



ABRIR CAPÍTULO III

IV. DISCUSIÓN GENERAL

Este trabajo supone una contribución al estudio de las lombrices de las sabanas suramericanas y el objetivo general ha sido la caracterización y descripción de la estructura de las comunidades y la dinámica de las poblaciones de lombrices de tierra en una sabana nativa y su transformación en pastizal mejorado, especialmente cuando se emplean plantas que aumentan la disponibilidad de los residuos de la superficie y la materia orgánica del suelo (SOMBROEK *et al.*, 1993; THOMAS *et al.*, 1995), en una zona de los Llanos Orientales de Colombia.

La composición y estructura de la comunidad de lombrices en las sabanas ha sido estudiada en detalle, hasta el momento, en 5 lugares: Berhampur (India) por DASH y PATRA (1977), Lamto y Foro-Foro (Costa de Marfil) por LAVELLE (1978), Sambalpur (India) por SENAPATI (1980) y Laguna Verde (México) por LAVELLE *et al.* (1981).

Diversidad

En líneas generales, la diversidad obtenida en Carimagua está incluida en el rango de especies normalmente presentes en cualquier comunidad de lombrices (LEE, 1985; 1995).

La comunidad de lombrices de la sabana estudiada en Carimagua está compuesta por 8 especies, número inferior al obtenido en las sabanas africanas (LAVELLE, 1978), aunque dentro del rango obtenido en distintos lugares tropicales (LAVELLE, 1983a; LAVELLE *et al.*, en prensa; FRAGOSO, 1993; FRAGOSO y LAVELLE, 1992). NÉMETH (1981), por citar un lugar próximo a Carimagua, obtuvo también 8 especies, todas pertenecientes a la familia Glossoscolecidae, en un bosque húmedo amazónico de Venezuela.

En el pasto, sin embargo, la riqueza específica es más baja que en zonas europeas como es el caso de algunos pastos de Francia (9-14 especies), pero dentro del rango de pastos de Gran Bretaña y más alta que en zonas de Polonia (LEE, 1991). En comparación con otras comunidades, el número de especies encontradas en el pasto es más alto que las encontradas en los de Nueva Zelanda (LEE, 1991).

Ecosistema sabanas y estrategias adaptativas de las lombrices

Las sabanas tropicales son ecosistemas sometidos a una fuerte sequedad estacional. La duración de la época seca puede variar desde 3 hasta 9 meses, configurando diferentes tipos sabanas con diversos regímenes de humedad y, por tanto, de vegetación (SOLBRIG *et al.*, 1996). Esta fuerte estacionalidad influye directamente en la humedad del suelo, uno de los factores determinantes en la actividad y dinámica de las poblaciones de lombrices (LAVELLE, 1978, 1983a). Las especies encontradas presentan diferentes estrategias adaptativas a tal severidad ambiental para que sus poblaciones no desaparezcan.

Las estrategias adaptativas de las lombrices son diversas, proceden de sus regímenes alimentarios, localización en el suelo, tamaño, etc. y derivan en tres categorías ecológicas (BOUCHÉ, 1977; LAVELLE, 1981) que son las respuestas dadas a los factores limitantes del suelo: reservas pobres de nutrientes, movimiento y condiciones climáticas desfavorables.

La estructura funcional de la comunidad analizada por LAVELLE (1978) está definida por tres factores que son la abundancia de la población, el grado de actividad y la distribución vertical, factores que son explicados por las variaciones estacionales ambientales. Las especies se adaptan a dichas variaciones mediante cambios en su actividad y estructura demográfica (cambios en los parámetros de desarrollo: fecundidad, crecimiento y mortalidad). Los ciclos estacionales de actividad están determinados por la humedad, temperatura y disponibilidad de recursos alimenticios. DASH *et al.* (1974), LAVELLE (1978) y SENAPATI (1980) encontraron que la sequedad era el factor más determinante en la actividad de las poblaciones y las estrategias que presentan: quiescencia o diapausa. En Carimagua, la estacionalidad, definida por la sequedad del ambiente, aparece reflejada claramente en los análisis factoriales realizados. Según LAVELLE (1983a), el tamaño de las especies está relacionado con la duración de la época seca. En Lamto (Costa de Marfil), con una época seca de dos meses de duración al año, las lombrices alcanzan gran tamaño, hasta 20-30 g, mientras que en Sambalpur (India), con una época seca de 6 meses no exceden de 1,5 g. (Tabla IV.1). En Carimagua, donde la época seca comprende 4 meses, el tamaño máximo de

las lombrices es intermedio, alcanzando 11,2 g (una excepción de 25 g) en *M. carimaguensis*.

Tabla IV.1. Relación entre el tamaño máximo de las especies y la duración de la época seca en tres sabanas tropicales.

	Lamto (Costa de Marfil)	Carimagua (Colombia)	Sambalpur (India)
Duración época seca (meses)	2	4	6
Tamaño máximo especies (g)	20-30	11,2	1,5

Más que la relación entre el tamaño y la duración de la época seca se puede considerar la duración de la época lluviosa. Aquellas zonas que presenten un mayor número de meses de lluvia al año serán los que permitan que ciertas especies alcancen un tamaño mayor.

Además, es necesario considerar las estrategias adaptativas empleadas por las especies en dicha época. Con el fin de facilitar la comprensión de dichas estrategias se ha empleado el índice ecológico E (LAVELLE, 1978, 1988). Dicho índice toma la expresión:

$$E = \log(W_x \bar{p}), \text{ en donde}$$

W_x = peso fresco máximo del adulto

\bar{p} = distribución vertical media

Según LAVELLE (1978) éste índice se relaciona inversamente con el índice demográfico D (LAVELLE, 1978, 1988). Dado que la relación entre el índice E y D es inversa, las especies que presentan valores bajos del índice E son especies con un peso máximo bajo, viven cerca de la superficie del suelo y presentan crecimiento rápido, fecundidad elevada y esperanza de vida baja (LAVELLE, 1978). Por el contrario, las especies con altos valores del índice E son especies de gran tamaño que descienden profundamente en el suelo y presentan un crecimiento lento, fecundidad baja y esperanza de vida alta.

En la tabla IV.2 se relacionan los datos obtenidos en Carimagua con los obtenidos en diferentes referencias bibliográficas.

Tabla IV.2. Índice ecológico de las especies de Carimagua y comparación con otras procedentes de África y México.

	Peso máximo	Dist. Vertical media	Índice E
Lamto (Costa de Marfil)			
(LAVELLE, 1978)			
<i>Chuniodrillus zieleae</i>	0,2	18	0,556
<i>Dichogaster agilis</i>	0,6	6	0,556
<i>Millsonia anomala</i>	6	8	1,681
<i>Agastrodrillus opisthogynus</i>	3,5	29	2,006
<i>Millsonia lamtoniana</i>	22	7	2,188
<i>Millsonia ghanensis</i>	16	32	2,709
<i>Dichogaster terrae-nigrae</i>	28	23	2,809
Carimagua (Colombia)			
<i>M. martiodrillii</i>	0,013	24,1	-0,504
<i>A. ainawi</i>	0,1	8	-0,097
<i>G. sikuani</i>	0,2	8,5	0,230
<i>A. yoparensis</i>	2,5	8,9	1,347
<i>A. ofeliae</i>	10,7	12,1	2,112
<i>M. carimaguensis</i>	25	35,5	2,948
Laguna Verde (México)			
BAROIS (sin publicar)			
<i>P. corethrurus</i>	0,85	10	0,929

Los valores hallados en Carimagua separan tres grupos de especies:

- 1) Aquellas que presentan un peso bajo y viven en los primeros 10 cm del suelo: *M. martiodrillii*, *A. ainawi* y *G. sikuani*. *M. martiodrillii*, a excepción de las anteriores, presenta una distribución vertical profunda.
- 2) Especie intermedia: *A. yoparensis*. Especie de tamaño intermedio que en la época lluviosa ocupa los primeros 10 cm del suelo y que desciende en la época seca a unos 20-40 cm de profundidad.
- 3) Especies de tamaño y profundidad elevados: *A. ofeliae* y *M. carimaguensis*.

MACARTHUR y WILSON (1967) definieron el concepto de estrategia r y K aunque PLANKA (1970) indica que ningún organismo es totalmente r o K, sino que existe un gradiente continuo desde un extremo cuantitativo (r) hacia uno cualitativo (K). Así, LAVELLE (1978) observó que las especies de Lamto oscilaban a lo largo de dicho gradiente según colonizaban los estratos más profundos del suelo.

En Carimagua el gradiente continuo también está relacionado con la distribución vertical. *M. martiodrillii*, *A. ainawi* y *G. sikuani* se sitúan en el extremo r con la misma estrategia adaptativa para sobrevivir a la época seca, la quiescencia. *M. martiodrillii* es una especie en la que el crecimiento y la reproducción ocurren rápidamente en el tiempo y con una mortalidad muy alta, a pesar de encontrarse en los estratos profundos. La estrategia de esta especie está vinculada directamente a la presencia de *M. carimaguensis*, ya que vive en sus galerías y se alimenta de sus defecaciones, por lo que, a pesar de su tamaño y de sus estrategias adaptativas, es posible encontrarla a gran profundidad. *G. sikuani* produce muchos capullos que eclosionan después de la época seca y presenta una mortalidad muy elevada de individuos adultos después de la reproducción. *A. ainawi* es una especie epígea típica que es muy sensible a los cambios que ocurren en la superficie del suelo presentando, al igual que la especie arriba indicada, un crecimiento rápido, reproducción corta y mortalidad elevada.

A. yoparensis puede considerarse una especie intermedia entre ambos extremos y su estrategia en la época seca consiste en descender unas decenas de cm y permanecer quietas, completamente estiradas. Esto origina una gran mortalidad no compensada con una fecundidad elevada; los adultos supervivientes a dicho periodo iniciarán la reproducción al comienzo del periodo de lluvias.

A. ofeliae y *M. carimaguensis* pueden incluirse en el extremo K. La estrategia de *A. ofeliae* es similar a la de *A. yoparensis*, aunque es difícil determinarla con exactitud debido a la irregularidad de los datos obtenidos. No se puede saber, a raíz de dichos datos, si esta especie se haya inmersa en un proceso de exclusión competitiva por parte de *M. carimaguensis*. *A. ofeliae* desciende unas decenas de cm y permanece quieta y estirada. También sufre una mortalidad elevada que no compensa con deposición de capullos antes de dicha época. *M. carimaguensis*, que adopta como estrategia la diapausa, mantiene sus efectivos de manera casi constante. Sus individuos sobreviven descendiendo a gran profundidad y enrollándose en cámaras de estivación (los inmaduros varios meses antes que los adultos).

El rango obtenido del valor del índice E en Carimagua es más amplio que el obtenido por LAVELLE (1978) en la comunidad de Lamto, -0,504-2,948 frente a 0,556-

2,809. Quizá son las diferencias existentes en la estacionalidad las que definen los valores que puede tomar el índice en una comunidad dada.

Clasificación ecológica de la comunidad de Carimagua

Los tres grandes grupos originariamente descritos por LEE (1959) y BOUCHÉ (1977), más los tres subgrupos de LAVELLE (1981) pueden distinguirse, a grandes rasgos, en la comunidad estudiada de Carimagua (Tabla IV.3.):

Tabla IV.3. Clasificación ecológica de la comunidad de Carimagua según los criterios empleados por LEE (1959) y BOUCHÉ (1977).

Especies	<i>sensu</i> LEE (1959)	<i>sensu</i> BOUCHÉ (1977)
<i>A. ainawi</i>	"Litter"	Epígea
<i>Metadrilus</i> spp.	"Litter"	Epígea
<i>M. carimaguensis</i>	"Topsoil"	Anécica
<i>A. yoparensis</i>	"Topsoil"	Endogea (Epi-)
<i>G. sikuani</i>	"Topsoil"	Endogea (Epi-)
<i>A. ofeliae</i>	"Subsoil"	Endogea (Hipo-)
<i>M. martiodrilii</i>	?	Endogea

Siguiendo la clasificación de LEE (1959), *M. martiodrilii* no podría ser incluida en ninguna categoría descrita, aunque la más cercana sería la de una endogea polihúmica y tanto *M. carimaguenis* como *G. sikuani* serían especies "topsoil" cuando en realidad sus características biométricas, hábitos de vida y estrategias empleadas son totalmente diferentes. Si se considera la clasificación de BOUCHÉ (1977) la inclusión de las especies encontradas en cualquiera de las categorías ecológicas es más ajustada. Sin embargo, *M. martiodrilii* no puede definirse ni como epi-endogea ni como hipo-endogea, ya que se distribuye prácticamente por igual en los primeros 50 cm. Esta especie se puede incluir dentro del subgrupo que BOUCHÉ (1972) creó para aquellas especies epígeas que habitan las galerías del suelo, foleófilas ("pholéophiles"), como por ejemplo *D. mammalis*, que SAUSSEY (1956), BOUCHÉ (1970) y PEARCE (1983) encontraron asociada a las galerías producidas por *A. longa*.

Por tanto, la diagnosis de las categorías ecológicas debería ser revisada a medida que aumenta el conocimiento de otras comunidades tropicales de lombrices. Asimismo nuevas variables deberían ser incluidas en posteriores clasificaciones; por ejemplo, la distribución espacial, como sugieren ROSSI y LAVELLE (1998) y las variables

relacionadas con la reproducción (tasa de inversión en la formación del capullo) y caracteres relacionados con el tipo de estructuras biogénicas producidas (turrículos, galerías, etc.).

BOUCHÉ (1977, en EDWARDS y BOHLEN, 1996) indica que las especies anécicas presentan quiescencia y diapausa. En este estudio se ha descrito el fenómeno de la diapausa en *M. carimaguensis*, con claras diferencias entre los inmaduros y los adultos. Según la referencia anterior, *G. sikuani* debería ser una epígea puesto que sobrevive a la época seca en estado de capullo y, en realidad, es una endogea (o epiendogea, *sensu* BOUCHÉ, 1977, en la época lluviosa) que alcanza más profundidad que *A. yoparensis* durante la época seca.

Influencia de la perturbación humana en la estructura de la comunidad

1. Composición faunística

Los cambios realizados sobre el sistema original han influido en la estructura funcional de las comunidades y no en su composición. En ambos sistemas se encuentran las mismas categorías ecológicas y son las diferencias en la estructura de la comunidad las que determinan los efectos ejercidos sobre el ecosistema. Uno de los hechos más relevantes que se desprenden de este estudio es el mantenimiento de la fauna nativa de la sabana en el pasto introducido, no sólo en el estudiado durante todo el periodo sino en otros compuestos por diferentes especies vegetales: *Andropogon gayanus* y la asociación *Brachiaria humidicola* con la leguminosa *Arachis pintoi*. Esto es un hecho excepcional pues, generalmente, tras las perturbaciones realizadas la fauna nativa se reduce o desaparece por completo (LEE, 1991), siendo sustituida por especies de distribución pantropical como *P. corethrurus* y *P. elongata* (BAROIS *et al.*, 1988; FRAILE, 1989; LAVELLE y PASHANASI, 1989; RÖMBKE y VERHAAGH, 1992).

