
La actividad de la macrofauna (Termitas y Oligoquetos) en los suelos de sabana
Soil activity of macrofauna (Termites and Oligochaeta) in savanna soils

Danilo López-Hernández

Laboratorio de Estudios Ambientales, IZT, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela,
Caracas 1041-A. Apdo 47058. Caracas, Venezuela y Centro de Estudios para el Desarrollo de la
Agroecología Tropical, Universidad Simón Rodríguez. Venezuela.

RESUMEN

De los componentes de la macrofauna del suelo las lombrices de tierra y las termitas aparecen como los grupos más conspicuos. En los ecosistemas templados el primer grupo tiene una actividad muy marcada en los procesos de descomposición de la materia orgánica (m.o.) e induce cambios de las propiedades físico-químicas y biológicas del suelo a través de los procesos de construcción de túneles y generación de mucus y deyecciones.

ABSTRACT

Earthworms and termites appear as the most conspicuous components of soil macrofauna. Earthworms in the temperate ecosystems play a dominant role on the decomposition processes of organic matter (o.m.) inducing changes in the physicochemical and biological properties of the soil through the construction of galleries and the excretion of mucus and casts. A similar role in the decomposition processes of

Un rol similar en los procesos de descomposición de m.o. tienen las termitas en los ecosistemas sub-tropicales y tropicales de África y Australia; aunque en las sabanas de América del Sur el papel de las termitas siempre se ha considerado menor. En este ensayo se llama la atención a la escasa información que se ha generado en las sabanas de la Orinoquía en relación a la presencia, distribución y rol de ambos componentes de la pedofauna. No obstante, ha sido bien establecida la íntima relación que existe entre la abundancia de la macrofauna del suelo y la fertilidad del mismo. Más aún, recientes investigaciones demuestran que estos grupos son claves en la evaluación del impacto de prácticas agronómicas y ambientales indeseables. Se discute el potencial uso de poblaciones de termitas y lombrices de tierra en el mejoramiento de la fertilidad en suelos de sabanas.

Palabras claves: macrofauna, Termitas, Oligochaeta, sabanas, descomposición

o.m. for tropical and sub-tropical environments have been ascribed to termites in Africa and Australia, however, in neotropical savannas the importance of termites is considered secondary. Nonetheless, it is a well established fact that those pedofauna components are important keys in the evaluation of the impact of agronomic and environmental non-sound practices and in the conformation of soil fertility. This paper examines the intimate relationship that exists between soil macrofauna abundance and soil fertility and also point out to the relatively scarce information that we have on the taxonomy and biology of both components of soil fauna in Orinoquia savannas. The effect of the management of termite and earthworm populations on soil fertility is discussed.

Key words: macrofauna, Termites, Oligochaeta, savannas, decomposition

INTRODUCCIÓN

En los procesos que conllevan a la conformación de los suelos tanto en ambientes templados como en tropicales, el papel de la macrofauna ha sido bien reconocido, particularmente la influencia que ejercen estos organismos a lo largo del perfil en aspectos ligados a la física y química (principalmente bioquímica) de suelos.

Desde hace décadas en los ambientes tropicales hemos reconocido la importancia de los invertebrados (lombrices de tierra y termitas) en la estructuración y conformación física del perfil, al igual que su rol en los procesos de descomposición de la materia orgánica (Lavelle, 1978; López-Hernández, 1981). Si bien, el desarrollo de un suelo es un proceso que toma miles de años, desde los primeros momentos en que se establece la sucesión serial, se implantan (colonizan) en el incipiente perfil, en general caracterizado por su escaso contenido de materia orgánica (m.o.) componentes de la macrofauna (m.f.) que logran adaptarse a esos ambientes. A medida que el suelo evoluciona los niveles de m.o. incrementan y con ello la biomasa y diversidad de organismos del mismo, constituyéndose estas últimas características en excelentes indicadores de la calidad del suelo. En esta contribución se pretende: i) hacer un sumario de los principales componentes de la macrofauna del suelo en términos de su biomasa y el efecto de las prácticas de uso de la tierra; ii) analizar la actividad de la población de oligoquetos y termitas en la dinámica del C,N y P en suelos de sabanas¹; y iii) discutir aspectos ligados a la manipulación de la pedofauna para mejorar la calidad (fertilidad) de los suelos de sabanas.

