dos en época de lluvia. Para el muestreo de coprolitos epígeos se delimitó una parcela de 90 x 90 cm en cada sistema y se eligieron 5 unidades muestrales de 1 m² en cada parcela. En cada período de muestreo la extracción de lombrices se realizó tomando 5 muestras de 25 cm² x 30 cm de profundidad, adyacentes a las unidades muestrales de los coprolitos, empleando el método de extracción manual (Anderson e Ingram, 1989) y el método de flotabilidad para el análisis de presencia de capullos de lombrices de tierra en las mismas fracciones de suelo.

La producción de coprolitos en ambos sistemas, SP y SNP, difirió notablemente siendo mayor en SP y presentando formas generalmente globulares. La densidad y biomasa de lombrices de tierra fue mayor en SP y no se encontró diferencia entre estaciones (sequía y lluvia) para un mismo sistema (SP o SNP).

Entre los cambios de estaciones se pudo notar que los individuos tienden a migrar a zonas más profundas (20-30 cm) en la época seca permaneciendo inactivos y se desplazan a la superficie (0-10 cm) en la época de lluvia para alimentarse. El principal factor que determinó la distribución de lombrices en la época seca fue la humedad del suelo.

Los individuos encontrados en ambos sistemas pertenecieron a la familia Glossoscolecidae siendo más abundantes los individuos en estado inmaduro. No se encontraron capullos en los estratos de suelos durante los distintos muestreos.

Estos resultados indican una respuesta positiva en el proceso de producción de coprolitos epígeos en la sabana protegida, adicionalmente, indican que la protección de la sabana ha favorecido la proliferación de lombrices de tierra, indicado por un mayor valor de densidad y biomasa de las mismas.

1. INTRODUCCIÓN

Las sabanas de Venezuela ocupan una gran área del territorio nacional (Rippstein y col, 2001) y pueden albergar una gran cantidad de invertebrados, los cuales están íntimamente relacionados con la productividad del suelo. Estos invertebrados afectan profundamente las propiedades y procesos del suelo.

Algunos procesos del suelo afectados por la actividad de la fauna incluyen: humificación y mineralización de la materia orgánica del suelo; mezcla y remoción del suelo.

Lal (1988) expone que las propiedades del suelo afectadas como resultado de los procesos en que interviene la pedofauna, son: agregación y estructura del suelo; textura y consistencia del suelo; movimiento y retención de agua; intercambio gaseoso; propiedades químicas y nutricionales del suelo.

Los invertebrados del suelo que tienen el mayor efecto en la modificación de las propiedades y procesos del suelo son las termitas, hormigas y lombrices de tierra (Macrofauna), siendo estos últimos individuos los que tienen un desempeño primordial pudiendo afectar varios de los procesos antes mencionados mediante el consumo selectivo de partículas del suelo, construcción de galerías y producción de estructuras biogénicas (coprolitos).

Varios autores han señalado la importancia que tienen los coprolitos en la liberación de P, C, y N en formas disponibles para las plantas (López-Hernández y col, 1993; Chapuis-Lardy y Brossard, 1995; Guggenberger y col, 1995; Decaëns y col, 1999b, Rangel y col, 1999) y se ha estimado que la

producción de dichos coprolitos puede llegar a alcanzar valores de 507 t/ha.a (Lavelle, 1975).

En las zonas templadas se ha realizado una amplia investigación referente a las comunidades de lombrices de tierra, pero en ciertas partes del trópico esta información es escasa, particularmente en Venezuela, donde los estudios que se han hecho no se han enfocado a un área de gran importancia para el desarrollo económico del país como lo son los llanos centrales, los cuales tienen una gran extensión.

El macrosistema de sabana es considerado como un área importante del mundo porque su topografía plana lo hace potencialmente apto para la mecanización agrícola; no obstante, las condiciones físicas de sus suelos exigen un uso cuidadoso de esa actividad.

En Venezuela, particularmente los llanos centrales, poseen una baja productividad y fertilidad natural (López-Hernández, 1995; López-Hernández y Ojeda, 1996), por lo cual se han destinado principalmente a la explotación ganadera, pero las gramíneas nativas de la zona son de baja calidad nutricional debido a la pobreza de los suelos. Algunos agricultores han venido modificando los suelos implementando diversos sistemas de producción, sin embargo, estas prácticas resultan en ocasiones costosas.

Las lombrices de tierra son de gran importancia al mejorar la productividad y fertilidad del suelo (Edwards y Bohlen, 1996; Hauser y col, 1997; Ortiz y col, 1999; Suthar, 2009), por lo cual han sido usadas como una alternativa de manejo agroecológico.

Es de gran interés analizar la forma más notoria a través de la cual estos organismos mejoran las propiedades del suelo, esto es, mediante la producción de estructuras biogénicas (Lal, 1988; Oyedele y col, 2006; Mariani y col, 2007). Por este motivo, se propuso como objetivo principal de este trabajo analizar la dinámica de producción de coprolitos epigeos, así como también, la abundancia y biomasa de lombrices de tierra en distintas épocas del año en dos tipos de sabanas; una sabana protegida por más de treinta años del fuego, labranza y pastoreo ubicada en la Estación Biológica de los Llanos (Estado Guárico) y una sabana adyacente actualmente sometida a quemadas anuales y con baja tasa de ganadería perteneciente al Fundo "La Matica". El propósito fue determinar si la quema era un factor que pudiera afectar la productividad del suelo mediante la limitación de la actividad de las lombrices de tierra.

2. MARCO TEÓRICO

2.1. EL SUELO

El suelo es una entidad única que se origina producto de la interacción física, química y biológica entre el material parental y la atmósfera. Los pedólogos lo definen como un cuerpo natural, sintetizado en forma de perfiles a partir de una mezcla variable de minerales, rocas meteorizadas y materia orgánica descompuesta, las cuales cubren la tierra en una capa fina y que suministra (cuando contiene cantidades apropiadas de aire y agua) soporte mecánico y sostenibilidad para las plantas (Coleman y col, 2004).

2.1.1. Composición

El suelo puede ser definido como un sistema de tres fases: sólido, líquido y gaseoso; y de cuatro componentes: mineral, orgánico, agua y aire. Figura 1. La *fase sólida* está compuesta por material orgánico e inorgánico, mientras que la *fase líquida* está compuesta principalmente por disoluciones de sales, iones y sustancias orgánicas. La *fase gaseosa* del suelo la constituyen principalmente los gases atmosféricos (Casanova, 2005).



Figura 1: Composición en volumen (%) de un suelo superficial en buenas condiciones (Tomado de Casanova, 2005).

Con respecto a *los minerales* pueden ser de tamaños y clases variables y se forman por ordenamiento de elementos químicos (O^{-2} , Si^{+4} , Al^{+3} , Fe^{+2} , Fe^{+3} , Ca^{+2} , Mg^{+2} , Na^{+} , K^{+}).

Un componente importante del suelo lo representa la *materia orgánica*, la cual puede variar dependiendo de la ubicación geográfica. En las zonas tropicales, el porcentaje de materia orgánica contenida en el suelo no suele ser alta debido a la rápida descomposición. Sin embargo, en zonas más frías la hojarasca se puede acumular llegando a formar una parte importante y significativa en la capa superior del suelo (Casanova, 2005). La materia orgánica está caracterizada principalmente por material en diferente estado de descomposición proveniente de animales, plantas y microorganismos y puede ser inestable o estable, afectando esta última, la estructura del suelo mediante la formación de agregados.

El volumen de *agua* y *aire* en el suelo, por otra parte, mantienen una relación recíproca, es decir, la entrada de agua en el suelo implica una disminución del volumen de aire, mientras que la salida de agua por evaporación, drenaje o crecimiento vegetal conlleva un incremento del espacio poroso del suelo (Casanova, 2005). La presencia de agua en el suelo es vital para el crecimiento vegetal, ya que ésta además contiene los nutrientes indispensables para el desarrollo de las plantas.

2.1.2. Textura

La naturaleza y la interacción entre las tres fases del suelo determinan las propiedades físicas de los suelos. Una característica se refiere al tamaño de las partículas de la fracción sólida del suelo.

De acuerdo a su diámetro las partículas minerales se pueden dividir en: arena (2-0,05 mm), limo (0,05-0,002 mm) y arcilla (menor a 0,002 mm), Figura. 2.

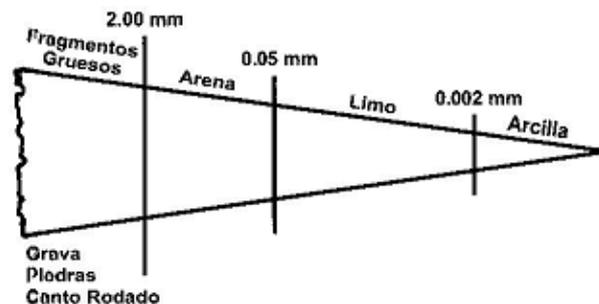


Figura 2: Separación de los constituyentes sólidos del suelo de acuerdo a su tamaño (Casanova, 2005).

La arena, el limo y la arcilla contribuyen con algunas características de los suelos. Las arcillas conjuntamente con la materia orgánica aumentan la capacidad de los suelos para retener agua y nutrimentos, mientras que las partículas más grandes sirven como soporte del sistema radical de las plantas y favorecen la permeabilidad y aireamiento del suelo (Casanova, 2005).

2.2. ASPECTOS GENERALES DE LAS SABANAS

Las sabanas se caracterizan por la presencia de una vegetación herbácea, la cual puede estar, o no, acompañada de árboles dispersos y presenta una marcada estacionalidad. Se considera el primer bioma intertropical y ocupa aproximadamente 20% de la superficie terrestre (Rippstein y col, 2001), Figura 3.

En Suramérica las sabanas abarcan una superficie de aproximadamente 269×10^6 ha (Rippstein y col, 2001), comprendiendo un ecosistema caracterizado por una cobertura herbácea continua, compuesto principalmente por poáceas y ciperáceas, presentando en ocasiones arbustos dispersos, árboles o palmas.

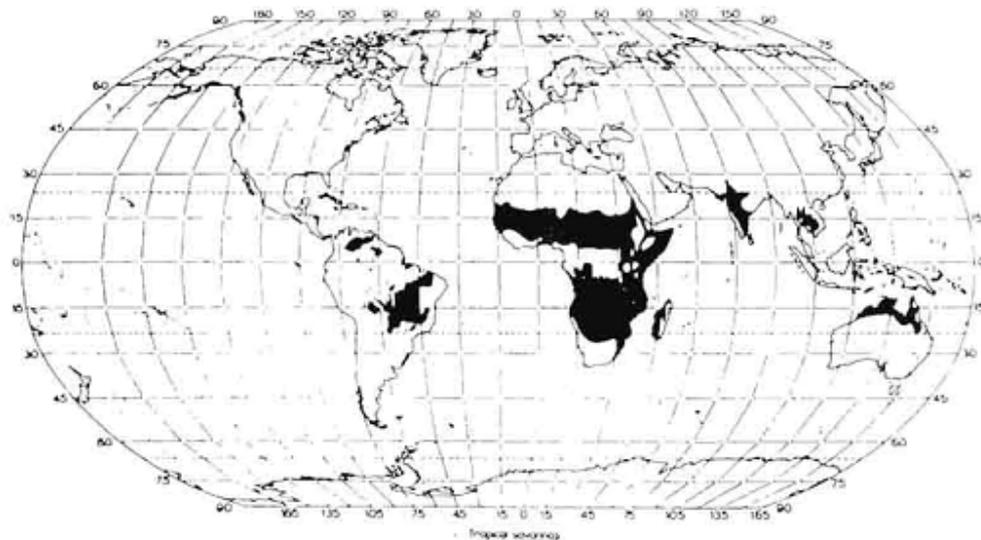


Figura 3: Distribución mundial de las sabanas tropicales. (Adaptado de Bourliere 1983).

Las sabanas de Venezuela comprenden un área de aproximadamente 25×10^6 ha (Rippstein y col, 2001) y presentan generalmente suelos con una baja productividad y fertilidad natural, por ello han sido principalmente utilizadas para la explotación ganadera (López-Hernández, 1995; López-Hernández y Ojeda, 1996), sin embargo, las gramíneas nativas no son aptas para el pastoreo por su baja calidad nutricional (López-Hernández y col, 2005). Particularmente en la región de los llanos centrales los suelos presentan baja cantidad de fósforo (P) y nitrógeno (N) disponibles para las plantas (Hernández-Valencia, 1996; Corazza y col, 2003).

2.2.1. El fuego en las sabanas

Las sabanas naturales se caracterizan por la coexistencia de pastos y árboles y la aparición frecuente de fuegos (Bourlière y Hadley, 1983), los cuales destruyen la capa de hierbas. El fuego es considerado por lo tanto una característica muy importante de las sabanas.

Los hombres propician el fuego con varios propósitos (limpieza, protección contra fuegos descontrolados, caza, manejo de pastos, entre otros). En sabanas húmedas el fuego naturalmente se presenta en un intervalo de 1-5 años. Sin embargo, particularmente en los llanos centrales venezolanos, los ganaderos provocan quemadas anuales.

Las temperaturas máximas alcanzadas durante las quemadas se encuentran entre los primeros 0-50 cm sobre la superficie del suelo (Miranda y col, 1993), no obstante, las altas temperaturas no llegan a afectar al suelo a más de 5 cm de profundidad (Bradstock y Auld, 1995).

Las condiciones de quema y post-quema pueden alterar las propiedades físicas del suelo (agregación, tamaño de poro y movimiento de agua), las características químicas (pH, estructura del humus, disponibilidad de nutrientes y relación C/N) y propiedades biológicas (estructura comunitaria, densidad, biomasa y productividad).

El fuego puede acelerar el ciclaje de nutrientes mediante la reducción de componentes como: hojarasca, madera y restos orgánicos superficiales, que en estado natural se descomponen lentamente.

2.3. INVERTEBRADOS DEL SUELO

Desde un punto de vista funcional, es conveniente distinguir tres principales clases de tamaño, basadas en la amplitud del cuerpo (Lavelle y Spain, 2003):

- a) Microfauna: Está formada por los invertebrados menores a 0,2 mm de longitud (Protistas, Rotíferos, Nemátodos).
- b) Mesofauna: Incluyen a los animales de 0,2-2 mm (Microartropodos, Enchytreidae). Se mueven en los poros e intersticios de la hojarasca y el suelo. Algunos son depredadores de los microorganismos, mientras que otros han desarrollado un tipo de digestión denominada “rumen externo”, el cual es un tipo de digestión indirecta en la cual las lombrices reingieren sus heces, o las heces depositadas por otras especies, después de la incubación microbial, pudiendo utilizar los compuestos orgánicos asimilables disponibles de la hojarasca y la microflora del suelo (Lavelle, 1988)

- c) Macrofauna: Son animales mayores de 2 mm los cuales incluyen miriápodos, insectos y oligoquetos. Estos animales han desarrollado sistemas digestivos mutualistas.

Entre la macrofauna destacan organismos muy activos como son las termitas, hormigas y lombrices, los cuales modifican las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo.

Las termitas y hormigas son más activas en regiones áridas y semiáridas, mientras que las lombrices son más activas en trópicos húmedos y subhúmedos (Lal, 1988).

En distintos ecosistemas la macrofauna del suelo está dominada principalmente por comunidades de lombrices de tierra, Figura 4. Las actividades de las lombrices en los ecosistemas naturales son muy diversas y varían marcadamente con el tipo de suelo. Dentro de su drilósfera (Porción de suelo y hojarasca afectada por la actividad de las lombrices) estos organismos modifican las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo a través de la abertura de túneles y producción de deyecciones. Participan en la descomposición de la materia orgánica al incorporar hojarasca dentro del suelo y activar los procesos de mineralización-humificación.

2.4. LA LOMBRIZ DE TIERRA

La lombriz de tierra, pertenece al grupo de los anélidos (PHYLUM ANNELIDA, del latín *annellus*: anillo pequeño) el cual incluye aproximadamente 16500 especies vermiformes de cuerpo segmentado, cuyo tamaño varía de unos pocos milímetros hasta tres metros. Una de las

características distintivas de este grupo es la presencia de cerdas o quetas, las cuales son estructuras epidérmicas quitinosas (Hickman y col, 2001).

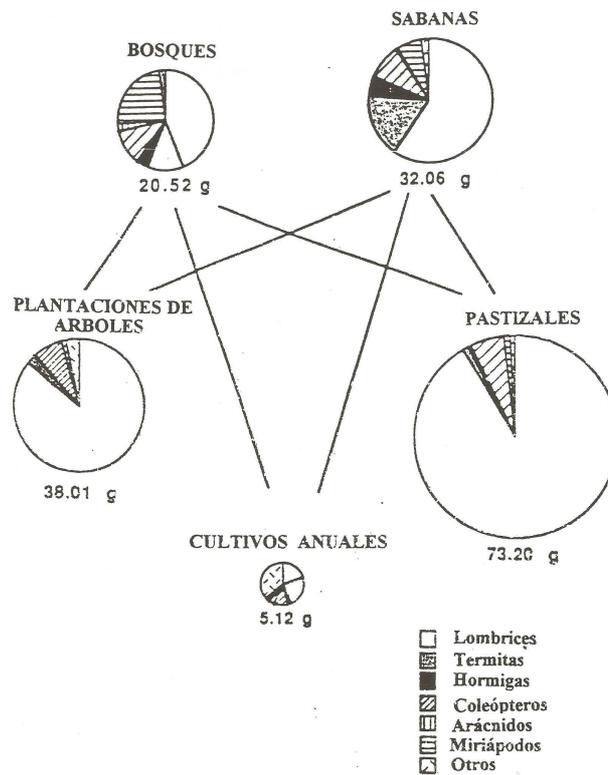


Figura 4. Composición de las comunidades de la macrofauna del suelo en sabanas tropicales, pastizales, plantaciones de árboles-barbechos y bosques. El área de los círculos es proporcional al tamaño total (Tomado de Lavelle y col, 1994).

Entre el grupo de los anélidos resalta una clase muy particular, los Oligochaeta, la cual se diferencia de las demás por no poseer podios y porque presentan pocas quetas y un clitelo en su estado adulto. Esos organismos comúnmente denominados lombrices pueden vivir en distintos hábitats (acuáticos y terrestres) y son comúnmente hermafroditas.

Hoy día se conocen aproximadamente 8000 especies de lombrices, estos individuos son animales omnívoros y pueden tener grandes efectos sobre las propiedades del suelo. Durante su proceso de alimentación muchas lombrices, especialmente las geófagas, ingieren ciertas cantidades del suelo mediante succión, el cual pueden mezclar o no con hojarasca y otras partículas del suelo (Lavelle, 1983b; Lee y Foster, 1991). Una vez ingerido, este material sufre modificaciones, inicialmente en la molleja (rompimiento) y posteriormente en el intestino. Durante el tránsito intestinal las propiedades físico-químicas y biológicas del suelo ingerido son modificadas. Finalmente las partículas ingeridas son excretadas como deyecciones (***coprolitos***), las cuales para ciertas especies particulares son depositadas en la superficie del suelo (***coprolitos epigeos***) y poseen ciertas formas características (Barois y col, 1999).

Mediante este proceso las lombrices contribuyen, de distintas maneras, a mejorar las propiedades del suelo y pueden contribuir a la fertilidad del mismo facilitando la disponibilidad o liberación de los nutrientes necesarios.

2.4.1. Categorías ecológicas de las lombrices de tierra

Las diferentes especies de lombrices de tierra tienen diferentes historias de vida, comportamientos y requerimientos ambientales ocupando diferentes nichos ecológicos. Ellas han sido formalmente clasificadas en tres categorías ecológicas principales (Tabla I), basadas en sus estrategias de alimentación y construcción de galerías (Lavelle, 1983b).

Lombrices epigéicas: viven y se alimentan de la hojarasca. Son completamente pigmentadas, son muy móviles y tienen una musculatura excavadora poco desarrollada, por lo que no cavan el suelo. Están sujetas a sequías ocasionales, temperaturas extremas y a los depredadores. A pesar de que tienen una alta mortalidad lo compensan con altas tasas reproductivas, ya que tienen un alimento de buena calidad (hojarasca), que les permiten un rápido crecimiento, por lo que su perfil demográfico es tipo “r”.

Lombrices anécicas: se alimentan de hojarasca, la cual mezclan con el suelo de los horizontes superiores, pero se refugian en túneles verticales semipermanentes que cavan dentro del suelo. Son pigmentadas en la parte anterior del cuerpo y suelen ser marrón oscuro, son grandes con fuerte musculatura anterior. Tienen un perfil demográfico tipo “k”. Aunque presentan un crecimiento lento poseen bajas tasas de mortalidad.

Lombrices endogéicas: viven dentro del suelo y se alimentan de materia orgánica, además de raíces vivas o muertas, tienen musculatura excavadora bien desarrollada. Su perfil varía de “r” a “k”. Pueden usar el recurso de varias maneras y se pueden agrupar como:

Polihúmicas: Se alimentan de suelo rico en materia orgánica (partículas en la rizósfera, interface suelo-hojarasca). Son pequeñas y selectivas.

Mesohúmicas: Son de tamaño medio y menos selectivas. Se alimentan de capas superficiales del suelo entre los 10-15cm.

Oligohúmicas: Son lombrices grandes de movimiento lento que viven en las profundidades del suelo en ambientes altamente estables con muy pocos recursos alimenticios.

Lavelle (1983a) encontró que en las sabanas (húmedas y secas) las especies dominantes eran principalmente endogéicas mesohúmicas y oligohúmicas (Figura 5).

Tabla I: Categorías ecológicas de las lombrices de tierra y adaptaciones asociadas (adaptado de Lavelle y col, 1989).

