

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Zoología y Antropología Física



**ESTUDIO DE LA DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE
“HORMOGASTER ELISAE”
(OLIGOCHAETA, HORMOGASTRIDAE)
EN EL MOLAR Y DE LOS FACTORES QUE LE
REGULAN**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Patricia Hernández Gordo

Bajo la dirección de la doctora:
María Dolores Trigo Aza

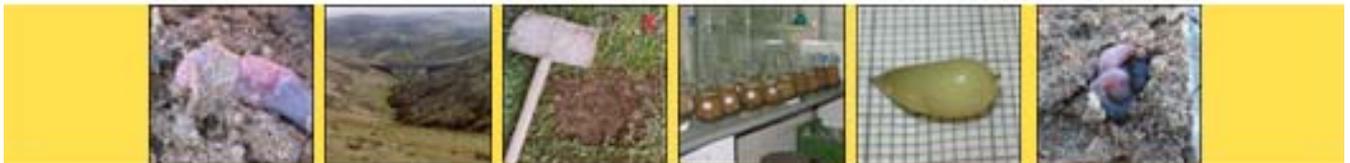
Madrid, 2006

• **ISBN: 978-84-669-2886-1**

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE BIOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA Y ANTROPOLOGIA FISICA



**ESTUDIO DE LA DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL
DE *Hormogaster elisae* (OLIGOCHAETA, HORMOGASTRIDAE)
EN EL MOLAR Y DE LOS FACTORES QUE LA REGULAN**



PATRICIA HERNÁNDEZ GORDO

Octubre 2005

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE BIOLOGÍA

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA

**ESTUDIO DE LA DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE *Hormogaster*
elisae (OLIGOCHAETA, HORMOGASTRIDAE) EN EL MOLAR
Y DE LOS FACTORES QUE LA REGULAN**

PATRICIA HERNÁNDEZ GORDO

MADRID, OCTUBRE 2005

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE BIOLOGÍA

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA

**ESTUDIO DE LA DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE *Hormogaster*
elisae (OLIGOCHAETA, HORMOGASTRIDAE) EN EL MOLAR
Y DE LOS FACTORES QUE LA REGULAN**

Memoria que, para optar al Título de

Doctora en Biología, presenta

PATRICIA HERNÁNDEZ GORDO

MADRID, OCTUBRE 2005

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE BIOLOGÍA

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA

**ESTUDIO DE LA DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE *Hormogaster*
elisae (OLIGOCHAETA, HORMOGASTRIDAE) EN EL MOLAR
Y DE LOS FACTORES QUE LA REGULAN**

PATRICIA HERNÁNDEZ GORDO

OCTUBRE 2005

Vº Bº la Directora:

Fdo: Patricia Hernández Gordo

Fdo: Dra. Mª Dolores Trigo Aza

DOLORES TRIGO AZA, PROFESORA TITULAR DEL DPTO. DE ZOOLOGÍA Y ANTROPOLOGÍA FÍSICA DE LA FACULTAD DE BIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

CERTIFICA:

Que la presente Memoria titulada "**ESTUDIO DE LA DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE *Hormogaster elisae* (OLIGOCHAETA, HORMOGASTRIDAE) EN EL MOLAR Y DE LOS FACTORES QUE LA REGULAN**", que para optar al Título de Doctora en Biología presenta Dña. Patricia Hernández Gordo, ha sido realizada en el Departamento de Zoología y Antropología Física de la Facultad de Biología de la Universidad Complutense de Madrid bajo mi dirección. Y considerando que representa trabajo de Tesis, autoriza su presentación a la Junta de Facultad.

Y para que así conste, firmo el presente certificado en Madrid, a octubre de 2005.

M^a Dolores Trigo Aza

AGRADECIMIENTOS

Me gustaría empezar dando las gracias a Darío, Dolores y Juan B. sin cuya confianza no hubiera podido llegar hasta este punto. Gracias por vuestro apoyo.

Gracias Marta, Mónica, Pilar y Rubén por lo mucho que me habéis ayudado en esos duros días en El Molar; porque incluso, en las condiciones más adversas (calor abrasador, lluvia e incluso nieve), habéis colaborado para sacar adelante buena parte de esta Tesis. Habéis conducido, cavado, cargado sacos con “tropecientos” kilos de suelo... bueno, y de vez en cuando “asesinado” a alguna que otra pobre e inocente lombriz. En serio, gracias, no sólo por vuestra ayuda sino también y principalmente por vuestra amistad; y por esas largas, largas, laaaaargas... charlas.

Gracias Charo y Javi por vuestra amistad.

Gracias a toda la gente de Invertebrados No Artrópodos por vuestra buena acogida, y especialmente a Jacinto Berzosa y Benito Muñoz, director y secretario, respectivamente, del Departamento de Zoología y Antropología Física, por su ayuda e interés ante los “problemillas” administrativos que surgieron.

Me gustaría agradecer al Profesor Ildfonso Barrera Martínez su ayuda al determinar la vegetación de El Molar, y a Carmen, de la Asesoría Estadística

del Centro de Calculo, por su ayuda a la hora de elegir los análisis estadísticos utilizados en esta Tesis.

Gracias, mamá, porque en los momentos tan difíciles que hemos pasado, me animaste y apoyaste para que pudiera seguir adelante con el doctorado y poder realizar esta Tesis. Gracias Vicente (my brother), por tus sabias charlas sobre el mundo del doctorando y tus experiencias en él; fueron un desahogo.

Gracias Aitor, por estar a mi lado.

Gracias papá, porque después de tanto tiempo, hemos podido "reencontrarnos", y en cierto modo también "redescubrirnos".

Muchas gracias Laura, Dani, Susana, Raúl, Ana, Amanda, por vuestra amistad, por haber soportado más de una vez mis preguntas estadísticas y charlas sobre esta Tesis.

En definitiva, gracias a todos por vuestro cariño, confianza y apoyo... nunca olvidaré estos cuatro años.

A mis padres y a mi hermano

A Aitor

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

1) <u>Introducción</u>	1
2) <u>Hormogaster elisae Álvarez, 1977</u>	8
3) <u>Zona de estudio</u>	15
a) <u>Clima</u>	17
b) <u>Geología</u>	18
c) <u>Suelos</u>	20
d) <u>Vegetación</u>	21
4) <u>Distribución horizontal y relación con los factores del suelo</u>	24
a) <u>Introducción</u>	24
b) <u>Material y métodos</u>	29
i) <u>Diseño experimental</u>	29
(1) <u>Trabajo en el campo</u>	29
(a) <u>Muestreos cuantitativos</u>	29
(b) <u>Toma de muestras para los análisis del suelo</u>	31
(2) <u>Trabajo en el laboratorio</u>	32
(a) <u>Estudio taxonómico</u>	32
(b) <u>Análisis físico-químicos del suelo</u>	32
(3) <u>Estudio adicional del aporte radicular en el suelo</u>	34
ii) <u>Análisis estadísticos</u>	35
(1) <u>Índices de dispersión</u>	35
(a) <u>Índice de Morisita</u>	35
(b) <u>Coeficiente <i>b</i> de Taylor</u>	36

(2)	Índice de concurrencia	37
(3)	Porcentajes de presencia, abundancia-dominancia y dominancia combinada	39
(4)	Mapas de densidad	40
(5)	Geoestadística y mapas de distribución espacial	41
(6)	Prueba U de Mann-Whitney	45
(7)	Análisis de correlaciones canónicas	46
c)	Resultados	48
i)	Características del suelo	48
(1)	Variogramas y mapas de distribución espacial	52
ii)	Especies	75
(1)	Distribución horizontal de las lombrices de tierra	86
(a)	Mapas de densidad	86
(b)	Variogramas y mapas de distribución	89
(c)	Posibles causas del patrón de distribución horizontal	101
(i)	Competencia interespecífica	101
(ii)	Relación con los factores edáficos	102
(iii)	Estudio adicional del aporte radicular al suelo	107
d)	Discusión	109
5)	Puesta a punto de un método para la reproducción de <i>H. elisae</i> en el laboratorio y estudio de algunos parámetros demográficos	122
a)	Introducción	122
b)	Material y métodos	126
i)	Diseño experimental	126

(1)	Recolección de las lombrices y del suelo	126
(2)	Preparación de los microcosmos	127
(3)	Reproducción de <i>H. elisae</i> en el laboratorio	129
(a)	Experimento 1: Influencia de la humedad y la temperatura sobre la producción de capullos	129
(b)	Experimentos 2 y 3: Influencia de la densidad de población y del alimento en la producción de capullos	130
(c)	Caracterización y desarrollo de los capullos	132
(4)	Estudio del crecimiento de <i>H. elisae</i>	133
(a)	Aparición de los caracteres sexuales externos	133
(b)	Influencia de la densidad de población y del alimento sobre el crecimiento	134
ii)	Análisis estadísticos	134
c)	Resultados	136
i)	Estudio de reproducción de <i>H. elisae</i> en laboratorio	136
(1)	Experimento1: Influencia de la humedad y la temperatura	136
(2)	Experimentos 2 y 3: Influencia de la densidad de población y del suplemento de alimento	141
(a)	Experimento 2: efecto de la densidad	141
(b)	Experimento 3: efecto del suplemento de alimento	143
(3)	Caracterización y desarrollo de los capullos	146
(4)	Caracterización y desarrollo de las lombrices nacidas	149
ii)	Estudio del crecimiento de <i>H. elisae</i>	152
(1)	Aparición de los caracteres sexuales externos	152
(a)	Datos del laboratorio	152

(b) Datos del campo	154
(2) Influencia de la densidad de población y del alimento	157
(a) Efecto de la densidad	157
(b) Efecto del suplemento de alimento	159
d) Discusión	162
6) Estudio de la evolución de una población de <i>H. elisae</i>.....	174
a) Introducción	174
b) Material y métodos	177
c) Resultados	179
d) Discusión	192
7) Resumen y conclusiones de la Tesis.....	198
8) Bibliografía.....	206
9) Anexos.....	229

1) Introducción

La importancia de las lombrices de tierra es conocida desde la antigüedad. Aristóteles ya hablaba de ellas como “intestinos de la tierra”, los Babilonios las utilizaban en medicina, y en el antiguo Egipto fueron estudiadas por algunos sacerdotes y consideradas como animales sagrados en época de Cleopatra, hasta el punto que los granjeros egipcios no las eliminaban del suelo por miedo a disminuir la fertilidad de sus tierras a lo largo del Valle del Nilo (Brown *et al.*, 2003), que eran periódicamente fertilizadas por los aportes orgánicos dejados por las crecidas del río, y éstos a su vez, incorporados y mezclados con el suelo por las lombrices.

En plena Edad Moderna, Georg Bauer, en 1549 y el naturalista Gilbert White en 1789, destacaron la importancia de las lombrices de tierra (Graff, 1983; Feller *et al.*, 2000). Pero es en 1881, con la publicación del libro de Darwin: “*The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits*”, cuando se produce una auténtica revolución en el estudio de las lombrices de tierra, concediéndoles un papel esencial en la fertilidad y formación del suelo y del humus. Darwin basó su libro en centenares de horas de observaciones en el campo, apreciando el importantísimo papel de las lombrices de tierra en la incorporación de la “hojarasca” al suelo y en la mezcla de la materia orgánica con los componentes minerales.

Desde entonces hasta la actualidad son numerosos los trabajos que se han realizado sobre estos animales, abarcando diferentes aspectos de su taxonomía, ecología y biología (Michaelsen, 1900; Stephenson, 1930; Bouché, 1972, 1984; Edwards y Lofty, 1972; Lavelle, 1983; Satchell, 1983; Edwards y Bohlen, 1996; Lavelle y Spain, 2001, etc.).

En algunos trabajos se hace referencia a la influencia de las lombrices de tierra sobre el medio en el que viven y su importancia para el funcionamiento del suelo (Barley, 1958; Lee, 1985; Lavelle, 1988; Parmelee *et al.*, 1990; Zhang y Hendrix, 1995, etc.). Gracias a ellos sabemos que las lombrices de tierra tienen un papel importante en el establecimiento de las características del suelo ya que contribuyen a modificar su estructura, intervienen de forma activa en los ciclos de los nutrientes y mezclan los horizontes del suelo. Igualmente nos han permitido conocer la influencia de estos organismos sobre determinados aspectos del crecimiento y desarrollo de la vegetación, al actuar indirectamente aumentando los nutrientes disponibles o modificando las comunidades microbianas en la rizosfera (Kreuzer *et al.*, 2004), actuando como transportadores de semillas (Décaens *et al.*, 2003) e interviniendo en la composición de las comunidades de plantas e incluso en la competencia entre ellas (Scheu, 2003; Kreuzer *et al.*, 2004).

Los estudios sobre dinámica de poblaciones abarcan diferentes ámbitos, desde las interacciones con los factores ambientales (Böstrom y

Lofs, 1996; Valle *et al.*, 1997; Baker y Whitby, 2003, etc.), que pueden influir en diferentes aspectos del ciclo biológico de las distintas especies, hasta el estudio de factores biológicos como la competencia, parasitismo y depredación (Judas, 1989; Lowe y Butt, 1999; Garvín *et al.*, 2002, etc.).

En lo relativo al estudio de las relaciones de las lombrices de tierra con los factores físico-químicos del suelo, se han realizado numerosos trabajos (Bouché, 1972; Abbott, 1985; Rossi *et al.*, 1997; Decaëns *et al.*, 1998; Jiménez *et al.*, 2001, entre otros). En la Península Ibérica cabe destacar los trabajos realizados, por Calvín y Díaz Cosín (1985), Mariño *et al.* (1985), Mato (1986), Mascato *et al.* (1987) en el noroeste; Trigo (1987) en Portugal continental; Sánchez (1994) y Briones (1992) en la franja oeste de la Península Ibérica; estos autores han estudiado las relaciones de las especies más importantes de este grupo, con una serie de parámetros edáficos, desde la humedad y pF, hasta el contenido en nitrógeno o carbono.

En la Comunidad de Madrid, se han realizado algunos estudios faunísticos (Fernández, 1999), junto con otros como los trabajos de Moreno (1981) y Jesús (1986), en los que también se estudian las relaciones de las lombrices con algunos factores del suelo.

En lo referente a la reproducción, tanto en laboratorio como en el campo, se pueden encontrar datos sobre este tema en la bibliografía con

relativa facilidad. Algunos trabajos están centrados en la descripción anatómica del aparato reproductor y estructuras reproductoras como los espermatozoides (Monroy *et al.*, 2003), y otros abordan algunos aspectos concretos de los procesos de reproducción como la gametogénesis (Michalis y Panidis, 1993; Garvín *et al.*, 2003), la autofecundación (Domínguez *et al.*, 2003), o la influencia de diferentes factores sobre la producción de capullos (Butt, 1997; Bain *et al.* 1999; Domínguez *et al.*, 2000; Ortiz-Ceballos *et al.*, 2005) o aspectos más generales de la reproducción (Bhattacharjee y Chaudhuri, 2002; García y Fragoso, 2003; Ortiz-Ceballos *et al.*, 2005; Huerta *et al.*, 2005).

Existen numerosos trabajos realizados sobre la ecología de lombrices de tierra tropicales (Rossi *et al.*, 1997; Rossi y Lavelle, 1998; Jiménez *et al.*, 2000; Rossi 2003a, 2003b; Jiménez y Decaëns, 2004). También en las zonas templadas, principalmente en países europeos como Francia, Alemania o Gran Bretaña, se han realizado trabajos en torno a estos temas, la mayor parte de ellos se han hecho sobre la familia Lumbricidae (Barley, 1958; Butt, 1991; Daniel, 1992; Baker *et al.*, 1998; Baker y Whitby, 2003; Rätty, 2004; Whalen, 2004).