La presencia de la macrofauna en el ambiente

La fauna del suelo de acuerdo a su tamaño se divide en : micro, meso y macrofauna, términos que de una manera un tanto arbitraria se corresponden con invertebrados de > 0.2 mm, 0.2-2.0 mm y < 2.0 mm de diámetro, respectivamente (Lavelle *et al* 1994). Por su tamaño la macrofauna puede ser detectada a simple vista, sin embargo su presencia en el ambiente es más fácilmente ubicada por las estructuras

¹ También ha sido muy bien estudiado el papel que tienen los componentes de la macrofauna en la conformación de las propiedades físicas del perfil, en particular la granulometría, estudios que por razones de espacio no se consideraran en esta revisión

que generan a través de sus actividades, así son bien conocidos los nidos en forma de montículos que caracterizan a las termitas de algunas especies africanas, montículos que en algunos casos superan los 4 m (Pomeroy, 1977; López-Hernández, 1981); los oligoquetos (lombrices de tierra) si bien no producen estructuras de estas características son bien conspicuos en los sitios donde se encuentran por los coprolitos que generan, también en este caso se ha señalado una influencia sorprendente sobre el paisaje ya que se han reportado acumulaciones hasta de 200 t de coprolitos por ha, lo que representa una parte apreciable de la denominada capa arable. Cabe destacar que muchas de las estructuras resultantes de la actividad de la pedofauna no son directamente visibles, por tratarse de estructuras en forma de galerías y caminos subterráneos que construyen tanto lombrices como termitas; de manera tal que la influencia que la pedofauna ejerce sobre los ecosistemas terrestres es mucho mayor en el radio de acción o influencia de las lombrices de tierra (drislófera) o de las termitas (termitósfera) que la actividad directamente visible *per se* (Boyer, 1971).

Macrofauna y sostenibilidad agrícola y ambiental

Un buen suelo agrícola siempre ha sido relacionado con la abundante presencia de aquellos componentes de la m.f. subjetivamente considerados como benéficos, nos referimos en este caso básicamente a las lombrices de tierra (las termitas de manera general son consideradas por los agricultores como plagas), de manera tal que al ser escasa la población de oligoquetos disminuye la valoración subjetiva de esa "fertilidad": Análisis más rigurosos han confirmado esa suposición, encontrándose que las prácticas agrícolas de altos insumos, ahora consideradas como insostenibles tienden, entre otros daños ambientales, a eliminar la biomasa y la diversidad en la población de oligoquetos (Lavelle *et al.* 1994, Decaëns *et al.* 1994). En el caso de las termitas, la alteración del ecosistema natural para fines agrícolas induce cambios también drásticos, puesto que el laboreo y otras prácticas eliminan radicalmente las comunidades de estos organismos. Tal situación es natural que ocurra aun bajo una agricultura de corte conservacionista (labranza reducida o cualquiera de estas modalidades). Sin embargo, conviene anotar que bajo los esquemas de bajos insumos en que sobreviven algunas comunidades rurales africanas ha sido cuestionada la eliminación total de los termiteros de los campos de cultivos.

En lo que concierne a los impactos ambientales sobre la m.f. en las últimas décadas se ha establecido como las prácticas agrícolas e industriales que afectan al ambiente tienen un efecto muy marcado sobre la m.f., no solo sobre las lombrices de tierras y termitas, sino también sobre las comunidades de microartrópodos, en particular las poblaciones de hormigas (Netuzhilin *et al.* 1998).

La estructura de la macrofauna de suelos tropicales bajo diferentes uso de la tierra en términos de abundancia y biomasa de grupos taxonómicos

De acuerdo a un survey realizado por Lavelle *et al.* (1994) los menores valores de pedofauna en condiciones tropicales se encuentran en cultivos anuales establecidos sobre vegetación natural recientemente deforestada (5,12 g peso fresco/m²) con una distribución muy similar para los diferentes grupos taxonómicos (principalmente lombrices de tierra, termitas y hormigas), valores que incrementan a 38,01 para las plantaciones forestales y los barbechos, pero con dominancia de los oligoquetos. Cuando se analizan los ecosistemas naturales los valores de biomasa son más altos en el caso de las sabanas (32,06 g peso fresco/m²) en relación a los bosques (20,52 g peso fresco/m²), con predominancia de oligoquetos y hormigas en las sabanas y una mayor biomasa de miriápodos en el bosque. Los pastizales tropicales por su abundancia en materia orgánica y mejor disponibilidad nutricional en general presentan los mayores valores de biomasa en ecosistemas tropicales (73,20 g peso fresco/m²) distribuida básicamente en las comunidades de oligoquetos, con una escasa representación de los coleópteros.

Papel de la macrofauna de los suelos de sabanas en la dinámica de la materia orgánica y nutrientes

Los invertebrados del suelo influyen la dinámica de las transformaciones de la m.o. en un amplio rango de escalas temporales y espaciales. Los hábitos alimenticios y las actividades digestivas *per se* tienen efectos importantes en la dinámica de la m.o. y en consecuencia afectarán de manera significativa-

va el suelo o material que se ingiere a través de tres procesos: la escogencia del sustrato alimenticio que se ingiere que depende del hábito alimenticio (hojarasca, suelo, detrito); la desintegración de los materiales orgánicos (esto es, la fragmentación y modificación física sin que ocurran cambios químicos) y la asimilación y excreción de metabolitos (nutrientes y mucus).