<i>Adaptaciones</i>	<i>Epigéicas</i>	<i>Anéicicas</i>	<i>Endogéicas</i>		
			Polihúmica	Mesohúmica	Oligohúmica
Pigmentación	completa	anterior	ninguna	ninguna	ninguna
Alimentación	hojarasca	suelo+hojarasca	suelo rico	suelo A1	suelo pobre
Tamaño	pequeño	grande	pequeño	mediano	grande
Tipo demográf.	r	K	r	r-k	K
Digestión	directa	rumen externo	rumen externo	mutualista	mutualista

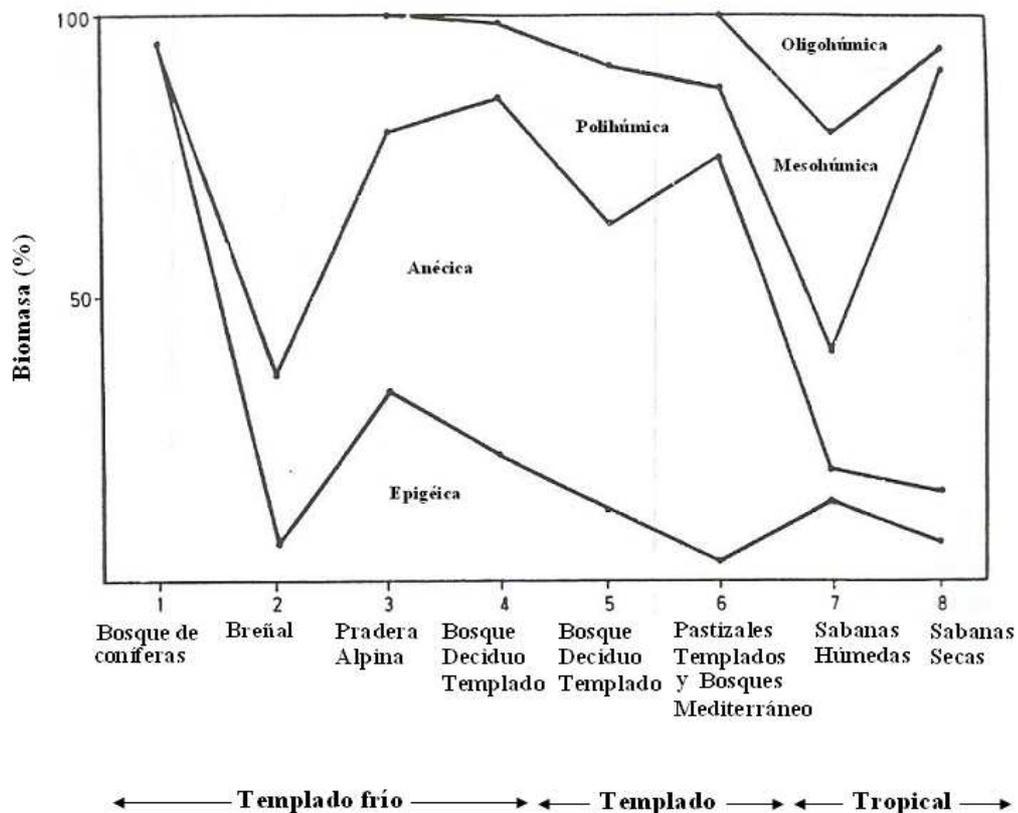


Figura 5: Forma de vida en relación a la secuencia latitudinal de vegetación (Tomado de Lavelle, 1983a).

2.4.2 Efectos de las lombrices de tierra en las sabanas.

Las actividades de la fauna del suelo afectan marcadamente la fertilidad en los ecosistemas naturales. La producción de coprolitos epigeos por un gran número de especies de lombrices de tierra mejora el drenaje y la aireación del suelo.

En sabanas tropicales las lombrices de tierra geófagas pueden llegar a ingerir grandes cantidades de suelo (Lavelle, 1975), el cual pasa a través del intestino de dichos individuos sufriendo cambios significativos. Las

cantidades de suelo que pasan a través del intestino de estas lombrices de tierra pueden llegar a alcanzar 1000 t/ha (Lavelle, 1983b).

Es conocido que el efecto combinado de las lombrices de tierra sobre la estructura del suelo, dinámica de la materia orgánica y liberación de nutrientes, estimula el crecimiento vegetal y la respuesta es proporcional a la biomasa de lombrices de tierra (Jiménez y col, 2001).

En este sentido el manejo de las comunidades de lombrices de tierra parece ser una posible vía para mantener o incrementar la fertilidad del suelo. Sin embargo, estos individuos son sensibles a los cambios de factores climáticos y edáficos, de tal manera que en ecosistemas naturales perturbados las comunidades se han visto afectadas.

Muchos organismos pueden modular directa e indirectamente la disponibilidad de recursos a otras especies, mediante el cambio en el estado físico de los materiales bióticos o abióticos, es por ello que Jones y col. (1994) los denominaron "Ingenieros del ecosistema".

La fauna del suelo puede ser considerada como un recurso natural con potencial para el manejo sostenible de sistemas agrícolas. Para alcanzar este objetivo necesitamos evaluar el efecto producido por especies ingenieras del ecosistema sobre las propiedades físicas, químicas y biológicas a diferentes escalas espacio temporales. Con este conocimiento se podrían desarrollar guías para el manejo de la actividad de la macrofauna en el suelo de diferentes agroecosistemas (Jiménez y col, 2001).

2.5. LA INFLUENCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES SOBRE LAS LOMBRICES DE TIERRA

2.5.1 Humedad del suelo

Esta es la más importante de todas las variables ambientales para las lombrices de tierra en los suelos tropicales, aunque depende, obviamente, de la cantidad de lluvia y del patrón de distribución estacional (Lavelle, 1983b). El agua constituye aproximadamente 80-85 % del peso corporal de las lombrices de tierra (Roots, 1955), de tal manera que la prevención de la pérdida de agua es el principal factor en la sobrevivencia de las lombrices. No obstante, ellas tienen la capacidad de sobrevivir en condiciones de humedad adversas mediante la migración a zonas más húmedas o mediante la estivación, el cual es un proceso en el que las lombrices vacían su intestino, se enrollan dentro de una pequeña cavidad del suelo tapizada de mucus y entran en inactividad.

Las lombrices de tierra carecen aparentemente de un mecanismo para mantener un contenido de agua interno constante, así que su contenido de agua está influenciado principalmente por el potencial de agua del suelo (Kretzschmar y Bruchou, 1991).

Lavelle (1983b) y Benckiser (1997) señalan que la actividad de las lombrices de tierra también depende de una disponibilidad adecuada de agua y aire en el suelo, pero no todas las especies tienen los mismos requerimientos de humedad, y dentro de una misma especie, los requerimientos de humedad para las poblaciones de lombrices de tierra de diferentes regiones pueden ser distintos, pudiéndose enfatizar además que ciertas especies peregrinas son

capaces de adaptarse a un intervalo amplio de condiciones de humedad (Edwards y Bohlen, 1996).

Abbadie y col. (2006) en estudios sobre pedofauna en la Estación de Lamto, África, señalan que la disponibilidad de agua en el suelo también es la principal restricción para estos organismos vivos y la misma presenta una alta variabilidad espacial y temporal.

La fecundidad de las lombrices de tierra está influenciada enormemente por la humedad. Sin embargo, en condiciones adversas los capullos pueden actuar como el principal estado de sobrevivencia durante la sequía para algunas especies de lombrices de tierra. A pesar de que la humedad del suelo es un parámetro crítico en ambientes tropicales, lo que ocurre con frecuencia es que ésta actúa sinérgicamente con la temperatura influenciando la actividad de las lombrices de tierra.

2.5.2. Temperatura del suelo

Bajo condiciones naturales la temperatura del suelo de las sabanas tropicales permanece relativamente estable a través del año. Sin embargo, cuando ocurre una perturbación, como la destrucción de la cobertura vegetal por tala o quema, las condiciones de temperatura son totalmente cambiadas y la capa superior del suelo puede calentarse más que la atmósfera que la rodea (Lavelle, 1983b).

La actividad, metabolismo, crecimiento, respiración y fecundidad de las lombrices de tierra son influenciadas enormemente por la temperatura

(Lavelle, 1983b; Edwards y Bohlen, 1996). Por lo tanto, la temperatura tiene un gran efecto en la composición de las comunidades de lombrices de tierra.

En las regiones frías la lenta descomposición de la hojarasca crea condiciones favorables para la proliferación de lombrices de categoría epigéicas, pero en el trópico, las altas temperatura aceleran la descomposición de las hojas debido al aumento de la actividad microbiana, esto condiciona la proliferación de lombrices de categoría endogéica (Lavelle, 1983a), no obstante, existen las demás categorías aunque en menor proporción.

En zonas cálidas, las lombrices de tierra son capaces de ingerir grandes cantidades de suelo (Lavelle, 1983a). Sin embargo, pequeñas variaciones térmicas pueden cambiar la tasa de ingestión de suelo de las lombrices de tierra y también afectar la actividad superficial de las mismas (Lavelle, 1983b).

Whalen y col. (2004) en condiciones de laboratorio en Canadá, encontraron que la producción de coprolitos de lombrices de tierra incrementó con la temperatura, alcanzando un máximo cuando la temperatura era óptima (20 °C), aunque en el trópico las especies de lombrices de tierra tienden a tener temperaturas óptimas más altas.

Cuando incrementa la temperatura del suelo las lombrices de tierra migran a partes más profundas del suelo donde las condiciones son mejores, pero a ese nivel del suelo la calidad nutricional es baja. En un estudio de laboratorio realizado en Carolina del Norte por Bennett y Reinschmidt (1965) para la especie *L. terrestris*. L., se observó que las horas más activas en la cual este

individuo tenía un mejor desplazamiento eran las siete de la mañana y las siete de la noche, esto podría indicar un posible efecto de la temperatura en la actividad diaria.

2.5.3. Efecto de la textura del suelo sobre las lombrices de tierra

La textura del suelo influye en las comunidades de lombrices de tierra directa e indirectamente (Benckiser, 1997). Generalmente, los suelos limosos de textura media presentan altas densidades poblacionales y alta biomasa de lombrices (Edwards y Lofty, 1977).

La textura del suelo puede influenciar las poblaciones de lombrices de tierra debido al efecto indirecto en otras propiedades del suelo tales como: la capacidad de campo, estado de nutrientes y capacidad e intercambio catiónico, los cuales tienen influencias importantes sobre las poblaciones de lombrices de tierra (Lavelle, 1983b; Edwards y Bohlen, 1996).

En la Figura 6 se muestra como varía la abundancia de poblaciones de lombrices de tierra en suelos con diferente textura. Se puede notar que las lombrices de tierra tienen preferencia por suelos con textura areno-arcillosa baja o leve, mientras que los suelos arcillosos y arenosos presentan mínima densidad de lombrices de tierra.

Determinados ambientes son desfavorables para las lombrices de tierra debido a la presencia de ciertas partículas minerales que pueden causarles daños cuando se encuentran en gran cantidad; por ejemplo, el cuarzo puede causar abrasión sobre la piel de las lombrices de tierra debido a la presencia de esquinas filosas. Adicionalmente la baja capacidad de almacenamiento de

agua de los suelos con abundante grava favorece negativamente a las lombrices de tierra (Benckiser, 1997).

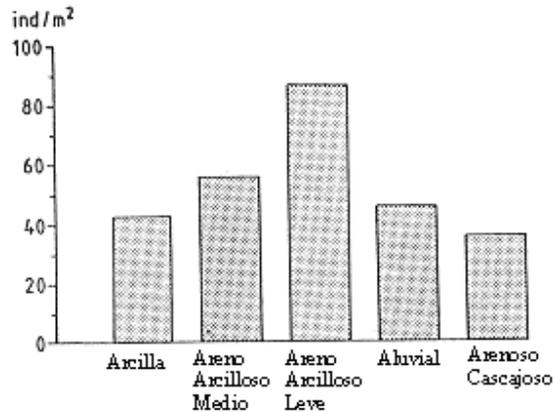


Figura 6: Abundancia de poblaciones de lombrices de tierra en suelos con diferente textura. (Benckiser 1997, después de Guild, 1948).

Aunque los suelos arcillosos no presentan alguna restricción mecánica a las lombrices de tierra, la abundancia de oligoquetos es más baja en estos suelos que en los suelos de textura media. Esto podría deberse al efecto negativo indirecto que tienen los suelos arcillosos en el mantenimiento de una capa vegetal abundante. Los suelos arcillosos no ofrecen apoyo mecánico para un crecimiento leñoso significativo y la carencia de suministro de materia orgánica limita un incremento en la abundancia y biomasa de lombrices de tierra.

Los suelos con textura media son, a diferencia de los demás, ideales para el desarrollo de las lombrices de tierra, ya que ofrecen una combinación óptima

de soporte mecánico y otras propiedades físicas que ayudan a mejorar la estructura y fertilidad del suelo.

2.6. NÚMERO Y BIOMASA DE LOMBRICES

La biomasa de las lombrices está relacionada con su tamaño. Para una especie en particular el tamaño es de gran importancia, ya que ofrece una idea del efecto que tiene esa especie particular en la estructura del suelo. Incluso en una misma especie hay individuos de distintas tallas (o etapas). Aquellas lombrices de mayor tamaño pueden ingerir partículas mayores que las especies de menor tamaño y de esta manera contribuyen en distintas magnitudes a la modificación de propiedades texturales del suelo (Lavelle, 1988).

En regiones tropicales húmedas, los bosques tienen frecuentemente poblaciones de lombrices de tierra limitadas cuya biomasa rara vez excede los 300 kg de masa fresca por hectárea y pueden alcanzar densidades de 120 ind/m² (Collins, 1980; Nemeth, 1981; Lavelle y Pashanasi, 1989). Las sabanas, sin embargo, tienen por lo general importantes poblaciones de lombrices de tierra con biomásas en un intervalo de 300-600 kg de masa fresca por hectárea (Lavelle, 1983b) y pueden llegar a alcanzar hasta 1,53 Mg en pastizales (Lavelle y Pashanasi, 1989). En las sabanas tropicales también se han reportado altas densidades de lombrices de tierra en comparación con los bosques tropicales, alcanzando valores de 91-400 ind/m² (Lavelle, 1978), aunque estas son bajas con respecto a las reportadas para pastizales mexicanos, 1000 ind/m² (Lavelle y col, 1981).

La abundancia y diversidad de especies de las comunidades de lombrices de tierra dependen de las condiciones climáticas, especialmente la frecuencia de períodos secos o fríos y la variación regional de la vegetación, la textura del suelo y el contenido de nutrientes (Lavelle, 1988). Tan pronto como la precipitación anual disminuye y llega la estación seca las comunidades de lombrices de tierra son reducidas.

2.7. COPROLITOS DE LOMBRICES DE TIERRA

Los coprolitos pueden ser depositados en la superficie del suelo o dentro de él. Los coprolitos superficiales tienen diferentes formas, tamaños, estructuras y composición y su papel y significancia para la estructura del suelo puede variar considerablemente (Lavelle, 1988).

La forma, el tamaño y la composición de los coprolitos son generalmente especie-específicos, de tal manera que en un sitio particular, la mayoría de los coprolitos pueden estar relacionados a una especie en particular. Generalmente pequeñas especies producen pequeños coprolitos, con estructuras más finas que las especies más grandes (Lavelle, 1988).

2.7.1 Características de los coprolitos

2.7.1.1. Forma: Hay formas frecuentes de coprolitos los cuales son típicos de las especies que los producen. Básicamente hay tres tipos: esferoidales o bolas sub-esféricas que abarcan desde 1-12 mm de diámetro; algunos parecidos a pastas, los cuales tienen formas compuestas irregulares; y apilamientos altos o columnas, con una variedad de formas (Lee y Foster,

1991; Barois y col, 1999). *Eutyphoeus waltoni*, una especie de la India tiene deposiciones que se asemejan a un tubo enrollado y la especie africana *E. eugeniae* produce deposiciones que tienen forma piramidal compuesta de suelo finamente dividido (Edwards y Bohlen, 1996).

2.7.1.2. Tamaño: En cuanto al tamaño se puede decir que hay gran variabilidad. Los coprolitos esferoidales comprenden tamaños que van de menos de 1 mm hasta alcanzar tamaños de más de 1 cm en diámetro y varían dependiendo de la especie que los producen (Lee y Foster, 1991). Los coprolitos de especies de lombrices comunes en praderas y tierras cultivables tienen diámetros que abarcan de 2-10 mm y la mayoría presentan solamente dos formas básicas, esféricos y en formas de hebras (Lee y Foster, 1991).

En el trópico, particularmente para las sabanas orientales de Colombia, Decaëns y col. (2001) han reportado coprolitos con tamaños que van desde 5-10 cm de base por 5-10 cm de alto para el género *Andiodrilus sp.* y de 3-8 cm de base por 1-10 cm de alto para *Martiodrilus carimaguensis*.

2.7.1.3. Densidad: Pocos estudios han reportado los valores de densidad de coprolitos de lombrices de tierra para los distintos ecosistemas y esto quizás se deba a la dificultad de encontrar estas estructuras intactas o sin daños.

En Colombia Jiménez y col. (1998b) contabilizaron la densidad de coprolitos frescos de la especie *Martiodrilus carimaguensis* en distintas condiciones

durante más de un año encontrando que la densidad de los mismos variaba notablemente dependiendo de la estacionalidad climática, y solo se encontraron coprolitos en época de lluvia. Estos autores encontraron que para dos sistemas, sabana natural y pasto mejorado, la densidad promedio mensual de coprolitos frescos difería marcadamente siendo 6,7 y 21,2 coprolitos frescos/m² respectivamente. Por otra parte en Lamto (África) los valores de densidad reportados no superan los 20 coprolitos/m² (Lavelle, 1983b)

2.7.1.4. Tiempo de vida: El tiempo de vida media de estas estructuras biogénicas puede variar desde dos meses hasta 11 meses, aunque en algunos casos los coprolitos secos pueden durar más de un año (Decaëns, 2000). La estabilidad de estos coprolitos podría estar relacionada a los hábitos alimentarios de las lombrices, debido a la diferencia en el consumo de compuestos orgánicos (carbohidratos, lignina) y dependerá de la disponibilidad de ciertos tipos de materia orgánica vegetal (Guggenberger y col, 1995)

El principal elemento que contribuye a la degradación de los coprolitos es la lluvia, sin embargo, Decaëns y col. (1999a) encontraron una alta densidad de macroinvertebrados (1660-5310 ind/m²) asociados a los coprolitos y posteriormente Decaëns (2000) notó que estos macroinvertebrados cavaban sobre ellos. El efecto mecánico que tienen estos macroinvertebrados en la degradación de los coprolitos es significativo y puede tener un rol importante en su tiempo de vida.

2.7.2. Dinámica de producción de coprolitos

El estudio de la dinámica de producción de coprolitos de lombrices de tierra nos da una idea del impacto que pueden tener las lombrices a una escala espacio-temporal. Conociendo los valores de composición química de los mismos y la producción en un determinado tiempo, se puede analizar en que magnitud las lombrices de tierra favorecen la liberación de elementos biogénicos en la superficie del suelo. Al mismo tiempo, la cantidad de coprolitos producidos es proporcional a la cantidad de espacio poroso creado en el suelo, lo que se traduce en una mejora en la densidad aparente del suelo y capacidad de retención de agua.

Darwin (1881) realizó uno de los primeros estudios de producción de coprolitos en pastizales ingleses, estimando una producción anual de 18,7-40,3 t/ha.a.

En el trópico se han reportado cantidades variables y a pesar de que en Sur América se ha estudiado muy poco la dinámica de producción de coprolitos, un estudio realizado por Jiménez y col. (1998b) en una sabana natural (Carimagua, Colombia) mostró que la producción anual se aproxima a 31,3 t/ha.a en dicha región.

2.8. BENEFICIOS DE LOS COPROLITOS

Muchos de los estudios realizados sobre los coprolitos de lombrices de tierra han estado dirigidos hacia el análisis químico, e indican que son ricos en Fósforo (López-Hernández y col, 1993; Guggenberger y col, 1996; Chapuis-Lardy y col, 1998; Jiménez y col, 2003) en Materia Orgánica (Guggenberger y

col, 1995; Decaëns y col, 1999a; Decaëns y col, 2001) y Nitrógeno (Rangel y col, 1999).

López-Hernández y col. (1993) en su trabajo señalan que el tránsito de fracciones de suelo a través del intestino de lombrices de tierra podría ser de gran importancia, ya que este proceso altera la capacidad de adsorción de fósforo en algunos suelos tropicales, indicando una mayor disponibilidad del elemento. Este mismo fenómeno podría afectar de igual manera a los demás nutrientes y alteraría en cierto modo el ciclaje de los mismos en el sistema.

Los coprolitos ofrecen también beneficios al estado físico del suelo favoreciendo una mejor agregación del suelo, ya que están constituidos por partículas que presentan mayor estabilidad y a largo plazo grandes cantidades de estas estructuras podrían tener un efecto notable en el proceso de formación del suelo y el mejoramiento en la capacidad de retención de agua.

Es importante resaltar el efecto que tienen estas estructuras biogénicas para la producción vegetal, ya que estas son las beneficiarias directas de la mayor disponibilidad de nutrientes y la mejora en la agregación del suelo, indicado por la presencia de lombrices de tierra.

2.9. ASPECTOS QUÍMICOS DE LA SABANA DE LA ESTACIÓN BIOLÓGICA DE LOS LLANOS

Los suelos de estas sabanas se caracterizan por presentar baja calidad nutricional para las plantas. La composición química refleja la carencia de

ciertos nutrientes como fósforo (P) y nitrógeno (N) disponibles para las plantas (Hernández-Valencia, 1996; Quintero, 2008).

Quintero (2008) realizó un estudio donde comparó la composición química de los suelos y coprolitos de lombrices de tierra en dos sistemas de sabana en La Estación Biológica de los Llanos, una sabana protegida de la quema y pastoreo (SP), y una sabana adyacente no protegida (SNP), Tabla II. Esta autora encontró que el porcentaje de carbono orgánico y el nitrógeno total eran mayores en los coprolitos que en el suelo, aunque también hubo diferencia entre las sabanas. Del mismo modo, el pH y las bases intercambiables se vieron incrementados en los coprolitos pero la cantidad de aluminio fue menor, Tabla III.

Guerere (1992) también reporta bajos valores de materia orgánica y nitrógeno total para estos suelos.

Esto indica que el papel que desempeñan las lombrices de tierra en la accesibilidad a los nutrientes es de gran importancia, sobre todo en la sabana no protegida donde los indicadores químicos reflejan un mayor empobrecimiento del suelo.

Tabla II: Contenido de carbono orgánico (%CO) y nitrógeno total (ppm N) en el suelo y coprolitos de Guárico para la SP Y la SNP (Tomado de Quintero, 2008).