Los oligoquetos de la cuenca mediterránea son mucho menos conocidos, tanto en los aspectos taxonómicos, como faunísticos y biológicos en general. En este sentido, los estudios sobre reproducción y distribución de los Hormogastridae, se limitan, casi exclusivamente, a los realizados en

los últimos años por nuestro grupo de trabajo en el centro de la Península, sobre *Hormogaster elisae* (Díaz Cosín *et al.*, 1996; Valle *et al.*, 1997, 1998, 1999; Garvín, 1995; Garvín *et al.*, 1999b, 2001, 2002, 2003; Ruiz, 2003), así como a los trabajos de Rota (1993) y Omodeo (1998).

En estos trabajos se ha conseguido abarcar un amplio espectro de estudios en relación a la ecología y reproducción de esta especie.

En lo referente a los procesos reproductores de *H. elisae*, las últimas publicaciones se han centrado principalmente en el estudio de los procesos de gametogénesis y cópula para conseguir una mejor comprensión del ciclo reproductor de esta especie (Garvín *et al.*, 1999b y 2003). En algunos trabajos se han abordado también algunos aspectos del ciclo biológico, como los periodos de reclutamiento de *H. elisae* en campo (Valle *et al.*, 1997).

También, se han estudiado la dinámica anual (Valle *et al.*, 1997) y la distribución vertical de esta especie en El Molar (Valle *et al.*, 1999), las relaciones interespecíficas de *H. elisae* con otras especies de lombrices de tierra (Garvín *et al.*, 2002; Ramajo, en preparación) y con los microartrópodos del suelo (Gutiérrez *et al.*, 2003), el proceso de estivación (Ruiz *et al.*, en prensa), y se ha empezado a estudiar el proceso de selección de alimento por parte de esta especie (Ruiz *et al.*, en prensa).

H. elisae empieza por tanto a ser una especie relativamente bien conocida, se han acumulado bastantes datos sobre varios aspectos de su biología, pero todavía son muchos las facetas que quedan por explorar, como las referidas a las posibles causas de su distribución.

Por estas razones se planteó como objetivo principal de esta Tesis, contribuir al conocimiento de la ecología de *Hormogaster elisae*, mediante el estudio de su distribución horizontal en una parcela de El Molar (Madrid) en la que el grupo de Zoología del Suelo lleva trabajando varios años sobre una población de esta especie. Pero durante el desarrollo del trabajo, la propia dinámica del grupo nos llevó a plantear objetivos adicionales.

Uno de los problemas con los que se ha encontrado nuestro grupo en su trabajo con *H. elisae*, es la dificultad de obtener ejemplares suficientes para realizar estudios experimentales en el laboratorio. La captura de muchos ejemplares en el campo podría llegar a afectar negativamente a la población estudiada, por lo que se optó por intentar desarrollar técnicas de cultivo que posibilitaran la reproducción de esta especie en el laboratorio de forma estable, lo que no se había conseguido hasta ahora a pesar de los intentos realizados.

Por último se decidió completar un estudio previo sobre dinámica de poblaciones de *H. elisae* en El Molar (Valle *et al.*, 1997), aprovechando los datos obtenidos en aquellos momentos para realizar un estudio de la

estructura de la población dividiéndola en clases de peso y estudiando se evolución temporal.

En definitiva, los objetivos de este trabajo son:

1. Contribuir al conocimiento de la comunidad de lombrices de tierra de El Molar, estudiando algunos de los factores que pueden influir en su distribución horizontal.
2. Profundizar en el estudio de la reproducción de *H. elisae* en el laboratorio, buscando los medios de cultivo más adecuados para conseguir su reproducción de forma continuada.
3. Contribuir al conocimiento de la dinámica de poblaciones de *H. elisae*, a través de un estudio de los datos obtenidos en muestreos previos a lo largo de un año.

2) *Hormogaster elisae* Álvarez, 1977

Hormogaster elisae es una lombriz de tierra perteneciente a la familia Hormogastridae Michaelsen, 1900. Esta familia de oligoquetos se distribuye por el Paleártico occidental (Omodeo, 1998), casi exclusivamente en el área del Mediterráneo occidental, Italia, Francia, España, Países del Magreb y varias islas y archipiélagos como Sicilia, Córcega, Cerdeña y las Baleares (Díaz Cosín *et al.*, 1989; Cobolli Sbordoni *et al.*, 1992).

Para Stephenson (1930) los Hormogastridae no constituyen una entidad biológica del nivel familia, sino que estarían englobados como una subfamilia (Hormogastrinae), dentro de la familia Glossoscolecidae.

Para Cobolli Sbordoni *et al.* (1992), los Hormogastridae serían una familia independiente que incluye tres subfamilias (Xaninae, Vignysinae y Hormogastrinae) y diez especies repartidas en cuatro géneros.

- La subfamilia Xaninae está representada por una sola especie, *Xana omodeoi*, descrita por Díaz Cosín *et al.* (1989); esta subfamilia se caracteriza por la presencia de dos mollejas anteriores, glándulas de Morren rudimentarias y por la ausencia de vesículas sanguíneas subparietales.
- La subfamilia Vignysinae, que incluiría dos especies pertenecientes al género *Vignysa* (*V. popi* Bouché, 1970 y *V. vedovinii* Rota 1994),

presenta dos mollejas anteriores y vesículas sanguíneas subparietales, y carece de glándulas de Morren.

- Finalmente la subfamilia Hormogastrinae incluye el género *Hemigastrodrilus* con una única especie (*H. monicae* Bouché, 1970) y el género *Hormogaster* que incluye seis especies (*H. elisae* Álvarez, 1977; *H. oroeli* Álvarez, 1971; *H. praetiosa* Michaelsen, 1917; *H. praetiosiformis* Zicsi, 1970, *H. redii* Rosa, 1887 y *H. samnitica* Cognetti, 1914). Esta subfamilia se caracteriza por presentar tres mollejas y carecer de vesículas sanguíneas subparietales.

Rota (1993) describe dos nuevas especies, *Hormogaster gallica* y *Vignysa vedovinii*, y Qiu y Bouché (1998) establecen doce nuevas especies de *Hormogaster*, sobre material procedente de distintas localidades españolas: *H. riojana*, *H. huescana*, *H. hispanica*, *H. ireguana*, *H. eserana*, *H. lleidana*, *H. multilamella*, *H. arenicola*, *H. catalaunensis*, *H. sylvestris*, *H. najaformis*, *H. castiollana*, lo que supone una gran multiplicación del número de especies.

Por último, Blakemore (2004) elabora una lista de nombres válidos de la familia Hormogastridae, en la que incluye una especie de *Hemigastrodrilus*, dieciocho de *Hormogaster*, tres de *Vignysa* [*V. popi*, *V. vedovinii* y *V. teres* (Dugès, 1928)] y una de *Xana*.

La especie central de este trabajo, *H. elisae*, fue descrita por Álvarez (1977) a partir de ejemplares recolectados en Sigüero (Segovia).

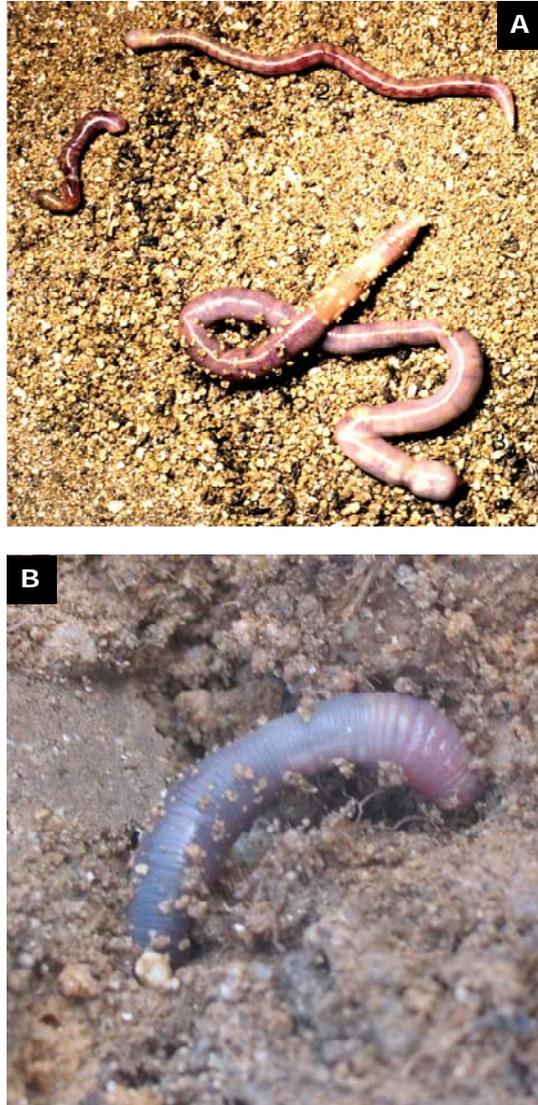


Figura 2.1. **A.** Ejemplares de *H. elisae* con coloración rosada. **B.** Detalle de un ejemplar de la misma especie con la coloración azulada más habitual.

Existe cierta variabilidad en el color de los ejemplares de esta especie, siendo dominante el color gris-azulado, aunque algunos individuos pueden presentar una tonalidad más rosada (Figura 2.1 A y B).

Esta especie es relativamente grande ya que mide 104-190 mm de longitud y hasta 7 mm de diámetro (Moreno, 1981). El peso medio para los individuos maduros es de 3,29 g, para los semimaduros 1,93 g y para los inmaduros 0,87 g (Valle *et al.*, 1997). El prostomio es pro-epilóbico y a lo largo del cuerpo presenta segmentos con anillación doble, triple o cuádruple.

Las quetas son pequeñas, pareadas y la distancia entre ellas es variable. Por detrás del segmento 11 algunas quetas se diferencian como quetas sexuales de posición variable y en los segmentos postclitales son especialmente finas y difíciles de apreciar, llegando incluso a desaparecer en algunos pares.

Carece de poros dorsales. Los dos pares de poros de las espermatecas se sitúan en los surcos intersegmentarios 9/10 y 10/11 y en posición lateral a la altura de la línea de quetas cd. Los poros femeninos se localizan lateralmente en la mitad del segmento 14, a la altura de la línea de quetas b, y los masculinos se sitúan ventralmente en el surco intersegmentario 15/16, rodeados por rebordes glandulares de labios desiguales entre las líneas de quetas a y b.

El clitelo, de color ocre o blanquecino, se sitúa entre los segmentos 13-26; su límite anterior es poco nítido, aunque el posterior está claramente definido. Los tubérculos pubertarios forman líneas ventrales en los segmentos (21)22-25 y generalmente son bien evidentes. Presentan papilas genitales muy bien desarrolladas, pero de posición variable.

El sistema circulatorio está constituido por siete pares de corazones laterales localizados en los segmentos 5 al 11 (Moreno, 1981). El vaso dorsal es considerablemente más grueso que el ventral.

El aparato digestivo presenta tres pares de mollejas esofágicas en los segmentos 6, 7 y 8 (Álvarez, 1977; Moreno, 1981) y carece de glándulas de Morren y de buche. El intestino comienza en el segmento 16 y presenta un tiflosol lamelar y muy desarrollado, lo que incrementa notablemente la superficie utilizable lo que es propio de aquellas especies de lombrices de tierra que ingieren alimentos muy pobres energéticamente, con compuestos orgánicos difíciles de degradar.

El aparato reproductor masculino presenta dos pares de testículos localizados en los segmentos 9 y 10, dos pares de embudos seminales de gran tamaño, que se corresponden con cada par de testículos y tienen aspecto de roseta y color blanquecino e iridiscente. Aparecen también dos pares de vesículas seminales en los segmentos 11 y 12, muy grandes, que se presentan como masas de color beige o marrón (Garvín, 2000).

El aparato reproductor femenino está formado por un par de ovarios y dos embudos ováricos unidos a unos oviductos cortos que se sitúan en el segmento 13; presenta un primer par de espermatecas en el segmento 9 y un segundo par, que es más grande, en el 10 y parece ser el principal receptor de espermatozoides (Garvín, 2000). Los ovisacos se localizan en el segmento 14.

Respecto a la categoría ecológica, si se sigue las clasificaciones de Bouché (1971, 1972) y Lavelle (1979, 1981), *H. elisae* se podría caracterizar como una lombriz de tierra endogea geófaga y oligohúmica; aún así, hay que tener en cuenta que esta lombriz realiza desplazamientos verticales a lo largo del año en función de la humedad del suelo (Valle *et al.*, 1999), pudiéndose encontrar a pocos centímetros de la superficie en los periodos de mayor humedad edáfica, por lo que podría utilizar diferentes recursos en distintos momentos.

Los suelos en los que habita son pobres en materia orgánica, y están sometidos a una fuerte erosión y aridez estival, por lo que en principio parecen poco adecuados para la vida de las lombrices de tierra. Quizás este ambiente adverso pueda explicar el hecho de que *H. elisae* puede aparecer en ocasiones formando poblaciones monoespecíficas en los suelos más pobres o coexistir con otras especies de lombrices de tierra en los suelos más enriquecidos. Cuando las condiciones ambientales son poco favorables, sobre todo por la falta de lluvias y sequedad del suelo, puede entrar en

paradiapausa (Ruiz, 2003) hasta que las condiciones vuelvan a ser más adecuadas.

H. elisae es una especie endémica de la zona central de la Península Ibérica. Como se ha indicado antes, se localizó por primera vez en Sigüero (Segovia) por Álvarez (1977), posteriormente ha sido encontrada en otros puntos de Segovia como Sepúlveda (Díaz Cosín, com. pers.) y en diversas localidades de la Comunidad de Madrid como El Pardo (Moreno, 1981), El Molar (Garvín, 1995), Redueña (Garvín *et al.*, 2002), Anchuelo, La Cabrera, Loyozuela, Las Navas de Buítrago, Paracuellos del Jarama, Sevilla la Nueva y Venturada (Jesús *et al.*, 2002).

3) Zona de estudio

Todos los ejemplares de lombrices de tierra, así como el suelo utilizado en este trabajo, se han tomado de una parcela situada a las afueras de El Molar, en plena cuenca del Jarama (U.T.M.30TVL525095). Esta localidad se sitúa a 42 Km al norte de Madrid (Figura 3.1), a una altitud aproximada de 817 m.

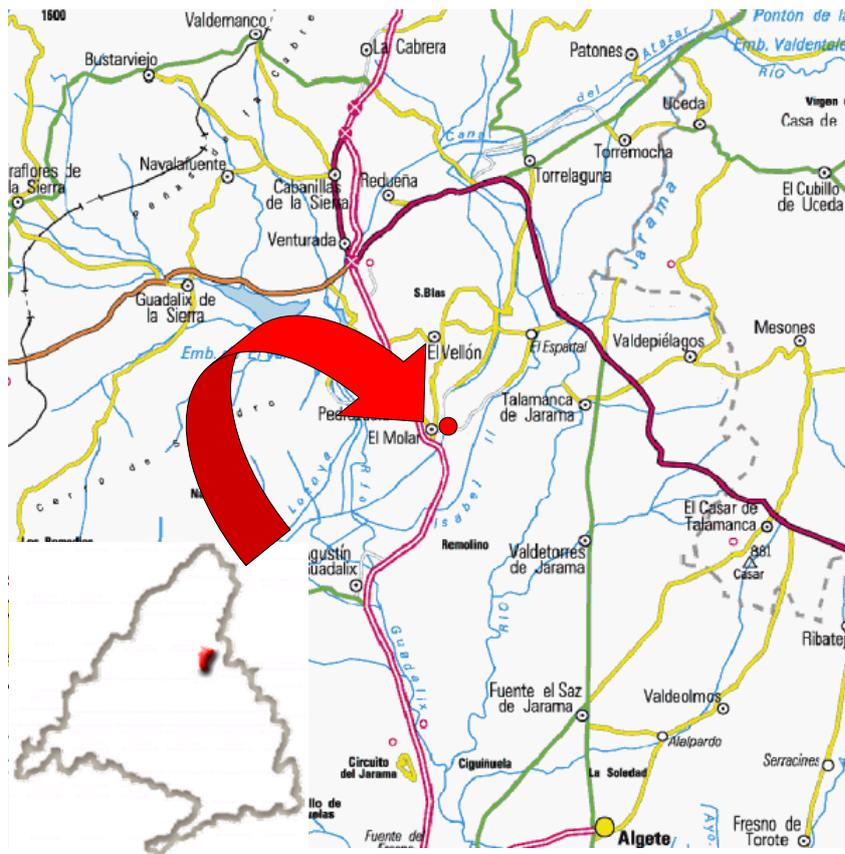


Figura 3.1. Mapa de la localización de El Molar en la Comunidad de Madrid (el círculo rojo señala la zona de estudio). Tomado de www.pueblos-espana.org.