Efectos de corta y larga duración

En el corto tiempo, el paso de la materia orgánica a través del tracto digestivo de la pedofauna (minutos a horas) induce cambios significativos en el contenido y composición de la m.o. de la deyección (coprolito) con cambios igualmente acentuados en las comunidades microbianas y en los niveles disponibles de los elementos afectados por el proceso (Barois y Lavelle 1986; López-Hernández *et al.* 1993). Mas aun el proceso de envejecimiento (meses a años) de estos coprolitos induce mayores cambios desde el punto de vista bioquímico y microbiológico que al final tienen una gran repercusión espacial (superficie que afectan), contribuyendo como un todo a la conformación del perfil. Estos procesos han sido bien documentados particularmente en el caso de las lombrices de tierras y las termitas (Boyer, 1971; Lee y Wood, 1971; Lavelle *et al.*, 1994).

Efectos de la selección de alimentos para la macrofauna predominante en suelos de sabanas

Se examinará principalmente los hábitos alimenticios de m.f. (termitas y oligoquetos) en suelos de sabanas y la influencia que esto pueda tener sobre la dinámica y flujos de nutrientes en el ecosistema. La selección de alimento va a depender mucho de la categoría ecológica del invertebrado. Los invertebrados epigeicos que viven y se alimentan en la hojarasca superficial (Bouché, 1977) producen *in situ* modificaciones importantes de la hojarasca y madera en descomposición; en esta categoría se incluyen algunas pequeñas lombrices de tierra pigmentadas y los milipedos tropicales (Dangerfield, 1990). Menos asociados a los horizontes superficiales se encuentran los organismos anécicos que se alimentan igualmente de la hojarasca superficial pero que construyen galerías subterráneas y nidos que le sirven de habitación, estos invertebrados producen una profunda modificación del perfil ya que exportan la hojarasca de la superficie mezclándola íntimamente con los materiales del subsuelo. La mayoría de las termitas y lombrices de tierra caen en esta categoría. Los invertebrados endogéicos viven en el interior del suelo propiamente, consisten básicamente de termitas y lombrices de tierra no pigmentadas, son geófagos y se alimentan de la materia orgánica del suelo y de raíces vivas o muertas. Los organismos endogéicos producen coprolitos que contribuyen de manera sustancial en la génesis de los macroagregados de la estructura del suelo (Lavelle *et al.* 1994).

Dinámica de carbono, nitrógeno y fósforo en coprolitos de lombrices de tierra

Una proporción importante del material ingerido y asimilado por las lombrices de tierra se secreta como mucus intestinal y cutáneo, el cual tiene una mayor relación C/N que el material original (Martin *et al.* 1987). Como consecuencia de este aumento en la relación C/N, los excesos de N deben ser excretados como amonio. Otro mecanismo de excreción de N es el rápido recambio de nitrógeno en la biomasa de la lombriz de tierra (Barois *et al.* 1987). El N así liberado es mezclado con el suelo y enriquece el coprolito. La proporción de amonio liberado en los coprolitos y la evolución posterior de ese amonio hacia nitratos (nitrificación) o reorganización (inmovilización) varía de acuerdo a la especie y tipo de suelo (Barois *et al.* 1987).

En general los contenidos de N en los coprolitos (turrículos) son mucho mayores que los del suelo control, lo que ha sido ampliamente reportado para bosques y sabanas tropicales. Lavelle *et al.* (1992) para pastizales de Yurimaguas, Perú documenta: una acumulación total de 100 kg/ha de nitrógeno mineral y que el N-microbiano es muy superior en los turrículos (~ 60 kg/ha) respecto al suelo control (~ 6 kg/ha), estos valores de N microbiano descienden a medida que ocurre el envejecimiento del coprolito (Lavelle *et al.* 1994).

La disponibilidad del fósforo también es muy afectada por la actividad de las lombrices endogéicas (López-Hernández *et al.* 1993; Brossard *et al.* 1996). López-Hernández *et al.* (1993) en un experimento realizado para medir la liberación de P en dos suelos de capacidad de adsorción contrastantes: un vertisol con una alta capacidad de retención (Laguna Verde, México) y un alfisol arenoso de baja capacidad de retención de P (Lamto, Costa de Marfil) demostraron mediante el uso de técnicas isotópicas que luego que el suelo pasaba a través del tracto digestivo de *Pontoscolex corethrurus* los niveles de P soluble en agua y de P-intercambiable eran mayores en los turrículos que en el suelo control (Cuadro 1, López-Hernández *et al.* 1993). Igualmente, en este experimento se demostró el efecto del envejecimiento del coprolito con un incremento en la disponibilidad del P que fue atribuida al efecto de las poblaciones microbianas asociadas mediante un posible rol de los ácidos orgánicos (López-Hernández *et al.* 1993). Un experimento similar pero sin el uso de las técnicas isotópicas fue realizado por Brossard *et al.* (1996) para la lombriz de tierra endogéica y peregrina *Polypheretima elongata* en un vertisol de la Martinica encontrándose un incremento significativo en el P-resina respecto al suelo control. Los incrementos observados en la disponibilidad de P en ambos experimentos pueden estar enmascarados por la selección que hacen las lombrices de tierra de sus alimentos, materiales que pudiesen estar enriquecidos en fracciones más disponibles de P; el experimento realizado por Brossard *et al.* (1996) y un estudio posterior efectuado por Chapuis-Lardy *et al.* (1998), demuestran que ambos procesos: selección selectiva e ingestión de partículas finas y la mineralización del P-orgánico durante el tránsito a través del tracto digestivo tienen un efecto en el incremento de la disponibilidad de P en los turrículos respecto al suelo control.