Variable	Zona	Profundidad del suelo			Coprolito	
		0-10	10-20	20-30	Fresco	Envejecido
% CO	SP	0,99 (a,a) (±0,01)	0,77 (b,a) (±0,02)	0,55 (c,a) (±0,01)	1,33 (d) (±0,02)	1,143 (e,a) (±0,003)
	SNP	0,73 (a,b) (±0,06)	0,46 (b,b) (±0,03)	0,37 (c,b) (±0,03)		1,099 (d,b) (±0,009)
N Total (ppm)	SP	234,3 (a,a) (±23,7)	180,2 (b,a) (±7,9)	158,2 (b,a) (±17,9)	292,2 (c) (±14,5)	265,3 (d,a) (±28,5)
	SNP	185,8 (a,b) (±23,6)	113,1 (b,b) (±17,9)	109,6 (b,b) (±13,3)		338,5 (c,b) (±17,1)

Letras diferentes: diferencias significativas con un $P < 0,05$, letras iguales no existe diferencias

1 letra: diferencia entre tratamientos

2 letra: diferencia entre sistemas (SP), (SNP)

Tabla III: Valores de pH, bases intercambiables totales y aluminio intercambiable total en el suelo y coprolitos de Guárico para la SP Y la SNP (Tomado de Quintero, 2008)

Variable	Zona	Profundidad del suelo			Coprolito	
		0-10	10-20	20-30	Fresco	Envejecido
pH	SP	4,8 (a,a)	4,3 (b,a)	4,3 (b,a)	5,33 (c)	5,3 (c,a)
		(±0,2)	(±0,2)	(±0,1)	(±0,06)	(±0,1)
	SNP	4,1 (a,b)	4,2 (a,a)	4,19 (a,a)		5,2 (b,a)
		(±0,3)	(±0,1)	(±0,06)		(±0,1)
Bases (cmol/kg suelo)	SP	1,1 (a,a)			2,08 (b)	2,0 (b,a)
		(±0,2)			(±0,03)	(±0,2)
	SNP	1,9 (a,b)				2,64 (b,b)
		(±0,2)				(±0,06)
Aluminio (cmol/kg suelo)	SP	0,07 (a,a)			0,067 (b)	0,055 (b,a)
		(±0,01)			(±0,001)	(±0,009)
	SNP	0,06 (a,b)				0,055 (a,a)
		(±0,09)				(±0,008)

Letras diferentes: diferencias significativas con un $P < 0,05$, letras iguales no existe diferencias

1 letra: diferencia entre tratamientos

2 letra: diferencia entre sistemas (SP), (SNP)

3. ANTECEDENTES SOBRE ESTUDIOS DE LOMBRICES DE TIERRA Y PRODUCCIÓN DE COPROLITOS

Nemeth (1981). Estudió las poblaciones de lombrices de tierra en un ecosistema de bosque tropical en la estación de San Carlos de Río Negro, Amazonas. Esta autora estableció los factores más importantes que afectaron la distribución de las especies de lombrices de tierra, resaltando el gran interés de la intensidad e incidencia de las lluvias. También encontró que la abundancia y biomasa de las lombrices de tierra estaban relacionadas con la cantidad de hojarasca en el suelo.

Decaëns y colaboradores (1994). Estudiaron el impacto de las prácticas de manejo en diferentes pastizales sobre la macrofauna del suelo en los llanos orientales de Colombia. Entre los sistemas estudiados por estos investigadores se encontraban dos tipos de sabanas (Protegida y no protegida del fuego y pastoreo), diferentes pastizales y distintos cultivos. Estos autores encontraron diferencias en la composición de la macrofauna para los distintos sistemas, siendo las lombrices de tierra y termitas el grupo más dominante en las sabanas. La sabana protegida presentó mayor densidad y biomasa en la composición de la macrofauna que la sabana no protegida durante los seis meses posteriores a la quema.

Jiménez y colaboradores (1998a). Estudiaron la dinámica poblacional y estrategias adaptativas de *Martiodrilus carimaguensis*, la cual es una especie nativa de las sabanas colombianas, encontrando que la distribución en el perfil del suelo varió de acuerdo a las épocas de muestreo. Durante los meses de sequía las lombrices de tierra migraron a la parte más profunda del suelo, mientras que en los meses donde hubo lluvia permanecieron en las capas superficiales del suelo. Estos autores encontraron adicionalmente una variabilidad estacional en la producción de capullos y heces (coprolitos) siendo estos mayores en época de lluvia.

Jiménez y colaboradores (1998b). Evaluaron el efecto que tenía la transformación de sabanas naturales en pastos mejorados sobre la estructura y abundancia de comunidades de lombrices de tierra en Carimagua, Colombia. Estos autores estudiaron la dinámica de las comunidades de lombrices de tierra durante 18 meses, encontrando una gran diferencia entre la biomasa de lombrices de tierra para ambos sistemas. El sistema de pastos mejorados presentó mayor biomasa de lombrices de tierra que la sabana natural y aunque la densidad no fue tan variable, el pastizal presentó un pequeño aumento en la densidad de lombrices de tierra. La mayor actividad de lombrices de tierra se encontró en épocas de lluvias al igual que la abundancia y biomasa de las mismas.

Araujo y López-Hernández. (1999). Realizaron una inspección de las comunidades de lombrices de tierra en una sabana natural (SN) y un sistema

agroforestal suplementado durante más de treinta años con fertilizantes orgánicos en bajas dosis (AFS) cerca de Puerto Ayacucho en el Estado Amazonas, Venezuela. Estos autores encontraron que el manejo de la sabana modificó las poblaciones de lombrices de tierra en AFS así como las condiciones físicas, químicas y biológicas. El AFS presentó una mejora en los valores de densidad aparente, humedad, textura, pH, materia orgánica, nitrógeno y fósforo total encontrando además una mayor densidad y biomasa de lombrices de tierra asociada.

Jiménez y Decaëns (2000). Realizaron un estudio sobre la distribución vertical dentro de los suelos de sabanas en los llanos de Colombia, encontrando que la distribución para distintas especies (*Andiodrilus* n.sp., *Adiorrhinus* n.sp., *Aymara* n.sp., *Glossodrilus* n.sp., *Martiodrilus carimaguensis* y *Ocnerodrilidae* n. sp.) era diferente. Estos autores reportaron un aumento de la humedad con la profundidad. *Andiodrilus* n.sp., *Adiorrhinus* n.sp, *Aymara* n.sp. y *Glossodrilus* n.sp., tuvieron preferencia por las primeras capas, mientras que *Martiodrilus carimaguensis* y *Ocnerodrilidae* n. sp. estaban distribuidas casi equitativamente en las diferentes capas.

Decaëns y colaboradores (2001). Estudiaron las propiedades de las estructuras creadas por ingenieros del ecosistema sobre la superficie del suelo de una sabana Colombiana. Encontraron que los coprolitos de *Martiodrilus carimaguensis* y *Adiorrhinus* n.sp., estaban compuestos de agregados y presentaban grandes concentraciones de carbono. Las

estructuras biogénicas de *Martiodrilus carimaguensis* fueron grandes, llegando a medir varios centímetros de alto, sin embargo para *Adiorrhinus* n.sp. fueron pequeñas, menos de 1cm.

Whalen y colaboradores (2004). Realizaron un estudio de laboratorio bajo condiciones controladas donde cuantificaron la producción de coprolitos epígeos y subterráneos de lombrices de tierra en Canadá. Estos autores variaron la temperatura desde 5 a 20 °C encontrando que la actividad de los individuos incrementó llegando a producir más coprolitos epígeos a mayores temperaturas.

Perreault y colaboradores (2007). Realizaron un estudio para evaluar la variación espacio temporal en la producción de coprolitos epígeos de una especie anécica (*Lumbricus terrestris*) y una especie endogéica (*Aporrectodea caliginosa*), en un agro-ecosistema templado de soja en Québec, Canadá. Los coprolitos se midieron semanalmente por catorce semanas encontrándose baja producción las primeras seis semanas. La mayoría de los coprolitos epígeos fueron depositados cerca de la línea de siembra de la soja indicando que la distribución espacial estuvo más fuertemente afectada por la presencia de plantas que por otro factor.

Thomas y colaboradores (2008). Realizaron un análisis comparativo de características físicas de coprolitos de *A. pachoensis* en bosques y pastizales al sur-este de Amazonas, Brasil, registrando adicionalmente la densidad y

patrones de distribución espacial. Los coprolitos fueron muestreados durante dos meses encontrando que los mismos no presentaron diferencias en las deposiciones en cuanto a ausencia y presencia de hierbas o hojarasca, pero si hubo variación espacial a pequeña y gran escala en cuanto a la deposición. Adicionalmente se reportó similitud en cuanto a las características físicas para los diferentes ecosistemas.

4. HIPÓTESIS

- Si la humedad es la variable principal que modula la actividad de las lombrices de tierra en el suelo de las sabanas tropicales, entonces, la presencia de una marcada estacionalidad climática afectará la dinámica de producción de coprolitos epigeos y la distribución vertical de las lombrices de tierra, como consecuencia de los cambios en la inactividad de las lombrices de tierra en distintas estaciones (seca, húmeda).
- Considerando que las quemas recurrentes afectan la estructura del suelo en las capas superiores, se esperaría que la distribución vertical de abundancia y/o biomasa de lombrices de tierra en las distintas profundidades del suelo se vea afectada por lo menos en la época de sequía, periodo en el cual se presentan las quemas.

5. OBJETIVOS

5.1. Generales:

- Comparar la dinámica de producción Espacio-Temporal de coprolitos de lombrices de tierra entre una sabana protegida, dentro de la Estación Biológica de los Llanos, y una sabana no protegida, aledaña.
- Comparar la dinámica Espacio-Temporal de abundancia y biomasa de lombrices de tierra en una sabana protegida, dentro de la Estación Biológica de los Llanos, y una sabana no protegida, aledaña.

5.2. Específicos:

- Evaluar las propiedades físicas del suelo en las que se encuentran las lombrices bajo estudio.
- Determinar el patrón de distribución vertical de la abundancia y biomasa de las lombrices de tierra bajo estudio.
- Clasificar las lombrices en categorías ecológicas de acuerdo a su distribución en el perfil del suelo, tamaño y pigmentación.
- Relacionar las posibles variaciones en el patrón de distribución vertical de la abundancia y biomasa de las lombrices de tierra bajo estudio con los parámetros físicos del suelo presente en los sitios de estudio.

6. AREA DE ESTUDIO

6.1. Ubicación

La Estación Biológica de los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales esta situada aproximadamente a 12 km al sureste de la ciudad de Calabozo (8°56'N, 67°25'O), estado Guárico. Comprende un área de aproximadamente 250 ha y una característica fundamental es que la estación ha sido protegida del fuego y pastoreo desde 1961. (Figura 7)

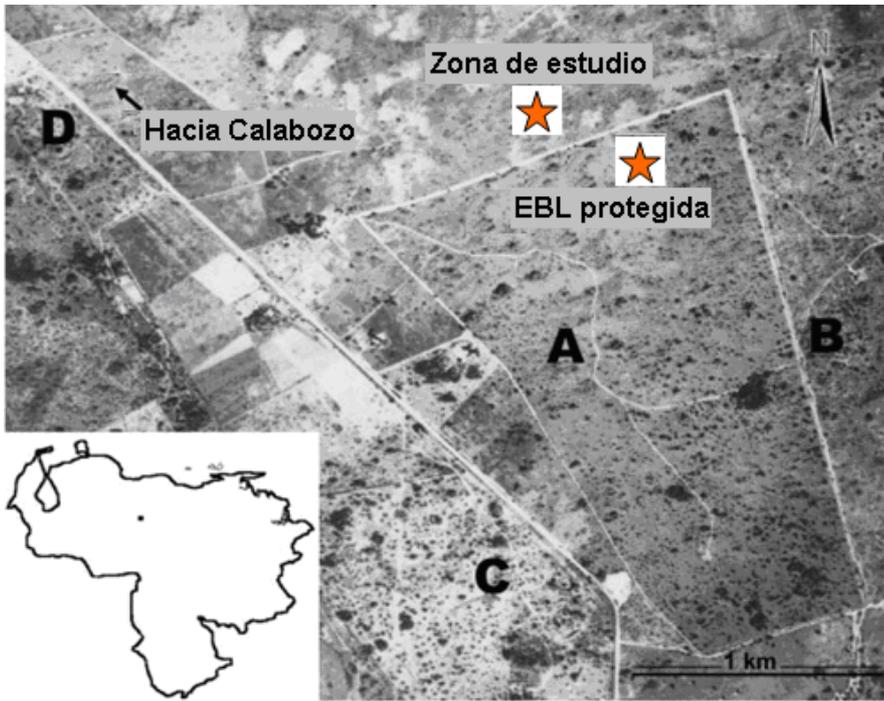


Figura 7: Localización de la Estación Biológica de los Llanos en Venezuela (EBL) y la posición de cuatro parcelas adyacentes. A) EBL protegida contra el fuego y pastoreo. B) cultivo agrícola fertilizado “La madera”, ganadería intensiva, quemas anuales. C) rancho “Los aceititos” ganadería intensiva quemas anuales. D) cultivo “Mi llanura” no pastoreado y baja frecuencia de quema (Modificado de Silva y col, 2001).

6.2. Clima

El clima presenta una marcada estacionalidad con un período seco de diciembre a abril y un período lluvioso de mayo a noviembre (Walter y Medina, 1971). La precipitación total anual varía desde 779 mm hasta 1839 mm (Figura 8) y la temperatura promedio anual fluctúa entre 24-29 °C (Figura 9), según los registros desde 1969-2008. El promedio anual de temperatura según los registros de los últimos 9 años, 1999-2008, es 26,7 °C. (Figura 10).

6.3. Suelo

El suelo está caracterizado por la presencia de una coraza laterítica cercana a la superficie que modula la distribución de la vegetación (San José y Fariñas, 1983). Los minerales más frecuentes son del tipo caolinítico, pudiéndose encontrar también, pero con menos frecuencia, cuarzo y goethita en la fracción de arcillas (García-Miragaya y Cáceres, 1990). Los suelos han sido identificados como haplustox, planos, bien drenados, moderadamente ácidos, con baja capacidad de intercambio catiónico, bajo porcentaje de saturación de bases y bajo contenido de materia orgánica (Hernández-Valencia, 1996). La textura está entre franco-arenoso y areno-arcilloso.

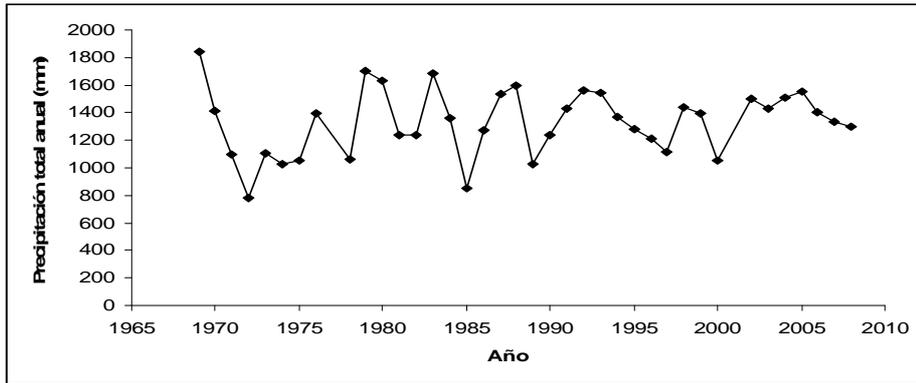


Figura 8: Variación de la precipitación total anual durante más de treinta años. Datos suministrados por **Minamb**, Guárico.

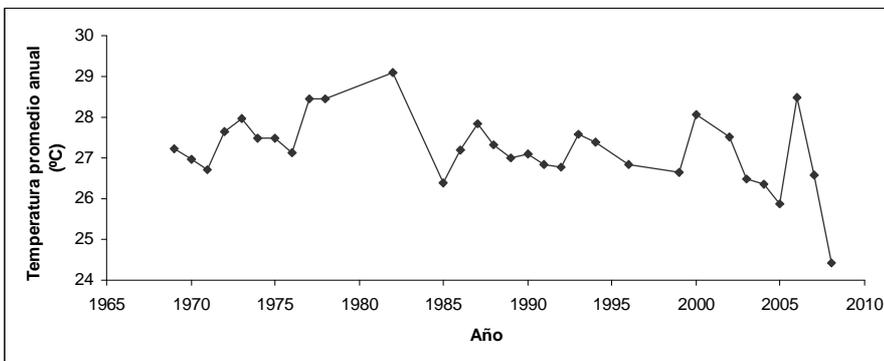


Figura 9: Variación de la temperatura promedio anual durante más de treinta años. Datos suministrados por **Minamb**, Guárico.

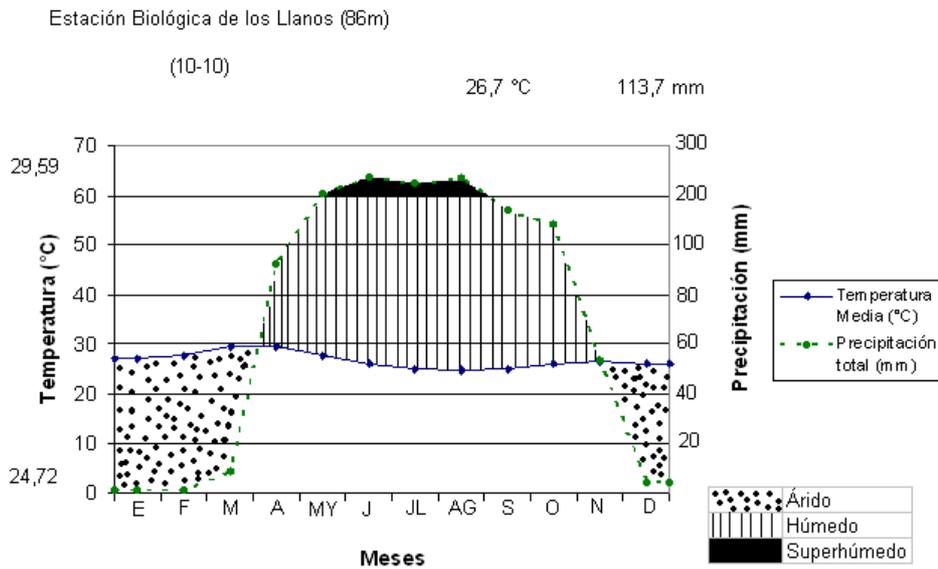


Figura 10: Climadiagrama de Gausen para la Estación Biológica de Los Llanos (1999-2008). Datos suministrados por **Minamb**, Guárico.

6.4. Geología y geomorfología

La Estación Biológica de los Llanos se encuentra en la mesa de Calabozo. Se encuentra aproximadamente a 75 msnm. Los sedimentos superficiales de esta área pertenecen a la Formación Mesa (Royo y Gómez, 1956), de edad no establecida con precisión, pero probablemente de finales del Plioceno a principios del Pleistoceno. Esta formación está constituida por sedimentos fluviales de diferente granulometría, desde cantos rodados hasta arcillas, aunque predominan las arenas los cantos rodados son silicios y tanto ellos como los elementos más finos se encuentran sueltos o cementados por óxidos férricos formando una neoroca relativamente dura.

6.5. Vegetación

La vegetación descrita por Blydenstein (1962) consiste de un pastizal interrumpido por agrupaciones de árboles denominadas localmente "matas". Ramia (1967) la clasificó como una sabana de *Trachypogon* arbolada. Luego de 25 años de protección, del fuego y pastoreo, la sabana de la Estación Biológica de Los Llanos cambió de una sabana abierta a una sabana arbustiva (San José y Fariñas, 1983 y 1991). Más recientemente la estructura de la vegetación está representada por al menos cuatro tipos de vegetación: bosque, ecotono, sabana y áreas alteradas (Ramírez, 2003). Entre las especies de gramíneas comúnmente encontradas en la sabana están: *Hyparrhenia rufa*, *Trachypogon* ssp. y *Axonopus canescens*.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Muestreo de coprolitos

El muestreo de coprolitos se realizó en dos temporadas para cubrir la estación de sequía y lluvia. Para la época de sequía se realizó un muestreo (abril), mientras que para la época de lluvia se realizaron dos muestreos (julio y agosto).

La toma de muestra se realizó según el diseño propuesto por Jiménez y col. (1998b) agregando algunas modificaciones. Para llevar a cabo el muestreo, se eligieron dos sistemas, una Sabana protegida del fuego, pastoreo y/o cultivos (SP) ubicada en la Estación Biológica de los Llanos y una Sabana natural no protegida (SNP), la cual ha estado sometida a quemas, pastoreo y siembras ocasionales. Este último sistema está ubicado en el Fundo La Matica aledaño a la Estación Biológica de los Llanos.

Para ambos sistemas se tomó una parcela de 90x90 m y se dividió en cuadratas regulares de 10x10 m obteniendo un número total de 81 unidades muestrales. De cada Parcela se tomaron, al azar, 5 muestras de 1 m² centradas en las unidades muestrales (Figura 11).

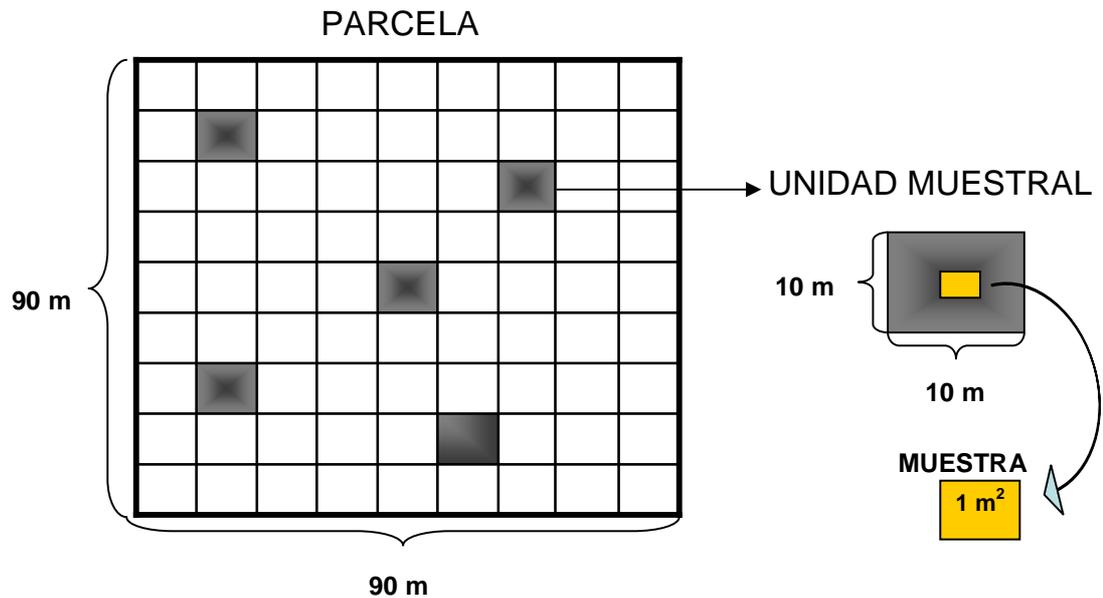


Figura 11: Esquema para la toma de muestra de coprolitos. Se tomaron 5 muestras al azar.

La producción de coprolitos epigeos se determinó observando su aparición durante un periodo que varió dependiendo de la estación. Para la época seca el tiempo fue de 24 días, pero para los muestreos en invierno el tiempo fue de 7 días, aunque se tomaron muestreos adicionales (1 día y 21 días) para hacer más representativa la colección.

Previo a la colección de los coprolitos se realizó una remoción total de los coprolitos epigeos existentes en la unidad muestral y posteriormente se observó la producción en cada unidad muestral seleccionada, se colectaron las estructuras despegándolas con cuidado al ras del suelo con una espátula. El conteo de dichas estructuras se realizó en el campo.

Una vez obtenidos los coprolitos fueron llevados al laboratorio donde se secaron en la estufa a 105 °C por 2 días, se pesaron y midieron con la

finalidad de determinar su masa y caracterizar las variedades de tamaño y forma. Adicionalmente se determinó el color de manera cualitativa y se escogieron diversas muestras enteras para clasificar el color de la estructura seca con la tabla de Munsell.

Se realizó la estimación de producción de coprolitos anual tomando en cuenta los valores de producción de coprolitos en los diferentes meses y sacando el promedio total, obteniéndose así la expresión:

$$\bar{Y} = \left[\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \bar{X}_i \right] \cdot 365 \text{ (día/a)}$$

Donde:

\bar{Y} : Producción total anual estimada de coprolitos epigeos de lombrices de tierra (t/ha.a).