P. corethrurus es originaria de algún lugar del escudo guyanés (RIGHI, 1984) y su amplia distribución por todo el cinturón tropical se debe a un amplio rango de tolerancia a características físicas y químicas, a la humedad y la temperatura del suelo y a una asimilación muy eficiente de la materia orgánica, gracias a un sistema de digestión mutualista con la microflora, y una capacidad colonizadora muy alta por el tipo de reproducción, partenogénesis (BAROIS y LAVELLE, 1986; LAVELLE *et al.*, 1987;

ZHANG *et al.*, 1993). Pero quizás su capacidad competidora no es tan alta como la colonizadora en presencia de especies locales que se han adaptado a los cambios producidos, lo que podría explicar la ausencia de esta especie en los pastos introducidos de Carimagua. Según KALISZ y WOOD (1995) una de las causas del establecimiento de poblaciones exóticas de lombrices es la colonización del nicho vacante dejado por las especies nativas tras una alteración del hábitat.

Aunque *P. corethrurus* se ha encontrado en suelos ácidos o básicos, con altos o bajos contenidos de materia orgánica, en sabanas, pastos, bosque secundario o plantaciones de árboles (KNÄPER y PINTO PORTO, 1979; LAVELLE *et al.*, 1981; FRAGOSO, 1985; LAVELLE y PASHANASI, 1989; FRAGOSO, 1993; FRAGOSO *et al.*, 1999) está menos adaptada a la sequedad que otras especies nativas de sabana, como *M. anomala* en las sabanas de Lamto o *M. carimaguensis* en las de Carimagua. Quizás también la fuerte estacionalidad de Carimagua no permite su asentamiento.

P. elongata es una especie endogea mesohúmica originaria de Asia que también presenta una gran tolerancia a características físico-químicas y climáticas, lo que le permite ocupar tanto sistemas naturales como perturbados (FRAGOSO *et al.*, 1996).

2. Encalado, fertilización y leguminosas

Según HUHTA (1979) y TOUTAIN *et al.* (1987) una de las razones para explicar el espectacular aumento de la biomasa de lombrices en el pasto es el encalado de los suelos ácidos. En Carimagua las especies son ácido-tolerantes por lo que el efecto del encalado podría ser limitado y no explicar suficientemente tal diferencia. BUCKERFIELD y DOUBE (1991) encontraron en pastos de Australia que, tras el encalado, sólo la especie introducida *Aporrectodea trapezoides* (Lumbricidae) incrementó significativamente su población, mientras que la especie nativa *Gemascolex walkeri* Jamieson, 1974 (Megascolecidae) no fue afectada. Según LAVELLE *et al.* (1995), la fauna epígea, que no es tan tolerante, podría ocupar lugares de menor acidez, como la hojarasca. Por el contrario, en Carimagua, *A. ainawi* no parece estar afectada por el encalado, ya que tanto su densidad como su biomasa está reducida en el pasto introducido.

La fertilización regular del pasto introducido también puede favorecer la actividad de las lombrices. Sus efectos pueden ser directos, cambiando la acidez del

suelo, o indirectos, aumentando la producción vegetal que posteriormente constituirá la hojarasca sobre la superficie del suelo (EDWARDS y BOHLEN, 1996). Los fertilizantes pueden ser orgánicos o inorgánicos. Los primeros presentan un impacto más beneficioso sobre las comunidades de lombrices ya que mejoran las condiciones microclimáticas en los primeros centímetros del suelo y proveen de recursos alimenticios (CURRY, 1976; LEE, 1985). Las deposiciones del ganado y la presencia de la leguminosa en el pasto son fertilizantes orgánicos, originando efectos beneficiosos sobre las poblaciones. En Carimagua no se ha estudiado la relación entre la cantidad de deposiciones del ganado presentes en el sistema, que son incorporadas al suelo por especies de hábito anécico (lombrices y coleópteros), con el aumento de la biomasa de las poblaciones.

La fertilización inorgánica regular realizada sobre el pasto introducido también puede aumentar las poblaciones de lombrices. Según ZAJONC (1970) la aplicación de dosis de N (100 kg/ha), P (60kg/ha) y K (80 kg/ha) a intervalos regulares condujo a un aumento de lombrices en pastos de Eslovaquia.

La principal característica de las sabanas de los Llanos, asentadas sobre suelos con bajos contenidos de N, P, K y Ca, es su baja calidad nutricional para el ganado. Las plantas desarrollan estrategias, como la lignificación de sus tejidos, para conservar sus escasos recursos (FISHER *et al.*, 1992). La presencia de la leguminosa en el pasto introducido conduce a las siguientes funciones beneficiosas (THOMAS *et al.*, 1992):

- Incorporación de N mediante fijación biológica
- Mejora la calidad nutritiva del alimento del ganado (proteínas y minerales)
- Mejora el ciclo de nutrientes mediante el aumento de la calidad de la hojarasca
- Estimula la actividad biológica por la calidad de la hojarasca y de los exudados de las raíces

El conjunto de los factores anteriormente mencionados puede ser la causa que favorece la gran actividad biológica desarrollada por las lombrices en el pasto introducido. Queda por saber, sin embargo, cómo afecta dicha actividad al conjunto de

la producción vegetal, ciclo de nutrientes y mineralización de la materia orgánica, de modo que el sistema también se beneficie de los efectos de las lombrices.

3. Competencia

FRAGOSO (1993) analizó la competencia interespecífica para explicar la estructura de las poblaciones por los datos que obtuvo de tamaño, distribución vertical y riqueza específica. El análisis realizado en Carimagua también se basa en la obtención de dichos datos por lo que no se han considerado todas las variables que permitan definir, de una manera mucho más clara, procesos de competencia inter- o intraespecífica.

En el pasto hay un alargamiento del nicho global debido, probablemente, a la mayor cantidad de recursos que son incorporados al sistema (PIANKA, 1978; GILLER, 1984), que reduce la competencia interespecífica. La mayor diversidad funcional (categorías ecológicas descritas) en los trópicos no se traduce en un aumento de la riqueza específica, sino en una mayor eficacia del sistema de digestión mutualista de las lombrices, que les permite explotar suelos más pobres (LAVELLE, 1986).

En el pasto introducido de Carimagua hay algunas especies que han sido favorecidas por el cambio de sistema y parece que, a pesar del aumento del número de individuos, la competencia no es tan alta. Este aspecto puede estar ligado a la baja riqueza específica de los sistemas estudiados (8 especies), que es la mitad del valor máximo indicado por FRAGOSO (1993) y EDWARDS y BOHLEN (1996).

No obstante, a raíz de los datos obtenidos, no se puede concluir sobre cuáles son los procesos de competencia o de exclusión competitiva que pueden estar ocurriendo en la comunidad, especialmente cuando se ha observado la existencia de patrones espaciales opuestos entre algunas especies.

4. Drilosfera, grupos funcionales y especies clave

La drilosfera, que es la zona de influencia de las lombrices y sus estructuras producidas, es uno de los cuatro componentes de los sistemas biológicos de regulación (o dominios funcionales) en el suelo (LAVELLE *et al.*, 1993; LAVELLE y BEARE, 1998). Juega un papel muy importante en los pastos, en donde se desarrolla en gran medida

este componente activo. Sus actividades afectan tanto a la dinámica de la materia orgánica como a la estructura física de los suelos.

Las categorías ecológicas anteriormente mencionadas pueden ser incluidas en otra clasificación jerárquicamente superior, que es la de los grupos funcionales (CUMMINS, 1974). Dentro de éstos las especies pueden agruparse dependiendo de los efectos realizados sobre el ecosistema. En este sentido, *M. carimaguensis* se considera un “ingeniero del ecosistema” (*sensu* JONES *et al.*, 1994; 1997), pues produce estructuras que van a ser utilizadas por otros animales. Las raíces también parecen estar favorecidas por las galerías de *M. carimaguensis*, donde la actividad bacteriana y la mineralización de la materia orgánica son muy importantes (MENAUT *et al.*, 1985; BROWN, 1994). DECAËNS (1999) ha ampliado el conocimiento de esta especie mostrando el papel funcional de las estructuras producidas sobre el funcionamiento del ecosistema suelo y cómo afectan a diversos procesos que operan a distintas escalas espacio-temporales.

Sería necesario investigar en detalle la agregación de las partículas en las heces de las galerías de *M. carimaguensis* y la posterior formación de agregados más pequeños que produce *M. martiodrilii* (FOTO IV.1). Este proceso puede constituir, quizás, un modelo análogo al de especies compactantes y decompactantes de BLANCHART *et al.* (1997). La realización de dicho estudio permitiría clarificar el papel exacto de *M. martiodrilii* en el ecosistema pues, quizás, constituye un modelo de interacción positiva (JONES *et al.*, 1997).

M. carimaguensis podría ser una especie clave (PAINE, 1969) si se demuestra que la abundancia de *M. martiodrilii* es dependiente de las estructuras que produce aquella, las galerías con deposiciones, y sería un ejemplo claro de cómo los ingenieros del ecosistema actúan como reguladores y determinantes de las especies más pequeñas (WARDLE y LAVELLE, 1997). Aunque muchas especies clave son ingenieros (MILLS *et al.*, 1993) ambos términos no son sinónimos (JONES *et al.*, 1997).

La presencia de especies clave es fundamental para mantener la riqueza específica de la comunidad (TERBORGH, 1989; GUTIER-HION, 1989). Es posible que el mantenimiento de la riqueza específica en el pasto sea el producto de la presencia de *M.*

carimaguensis, junto a otros factores aún no determinados. Tres especies, *A. yoparensis*, *G. sikuani* y *M. martiodrilii*, incrementan su abundancia en el pasto. MEADOWS (1991) revisó el impacto que producían las galerías de algunas especies y HANSELL (1993) sugiere que la presencia de este tipo de organismos contribuye significativamente a la diversidad de especies encontradas en el sistema. Aunque todas estas hipótesis deberían ser comprobadas en próximos estudios.

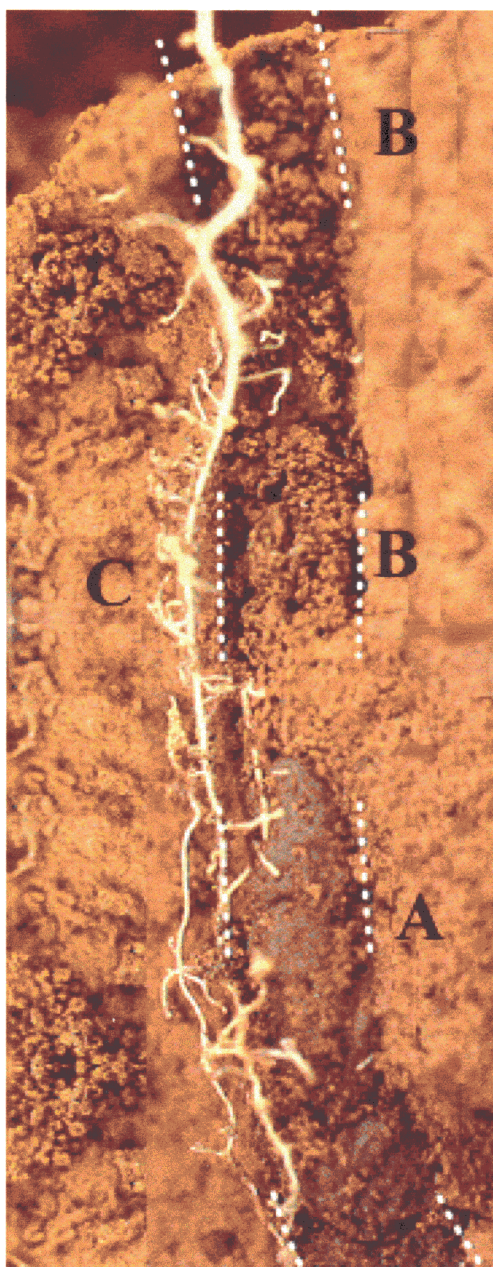


Foto IV.1. Estructuras observadas en los suelos ácidos de Carimagua. *M. carimaguensis* forma una galería (línea punteada) en la que deposita las heces (A) que, posteriormente, van a ser ingeridas por *M. martiodrilii* desmenuzándolas en agregados de menor tamaño (B). Las raíces (C) son favorecidas por este proceso.

5. Manejo

Para realizar un manejo de la diversidad de lombrices en los agrosistemas, LEE (1991, 1995) recomienda que el modelo de comunidad de lombrices a conseguir (“target earthworm community”) consista en una o más especies epígeas, en una o más especies anécicas que construyan galerías verticales, depositen heces sobre la superficie y mezclen residuos vegetales con el sustrato mineral y una o más especies endogeas que se alimenten de la materia orgánica, exudados de raíces y construyan galerías horizontales. La comunidad de lombrices encontrada en Carimagua responde exactamente al objetivo propuesto por LEE (1991, 1995) por lo que se considera un ejemplo perfecto para la realización de futuros estudios en los que se incluyan los aspectos físicos, químicos y biológicos del sistema. También hay que considerar el efecto que *M. carimaguensis* y sus estructuras biogénicas producen en las propiedades físicas del suelo. DECAËNS (1999) ha demostrado que la exclusión de esta especie del sistema produce una disminución significativa de la tasa de infiltración del agua.

Perspectivas

Existe un gran interés en el estudio de los procesos ligados a las modificaciones del ambiente por parte del hombre. Es preciso determinar el papel funcional de la biodiversidad en los suelos y cuál es el papel de las especies en el funcionamiento del ecosistema (GILLER, 1996). En Carimagua parece existir un ejemplo claro de “ingeniero del ecosistema” (*sensu* JONES *et al.*, 1994) que produce una gran cantidad de estructuras biogénicas (LAVELLE, 1996) que afectan al medio físico y, quizás, están determinando la disponibilidad de algunos recursos para otros organismos. DECAËNS (1999) ha cuantificado el dominio funcional (ANDERSON, 1995; LAVELLE, 1997) de estos ingenieros a varias escalas espaciales y temporales.

Existe un mínimo de diversidad necesaria para el funcionamiento del ecosistema, más allá del cual las especies son redundantes (WALKER, 1992; LAWTON y BROWN, 1993) por lo que la adición o supresión de especies no presenta efectos visibles en los procesos analizados. ¿Cuál es dicho mínimo en Carimagua?. El sistema introducido presenta una especie menos que la sabana, sin embargo, los efectos observados son mucho mayores debido al cambio en la estructura de la comunidad. De cualquier forma, no existen dos especies redundantes para todos los atributos

funcionales; pueden serlo para alguna función pero seguro que no lo son para otra (BLONDEL, 1995; HUSTON, 1996). ¿Cuál es la función que presentan las especies en el ecosistema?. ¿Cómo afecta dicha función sobre el resto de las especies y sobre el resto de los parámetros físicos, químicos y biológicos?. La integración de todo este conocimiento con el de futuros trabajos, algunos ya realizados (DECAËNS, 1999; L. Mariani, en prep.), permitirá un mejor manejo de ciertos agrosistemas, en los que la productividad, la conservación y la sostenibilidad puedan estar completamente integrados, sobre todo cuando los niveles actuales de producción de alimentos deben ser mantenidos al ritmo actual durante los próximos 20 años.

Hay necesidad de investigar la degradación que están sufriendo la mayoría de los pastos tropicales frente a los pastos de Carimagua en donde no hay evidencia, hasta la fecha, de ninguna degradación, ya sea física, química o biológica. La razón de esto aún permanece sin respuesta y se conoce muy poco sobre los procesos que contribuyen a la sostenibilidad o degradación de los pastos en el trópico húmedo (FISHER *et al.*, 1995). Además, la posible contribución de las especies endémicas, que se adaptan a los cambios producidos por el establecimiento de los pastos, debe ser considerada para diseñar prácticas agrícolas con menor impacto dañino sobre el ecosistema.