Cuadro 1. Formas disponibles de P-inorgánico (soluble en agua e intercambiable) en coprolitos de *Pontoscolex corethrurus* en dos suelos con diferentes capacidades de adsorción de P. Adaptado de López-Hernández *et al.* 1993.

Sitios	P soluble en agua	P intercambiable
Lamto, Costa de Marfil (alfisol arenoso)		
Control	0,060	2,00
Coprolito (12 horas)	0,158	6,00
Coprolito (96 horas)	0,499	15,89
Laguna Verde México (vertisol)		
Control	0,026	15,00
Coprolito (12 horas)	0,021	10,11
Coprolito (24 horas)	0,053	43,33
Coprolito (96 horas)	0,032	11,44

Dinámica de carbono, nitrógeno y fósforo en termiteros

La literatura sobre los contenidos de carbono, nitrógeno y fósforo en termiteros y suelos asociados es muchas veces contradictoria (Lee y Wood, 1971; López-Hernández y Febres 1984) aunque en general se señala que los niveles de los mismos son superiores en los termiteros, tal acumulación está relacionada con la actividad de la termita y en particular con sus hábitos alimenticios (Boyer, 1971; López-Hernández y Febres 1984; Abbadie y Lepage, 1989). En general, los niveles de C en los termiteros son superiores a los de los suelos acompañantes (Arshad *et al.* 1988; Garnier-Sillam *et al.* 1989), lo que no es de extrañar, ya que los nidos y cavidades epigeas e hipogeas de los termiteros son construidos con saliva y material fecal (Lee y Wood, 1971; San José *et al.* 1989), por otra parte, las termitas en particular las de sabanas acostumban acumular el material vegetal recolectado en el interior del termitero (López-Hernández y Febres 1984).

Los detritos fecales de las termitas tienen bajos contenidos nutricionales, particularmente en N, el cual es eficientemente conservado durante su tránsito a través del tracto digestivo, aunque en muchos reportes se señala un incremento en el contenido de N total en el termitero respecto al suelo adyacente (Lee y Wood, 1971; Abbadie y Lepage, 1989; López-Hernández, 2001) en este respecto Sylvester-Bradley y Gomez (1982) han reportado fijación biológica de N asociada al sistema digestivo de *Nasutitermes ephratae*, una termita consumidora de gramíneas, muy común en las sabanas del norte de Sudamérica (Colombia, Venezuela y norte de Brasil) niveles significativamente superiores de C (Cuadro 2) y nitrógeno mineral en forma principalmente amoniacal (Cuadro 3), los valores de amonio encontrados en los nidos de termitas (~ 1500 µg/g) indican que por los menos el 20% del N total se encuentra como N mineral.

Cuadro 2. Producción diaria de CO₂ (µg C g⁻¹) durante el periodo de incubación en termiteros y suelos asociados. Adaptado de López-Hernández 2001.

Tiempo de incubación (d)	0	2	7	14	21	28
Termitero	156.75	125.58	131.23	70.28	108.6	92.31
Suelo	46.80	32.74	23.72	12.74	19.28	20.81

Cuadro 3. Producción de amonio y nitratos (µg C g⁻¹) durante el periodo de incubación en termiteros y suelos asociados. Adaptado de López-Hernández 2001.

Tiempo de incubación (d)	0	2	7	14	21
NH ₄ Termitero	1497± 25	1514± 18	1528± 30	1463± 219	1522± 15
NH ₄ Suelo	29.5± 1.6	30.8± 0.36	39.9± 4.4	20.8± 0.7	20.4± 1.4
NO ₃ Termitero	2.44±0.11	2.83± 0.08	3.58± 0.16	4.64± 0.31	10.3± 0.04
NO ₃ Suelo	2.94±0.86	3.35± 0.06	4.34± 0.95	6.39± 3.83	6.13± 0.30

Como es bien conocido el P es un elemento limitante en los suelos meteorizados de sabanas. Estudios preliminares para termitas australianas (Lee y Wood, 1971) indicaron que los suelos afectados por termitas no diferían mayormente en cuanto a contenido de P-total de los suelos adyacentes, sin embargo Wood *et al.* en 1983 reportaron que para termitas húmicas el contenido de P en el termitero incrementaba significativamente respecto al suelo asociado. Resultados similares han sido obtenidos por López-Hernández *et al.* (1989) y López-Hernández (2001) en termiteros de *Nasutitermes ephratae* (Cuadro 4). En esos estudios se encontró que todas las fracciones de P fueron significativamente superiores en los nidos de *Nasutitermes* que en los suelos adyacentes. Como es de esperar los niveles de P-resina son insignificantes en los suelos meteorizados de sabanas, sin embargo en los termiteros alcanzan valores solo comparables a los de suelos mollisoles de alta fertilidad natural (López-Hernández y Niño, 1993). Un resultado similar se encuentra cuando se comparan los valores de Pi y Po solubles en agua (Cuadro 4).