\bar{X} : Producción promedio diaria estimada de coprolitos en cada mes (t/ha.día).

n = número de muestras (1, 2, 3).

Para poder realizar comparaciones con diversos autores fue necesario expresar la densidad de coprolitos haciendo extrapolación para un periodo de un mes (n/m^2).

7.2. Muestreo de lombrices

La toma de muestra se realizó de 6:00 a.m. a 9:00 a.m., ya que estas son las horas más frescas del día.

Para analizar el patrón de variación vertical de la abundancia y biomasa de lombrices se usó una combinación del método de extracción manual (Anderson e Ingram, 1989) y el método de flotabilidad para extracción de capullos siguiendo el siguiente procedimiento:

Una vez seleccionadas las unidades muestrales, y luego de la recolección de los coprolitos epigeos, se procedió a tomar las muestras de suelo para analizarlas en busca de lombrices. Para ello se eligieron zonas adyacentes a la unidad delimitada para la toma de coprolitos, pero no tan cercanas para no crear perturbación. La condición fue que estuviesen enmarcadas dentro de la unidad muestral en todo momento. El área de extracción fue delimitada con un marco de acero de 25 cm x 25 cm. Este tamaño del marco, a pesar de ser pequeño, es adecuado para minimizar el esfuerzo de trabajo en las épocas de sequías en esta región, además se pudo recuperar un número considerable de lombrices por unidad de área.

Para facilitar la extracción de las muestras de suelo hasta una profundidad de 30 cm, se cavó una fosa de aproximadamente 30 cm x 20 cm de área superficial y 50cm de profundidad a un lado del área delimitada. Una vez obtenida esta especie de trinchera se procedió a extraer las muestras de suelo hasta una profundidad de 30 cm enterrando el marco de acero con dimensiones 25 cm x 25 cm x 10 cm. De esta manera se pudieron obtener

tres estratos de 10 cm. Cada estrato fue colocado en bolsas plásticas para su posterior análisis manual en busca de lombrices.

Luego de la extracción manual se analizó la muestra de suelo en busca de capullos empleando para ello la técnica de lavado y observando la presencia o no de capullos por el método de flotabilidad. En caso de estar presentes, se emplearía un colador para su extracción y contaje. En el mes de agosto no se pudo muestrear capullos por falta de agua en la Estación Biológica de Los Llanos.

7.3. Procesamiento del material biológico

Una vez obtenidas las lombrices, fueron sometidas a un proceso de relajación necesario para facilitar su procesamiento en el laboratorio. En este caso se empleó una combinación gradual de cerveza con agua y se fue aumentando la concentración hasta observar que los individuos permanecían totalmente estirados. Se dejaron allí por aproximadamente una hora y luego se procedió a la fijación. La primera solución fijadora empleada fue formol al 10% para deshidratar y tonificar a los individuos. En el laboratorio los individuos se separaron en adultos y juveniles. Luego se contaron y pesaron (peso en formol) para determinar su densidad y biomasa. Una vez obtenidas estas mediciones (aproximadamente 2 días), los individuos se conservaron en alcohol etílico al 70%.

Con estos resultados se analizó la composición de edades. También se clasificaron las lombrices de tierra en categorías ecológicas (epigéicas,

anécicas y endogéicas) de acuerdo a su pigmentación, tamaño y ubicación en el perfil del suelo.

En el laboratorio se identificaron las lombrices a nivel de familias contando con la ayuda de Carlos Drachemberg (Comunicación personal).

7.4. Muestreo de suelo

Se tomó una muestra de suelo para cada estrato de profundidad en las diferentes unidades muestrales y se almacenó en bolsas para su posterior análisis físico en el laboratorio.

7.5. Análisis físico del suelo

7.5.1 Temperatura

Es una propiedad básica que tiene un papel muy importante en la formación y meteorización de los suelos, descomposición de la materia orgánica, reacciones químicas, actividad de los microorganismos y crecimiento de las plantas.

Para la determinación de la temperatura del suelo suelen usarse geotermómetros.

En este estudio la determinación de la temperatura se realizó a distintas profundidades: capas 0-10, 10-20 y 20-30 cm, en el momento de la colección de las lombrices de tierra. Para ello se introdujeron los geotermómetros de forma perpendicular al estrato de suelo muestreado. La temperatura se reportó en ° C.

7.5.2. Humedad

La humedad del suelo nos da una idea de la relación existente entre la cantidad de agua por volumen de tierra que hay en un terreno.

El porcentaje de humedad se determinó por el *Método gravimétrico* a 105 °C (Casanova, 2005), calculando el contenido de agua del suelo según la siguiente expresión:

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

7.5.3. Densidad aparente

La densidad aparente es un índice estructural que da una idea de la agregación o estructura de un suelo. Este parámetro físico tiene una gran importancia en el movimiento de aire y agua, así como también, la penetración de las raíces en los suelos (Casanova, 2005).

La densidad aparente (D_a) de un suelo se refiere al peso por unidad de volumen de ese suelo seco en el horno, tomando en cuenta el espacio poroso. Un método común y sencillo para determinar la D_a se denomina *Método de hoyo en el campo* o *Excavación*. Otro método muy conocido para la determinación de D_a es el *Método del cilindro (uhland)*, para ello se toma una fracción de suelo en campo conservando su estructura en lo posible. Conociendo las dimensiones del cilindro se puede determinar el volumen de la fracción de suelo tomada. Una vez obtenida esta determinación se puede calcular el peso seco y expresar la densidad en sus unidades respectivas.

En este estudio se empleó el método del hoyo en el campo para la determinación de D_a , el cual es recomendado por Anderson e Ingram (1989)

debido a que estos suelos presentan cantidades considerables de rocas. Las determinaciones de D_a se realizaron en las regiones próximas al monolito y dentro de cada unidad muestral seleccionada.

Cabe destacar que se realizó solo para los primeros 10 cm de profundidad, debido a la dureza del suelo en la época de sequía. La D_a se estimó estableciendo la relación entre el peso seco de una cantidad de suelo extraída en un hoyo en los primeros 10 cm de profundidad y el volumen de agua que ocupaba el suelo desalojado. Se expresó la D_a en g/cm^3 para así poder realizar comparaciones con otros resultados obtenidos.

7.5.4. Textura

La textura de un suelo se refiere a la proporción relativa de arena, limo y arcilla expresados como porcentajes en peso. Esta es una característica permanente de los suelos y puede tener grandes influencias en distintas propiedades como: capacidad de retención de agua, permeabilidad, compactación, nutrimentos y macroporosidad (Casanova, 2005).

Para estimar las proporciones de arena, limo y arcilla del suelo, en cada una de las unidades muestrales, se usó el método del hidrómetro (Bouyoucos, 1962) (Citado en Casanova, 2005). Este método relaciona la cantidad de partículas de distintos tamaños en suspensión con la densidad de la misma.

7.5.5. Capacidad de campo

La capacidad de campo nos da una idea de la cantidad de agua que puede almacenar el suelo. En este estudio se determinó la capacidad de campo por

el método de Anderson e Ingram (1989) para los primeros 10 cm de profundidad. Para ello se eligieron dos sitios adyacentes a dos unidades muestrales mas o menos centrados en la parcela y se tomaron tres replicas para cada sitio obteniéndose un total de seis muestras.

8. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se realizó un análisis de varianzas para determinar las posibles diferencias significativas en cuanto a la tasa de producción de coprolitos, densidad, biomasa de lombrices de tierra y parámetros físicos registrados en ambos sistemas (SP y SNP), así como también, para distintas profundidades y época de muestreo. Adicionalmente, se realizó una prueba de comparación de medias a posteriori (Tukey HSD) para identificar los factores que aportaron las variaciones. Para analizar la posible relación entre los parámetros físicos del suelo estimados y la densidad y biomasa de lombrices se realizó una prueba de correlación de Pearson (r), considerando los valores disponibles para tres estratos.

Los análisis fueron realizados con el paquete estadístico SPSS versión 13.0.

9. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

9.1. TEXTURA

La mayoría de las muestras de suelos correspondientes a la SP y SNP presentaron textura Franco-Arenoso (FA), pudiéndose observar también, pero con menos frecuencia en la capa 0-10 cm de la SNP, textura Arenofrancosa (AF), Tabla IV. La composición granulométrica (arena, arcilla y limo) no presentó variación significativa entre los distintos sistemas (SP y SNP), sin embargo, la SNP presentó variaciones en los valores de porcentaje de arena, arcilla y limo con la profundidad ($p < 0,05$). Esto indica que por lo menos para el sistema SNP las diferencias en otras características físicas del suelo pudieran ser resultado de las características texturales.

Se pudo observar que hay un ligero incremento del contenido de partículas finas, como arcilla y limo, a mayor profundidad para la SNP ($p < 0,05$).

La clase textural predominante (FA) es similar a la reportada por Hernández-Valencia (1996) y la clase textural (AF) diferente encontrada en la capa 0-10 cm de la SNP, comparada con las reportadas por este autor, pudiera estar relacionada con el tipo de manejo de este sistema en los últimos 13 años.

Es posible que el gran contenido de partículas gruesas (arena) en el suelo de ambas sabanas (SP y SNP) los hagan susceptibles a la sequía, ya que la principal entrada de agua proveniente de las lluvias se infiltra hacia los horizontes inferiores y pudiera influenciar la distribución de la macrofauna en los diferentes perfiles.

Tabla IV: Clase textural y Porcentaje promedio de tamaños de partículas en el suelo y desviación estándar para la SP y la SNP.

Profundidad (cm)	%Partículas (n=5)							
	SP			Textura	SNP			Textura
	%ARENA	%ARCILLA	%LIMO	SP	%ARENA	%ARCILLA	%LIMO	SNP
0-10	76,6	12,1	11,3	FA	79,6	8,9	11,5	AF
	(4,96)	(4,61)	(6,43)		(2,24)	(1,66)	(0,61)	
	a, D	a, D	a, D		a, D	a, D	a, D	
10-20	71,7	14,6	13,8	FA	74,5	13,6	11,9	FA
	(4,70)	(3,73)	(2,61)		(3,35)	(2,25)	(1,24)	
	a, D	a, D	a, D		b, D	b, D	a, D	
20-30	72,4	14,6	13,0	FA	71,6	15,0	13,4	FA
	(5,23)	(3,36)	(3,18)		(4,00)	(3,26)	(0,96)	
	a, D	a, D	a, D		b, D	b, D	b, D	

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Letras minúsculas: Diferencia entre las profundidades.

Letras mayúsculas: Diferencia entre los sistemas (SP y SNP).

FA: Franco-Arenoso

AF: Areno-Francoso

9.2. TEMPERATURA

En la Tabla V se muestran los valores de temperatura promedio de la SP y SNP para diferentes profundidades en diferentes meses de muestreo. Las mayores variaciones de temperatura se presentaron en la época de lluvia encontrándose valores desde los 24,5 hasta 28 °C. Los mayores valores de temperatura fueron encontrados en la época de sequía (30,3 y 30,4 °C) a profundidades de 20-30 cm

Durante la época de sequía no se observó variación de la temperatura promedio entre los diferentes sistemas ($p < 0,05$). Sin embargo, se pudo observar que para una misma localidad la temperatura varió entre las diferentes profundidades, siendo mayor en la zona más profunda ($p < 0,05$).

En la época de lluvia (julio y agosto) las condiciones cambiaron permitiendo observar una diferencia entre los valores promedios de temperatura para los distintos sistemas ($p < 0,05$), siendo mayor en la SNP (27-28 °C) que en la SP (25,3-26,3 °C) durante el mes de julio, pero esta condición se invirtió en el mes de agosto, siendo de esta manera la SP la que presentó un mayor valor de temperatura promedio (25,8-26,5 °C) comparada con la SNP (24,5-25,1 °C).

Para esta misma época de lluvia se encontró una tendencia de aumento de la temperatura promedio con la profundidad ($p < 0,05$), excepto para el mes de agosto en la SP donde no se observó diferencia en los cambios de temperatura entre los diferentes niveles de profundidad.

Tabla V: Temperatura promedio (°C) y desviación estándar para diferentes profundidades y en diferentes meses de muestreo para la SP y la SNP.

Mes	Profundidad (cm)	Temperatura (°C) (n=5)	
		SP	SNP
Abril	0-10	29,2 (±0,57) a, D ●	29,4 (±0,42) a, D ●
	10-20	29,3 (±0,67) a, D ●	29,4 (±0,55) a, D ●
	20-30	30,3 (±1,48) b, D ●	30,4 (±0,55) b, D ●
Julio	0-10	25,30 (±0,27) a, D ▲	27,00 (±0,35) a, F ▲
	10-20	25,90 (±0,22) b, D ▲	27,60 (±0,55) ab, F ▲
	20-30	26,30 (±0,27) b, D ▲	28,00 (±0,35) b, F ▲
Agosto	0-10	25,90 (±0,65) a, D ▲	24,54 (±0,35) a, F ■
	10-20	25,80 (±0,57) a, D ▲	24,50 (±0,50) a, F ■
	20-30	26,50 (±0,27) a, D ▲	25,10 (±0,22) b, F ■

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Letras minúsculas: Diferencia entre profundidades.

Letras mayúsculas: Diferencias entre sistemas (SP y SNP).

Símbolos (● ▲ ■) diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los distintos meses de muestreo para una misma profundidad y para un mismo sistema.

En el transcurso de los muestreos se observó que la temperatura promedio de la SNP disminuyó con una tendencia que se mantenía entre las distintas profundidades ($p < 0,05$), mientras que para la SP se puede decir que sólo hubo diferencias comparables entre diferentes estaciones (sequía y lluvia). En la época de lluvia la SP no presentó cambios considerables en los valores de temperatura promedio ($p < 0,05$).

El factor que pudiera estar relacionado directamente con la variabilidad de estos valores de temperatura promedio es la radiación, que no incide de igual manera en los diferentes sistemas. Sin embargo, hay que considerar el efecto que pudiera tener la cobertura vegetal en la época de lluvia, la cual pudiera crear diferencias microclimáticas en los distintos sistemas.

La observación de temperaturas menores en la SNP en el periodo de máximas lluvias quizás se deba a que las mediciones se realizaron en tiempos diferentes y las primeras determinaciones se hicieron en la SNP a las horas más temprano en la mañana.

Los resultados encontrados en este estudio para los valores de temperatura promedio del suelo, a las diferentes profundidades, indican que los sistemas biológicos en este entorno, particularmente las plantas y los invertebrados del suelo, pudieran tener un óptimo real en sus actividades metabólicas inferior a los que presentan los individuos homeotermos, por lo que es importante enfatizar la inconveniencia del uso de protocolos de actividad enzimática en suelos empleando temperaturas de incubación de 37°C y mucho menos en zonas templadas, donde las temperaturas máximas en gran parte del año no superan los 30°C .

9.3. HUMEDAD

Los % de humedad promedio en el suelo para la SP y SNP variaron con las diferentes estaciones (época de sequía y época de lluvia), siendo mayor en la época de lluvia, $p < 0,05$, Tabla VI.

Para la época de sequía (abril) no se observó diferencia en los valores de % de humedad promedio entre la SP y SNP ($p < 0,05$), sin embargo, para los distintos niveles de profundidad se pudo notar que el % de humedad promedio fue mayor en las capas más profundas del suelo, 4,35-4,56 % y 5,29-5,80 % para 10-20 y 20-30 cm respectivamente.

En el mes de julio la SP presentó diferencias significativas en cuanto a los valores de % de humedad promedio, siendo mayor en las capas superficiales, 0-10 y 10-20 cm, ($p < 0,05$). Estas capas de suelo estuvieron más expuestas a la caída repentina de las lluvias a corto plazo. Sólo se pudo observar diferencia entre sistemas (SP y SNP) para la primera capa del suelo, 0-10 cm.

Una vez iniciadas las lluvias regulares (agosto) se observó diferencias entre los % de humedad promedio para los diferentes sistemas ($p < 0,05$), siendo mayor en la SP con valores de porcentaje de humedad en el intervalo de 15,29-17,58 comparados con los obtenidos para la SNP, los cuales estuvieron entre 11,97-13,14 %. Los sistemas no presentaron diferencias entre las diferentes profundidades, $p < 0,05$.

El valor de % de humedad promedio en la SP en el mes de agosto para la capa 0-10 cm (17,58 %) superó a la capacidad de campo estimada para estos suelos, 16,37 % peso, mientras que el valor máximo de % humedad

Tabla VI: Humedad promedio (%) y desviación estándar para diferentes profundidades y en diferentes meses de muestreo para la SP y la SNP.

<i>Mes</i>	<i>Profundidad (cm)</i>	<i>% Humedad (n=5)</i>	
		SP	SNP
Abril	0-10	2,31 ($\pm 1,77$) a, D ●	1,79 ($\pm 1,66$) a, D ●
	10-20	4,35 ($\pm 1,92$) b, D ●	4,56 ($\pm 1,08$) b, D ●
	20-30	5,29 ($\pm 1,16$) b, D ●	5,80 ($\pm 0,66$) b, D ●
Julio	0-10	14,35 ($\pm 1,77$) a, D ▲	10,27 ($\pm 1,09$) a, F ▲
	10-20	11,36 ($\pm 0,91$) a, D ▲	9,04 ($\pm 1,77$) a, D ▲
	20-30	10,01 ($\pm 2,66$) b, D ▲	11,09 ($\pm 1,42$) a, D ▲
Agosto	0-10	17,58 ($\pm 2,34$) a, D ▲	13,14 ($\pm 1,94$) a, F ▲
	10-20	15,80 ($\pm 1,11$) a, D ■	12,21 ($\pm 2,05$) a, F ■
	20-30	15,29 ($\pm 1,18$) a, D ■	11,97 ($\pm 1,02$) a, F ▲

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Letras minúsculas: Diferencia entre profundidades.

Letras mayúsculas: Diferencias entre sistemas (SP y SNP).

Símbolos (● ▲ ■) diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los distintos meses de muestreo para una misma profundidad y para un mismo sistema.

registrado en la SNP (13,14 %) estuvo por debajo de la capacidad de campo estimada para ese sistema 14,12 % peso, Tabla VII. El exceso en % de humedad para la SP en la capa superficial comparado con la capacidad de campo se debe a la recurrencia de las lluvias para este mes, la cual no permitió que el agua permeara en el tiempo suficiente mientras se tomaron las muestras.

Para la época de sequía la humedad promedio fue menor de 3% para ambos sistemas en la primera capa, valor que está por debajo del 25% de la capacidad de campo, lo cual es aproximadamente 4,1 y 3,53 % peso para la SP y SNP respectivamente.

Tabla VII: Capacidad de campo promedio (% peso) y desviación estándar para la SP y la SNP.

<i>Profundidad (cm)</i>	<i>Capacidad de campo (% peso) (n=6)</i>	
	SP	SNP
0-10	16,37 ($\pm 0,59$) a	14,12 ($\pm 0,60$) b

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Un análisis a escala temporal para los mayores niveles de profundidad (20-30 cm) nos permite notar que la humedad en la época de sequía es un tercio del porcentaje reportado para la época de lluvia y esto está relacionado con un leve incremento en la cantidad de arcilla en esos niveles.

La gran diferencia entre los valores de % de humedad promedio entre las distintas estaciones (seca y húmeda) en los sistemas SP y SNP podría ser un

indicio de la gran importancia de este parámetro en la modulación de la actividad biológica.

9.4. DENSIDAD APARENTE

La densidad aparente en el horizonte superficial (0-10 cm) tuvo variaciones significativas siendo menor en la SP que en la SNP con valores promedio que estuvieron entre 1,37-1,60 g/cm³ y 1,84-1,86 g/cm³ respectivamente (p<0,05), Tabla VIII. Adicionalmente se pudo notar que la densidad aparente en la SP presentó diferencias significativas entre estaciones (p<0,05).

La baja densidad aparente en la SP en comparación con la densidad aparente de la SNP refleja que el sistema SP tiene un menor grado de compactación en el suelo

Tabla VIII: Densidad aparente promedio (g/cm³) y desviación estándar para la SP y la SNP.

Mes	Densidad aparente (g/cm ³) (n=5)	
	SP	SNP
Abril	1,37 (±0,06) a, D	1,84 (±0,38) b, D
Julio	1,60(±0,07) a, F	1,86 (±0,04) b, D

Letras diferentes indican diferencias significativas (p<0,05).

Letras minúsculas: Diferencia entre sistemas para un mismo mes.

Letras mayúsculas: Diferencia entre distintos meses de muestreo para un mismo sistema.

El sistema SNP presentó una densidad aparente mayor, aunque también presentó una gran desviación estándar en abril, esto quizás se deba a la gran heterogeneidad del terreno.

Se pudo observar que ciertas zonas del suelo en la SNP presentaron alteraciones provocadas por uso de maquinaria pesada, lo cual generó una gran compactación, mientras que por otra parte hubo franjas que indicaron alteración por remoción de tierras. Esta zona ha sido destinada principalmente al cultivo de maíz en épocas de lluvias y a la ganadería. La tasa aproximada de ganadería es de 0,16 animales/ha, la cual se considera baja. Sin embargo, debido a la baja productividad de esta región se hace necesario rotar el ganado a distintos potreros. Estas alteraciones generan en este tipo de sabana una gran variabilidad en la densidad aparente en poco tiempo.

La diferencia de los valores en densidad aparente en la SP para las distintas estaciones (sequía y lluvia) puede deberse a la degradación de agregados del suelo al iniciarse las lluvias.

Se pudo notar que la densidad aparente promedio reportada para la SP en la época de lluvia presentó valores similares o aproximados a los reportados por otros autores en años anteriores, con registros promedios de $1,51 \text{ g/cm}^3$ (Güerere, 1992) y $1,61 \text{ g/cm}^3$ para el perfil de 0-12 cm (Hernández-Valencia, 1996).

Güerere (1992) señala que la disminución de la densidad aparente se debe a la protección de la sabana de la Estación Biológica de los Llanos (SP) durante muchos años, esto a su vez está relacionado con la dinámica

biológica que se ha venido desarrollando en ese periodo dentro de los suelos de dicha sabana. En este caso hay que mencionar el gran efecto que tienen los ingenieros del ecosistema en el mejoramiento de la estructura del suelo (Jones y col, 1994), especialmente las lombrices de tierra, y más aún, en este tipo de ecosistema de sabana donde ésta constituye el grupo más dominante (Lavelle y col, 1994).

Se pudo observar que para la SP las lombrices tenían un gran efecto mediante la construcción de galerías en las distintas profundidades muestreadas, mientras que en la SNP no se observó este impacto tan notable. Este proceso de construcción de galerías por macroinvertebrados aumenta el espacio poroso y puede causar la disminución de la densidad aparente en el suelo (Lal, 1988; Capowiez, 2009). Otra manera en que las lombrices contribuyen a la disminución de la densidad aparente es mediante la formación de agregados estables (Casanova, 2005).