Una manera de promover la sostenibilidad es mediante la “manipulación” de los procesos biológicos que mantienen la fertilidad en los ecosistemas naturales y permiten, aparentemente, mantener altos niveles de producción primaria en suelos pobres.

En Carimagua el pasto introducido favorece la gran actividad de un recurso natural, las lombrices, que pueden influir también sobre la productividad del sistema. No hay datos definitivos para afirmar que el sistema es sostenible pero, actualmente, hay un hecho que puede condicionar terriblemente el futuro de los Llanos de Colombia. Cada vez más se destina mayor superficie a los pastos introducidos (factores sociales) y las consecuencias de este proceso podrían ser irreversibles, ya que afectaría al ciclo natural de los nutrientes y del agua (SOLBRIG *et al.*, 1996). Quedan, por tanto, estudios por realizar en sistemas como el pasto introducido para poder establecer el grado de optimización del sistema entre la superficie utilizada, la productividad y la conservación de la fauna.

V. CONCLUSIONES

1. Se ha desarrollado un método para estimar la biomasa de los individuos fragmentados a partir de su diámetro preclitelar. La longitud del individuo no es un carácter útil para relacionar con el peso, en este caso, ya que depende de factores como el modo de fijación del individuo (en formalina al 4%), ejemplar con regeneración de segmentos, etc. Por esta razón se ha empleado el máximo diámetro, medido en la región preclitelar, que corresponde a la zona donde se halla la molleja. Aunque el individuo esté fijado en formol dicha estructura se mantiene firme, por ser de paredes gruesas, de modo que la variación en el diámetro es mínima. Esta metodología presenta la ventaja de medir solamente una variable.
2. La riqueza específica es la misma en ambos sistemas, 8 especies.

Familia	Especie
Glossoscolecidae	<i>A. yoparensis</i>
Glossoscolecidae	<i>A. ofeliae</i>
Glossoscolecidae	<i>A. ainawi</i>
Glossoscolecidae	<i>G. sikuani</i>
Glossoscolecidae	<i>M. carimaguensis</i>
Acanthodrilidae	<i>M. herrmannoi</i>
Acanthodrilidae	<i>M. kurwainii</i>
Ocnerodrilidae	<i>M. martiodrilii</i>

3. Todas las especies encontradas en los sistemas estudiados son nativas. Procesos de competencia parecen determinar la ausencia de especies de distribución pantropical en el sistema perturbado.
4. El sistema de uso no influye en las variables biométricas medidas excepto en dos especies. Las diferencias encontradas en la longitud de *A. ainawi* se explican por la cantidad de deposiciones vacunas existentes en el pasto y las encontradas en el diámetro de *M. martiodrilii* por el mayor sistema de galerías producidas por *M. carimaguensis* en el pasto, lo que significaría un menor esfuerzo de excavado por parte de *M. martiodrilii*.
5. La fuerte estacionalidad es el factor desencadenante del periodo de inactividad de todas las especies. No ha sido posible determinar cuál es la señal que induce a los inmaduros de *M. carimaguensis* inactivarse cuatro meses antes que los adultos.
6. *A. yoparensis* y *A. ofeliae* pierden como máximo el 60% de su peso vivo cuando están inactivos, aunque se desconoce la pérdida debida a la humedad corporal y cuál

- al contenido intestinal.
7. Los estados de inactividad no son utilizados por *M. carimaguensis* para aumentar el número de segmentos. Sin embargo, existe relación entre el número de nuevos segmentos y el peso en aquellos individuos de peso menor a 2 g (los nacidos durante ese año) y que podrían aprovechar el período de inactividad para crecer.
 8. Las especies que presentan diapausa son las que más profundamente se ubican en el suelo.
 9. Las poblaciones de lombrices permanecen más tiempo activas en el pasto que en la sabana. La dinámica estacional de la actividad de las poblaciones es diferente según la especie y la categoría demográfica considerada, con diferencias en el comienzo de la inactividad y que se retrasa en el pasto.
 10. El conteo de heces en un área dada es un buen índice de la actividad desarrollada por *M. carimaguensis* y, además, también ha resultado ser un útil estimador de la densidad de la población. En el pasto, debido a la alta densidad de *M. carimaguensis*, puede existir una reingestión de las heces.
 11. Las estrategias reproductoras de las especies son de utilidad para complementar la clasificación de las categorías ecológicas. Se ha establecido una relación entre el peso del adulto y el tamaño del capullo. La inversión reproductora de *M. carimaguensis* en la formación del capullo ha sido la más alta obtenida por especie alguna citada hasta la fecha.
 12. El cambio producido desde un sistema de sabana natural hacia un pasto introducido no afecta significativamente a la diversidad de lombrices, expresada en términos de riqueza específica, aunque sí los valores de los índices de diversidad empleados y la densidad y biomasa total. A pesar de mantener la riqueza específica, el cambio de sistema afecta a la estructura de la comunidad, originando cambios en la contribución de cada una de las categorías ecológicas consideradas. Una especie anécica, *M. carimaguensis*, es responsable del 85% de la biomasa total obtenida en el pasto. Este valor tan alto se explica por la fertilización periódica del sistema, la mejor calidad de la materia vegetal incorporada al suelo y la gran cantidad de deposiciones del ganado existentes.
 13. El cambio de sistema no afecta a la distribución vertical de las especies, excepto la de *M. carimaguensis*. La distribución vertical es, más bien, una respuesta específica de las poblaciones a la fuerte estacionalidad climática. Además, no existe relación entre las variables biométricas medidas y la distribución vertical, que se explica por

- el modo de vida de *M. martiodrilii*. En *M. carimaguensis* los individuos de mayor peso se ubican a mayor profundidad.
14. La distribución horizontal de las poblaciones de lombrices presenta un patrón fuertemente agregado en ambos sistemas, agrupándose en parches de unos 30-40 m. Existe también una relación clara entre la distribución espacial de las especies y el tamaño de éstas.
 15. El patrón de distribución espacial horizontal mantiene una estructura común en ambos sistemas e independiente de la época de muestreo y algunas especies presentan patrones opuestos de exclusión espacial. Por otro lado, en el pasto, el solapamiento espacio-temporal entre las especies es mayor que en la sabana.
 16. El pasto introducido presenta un grado de conservación de la fauna estudiada excelente. Las especies nativas se mantienen en el sistema perturbado. Se plantea la posibilidad de desarrollar un tipo de manejo que no implique una degradación del sistema.
 17. La comunidad de lombrices encontrada en las sabanas y pastos de Carimagua son un ejemplo de la posible y necesaria utilización de un recurso natural en mejorar la productividad de un sistema introducido.
 18. La contribución que las especies nativas, adaptadas tras el cambio, pueden realizar en algunos sistemas perturbados debe ser considerada a fin de diseñar prácticas agrícolas que presenten un menor impacto dañino sobre el ecosistema.
 19. Debe plantearse la realización de futuros estudios que rechacen o confirmen los dos puntos anteriores. Carimagua puede ser una excepción globalmente hablando, pero localmente debería servir para integrar la relación existente entre los procesos físicos, químicos y biológicos.
 20. La asociación entre *M. carimaguensis* y *M. martiodrilii* se ajusta al modelo de especies compactantes y decompactantes de BLANCHART *et al.* (1997) y es fundamental en la estabilidad de la estructura física del suelo y el aumento de la biomasa vegetal.

BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez, A. y Lascano, C. E. 1987. Valor nutritivo de la sabana bien drenada de los Llanos Orientales de Colombia. *Pasturas Tropicales* (CIAT), **9** (3): 9-17.
- Allen, T. F. H. and Starr, T. B. 1982. *Hierarchy. Perspectives for Ecological Complexity*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Anderson, C. 1980. The influence of climatic conditions on activity and vertical distribution of earthworms in a Danish arable soil. *Kongelige Veterinaer -og Landbohøjskole. Arsskrift*, 57-68.
- Anderson, J. M. 1988. Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes. *Biol. Fertil. Soils*, **6**: 216-227.
- Anderson, J. M. 1995. Soil organisms as engineers: microsite modulation of macroscale processes. In: Jones, C. G. and Lawton, J. H. (Eds.). *Linking Species and Ecosystems*. Chapman and Hall, London, UK. pp. 94-106.
- Anderson, J. M. and Ingram, J. S. I. (Eds.). 1993. *Tropical Soil Biology and Fertility. A Handbook of Methods*. 2nd ed. C.A.B., Oxford. 221 p.
- Anderson, R. M., Gordon, D. M., Crawley, M. J. and Hassell, M. P. 1982. Variability in the abundance of animal and plant species. *Nature*, **296**: 245-248.
- Arndt, W. and Norman, M. J. T. 1959. Characteristics of native pasture on Tippera clay loam at Katherine, N. T. CSIRO, Australia, Division of Land Research Technical Paper N° 3. 20 p.
- Barbault, R. 1992. *Écologie des Peuplements. Structure, Dynamique et Évolution*. Masson, Paris. 273 p.
- Barois I. and Lavelle P. 1986. Changes in respiration rate and some physicochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta). *Soil Biol. Biochem.*, **18** (5): 539-541.
- Barois, I., Cadet, P., Albrecht, A. and Lavelle, P. 1988. Systèmes de culture et faune des sols. Quelques données. In: Feller, C. (Ed.). *Fertilité des Sols dans les Agricultures Paysannes Caraïbéennes. Effets des retentions organiques*. Paris, France: ORSTOM-Martinique. pp. 85-96.
- Barois, I., Ángeles, A., Blanchart, E., Brossard, M., Fragoso, C., Jiménez, J. J., Martínez, M. A., Moreno, A. G., Lattaud, C., Lavelle, P., Rossi, J.-P., Senapati, B. K., Giri, S and Tondoh, J. 1996. Ecology of species with large environmental tolerance and/or extended distributions. In: P. Lavelle (Ed.). *Conservation of Soil Fertility in Low-Input Agricultural Systems of the Humid Tropics by Manipulating Earthworm Communities*. EC Macrofauna Project N° ERBTS3*CT920128. Final Report. pp. 39-58.
- Barros, M. E., Blanchart, E., Neves, A., Desjardins, T., Chauvel, A. and Lavelle, P. 1996. Relação entre a macrofauna e agregação do solo em tres sistemas na Amazonia central. In: Solo/Suelo XII Congresso Latino America de Ciencia do

- Solo (CD-Rom), Aguas de Lindoia, Brazil.
- Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C. R. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 3rd Edition. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK. 1068 p.
- Blanchart, E., Lavelle, P. and Spain, A. 1990. Effects of biomass and size of *Millsonia anomala* (Oligochaeta: Acanthodrilidae) on particle aggregation in a tropical soil in presence of *Panicum maximum* (Graminaceae). *Biol. Fertil. Soils*, **10**: 113-120.
- Blanchart, E., Lavelle, P., Braudeau, E., Bissonnais, Y. L. and Valentin, C. 1997. Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil Biol. Biochem.*, **29**: 431-439.
- Blondel, J. 1995. *Biogéographie. Approche Ecologique et Evolutive*. Masson, Paris, France. 297 p.
- Bouché, M. B. 1969. Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de Lombricidés. *Pedobiologia*, **9 (1-2)**: 26-34.
- Bouché, M. B. 1970. Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. *In*: P. Pesson (Ed.). *La Vie dans le Sol*. Gauthiers-Villars, Paris. pp. 187-209.
- Bouché, M. B. 1972. *Lombriciens de France. Ecologie et Systematique*. I.N.R.A. Paris. 671 p.
- Bouché, M. B. 1977. Stratégies Lombriciennes. *Ecol. Bull.*, **25**: 122-132.
- Brinkhurst, R. O. and Jamieson, B. G. M. 1971. *Aquatic Oligochaeta of the World*. Oliver & Boyd, Edinburgh. 860 p.
- Brown, G. G. 1995. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? *Plant and Soil*, **170**: 209-231.
- Brown, M. W. and Cameron, E. A. 1982. Spatial distribution of adults of *Ooencyrtus kuvani* (Hymenoptera: Encyrtidae), an egg parasite of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Can. Entomol.*, **114**: 1109-1120.
- Campbell, J. B. 1978. Spatial variation of sand content and pH within a single contiguous delinations of two soil mapping units. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **42**: 460-464.
- Chessel, D., Thioulouse, J. et Hanafi, M. 1997. Statis et valeurs typologiques des groupes faunistiques. *In*: ADE-4 Topic Documentation. Fiche thématique 5.1. 30 p.
- CIAT. 1974. *Reconocimiento general de suelos del CNIA Carimagua (Departamento del Meta)*. Bogotá, D.E., Colombia. 58 p.
- CIAT. 1988. *National Soil Survey Laboratory*. CIAT/U.S. Department of Agriculture,

- Lincoln, Nebraska, USA.
- Cole, M. 1986. *The Savannas. Biogeography and Geobotany*. Academic Press, London, UK. 438 p.
- Cortés, A. 1982. La Orinoquia. En: *Geografía de los Suelos de Colombia*. Universidad de Bogotá. pp. 111-127.
- Cressie, N. 1991. *Statistics for Spatial Data*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Cuendet, G. 1984. A comparative study of the earthworm population of four different woodland types in Wytham woods, Oxford. *Pedobiologia*, **26**: 421-439.
- Cummins, K. W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, **24**: 631-641.
- Curtis, J. T. and McIntosh, R. P. 1950. The interrelation of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology*, **31**: 434-455.
- Darwin, C. R. 1881. *The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms, with Observations on their Habits*. Murray, London.
- Dash, M. C. and Patra, U. C. 1977. Density, biomass and energy budget of a tropical earthworm population from a grassland site in Orissa, India. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **14**: 461-471.
- Dash, M. C., Patra, U. C. and Thambi, A. V. 1974. Comparison of primary production of plant material and secondary production of oligochaetes in a tropical grassland of Southern Orissa, India. *Trop. Ecol.*, **15** (1/2): 16-21.
- Decaëns, T. 1993. Impact des Pratiques Agricoles sur la Macrofaune des Sols dans quelques Pâturages et Cultures des Llanos Orientaux de Colombie. D.E.S.S. Université Paris XII. 69 p.
- Decaëns, T. 1999. *Rôle fonctionnel et réponses aux pratiques agricoles des vers de terre et autres ingénieurs écologiques dans les savanes colombiennes*. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI). 374 p.
- Decaëns, T., Lavelle, P., Jiménez Jaén, J. J., Escobar, G. and Rippstein, G. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *Eur. J. Soil Biol.*, **30** (4): 157-168.
- Delaville, L., Rossi, J. P., Quénéhervé, P. 1996. Plant row and soil factors influencing the micro-spatial patterns of plant-parasitic nematodes on sugarcane in Martinique. *Fund. Appl. Nem.*, **19** (4): 321-328.
- Edwards, C. A. (Ed.). 1998. *Earthworm Ecology*. S^t. Lucie Press, Boca Raton, FL, USA. 389 p.
- Edwards, C. A. and Bohlen, P. J. 1996. *Biology and Ecology of Earthworms*. 3rd

- Edition. Chapman and Hall, UK. 426 p.
- Escobar, M. E. 1995. *Degradación de pasturas mejoradas por presencia de especies no deseadas en Carimagua, Llanos Orientales, Meta (Colombia)*. Tesis de Grado. Universidad Nacional de Palmira. 90 p + anexos.
- Escoufier, Y. 1973. Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics*, **29**: 750-760.
- Evans, A. C. and Guild, W. J. 1947. Method of studying the burrowing activity of earthworms. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **11(14)**: 643-650.
- Evans, A. C. and Guild, W. J. 1948. Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. IV. On the life cycles of some British Lumbricidae. *Ann. Appl. Bio.*, **35 (4)**: 473-493.
- F.A.O. (1996). *Reconocimiento Edafológico de los Llanos Orientales. Tomo III. La Vegetación Natural y la Ganadería en los Llanos Orientales*. Roma, Italia. 233 p.
- Fisher, M. J. 1978. The recovery of leaf water potential following burning of two droughted tropical pasture species. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, **18**: 423-425.
- Fisher, M. J., Lascano, C. E., Vera, R. R. and Rippstein, G. 1992. Integrating the native savanna resource with improved pastures. In: CIAT. *Pastures for the Tropical Lowlands: CIAT's Contribution*. Cali, Colombia. Chapter 6, pp. 75-99.
- Fisher, M. J., Rao, I. M., Thomas, R. J. and Lascano, C. E. 1995. Grasslands in the well-watered Tropical lowlands. In: J. Hodgson and A.W. Illius (Eds.). *The Ecology and Management of Grazing Systems*. CAB International, Wallingford, UK. pp. 393-425.
- Fisher, M. J., Rao, I. M., Ayarza, M. A., Lascano, C. E., Sanz, J. I., Thomas, R. J. and Vera, R. R. 1994. Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. *Nature*, **371**: 236-238.
- Fragoso, C. 1985. Ecología general de las lombrices terrestres (Oligochaeta: Annelida) de la región Boca del Chajul, selva Lacandona (Chiapas, México). Tesis de grado, Universidad Autónoma de México. 133 p.
- Fragoso, C. 1993. *Les Peuplements de Vers de Terre dans L'Est et Sud-Est du Mexique*. Thèse de Doctorat, Université Paris 6. 228 p + annexes.
- Fragoso, C. and Lavelle, P. 1987. The earthworm community of a Mexican tropical rain forest (Chajul, Chiapas). In: A. M. Bonvicini Pagliai and P. Omodeo (Eds.). *On earthworms*. Modena, Italy. pp 281-295.
- Fragoso, C. and Lavelle, P. 1992. Earthworm communities of tropical rain forests. *Soil Biol. Biochem.*, **24 (12)**: 1397-1408.