Cuadro 4. Fraccionamiento de fósforo en termiteros y suelos asociados ($\mu\text{g/g}$).
Adaptado de López-Hernández 2001.

	Resina	Pi soluble agua	Po soluble agua	P microbiano	Pi-NaOH	Po-NaOH	HCl-P	P Residual	P Total
Termitero	12.50 \pm 0.56	4.59 \pm 0.98	19.47 \pm 1.57	26.68 \pm 7.46	87.52 \pm 0.11	56.93 \pm 0.10	14.80 \pm 0.96	288.2	484
Suelo	1.92 \pm 0.01	0.72 \pm 0.21	11.88 \pm 3.75	7.26 \pm 2.53	12.21 \pm 3.46	18.50 \pm 0.64	1.85 \pm 0.56	167.9	215

Estos estudios han sido extendidos a otras especies de termitas en el África ecuatorial (Costa de Marfil, D. López-Hernández y M. Lepage, resultados no publicados) y la conclusión general es que el efecto de las termitas sobre la dinámica del P esta íntimamente relacionado con sus hábitos alimenticios, al igual que con la naturaleza del material con que construyen sus nidos.

¿Se puede manipular la macrofauna del suelo para mejorar la fertilidad de los suelos de sabanas?

Experimentos con termitas

Cuando se analiza el contenido de nutrimentos en las diferentes estructuras de los termiteros, al ser en general los contenidos de los elementos biogénicos (C, N, P) en estas estructuras biológicas superiores a los escasos (deprimidos) valores de estos elementos en los suelos tropicales altamente intemperizados, resulta obvio que estos materiales pueden ser usados como abono (Watson, 1977); de hecho, partes de los termiteros son usados como enmienda en algunos sistemas de cultivos tropicales (Swift *et al.*, 1989). Es común observar que en los termitaria son más abundantes y con mayor porte las plantas de sabanas que en el suelo asociado (observación personal en paisajes de la Gran Sabana, Edo. Bolívar, Venezuela); experimentos más precisos realizados por Okello-Oyola *et al.* (1986) para la región semiárida del noreste de Australia demuestran que *Stylosantes hamata* y *Digitaria ciliaris* incrementan significativamente su producción cuando se implantan en nidos de *Amitermes laurensis*. López-Hernández y Febres (1989) discutieron el papel agroecológico de las termitas y señalan que las evidencias experimentales son aun incompletas y contradictorias y que tal estudio requiere de un conocimiento profundo de la biología de las especies, así como de las tasas de transferencias tanto energéticas como nutricionales entre la termita y el medio ambiente.

La posibilidad de usar los termiteros como enmienda es un hecho en las comunidades africanas rurales, en donde en algunos casos el paisaje está dominado por la presencia de nidos de estos insectos, la ponderación en peso por ha de los termiteros es por tanto elevada, Watson (1977) señala 620 t/ha para *Macrotermes falciger*, valor muy superior al calculado por López-Hernández y Febres (1989) para los termiteros de *Trinervitermes geminatus* en la Costa de Marfil (7.5 t/ha), que sin duda fue sobrestimado al incluir en su cálculo el caso extremo de sabanas con una alta densidad de nidos (50 termiteros/ha, de acuerdo a Josens (1972). Si tomamos en consideración los altos niveles de nutrimentos, no solo biogénicos (C,N,P) sino también de K, Ca y Mg acumulados en los termiteros de sabanas australianas (Lee y Wood, 1971); africanas (Boyer, 1971; López-Hernández y Febres, 1984, 1989); suramericanas (López-Hernández *et al.* 1990) el uso de los termitaria como abono se podría justificar dentro de una política de bajos insumos, pero en todo caso, la posibilidad de usar ese material como recurso sostenible estaría limitada en algunas sabanas africanas (v.g. Costa de Marfil) por la relativa escasez y poco porte de nidos en el medio y su respectiva tasa de renovación una vez que desaparezcan, en el caso específico de las sabanas del norte de Sudamérica, con una menor densidad (San José *et al.* 1989) y nidos de menor porte, el potencial uso de termitarias en esquemas de manejo agroecológico está aun mas limitado.