La parcela en la que se ha realizado este estudio se ubica en un pequeño valle situado entre colinas que descienden gradualmente hacia el Valle de El Jarama (Figura 3.2) y por cuyo fondo discurre un pequeño arroyo temporal que lleva agua muy pocos días al año, concretamente después de las lluvias.



Figura 3.2. Parcela de estudio en El Molar (Madrid).

Es una zona desforestada, de bastante pendiente. En la zona más occidental quedan restos de antiguas terrazas, donde el suelo está mejor retenido y no hay tanta pérdida de partículas finas por escorrentía como en el resto de la parcela. Hace años toda esta zona era aprovechada para la agricultura, especialmente para cultivos de secano de cereales, pero desde

hace varias décadas se abandonaron las prácticas agrícolas y actualmente el único aprovechamiento es el de pastos para ovejas y vacas.

a) Clima

El clima en esta zona es de tipo mediterráneo templado seco, que se define básicamente por inviernos fríos y veranos secos y calurosos. La temperatura media anual oscila entre 13,9-14,6°C (media del periodo 2001-2003: 14,22°C).

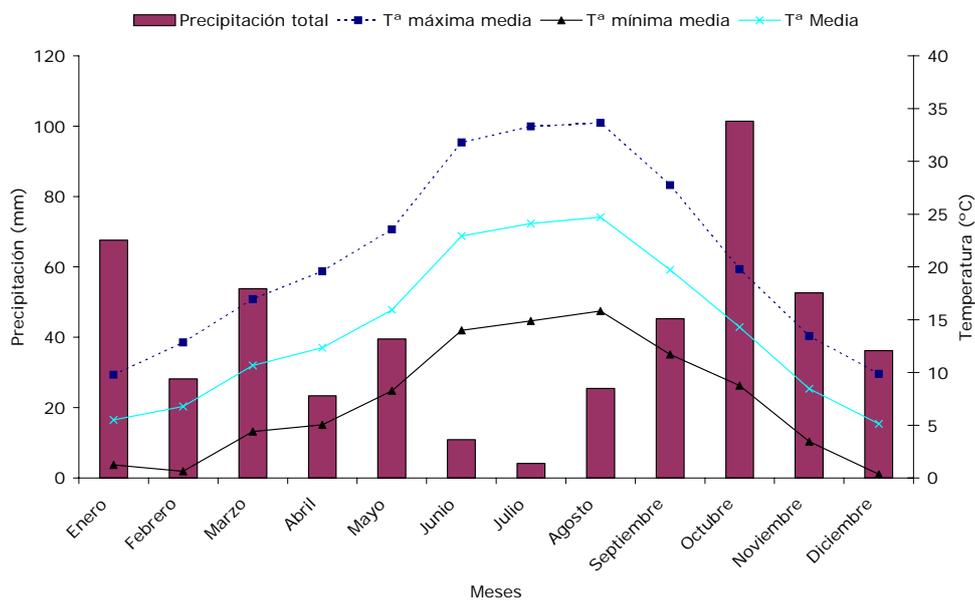


Figura 3.3. Diagrama ombrotérmico de la zona de estudio. Datos obtenidos de la estación meteorológica de Talamanca del Jarama, con características similares a las de El Molar. Media mensual de precipitación y temperatura, de los tres años de muestreo (2001-2003).

Las lluvias en El Molar son escasas y se reparten irregularmente a lo largo del año (la precipitación anual, media de los últimos tres años, fue de 488,47 mm). Se distinguen dos periodos húmedos, otoño y primavera. En

verano hay pocas lluvias (Figura 3.3) que se producen en forma de tormentas, con grandes pérdidas de agua y el consiguiente arrastre de materiales por escorrentía superficial.

Atendiendo a estas características y a los índices fitoclimáticos de Lang (P/T), 28-41 (34,36 media de los años 2001, 2002 y 2003), y de Martonne [P/ (T+10)], 17-25 (20,17 media de los años 2001, 2002 y 2003) (Porta *et al.*, 1999), se puede definir a El Molar como una zona semiárida similar a la de las regiones esteparias de los países secos mediterráneos.

b) Geología

La Comunidad de Madrid está formada por dos grandes dominios, el dominio de la Sierra, con relieves superiores a los 1600 m, que aparece en la parte noroeste de la Comunidad de Madrid y que se encuentra integrada dentro del Sistema Central; y la Depresión, que abarca prácticamente dos terceras partes del territorio de la Comunidad y se ubica en la Cuenca de Madrid o Cuenca del Tajo (Calvo, 2000). Presenta una morfología, de superficies en las proximidades de la Sierra y de mesetas o páramos hacia el centro de la cuenca, excavadas por valles fluviales de los ríos Alberche, Guadarrama, Manzanares, Jarama, Henares, Tajuña y Tajo (www.madrid.org).

En la Sierra afloran fundamentalmente rocas plutónicas (granitos) y metamórficas (gneises y esquistos), mientras que la Depresión está

constituida por materiales sedimentarios detríticos (calizas, conglomerados, arcosas, etc.) y evaporíticos (yesos).

El Molar se localiza en la zona de transición entre los dos dominios, donde confluyen el final de las Rampas de la Sierra y el comienzo de las

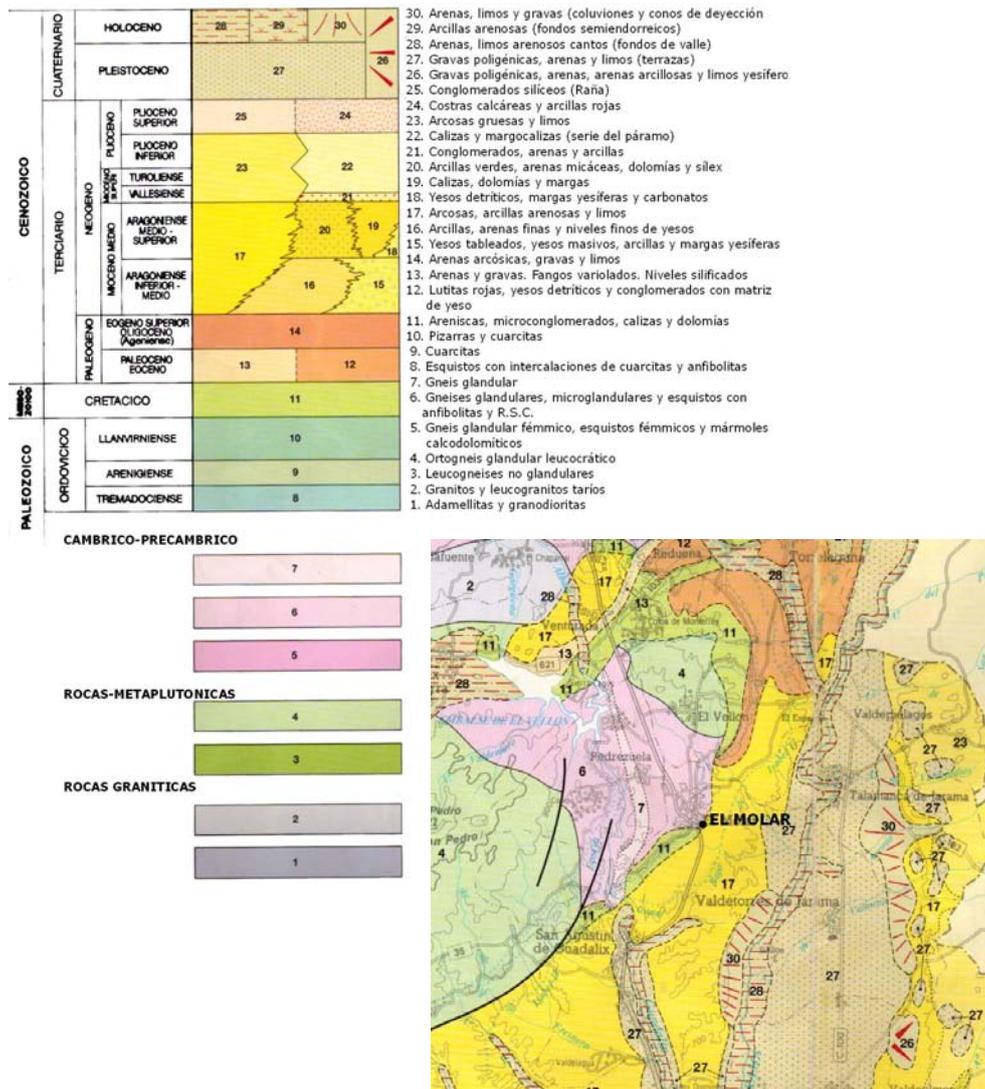


Figura 3.4. Geología de la Comunidad de Madrid; detalle de los alrededores de El Molar (ATLAS GEOCIENÉTICO DEL MEDIO NATURAL DE LA COMUNIDAD DE MADRID, 1988).

Vertientes de la Depresión (Más Hernández, 1992).

Los elementos geológicos principales son los gneises glandulares y esquistos del Precámbrico-Cámbrico, las arcosas, las areniscas, microconglomerados, calizas y dolomías del Cretácico y las arcillas arenosas y limos del Mioceno Medio (Figura 3.4).

c) Suelos

Siguiendo la nomenclatura U.S.D.A. la textura del suelo de la parcela de El Molar, en la que se ha realizado este estudio, es franco-arenosa (Tabla 3.1).

Frac. < 2mm (65,42 %)				
Arena gruesa	Arena fina	Limo grueso	Limo fino	Arcilla
53,00 ± 7,98	14,15 ± 3,13	3,63 ± 2,48	9,46 ± 3,70	19,67 ± 5,35

Tabla 3.1. Características texturales del suelo de la parcela experimental en El Molar. Media y desviación estándar de los datos de las tres campañas de muestreos realizadas en este estudio; n= 112.

Según la clasificación de Fuentes Yagüe (1999) el suelo de El Molar es un suelo arenoso, con un predominio de las fracciones gruesas. Se trataría de un suelo débilmente ácido, casi neutro, con un contenido en materia orgánica entre pobre y normal y con porcentajes de nitrógeno dentro de los valores normales (Tabla 3.2).

pH	C (%)	N (%)	C/N
6,62 ± 0,49	1,83 ± 0,54	0,16 ± 0,05	11,76 ± 1,16

Tabla 3.2. pH, porcentaje de carbono orgánico oxidable (C), nitrógeno orgánico total (N) y relación carbono/nitrógeno (C/N). Media y desviación estándar de los datos de las tres campañas de muestreos realizadas en este estudio; n=112.

La relación C/N es indicativa de la actividad microbiana del suelo; cuando esta actividad es buena, los valores de la relación C/N están en torno a 10, sin embargo, cuando la actividad de los microorganismos se ve frenada por alguna causa, esta relación es superior a 10 (Fuentes Yagüe, 1999).

d) Vegetación

La vegetación es la típica de la zona de transición, con pastos levemente subnitrófilos y altos porcentajes de plantas terófitas anuales (Figura 3.5). Abundan las gramíneas, compuestas y labiadas (Garvín, 1995).

Según Barrera (com. pers.), aparecen algunas plantas perennes como *Eryngium campestre* L. y *Dactylis glomerata* L.

El único árbol de la parcela de estudio pertenece a la especie *Ailanthus altissima* (Miller) Swingle. Dominan las plantas anuales como

Paronychia argentea Lam., *Trifolium sylvaticum* L., *Trifolium scrabum* L., *Trifolium gemellum* Pourr. ex Willd., *Bromus rubens* L., *Bromus hordeaceus* L. y *Plantago lagopus* L.

Se pueden encontrar otras gramíneas como *Lamarckia aurea* (L.) Moench., *Hordeum murinum* L. subsp. *leporinum* (Link), *Avena sterilis* L., *Vulpia myuros* (L.) C.C. Gmel. y especies aromáticas como el cantueso [*Lavandula stoechas* L. subsp. *pedunculata* (Miller)] y el tomillo (*Thymus zygis* L.).

Excepcionalmente, en las zonas que han sido removidas en anteriores muestreos, aparecen *Plantago major* L., *Hypochoeris radiata* L., *Spergularia rubra* (L.) J. Presl et Presl y *Convolvulus arvensis* L.

En toda la parcela estudiada aparecen básicamente las mismas plantas, pero su abundancia varía según la zona. En la parte derecha (Nor-noroeste) de la parcela dominan principalmente *Trifolium sylvaticum*, *Trifolium gemellum* y *Paronychia argentea*; según nos desplazamos hacia el centro de la parcela (noroeste) dominan *Bromus rubens* y *Trifolium scrabum*, y desciende *T. sylvaticum*. En la zona izquierda (oeste) las especies dominantes son *Bromus rubens*, *Bromus hordeaceus* y *Plantago lagopus*.

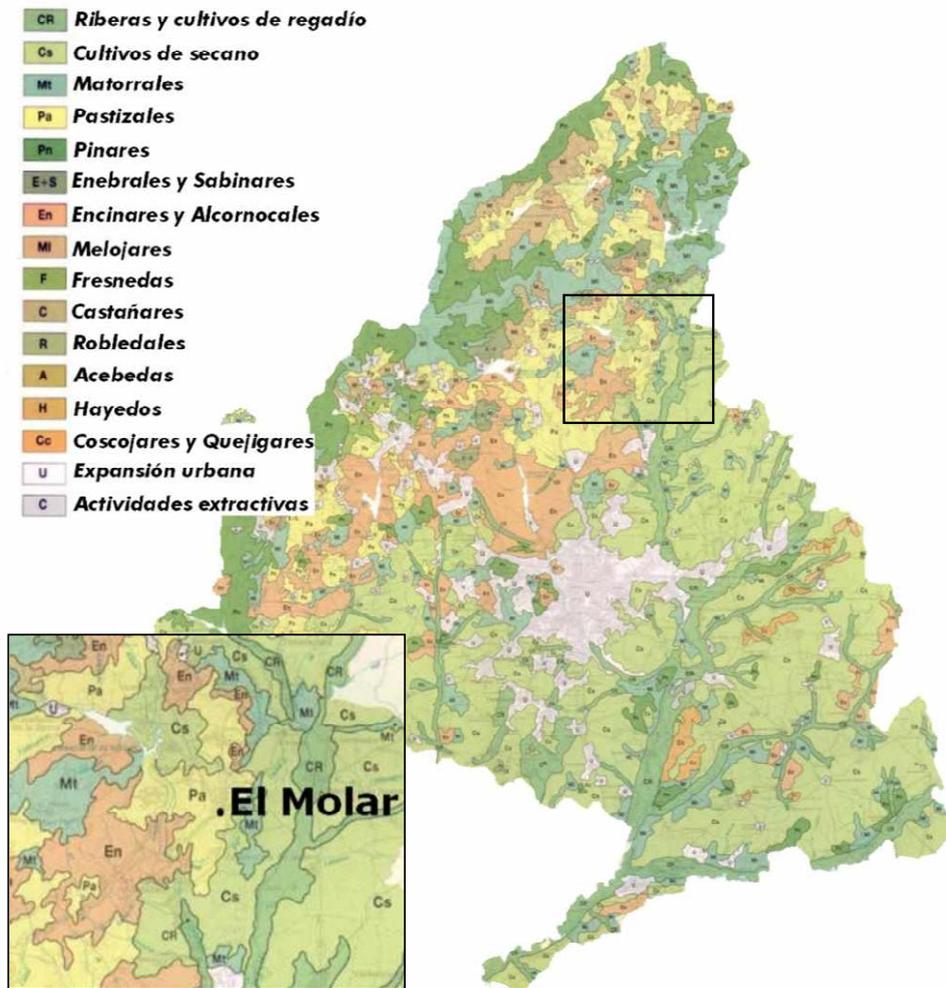


Figura 3.5. Suelo y vegetación de la Comunidad de Madrid. En la zona inferior izquierda, detalle de los alrededores de El Molar (ATLAS GEOCIENTÍFICO DEL MEDIO NATURAL DE LA COMUNIDAD DE MADRID, 1988).