- Fragoso, C., Kanyonyo ka Kajondo, J., Lavelle, P. and Moreno, A. G. 1992. EWDATA BASE: A survey of communities and selected species of earthworms for their potential use in low-input tropical agricultural systems. In: Lavelle, P. (Ed.), *Conservation of Soil Fertility in Low Input Agricultural Systems of the Humid Tropics by Manipulating Earthworm Communities*. Final Report, EEC/STD2 Programme. Brussels, Belgium. pp. 7-34.
- Fragoso, C., Moreno, A. G., Kanyonyo ka Kajondo, J. and Rodríguez, C. 1996. A survey of tropical earthworms: taxonomy, biogeography and environmental plasticity. In: P. Lavelle (Ed.). *Conservation of Soil Fertility in Low-Input Agricultural Systems of the Humid Tropics by Manipulating Earthworm Communities*. EC Macrofauna Project N° ERBTS3*CT920128. Final Report. pp. 6-19.
- Fragoso, C., Lavelle, P., Blanchart, E., Jiménez, J. J., Martínez, M., Senapati, B. K., Tondoh, J. E. and Feijoo, A. 1999. Earthworm communities of tropical agroecosystems: Origin, structure and influence of management practices. In: Lavelle, P., Brussaard, L., and Hendrix, P. (Eds.). *Management of Earthworm Communities in Tropical Agroecosystems* CAB-International. Wallingford, UK.
- Fraile, J. M. 1989. Poblaciones de lombrices de tierra (Oligochaeta: Annelida) en una pastura de *Cynodon pletostachvus* (pasto estrella) asociada con árboles de *Eythina poeppigiana* (Poro), una pastura asociada con árboles de *Cordia alliodora* (Laurel), una pastura sin árboles y vegetación a libre crecimiento en el CTIE, Turrialba, Costa Rica. Tesis doctoral, Universidad de Costa Rica.
- Friesen, D. K., Sanz, J. I., Molina, D. and Rivera, M. 1994. Crop nutritional and input use efficiency on Llanos oxisols under crop rotations. In: CIAT. *Tropical Lowlands Program Annual Report*. Chapter 5. Projects TL-02 and TC-02: Mechanistic understanding and models of soil chemical, physical and biological processes in agropastoral and sequential crop production systems. pp. 223-233.
- Garnsey, R. B. 1994. Seasonal activity and aestivation of Lumbricid earthworms in the Midlands of Tasmania. *Aust. J. Soil Res.*, **32**: 1355-1367.
- Gates, G. 1961. Ecology of some earthworms with special reference to seasonal activity. *Am. Midl. Nat.*, **66**: 61-86.
- Gautier-Hion, A. 1989. Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates?. A test in Gabon. *Ecology*, **70** (6): 1826-1833.
- Geary, R. C. 1954. The contiguity and statistical mapping. *Incorp. Statist.*, **5**: 115-145.
- Gerard, B. M. 1967. Factors affecting earthworms in pastures. *J. Anim. Ecol.*, **36**: 235-252.
- Giller, P. S. 1984. *Community Structure and the Niche*. Chapman and Hall, UK.
- Giller, P. S. 1996. The diversity of soil communities, the "poor man's tropical rainforest". *Biodiv. Cons.*, **5**: 135-168.

- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. University of California Press, Berkeley, USA.
- Guerra, R. T. 1994. Earthworm activity in forest and savanna soils near Boa Vista, Roraima, Brazil. *Acta Amazonica*, **24** (3/4): 303-308.
- Guzmán, S. y Vera, R. R. 1991. Establecimiento de pasturas en los Llanos Orientales de Colombia. *En*: Lascano, C. E. y Spain, J. M. (Eds.). *Establecimiento y Renovación de Pasturas. Conceptos, experiencias y enfoque de la investigación*. Centro Internacional de Agricultura Tropical, CIAT. pp. 385-398.
- Hansell, M. H. 1993. The ecological impact of animal nests and burrows. *Funct. Ecol.*, **7**: 5-12.
- Horne, J. K. and Schneider, D. C. 1995. Spatial variance in ecology. *Oikos*, **74**: 18-26.
- Huhta, V. 1979. Effects of liming and deciduous litter on earthworm (Lumbricidae) populations of a spruce forest, with an inoculation experiment on *Allolobophora caliginosa*. *Pedobiologia*, **19**: 340-345.
- Hurlbert, S. H. 1971. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**: 577-586.
- Hurlbert, S. H. 1990. Spatial distribution of montane unicorn. *Oikos*, **58**: 257-271.
- Huston, M. A. 1996. *Biological diversity. The Coexistence of Species in Changing Landscape*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 681 p.
- Hutchinson, G. E. 1953. The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*. Philadelphia, USA.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, **22**: 415-427.
- IGAC.1983. Estudio semidetallado del Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias de Carimagua (ICA-CIAT). Bogotá, D.E.
- IGAC.1988. Suelos y bosques de Colombia. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá. 28 p.
- Kale, R. D. and Krishnamoorthy, R. V. 1981. What affects the abundance and diversity of earthworms in soils?. *Proc. Indian Acad. Sci.*, **90** (1): 117-121.
- Kalisz, P. J. and Wood, H. B: 1995. Native and exotic earthworms in wildland ecosystems. *In*: P. F. Hendrix (Ed.). *Earthworm Ecology and Biogeography in North America*. Lewis Publishers, Boca Raton, USA. pp. 117-126.
- Jaffrenou, P. A. 1978. Sur l'analyse des familles finies des variables vectorielles. Bases algébriques et application à la description statistique. *Thèse de 3^{eme} cycle*, Université des Sciences et Technique du Languedoc, Montpellier-II.

- Jiménez, J. J y Moreno, A. G. *Martiodrilus carimaguensis* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), una nueva especie de lombriz de tierra para Colombia. (en prensa).
- Jiménez, J. J y Moreno, A. G. Lombrices de tierra de Carimagua (Meta, Colombia). I. Familia Glossoscolecidae. (en prensa)
- Jiménez, J. J y Moreno, A. G. Lombrices de tierra de Carimagua (Meta, Colombia). II. Familia Acanthodrilidae. (en prensa)
- Jiménez, J. J., Moreno, A. G., Lavelle, P. and Decaëns, T. 1998. Population dynamics and adaptive strategies of *Martiodrilus carimaguensis* nov. sp. (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a native species from the well-drained savannas of Colombia. *Applied Soil Ecology*, **9** (1-3): 153-160. Special issue XII International Colloquium on Soil Zoology.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. and Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystems engineers. *Oikos*, **69**: 373-386.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. and Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, **78** (7): 1946-1957.
- Judez, L. 1989. *Técnicas de Análisis de Datos Multidimensionales. Bases Teóricas y Aplicaciones en Agricultura*. Publicaciones del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. 301 p.
- Kleinheisterkamp, I. y Häbich, G. 1985. Colombia: Estudio biológico y técnico. En: Vera, R. R. y Seré, C. (Eds.). *Sistemas de Producción Pecuaria Extensiva: Brasil, Colombia, Venezuela*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. pp. 213-278.
- Knäper, C. F. e Pinto Porto, R. 1979. Ocorrência de Oligoquetos nos solos do Rio Grande do Sul. *Acta Biol. Leop.*, **1**: 137-166.
- Kouassi, P. K. 1987. Étude comparative de la macrofaune endogée d'écosystèmes guinéens naturels et transformés de Côte d'Ivoire. Thèse doctorat, Université d'Abidjan. 129 p.
- Kroonenberg, P. M. 1989. The analysis of multiple tables in factorial ecology. III. Three mode principal component analysis: "analyse triadique complète". *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*, **10** (3): 245-256.
- Lascano, C. L. and Estrada J. 1989. Long-term productivity of legume-based and pure grass pastures in the Eastern Plains of Colombia. In: Proceedings of the XVI International Grassland Congress, Nice. pp. 1179-1180.
- Lavelle, P. 1971. Recherches ecologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Production annuelle d'un ver de terre *Millsonia anomala* Omodeo. *La Terre et la Vie*, **2**: 240-254.

- Lavelle, P. 1973. Peuplement et production des vers de terre dans les savanes de Lamto. *Ann. Univ. Abidjan*, série E, **VI (2)**: 79-98.
- Lavelle, P. 1974. Influence de l'humidité du sol sur la consommation et la croissance de *Millsonia anomala* (Oligochètes - Acanthodrilidae) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, série E, **VII (1)**: 305-314.
- Lavelle, P. 1975. Consommation annuelle de terre par une population naturelle de vers de terre (*Millsonia anomala* Omodeo, Acanthodrilidae-Oligochètes) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev. Écol. Biol. Sol*, **12 (1)**: 11-24.
- Lavelle, P. 1978. *Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème*. Thèse de Doctorat, Paris VI. Publ. Lab. Zool. E.N.S., 12. 301 p.
- Lavelle, P. 1981. Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecologica*, **2 (2)**: 117-133.
- Lavelle, P. 1983a. The Soil Fauna of Tropical Savannas. II. The Earthworms. In: F. Bourlière (Ed.). *Tropical Savannas*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. pp. 485-504.
- Lavelle, P. 1983b. The structure of earthworm communities. In: J. E. Satchell (Ed.). *Earthworm ecology: From Darwin to Vermiculture*. Chapman and Hall, London. pp. 449-466.
- Lavelle, P. 1986. Associations mutualistes avec la microflore du sol et richesse spécifique sous les tropiques: l'hypothèse du premier maillon. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **302 (III(1))**: 11-14.
- Lavelle, P. 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biol. Fertil. Soils*, **6**: 237-251.
- Lavelle, P. 1996. Diversity of soil fauna and ecosystem function. *Biol. Int.*, **33**: 3-16.
- Lavelle, P. 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Adv. Ecol. Res.*, **27**: 93-132.
- Lavelle, P. and Beare, M. 1998. Ecosystem engineers, functional domains and processes in soil. Looking for integrative concepts. In: Proceedings of the 16th World Congress of Soil Science, Montpellier, 20-26 August 1998.
- Lavelle, P. and Pashanasi, B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia*, **33**: 283-291.
- Lavelle, P., Chauvel, A. and Fragoso, C. 1995. Faunal activity in acid soils. In: R. A. Date (Ed.). *Plant and Soil Interactions at Low pH*. Kluwer Academic Publishers, the Netherlands. pp. 201-211.
- Lavelle, P., Brussaard, L. and Hendrix, P. F. (Eds.). *The Potential for Earthworm*

- Management in Tropical Ecosystems*. C.A.B. International, Wallingford, UK. (en prensa).
- Lavelle, P., Maury, M. E. y Serrano, V. 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la región de Laguna Verde, Veracruz, época de lluvias. *Inst. Ecol. Publ.* (México), **6**: 75-105.
- Lavelle, P., Schaefer, R. and Zaidi, Z. 1989. Soil ingestion and growth in *Millsonia anomala*, a tropical earthworm, as influenced by the quality of the organic matter ingested. *Pedobiologia*, **33**: 379-388.
- Lavelle, P., Sow, B. and Schaeffer, R. 1979. The geophagous earthworm community in the Lamto savanna (Ivory Coast): Niche partitioning and utilization of soil nutritive resources. *In: Proc. 7th Int. Congr. Soil Zool.* Syracuse, NY. pp. 653-672.
- Lavelle, P., Barois, I., Martin, A., Zaidi, Z. and Schaefer, R. 1989. Management of earthworm populations in agro-ecosystems: A possible way to maintain soil quality?. *In: M. Clarholm and L. Bergström (Eds.). Ecology of Arable Land.* Kluwer Academic Publishers, the Netherlands. pp 109-122.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Spain, A. V. and Martin, S. 1992. Impact of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics. *In: R. Lal (Ed.). Myths and Science of Soils in the Tropics.* Soil Science Society of America Special Publication, Madison, Wisconsin. pp. 157-185.
- Lavelle, P., Barois, I., Cruz, I., Fragoso, C., Hernández, A., Pineda, A. and Rangel, P. 1987. Adaptive strategies of *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a peregrine geophagous earthworm of the humid tropics. *Biol. Fertil. Soils*, **5**: 188-194.
- Lavelle, P., Dangerfield, M., Fragoso, C., Eschenbrenner, V., López-Hernández, D., Pashanasi, B. and Brussard, L. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. *In: P. L. Woomer and M. J. Swift (Eds.). The Biological Management of Tropical Soil Fertility.* Wiley, UK. pp. 137-169.
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O. W. and Dhillion, S. 1997. Soil function in a changing world: the role of soil ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.*, **33** (4): 159-193.
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S., Spain, A., Toutain, F., Barois, I. and Schaefer, R. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. *Biotropica*, **25** (2): 130-150.
- Lavelle, P., Barois, I., Blanchart, E., Brown, G., Brussard, L., Decaëns, T., Fragoso, C., Jiménez, J. J., Kajondo, K., Martínez, M. A., Moreno, A., Pashanasi, B., Senapati, B. and Villenave, C. 1998. Earthworms as a resource in tropical agrosystems. *Nature and Resources*, **34** (1): 28-44.
- Lavit, C. 1988. *Analyse conjointe de tableaux quantitatifs*. Masson, Paris. 240 p.