Experimentos con lombrices de tierra

La posibilidad de “domesticación” de las poblaciones autóctonas e introducidas de lombrices de tierra lucen más promisorias. La producción de pastos (*Panicum maximum*) se ha demostrado (en experimentos de corta duración) que puede incrementarse significativamente por la actividad de las lombrices de tierra (Spain *et al.* 1992), resultado que coincide con los presentados por Pashanasi *et al.* (1992) para retoños de árboles frutales tropicales; en los ambientes templados la literatura es muy copiosa y escapa a los fines de este trabajo. Los experimentos en potes (corta duración) tienen la ventaja de que en esas condiciones es relativamente fácil el control de las condiciones ambientales (temperatura y humedad) y el suministro de alimentos para las poblaciones de oligoquetos. La situación se complica al querer llevar estos ensayos al campo. El equipo de Lavelle a través del Programa TSBF (Tropical Soil Biology and Fertility) ha realizado dos interesantes experimentos de más larga duración, sobre el efecto de las lombrices de tierra sobre la fertilidad del suelo en condiciones de campo: uno en Lamto, Costa de Marfil (Gilot, 1992) y otro en Yurimaguas, Perú (Pashanasi *et al.*, 1992), ambos experimentos se realizaron para probar entre otras las hipótesis TSBF ligadas al efecto de oligoquetos en la fertilidad, estructura del suelo, tasa de infiltración de agua, contenidos de materia orgánica y reserva de nutrientes ante la presencia y ausencia de estos invertebrados. Uno de los mayores inconvenientes que presenta la realización de experimentos de esta naturaleza es la eliminación de las poblaciones de lombrices de tierra en los tratamientos control, situación que fue difícil de manejar en el caso del experimento con *Millsonia anómala* en Lamto, Costa de Marfil. La información para Yurimaguas, Perú, realizada con *Pontoscolex corethrus* se presenta en el Cuadro 5. Resulta evidente un incremento en la producción de las cosechas de maíz (primera cosecha) y de arroz (segunda cosecha) respecto al control (C), no solo por la incorporación de los abonos verdes (V) y de la soca (S) sino también se observa un fuerte efecto sinérgico inducido por la presencia de las lombrices de tierra, lo que apoya la información encontrada en experimentos de laboratorio al igual que los ensayos de corta duración sobre las mejoras en la disponibilidad de elementos por efecto de las actividades metabólicas de las lombrices de tierra (Barois y Lavelle 1986, López-Hernández *et al.*, 1993, Ojeda 1995).

Cuadro 5. Producción de granos, soca y raíces (t/ha) en cultivos de maíz (primera cosecha) y arroz (segunda cosecha) en respuesta a varios tratamientos con enmiendas orgánicas y presencia y ausencia de lombrices de tierra. Adaptado de Lavelle *et al.* 1994.

Cultivo	C	CL	CS	CSL	CSV	CSVL	DMS
Primera cosecha-maíz							
Granos	1,19	1,90	1,42	2,04	2,01	2,48	0,62
Soca	2,19	3,37	3,22	3,22	3,52	3,86	0,42
Raíces	0,29	0,48	0,44	0,44	0,33	0,50	0,20
Segunda cosecha-arroz							
Granos	0,83	1,63	1,62	1,62	0,99	1,49	0,22
Soca	1,42	2,30	2,27	2,27	1,92	2,88	0,28
Raíces	0,30	0,29	0,58	0,58	0,39	0,50	0,16

C= Suelo Control CL= Control+ Lombrices de tierra; CS=Control+ Soca; CSL= Soca+ Lombrices de tierra; CSVL= Control+Soca +Abono Verde+ Lombrices; DMS= Diferencias mínimas significativas

CONCLUSIONES

Los invertebrados del suelo son determinantes en los principales procesos que ocurren en el pedón, en particular los asociados con la descomposición de la materia orgánica. En ecosistemas de sabanas este último rol es principalmente desempeñado por las termitas, siendo el papel de las lombrices de tierra de menor monta.

La modificación de un ecosistema natural para fines agrícolas (cultivos, plantaciones forestales, ganadería) conlleva a la disminución de la diversidad de los componentes de la pedofauna aunque en el caso del uso de enmiendas orgánicas ha sido demostrado un incremento significativo de la biomasa de oligoquetos y micro artrópodos (Netuzhilin *et al.*, 1998; Araujo y López-Hernández, 1999; López-Hernández *et al.*, 2004), igualmente cuando una sabana o bosque tropical se transforma en pastizal ocurre un aumento sustancial en la producción de lombrices de tierra (Lavelle *et al.* 1994).

En las últimas dos décadas se han hecho muchos avances en el conocimiento de la ecología de la pedofauna en sabanas tropicales, si embargo es de destacar las lagunas muy fuertes que aun existen con relación a la taxonomía y biología de muchas especies tanto en ecosistemas naturales como acerca de los organismos que invaden una vez que ocurre la perturbación en el ecosistema. Mejores conocimientos sobre la actividad, comportamiento y tolerancia ambiental, al igual que sobre la estructura y estabilidad funcional de las comunidades de la macrofauna del suelo son necesarios, si se desea hacer una manipulación eficiente del potencial de las termitas y lombrices de tierra para el manejo sostenible de agroecosistemas bajo esquema de bajos insumos.