La similitud en los valores de densidad aparente para la SNP entre las estaciones podría darnos un indicio de la baja actividad de los organismos del suelo en la generación de espacio poroso en dicho sistema. Aunque por la intervención humana en esta zona no es fácil deducir que elemento tiene la mayor influencia en el mantenimiento de la compactación del suelo.

Una discusión adicional sobre las posibles correlaciones entre los distintos parámetros físicos estimados se mostrará en la sesión correspondiente a la relación entre densidad y biomasa de lombrices de tierra con los parámetros ambientales.

9.5. DENSIDAD Y BIOMASA DE LOMBRICES DE TIERRA

En términos generales la densidad y biomasa de lombrices de tierra fue significativamente mayor en la SP que en la SNP (Figuras 12 y 13). Durante el proceso de muestreo no se observaron diferencias significativas en la densidad y biomasa total promedio de lombrices de tierra con respecto a los diferentes meses ($p < 0,05$).

La densidad promedio total para la SP fluctuó entre 25,60 y 85,00 individuos/m², mientras que la biomasa total promedio estimada para esta sabana estuvo entre 6,92 y 23,23 g/m².

En la SNP sólo se encontraron lombrices de tierra en el mes de agosto, pudiéndose estimar una densidad total promedio de 22,40 individuos/m², mientras que la biomasa total promedio asociada a este sistema fue 5,17 g/m².

Estos resultados indican que la SP posee una densidad y biomasa promedio de lombrices de tierra mayor que la SNP, lo cual sugiere que tanto las condiciones nutricionales, microclimáticas, así como también, las espaciales en el sistema protegido son más favorables para estas poblaciones de oligoquetos.

La protección de la sabana ha favorecido una mejor proliferación de estos organismos ya que el ambiente en esa región se ha tornado más estable y hay un mejor flujo de nutrientes porque se ha disminuido durante años la pérdida de materia orgánica que solía ocurrir con las quemadas recurrentes.

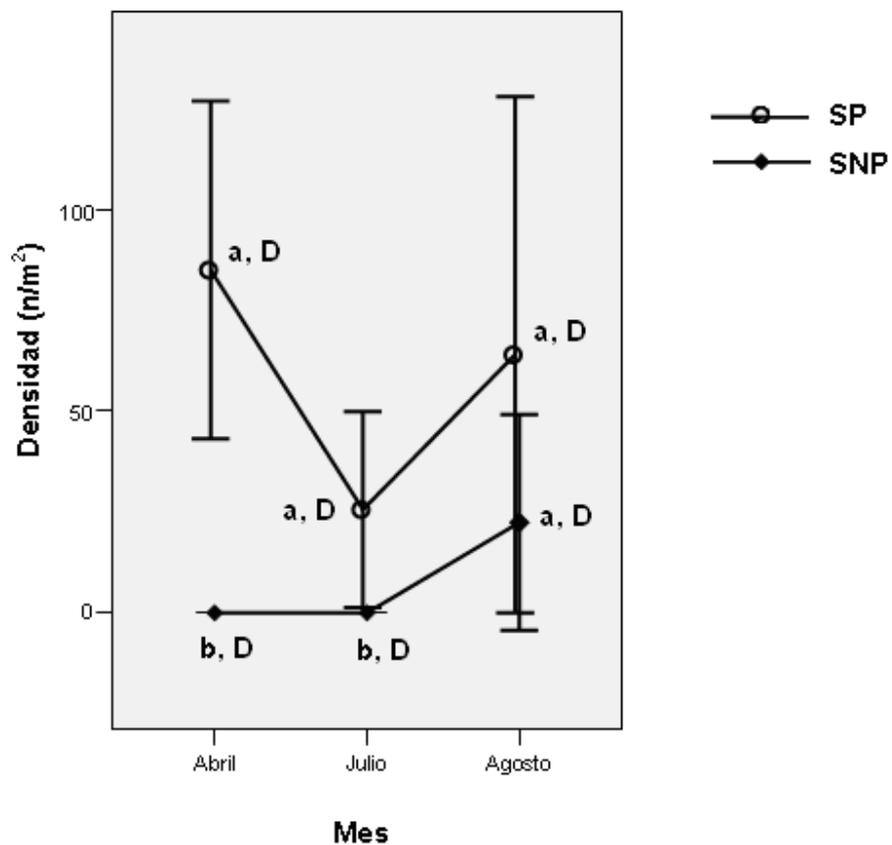


Figura 12: Densidad total promedio de lombrices de tierra (n/m^2) y desviación estándar para la SP y la SNP.

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$)

Letras minúsculas: Diferencia entre sistemas (SP y SNP) para un mismo mes.

Letras mayúsculas: Diferencia entre los distintos meses de muestreo para un mismo sistema.

(n=5)

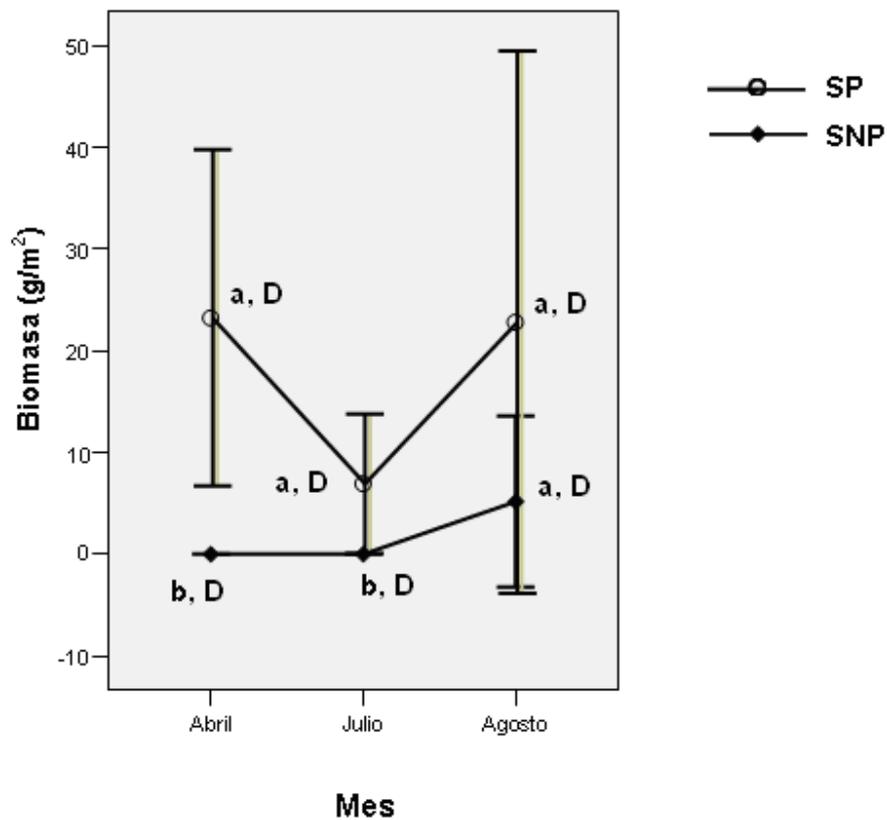


Figura 13: Biomasa total promedio de lombrices de tierra (g/m^2) y desviación estándar para la SP y la SNP.

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$)

Letras minúsculas: Diferencia entre sistemas (SP y SNP) para un mismo mes.

Letras mayúsculas: Diferencia entre los distintos meses de muestreo para un mismo sistema.

(n=5)

La ausencia de lombrices de tierra en la SNP en la época de sequía pudiera estar relacionada con una migración a zonas más profundas (mayor de 30 cm) cuando las condiciones son desfavorables, aunque en pruebas del muestreo de campo se tomaron algunas muestras hasta 50 cm sin observar la presencia de individuos.

Hay que tomar en cuenta que los valores de densidad y biomasa promedio de lombrices de tierra para la SP pudieran estar subestimados y esto se debe a que la sabana protegida sufrió una quema severa a mediados de marzo que eliminó mucha de su cobertura herbácea y causó la pérdida de las hojas de los árboles, por lo tanto, un accidente de esa magnitud pudiera tener efectos en el cambio microclimático, sobre todo en la época de sequía, afectando principalmente el contenido de humedad del suelo. Además, la pérdida de materia orgánica por volatilidad y escorrentía pudiera tener un impacto negativo desfasado sobre los niveles de materia orgánica del suelo en la zona más importante de alimentación de dichos organismos en su estado activo, la cual abarca los primeros 15 cm.

A pesar de todos estos sucesos desfavorables se pudo observar que la densidad promedio para la SP supera a las reportadas por Araujo y López-Hernández (1999) para una sabana tropical natural en el estado Amazonas, Venezuela y a los reportados por Jiménez y col. (1998) para una sabana tropical natural en Carimagua, Colombia, Tabla IX, pero es inferior a los valores reportados por Lavelle (1978) y Fragoso (1992) para sabanas tropicales en África (Costa de Marfil) y México respectivamente, lo que refleja

Tabla IX: Densidad y biomasa promedios de las lombrices de tierras en diferentes ecosistemas.

<i>ECOSISTEMA</i>	<i>HABITAT</i>	<i>LOCALIDAD</i>	<i>PROF. (cm)</i>	<i>DENSIDAD (n/m2)</i>	<i>BIOMASA (g/m2)</i>	<i>REFERENCIA</i>
BOSQUES PP (mm): 2200-3521 T °C: 26-26,2	Bosque Tropical	Amazonas, Venezuela	30	32,7-68,4	8,7-16,6	Németh, 1981
	Bosque Primario Tropical	Yurimaguas, Peru	30	120	28,2	Lavelle y Pashanasi, 1989
	Bosque Secundario Tropical	Yurimaguas, Peru	30	85	11,3	Lavelle y Pashanasi, 1989
PASTIZALES PP (mm): 1757-2280 T °C: 25-26,2	Pastizal	Laguna Verde, México	-	1000	49,2	Lavelle y col, 1981
	Pastizal Tradicional Húmedo	Yurimaguas, Peru	30	573	116,4	Lavelle y Pashanasi, 1989
	Pastizal Tradicional Seco	Yurimaguas, Peru	30	474	78	Lavelle y Pashanasi, 1989
	Pastizal	Río Branco, Brasil	-	20	13,4	Guerra, 1994
	Pastizal	Carimagua, Colombia	60	96,9	62,1	Jiménez y col, 1998
SABANAS PP (mm): 779-2338 T °C: 26-27,8	Sabana Tropical	Costa de Marfil, África	60	91-400	13-54	Lavelle, 1978
	Sabana Tropical	México	-	236	44,1	Fragoso, 1992
	Sabana Tropical	Carimagua, Colombia	60	57,8	5	Jiménez y col, 1998
	Sabana Tropical	Amazonas, Venezuela	30	0-35,2	0-1,09	Araujo y López- Hernández, 1999
	Sabana Tropical Protegida	Carimagua, Colombia	-	157	4,78	Decaens y col, 1994
	Sabana Tropical Sabana Tropical Protegida	Guarico, Venezuela Guarico, Venezuela	30 30	0-22,40 25,60-85,00	0-5,17 6,92-23,23	Este estudio Este estudio

PP: Promedio anual de precipitación total.

T: Temperatura promedio anual.

que estas sabanas pudieran ser nutricionalmente más rica que el sistema estudiado en este trabajo.

Por otra parte se tiene que la densidad promedio de lombrices de tierra en la SP es mucho más baja que la reportada por Decaëns y col. (1994) para una sabana protegida en Carimagua, Colombia.

En la Tabla IX también se puede observar que la densidad promedio de lombrices de tierra encontradas es menor que la reportada para diferentes pastizales (Lavelle y col, 1981; Lavelle y Pashanasi, 1989; Jimenez y col, 1998) exceptuando un pastizal en Rio Branco, Brasil, estudiado por Guerra (1994).

En general se ha considerado que las sabanas tropicales soportan una mayor densidad y biomasa de lombrices de tierra que los bosques tropicales (Lavelle, 1988), sin embargo, en este estudio los resultados encontrados no cumplen del todo esa suposición. Incluso para la SP que presenta un ambiente más favorable que la sabana tropical natural (SNP), la densidad y biomasa promedio de lombrices de tierra tuvo valores inferiores a los reportados por Lavelle y Pashanasi (1989) para un bosque primario tropical en Yarimaguas, Perú. Esto puede deberse a la perturbación reciente en el sistema, sin embargo, considero de gran relevancia los valores de precipitación en las diferentes regiones, la cual es bien contrastante y pudiera ser un factor limitante en la sabana de la Estación Biológica de los Llanos.

La densidad de la SNP sólo fue mayor que la reportada por Araujo y López-Hernández (1999) para una sabana tropical en Amazonas, Venezuela y la reportada por Guerra (1994) para un pastizal en Rio Branco, Brasil.

Los valores de biomasa total promedio de la SNP se aproximaron a los reportados por Jiménez y col. (1998) para una sabana tropical en Carimagua, Colombia, y hasta llegaron a superar a los reportados por Decaëns y col. (1994) para una sabana protegida en la misma región y fueron mayor que los reportados para una sabana natural en Amazonas, Venezuela (Araujo y López-Hernández, 1999). Esto refleja que a pesar que los individuos son escasos tienen una gran contribución a la biomasa debido a su tamaño.

9.5.1. Distribución vertical

En las Figuras 14 y 15 se muestra la distribución vertical de la densidad y biomasa promedio de las lombrices de tierra para los distintos sistemas, SP y SNP, en los diferentes meses de muestreo.

En la SP se puede ver evidentemente que existen variaciones en la distribución de los individuos entre los tres estratos del suelo para los distintos meses de muestreo, los cuales presentan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Se puede observar que las lombrices de tierra en la SP tienden a migrar a zonas más profundas en la época de sequía ($65 \text{ individuos/m}^2$) mientras que en la época de lluvia las lombrices se desplazan desde las zonas más profundas a la capa superior del suelo para alimentarse ($10,86 \text{ individuos/m}^2$).

No se observaron diferencias significativas ($p < 0,05$) para la distribución de densidad y biomasa promedio de lombrices de tierra en la capa intermedia (10-20 cm) con respecto a la más profunda (20-30 cm) y la más superficial (0-

10 cm) y esto se debe a que este es un horizonte de transición o desplazamiento regular de las lombrices de tierra.

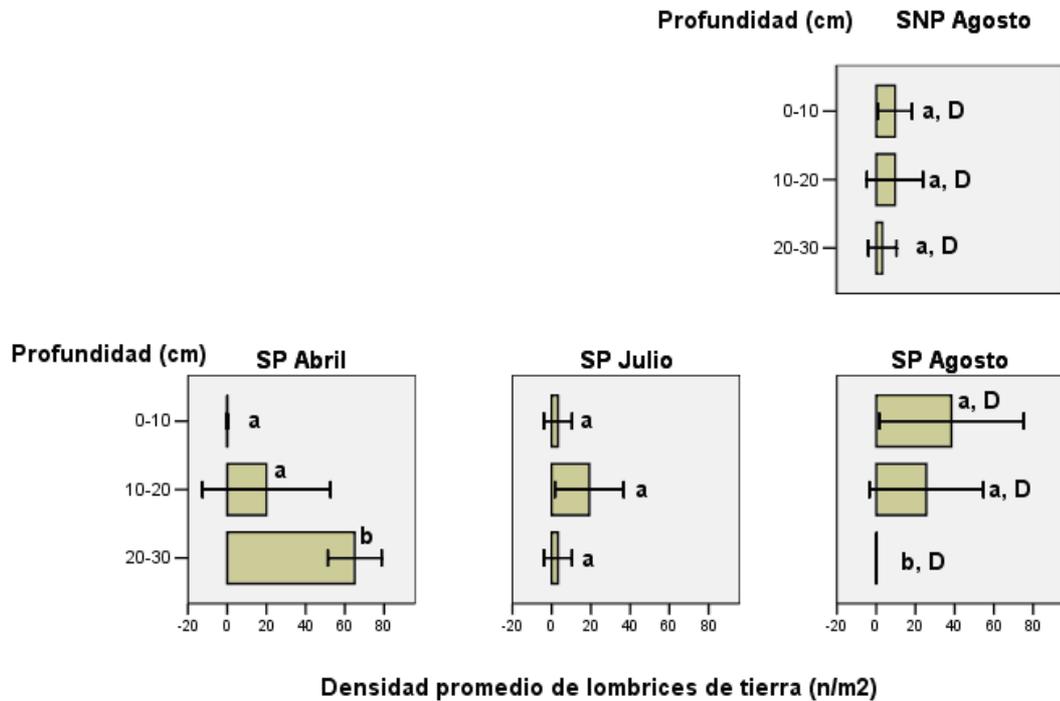


Figura 14: Densidad promedio de lombrices de tierra (n/m^2) y desviación estándar para la SP y la SNP a diferentes profundidades.

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Letras minúsculas: Diferencia entre profundidades.

Letras mayúsculas: Diferencias entre tipos de sabanas (SP y SNP) para un mismo mes de muestreo. ($n=5$)

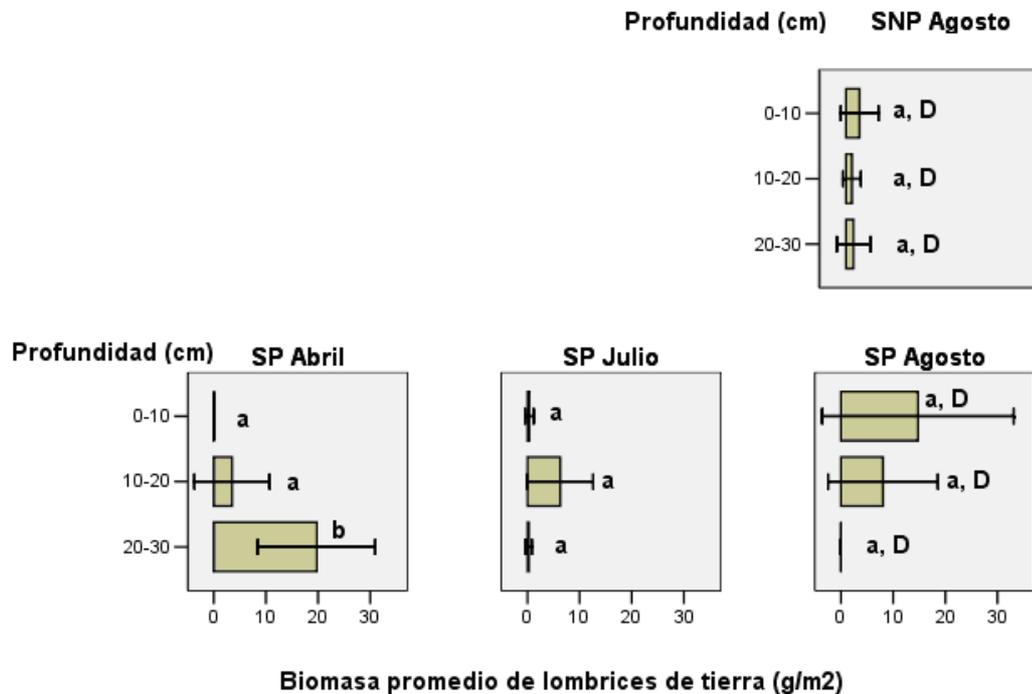


Figura 15: Biomasa promedio de lombrices de tierra (g/m^2) y desviación estándar para la SP y la SNP a diferentes profundidades.

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Letras minúsculas: Diferencia entre profundidades.

Letras mayúsculas: Diferencias entre tipos de sabanas (SP y SNP) para un mismo mes de muestreo.

(n=5)

Para la época de sequía (abril) los valores de densidad promedio por estratos variaron entre 0 y 65 individuos/ m^2 para los estratos 0-10 y 20-30 cm respectivamente, mientras que la biomasa promedio varió entre 0 y 19,72 g/m^2 para los estratos 0-10 y 20-30 cm respectivamente. El análisis de la prueba HSD de Tukey para la SP en la época de sequía reveló que hubo

diferencia significativa en la densidad promedio de lombrices de tierra ($p < 0,05$) entre la primera capa (0-10 cm) y la capa más profunda (20-30 cm), siendo mayor en esta última, lo cual refleja que estos organismos prefieren refugiarse en dichas zonas. En este mes todas las lombrices se encontraron en estivación, lo cual es un mecanismo biológico que les permite a estos individuos sobrevivir en presencia de condiciones ambientales desfavorables (Edwards y Bohlen 1996).

Por lo general estos individuos migran a zonas más profundas a medida que disminuye la humedad superficial y es en dichas zonas y en condiciones adecuadas donde entran a un estado de latencia, a esta particularidad se debe el mayor valor de densidad y biomasa promedio de lombrices de tierra en la SP en la época de sequía.

Para el mes de julio la densidad promedio de lombrices por estrato en la SP varió entre 3,20 y 19,20 individuos/m², mientras que la biomasa promedio estuvo entre 0,26-6,29 g/m². Para este mes, se observó que la densidad y biomasa promedio de lombrices de tierra en la SP no presentó diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las distintas profundidades y esto podría deberse a dos motivos principales; el primero es que para ese mes las lluvias comenzaron, pero no de manera continua, por lo tanto quizás los individuos no subieron a la capa superficial porque aun las condiciones ambientales no eran del todo favorables y el segundo motivo es que quizás la severa sequía que se alargó más de lo normal haya causado la muerte de algunos individuos más vulnerables.

El mes de agosto presentó diferencias significativas en la distribución vertical de densidad promedio de lombrices de tierra para la SP, $p < 0,05$. En este caso la distribución de oligoquetos se invirtió presentándose ahora una mayor cantidad de individuos en la primera capa del suelo, (38,40 individuos/m²). Los valores de biomasa para la SP estuvieron entre 0 y 14,76 g/m² para las capas 20-30 y 0-10 cm respectivamente y a pesar de que los valores de biomasa promedio siguen la misma tendencia que la densidad promedio no se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) para los distintos estratos. Esta observación se debe a la gran variabilidad de los datos causada por la distribución heterogénea de las poblaciones de lombrices hacia zonas o parches con condiciones más favorables y también a la diversidad de tamaños que le dan un aporte diverso a la biomasa.

En la SNP sólo se pudieron observar oligoquetos en la época de lluvia, justo en el mes de máximas precipitaciones (agosto). La densidad promedio de lombrices de tierra por estrato para este sistema varió entre 3,20 y 9,60 individuos/m², mientras que la biomasa promedio de individuos estuvo entre 1,13 y 2,59 g/m². No hubo variaciones significativas ($p < 0,05$) considerables para la densidad y biomasa promedio de lombrices de tierra entre las diferentes profundidades. La presencia de oligoquetos en la SNP en la época del pico de lluvia (agosto) podría evidenciar que para esta temporada las condiciones ambientales han sido un poco más favorables permitiendo así la migración de algunas lombrices de tierra a zonas superficiales, pero la diversidad de tamaños crea una gran variabilidad que no permite contribuciones regulares a la biomasa promedio y es por esto que no se

observan diferencias significativas en los valores de biomasa promedio para las diferentes profundidades.