- Lawton, J. H. and Brown, V. K. 1993. Redundancy in ecosystems. *In: E.-D. Schulze and H. A. Mooney (Eds.). Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. pp. 255-270.
- Lee, K. E. 1959. The earthworm fauna of New Zealand. *Bull. N. Z. Dep. Sci. Ind. Res.*, **130**: 1-486.
- Lee, K. E. 1985. *Earthworms: Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use*. Academic Press, New York. 411 p.
- Lee, K. E. (1991). The Diversity of Soil Organisms. *In: D. L. Hawksworth (Ed.). The Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates: Its Role in Sustainable Agriculture*. CAB International, Wallingford, UK. pp. 73-87.
- Lee, K. E. (1995). Earthworms and Sustainable Land Use. *In: P. F. Hendrix (Ed.). Earthworm Ecology and Biogeography in North America*. Lewis Publishers, Boca Raton, USA. pp. 215-234.
- Legendre, P. and Fourtin, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**: 107-138.
- Ludwig, J. A. and Reynolds, J. F. 1988. *Statistical Ecology. A Primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons, New York, USA. 337 p.
- Lyons, N. Y. 1981. Comparing diversity indices based on counts weighted biomass and other importance values. *Am. Nat.*, **118**: 438-442.
- Lloyd, M. 1967. Mean crowding. *J. Anim. Ecol.*, **36**: 1-30.
- MacArthur, R. H. and Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, **101**: 377-385.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. Some generalized theorem of natural selection. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **48**: 1893-1897.
- Madge, D. S. 1969. Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms. *Pedobiologia*, **9 (8)**: 188-214.
- Mangel, M. and Adler, F. 1994. Construction of multidimensional clustered patterns. *Ecology*, **75 (5)**: 1289-1298.
- Martin, A. 1991. Short- and long-term effects of the endogeic earthworm *Millsonia anomala* (Omodeo) (Megascolecidae, Oligochaeta) of tropical savannas on soil organic matter. *Biol. Fertil. Soils*, **11**: 234-238.
- Martin, A., Mariotti, A., Balesdent, J., Lavelle, P. and Vuattoux, R. 1990. Estimate of organic matter turnover rate in a savanna soil by ¹³C natural abundance measurements. *Soil Biol. Biochem.*, **22 (4)**: 517-523.

- Matheron, G. 1965. *Les variables regionalisées et leur estimation*. Masson, Paris. 305 p.
- Matheron, G. 1971. The theory of regionalized variables and its application. *Cashiers du Centre Morphologie Mathématique*, N° 5. Fontainebleau, France.
- Mato, S., Mascato, R., Trigo, D. and Díaz-Cosín, D. J. 1988. Vertical distribution in soil of earthworms in Sierra del Caurel. 1. Species and vegetation types. *Pedobiologia*, **32**: 193-200.
- Meadows, P. S. 1991. The environmental impact of burrows and burrowing animals - conclusions and a model. *Symp. Zool. Soc. London*, **63**: 327-338.
- Medina, E. and Huber, O. 1992. The role of biodiversity in the functioning of savanna ecosystems. In: Solbrig, O. T., van Emden, H. M. and van Oordt, P. G. W. J. (Eds). *Biodiversity and Global Change*. I.U.B.S. Monograph n° 8. Paris. pp. 139-158.
- Menaut, J. C., Barbault, R. Lavelle, P and Lepage, M. 1985. African savannas: Biological systems of humification and mineralization. In: J. C. Tothill and J. J. Mott (Eds.). *Ecology and Management of the World's Savannas*. Australian Acad. Science. Canberra, Australia. pp. 14-33.
- Michaelsen, W. 1900. *Oligochaeta*. Das tierreich, **10**. Berlin.
- Mills, L. S. M., Soulé, M. E. and Doak, D. F. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *Bioscience*, **38**: 750-752.
- Mishra, K. C. and Ramakrishnan, P. S. 1988. Earthworm population dynamics in different jhum fallows developed after slash and burn agriculture in north-eastern India. *Proc. Indian Acad. Sci.*, **97** (4): 309-318.
- Moran, P. A. P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, **37**: 17-23.
- Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion of individual and analysis of the distribution patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E Biol.*, **2**: 215-235.
- Nemeth, A. 1981. Estudio ecológico de las lombrices de tierra (Oligochaeta) en ecosistemas de bosque húmedo tropical en San Carlos de Río Negro, Territorio Federal Amazonas. Tesis de grado, Universidad Central de Venezuela. 92 p.
- Nemeth, A. and Herrera, R. 1982. Earthworm populations in a Venezuelan rain forest. *Pedobiologia*, **23**: 437-443.
- Nordström, S. 1975. Seasonal activity of lumbricids in Southern Sweden. *Oikos*, **26**: 307-315.
- Oden, N. L. 1984. Assessing the significance of spatial correlograms. *Geographical Analysis*, **16**: 1-16.

- Paine, R. T: 1969. A note on trophic complexity and community stability. *Am. Nat.*, **103**: 91-93.
- Paladines, O. 1975. El manejo y la utilización de las praderas naturales en el trópico americano. *En: Centro Internacional de Agricultura Tropical. El Potencial para la Producción de Ganado de Carne en América Tropical*. Cali, Colombia. pp. 331-346.
- Pemberton, S. G. and Frey, R. W. 1984. Quantitative methods in ichnology: spatial distribution among populations. *Lethaia*, **17**: 33-49.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. *Am. Nat.*, **104**: 592-597.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **4**: 53-74.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **71** (5): 2141-2145.
- Pianka, E. R. 1978. *Evolutionary Ecology*. 2nd Ed. Harper and Row, New York, USA.
- Pearce, T. G. 1982. Recovery of earthworm populations following salt-water flooding. *Pedobiologia*, **24**: 91-100.
- Pearce, T. G. 1983. Functional morphology of lumbricid earthworms with special reference to locomotion. *J. Nat. Hist.*, **17** (1): 95-111.
- Pielou, E. C. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology*. John Wiley, New York, USA.
- Reddy, M. V. and Pasha, M. 1993. Influence of rainfall, temperature and some soil physico-chemical variables on seasonal population structure and vertical distribution of earthworms in two semi-arid tropical grassland soils. *Int. J. Biometeorol.*, **37**: 19-26.
- Righi, G. 1984. *Pontoscolex* (Oligochaeta, Glossoscolecidae), a new evaluation. *Stud. Neotrop. Fauna Env.*, **19**: 159-177.
- Robertson, G. P. 1987. Geostatistics in ecology: interpolating known variance. *Ecology*, **68**: 744-748.
- Robertson, G. P. 1994. The impact of soil and crop management practices on soil spatial heterogeneity. *In: C. E. Pankhurst, B. M. Doube, V. V. S. R. Gupta and P. R. Grace (Eds.) Soil Biota. Management in sustainable farming systems*. CSIRO, Melbourne. pp 156-161.
- Römbke, J. and Verhaagh, M. 1992. About earthworm communities in a rain forest and an adjacent pasture. *Amazoniana*, **XII** (1): 29-49.
- Rossi, J.-P. 1996. Statistical tool for soil biology. XI. Autocorrelogram and Mantel test. *Eur. J. Soil Biol.*, **32** (4): 195-203.

- Rossi, J.-P. and Lavelle, P. 1993. Statistical procedure for field surveys. In : P. Lavelle (Ed.). *Conservation of soil fertility in low-input agricultural systems by manipulating earthworm communities*. EC Project n° ERBTS3*CT920128. Report n° 1. Chapter IX. pp 63-86.
- Rossi, J.-P. and Lavelle, P. 1998. Earthworm aggregation in the savannas of Lamto (Côte d'Ivoire). *Appl. Soil Ecol.*, 7: 195-199.
- Rossi, J.-P., Lavelle, P. and Albrecht, A. 1997. Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* and soil heterogeneity. *Soil Bio. Biochem.*, 29 (3-4): 485-488.
- Rossi, J.-P., Lavelle, P. and Tondoh, J. E. 1995. Statistical tool for soil biology. X. Geostatistical analysis. *Eur. J. Soil Biol.*, 31 (4): 173-181.
- Sánchez, P. A. and Salinas, J. G. 1981. Low-input technology for managing Oxisols and Ultisols in tropical America. *Adv. Agron.*, 34: 279-406.
- Satchell, J. E. 1955. Some aspects of earthworm ecology. In: D. K. Mc. E. Kevan (Ed.). *Soil Zoology*. Butterworth, London, UK. pp. 180-201.
- Satchell, J. E. 1967. Lumbricidae. In: A. Burges and F. Raw (Eds.). *Soil Biology*. Academic Press, London, UK. pp. 259-322..
- Satchell, J. E. 1983. *Earthworm Ecology: From Darwin to Vermiculture*. Chapman & Hall, London, UK. 495 p.
- Saussey, M. 1956. Un cas de commensalisme chez les lombriciens. *Bull. Soc. Fr.*, 81: 411-413.
- Saussey, M. et Debout, G. 1984. Nouvelles données sur le déterminisme de la diapause de *Nicodrilus giardi* (Ribacourt) (Oligochète, Lombricien). *C. R. Acad. Sc. Paris, serie III*, 299 (2): 35-38.
- Senapati, B. K. 1980. *Aspects of Ecophysiological Studies on Tropical Earthworms (Distribution, Population dynamics, Production, Energetics and their Role in the Decomposition Process)*. Ph. D. Thesis. School of Life Science, Sambalpur University, India. 154 p.
- Shannon, C. E. and Weaver, W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University Illinois Press, Urbana, IL.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.
- Sokal, R. R. and Oden, N. L. 1978. Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biol. J. Lin. Soc.*, 10: 199-228.
- Solbrig, O. T., Medina, E. and Silva, J. F. 1996. Determinants of tropical savannas. In: O. T. Solbrig, E. Medina and J. F. Silva (Eds.). *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 31-41.

- Sombroek, W. G., Nachtergoele, F. O. and Hebel, A. 1993. Amounts, dynamics and sequestering of carbon in tropical and subtropical soils. *Ambio*, **22**: 417-426.
- Stephenson, J. 1930. *The Oligochaeta*. Oxford University Press, London, UK. 978 p.
- Stork, N. E. and Eggleton, P. 1992. Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. *Am. J. Alt. Agr.*, **7** (1, 2): 38-47.
- Swift, M. J., Heal, O. W. and Anderson, J. M. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Studies in Ecology*, Vol. 5. Blackwell, Oxford, UK. 372 p.
- Swift, M. J. 1984. Soil biological processes and tropical soil fertility: a proposal for collaborative program of research. *Biol. Int. Spec. Issue*, **5**: 1-38. IUBS, Paris.
- Syers J. K. and Springett, J. A. 1984. Earthworms and soil fertility. *Plant and Soil*, **76**: 93-104.
- Taylor, L. R. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature*, **189**: 732-735.
- Taylor, L. R. and Taylor, R. A. J. 1977. Aggregation, migration and population mechanics. *Nature*, **265**: 415-421.
- Taylor, L. R., Taylor, R. A. J. and Perry, J. N. 1983. Behavioural dynamics. *Nature*, **303**: 801-804.
- Taylor, L. R., Woiwod, I. P. and Perry, J. N. 1978. The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J. Anim. Ecol.*, **47**: 383-406.
- Taylor, L. R., Perry, J. N., Woiwod, I. P. and Taylor, R. A. J. 1988. Specificity of the spatial power-law exponent in ecology and agriculture. *Nature*, **332**: 721-722.
- Terborgh, J. 1989. *Where have all the birds gone? Essays on the biology and conservation of birds that migrate to the American tropics*. Princeton University Press, Princeton.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. and Olivier, J. M. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Stat. Comput.*, **7** (1): 75-83.
- Thomas, R. J., Fisher, M. J., Ayarza, M. and Sanz, J. I. 1995. The role of forage grasses and legumes in maintaining the productivity of acid soils in Latin America. In: R. Lal and B.A. Stewart (Eds.). *Soil management: Experimental basis for sustainability and environmental quality*. Advances in Soil Science Series, Lewis Publishers, Boca Raton, USA. pp. 61-83.
- Thomas, R. J., Lascano, C. E., Sanz, J. I., Ara, M. A., Spain, J. M., Vera, R. R. and Fisher, M. J. 1992. The role of pastures in production systems. In: CIAT. *Pastures for the Tropical Lowlands: CIAT's Contribution*. Cali, Colombia. Chapter 8, pp: 121-144.
- Toutain, F., Diagne, A. et Le Tacon, F. 1987. Conséquences d'un apport d'engrais sur le

- fonctionnement d'un écosystème forestier de l'Est de France. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **24**: 283-300.
- USDA Soil Survey Staff. 1975. *Soil Taxonomy*. Washington, D.C. 754 p.
- Vidal, M. L. y Rangel, J. O. 1987. Efecto del fuego sobre la temperatura del suelo y la vegetación en un pastizal de los Llanos Orientales (Meta, Colombia). *Pérez-Arbelaezia*, **1** (4-5): 55-84.
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.*, **6**: 18-23.
- Wardle, D. and Lavelle, P. 1997. Linkages between Soil Biota, plant litter quality and decomposition. In: G. Cadisch and K. E. Giller (Eds.). *Driven by Nature*. CAB International, Wallingford, UK. pp. 107-125.
- Webster, R. 1985. Quantitative spatial analysis of soil in the field. *Adv. Soil Sci.*, **3**: 1-70.
- Webster, R. and Boag, B. 1992. Geostatistical analysis of cyst nematodes in soil. *J. Soil Sci.*, **43**: 583-595.
- Webster, R. and McBratney, A. B. 1989. On the Akaike Information Criterion for choosing models for variograms of soil properties. *J. Soil Sci.*, **40**: 493-496.
- Webster, R. and Oliver, M. A. 1990. *Statistical methods in soil and land resource survey*. Oxford University Press, London, UK. 316 p.
- Webster, R. and Oliver, M. A. 1992. Sample adequately to estimate variograms of soil properties. *J. Soil Sci.*, **43**: 177-192.
- Wilson, L. T., Room, P. M. and Bourne, A. S. 1983. Dispersion of arthropods, flower buds and fruit in cotton fields: Effects of population density and season on the fit of probability distributions. *J. Aust. Entomol. Soc.*, **22**: 129-134.
- Zajonc, I. 1970. Dynamique saisonnière des synusies de lombrics (Lumbricidae) vivant les prairies de la Slovaquie méridionale; action des engrais azotés sur la composition de celles-ci. *Pedobiologia*, **10**: 286-304.
- Zhang B. G., Rouland C., Lattaud C. and Lavelle P. 1993. Activity and origin of digestive enzymes in gut of the tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus*. *Eur. J. Soil Biol.*, **29** :7-11.

ANEXOS

Anexo Tabla 1. Características físicas y químicas de los suelos en donde se realizó el estudio (adaptado de IGAC, 1983 y CIAT, 1988).