AGRADECIMIENTOS

Un particular agradecimiento al Prof. Máxime Lamotte quien logró captar mi interés en la pedofauna y al Prof. Patrick Lavelle por permitirme entrar y colaborar en sus dominios de la biología de suelos tropicales. Se agradecen las múltiples contribuciones financieras del CONICIT (hoy FONACIT) y del CDCH.

LITERATURA CITADA

- Abbadie, L. y M. Lepage.** 1989. The role of subterranean fungus comb chambers (Isoptera, Macrotermitinae) in soil nitrogen cycling in a preforest savanna (Cote d'Ivoire). *Soil Biol. and Biochem.* **21**, 1067-1071.
- Araujo, Y. y D. López-Hernández.** 1999. Earthworm populations in a savanna agroforestry system of Venezuelan Amazonia. *Biol. Fert. Soils* 29:413-418
- Arshad, M. A., M. Schnitzer y C. M. Preston.** 1988. Characterization of humic acids from termite mounds and surrounding soils, Kenya. *Geoderma* 42: 213-225.
- Barois, I. y P. Lavelle.** 1986. Change in respiration rate and some physicochemical properties during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae: Oligochaeta). *Soil Biol. Biochem.* 18: 539-541
- Barois, I., B. Verdier., P. Kaiser y P. Lavelle.** 1987. The role of the tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus* in the nitrogen cycle and particularly in anaerobic nitrogen fixation. In Bonvicini Paglai, A. y P. Omodeo. (eds). *On earthworms: selected Symposia Monograph*. Modena, Italy.
- Bouché, M.B.** 1977. Strategies lombriciennes. In Lohm,U. and Persson,T. (eds). *Soil organisms as components of ecosystems*. Ecology Bulletin 25: 122.
- Boyer, P.** 1971. Les différents aspects de l'action des termites sur les sols tropicaux. In Persson, P. (ed). *La vie dans les Sols*. Paris, France:Gauthier-Villars. 279-334.
- Brossard, M., P. Lavelle y J.Y. Laurent.** 1996. Digestion of a vertisol by an endogeic earthworm (*Polypheretima elongata*, Megaloscolecidae) increases soil phosphate extractability. *Eur. J. Soil Biol.* 32: 107-111.
- Chapuis-Lardy L., M. Brossard., P. Lavelle y E. Schouller.** 1998. Phosphorus transformation in a ferralsol through ingestion by *Pontoscolex corethrurus*, a geophagus earthworm. *Eur. J. Soil Biol.* 34: 61-67.
- Decaëns, T., P. Lavelle., J.J. Jimenez., G. Escobar y G. Rippstein.** 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *Eur. J. Soil Biol.* 30: 157-168.
- Dangerfield, J.M.** 1990. Abundance, biomass and diversity of soil macrofauna in savanna woodland and associated managed habitats. *Pedobiologia* 34: 141-150.