4) Distribución horizontal y relación con los factores del suelo

a) Introducción

El patrón de distribución espacial de los organismos del suelo es una característica importante de las comunidades, de la que dependen muchos procesos ecológicos, como los ciclos de nutrientes y la formación y mantenimiento de la estructura del suelo. En el caso de las lombrices de tierra el suelo se modifica sustancialmente, ya que estos animales actúan como ingenieros del ecosistema, creando estructuras en el suelo (galerías, heces) cuyas características físico-químicas, y su distribución espacial y temporal caracterizan el sistema, produciendo, a su vez, microhábitats para otros organismos, principalmente microartrópodos, hongos y bacterias (Jiménez, 1999).

Ludwig y Reynolds (1988) describen tres patrones básicos de distribución que pueden aparecer en las comunidades de organismos: aleatorio, agregado y uniforme. Los patrones aleatorios implican una cierta homogeneidad ambiental y comportamientos no selectivos, mientras que los patrones de distribución uniformes y agregados pueden ser el resultado de comportamientos selectivos dentro de una población (Jiménez, 1999).

El patrón de distribución más observado en las poblaciones naturales es el agregado (Pielou, 1977), aunque el grado de agregación varía considerablemente (Elliott, 2002). Este tipo de distribución puede estar provocada por una heterogeneidad espacial, una respuesta a factores abióticos como la temperatura, un comportamiento gregario (búsqueda de alimento, comportamiento defensivo) o por determinados comportamientos reproductivos, entre otros factores.

Las poblaciones de la fauna del suelo presentan también este patrón de distribución (Wallwork, 1976), que es el mencionado habitualmente en la bibliografía para las lombrices de tierra (Rossi *et al.*, 1997; Rossi y Lavelle, 1998; Jiménez *et al.*, 2001; Martínez Leiva, 2002), nematodos (Robertson y Freckman, 1995; Rossi *et al.*, 1996) y hormigas (Doncaster, 1981; Depickère. *et al.*, 2004).

Los factores que pueden influir sobre la distribución horizontal de las lombrices de tierra son numerosos, abarcando desde las relaciones biológicas que se dan entre ellas o con otros organismos, como los fenómenos de competencia intraespecífica o interespecífica y depredación (Judas, 1989), hasta las relaciones con los factores ambientales. De hecho, la abundancia y diversidad de especies de una comunidad, depende en gran medida de las condiciones climáticas de la zona, especialmente de la alternancia entre periodos secos y fríos, y de la variación regional de la vegetación, textura del suelo y contenido en nutrientes (Lavelle, 1988).

Las lombrices de tierra desempeñan un papel muy activo sobre algunas características del suelo, ya que contribuyen a formar y mantener la estructura edáfica, creando sistemas de galerías e incrementado así la porosidad y aireación del suelo (Lavelle, 1988); además, las lombrices de tierra mezclan los horizontes del suelo enriqueciendo, con sus heces y excrecciones, las capas más profundas. De forma similar, las características físico-químicas del suelo juegan un papel importante en los patrones de distribución de las lombrices de tierra y en la constitución de sus comunidades, debido a que las diferentes especies presentan preferencias y valencias ecológicas variables.

Numerosos autores han estudiado la composición y distribución de las comunidades de lombrices de tierra en zonas tropicales (Rossi y Lavelle, 1998; Jiménez *et al.*, 2001) y templadas (Mascato *et al.*, 1987; Poier y Richter, 1992; Margerie *et al.*, 2001; Whalen, 2004), así como la influencia que las relaciones interespecíficas y los factores físico-químicos del suelo tienen sobre ellas (Bouché, 1972; Carrillo, 1974; Calvin, 1984; Abbott, 1985; Rossi *et al.*, 1997; Decaëns *et al.*, 1998; Jiménez *et al.*, 2001, entre otros).

Desde hace varios años el grupo de Zoología del Suelo de la UCM, está estudiando las lombrices de tierra de El Molar, centrandó sus trabajos principalmente en el estudio de diferentes aspectos de la biología de *H. elisae* (Díaz Cosín *et al.*, 1996; Valle *et al.*, 1997; Valle *et al.*, 1999; Garvín *et al.*, 2001; Garvín *et al.*, 2002; Gutiérrez *et al.*, 2003, etc.). En estos años

se han realizado muestreos de campo en los que se ha podido observar que las especies de lombrices presentes en esta parcela mostraban una distribución peculiar, ya que se marcaba claramente un área donde la única especie presente es *H. elisae*, bastante bien diferenciada del resto de la parcela donde coexiste con otras especies.

Esto nos ha llevado a plantearnos varias hipótesis sobre la causa de esta distribución, que podría ser debida a factores abióticos (como las características del suelo), biológicos (como la competencia), o una mezcla de ambos. En cualquier caso, el primer paso es estudiar detalladamente la distribución en la parcela para ver si se confirma o no la impresión obtenida en los muestreos de campo.

Teniendo en cuenta todos estos antecedentes, los objetivos que se pretenden abordar en este capítulo son:

- I. Estudiar la composición específica de la comunidad de lombrices de tierra presentes en la parcela experimental de El Molar.
- II. Estudiar algunas características físico-químicas del suelo de la parcela de El Molar.
- III. Estudiar el patrón de distribución horizontal que siguen las lombrices de tierra en El Molar.

IV. Intentar relacionar las características físico-químicas de los suelos de la parcela experimental con la distribución horizontal de las lombrices de tierra.

b) Material y métodos

i) Diseño experimental

(1) Trabajo en el campo

(a) Muestreos cuantitativos

Los muestreos se realizaron en una parcela situada en las afueras de El Molar (Madrid) con una superficie aproximada de 9408 m² (112 x 84 m). Se efectuaron tres campañas en periodos diferentes: primavera de 2001 y 2002 y otoño de 2002. El muestreo del primer año, consistió en una exploración inicial para la que se dividió la zona en 28 cuadrículas de 16 x 14 m, que se consideraron suficientes para este primer muestreo orientativo. Los resultados obtenidos nos aconsejaron aumentar el número de puntos de muestreo, por lo que en las dos campañas siguientes se optó por aumentar el número de cuadrículas a 42 (Figura 4.1), lo que obligó a ampliar la superficie de la parcela de estudio, sobrepasando el límite marcado por el arroyo hacia la ladera opuesta.

Las muestras de lombrices se tomaron en el punto inferior derecho de cada cuadrícula (primavera de 2001); en el superior izquierdo (primavera 2002) y en el superior derecho (otoño 2002), delimitando una superficie de muestreo de 0,5 m² (1 x 0,5 m), que es el área mínima definida por Moreno (1981) para el muestreo de lombrices de tierra en varias zonas de Madrid.

La superficie a muestrear se limpió de vegetación, que fue revisada cuidadosamente, para capturar las lombrices que pudieran localizarse entre las raicillas.

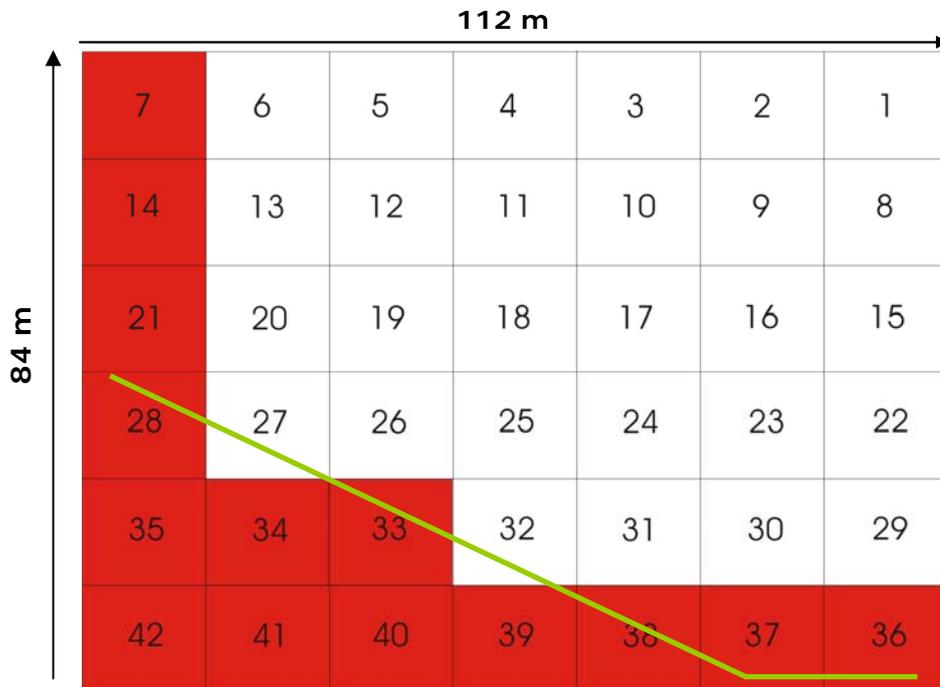


Figura 4.1. Representación de la zona de estudio y de las cuadrículas de muestreo. Los cuadros en rojo indican los puntos adicionales que se muestrearon en la primavera y en el otoño de 2002. El trazado verde representa un pequeño arroyo que aparece en la zona de estudio.

Las lombrices de tierra se capturaron por el método de formol-separación manual (Bouché, 1972; Moreno, 1981), consistente en verter en la superficie de muestreo y de la forma más homogénea posible, 2,5 L de formol al 0,5% que se dejaron penetrar durante 20 minutos, recogiendo aquellas lombrices que, por efecto del formol, salieron al exterior. A continuación, se excavaron los primeros 25 cm con una azadilla y se

revisaron cuidadosamente los terrones en busca de aquellos individuos que pudieran quedar en su interior. Los ejemplares capturados se introdujeron en recipientes con agua, para mitigar el efecto del formol, y se etiquetaron convenientemente, hasta su traslado al laboratorio.

(b) Toma de muestras para los análisis del suelo

Antes de verter el formol sobre la superficie de muestreo, se introdujo una sonda (Figura 4.2) de peso y volumen conocidos en una esquina del rectángulo de muestreo, para calcular los porcentajes de humedad, aireación y porosidad del suelo en cada punto. Además, se recogieron 500 g de suelo limpio de vegetación en el área adyacente del muestreo, para la



Figura 4.2. Foto de la sonda utilizada para el cálculo de la humedad, porosidad y aireación del suelo.

realización de diferentes análisis físico-químicos del suelo (textura, carbono, nitrógeno y pH).

(2) Trabajo en el laboratorio

(a) Estudio taxonómico

Una vez en el laboratorio las lombrices capturadas se fijaron en una solución 1:1 de formol al 10% y etanol 96°. Se conservaron en formol al 10% en tubos de vidrio convenientemente etiquetados, indicando el punto de muestreo, fecha, especie, y estado de madurez de los individuos. La identificación se realizó con la ayuda de varias claves (Álvarez, 1971, 1977; Bouché, 1972; Trigo, 1987). Una vez determinadas, las lombrices se pesaron lavándolas previamente con agua destilada, para eliminar el exceso de formol, y dejándolas escurrir unos segundos sobre papel de filtro. Posteriormente los ejemplares se volvieron a guardar en tubos de vidrio con formol al 10%, convenientemente etiquetados.

(b) Análisis físico-químicos del suelo

El suelo de cada punto de muestreo, se dejó secar al aire, sobre bandejas de cartón con papel de periódico y se tamizó a través de un tamiz de 2 mm de luz de malla. Se calculó el porcentaje de la fracción mayor de 2 mm y se conservó la fracción menor de 2 mm para posteriores análisis.

Se analizaron y midieron un total de 19 variables: fracción del suelo mayor de 2 mm (M2mm), arenas totales (ARE) [arenas gruesas 2000-200 μm (AREG); arenas finas 200-50 μm (AREF)], limos totales (LIM) [limos gruesos 50-20 μm (LIMG); limos finos 20-2 μm (LIMF)] y arcillas [<2 μm (ARC)], humedad (HUM), porosidad (POR), aireación (AIR), capacidad de campo (pF 2,7) y punto de marchitez (pF 4,2), estos dos últimos parámetros sólo se pudieron medir en el muestreo de primavera 2002; pH en agua (PHH) y en cloruro potásico (PHK), nitrógeno total (N) y carbono orgánico oxidable (C). También se calcularon la relación carbono-nitrógeno (C/N) y el contenido en materia orgánica (MO).

La textura del suelo, humedad, porosidad, aireación, pH en H_2O y pH en KCl, se determinaron según los métodos descritos en Guitián y Carballas (1976). El nitrógeno orgánico total fue determinado por el método Kjeldahl como se indica en Page *et al.*, (1982). El carbono orgánico se determinó según el método de Anne (1945). Todos estos análisis fueron realizados en los laboratorios de Zoología del Suelo, del Departamento de Zoología y Antropología Física de la Facultad de Biología de la Universidad Complutense de Madrid. La capacidad de campo y el punto de marchitez, fueron determinados en el Centro de Ciencias Medioambientales (CSIC), utilizando el método de la membrana de Richards (Richards, 1947).

(3) Estudio adicional del aporte radicular en el suelo

En un momento dado de la realización del estudio se planteó la hipótesis de que la cantidad de raíces presentes, podría influir sobre las poblaciones de lombrices de tierra. Para intentar comprobar esta hipótesis, se decidió como primer paso, cuantificar el aporte de la vegetación al suelo en forma de raíces, y ver si influye sobre la abundancia de las distintas especies de lombrices de tierra. Para ello se decidió tomar unas muestras adicionales de suelo con toda su vegetación en las zonas en las que previamente se había apreciado una cierta dominancia de cada una de las tres especies más abundantes, *H. elisae*, *Allolobophora rosea* (Savigny, 1826) y *Allolobophora caliginosa* (Savigny, 1826).

En cada una de las zonas se tomaron seis muestras, separadas una distancia de 2 m, utilizando las mismas sondas que se usaron para el estudio de la porosidad, pero en esta ocasión, sin eliminar la vegetación superficial. Una vez en el laboratorio se cortó cuidadosamente la parte aérea de la vegetación, que se secó en la estufa a 105 °C durante 24 horas y luego se pesó. Para conocer el peso de la parte radicular, se disgregó cada terrón de suelo recogido con la sonda, en un recipiente con agua y, tras dejarlo reposar, se recogieron con la ayuda de un colador las raíces que quedaron flotando. El suelo contenido en el recipiente con agua, se pasó a través de unos tamices de 1 y 0,125 mm de luz de malla recogándose las raíces que quedaron en ellos. Éstas se depositaron en un

vaso previamente tarado, se secaron en la estufa a 105°C durante 24h, y se pesaron posteriormente.

ii) Análisis estadísticos

(1) Índices de dispersión

Para detectar el patrón de distribución de las especies que se capturaron en la parcela de El Molar, se han utilizado dos índices de dispersión: el índice de Morisita ($I\delta$) y el Coeficiente b de Taylor (b). Ambos índices se calcularon utilizando los datos referentes al número de individuos de cada especie encontrados en el total de puntos muestreados.