Valores similares relacionados a la variabilidad de la distribución vertical con la estacionalidad climática son reportados por Jiménez y col. (1998) para la especie *Martiodrilus carimaguensis* en pastizales ubicados en sabanas orientales de Colombia. Estos autores señalan que la mayor concentración de los individuos de dicha especie estuvo en la superficie sólo en la época de lluvia, mientras que en la época de sequía se desplazaron a profundidades promedio de 47,6 cm.

Jiménez y Decaëns (2000) también reportan este comportamiento estacional para una especie del género *Glossodrilus*, en Carimagua, Colombia.

Para la época de lluvia Araujo y López-Hernández (1999) también reportan mayores concentraciones de oligoquetos en la capa superior del suelo (0-10 cm) en una sabana natural en Amazonas, Venezuela. Todos estos resultados permiten corroborar lo anteriormente analizado sobre la migración de las lombrices de tierra a zonas más profundas en sabanas tropicales cuando las condiciones son adversas.

9.5.2 Relación entre densidad y biomasa de lombrices de tierra con los parámetros ambientales

➤ Sabana Protegida:

Con la finalidad de determinar si existía alguna relación entre la densidad y biomasa de lombrices de tierra, en la SP, con algunas de las variables físicas del suelo estimadas se realizó una prueba de correlación de Pearson (r),

Tablas X. Esta prueba mostró, para la época de sequía, una correlación positiva significativa (0,533) entre la densidad de lombrices de tierra y el % de humedad del suelo, lo que indica que para este mes la humedad fue la variable más importante que determinó la distribución de los individuos en el perfil del suelo.

A pesar que los individuos estaban inactivos la presencia de ellos en los niveles más profundos y con mayor humedad nos da un reflejo de la zona o nivel del suelo que tuvo la mayor concentración de oligoquetos en los meses anteriores justo antes de la estivación.

Adicionalmente, se pudo observar que hubo correlaciones significativas ($p < 0,05$) entre ciertas variables como, por ejemplo, correlación positiva (0,519) para el porcentaje de humedad y el contenido de limo y correlación negativa (-0,780) para el porcentaje de humedad y el contenido de arena.

Tabla X: Correlaciones de Pearson (r) para la Sabana Protegida (SP) en abril.

	<i>Densidad</i>	<i>Biomasa</i>	<i>Humedad</i>	<i>Temperatura</i>	<i>Arena</i>	<i>Arcilla</i>	<i>Limo</i>
Densidad	1	,831(**)	,533(*)	0,364	-0,157	-0,006	0,196
Biomasa		1	0,339	0,308	-0,216	0,08	0,189
Humedad			1	-0,134	-,780(**)	0,47	,519(*)
Temperatura				1	0,479	-0,03	-,554(*)
Arena					1	-,589(*)	-,678(**)
Arcilla						1	-0,195
Limo							1

** La correlación es significativa $p < 0.01$

* La correlación es significativa $p < 0.05$

En la época de lluvia la SP no presentó correlación significativa entre las variables bióticas (Densidad y Biomasa de lombrices de tierra) con alguna de las variables ambientales consideradas, lo que indica que una vez iniciada las lluvias la humedad deja de ser un factor limitante en la determinación de la distribución vertical de los oligoquetos en el perfil del suelo.

➤ Sabana no Protegida:

Debido a la ausencia de lombrices de tierra en las unidades muestrales para la época de sequía sólo se pudo establecer una correlación para analizar las posibles relaciones entre los parámetros físicos estimados, Tabla XI. El análisis de correlación múltiple de Pearson mostró diferentes correlaciones significativas para la interacción de diferentes variables, resaltando en este caso la correlación positiva significativa entre la humedad y el contenido de arcilla ($p < 0.01$). De la misma manera se encontró correlación significativa positiva ($p < 0.05$) entre la temperatura y la humedad, así como también correlación significativa negativa entre la humedad y el contenido de arena ($p < 0.01$). Este resultado indica que el factor que pudiera estar influyendo en el mantenimiento de una mayor humedad en la capa más profunda del suelo, en este periodo, quizás sea el contenido de arcilla.

Tabla XI: Correlaciones de Pearson (r) para los parámetros físicos estimados en la Sabana no Protegida (SNP) en abril.

	<i>Humedad</i>	<i>Temperatura</i>	<i>Arena</i>	<i>Arcilla</i>	<i>Limo</i>
Humedad	1	,630(*)	-,674(**)	,698(**)	0,493
Temperatura		1	-0,346	0,34	0,304
Arena			1	-,986(**)	-,874(**)
Arcilla				1	,778(**)
Limo					1

** La correlación es significativa $p < 0.01$

* La correlación es significativa $p < 0.05$

Para la época del pico de lluvia (agosto), en este mismo sistema, se encontraron valores de correlación negativos significativos ($p < 0,05$) entre las variables densidad y biomasa de lombrices de tierra con las variables humedad y/o temperatura, Tabla XII. Estos valores de correlación fueron muy parecidos (-0,648 y -0,677) por lo cual se desconoce cual es el de mayor efecto.

La posible explicación a estos resultados quizás esté asociada a la acción de otros parámetros, como por ejemplo la disponibilidad de recursos, más que a la humedad misma y esto se debe a que en la época de lluvia ya la humedad deja de ser la variable de mayor importancia y los individuos sienten mayor presión por otros factores abióticos pudiendo migrar a zonas que a pesar que parezcan que tienen baja humedad quizás sea adecuada para que dichos individuos se encuentren activos.

Tabla XII: Correlaciones de Pearson (r) para la Sabana no Protegida (SNP) en agosto.

	<i>Densidad</i>	<i>Biomasa</i>	<i>Humedad</i>	<i>Temperatura</i>	<i>Arena</i>	<i>Arcilla</i>	<i>Limo</i>
Densidad	1	,701(**)	-,648(**)	-,711(**)	0,18	-0,252	0,057
Biomasa		1	-,677(**)	-0,488	0,013	-0,119	0,294
Humedad			1	0,403	0,484	-0,418	-,590(*)
Temperatura				1	-0,349	0,364	0,247
Arena					1	-,986(**)	-,874(**)
Arcilla						1	,778(**)
Limo							1

** La correlación es significativa a un nivel de 0.01

* La correlación es significativa a un nivel de 0.05.

Distintos autores ya han señalado antes que la humedad del suelo es el principal factor que modula la actividad y distribución de lombrices de tierra en los ambientes tropicales que presentan una marcada estacionalidad climática (Lavelle, 1983b; Benckiser, 1997) y la misma presenta una alta variabilidad espacio-temporal (Abbadie y col, 2006). Araujo y López-Hernández (1999), por otra parte, reportan a la humedad como factor más importante de la temporada de lluvia en una sabana natural de Amazonas, Venezuela.

En este estudio se pudo observar que la humedad tuvo gran importancia en la distribución vertical de los individuos en la época de sequía en la SP, mientras que en la época de lluvia este factor deja de ser el limitante.

Los valores de mayor densidad de lombrices de tierra en la capa más superficial del suelo pudieran estar asociados además a una mayor cantidad de materia orgánica como los reportó Quintero (2008). Aunque estos no fueron estimados para este estudio, los reportes de años anteriores indican que la materia orgánica disminuye con la profundidad (Tabla II) y quizás este sea un factor clave en la época de actividad de los oligoquetos.

Estos resultados reflejan que la protección de la sabana pudiera estar favoreciendo a las poblaciones de lombrices de tierra directa e indirectamente. El mecanismo indirecto sería que la sabana al ser protegida aumente su cobertura vegetal, la cual a su vez permite una mejor retención de humedad. Es en este momento cuando las lombrices y otros organismos entran en juego y mediante su actividad, por un periodo más prolongado, mejoran las características del suelo como por ejemplo capacidad de retención de agua reforzándose cada vez más este ciclo hasta llegar a un equilibrio.

9.5.3. Composición de la familia

Los oligoquetos recolectados en el lugar de estudio (SP y SNP) pertenecen a la familia Glossoscolecidae (Righi, 1971), con un grupo de individuos comunes dominantes posiblemente perteneciente al género *Rhinodrilus*. La mayoría de los individuos se encontraban en estado inmaduro, aunque algunos presentaron una etapa preadulto y unos pocos recolectados en la época de lluvia eran adultos. Existen mínimo tres especies distintas, pero aún sin identificar del todo, caracterizadas anatómicamente por sus diferencias en

el tamaño de la vesícula seminal y la presencia de un tejido cobertor marrón oscuro en la región de la molleja. El Holotipo adulto típico (más abundante) se muestra en las Figuras 16 y 17, mientras que las características generales de los especímenes hasta ahora descritos se muestran en el APENDICE.

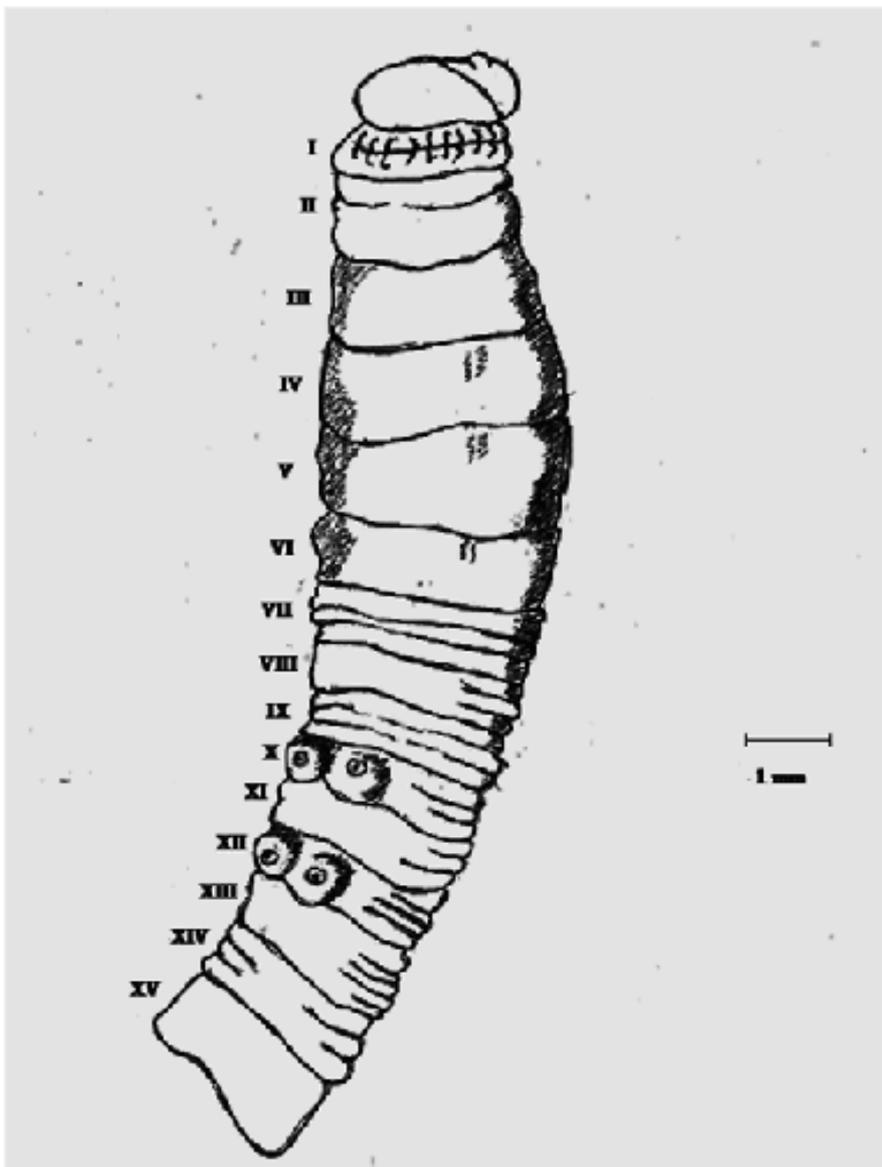


Figura 16: Representación de la región anterior del espécimen típico presente en la SP.

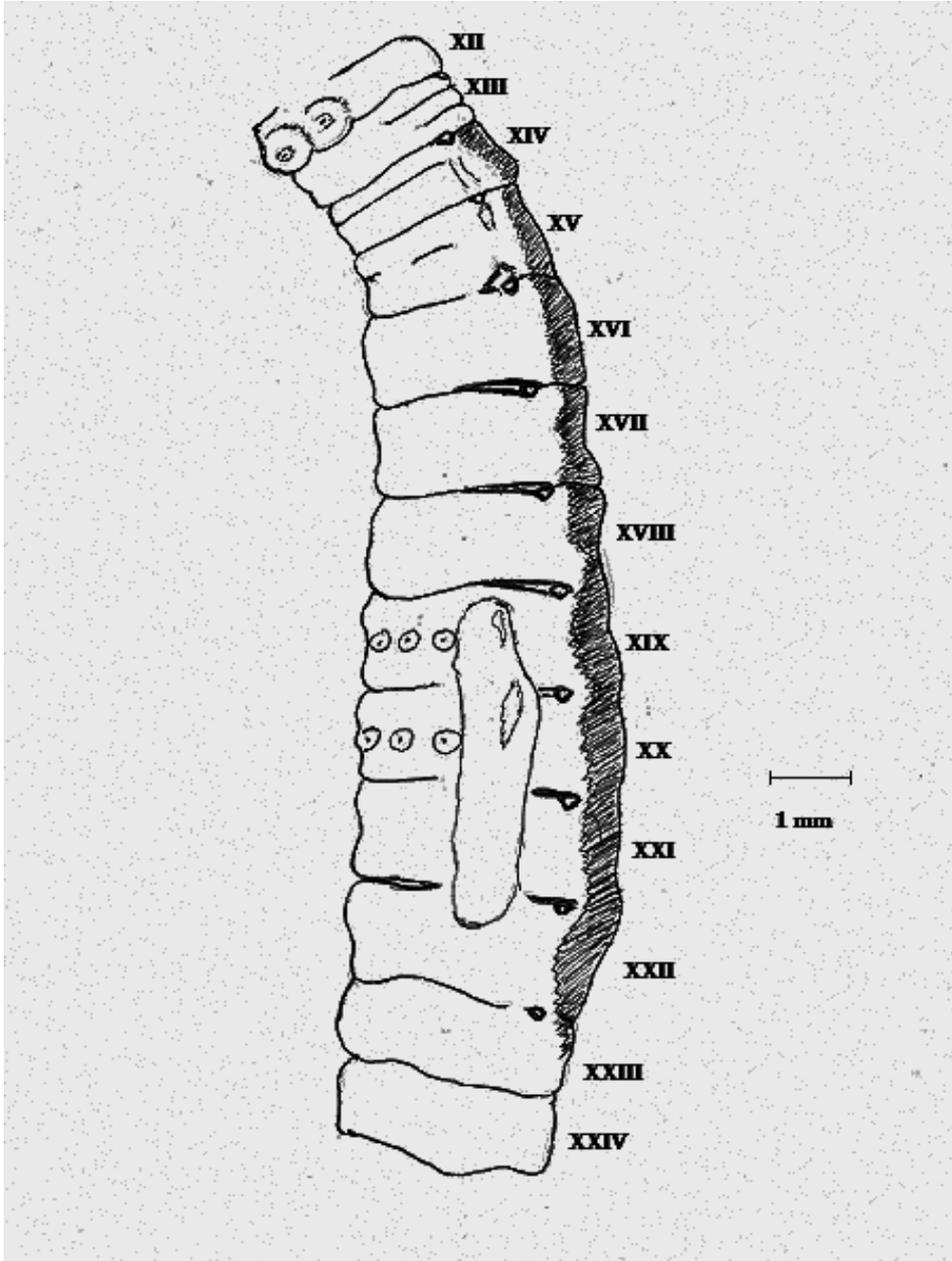


Figura 17: Representación de la región clitelar del espécimen típico presente en la SP.

9.5.4. Distribución de clase de tamaños.

Básicamente en este trabajo se estimó la distribución de tres clases de tamaños (capullos, juveniles y adultos) durante los diferentes meses de muestreo. Se observó que la clase de tamaños dominante en este ecosistema fue la de individuos juveniles (Figura 18 y 19), la cual comprendió el 100% de los individuos recolectados en los meses de abril y julio.

Para dichos meses (abril y julio) cabe destacar que no se observó presencia de capullos en ninguno de los sistemas (SP y SNP) y sólo se pudieron observar individuos maduros en la época de lluvia en la SP para el mes de agosto, sin embargo, el porcentaje fue muy bajo (10%).

La estructura de las clases de tamaños es variable para los diferentes taxones, y la mayor proporción en una de las clases dependerá tanto de ciertas fases del ciclo de vida, así como también, de la naturaleza del individuo y la respuesta de los mismos al ambiente en determinada época del año. Edwards y Bohlen (1996) por ejemplo señalan que los invertebrados del suelo tienden a tener una estructura piramidal con predominio de los inmaduros la mayor parte del año. No obstante, Nemeth (1981) señala que justo antes de iniciarse la época de estrés la proporción de las ootecas pudiera incrementar y esto podría causar que la proporción de juveniles varíe a lo largo del año.

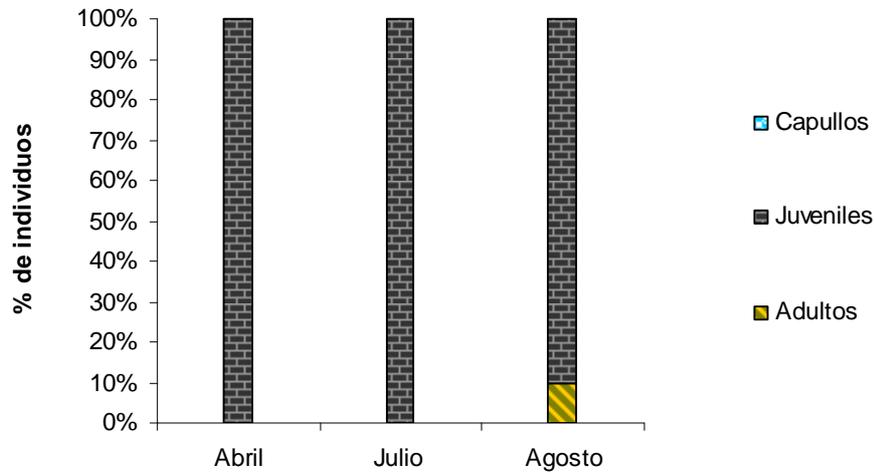


Figura 18: Distribución de clases de tamaños de las lombrices de tierra en la SP para los distintos meses de muestreo. El muestreo de capullos no se realizó en el mes Agosto.

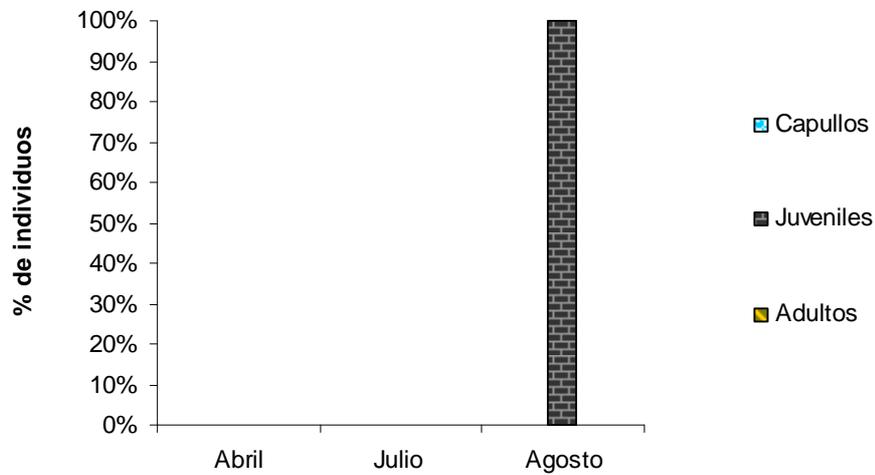


Figura 19: Distribución de clases de tamaños de las lombrices de tierra en la SNP para los distintos meses de muestreo. El muestreo de capullos no se realizó en el mes Agosto.

Un hecho parecido al antes mencionado fue encontrado por Jiménez y col. (1998) en un sistema de pasto mejorado en Carimagua, Colombia, donde individuos adultos pertenecientes a la especie *Martiodrilus carimaguensis* depositaron los capullos un mes después de que los juveniles iniciaran su proceso de estivación. Sin embargo, este no siempre es el patrón y dependiendo de la especie los capullos se encontraran en distintas proporciones a lo largo del año. Incluso en una misma región las diferentes especies responden de manera distintas a las condiciones ambientales, como es el caso de ciertas especies reportadas por Jiménez y col. (1999) pertenecientes a los géneros *Glossodrilus* y *Andiodrilus*, las cuales depositan una mayor cantidad de capullos en épocas de sequía (febrero) e inicio de las lluvias (mayo), respectivamente, en pastizales y sabanas de Carimagua, Colombia.

En ocasiones la estacionalidad de las lluvias no llega a imponer una situación de estrés para las lombrices que las obligue a reproducirse más activamente en una determinada época y este es el caso reportado por Nemeth (1981) en San Carlos de Río Negro, Amazonas. Sin embargo, en este estudio particular la ausencia de capullos durante el periodo de muestreo pudiera indicar que existe un mes o periodo crítico en el cual hay una ovoposición bien delimitada.

El aumento en la presencia de individuos pertenecientes a las clases de tamaños adultos en el mes de agosto (época de lluvia) indica que quizás posteriormente a ese mes se inicie el periodo de ovoposición.

Esta característica es típica de esta sabana en particular, la cual tiene una estacionalidad climática bien marcada. No obstante, para este mismo mes Araujo y López-Hernández (1999) encontraron una estructura de clases de tamaños similar en un sistema de agricultura orgánica en Amazonas.

9.6. CATEGORÍAS ECOLÓGICAS

Las lombrices presentaron pigmentación rosada en todo el cuerpo, sin embargo, esto fue debido a la delgadez de la piel, eran lombrices grandes con un tamaño máximo registrado de 16,7 cm de largo y diámetro post-clitelar de 3 mm. Las quetas presentaron arreglo lumbricine, las cuales presentaron en la parte posterior un arreglo cercano y ampliamente pareadas, lo que les daba una disposición en zigzag, característico de las especies pertenecientes a la familia Glossoscolecidae. Debido a la pérdida de la coloración después de fijada, estas lombrices no presentan pigmentos reales.

Los individuos estuvieron presentes en las tres profundidades del suelo muestreadas en su estado activo. Si tomamos en cuenta diversos aspectos como la escasa producción de coprolitos epígeos, la ausencia de pigmentos, el sistema de galerías no del todo vertical y la capacidad de permanecer grandes periodos del año en el suelo, incluso produciendo grandes cantidades de deyecciones subterráneas, se puede colocar a esta población en particular como una categoría intermedia denominada *endo-anécica*. Este tipo de categoría intermedia ya ha sido señalada por Barois y col. (1999).