Profundidad (cm)	Horizonte	Granulometría (%)				Textura*	pH		Carbono orgánico (%)	Nitrógeno Total (ppm)
		Arcillas	Limos		Arenas		KCl	H ₂ O		
		<0,002 mm	0,002-0,02 mm	0,02-0,05 mm	0,05-2 mm		1N	1:1		
0-12	A	28,6	16,8	38,2	16,4	FArL	3,8	4,8	2,08	1126,3
12-26	AB	28,4	17,3	37,0	17,3	FArL	3,9	5,0	1,40	1126,3
26-44	BO1	31,0	15,9	35,3	17,8	FArL	4,0	5,1	0,91	759
44-65	BO2	20,7	24,4	43,9	11,0	FArL	4,0	5,3	0,62	584,1
65-89	BO3	33,8	16,1	33,6	16,5	FArL	4,2	5,5	0,38	535,5
89-113	BO4	35,1	15,5	34,1	15,3	FArL	4,2	5,5	0,26	535,5
113-150	BO5	38,1	15,3	32,4	14,2	FArL	4,2	5,5	0,14	535,5
150-173	BO6	41,3	14,6	30,6	13,5	FArL	4,1	5,7	0,10	535,5
173-195	BO7	43,9	13,6	30,2	12,3	FArL	4,0	5,5	0,08	535,5

Profundidad (cm)	Horizonte	Cationes de cambio meq/100 g				Capacidad Intercambio Catiónico (pH = 7) meq/100 g	Fósforo disponible (ppm)	Saturación de Aluminio (%)	Retención humedad	
		Ca	Mg	Na	K				pF 2.5	pF 4.2
0-12	A	0,15	0,06	0,2	0,04	12,1	1,71	92	38,5	11,6
12-26	AB	0,15	0,06	0,1	0,04	8,0	1,71	96	24,2	11,5
26-44	BO1	0,10	0,04	0,1	0,02	8,0	0,99	92	20,0	12,1
44-65	BO2	0,10	0,03	0,2	0,02	5,5	0,82	89	19,1	12,5
65-89	BO3	0,9	0,03	0,2	0,02	5,5	0,73	85	21,6	13,2
89-113	BO4	0,9	0,03	0,2	0,02	4,0	0,73	85	21,4	13,6
113-150	BO5	0,9	0,03	0,1	0,02	4,9	0,73	85	23,4	15,1
150-173	BO6	0,9	0,03	0,1	0,02	6,5	0,73	85	25,7	17,4
173-195	BO7	0,9	0,03	0,1	0,02	6,5	0,73	85	26,3	17,8

* Clasificación USDA

Anexo Tabla 2. Características físicas y químicas del suelo procedente de un pasto de *Brachiaria decumbens* asociado con *Pueraria phaseoloides* empleado para los cultivos de lombrices (CIAT, Laboratorio de Servicios Analíticos)[§]

	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
% M.O. ¹	5,1	5,7	5,3	6,0	6,3	6,3	5,3
P ²	4,2	4,4	3,7	3,0	2,5	3,6	3,1
pH	4,5	4,5	4,6	4,5	4,4	4,4	4,4
Al ³	2,03	2,14	1,51	2,38	2,30	2,12	2,51
Ca ³	0,48	0,67	0,75	0,46	0,67	0,65	0,57
Mg ³	0,26	0,32	0,38	0,29	0,35	0,14	0,19
K ³	0,22	0,27	0,31	0,17	0,22	0,14	0,11
% Arena	9,00	9,99	9,43	10,93	13,42	17,25	7,21
% Limo	46,78	44,26	46,78	46,42	46,80	45,67	47,31
% Arcilla	44,22	45,75	43,79	42,65	39,78	37,08	45,48
Textura ⁴	ArL	ArL	ArL	ArL	FArL	ArL	ArL

¹ Materia orgánica

² Bray II (ppm)

³ Miliequivalente x 100 g suelo⁻¹

⁴ ArL: Arcillo-limoso, FArL: Franco-arcillo-limoso

[§] Muestra de 200 g extraída a partir de 5 submuestras

Anexo Tabla 3. Correspondencias obtenidas a partir de las ecuaciones de regresión entre el diámetro preclitelar y el peso de algunas especies de Carimagua

<i>Andiodrilus yoparensis</i>		<i>Andiorrhinus ofeliae</i>		<i>Aymara ainawi</i>		<i>Martiodrilus carimaguensis</i>		<i>Metanenedrilus martiodrilii</i>	
Diámetro preclitelar (mm)	Peso (g)	Diámetro preclitelar (mm)	Peso (g)	Diámetro preclitelar (mm)	Peso (g)	Diámetro preclitelar (mm)	Peso (g)	Diámetro preclitelar (mm)	Peso (g)
1,9	0,02	4	0,39	0,9	0,004	3	0,41	0,3	0,001
2	0,07	4,1	0,59	0,95	0,008	3,2	0,46	0,35	0,002
2,1	0,11	4,2	0,80	1	0,012	3,4	0,51	0,4	0,002
2,2	0,16	4,3	1,01	1,05	0,016	3,6	0,56	0,45	0,003
2,3	0,21	4,4	1,22	1,1	0,020	3,8	0,63	0,5	0,004
2,4	0,26	4,5	1,42	1,15	0,02	4	0,69	0,55	0,005
2,5	0,31	4,6	1,63	1,2	0,03	4,2	0,77	0,6	0,005
2,6	0,36	4,7	1,84	1,25	0,03	4,4	0,85	0,65	0,006
2,7	0,40	4,8	2,05	1,3	0,04	4,6	0,94	0,7	0,007
2,8	0,45	4,9	2,26	1,35	0,04	4,8	1,05	0,75	0,008
2,9	0,50	5	2,46	1,4	0,05	5	1,16	0,8	0,008
3	0,55	5,1	2,67	1,45	0,05	5,2	1,28	0,85	0,009
3,1	0,60	5,2	2,88	1,5	0,05	5,4	1,42	0,9	0,010
3,2	0,64	5,3	3,09	1,55	0,06	5,6	1,58	0,95	0,011
3,3	0,69	5,4	3,29	1,6	0,06	5,8	1,75	1	0,012
3,4	0,74	5,5	3,50	1,65	0,07	6	1,94		
3,5	0,79	5,6	3,71	1,7	0,07	6,2	2,15		
3,6	0,84	5,7	3,92	1,75	0,07	6,4	2,38		
3,7	0,89	5,8	4,12	1,8	0,08	6,6	2,64		
3,8	0,93	5,9	4,33	1,85	0,08	6,8	2,92		
3,9	0,98	6	4,54	1,9	0,09	7	3,24		
4	1,03	6,1	4,75	1,95	0,09	7,2	3,59		
4,1	1,08	6,2	4,96	2	0,10	7,4	3,98		
4,2	1,13	6,3	5,16			7,6	4,41		
4,3	1,17	6,4	5,37	<i>Glossodrilus sikuani</i>		7,8	4,89		
4,4	1,22	6,5	5,58	Diámetro preclitelar	Peso (g)	8	5,41		
4,5	1,27	6,6	5,79	0,7	0,02	8,2	6,00		
4,6	1,32	6,7	5,99	0,75	0,03	8,4	6,65		
4,7	1,37	6,8	6,20	0,8	0,03	8,6	7,37		
4,8	1,42	6,9	6,41	0,85	0,04	8,8	8,17		
4,9	1,46	7	6,62	0,9	0,04	9	9,05		
5	1,51	7,1	6,82	0,95	0,05	9,2	10,03		
5,1	1,56	7,2	7,03	1	0,06	9,4	11,12		
5,2	1,61	7,3	7,24	1,05	0,06	9,6	12,32		
5,3	1,66	7,4	7,45	1,1	0,07	9,8	13,66		
5,4	1,70	7,5	7,66	1,15	0,08	10	15,13		
5,5	1,75	7,6	7,86	1,2	0,08	10,2	16,77		
5,6	1,80	7,7	8,07	1,25	0,09	10,4	18,59		
5,7	1,85	7,8	8,28	1,3	0,09	10,6	20,60		
5,8	1,90	7,9	8,49	1,35	0,10	10,8	22,83		
5,9	1,95	8	8,69	1,4	0,11	11	25,30		
6	1,99	8,1	8,90	1,45	0,11				
		8,2	9,11	1,5	0,12				
		8,3	9,32	1,55	0,12				
		8,4	9,52	1,6	0,13				
		8,5	9,73	1,65	0,14				
		8,6	9,94	1,7	0,14				
		8,7	10,15	1,75	0,15				
		8,8	10,36	1,8	0,16				
		8,9	10,56	1,85	0,16				
		9	10,77	1,9	0,17				
				1,95	0,17				
				2	0,18				

Anexo Tabla 4. Número de heces por metro cuadrado de *M. carinaguensis* encontradas sobre la superficie de la sabana y el parto en cada una de las muestras

MES	Nº MUESTRA	TOTAL SECAS		FRESCAS				TOTAL FRESCAS		TOTAL HECES	
		SN*	BK	SN	BK	SN	BK	SN	BK	SN	BK
abr-94	1	0	4	0	6	0	0	0	6	0	10
	2	1	17	0	7	0	1	0	8	1	25
	3	6	19	1	5	0	8	1	13	7	32
	4	5	42	0	9	0	4	0	13	5	55
	5	9	29	0	3	1	11	1	14	10	43
may-94	6	5	28	0	2	0	5	0	7	5	35
	7	17	43	1	3	2	9	3	12	20	55
	8	15	25	0	2	0	7	0	9	15	34
	9	18	30	0	1	0	6	0	7	18	37
	10	15	31	0	2	0	8	0	10	15	41
jul-94	11	8	28	0	2	0	1	0	3	8	31
	12	18	32	0	2	0	3	0	5	18	37
	13	14	23	0	2	0	0	0	2	14	25
	14	8	31	0	2	0	0	0	2	8	33
	15	5	45	0	1	0	2	0	3	5	48
ago-94	16	6	14	1	2	1	1	2	3	8	17
	17	9	28	0	0	0	0	0	0	9	28
	18	17	28	0	1	0	1	0	2	17	30
	19	7	36	0	3	0	1	0	4	7	40
	20	4	24	0	1	0	1	0	2	4	26
sep-94	21	8	19	0	0	0	0	0	0	8	19
	22	11	17	0	0	0	0	0	0	11	17
	23	16	26	0	1	0	0	0	1	16	27
	24	6	32	0	1	0	3	0	4	6	36
	25	10	13	0	0	0	0	0	0	10	13
oct-94	26	7	22	0	0	0	0	0	0	7	22
	27	13	18	0	1	0	0	0	1	13	19
	28	8	19	0	0	0	2	0	2	8	21
	29	5	13	0	0	0	0	0	0	5	13
	30	4	13	0	0	0	1	0	1	4	14
nov-94	31	11	21	0	0	0	1	0	1	11	22
	32	5	11	0	1	0	0	0	1	5	12
	33	5	6	0	0	0	0	0	0	5	6
	34	8	9	0	1	0	0	0	1	8	10
	35	0	5	0	0	0	0	0	0	0	5
dic-94	36	5	8	0	0	0	0	0	0	5	8
	37	10	11	0	0	0	0	0	0	10	11
	38	7	8	0	0	0	0	0	0	7	8
	39	6	11	0	0	0	0	0	0	6	11
	40	1	8	0	0	0	0	0	0	1	8
ene-95	41	6	5	0	0	0	0	0	0	6	5
	42	6	6	0	0	0	0	0	0	6	6
	43	7	6	0	0	0	0	0	0	7	6
	44	5	14	0	0	0	0	0	0	5	14
	45	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3
feb-95	46	8	8	0	0	0	0	0	0	8	8
	47	1	7	0	0	0	0	0	0	1	7
	48	0	15	0	0	0	0	0	0	0	15
	49	3	14	0	0	0	0	0	0	3	14
	50	0	7	0	0	0	0	0	0	0	7
mar-95	51	2	6	0	0	0	0	0	0	2	6
	52	2	4	0	0	0	0	0	0	2	4
	53	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
	54	5	5	0	0	0	0	0	0	5	5
	55	4	2	0	0	0	0	0	0	4	2
abr-95	56	3	7	0	0	0	0	0	0	3	7
	57	1	2	0	0	0	0	0	0	1	2
	58	3	1	0	0	0	1	0	1	3	2
	59	3	2	0	2	0	0	0	2	3	4
	60	2	2	0	1	0	0	0	1	2	3
may-95	61	9	7	0	8	2	3	2	11	11	18
	62	7	21	0	4	2	5	2	9	9	30
	63	2	19	0	8	0	1	0	9	2	28
	64	10	22	0	23	0	6	0	29	10	51
	65	6	19	0	6	0	2	0	8	6	27
jun-95	66	6	12	1	23	0	5	1	28	7	40
	67	22	25	0	7	0	4	0	11	22	36
	68	18	23	0	11	0	2	0	13	18	36
	69	1	21	8	6	0	1	8	7	9	28
	70	4	16	0	12	0	2	0	14	4	30
jul-95	71	2	25	1	9	0	1	1	10	3	35
	72	0	31	0	3	0	1	0	4	0	35
	73	6	33	0	10	0	3	0	13	6	46
	74	5	9	0	0	0	1	0	1	5	10
	75	0	14	0	1	0	0	0	1	0	15
ago-95	76	3	13	0	7	0	1	0	8	3	21
	77	8	20	0	1	0	1	0	2	8	22
	78	5	18	0	0	0	0	0	0	5	18
	79	3	24	0	4	0	1	0	5	3	29
	80	1	19	1	1	0	0	1	1	2	20
sep-95	81	18	16	5	0	0	0	5	0	23	16
	82	0	16	0	0	0	0	0	0	0	16
	83	7	33	0	2	0	0	0	2	7	35
	84	6	23	1	1	0	0	1	1	7	24
	85	0	21	0	0	0	0	0	0	0	21

* SN: Sabana nativa

BK: *Brachiaria decumbens* + *Pueraria phaseoloides*

Anexo Tabla 5. Datos obtenidos de los cultivos de los capullos de *A. yoparensis* realizados en el laboratorio

Nº cultivo	Nº capullo	Peso vivo fresco (mg)	Nº Individuos	Peso individuo (mg)	Tiempo eclosión (máx)	P indiv/P capullo (%)
41	1	90	-	-	RIP	-
	2	90	-	-	RIP	-
42	3	50	1	40	1	80,0
43	4	90	-	-	RIP	-
	5	80	1	70	14	87,5
	6	110	1	80	20	72,7
44	7	60	1	40	13	66,7
	8	50	1	40	13	80,0
	9	70	-	-	RIP	-
	10	80	-	-	RIP	-
	11	60	-	-	RIP	-
	12	60	-	-	RIP	-
	13	70	-	-	RIP	-
	14	90	-	-	RIP	-
	15	100	-	-	RIP	-
	16	80	-	-	RIP	-
	17	70	-	-	RIP	-
	18	60	-	-	RIP	-
	19	70	-	-	RIP	-
	20	90	-	-	RIP	-
	21	110	-	-	RIP	-
	22	80	-	-	RIP	-
45	23	70	1	50	28	71,4
	24	40	-	-	RIP	-
	25	50	-	-	RIP	-
	26	50	-	-	RIP	-
	27	60	-	-	RIP	-
	28	70	-	-	RIP	-
	29	60	-	-	RIP	-
	30	80	-	-	RIP	-
	31	60	-	-	RIP	-
46	32	80	1	60	7	75,0
	33	90	1	70	7	77,8
	34	60	1	50	7	83,3
	35	80	1	70	13	87,5
	36	70	1	60	13	85,7
	37	90	1	70	13	77,8
	38	110	1	80	13	72,7
	39	50	1	30	13	60,0
	40	100	1	80	13	80,0
	41	50	1	20	13	40,0
	42	50	1	20	13	40,0
47	43	70	1	40	7	57,1
	44	70	1	50	7	71,4
	45	110	1	80	13	72,7
	46	70	2	20	19	28,6
		70		30	19	42,9
	47	120	1	90	19	75,0
48	48	110	1	90	6	81,8
	49	100	1	80	6	80,0
	50	90	1	80	6	88,9
	51	70	-	-	RIP	-
	52	70	-	-	RIP	-