(a) Índice de Morisita

En este estudio se ha utilizado el índice de Morisita ya que este índice de dispersión es prácticamente independiente del tamaño de las parcelas (Caldato *et al.*, 2003) y de la densidad de población, aunque está ligado al número total de unidades muestrales (Jiménez *et al.*, 2001). Este índice se expresa como:

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

En donde:

q es el número total de cuadrículas muestreadas en el área de estudio.

n_i (1, 2, 3,... q) indica el número de individuos en cada muestra.

N es el número total de individuos.

Según sea el valor del índice, así será la distribución de la especie. Si $I\delta < 1$, la distribución es uniforme; si $I\delta = 1$, la distribución es al azar y si $I\delta > 1$ entonces la distribución es agregada.

(b) Coeficiente b de Taylor

La Ley Exponencial de Taylor está basada en la relación entre la media (m) y la varianza (s^2) y se expresa como:

$$s^2 = a \cdot m^b$$

Una vez transformada logarítmicamente, la densidad media de la población está relacionada con la varianza mediante la ecuación:

$$\log S^2 = a + b \cdot \log m$$

En donde:

S^2 es la varianza del número de individuos

m es la media del número de individuos

a es la intercepción con el eje de ordenadas.

b expresa la pendiente de la curva de regresión entre la varianza y la media de la población e indica el índice de agregación.

El coeficiente b de Taylor es una medida intrínseca de la agregación que se considera independiente de la media de la densidad poblacional y propio para cada especie (Jiménez *et al.*, 2001). Este valor se mantiene constante para la misma especie en el mismo entorno ambiental, pero puede cambiar cuando hay una variación acusada de las condiciones ambientales, mostrando ciclos estacionales, y también puede cambiar a lo largo del ciclo de vida, sobre todo si los jóvenes y los adultos ocupan hábitat diferentes (Elliott, 2002).

El coeficiente b toma el valor 1 en una distribución aleatoria; 0, en la uniforme y mayor de 1 en la agregada.

(2) Índice de concurrencia (Gotelli, 2000)

Este análisis permite examinar si la distribución de dos o más especies que aparecen juntas, se debe al azar o a otras causas. Para calcular este índice se ha utilizado una matriz de presencia-ausencia, en la que las filas son las especies encontradas en El Molar y las columnas cada una de las unidades muestrales.

Se parte de una hipótesis nula: "*la concurrencia entre especies es aleatoria*", y de una hipótesis alternativa: "*la concurrencia entre especies no es aleatoria y es diferente de lo que cabría esperar en una comunidad en la*

que las especies colonizan sitios independientemente unas de otras". Para realizar este análisis:

1. Se describe un índice "X" que representa el patrón de concurrencia (aleatorio o no) en la matriz de presencia ausencia.
2. Se calcula este índice para los datos observados (índice observado).
Aleatoriamente se crean 1000 matrices nuevas, con los datos de origen (matrices simuladas).
3. Se calcula el índice "X" para cada una de estas matrices simuladas y se crea un histograma que representa el rango de valores esperados para el índice "X" observado.
4. Se utilizan métodos clásicos de inferencia estadística para interpretar el índice "X" observado.

Existen diferentes índices que pueden ser utilizados, en nuestro caso se ha utilizado el índice C-Score, recomendado por Gotelli (2000), por tener poca probabilidad de cometer el error estadístico de rechazar la hipótesis nula cuando es cierta. Este índice se define como el promedio de todos los "checkerboards" (tablero de ajedrez) entre todos los pares posibles de especies; considerando como unidades "checkerboards" (pares de puntos en los que dos especies son excluyentes) a cada una de las submatrices del tipo:

$$\begin{array}{cc} 01 & 10 \\ 10 & 01 \end{array} \text{ ó } \begin{array}{cc} 10 & 01 \\ 01 & 10 \end{array}$$

El índice sólo considera las especies que aparecen juntas al menos una vez en la matriz, y su expresión es:

$$C - Score = \frac{\sum (n_i - Q)(n_k - Q)}{[(R)(R - 1) / 2]}$$

En donde:

n_i y n_k son los números de apariciones para las especies i y k .

Q es el número de puntos en los que ambas especies aparecen juntas.

R es el número de filas de la matriz (= especies totales).

Los valores altos del índice muestran la tendencia de las especies a aparecer separadas (Gotelli, 2000). El índice C-score observado sería significativamente mayor que el simulado, en una comunidad que no se distribuyera al azar o cuya distribución fuera debida a fenómenos de competencia entre las especies (Gotelli y Entsminger, 2001). Para el cálculo de este análisis se ha utilizado el programa *EcoSim* 7.23 (www.garyentsminger.com).

(3) Porcentajes de presencia, abundancia-dominancia y dominancia combinada

Se han calculado los porcentajes de presencia (PP) y de abundancia dominancia, relativo tanto al número de individuos (PI) como al peso (PPE),

que ayudan a definir de una forma sencilla la importancia de cada una de las especies presentes en El Molar. Se ha calculado también el porcentaje de dominancia combinada (PDC) (Jesús *et al.*, 1981), que permite precisar mejor que especies son las dominantes, valorando simultáneamente los tres porcentajes anteriores.

$$PPa = \frac{n}{N} \times 100$$

$$PIa = \frac{i}{I} \times 100$$

$$PPEa = \frac{p}{P} \times 100$$

$$PDCa = \frac{(PPa / \sum PP \times 100) + PIa + PPEa}{3}$$

Donde:

n es el número de muestreos en los que aparece la especie a.

N el número total de muestreos.

i el número de individuos de la especie a.

I el número total de individuos.

p el peso de los individuos de la especie a.

P el peso total de todos los individuos.

(4) Mapas de densidad

Para la realización de los mapas de densidad, se han utilizado las densidades (individuos/m²) de cada especie, en cada uno de los muestreos.

El criterio utilizado para determinar los intervalos de densidad ha consistido en sumar la densidad total de individuos de las tres especies dominantes (*H. elisae*, *A. caliginosa*, *A. rosea*) en cada cuadrícula y para el conjunto de las campañas, calculando el promedio de individuos por cuadrícula. Posteriormente se ordenaron las densidades de menor a mayor y se representó la recta acumulativa. Los puntos de inflexión sirvieron para determinar los intervalos. El propósito de sumar las densidades de las tres especies, y no hacer una leyenda para cada una y por campaña, ha sido poder comparar mejor las gráficas.

También se han representado los porcentajes de dominancia combinada, relativos al conjunto de los tres muestreos, para *H. elisae*, *A. rosea*, *A. caliginosa* y para ambas especies del género *Allolobophora*.

Todos los mapas se realizaron con el software *Adobe Photoshop 6.0*.

(5) Geoestadística y mapas de distribución espacial

La geoestadística es una herramienta que se utiliza para la interpretación de los patrones espaciales de una variable (Rossi et al., 1992), y se basa en el empleo de técnicas de regresión y correlación (Cuador Gil, 2000), que proporciona una forma de estimación o simulación. También se denomina Teoría de las Variables Regionalizadas, ya que cada valor de la variable está asociado a una posición en el espacio.

Para expresar la relación entre la semivarianza de esta variable y su separación en el espacio, se utilizan los semivariogramas o variogramas experimentales, calculados a partir de la semivarianza, expresada como:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [Z(X_i) - Z(X_i+h)]^2$$

En donde:

$\gamma(h)$ es la semivarianza

$Z(X_i)$ es el valor observado de la variable Z en el punto X_i

$Z(X_i+h)$ es el valor observado de la variable Z en el punto X_i+h

h es la separación entre los puntos de muestreo

$N(h)$ es el número de comparaciones existentes a una determinada separación h .

La distancia máxima entre puntos que se podría considerar para calcular los semivariogramas puede aproximarse a las dimensiones del área de muestreo, el inconveniente de tomar esta distancia es que el número de comparaciones existentes se reduce, al ser menor el número de puntos separados por esa distancia. Esto puede provocar que la precisión para estimar la semivarianza disminuya y se distorsionen los datos (Chung *et al.*, 2001). En nuestro caso se ha considerado como distancia máxima el 80% de la distancia entre las muestras más alejadas en del eje Y, que es la que proporciona el programa.

Existen varios modelos teóricos a los que se pueden ajustar los variogramas experimentales (Figura 4.3), en cada uno de los cuales se definen los siguientes parámetros:

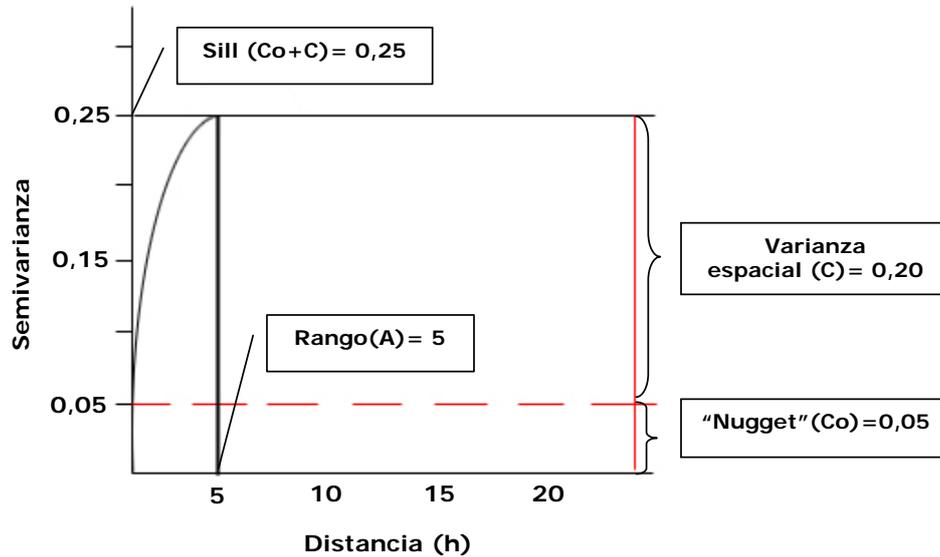


Figura 4.3. Representación de un modelo generalizado de variograma.

1. Varianza "Nugget" o pepita (C_0): se corresponde con la intercepción del modelo en el eje Y. Es la varianza no explicada espacialmente y se debe tanto a errores de medida, como a la variación espacial existente dentro del intervalo de distancia menor (en nuestro caso 14 m).
2. Varianza espacial (C): parte de la varianza que podría atribuirse a la autocorrelación espacial.
3. "Sill" o meseta (C_0+C): la asíntota del modelo.

4. Rango (A): la menor distancia a la que el modelo alcanza la asíntota o meseta. Representa la mayor distancia que puede haber entre muestras correlacionadas, es decir, mide la dependencia espacial de las muestras (Gang *et al.*, 1999).

La forma del variograma describe el grado de autocorrelación espacial de la variable (Robertson, 1987).

Los modelos teóricos son cuatro: gaussiano, exponencial y esférico, que presentan un límite superior de la varianza (meseta), y el modelo lineal que no presenta este límite.

Existe un efecto "Nugget" cuando la distribución espacial de la variable es uniforme en toda la zona de muestreo, no existiendo correlación entre las muestras, cualquiera que sea la distancia que las separe (www.monografias.com).

El programa utilizado para el cálculo de los variogramas proporciona un índice de correlación (r^2) que es un indicativo del ajuste de los datos del variograma al modelo teórico, así como la dependencia espacial [$C/(C_0+C)$] que mide la proporción de la varianza de la muestra que es explicada por la varianza espacial (C), si dicha proporción se aproxima a 0 la dependencia espacial es baja (Aubert *et al.*, 2003).

Otra de las herramientas de la geoestadística es el "Kriging", método que permite interpolar valores procedentes de puntos no muestreados a partir de mediciones puntuales (Wackernagel, 2003). Este método está basado en la información que proporcionan los variogramas sobre la dependencia espacial de una variable.

Existen varias formas de "Kriging": "Point Kriging" y "Block Kriging". Si se quieren representar valores para puntos exactos dentro de la unidad de muestreo, se utilizará el método "Point Kriging". Sin embargo, si el objetivo es representar un área alrededor del punto real de muestreo, utilizaremos el método "Block kriging" (www.gammadesign.com). En nuestro caso hemos utilizado este último método.

Para la realización de los variogramas y de los mapas de distribución espacial, tanto de los factores físico-químicos del suelo como de las especies de lombrices de tierra, se ha utilizado el programa GS+ versión 7 (Geostatistics for the Environmental Science) de Gamma Design Software (www.gammadesign.com).

(6) Prueba U de Mann-Whitney

Para comprobar si la presencia o ausencia de una determinada especie afecta a la densidad de individuos y a la biomasa del resto de las especies de lombrices de tierra, se ha utilizado este test no paramétrico, ya que los datos no siguen una distribución normal.

(7) Análisis de correlaciones canónicas

Con el fin de buscar posibles relaciones entre la distribución de las lombrices de tierra y los factores edáficos en El Molar, se llevó a cabo un análisis de correlaciones canónicas. Se ha utilizado este análisis multivariante porque permite tener en cuenta al mismo tiempo numerosas variables. Se asemeja a un análisis de regresión múltiple, pero con el análisis de correlaciones canónicas podemos considerar más de una variable dependiente, por lo que se pueden analizar las interrelaciones entre dos tipos de variables, aunque no permite estudiar las dependencias internas entre las variables de un mismo grupo. Además, con este análisis podemos obtener una estimación cuantificada de las relaciones de las especies con los factores del suelo.

Este tipo de análisis se ha utilizado con anterioridad en el estudio de las relaciones entre las lombrices de tierra y los factores físico-químicos del suelo por varios autores como Mascato (1986), Sánchez *et al.* (1997), entre otros.

Esta técnica puede emplear cualquier variable métrica sin que cumpla el estricto supuesto de normalidad, aunque es recomendable transformar los datos para unificar las escalas de las distintas variables (Hair *et al.*, 2001) utilizando la transformación $[\ln(X+1)]$.

Con esta técnica se pueden encontrar varias combinaciones lineales del conjunto Y (dependientes) y el mismo número de combinaciones lineales para el conjunto X (independientes) y evaluar la relación existente entre ellas. Cada una de estas combinaciones lineales se denomina variable canónica (U_1, V_1), y las correlaciones entre los diferentes pares de variables canónicas se denominan correlaciones canónicas.

Variable canónica para el conjunto de variables dependientes (Y):

$$U_1 = a_1Y_1 + a_2Y_2 + \dots + a_nY_n$$

Variable canónica para el conjunto de variables independientes (X):

$$V_1 = b_1X_1 + b_2X_2 + \dots + b_qX_q$$

En nuestro caso los dos grupos de variables están formados por los factores del suelo (variables independientes) y la abundancia de las especies de lombrices de tierra (variables dependientes). Para realizar este análisis se recurrió al programa estadístico *Statistica v.6* para Windows.

c) Resultados

i) Características del suelo

En las Tablas 4.1, 4.2 y 4.3 se muestran los datos de las variables físico-químicas de cada campaña.

Factores edáficos	Media	D.E.	Máx.	Min.
% Fracción > 2mm (M2mm)	32,75	6,32	43,68	17,40
% Arenas totales (ARE)	67,61	7,15	80,40	53,42
% Arena gruesa (AREG)	50,83	6,54	64,52	40,76
% Arena fina (AREF)	16,78	4,02	24,03	9,46
% Limos totales (LIM)	11,08	6,46	22,72	0,90
% Limos gruesos (LIMG)	2,99	2,38	7,68	0,25
% Limos finos(LIMF)	8,09	4,98	16,44	0,27
% Arcillas (ARC)	20,89	5,86	34,59	12,33
Porosidad (POR)	45,68	9,63	69,45	28,72
Aireación (AIR)	27,20	9,63	55,35	10,31
Humedad (HUM)	18,48	6,89	45,48	10,10
% Carbono (C)	1,91	0,57	2,83	0,93
% Materia orgánica (MO)	3,29	0,99	4,88	1,60
% Nitrógeno (N)	0,16	0,05	0,24	0,08
relación C/N (C/N)	11,75	1,13	13,66	9,19
pH en H ₂ O (PHH)	6,42	0,30	6,97	5,89
pH en KCl (PHk)	5,51	0,34	6,24	4,90

Tabla 4.1. Medias, desviaciones estándar (D.E) y valores máximos y mínimos de las variables físico-químicas medidas en suelo de El Molar, durante la primavera 2001 (n=28).