- Garnier-Sillam E., J. Renoux y F. Toutain.** 1989. Les composés humiques des termitières de *Thorcotermes macrothorax* (humivore) et de *Macrotermes mulleri* (champignoniste). *Soil Biol. and Biochem.* 21, 499-505.
- Gilot, C.** 1992. Effect of inoculation of earthworms in low input agricultural systems. 1. Experiment at Lamto (Cote d'Ivoire) In P. Lavelle (ed) *Conservation of Soil Fertility in Low Input Agricultural Systems of the Humid Tropics by Manipulating Earthworms Communities*. Report of EEC /STD2 Programme. Brussels, Belgium EEC.
- Josens, G.** 1972. Etudes biologiques et écologiques des Termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Cote d'Ivoire). Thèse Sciences, Bruxelles, p. 262.
- Lavelle, P.** 1978. Les Vers de Terre de la Savanne de Lamto (Côte d'Ivoire). Peuplements, Populations et Fonctions dans l'Ecosystème. Paris, France: Laboratoire de Zoologie de l'ENS.
- Lavelle, P., A. Spain., E. Blanchart., A. Martin., S. Martin y R. Schaefer.** 1992. The impact of soil fauna on the properties of soil in the humid tropics. In R. Lal y P. Sánchez (eds) *Myths and Science of Soils of the Tropics*. Special Publication No. 29. Washington DC, USA: Soil Science Society of America.
- Lavelle, P., M. Dangerfield, C. Fragoso, V. Eschenbrenner, D. López-Hernández, B. Pashanashi and L. Brussard.** 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. En "The Biology Management of Tropical Soil Fertility". p. 137-169. Woomer O.L. and Swift M.J. (ed.). TSBF: A Wiley-Sayce Publication.
- Lee, K. E., T. G. Wood.** 1971. Physical and chemical effects of Australian termites and their pedological significance. *Pedobiologia* 11, 376-409.
- López-Hernández D.** 1981. *Tópicos sobre procesos biológicos en suelos*. Trabajo de Ascenso a Titular. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.
- López-Hernández, D.** 2001. Nutrient dynamics (C, N and P) in termite mounds of *Nasutitermes ephratae* from savannas of the Orinoco llanos (Venezuela). *Soil Biol. and Biochem.* 33: 747-753. 2001.
- López-Hernández D. y A. Febres.** 1984. Changements chimiques et granulométriques produits dans les sols de Cote d'Ivoire par la présence de trois espèces de termites. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 21, 477-489.
- López-Hernández, D. y A. Febres.** 1989. Cambios químicos en suelos de sabana de Costa de Marfil introducidos por la presencia de tres especies de termitas. *Acta Biol. Venez.* 12 (3-4): 64-71.
- López-Hernández, D. y M. Niño.** 1993. Phosphorus mineralization during laboratory incubation in soils derived from different textured parent materials. *Geoderma* 56, 527-537.
- López-Hernández D., M. Niño., J.C. Fardeau, P. Nannipieri y P. Chacón.** 1989. Phosphorus accumulation in savanna termite mound in Venezuela. *Journal of Soil Science* 40, 635-640.
- López-Hernández, D., M. Niño y J.C. Fardeau.** 1990. Phosphorus accumulation in savanna soil as induced by termite activity. *Sociobiology*. 17 (1): 103-113.
- López-Hernández, D., P. Lavelle., J.C. Fardeau y M. Niño.** 1993. Phosphorus transformations in two P-sorption contrasting tropical soils during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae: Oligochaeta). *Soil Biol. Biochem.* Vol. 25 (6): 789-792.
- López-Hernández, D., Y. Araujo., A. López., I. Hernández-Valencia y C. Hernández.** 2004. Changes in the soil properties and in earthworm populations as induced by organic long-term fertilization in Venezuelan amazonia. Aceptado *Soil Sci.*
- Martin A., J. Cortez., I. Barois y P. Lavelle.** 1987. Les mucus intestinaux de ver de terre moteur de leur interaction avec la microflore. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 24, 549-558.
- Netuzhilin, Y., P. Chacón., H. Cerda., D. López-Hernández., F. Torres y M. Paoletti.** 1998. Assessing agricultural impact using ant morphospecies as bioindicators in the Amazonian savanna-forest ecotone (Puerto Ayacucho, Amazon State), Venezuela. In M.V Reddy: *Management of Tropical Agroecosystems and Beneficial Soil Biota*. Oxford y Ibh. Publ. Pp. 288-350.
- Ojeda, A.D.** 1995. Transformaciones del fósforo orgánico en un suelo ácido de sabana sometido a distintas alternativas de manejo agronómico. Tesis Doctoral, Univ. Central de Venezuela.

- Okello-Oloya T., A. V. Spain y R. D. John.** 1985. Selected chemical characteristics of the mounds of two species of *Amitermes* (Isoptera, Termitinae) and their adjacent surface soil from Northeastern Australia. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 22, 291-311.
- Pashanasi, B., G. Melendez, L. Szott., y P. Lavelle.** 1992. Effect of inoculation with the endogeic earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae) on N availability, soil microbial biomass, and the growth of tropical tree seedlings in a pot experiment. *Soil Biol. Biochem.* 24: 1655-60
- Pomeroy, D.E.** 1977. The distribution and abundance of large termite mounds in Uganda. *J. Appl. Ecol.* 14: 465-75
- San José J., R.. Montes., P. A Stansly y B. Bentley.** 1989. Environmental factors related to the occurrence of mound-building Nasute termites in *Trachypogon* savannas of the Orinoco Llanos. *Biotropica* 21, 353-358.
- Spain, A.V., P. Lavelle y A. Mariotti.** 1992. Preliminary study of the effect of some tropical earthworm on plant growth. *Soil Biol. Biochem.* 24: 1629-34
- Swift, M.J., P.G.H. Frost., B.M. Campbell., J.C. Hatton y K.B. Wilson.** 1989. Nitrogen cycling in farmer systems derived from savanna. Perspectives and challenges. In M. Clarholm and L. Bergström (ed). *Ecology of Arable Lands*. Dordrecht, Netherlands: Kluwer
- Sylvester-Bradley, L.A., A. GomezBandeira** 1982. Nitrogen fixation in *Nasutitermes* in Central Amazonia. In P. Jaisson (ed) *Social Insects in the Tropics*. Villetaneuse, France, Université Paris XIII.
- Watson J. P.** 1977. The use of mounds of the termite *Macrotermes falciger* (Gerstaecker) as a soil amendment. *Journal of Soil Science* 28, 664-672.
- Wood T. G., R. A. Johnson y J. M. Anderson.** 1983. Modification of soils in Nigerian savanna by soil-feeding *Cubitermes*, Termitidae. *Soil Biol. and Biochem.* 15, 575- 579.