Especialmente en el trópico existen muchas variantes debido a la plasticidad de los oligoquetos al adoptar estrategias combinadas para poder soportar las severas condiciones. Se pudo notar en un análisis del contenido de la molleja que estos individuos ingieren mezclas variadas de suelo y restos vegetales siendo la porción de suelo la que mayor se encontró en dichos órganos, incluso se observó que los individuos de mayor tamaño llegan a ingerir partículas (rocas) de hasta 1 mm de diámetro.

9. 7. CARACTERÍSTICA DE LOS COPROLITOS.

Forma: Las formas más comunes que se pudieron observar en la SP fueron las redondeadas, aunque se observaron con menos frecuencias algunas formas parecidas a hebras (Figura 20).

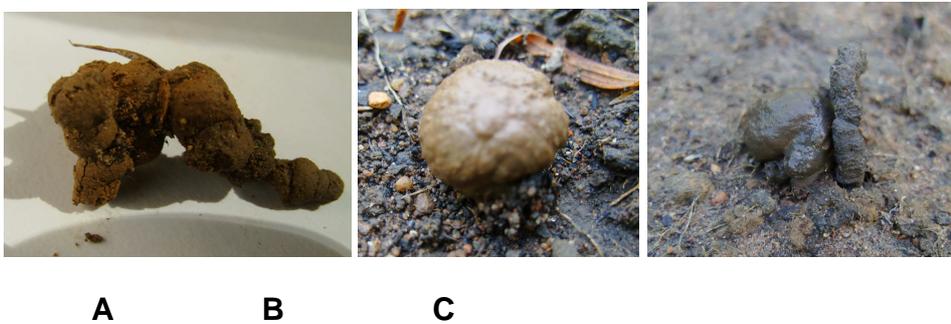


Figura 20: Variedad de coprolitos en la sabana de la Estación Biológica de Los Llanos. A) Forma de hebra. B) Globular. C) Diferentes tipos de coprolitos (Hebroso y Globular) justo en el momento de la deposición.

Tamaño: El tamaño de estas estructuras fue variable. Con la finalidad de reportar tamaños representativos se tomaron varias réplicas de distintos

tamaños en buen estado y se le determino el peso, la altura, la longitud y el ancho de los mismos (Tabla XIII y XIV).

Se pudo notar que el tamaño y peso de los coprolitos no es constante y dependerá de ciertas condiciones como el contenido intestinal y el tamaño de los individuos.

Debido a que este es un trabajo inicial se desconoce la correspondencia de las diferentes estructuras biológicas con las especies que habitan en el campo. Se observó la presencia de estructuras con formas de hebras sólo en la SP y en ese mismo sistema se encontraron oligoquetos particulares que estuvieron ausentes en la SNP. La forma globular (más abundante) es típica de especies compactantes del suelo, como por ejemplo algunas especies pertenecientes al genero *Pontoscolex* y esto se debe a que el gran tamaño del turrículo puede concentrar más cantidad de partículas finas las cuales al secarse favorecen un mayor endurecimiento. Sin embargo, la presencia de coprolitos con forma de hebras contrarresta la acción ejercida por los coprolitos globulares, ya que las hebras son frágiles y se disgregan en partículas más pequeñas favoreciendo una mejora en la densidad del suelo. La ventaja de los coprolitos globulares radica en un mayor mantenimiento del contenido de nutrientes debido a su estabilidad física, lo cual es de gran importancia en el proceso de ciclaje.

Es importante hacer un cultivo en laboratorio de los diferentes individuos con la finalidad de deducir si cada turrículo se corresponde con una especie en particular.

Tabla XIII: Dimensiones de algunos coprolitos presentes en la SP.

ESTRUCTURAS GLOBULARES GRANDES					
Mes	Coprolito	Peso (g)	Altura (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)
JULIO	1	4,8118	1,9	2,7	1,4
	2	2,9322	1,1	2,3	1,6
	3	2,2621	1,5	2	1,2
AGOSTO	1	8,8467	2,3	3	2,1
	2	5,1369	2,8	2,2	1,7
	3	4,4275	1,5	2,1	1,7

ESTRUCTURAS GLOBULARES PEQUEÑAS					
Mes	Coprolito	Peso (g)	Altura (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)
JULIO	1	0,0914	0,5	0,4	0,3
	2	0,2319	0,7	0,6	0,5
AGOSTO	1	0,2779	0,6	0,6	0,4
	2	0,2704	0,5	0,7	0,6
	3	0,2891	0,5	0,9	0,6

ESTRUCTURAS MEDIANAS EN FORMA DE HEBRA					
Mes	Coprolito	Peso (g)	Altura (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)
JULIO	1	0,3574	0,8	1,3	0,4
	2	0,5918	0,6	1,6	0,8

Tabla XIV: Dimensiones de algunos coprolitos presentes en la SNP.

ESTRUCTURAS GLOBULARES PEQUEÑAS					
Mes	Coprolito	Peso (g)	Altura (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)
JULIO	1	0,2831	0,9	1	0,8
	2	0,1448	1,1	1,2	0,7
AGOSTO	1	0,2114	0,5	0,6	0,5

ESTRUCTURA GLOBULAR GRANDE					
Mes	Coprolito	Peso (g)	Altura (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)
AGOSTO	1	2,4389	1,4	1,9	1

Color

El color de dichas estructuras varió entre marrón, gris oscuro y negro, aunque algunos presentaron colores degradados de las mismas tonalidades. Para tener una mejor precisión en el color se empleó la tabla de Munsell y se les colocó el código respectivo a las estructuras secas menos alteradas tomándose muestras que variaran en colores y se reportó el color respectivo, Tabla XV.

Tabla XV: Color característico de los coprolitos de lombrices de tierra ubicados en la sabana de la estación biológica de los llanos.

Color según Munsell	Código
Negro	5YR 2.5/1
Marrón oscuro	7.5YR 3/4
Marrón oscuro	10YR 3/3
Negro rojizo	7.5R 2.5/1

En el suelo, el color puede ser utilizado como una clave del contenido de ciertos minerales, basada en que los minerales férricos proveen la mayoría y la mayor variedad de pigmentos al suelo (Tabla.XVI).

En el suelo el color rojo, por ejemplo, es indicativo de presencia de minerales de hierro (Óxidos de Fe^{3+}) en el suelo, alta temperatura y baja actividad de agua, es decir ambientes donde predominan procesos de oxidación, mientras que el color marrón esta asociado a condiciones medias o bajas de materia orgánica y un intervalo variable de fertilidad. Ciertas combinaciones de

Óxidos de hierro con la materia orgánica también pueden presentar color marrón.

Tabla XVI: Colores asociados con los componentes minerales y orgánicos del suelo.

Componente	Formula	Munsell	Color
goetita	FeOOH	7.5YR 5/6	marrón fuerte
hematita	Fe ₂ O ₃	5R 3/6	rojo
hematita	Fe ₂ O ₃	10R 4/8	rojo
lepidocrocita	FeOOH	2.5YR 4/6	rojo
ferrihidrita	Fe (OH) ₃	2.5YR 3/6	rojo oscuro
glauconita	K(Si _x Al _{4x})(Al,Fe,Mg)O ₁₀ (OH) ₂	5Y 5/1	gris oscuro
maghernita	-Fe ₂ O ₃	2.5YR-5YR	rojo
humus		10YR 2/1	negro
cuarzo	SiO ₂	10YR 6/1	gris claro

Modificado de NRCS-USDA (2009)

Por otra parte el color gris es indicativo de ambientes anaeróbico. Este ambiente ocurre cuando el suelo se satura con agua siendo desplazado o agotado el oxígeno del espacio poroso del suelo. Bajo estas condiciones las bacterias anaeróbicas utilizan el Fe férrico (Fe³⁺) presente en minerales como la goetita y la hematita como un aceptor de electrones en su metabolismo. En este proceso se genera la forma reducida del ión que es Fe ferroso (Fe²⁺), soluble en agua e incoloro. La pérdida de pigmentos deja un color gris en la superficie del mineral y si la saturación con agua se prolonga por largos períodos, la zona completa adquiere la coloración gris.

Un proceso similar al de reducción del hierro en el suelo ocurre durante el tránsito del suelo a través del intestino de las lombrices de tierra. En el intestino de las lombrices el porcentaje de humedad del suelo ingerido aumenta, el ambiente es anaeróbico y favorece la actividad de bacterias mutualista que liberan nutrientes asimilables por los oligoquetos (Lavelle y Spain, 2003). Para metabolizar su alimento las bacterias necesitan un aceptor de electrones y usan al Fe^{3+} .

Debido a que los colores naturales del suelo de la SP son por lo general rojizos, por la presencia de óxidos de hierro, una reducción del Fe^{3+} a Fe^{+2} en el intestino combinado con el incremento en la materia orgánica pudiera generar el color marrón que se observa en las estructuras biogénicas producidas por los oligoquetos.

Casanova (2005) señala que la cantidad de materia orgánica puede generar colores oscuros en los suelos, sin embargo, resalta que los porcentajes de la misma deben ser de aproximadamente 5%. Por otra parte, Quintero (2008) estimó el % de CO en los coprolitos y estos son menores al 2%, por lo que el color oscuro (marrón oscuro o negro) no es indicativo de altas cantidades de materia orgánica, sino mas bien producto de la mezcla (en la época de lluvia) con cenizas provenientes de la quema.

9.8. PRODUCCIÓN DE COPROLITOS.

Las lombrices de tierra que habitan en los sistemas estudiados (SP y SNP), depositan coprolitos que tienen tamaños variables dependiendo del individuo y contenido de sólidos intestinales.

Las estructuras biogénicas epígeas de mayor tamaño asociadas a especies de mediano y gran tamaño (preadultas o adultas) comprendieron dimensiones que variaron aproximadamente entre 1,1-2,8 cm de alto, 2-3 cm de largo y 1,2-2,1 cm de ancho, llegando a pesar individualmente entre 2,26-8,84 g, Tabla XIII y XIV.

En la época de sequía no hubo deposición de coprolitos en la SP y SNP, pero una vez iniciada la época lluvia las lombrices de tierra depositaron sus deyecciones epígeas y particularmente en la SP alcanzaron densidades promedios de 16,8 a 21,13 coprolitos/m², lo cual fue un valor significativo comparado con los valores de densidad promedio de la época de sequía ($p < 0,05$), Tabla XVII.

Tabla XVII: Densidad promedio de coprolitos (n/m².) y desviación estándar en la SP y la SNP.

Mes	Densidad promedio de coprolitos (n/m ² .)	
	SP	SNP
Abril	0,00 (±0,00) a, D	0,00 (±0,00) a, D
Julio	16,80 (±9,00) a, F	1,15 (±3,30) b, D
Agosto	21,13 (±1,93) a, F	1,44 (±0,51) b, D

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Letras minúsculas: Diferencia entre sistemas (SP y SNP).

Letras minúsculas: Diferencia entre los distintos meses de muestreos para un mismo sistema.

La producción de coprolitos anual estimada fue significativamente diferente con valores promedios de 7,67 y 0,20 t/ha.a para la SP y SNP respectivamente (Tabla XVIII). Hay que destacar que para un sistema de sabana natural, como lo es la SNP, este valor esta muy subestimado, ya que la mayoría de los autores reportan valores por encima de 10 t/ha.a. Esta baja tasa de producción de coprolitos (0,20 t/ha.a) reportada para la SNP en este trabajo puede ser resultado de la elección de un lugar donde las lombrices estaban en mínimas cantidades.

Tabla XVIII: Producción de coprolitos promedio (t/ha.a) y desviación estándar en la SP y la SNP.

Sistema	Producción de Coprolitos t/ha.a
SP	7,67 ($\pm 5,38$) a
SNP	0,20 ($\pm 0,22$) b

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre sistemas (SP y SNP).

La actividad de producción de coprolitos epígeos para los oligoquetos estudiados estuvo limitada a la época de lluvia, como también lo reporta Jiménez y col. (1998b) para especies de lombrices de tierra tropicales.

Se observó que los turrículos epígeos tienden a ser depositados cerca de las macollas de las gramíneas, mientras que los subterráneos tienden a ser depositados en distintos niveles del suelo. Sin embargo, se desconoce la proporción de coprolitos totales que es depositada en cada zona (superficial

o subterránea). Especialmente en la época de lluvia la destrucción de los coprolitos es fuerte y esto puede ser un elemento que conlleve la subestimación de los valores de producción si el periodo de espera para la colecta en la época de lluvia es muy largo y esto es quizás otro motivo por el cual los valores de densidad de coprolitos promedio mensual fueron muy bajos comparados con los reportados por autores como Jiménez y col. (1998b) y Lavelle (1983b)

A continuación se realizan algunas comparaciones de valores de producción de coprolitos promedios en distintas localidades, pero resaltando que hay que considerar para la SNP lo antes expuesto sobre la subestimación de la tasa de producción promedio de coprolitos, ya que esta es muy baja (o casi nula), Tabla XIX.

Tabla XIX: Producción de coprolitos en varias localidades tropicales.

<i>Hábitat</i>	<i>Localidad</i>	<i>Coprolitos Producidos (t/ha.a)</i>	<i>Referencia</i>
Pastizales Viejos	Inglaterra	18,8-40,4	Darwin, 1881
Sabana Tropical	Costa de Marfil, África	507	Lavelle, 1975
Sabana Tropical	Carimagua, Colombia	31,3	Jiménez y col, 1998b
Pastizal	Carimagua, Colombia	37,7	Jiménez y col, 1998b
Pastizal	Pará, Brasil	15,2	Thomas y col, 2008
Bosque Tropical	Pará, Brasil	26,7	Thomas y col, 2008
Sabana Tropical	Guárico, Venezuela	7,67	Este estudio
Protegida			
Sabana Tropical	Guárico, Venezuela	0,20	Este estudio

Se puede observar que los valores de producción de coprolitos estimados en estos ecosistemas de sabana tropical (SP y SNP) son inferiores a los reportados por diversos autores para distintos ecosistemas (sabanas tropicales, pastizal y bosque tropical) y esto pudiera estar relacionados con la categoría ecológica y/o con el bajo valor de peso individual que tienen estas estructuras biogénicas comparadas con las producidas por las especies reportadas por los otros autores.

Dependiendo de la categoría ecológica estos individuos tienden a depositar sus heces hacia ciertos niveles del suelo y por lo general distintas especie depositan coprolitos de distinto tamaño, este es el caso particular de especies como *M. carimaguensis* que deposita coprolitos muy grandes (10 cm alto) y frecuentemente en la superficie del suelo por ser una especie anécica, pero en el caso de nuestro estudio los individuos depositan coprolitos de máximo 3 cm y gran parte de las heces son colocadas en las capa 10-30 cm contribuyendo muy poco a la formación de estructura epigeas. Es por ello que aunque estas comparaciones entre los sistemas de distintas localidades son importantes no podemos olvidar la importancia particular que tiene tanto la especie como la categoría ecológica.

Aunque se ha considerado que las sabanas naturales contienen una densidad poblacional de lombrices de tierra moderada, la SNP presentó bajas densidades de lombrices y en consiguiente baja producción de coprolitos epigeos. Es importante destacar que, además del fuego, diversos factores pueden afectar negativamente las poblaciones de oligoquetos entre ellos se encuentran la intensidad del laboreo de los suelos, el empleo de

fertilizantes y el uso de agrotóxicos, entre otros. Por ejemplo, Fragoso y col. (1999) señalan que la deforestación o eliminación de la vegetación natural y los cultivos anuales siempre afectan las comunidades de invertebrados disminuyendo la diversidad y biomasa de los mismos.

Los fertilizantes, por otra parte, pueden tener un efecto directo o indirecto bien sea cambiando la acidez del suelo o la composición vegetal de la zona, alterando de esta manera la entrada de materia orgánica al sistema (Edwards y Bohlen, 1996), mientras que el efecto de agrotóxicos (en ocasiones) se expresa en diferentes intensidades, por ejemplo, las especies anècicas o epigeicas están más expuestas a pesticidas debido a que se alimentan en la capa superficial del suelo (Edwards y Bohlen, 1996).

10. CONCLUSIONES

- Las poblaciones de lombrices de tierra estimadas pertenecen principalmente a la familia Glossoscolecidae.
- La protección de la sabana ha favorecido la proliferación de lombrices de tierra, encontrándose mayores valores promedios de densidad y biomasa de lombrices de tierra en la sabana protegida respecto a la sabana natural sometida a quema y pastoreo.
- Para un mismo sistema (SP o SNP) no se encontraron diferencias significativas con respecto a la densidad y biomasa promedio total de lombrices de tierra entre estaciones (seca y húmeda).
- Durante la época de sequía la SP presentó mayor densidad de individuos en la capa más profunda del suelo, mientras que en la época de lluvia la mayor cantidad de individuos estuvo en la capa más superficial del suelo, esto puede indicar que los individuos migran verticalmente en el suelo cuando las condiciones son desfavorables.
- En la época de sequía la humedad fue el principal factor que determinó la distribución vertical de la densidad de lombrices de tierra en la sabana protegida.

- La clase de tamaño dominante de individuos son los inmaduros y están presente generalmente en época de sequía bajo estivación. En la época de lluvia se observaron algunos adultos.
- La producción de coprolitos epígeos difirió notablemente entre estaciones y entre sistemas (SP y SNP), siendo la densidad de coprolitos promedio mayor en la época de lluvia en la SP. Las estructuras biogénicas fueron por lo general de forma globular.
- La producción de coprolitos epígeos promedio en la sabana protegida fue mayor que en la sabana no protegida, lo que indica una mejora en la actividad de oligoquetos con la protección de la sabana. Sin embargo, los valores estimados son bajos comparados con los reportados para otras sabanas.
- Los oligoquetos bajo estudio fueron categorizados ecológicamente en una categoría intermedia denominada endo-anécica

11. RECOMENDACIONES

- Para mejorar el análisis estadístico es necesario aumentar el número de sitios de muestreo.
- Para una mejor caracterización de la sabana natural (SNP) es necesario analizar una región donde se observe actividad moderada en la producción de coprolitos de lombrices de tierra.
- Es necesario un estudio químico simultáneo complementario para los distintos meses muestreados.
- Se recomienda realizar un cultivo en laboratorio de los individuos típicos para comprender mejor la biología reproductiva de los mismos y reconocer las características de los capullos.
- Se recomienda seguir explorando la taxonomía de estos individuos, ya que por las características de la región, y de los individuos, podrían ser nuevas contribuciones a la taxonomía de invertebrados.

12. BIBLIOGRAFIA.

- Abbadie, L., Gignoux, J., Le Roux, X., Lepage., M. 2006. Lamto: structure, functioning, and dynamics of a savanna ecosystem. Springer, New York, E.U.A.
- Anderson, J. M., Ingram, J. S. 1989. Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. CAB International, Wallingford, U. K.
- Araujo, Y., López-Hernández, D. 1999. Earthworm populations in a savanna-agroforestry system of Venezuelan Amazonia. *Biol. Fertil. Soil.* **29**: 413-418.
- Barois, I., Lavelle, P., Brossard, M., Tondoh, J., Martínez, M., Rossi, J., Senapati, B y colaboradores. 1999. Ecology of earthworm species with large environmental tolerance and/or extended distributions. Págs. 57-85. en: P. Lavelle, L. Brussaard y P. F. Hendrix (eds), Earthworm management in tropical agroecosystems. CAB. International, Wallingford, U.K.
- Benckiser, G. 1997. Fauna In Soil Ecosystems. Marcel Dekker. New York. E. U. A.
- Bennett, M., Reinschmidt, D. 1965. The diurnal cycle and locomotion in earthworms. *Z. Vergl. Physiol.* **51**: 224—226.
- Blydenstein, J. 1962. La sabana de *Trachypogon* del alto llano. *Bol. Soc. Venez. Cien. Nat.* **102**: 139-206.
- Bourliere, F., Hadley, M. 1983. Present day savannas: an overview. Págs. 1–17 en: F. Bourliere (ed), Tropical Savannas. Elseiver, Amsterdam, Londres.

- Bradstock, R.A., Auld, T.D. 1995. Soil temperatures during experimental bushfires in relation to fire intensity: Consequences for legume germination and fire management in south-eastern Australia. *J. Appl. Ecol.* **32**(1):76–84.
- Capowiez, Y., Cadoux S., Bouchand, P., Roger-Estrade, J., Richard, G., Boizard, H.,. 2009. Experimental evidence for the role of earthworms in compacted soil regeneration based on field observations and results from a semi-field experiment. *Soil. Biol. Biochem.* **41**: 711–717.
- Casanova, E. 2005. Introducción a la ciencia del suelo. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Agronomía. CDCH, Segunda Edición, Caracas, Venezuela.
- Chapuis-Lardy, L., Brossard, M. 1995. Modifications et stabilité du phosphore échangeable d'un ferrasol ingeré par un ver géophage. *Acad. Sci. Paris.* **320**: 587-592.
- Chapuis-Lardy, L., Brossard, M., Lavelle, P., Schouller, E. 1998. Phosphorus transformations in a ferrasol through ingestión by *Pontoscolex corethrurus*, a geophagous earthworm. *J. Soil Biol.* **34**: 61-67.
- Coleman, D., Crossley, D. A., Hendrix, P. 2004. Fundamentals of soil ecology. Elsevier Academic Press. California, E. U. A.
- Collins, N. M. 1980. The distribution of soil macrofauna on the west ridge of Gunung (Mount) Mulu, Sarawak. *Oecologia.* **44**: 263-275.
- Corazza, E. J., Brossard, M., Muraoka, T., Coelho Filho M. A. 2003. Spatial variability of soil phosphorus of a low productivity *Brachiaria brizantha* pasture. *Sci. Agr.* **60**: 559-564.

- Darwin, C. 1881. The formation of the vegetable mould through the action of worms with observations on their habits. Murray, Londres.
- Decaëns, T. 2000. Degradation dynamics of surface earthworm casts in grasslands of the eastern plains of Colombia. *Biol. Fertil. Soil.* **32**: 149-156.
- Decaëns, T., Mariani, L., Lavelle, P. 1999a. Soil surface macrofaunal communities associated with earthworm casts in grasslands of eastern plains of Colombia. *Appl. Soil. Ecol.* **13**: 87-100.
- Decaëns, T., Jiménez, J. J., Lavelle, P. 1999b. Effect of exclusion of the anecic earthworm *Martiodrilus carimaguensis*, Jiménez and Moreno, on soil properties and plant growth in grassland of the eastern plains of Colombia. *Pedobiologia* **43**: 835-841.
- Decaëns, T., Galvis, J. H., Amézquita, E. 2001. Propriétés des structures produites par les ingénieurs écologiques à la surface du sol d'une savane colombienne. *Acad. Sci. Paris.* **324**: 465-478.
- Decaëns, T., Lavelle, P., Jiménez, J. J., Escobar, G., Rippstein, G., Schneidmadl, J., Sanz, I. y colaboradores. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the eastern plains of Colombia. *J. Soil. Biol.* **30**: 157-168.
- Edwards, C.A., Bohlen, P.J. 1996. Biology and Ecology of Earthworms, Chapman & Hall, Tercera Edición, New York, E. U. A.
- Edwards, C. A., Lofty, J. 1977. Biology of earthworms. Chapman and Hall, Londres.