	53	80	1	60	12	75,0
	54	130	1	120	18	92,3
	55	100	1	80	18	80,0
	56	80	-	-	RIP	-
	57	60	-	-	RIP	-
	58	50	-	-	RIP	-
49	59	60	1	40	6	66,7
	60	70	1	50	12	71,4
	61	50	1	40	12	80,0
	62	90	-	-	RIP	-
	63	80	-	-	RIP	-
62	64	120	1	30	16	25,0
63	65	130	-	-	RIP	-
	66	90	-	-	RIP	-
	67	80	-	-	RIP	-
68	68	70	1	50	15	71,4
	69	60	1	60	3	100,0
69	70	120	-	-	RIP	-
70	71	100	1	30	19	30,0
76	72	100	-	-	RIP	-
	73	60	-	-	RIP	-
	74	100	-	-	RIP	-
78	75	60	1	50	8	83,3
	76	30	1	20	10	66,7
	77	60	1	60	1	100,0
83	78	80	-	-	RIP	-
88	79	70	-	-	RIP	-
93	80	110	1	60	16	54,5
94	81	120	-	-	RIP	-
95	82	80	-	-	RIP	-
96	83	100	-	-	RIP	-
97	84	90	1	80	17	88,9
98	85	80	1	60	26	75,0
99	86	120	-	-	RIP	-
100	87	60	1	40	28	66,7
101	88	50	1	30	11	60,0
	PROM	78,9	1,0	55,7	12,8	71,0
	SD	22,2	0,2	22,9	6,3	17,9
	Máx	130	2	120	28	100
	Mín	30	1	20	1	25
	N	89	43	44	44	44

* En el cultivo 47, el capullo 46 eran dos individuos de 20 y 30 mg respectivamente

RIP = El capullo no eclosionó

Mortalidad en laboratorio = 51,7%

Anexo Tabla 6. Datos obtenidos de los cultivos de los capullos de *M. carimaguensis* realizados en el laboratorio

Nº cultivo	Nº capullo	Peso vivo fresco (mg)	Nº Individuo	Peso Individuo 1	Peso Individuo 2	Peso total	Tiempo eclosión (máx)	P indiv/P capullo (%)
4	1	1620	2	560	480	1040	23	64,2
5	2	1830	2	530	860	1390	43	76,0
11	10	1700	-	-	-	-	RIP	-
12	3	1540	2	620	650	1270	35	82,5
13	4	1470	2	570	640	1210	14	82,3
14	5	2240	2	820	840	1660	30	74,1
15	6	1480	2	800	670	1470	8	99,3
16	7	1710	2	830	720	1550	8	90,6
17	8	1910	2	830	740	1570	40	82,2
18	9	1530	1	850	-	850	44	55,6
19	11	2260	-	-	-	-	RIP	-
27	12	1020	-	-	-	-	RIP	-
28	13	890	-	-	-	-	RIP	-
35	14	1920	1	1760	-	1760	9	91,7
36	15	1150	2	530	460	990	16	86,1
50	16	1920	2	750	740	1490	23	77,6
51	17	1620	2	760	710	1470	31	90,7
52	18	1800	2	600	680	1280	25	71,1
53	19	2350	2	780	900	1680	27	71,5
54	20	3020	2	1070	880	1950	36	64,6
55	21	2280	2	810	880	1690	31	74,1
56	22	2000	2	1060	310	1370	22	68,5
57	23	1940	2	790	750	1540	38	79,4
58	24	2710	2	1010	1090	2100	15	77,5
59	25	2140	2	750	790	1540	16	72,0
60	26	2330	2	750	920	1670	18	71,7
61	27	1780	2	840	680	1520	11	85,4
64	28	2310	-	-	-	-	RIP	-
65	29	1970	-	-	-	-	RIP	-
66	30	1700	-	-	-	-	RIP	-
67	31	1550	2	760	610	1370	10	88,4
71	32	2030	-	-	-	-	RIP	-
72	33	1230	2	600	660	1260	11	102,4
73	34	1980	2	790	860	1650	34	83,3
74	35	1500	2	770	590	1360	1	90,7
75	36	2030	2	1250	-	1250	41	61,6
79	37	1880	2	680	660	1340	17	71,3
80	38	1910	2	690	710	1400	32	73,3
81	39	1750	-	-	-	-	RIP	-
85	40	1340	2	720	690	1410	9	105,2
86	41	1620	2	920	270	1190	29	73,5
87	42	1830	-	-	-	-	RIP	-
89	43	1940	-	-	-	-	RIP	-
90	44	1710	1	1190	-	1190	48	69,6
91	45	1590	-	-	-	-	RIP	-
92	46	1140	2	490	670	1160	5	101,8
	PROM	1808,0	1,9	809,7	703,7	1430,6	23,5	79,7
	SD	414,5	0,3	245,5	172,7	260,6	12,9	12,1
	Máx	3020	2	1760	1090	2100	48	105,2
	Mín	890	1	490	270	850	1	55,6
	N	46	34	34	30	34	34	34

Mortalidad en laboratorio = 26,1%

Anexo Tabla 7b. Datos obtenidos en las series de cultivos 5 y 6 realizados con *A. yoparensis* en el laboratorio

ESPECIE: *Andiodrilus yoparensis*

CATEGORIA: Jóvenes

(Ad): momento en el que aparecieron los primeros adultos

Fecha	SERIE 5				SERIE 6				Días cultivo	SERIE 5				SERIE 6				Tierra usada
	Pm indiv	Pm indiv	Media	Desv. típica	P heces indiv	P heces indiv	Media	Desv. típica		C medio (g/día)	C medio (g/día)	Media	Desv. típica	Cm/Pm	Cm/Pm	Media	Desv. típica	
22/11/94	0,15	0,10	0,12	0,04													T6	
6/12/94	0,15	0,10	0,12	0,03	7,73	6,41	7,07	0,93	14	0,55	0,46	0,50	0,07	3,66	4,82	4,24	0,82	T6
14/12/94	0,16	0,12	0,14	0,03	1,18	4,60	2,89	2,41	8	0,15	0,57	0,36	0,30	0,99	5,75	3,37	3,36	T6
22/12/94	0,17	0,14	0,15	0,02	4,35	5,21	4,78	0,61	8	0,54	0,65	0,60	0,08	3,36	5,43	4,39	1,46	T6
29/12/94	0,21	0,15	0,18	0,04	4,79	6,09	5,44	0,91	7	0,68	0,87	0,78	0,13	4,03	6,32	5,17	1,62	T6
5/01/95	0,23	0,15	0,19	0,05	8,30	3,17	5,74	3,63	7	1,19	0,45	0,82	0,52	5,58	2,99	4,28	1,83	T6
13/01/95	0,22	0,15	0,18	0,05	6,25	3,87	5,06	1,68	8	0,78	0,48	0,63	0,21	3,40	3,17	3,28	0,16	T6
20/01/95	0,23	0,15	0,19	0,05	5,73	5,33	5,53	0,28	7	0,82	0,76	0,79	0,04	3,76	5,03	4,39	0,90	T6
27/01/95	0,23	0,17	0,20	0,04	5,09	4,46	4,77	0,45	7	0,73	0,64	0,68	0,06	3,23	4,14	3,69	0,64	T6
2/02/95	0,25	0,20	0,23	0,04	7,31	3,27	5,29	2,86	6	1,22	0,54	0,88	0,48	5,30	3,21	4,26	1,48	T6
9/02/95	0,28	0,22	0,25	0,04	7,53	5,13	6,33	1,69	7	1,08	0,73	0,90	0,24	4,26	3,70	3,98	0,40	T6
17/02/95	0,28	0,22	0,25	0,04	4,40	4,65	4,53	0,18	8	0,55	0,58	0,57	0,02	1,98	2,66	2,32	0,48	T6
23/02/95	0,28	0,21	0,25	0,05	5,66	1,64	3,65	2,84	6	0,94	0,27	0,61	0,47	3,41	1,25	2,33	1,53	T6
2/03/95	0,30	0,21	0,25	0,06	4,49	2,88	3,68	1,14	7	0,64	0,41	0,53	0,16	2,26	1,96	2,11	0,21	T6
8/03/95	0,30	0,18	0,24	0,09	8,67	3,84	6,26	3,42	14	0,62	0,27	0,45	0,24	2,08	1,31	1,69	0,55	T6
16/03/95	0,30	0,23	0,27	0,05	7,03	4,54	5,79	1,76	15	0,47	0,30	0,39	0,12	1,55	1,68	1,62	0,09	T6
23/03/95	0,28	0,28	0,28	0,01	8,73	4,67	6,70	2,86	7	1,25	0,67	0,96	0,41	4,12	2,88	3,50	0,88	T6
30/03/95	0,28	0,28	0,28	0,00	6,17	4,68	5,42	1,06	7	0,88	0,67	0,77	0,15	3,11	2,43	2,77	0,48	T6
6/04/95	0,32	0,31	0,31	0,01	8,64	5,95	7,29	1,90	7	1,23	0,85	1,04	0,27	4,41	3,06	3,73	0,95	T6
17/04/95	0,35	0,38	0,36	0,02	18,17	11,03	14,60	5,05	11	1,65	1,00	1,33	0,46	5,24	3,29	4,27	1,38	T6
2/05/95	0,39	0,46	0,42	0,05	20,09	22,41	21,25	1,64	15	1,34	1,49	1,42	0,11	3,81	3,98	3,90	0,12	T7
10/05/95	0,43	0,53	0,48	0,07	10,71	17,74	14,22	4,97	8	1,34	2,22	1,78	0,62	3,43	4,85	4,14	1,00	T7
23/05/95	0,49	0,62	0,55	0,09	17,50	31,59	24,54	9,96	13	1,35	2,43	1,89	0,77	3,11	4,61	3,86	1,06	T7
2/06/95	0,56	0,74	0,65	0,13	27,31	29,26	28,28	1,38	10	2,73	2,93	2,83	0,14	5,62	4,72	5,17	0,63	T7
9/06/95	0,60	0,81	0,70	0,14	12,83	21,76	17,30	6,31	7	1,83	3,11	2,47	0,90	3,29	4,22	3,75	0,66	T7
4/07/95	0,69	0,95	0,82	0,19	48,34	61,53	54,94	9,33	25	1,93	2,46	2,20	0,37	3,21	3,06	3,13	0,11	T7
21/07/95	0,75	1,14	0,95	0,27	31,69	52,23	41,96	14,52	17	1,86	3,07	2,47	0,85	2,72	3,23	2,98	0,36	T7
11/08/95	0,86	1,30 (Ad)	1,09	0,33	45,84	73,91	59,87	19,85	21	2,18	3,52	2,85	0,95	2,90	3,09	2,99	0,13	T7
25/08/95	0,92 (Ad)	1,43	1,17	0,35	42,21	64,29	53,25	15,61	14	3,02	4,59	3,80	1,12	3,53	3,47	3,50	0,04	T7
1/09/95	0,92	1,51	1,22	0,42	20,63	21,15	20,89	0,37	7	2,95	3,02	2,98	0,05	3,19	2,12	2,65	0,76	T7
14/09/95	1,02	1,68	1,35	0,46	33,66	47,15	40,41	9,54	13	2,59	3,63	3,11	0,73	2,82	2,40	2,61	0,30	T7
4/10/95	1,09	1,73	1,41	0,45	57,66	38,76	48,21	13,37	20	2,88	1,94	2,41	0,67	2,82	1,16	1,99	1,18	T7

Anexo Tabla 9. Densidad ($N.m^{-3}$) y biomasa ($g.m^{-3}$) corregidas obtenidos en cada uno de los meses de muestreo

a) Sabana

ESPECIE	1994										1995								
	Mar	Abr	May	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	
<i>Andiodrilus yoparensis</i>	0 0	4,6 3,06	7,8 1,698	2,2 0,642	3,8 0,492	3,4 1,216	1,4 0,568	1,8 0,706	1,8 0,968	2,2 0,564	2,8 1,2	2,6 0,89	1,8 0,536	1,4 0,592	2,2 1,392	2,8 1,894	6,4 2,1	4,6 1,716	
<i>Andiorrhinus ofeliae</i>	0 0	0,2 0,99	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	
<i>Aymara ainawi</i>	12,6 0,167	20,0 0,541	44,6 2,135	8,7 0,151	44,4 0,647	23,5 0,28	19,3 0,247	7,1 0,083	2,4 0,049	0,0 0	3,2 0,044	2,0 0,02	17,0 0,209	12,7 0,54	17,2 0,698	5,5 0,209	5,1 0,078	18,2 0,233	
<i>Glossodrilus sikuani</i>	39,6 0,955	120,5 7,659	85,3 5,692	146,4 10,866	92,3 6,287	50,8 3,436	47,2 3,322	43,1 3,091	50,5 2,061	27,4 0,683	14,4 0,432	14,2 0,452	14,7 0,516	42,7 2,483	57,5 2,864	120,2 8,716	53,7 3,862	21,0 1,813	
<i>Martiodrilus carimaguensis</i>	0,3 0,24	0,2 1,82	1 2,642	0,4 3,386	0 0	0 0	0,4 0,74	0,6 0,386	0 0	0 0	0 0	0,4 0,466	0,2 0,646	0 0	0 0	0 0	0,4 5,426	0,6 8,756	
<i>Metamenedrilus martiodrili</i>	3,8 0,019	71,2 0,326	85,7 0,482	134,5 0,694	131,1 0,657	142,6 0,617	61,5 0,367	12,9 0,07	9,7 0,039	1,6 0,005	0,0 0	4,5 0,023	5,6 0,018	35,2 0,172	46,3 0,242	67,4 0,345	102,8 0,418	56,1 0,23	
TOTAL	56,23 1,38	216,7 14,4	224,4 12,65	292,3 15,74	271,6 8,083	220,3 5,548	129,7 5,245	65,51 4,336	64,51 3,116	31,17 1,252	20,38 1,676	23,68 1,85	39,25 1,925	91,89 3,788	123,3 5,196	195,9 11,16	168,4 11,88	100,5 12,75	

b) Pasto

ESPECIE	1994										1995								
	Mar	Abr	May	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	
<i>Andiodrilus yoparensis</i>	2,7 1,733	6,4 4,154	15,8 4,994	4,2 2,07	0,6 0,088	2,6 1,144	8,2 4,074	3 1,168	4 2,7	1,6 0,642	2,6 1,118	0,2 0,078	7,8 4,258	11,2 5,508	13,8 5,298	8,2 2,592	8 3,646	12,2 3,996	
<i>Andiorrhinus ofeliae</i>	4,67 18,25	0,6 2,85	0,6 3,08	1,4 5,45	0,6 4,09	0,2 0,26	1 2,96	1 3,48	0 0	0,4 1,81	0 0	0,8 1,09	0 0	0 0	1,6 2,21	0,8 1,18	0,8 1,86	0 0	
<i>Aymara ainawi</i>	1,2 0,023	12,1 0,199	14,4 0,718	0,7 0,043	9,0 0,090	4,4 0,058	21,0 0,210	3,0 0,030	3,0 0,030	0 0	0 0	3,0 0,030	0,7 0,014	16,9 0,575	17,0 0,664	15,0 0,597	30,1 0,580	6,0 0,060	
<i>Glossodrilus sikuani</i>	37,7 1,565	69,8 4,774	151,8 10,96	72,4 6,512	72,5 6,602	62,8 6,243	53,7 5,401	47,9 4,589	35,7 3,535	7,0 0,286	1,2 0,044	6,6 0,251	9,5 0,443	60,2 2,968	191,4 13,04	193,6 13,71	93,5 8,07	94,4 8,313	
<i>Martiodrilus carimaguensis</i>	13,3 32,350	21,4 67,140	20,2 94,784	10,4 74,402	12,2 78,694	11 61,204	18,8 61,238	20,2 57,596	20,4 32,47	21 26,518	20,4 32,574	23 37,314	18,2 30,9	23,2 57,852	19 58,150	13,6 37,784	15,2 46,520	16,2 68,302	
<i>Metamenedrilus martiodrili</i>	1,6 0,006	64,9 0,329	155,3 0,844	100,6 0,594	119,4 0,634	47,7 0,244	84,3 0,413	40,5 0,229	17,8 0,09	1,4 0,008	0,0 0	3,1 0,012	2,2 0,008	53,7 0,249	109,1 0,704	88,6 0,446	97,2 0,473	31,2 0,167	
TOTAL	61,15 53,93	175,2 79,45	358 115,4	189,8 89,07	214,4 90,2	128,7 69,15	187 74,3	115,5 67,09	80,91 38,82	31,42 29,26	24,24 33,74	36,68 38,78	38,33 35,62	165,2 67,15	352 80,07	319,9 56,31	244,8 61,15	160 80,84	

Anexo Tabla 10f. Datos obtenidos en el muestreo realizado para la evaluación de la distribución horizontal de las especies en el pasto introducido (junio de 1995).