Factores edáficos	Media	D.E.	Máx.	Min.
% Fracción > 2mm (M2mm)	35,18	6,05	48,41	21,60
% Arenas totales (ARE)	66,44	8,75	75,12	35,63
% Arena gruesa (AREG)	53,02	8,55	62,99	26,65
% Arena fina (AREF)	13,42	2,29	18,74	8,98
% Limos totales (LIM)	13,59	5,19	32,06	8,19
% Limos gruesos (LIMG)	4,11	0,40	13,50	2,77
% Limos finos(LIMF)	9,48	3,05	21,12	6,16
% Arcillas (ARC)	19,97	4,93	32,31	5,36
Porosidad (POR)	49,09	11,08	82,65	23,87
Aireación (AIR)	31,76	11,66	65,46	7,69
Humedad (HUM)	17,33	4,86	41,47	10,26
pF 4,2	9,70	1,80	14,90	7,20
pF 2,7	15,88	2,69	23,20	11,90
% Carbono (C)	1,80	0,50	3,69	1,13
% Materia orgánica (MO)	3,10	0,87	6,36	1,94
% Nitrógeno (N)	0,15	0,04	0,33	0,09
relación C/N (C/N)	11,80	1,26	17,43	9,76
pH en H ₂ O (PHH)	6,67	0,53	7,96	5,47
pH en KCl (PHK)	5,66	0,54	6,99	4,27

Tabla 4.2. Medias, desviaciones estándar (D.E) y valores máximos y mínimos de las variables físico-químicas medidas en suelo de El Molar, durante la primavera 2002 (n=42).

Factores edáficos	Media	D.E.	Máx.	Min.
% Fracción > 2mm (M2mm)	35,15	6,50	52,17	23,24
% Arenas totales (ARE)	67,54	8,03	79,31	44,01
% Arena gruesa (AREG)	54,42	7,86	64,41	32,23
% Arena fina (AREF)	13,12	2,07	18,03	9,36
% Limos totales (LIM)	13,88	4,29	25,87	8,62
% Limos gruesos (LIMG)	3,57	2,17	8,91	1,34
% Limos finos(LIMF)	10,31	3,11	22,31	4,40
% Arcillas (ARC)	18,58	5,33	31,99	7,14
Porosidad (POR)	47,94	5,24	63,01	39,61
Aireación (AIR)	35,65	6,34	53,61	25,43
Humedad (HUM)	12,29	2,97	17,70	5,22
% Carbono (C)	1,81	0,57	3,63	0,93
% Materia orgánica (MO)	3,12	0,98	6,26	1,60
% Nitrógeno (N)	0,15	0,05	0,28	0,07
relación C/N (C/N)	11,72	1,09	14,35	9,25
pH en H ₂ O (PHH)	6,70	0,53	7,88	5,37
pH en KCl (PHK)	5,76	0,54	7,07	4,40

Tabla 4.3. Medias, desviaciones estándar (D.E) y valores máximos y mínimos de las variables físico-químicas medidas en suelo de El Molar, durante el otoño 2002 (n=42).

Los resultados obtenidos en el conjunto de las tres campañas de muestreos indican que el suelo de El Molar es franco-arenoso, pobre en materia orgánica y con pH neutro (Tabla 4.4).

Factores edáficos	Media	D.E.	Máx.	Min.
* % Fracción > 2mm (M2mm)	34,58	6,37	52,17	17,40
* % Arenas totales (ARE)	67,15	8,05	80,40	35,63
* % Arena gruesa (AREG)	53,00	7,89	64,52	26,65
* % Arena fina (AREF)	14,15	3,13	24,03	8,99
* % Limos totales (LIM)	13,09	5,30	32,06	0,90
* % Limos gruesos (LIMG)	3,63	2,48	13,50	0,25
* % Limos finos(LIMF)	9,46	3,70	22,31	0,27
* % Arcillas (ARC)	19,67	5,35	34,59	5,36
* Porosidad (POR)	47,78	8,89	82,65	23,87
* Aireación (AIR)	32,08	9,89	65,46	7,69
* Humedad (HUM)	15,70	5,56	45,48	5,22
pF 4,2	9,70	1,80	14,90	7,20
pF 2,7	15,88	2,69	23,20	11,90
* % Carbono (C)	1,83	0,54	3,69	0,93
% Materia orgánica (MO)	3,16	0,94	6,37	1,60
* % Nitrógeno (N)	0,16	0,05	0,33	0,07
* relación C/N (C/N)	11,76	1,16	17,43	9,19
* pH en H ₂ O (PHH)	6,62	0,49	7,96	5,37
pH en KCl (PHK)	5,66	0,51	7,07	4,27

* Variables utilizadas en el análisis de correlaciones canónicas.

Tabla 4.4. Medias, desviación estándar (D.E) y valores máximos y mínimos de las variables físico-químicas medidas en el suelo de El Molar en el conjunto de las campañas de muestreo (n=112).

No se han encontrado diferencias significativas en estas variables entre las tres campañas excepto para la humedad [F (2, N=107)= 24,780; p< 0,01] y la aireación [F (2, N=107)= 6,824; p< 0,01] del suelo, que son

valores ligados a la estacionalidad. Las diferencias de humedad se producen entre las dos campañas de primavera (2001-2002) y la campaña de otoño. En cuanto a la aireación las diferencias se dan entre la campaña de la primavera de 2001 y otoño 2002.

La Figura 4.4 muestra los valores de humedad, porosidad y aireación del suelo de El Molar, en las tres campañas realizadas.

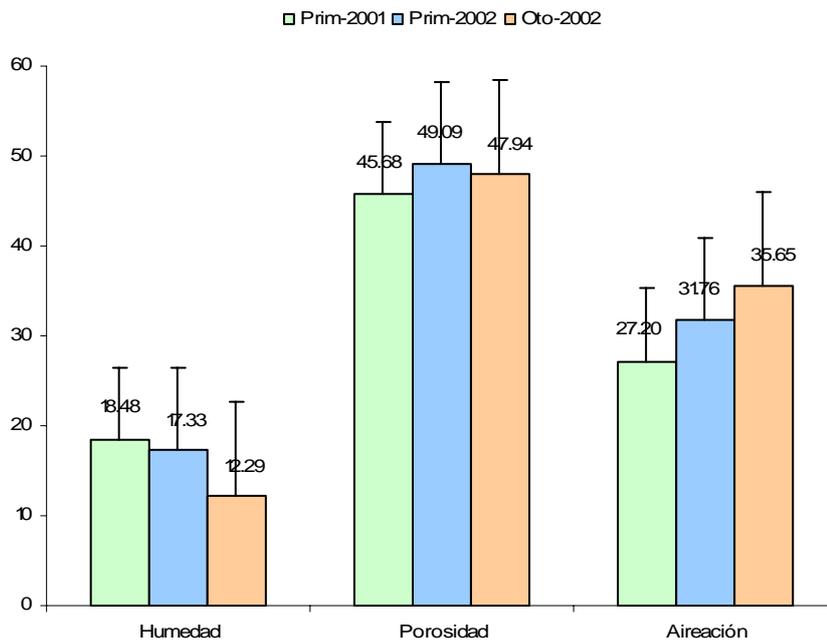


Figura 4.4. Porcentajes de humedad, porosidad y aireación, en El Molar, en las tres campañas realizadas. El número sobre cada barra indica el valor medio del factor.

(1) Variogramas y mapas de distribución espacial

De la Figura 4.5 a la Figura 4.9 se representan los variogramas obtenidos para los distintos factores del suelo.

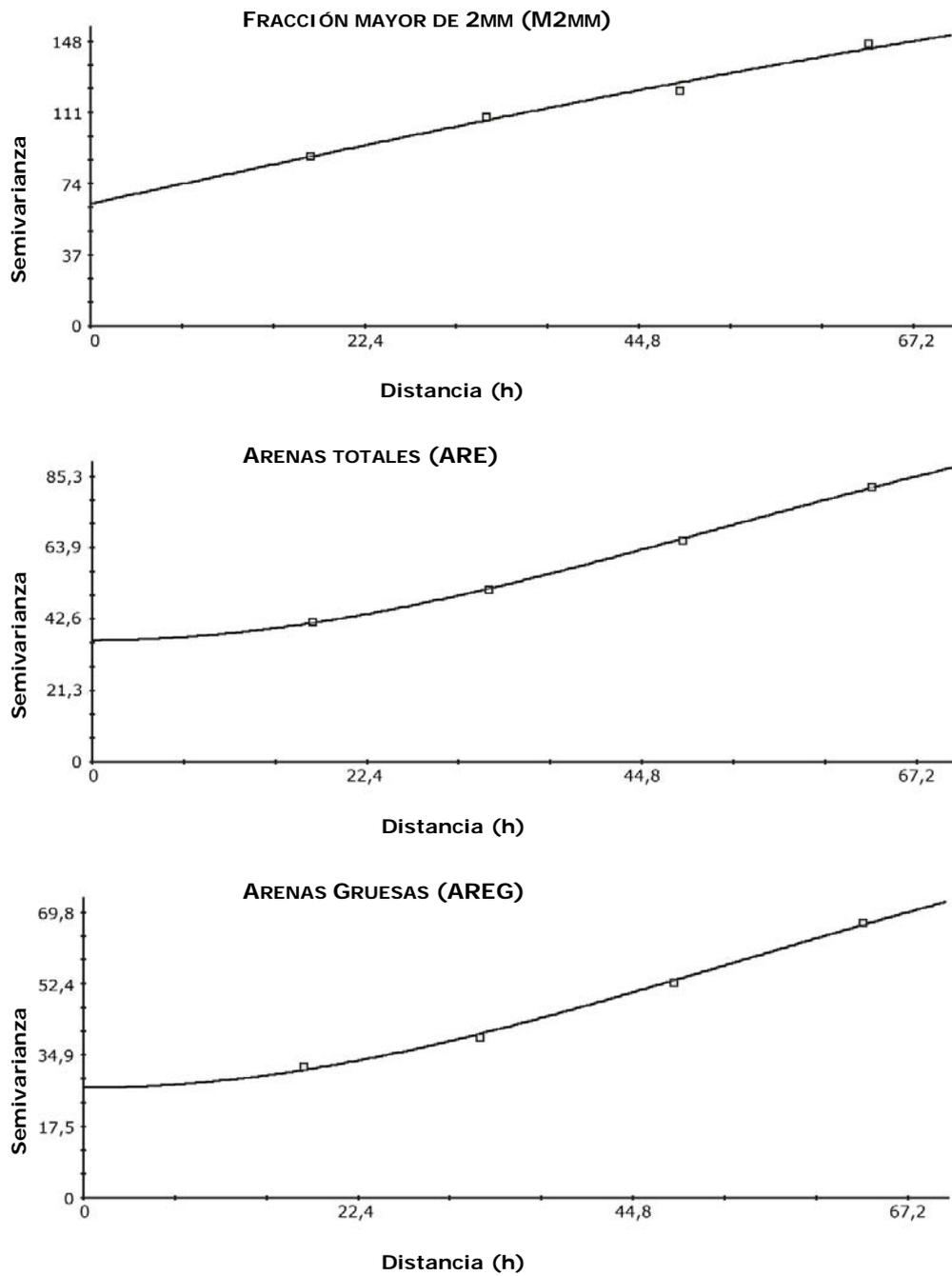


Figura 4.5. Variogramas obtenidos para las variables fracción mayor de 2mm (M2mm), arenas totales (ARE) y arenas gruesas (AREG).

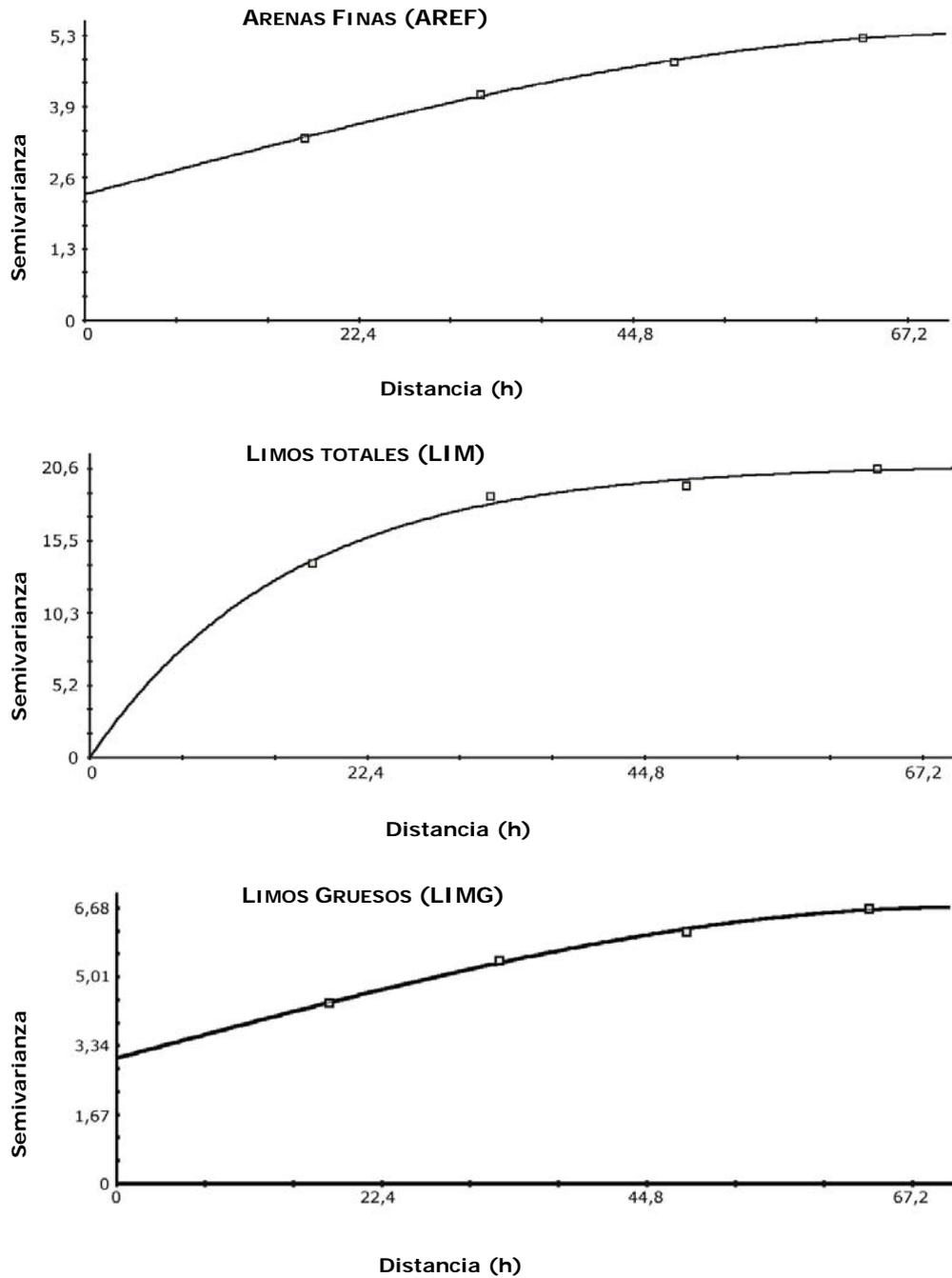


Figura 4.6. Variogramas obtenidos para las variables arenas finas (AREF), limos totales (LIM) y limos gruesos (LIMG).