- Fragoso, C., Lavelle, P. 1992. Earthworm communities of tropical rain forests. *Soil. Biol. Biochem.* **24**: 1397-1408.
- García, M. J., Cáceres, A. 1990. Soil chemistry changes in a forest-grassland vegetation gradient within a fire and grazing protected savanna from the Orinoco Llanos, Venezuela. *Acta Oecol.***11**: 775-781.
- Güerere, I. 1992. Comparación de parámetros químicos, físicos y de la biomasa microbiana del suelo entre una sabana protegida del fuego y una sabana quemada anualmente. Tesis de Licenciatura, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Guerra, R. T. 1994. Sobre a comunidade de minhocas (Annelida, Ologochaeta) do Campus da Universidade Federal do Acre, Rio Branco, Brasil. *Rev. Brasil. Biol.* **54**: 593-601.
- Guggenberger, G., Zech, W., Thomas, R.J.. 1995. Lignin and carbohydrate alteration in particle-size separates of an oxisol under tropical pastures following native savanna. *Soil. Biol. Biochem.* **27**: 1629-1638.
- Guggenberger, G., Haumaier, L., Thomas, R.J., Zech, W. 1996. Assessing the organic phosphorus status of an Oxisol under tropical pastures following native savanna using ³¹P NMR spectroscopy. *Biol. Fertil. Soil.* **23**: 332-339.
- Hauser, S., Vanlauwe, B., Asawalam, D. O., Norgrove, L. 1997. Role of earthworm in Traditional and Improved Low-Input Agricultura Systems in West Africa. Págs. 113-136 en: L. Brussaard y R. Ferrera-Cerrato (eds), Soil ecology in sustainable agricultural systems, Boca Raton: CRC Press, New York, E. U. A.

- Hernández-Valencia, I. 1996. Dinámica del fósforo en una sabana de *Trachypogon* de los Llanos Altos Centrales Venezolanos. Tesis Doctoral. Universidad Central de Venezuela. Caracas. Venezuela.
- Hickman, C., Roberts, L., Larson, A. 2001. Integrated principles of zoology. Editorial Mc Graw Hill, Onceava Edición, New York, E.U.A.
- Jiménez, J. J., Decaëns, T. 2000. Vertical distribution of earthworms in grassland soils of the Colombian Llanos. *Biol. Fertil. Soil.* **32**: 463-473.
- Jiménez, J. J., Moreno, A. G., Lavelle, P., Decaëns, T. 1998a. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a native species from the well-drained savannas of Colombia. *Appl. Soil. Ecol.* **9**: 153-160.
- Jiménez, J. J., Decaëns, T., Thomas R. J., Lavelle, P. 2001. Soil macrofauna: an available but little-known natural resource. Págs. 1-16, en: J. J. Jiménez, R.J. Thomas (eds), Nature's Plow: Soil Macroinvertebrate Communities in the Neotropical Savannas of Colombia. CIAT, Cali, Colombia.
- Jiménez, J. J., Cepeda, A., Decaëns, T., Oberson, A., Friesen, D. K. 2003. Phosphorus availability in casts of an anecic savanna earthworm in a Colombia Oxisol. *Soil. Biol. Biochem.* **35**: 715-727.
- Jiménez, J. J., Moreno, A. G., Decaëns, T., Lavelle, P., Fisher, M. J., Thomas, R. J. 1998b. Earthworm communities in nature savannas and man-made pastures of the Eastern plains of Colombia. *Biol. Fertil. Soil.* **28**: 101-110.

- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M.. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*. **69**: 373-386.
- Kretzschmar, A., Bruchou, C. 1991. Weight response to the soil water potential of the earthworm *Aporrectodea longa*. *Biol. Fertil. Soil*. **12**: 209-212.
- Lal, R. 1988. Effects of Macrofauna on Soil Properties in Tropical Ecosystems. *Agr. Ecosyst. Environ*. **24**: 101-116.
- Lavelle, P. 1975. Consommation annuelle de terre par une population naturelle de vers de terre (*Millsonia anomala* Omodeo, Acanthodrilidae-Oligochetes) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev. Ecol. Biol. Sol*. **12**: 11-24.
- Lavelle, P. 1978. Les vers de terre de la savane de lamto (Côte d'Ivoire): Peuplements: populations et fonctions dans l'écosysteme. These de Doctorat, Paris VI. Publ. Lab. Zool. E. N. S.
- Lavelle, P. 1983a. The structure of earthworm communities. Págs. 449-465 en: J. E. Satchell (ed), Earthworm ecology: From Darwin to vermiculture. Chapman and Hall, Londres, Inglaterra.
- Lavelle, P. 1983b. The soil fauna of tropical savannas. II. The earthworms. Págs. 485-504 en: F. Bourliere (ed), Tropical Savannas. Elseiver, Amsterdam, Londres.
- Lavelle, P. 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biol. Fertil. Soil*. **6**: 237-251.
- Lavelle, P., Pashanasi, B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yarimaguas, Loreto). *Pedobiologia*. **33**: 283-291.

- Lavelle, P., Spain, A. 2003. *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers, New York, E. U. A.
- Lavelle, P., Maury, M. E., Serrano, V. 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la región de Laguna Verde, Vera Cruz. Época de lluvias. *Inst. Ecol.* **6**: 75-105.
- Lavelle, P., Barois, I., Martin, A., Zaidi, Z., Schaeffer, R. 1989. Management of earthworm populations in agro-ecosystems: a possible way to maintain soil quality?. Pags. 109-122, en: M. Clarholm y L. Bergstroma (eds), *Ecology of arable land-perspectives and challenges*. Kluiven, Estocolmo, Suecia.
- Lavelle, P., Dangerfield, M., Fragoso, C., Eschenbrenner, V., López-Hernández, D., Pashanasi, B., Brussaard, L. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. Págs 1-54 en: P.L. Woomey y M. J. Swift (eds), *The biological management of tropical soil fertility*. John Wiley & Sons, Chichester-New York, E. U. A.
- Lee, K. E., Foster, R. C. 1991. Soil fauna and soil structure. *Aust. J. Soil. Res.* **29**: 745-775.
- López-Hernández, D. 1995. Impact of agriculture and livestock production on tropical soils in Latin America. Págs. 405-418 en: B.L.Turner, A. Gomez-Sal, F. Gonzáles y F. di Castri (eds), *Global Land Use Change: A perspective from the Columbian Encounter*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, España.

- López-Hernández, D., Ojeda, A. 1996. Alternativas en el manejo agroecológico de los suelos de las sabanas del norte de Suramérica. *Ecotropicos*. **9**: 99-115.
- López-Hernández, D., Hernández-Hernández, R. M., Brossard, M. 2005. Historia del uso reciente de tierras de las sabanas de América del sur. Estudio de casos en sabanas del Orinoco. *Interciencia*. **30**: 623-630.
- López-Hernández, D., Lavelle, P., Fardeau, J. C., Nino, M. 1993. Phosphorus transformations in two P-sorption contrasting tropical soils during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae: Oligochaeta). *Soil. Biol. Biochem.* **25**: 789-792.
- Mariani, L., Jimenez, J. J., Asakawa, N., Thomas, R., Decaëns, T. 2007. What happens to earthworm casts in the soil? A field study of carbon and nitrogen dynamics in neotropical savannahs. *Soil. Biol. Biochem.* **39**: 757-767.
- Miranda, A.C., Miranda, H.S, Dias I.F.O., Dias B.F.S. 1993. Soil and air temperatures during prescribed cerrado fires in Central Brazil. *J. Trop. Ecol.* **9**:313–320.
- Nemeth, A. 1981. Estudio ecológico preliminar de las lombrices de tierra (Oligochaeta) en ecosistemas de bosque húmedo tropical en San Carlos de Río Negro. Tesis de licenciatura, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Ortiz, B., Fragoso, C., M'Boukou, I., Pashanasi, B., Senapati, B., Contreras, A. 1999. Perception and use of earthworms in tropical farming systems. Págs. 239-249 en: P. Lavelle, L. Brussaard y P. Hendrix (eds),

- Earthworms management in tropical agroecosystems, CAB International, New York, E. U. A.
- Oyedele, D. J., Schjonning, P., Amusan, A. A. 2006. Physicochemical properties of earthworm casts and uningested parent soil from selected sites in southwestern Nigeria. *Ecol. Eng.* **28**: 106-113.
- Perreault, J., Eriksen-Hamel, N., Whalen, J. 2007. Temporal and spatial dynamics of earthworm surface casting in a temperate soybean agroecosystem. *Appl. Soil. Ecol.* **37**:10-17.
- Quintero, E. 2008. Estudio en C y N en suelos y coprolitos de las comunidades de oligoquetos ubicadas en sabanas del Orinoco. Tesis de licenciatura, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Ramia, M. 1967. Tipos de sabanas en los llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cien. Nat.* **27**: 264-288.
- Ramírez, N. 2003. Diversidad de especies y estructura de la vegetación de una comunidad de sabana en los Altos Llanos Centrales venezolanos. *Acta. Biol. Venez.* **23**: 37-65.
- Rangel, A. F., Thomas, R. J., Jiménez, J. J., Decaëns, T. 1999. Nitrogen dynamics associated with earthworm casts of *Martiodrilus carimaguensis*, JJiménez and Moreno, in a Colombian savanna Oxisol. *Pedobiologia.* **43**: 557-560.
- Righi, G. 1971. Sobre la familia Gossoscolecidae (Oligochaeta) no Brasil. *Arq. Zool. S. Paulo.* **20**: 1-96.
- Rippstein, G., Amezcua, E., Escobar, G., Grollier, C. 2001. Condiciones naturales de la sabana Págs. 1-21 en: G. Rippstein, G. Escobar y F.

- Motta (eds.), Agroecología y Biodiversidad de las Sabanas en los Llanos Orientales de Colombia. CIAT, Cali, Colombia.
- Roots, B. I. 1955. The water relations of earthworms. II. Resistance to desiccation and immersion and behaviour when submerged and when allowed choice of environment. *J. Exp. Biol.* **33**: 29-44.
- Royo., Gomez, J. 1956. Léxico estratigráfico de Venezuela. Ministerio de Minas e Hidrocarburos, Dirección Geología, Caracas.
- San José, J. J., Fariñas, M. R.. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology*. **64**: 447-453.
- San José, J. J., Fariñas, M. R. 1991. Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savanna protected for 25 years. *Acta. Ecol.* **12**: 237-247.
- Silva, J. F., Zambrano, A., Fariñas, M. R. 2001. Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *J. Biogeogr.* **28**: 977-983.
- Suthar, S. 2009. Earthworm communities a bioindicator of arable land management practices: A case study in semiarid region of India. *Ecol. Indic.* **9**: 588-594.
- Tomas, F., Rossi J-P., Decaëns, T., Grimaldi, M., Lavelle, P., da Silva Martins, P. F., Garnier-Zarli, E. 2008. Comparative analysis of *Andiodrilus pachoensis* cast in forest and pastures of South-Eastern Amazon (Brazil). *Eur. J. Soil. Biol.* **30**: 1-09.

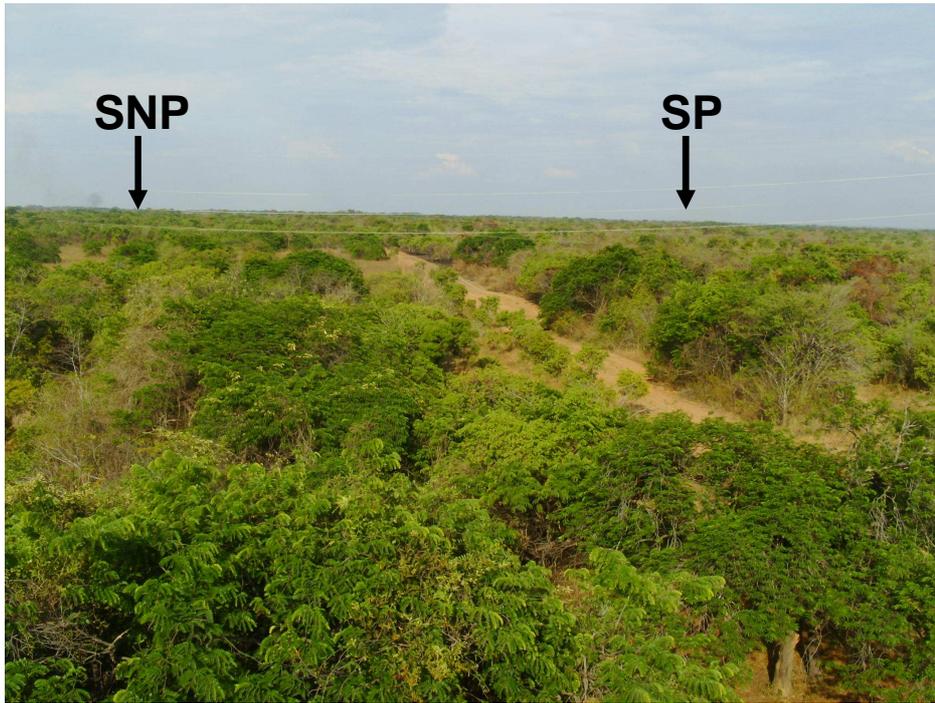
Walter, H., Medina, E. 1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Bol. Soc. Venez. Cien. Nat.* **119/120**: 212-240.

Whalen, J., Sampedro, L., Waheed, T. 2004. Quantifying surface and subsurface cast production by earthworms under controlled laboratory conditions. *Biol. Fertil. Soils.* **39**:287–291.

Consulta En línea:

NRCS. 2009. The color of soil. NRCS, USDA. URL: http://soils.usda.gov/education/resources/k_12/lessons/color/index.html

ANEXOS.



Anexo 1: Vista general de los dos sistemas estudiados (SP y SNP).



A



B

Anexo 2: Aspecto del suelo en algunas zonas de la sabana no protegida, SNP, en el mes de abril (A y B). Los suelos de SNP se caracterizan por la ausencia de una cobertura vegetal continua. La planta herbácea más dominante en época de sequía es el mastranto.



A



B

Anexo 3: Aspecto del suelo en algunas zonas de la sabana protegida luego de la quema en abril de 2009 (A y B). La SP perdió aproximadamente el 90% de la cobertura vegetal. Se puede observar que las cenizas cubren el suelo, pero los fuertes vientos las arrastran hacia otros sectores ya que no hay resistencia.



A



B



C



D

Anexo 4: Proceso de extracción de los estratos de suelos y medición de temperatura (A, B, C y D).



A



B

Anexo 5: Unidades muestrales para la colección de coprolitos en la SNP para el mes de Julio (A y B).



A



B



C

Anexo 6: Coprolitos con diversas formas en la SP. A) Hebras. B y C) Globulares, degradado y en buen estado respectivamente.



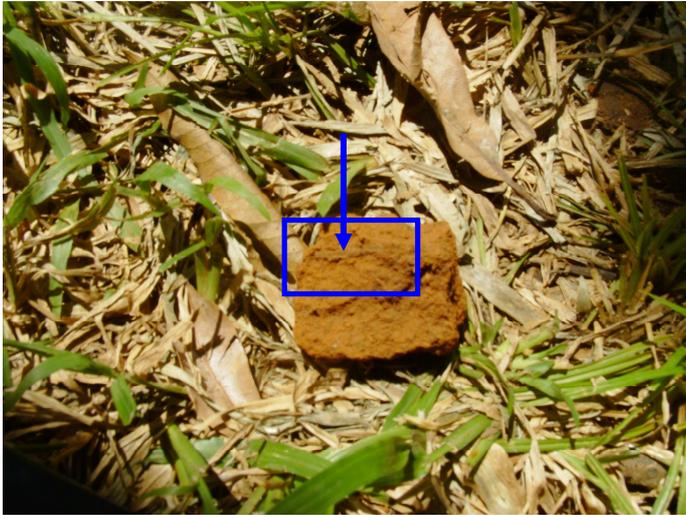
Anexo 7: Coprolitos envejecidos acumulados en la SP observados en abril.



Anexo 8: Marcas de arado en la SNP



Anexo 9: Esfera incrustada en el suelo indicando individuos en estivación en la SP en época de sequía.



Anexo 10: Fragmento de suelo con marcas de galería y producción de coprolitos subterráneos



Anexo 11: Extracción manual de las lombrices de tierra.



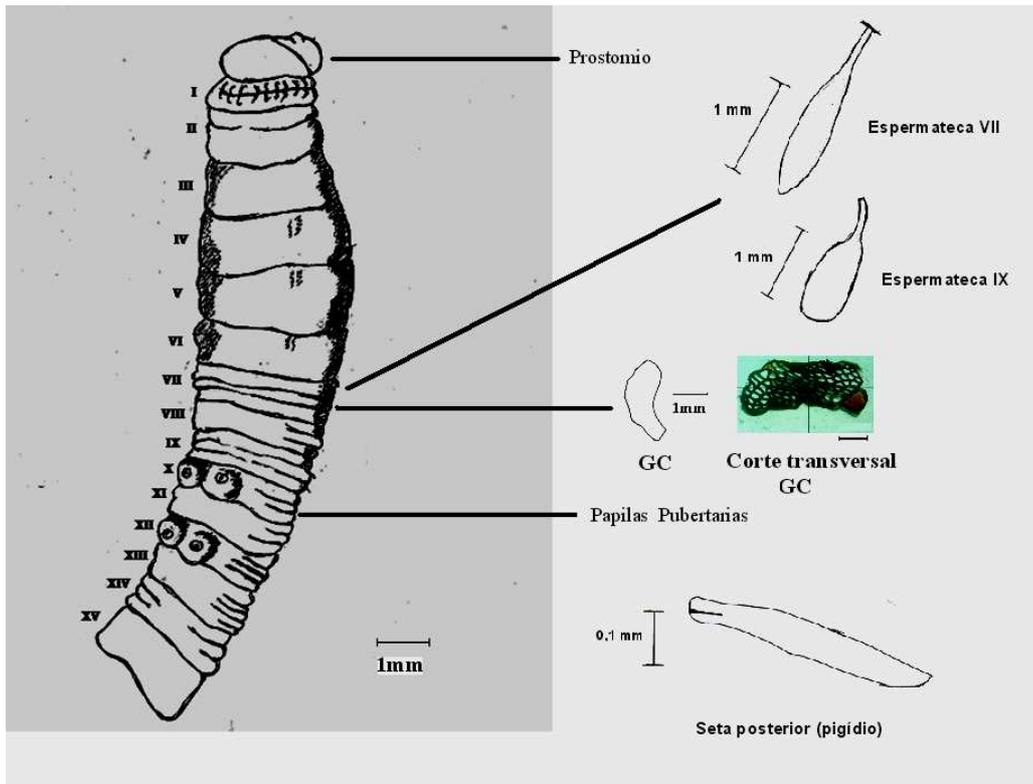
Anexo 12: Método de flotabilidad de capullos. Los capullos en buen estado tienden a flotar en agua facilitando su extracción. El capullo de la figura corresponde a un individuo de la especie *E. foetida*.



A

B

Anexo 13: Lombriz de tierra más común en la SP. A) Este es un individuo adulto clitelado pero incompleto. B) Individuo fijado en formol.



Anexo 14: Lombriz de tierra más común en la SP. Esquema indicando algunas características anatómicas.

Anexo 15: Descripción del holotipo más común (Ver Anexo 14).

Holotipo 1: Una muestra de un individuo maduro completo se encuentra en el laboratorio de crustáceos.

Anatomía externa.

Longitud de los individuos adultos de aproximadamente 12-15 cm, diámetro postclitelar de 2 a 3 mm. El número de segmentos máximo en los individuos estudiados es 255. Los individuos vivos presentan coloración rosada, pero no presentan pigmentación después de fijados.

Cuerpo con forma cilíndrica en sección transversal. El prostomio es tentacular y el peristomio presenta surcos longitudinales visibles. El clitelo comienza en el segmento XV y finaliza en el segmento XXII (8 segmentos)

con forma anular. Segmentos bianulares entre los segmentos X-XIII, lisos en el clitelo y trianulares a partir del XXIII.

Setas empiezan en el segmento II presentando arreglo setal de tipo lumbricine ampliamente pareadas, 8 por segmento. Las setas se distribuyen regularmente a lo largo de los segmento exceptuando los últimos segmentos cercanos al pigidio donde el arreglo setal es de tipo quinculex, típico de mucho de los individuos pertenecientes a la Familia Glossoscolecidae. En el segmento VI las distancias relativas de las setas (aa:ab:bc:cd) es 5,1: 0,9: 4: 0,9.

Un par de parches copulatorios alargados es visible a partir de 1/3 del segmento XIX hasta 1/3 del segmento XXII

Poros dorsales ausentes. Poros nefridiales comenzando en la región preclitelar visibles en los segmentos 10/11 a nivel de las setas *cd*. Los poros masculinos y femeninos son microscópicos. Los poros espermatecales no fueron observados externamente.

Papilas genitales redondeadas alrededor de las setas *a* y *b* en X, XII, XVI-XX, en el segmento XV se observa una sola papila en la seta *a* izquierda.

Anatomía interna.

Molleja en segmento VI con forma cilíndrica, tres pares de espermatecas alargadas, sin divertículos, en los segmentos VII-IX, con apertura entre las setas *cd*. Los septos V-IX son musculosos y en forma de embudos, observándose tres pares de glándulas calcíferas con forma de cotiledón en los segmentos VII-IX. Las glándulas calcíferas presentaron estructura de tubular paniculada con aproximadamente 107 túbulos a nivel medio. Los segmentos 10-14 están desplazados en forma de embudo, de tal manera que algunos órganos no se corresponden con los segmentos externos.

En el segmento XI se observan un par de vesículas seminales grandes que se extienden hasta el segmento XV, el primer par más pequeño que el segundo. Estas vesículas se unen a dos pares de corazones latero-esofágicos ubicados en XI, XII. Un par de sacos iridiscentes se observan en

la parte inferior fusionados a las vesículas seminales cercanos al segmento X, XI, quizás sean los sacos testiculares, de ser así el individuo es Holoico. No se pudo observar los ovarios y embudo respectivo. Se observó un conducto blanquecino intraparietal en la región izquierda que desembocaba en el segmento XIX, posiblemente sea el vaso deferente.

Intestino comienza en el segmento XIII con presencia de tiflosol. Se observaron pares de holonefridios en la región clitelar con una vejiga amplia y arcas nefridiales en forma de tubos enrollados.

Diagnóstico:

La presencia de tres pares de glándulas calcíferas en VII –IX, las tres con estructura tubular paniculada, asociado con la presencia de dos pares de vesículas seminales, ausencia de sacos copulatorios y posiblemente holoico aproxima a estos individuos al género *Rhinodrilus*.

Holotipo 2: Similar al holotipo 1, exceptuando caracteres como: Prostomio invaginado, ausencia de parches en las mismas regiones, Glándulas calcíferas con forma más cilíndrica, vesículas seminales más pequeñas y aproximadamente iguales, en algunos individuos preadultos están separadas, septos 10-15 externos se corresponden con los internos, arreglo setal en el pigidio no del todo quinculex.