Table with columns for PTO, Species (G. stuarti, A. obtusif, A. pygmaeus, M. caribaeensis, M. ruficollis, A. sp.), and metrics (Ad., Jov., Cap., Tur.). It contains numerical data for 64 different points.

Ad.- Número de adultos
Jov.- Número de juvenes
Cap.- Número de capullos
Tur.- Número de túriculos frescos
Los datos están referidos a individuos por metro cuadrado

Diagram showing the numbering of sampling points (PTO) in a grid format, with points numbered 1 through 64 across 10m intervals.

Anexo tabla 11. Variables empleadas en el análisis factorial de las poblaciones de *A. yoparensis* en ambos sistemas

		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95
<i>A. yoparensis</i> Pasto	N	11	32	79	21	3	13	41	15	20	8	13	3	57	56	69	41	40	61
	B	6,2	20,8	25,0	10,4	0,4	5,7	20,4	5,8	13,5	3,2	5,6	1,3	29,1	27,5	26,5	13,0	18,2	20,0
	Cap	0	1	47	5	0	7	8	3	0	0	0	0	1	18	18	10	13	9
	0-10	7	31	32	16	3	6	33	12	10	1	0	1	12	37	51	30	27	50
	10-20	0	0	0	0	0	0	0	0	10	1	10	0	31	1	0	1	0	2
	20-40	2	0	0	0	0	0	0	0	0	6	3	0	11	0	0	0	0	0
	40-80	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0
	0-0.4	5	11	16	7	3	3	18	8	7	6	8	2	29	11	29	24	14	37
	0.4-0.8	4	9	1	2	0	0	4	1	5	0	2	1	13	10	11	0	2	9
	0.8-1.2	2	8	6	4	0	1	7	2	5	1	3	0	13	12	7	4	5	3
	1.2-1.6	0	2	4	3	0	0	3	1	2	1	0	0	0	4	2	1	4	2
	1.6-2.5	0	1	5	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1	1	2	2	2	1
	<i>A. yoparensis</i> Sabana	N	0	23	39	12	19	17	7	9	9	11	14	13	9	7	11	14	32
B		0	15,3	8,49	3,32	2,46	6,08	2,84	3,53	4,84	2,82	6	4,45	2,68	2,96	6,96	9,47	10,5	8,58
Cap		0	2	18	5	7	4	0	0	0	0	0	0	0	2	2	3	6	3
0-10		0	21	21	6	11	13	7	9	8	1	0	4	6	5	7	11	25	20
10-20		0	0	0	0	1	0	0	0	1	9	9	2	1	0	2	0	1	0
20-40		0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	5	7	2	0	0	0	0	0
40-80		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0-0.4		0	9	13	5	10	9	3	5	5	9	9	9	7	1	2	2	17	14
0.4-0.8		0	5	5	0	2	2	4	3	3	2	3	4	2	4	2	3	3	1
0.8-1.2		0	3	2	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	4	3	5	3
1.2-1.6		0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	2
1.6-2.5		0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0

N: Densidad total (N° de individuos 5m⁻²)

B: Biomasa total (g peso fresco 5m⁻²)

Cap: N° de capullos 5m⁻²

0-10: N° individuos encontrados en el estrato 0-10 cm

10-20: N° individuos encontrados en el estrato 10-20 cm

20-40: N° individuos encontrados en el estrato 20-40 cm

40-80: N° individuos encontrados en el estrato 40-80 cm

0-0.4: individuos de peso entre 0 y 0,4 g

0.4-0.8: individuos de peso entre 0,4 y 0,8 g

0.8-1.2: individuos de peso entre 0,8 y 1,2 g

1.2-1.6: individuos de peso entre 1,2 y 1,6 g

1.6-2.5: individuos de peso entre 1,6 y 2,5 g

Anexo tabla 12. Variables empleadas en el análisis factorial de las poblaciones de *G. sikuani* en ambos sistemas

		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95	
<i>G. sikuani</i>	N	113	349	759	362	363	314	269	239	179	35	6	33	47	301	957	968	468	472	
Pasto	B	5	24	55	33	33	31	27	23	18	1	0	1	2	15	65	69	40	42	
(Datos corregidos)	Act	0	100	100	100	100	100	100	100	99	0	0	5	89	100	100	100	100	100	
	Cap	63	13	13	0	0	13	125	675	813	888	1088	488	363	25	0	0	0	0	
	0-10	38	342	736	337	327	304	241	197	165	0	0	3	40	288	925	893	388	437	
	10-20	25	7	21	24	29	8	23	37	8	6	0	2	0	13	30	73	80	32	
	20-40	34	0	2	2	6	2	5	5	5	26	0	24	7	0	2	2	0	3	
	40-80	16	0	0	0	0	0	0	0	0	3	6	5	0	0	0	0	0	0	
	0-0.02	16	31	45	2	0	0	0	0	7	2	0	2	13	84	45	66	2	5	
	0.02-0.04	63	37	98	17	23	2	7	13	2	22	5	23	12	79	197	132	22	14	
	0.04-0.08	28	174	335	132	116	65	43	62	22	11	1	7	18	85	451	486	208	190	
	0.08-0.16 g	6	108	281	207	221	241	217	164	144	0	0	2	5	53	264	280	234	259	
	0.16-0.25	0	0	0	5	3	6	1	1	4	0	0	0	0	0	1	4	1	4	
		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95	
<i>G. sikuani</i>	N	119	602	427	732	461	254	236	215	253	137	72	71	74	213	288	601	269	105	
Sabana	B	3	38	28	54	31	17	17	15	10	3	2	2	3	12	14	44	19	9	
(Datos corregidos)	Act	0	100	100	100	96	90	67	75	25	0	0	87	87	100	100	100	100	91	
	Cap	25	0	0	0	0	0	75	300	550	875	575	525	125	0	0	0	0	0	
	0-10	38	590	400	706	387	216	155	156	80	2	8	21	55	200	265	589	248	88	
	10-20	54	13	22	23	17	13	8	12	27	44	27	23	11	14	22	12	16	9	
	20-40	24	0	5	3	37	17	42	38	98	79	35	25	8	0	0	0	2	8	
	40-80	2	0	0	0	20	8	30	10	47	12	2	2	0	0	0	0	3	0	
	0-0.02	66	42	27	11	33	18	17	24	94	75	27	26	30	25	60	38	10	2	
	0.02-0.04	51	96	65	166	105	51	55	38	76	53	36	33	22	45	97	105	57	23	
	0.04-0.08	2	354	241	263	172	112	76	55	58	9	9	12	20	108	90	265	115	24	
	0.08-0.16 g	0	110	93	291	150	73	89	98	25	0	0	0	1	36	41	192	87	57	
	0.16-0.25	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	

N: Densidad total (Nº de individuos 5m⁻²)B: Biomasa total (g peso fresco 5m⁻²)Cap: Nº de capullos 5m⁻²

Act: Actividad de la población (%)

0-10: Nº individuos encontrados en el estrato 0-10 cm

10-20: Nº individuos encontrados en el estrato 10-20 cm

20-40: Nº individuos encontrados en el estrato 20-40 cm

40-80: Nº individuos encontrados en el estrato 40-80 cm

0-0.02: individuos de peso entre 0 y 0,02 g

0.02-0.04: individuos de peso entre 0,02 y 0,04 g

0.04-0.08: individuos de peso entre 0,04 y 0,08 g

0.08-0.16: individuos de peso entre 0,08 y 0,16 g

0.16-0.25: individuos de peso entre 0,16 y 0,25 g

Anexo tabla 13. Variables empleadas en el análisis factorial de las poblaciones de *M. carimaguensis* en ambos sistemas

		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95	
<i>M. carimaguensis</i> Pasto	N	40	107	101	52	61	55	94	101	102	105	102	115	91	116	95	68	76	81	
	B	97,1	335,7	473,9	372,0	393,5	306,0	306,2	288,0	162,4	132,6	162,9	186,6	154,5	289,3	290,8	188,9	232,6	341,5	
	Tur	0	54,0	45,0	15,0	11,0	5,0	4,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	66,0	73,0	29,0	16,0	3,0	
	Act	39,5	100	100	70,6	80,4	92,7	71,3	25,8	1	0	0	0	64,4	100	93,7	50	28,9	21	
	Cap	2	1	0	1	7	14	14	12	10	3	0	1	0	0	0	0	0	0	5
	0-10	8	71	65	17	18	12	11	2	1	0	0	0	25	79	65	22	7	3	
	10-20	4	31	36	15	12	11	7	7	1	2	1	1	20	33	17	6	10	12	
	20-40	6	3	0	5	6	8	14	13	31	46	31	40	17	4	5	6	9	15	
	40-80	20	1	0	14	15	11	48	67	59	54	67	73	29	0	9	34	50	46	
	0-2 g	19	43	14	5	8	9	36	33	69	79	70	74	66	70	52	38	37	31	
	2-4 g	12	33	46	15	11	9	19	35	21	17	22	26	15	21	23	17	12	23	
	4-6 g	6	21	15	3	6	1	8	12	5	6	9	13	4	12	5	7	8	7	
	6-9 g	1	3	13	11	4	4	12	6	2	0	1	0	5	11	9	3	6	7	
9-22 g	0	6	13	17	22	18	5	3	0	0	0	0	0	2	7	3	5	12		
		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95	
<i>M. carimaguensis</i> Sabana	N	1	1	5	2	0	0	2	3	0	0	0	2	1	0	0	0	2	3	
	B	0,7	9,1	13,2	16,9	0,0	0,0	3,7	1,9	0,0	0,0	0,0	2,3	3,2	0,0	0,0	0,0	27,1	43,8	
	Tur	0	2,0	3,0	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	9,0	1,0	1,0	6,0	
	Act	0	100	100	100	-	-	0	0	0	0	0	100	0	-	-	-	100	100	
	Cap	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	0-10	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
	10-20	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	
	20-40	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	
	40-80	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
	0-2 g	1	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	
	2-4 g	0	0	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
	4-6 g	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	6-9 g	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
9-22 g	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3		

N: Densidad total (N° de individuos 5m⁻²)

B: Biomasa total (g peso fresco 5m⁻²)

Tur: Turrículos frescos 5m⁻²

Act: Actividad de la población (%)

Cap: N° de capullos 5m⁻²

0-10: N° individuos encontrados en el estrato 0-10 cm

10-20: N° individuos encontrados en el estrato 10-20 cm

20-40: N° individuos encontrados en el estrato 20-40 cm

40-80: N° individuos encontrados en el estrato 40-80 cm

0-2: individuos de peso entre 0 y 2 g

2-4: individuos de peso entre 2 y 4 g

4-6: individuos de peso entre 4 y 6 g

6-9: individuos de peso entre 6 y 9 g

9-22: individuos de peso entre 9 y 22 g

Anexo tabla 14. Variables empleadas en el análisis factorial de las poblaciones de *M. martiodrilii* en ambos sistemas

		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95
<i>M. martiodrilii</i>	N	23	712	857	1345	1311	1426	615	129	97	16	0	45	56	352	463	674	1028	561
Sabana	B	57	1629	2411	3469	3283	3083	1835	352	194	27	0	114	91	861	1210	1727	2092	1152
(Datos corregidos)	Act	100	100	100	100	100	100	22	30	36	0	0	0	50	100	100	100	100	100
	0-10	0	92	158	299	291	339	20	7	0	0	0	0	8	126	69	99	362	270
	10-20	0	232	453	336	264	466	71	14	0	0	0	0	0	13	94	146	283	100
	20-40	6	303	246	488	519	406	285	75	23	0	0	33	32	126	232	311	362	149
	40-80	17	85	0	222	237	214	239	34	75	16	0	12	16	86	69	119	22	42
	0-2	0	58	13	35	37	26	9	4	11	0	0	0	9	13	0	22	56	43
	2-4	3	139	123	224	223	381	47	16	20	8	0	11	16	68	63	87	275	151
	4-8	8	131	246	363	362	306	215	35	18	0	0	11	3	83	166	222	181	83
	8-15	0	28	46	52	33	0	37	9	0	0	0	0	0	12	3	6	3	4
		mar-94	abr-94	may-94	jul-94	ago-94	sep-94	oct-94	nov-94	dic-94	ene-95	feb-95	mar-95	abr-95	may-95	jun-95	jul-95	ago-95	sep-95
<i>M. martiodrilii</i>	N	5	324	776	503	597	238	421	202	89	7	0	15	11	269	546	443	486	156
Pasto	B	17	1647	4221	2971	3171	1220	2064	1144	448	38	0	61	41	1246	3519	2229	2364	833
(Datos corregidos)	Act	100	100	100	100	100	100	100	100	3	0	0	0	100	100	100	100	100	100
	0-10	2	96	404	123	197	41	34	17	4	0	0	0	0	38	181	164	133	5
	10-20	0	112	254	180	207	80	96	43	12	0	0	0	0	59	117	158	199	53
	20-40	0	96	93	180	168	89	132	90	34	2	0	3	4	99	201	106	131	75
	40-80	2	20	26	20	24	29	160	52	39	5	0	13	7	72	46	15	23	23
	0-2	0	10	28	16	8	6	7	0	0	0	0	0	1	9	15	8	19	1
	2-4	5	105	134	82	136	54	137	43	27	2	0	10	10	118	107	171	154	35
	4-8	0	203	601	363	441	175	274	150	62	5	0	6	0	140	334	257	305	120
	8-15	0	6	13	42	13	3	3	9	0	0	0	0	0	2	89	7	8	0

N: Densidad total (Nº de individuos 5m⁻²)

B: Biomasa total (g peso fresco 5m⁻²)

Act: Actividad de la población (%)

0-10: Nº individuos encontrados en el estrato 0-10 cm

10-20: Nº individuos encontrados en el estrato 10-20 cm

20-40: Nº individuos encontrados en el estrato 20-40 cm

40-80: Nº individuos encontrados en el estrato 40-80 cm

0-2: individuos de peso entre 0 y 2 mg

2-4: individuos de peso entre 2 y 4 mg

4-8: individuos de peso entre 4 y 8 mg

8-15: individuos de peso entre 8 y 15 mg