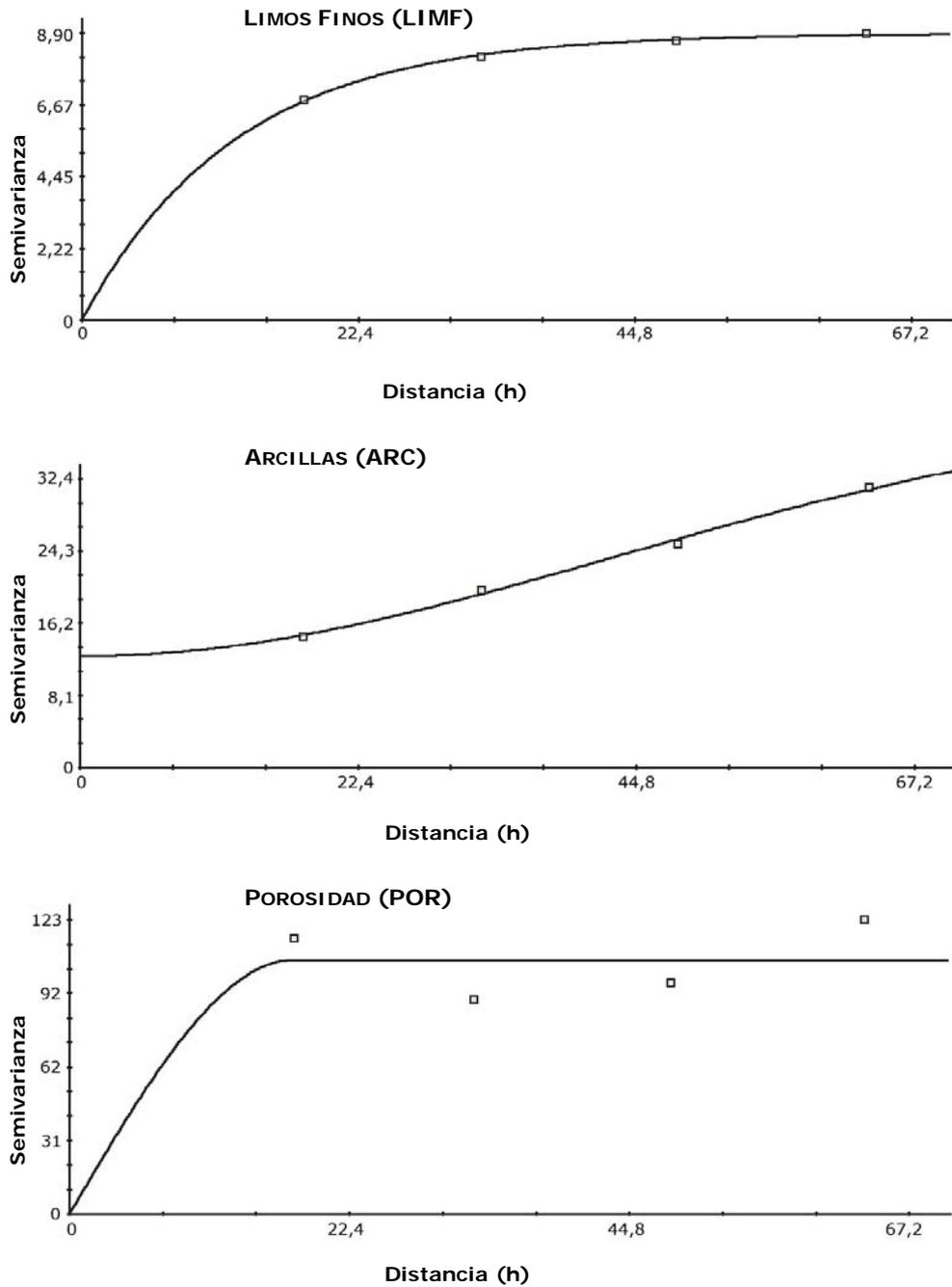


Figura 4.7. Variogramas obtenidos para las variables limos finos (LIMF), arcillas (ARC) y porosidad (POR).

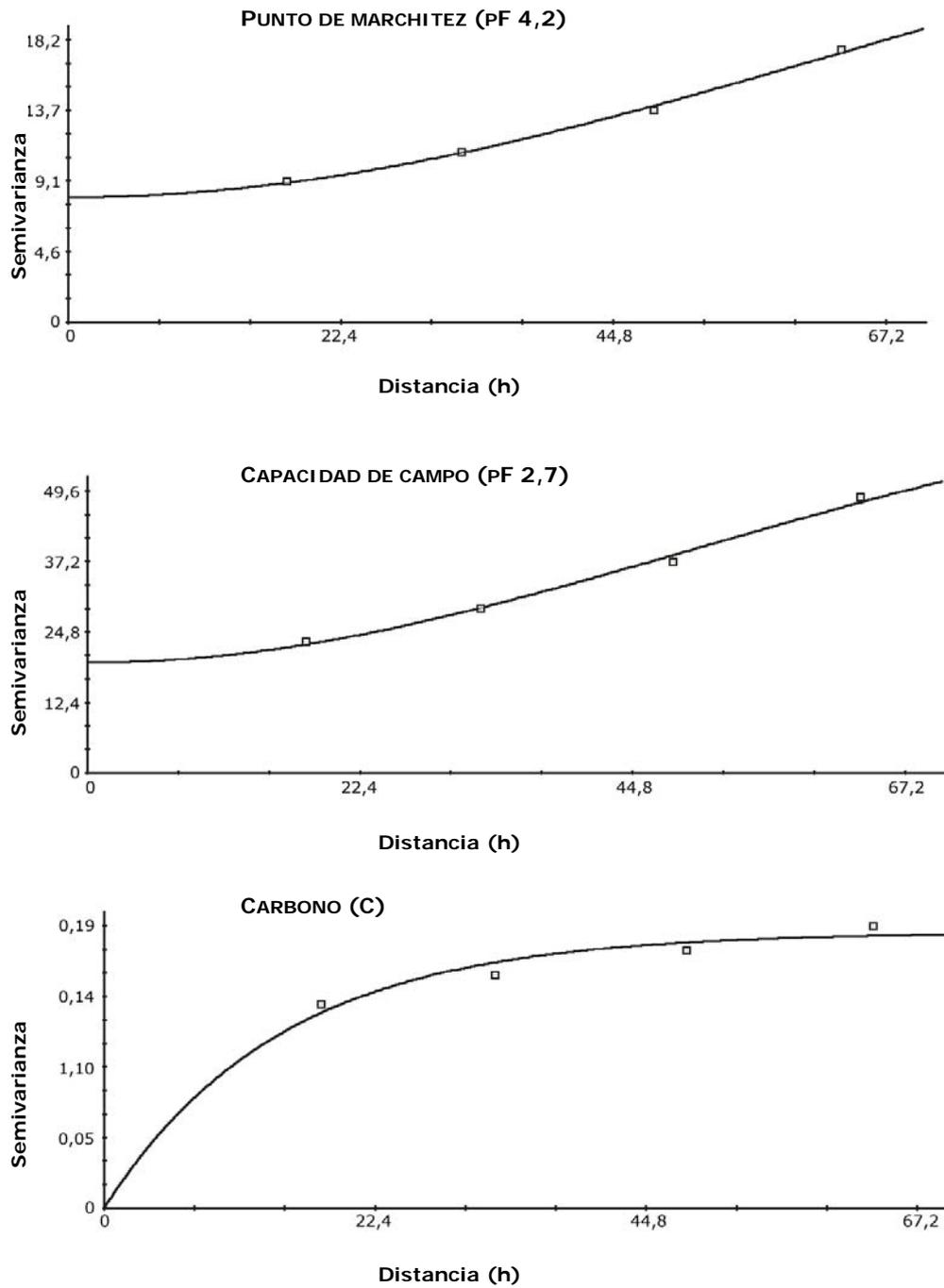


Figura 4.8. Variogramas obtenidos para las variables punto de marchitez (pF 4,2), capacidad de campo (pF 2,7) y carbono (C).

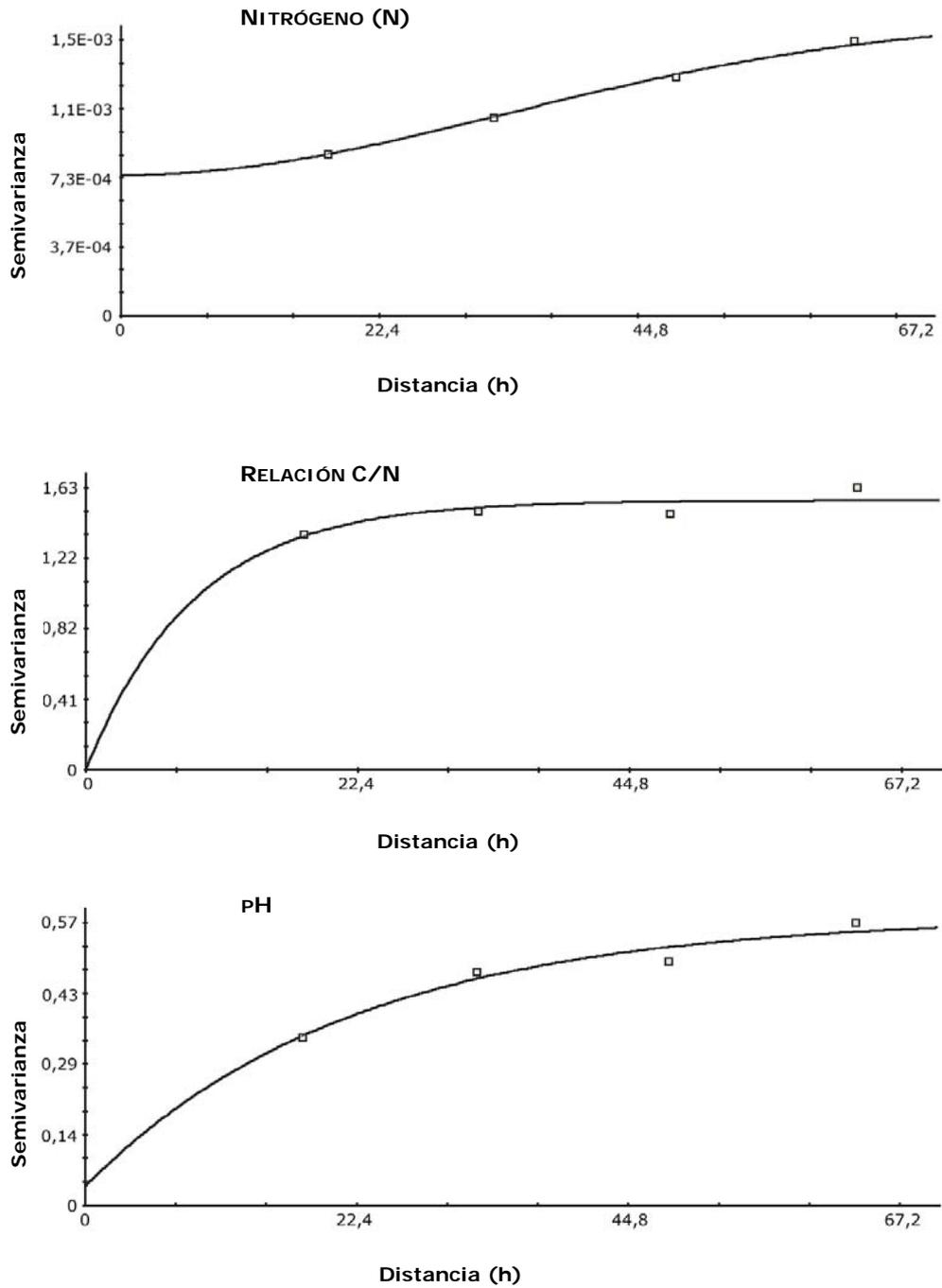


Figura 4.9. Variogramas obtenidos para las variables nitrógeno (N), relación C/N (C/N) y pH.

Los variogramas de humedad y aireación se han representado por separado (Figuras 4.10, 4.11 y 4.12), ya que los valores de estas variables varían según la campaña de muestreo.

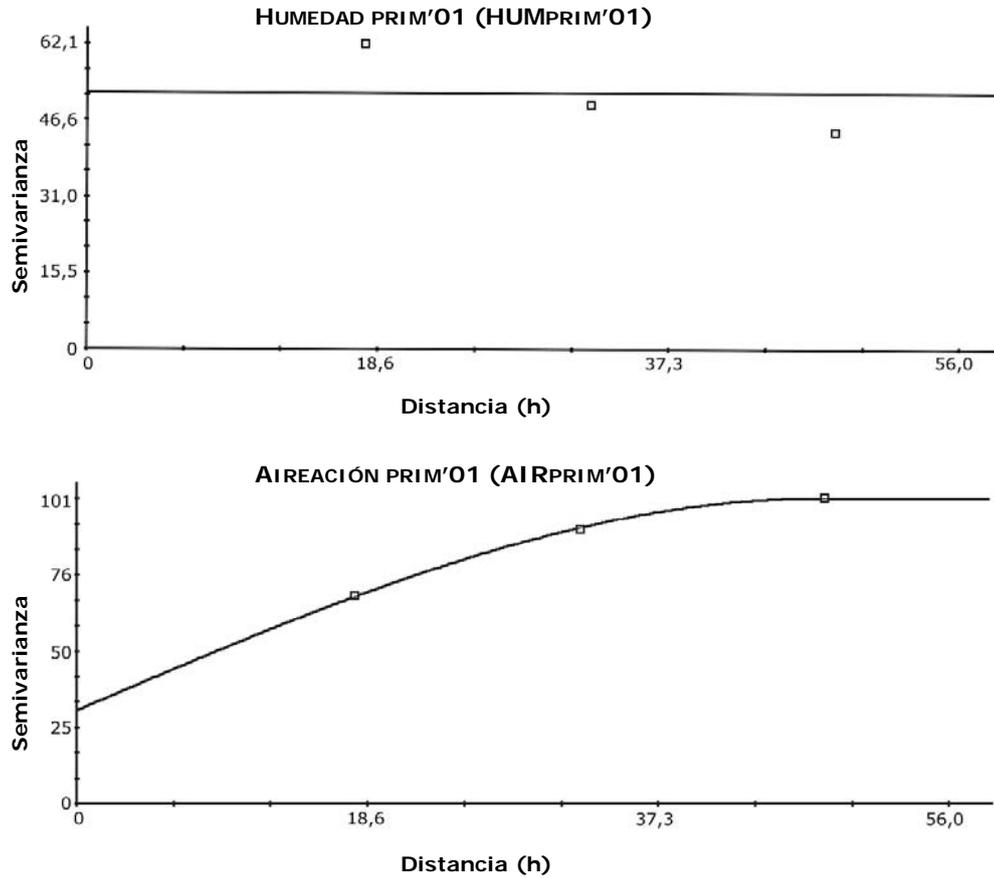


Figura 4.10. Variogramas obtenidos para las variables humedad (HUMprim'01) y aireación (AIRprim'01) en primavera 2001.

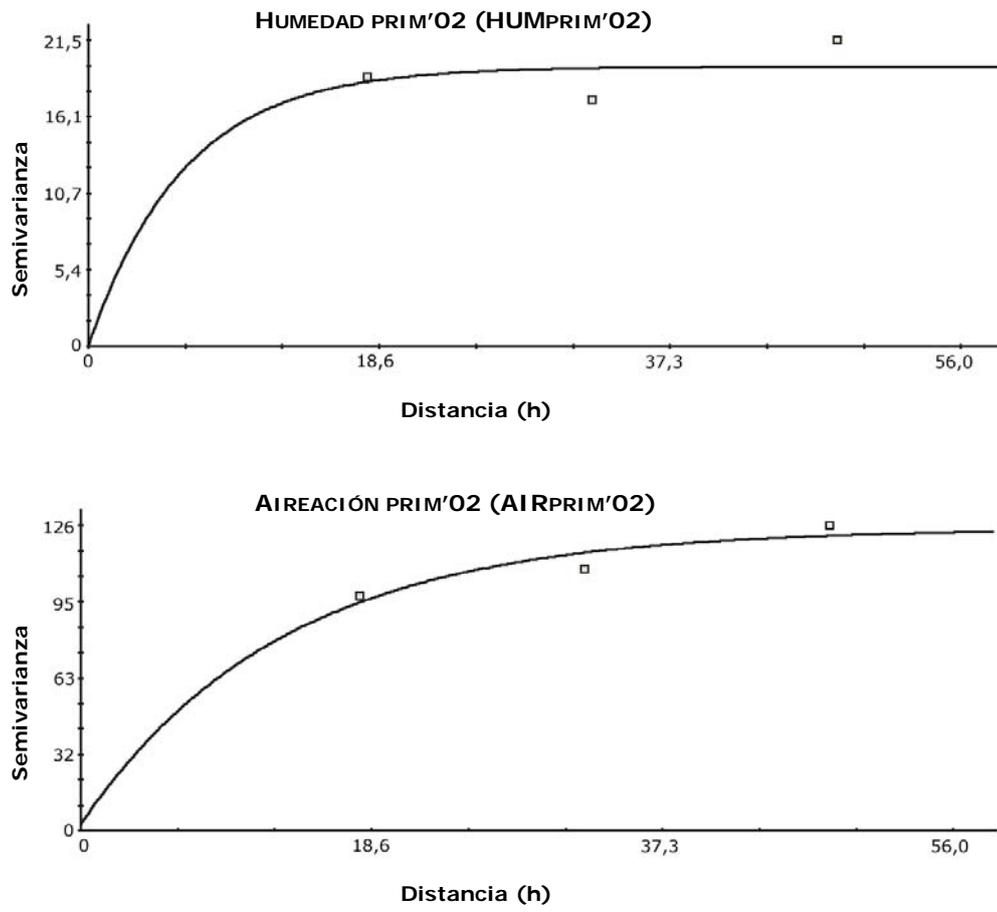


Figura 4.11. Variogramas obtenidos para las variables humedad (HUMprim'02) y aireación (AIRprim'02) en primavera 2002.

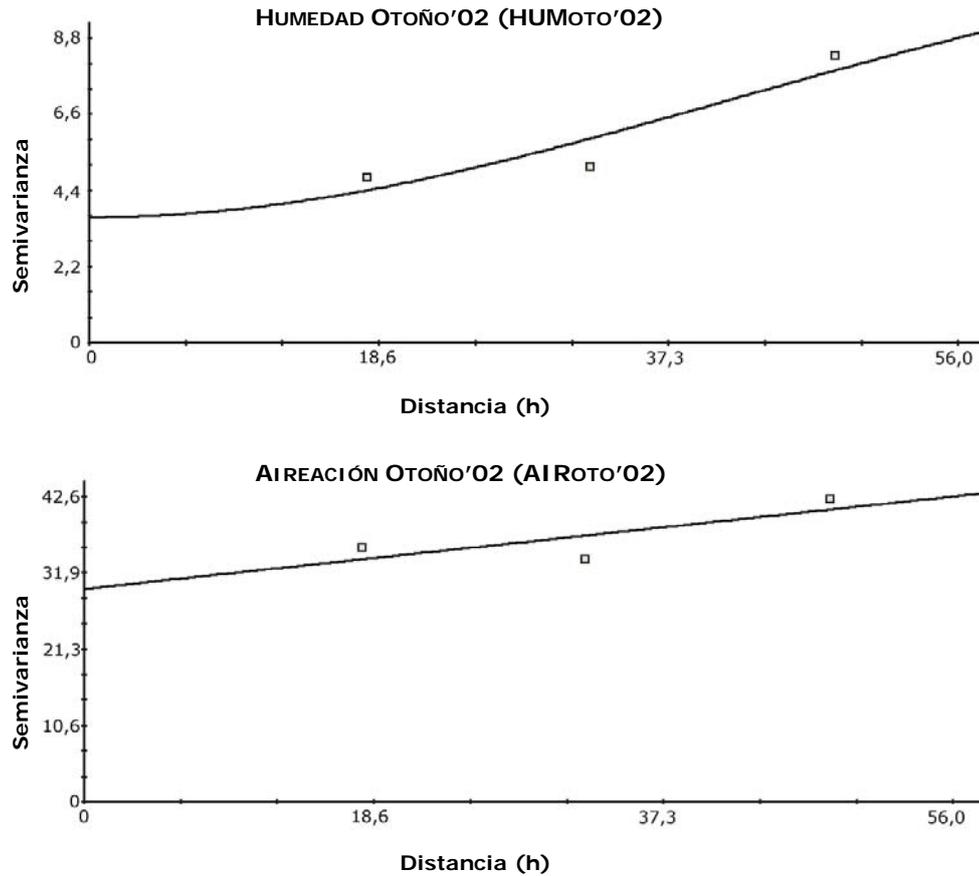


Figura 4.12. Variogramas obtenidos para las variables humedad (HUMoto'02) y aireación (AIRoto'02) en otoño de 2002.

En los distintos variogramas se puede observar una estructura espacial para los diferentes factores físico-químicos estudiados, salvo para el factor humedad de la campaña de la primavera 2001, donde se aprecia claramente un variograma con un gran "efecto Nugget". Igualmente, la varianza de la variable porosidad no se ajusta bien a ningún modelo teórico (Tabla 4.5).

En la Tabla 4.5 se muestran los parámetros de los modelos a los que se ajustan los diferentes variogramas.

Factor	Modelo	Co	Co+C	A	r2	DPE
M2mm	Esférico	63,4	189,1	138,9	0,986	66,5
ARE	Gausiano	36,4	120,6	124,9	0,999	69,8
AREG	Gausiano	26,9	104,8	130,1	0,997	74,3
AREF	Esférico	2,34	5,34	74,7	0,999	56,2
LIM	Exponencial	0,01	20,93	48,3	0,980	100
LIMG	Esférico	3,04	6,70	71,7	0,997	54,7
LIMF	Exponencial	0,01	8,89	37,5	0,996	99,9
ARC	Gausiano	12,49	40,54	104,8	0,996	69,2
POR	Esférico	0,10	106,5	17,9	0	99,9
pF4,2	Gausiano	8,06	32,26	157,8	0,997	75,0
pF2,7	Gausiano	19,4	69,8	121,9	0,994	72,2
C	Exponencial	0,0001	0,179	43,8	0,893	99,9
N	Gausiano	0,0007	0,001	81,75	0,998	52,5
C/N	Exponencial	0,001	1,56	26,7	0,698	99,9
pH	Exponencial	0,039	0,59	66,0	0,948	93,4
HUMprim'01	Lineal	52,04	52,04	47,99	0,942	0
AIRprim'01	Esférico	30,8	100,8	47,5	0,999	69,4
HUMprim'02	Exponencial	0,01	19,59	8,3	0,04	99,9
AIRprim'02	Exponencial	2,7	125,1	38,7	0,839	97,8
HUMoto'02	Gausiano	3,64	12,29	101,3	0,871	70,4
AIRoto'02	Lineal	29,69	40,7	48,05	0,602	27,1

Tabla 4.5. Parámetros de los modelos a los que se ajustan los diferentes variogramas. Nugget (Co), Sill (Co+C), Rango (A), DPE (dependencia espacial (%)) = $[C/(Co+C)]$. Fracción del suelo mayor de 2 mm (M2mm), arenas totales (ARE), arenas gruesas (AREG); arenas finas (AREF), limos totales (LIM), limos gruesos (LIMG); limos finos (LIMF), arcillas (ARC), porosidad (POR), punto de marchitez (pF 4,2), capacidad de campo (pF 2,7), pH, carbono (C), nitrógeno (N), relación carbono-nitrógeno (C/N), humedad (HUM) y aireación (AIR) en la primavera 2001 (prim'01), 2002 (prim'02) y otoño de 2002 (oto'02).

Utilizando como referencia estos variogramas se han obtenido los siguientes mapas de distribución espacial (Figuras 4.13 a. 4.20). Tanto los variogramas como los mapas se han realizado utilizando los valores medios de las tres campañas de muestreo.

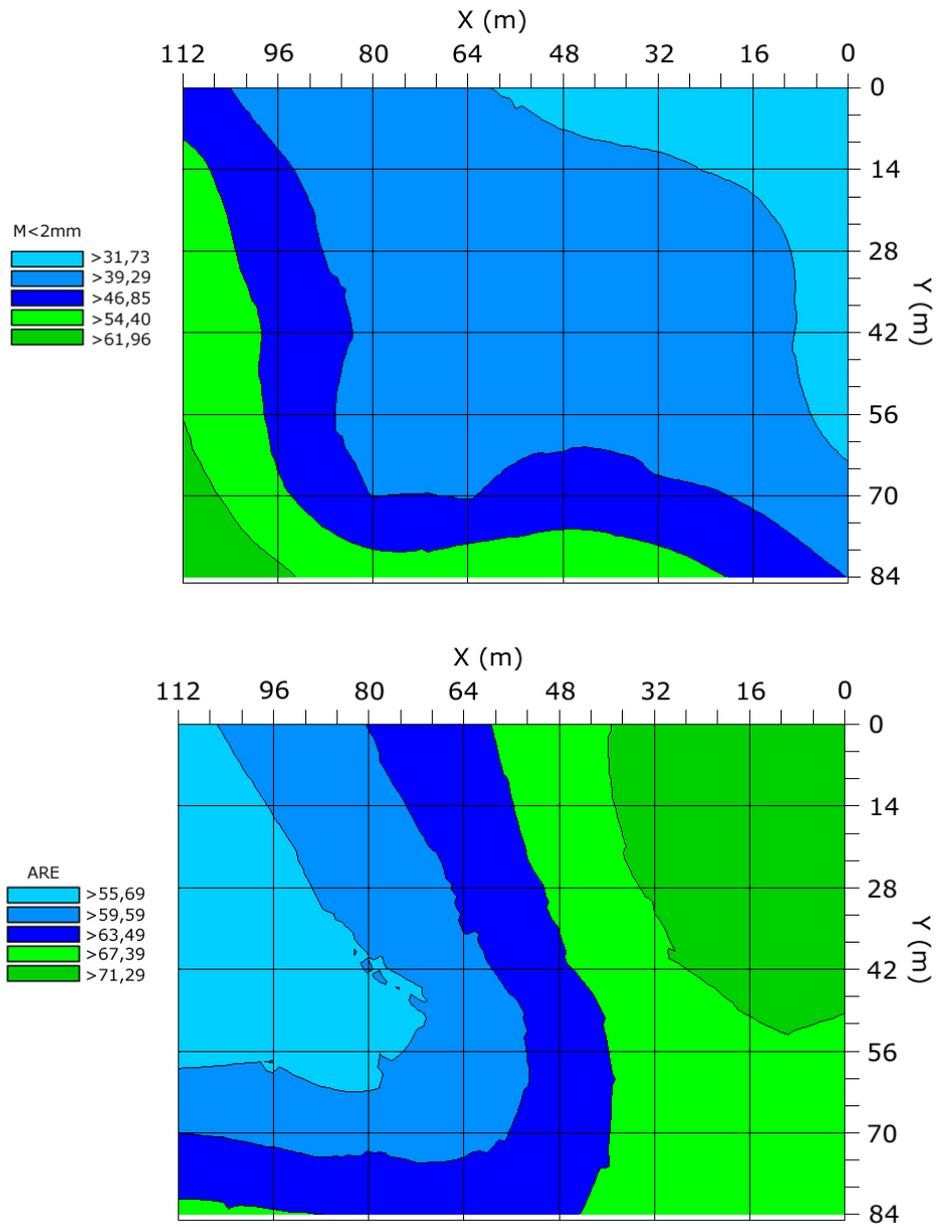


Figura 4.13. Mapas de la distribución espacial de las fracciones mayores de 2mm (M2mm) y de las arenas totales (ARE) en la parcela de estudio.

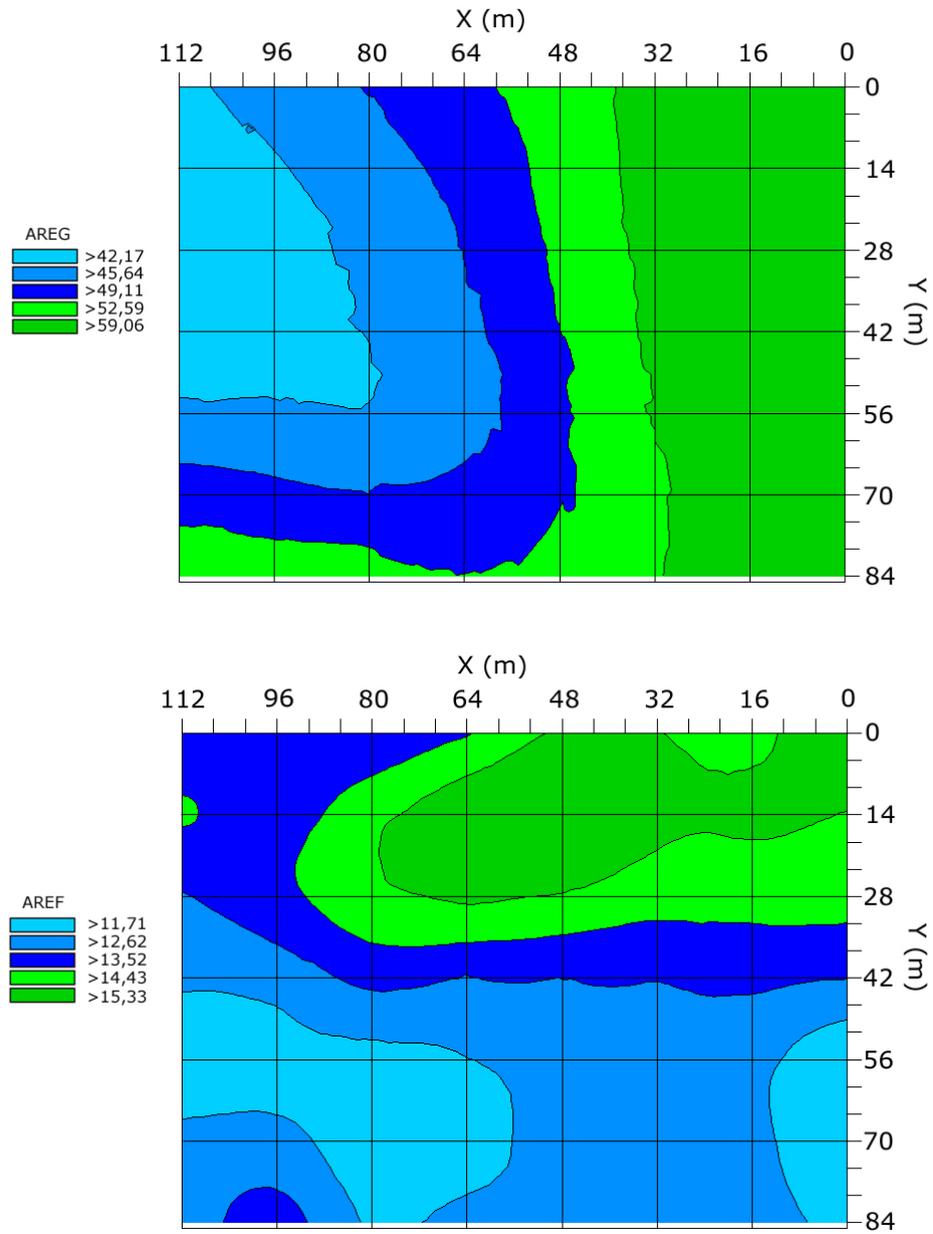


Figura 4.14. Mapas de la distribución espacial de las arenas gruesas (AREG) y finas (AREF) en la parcela de estudio.

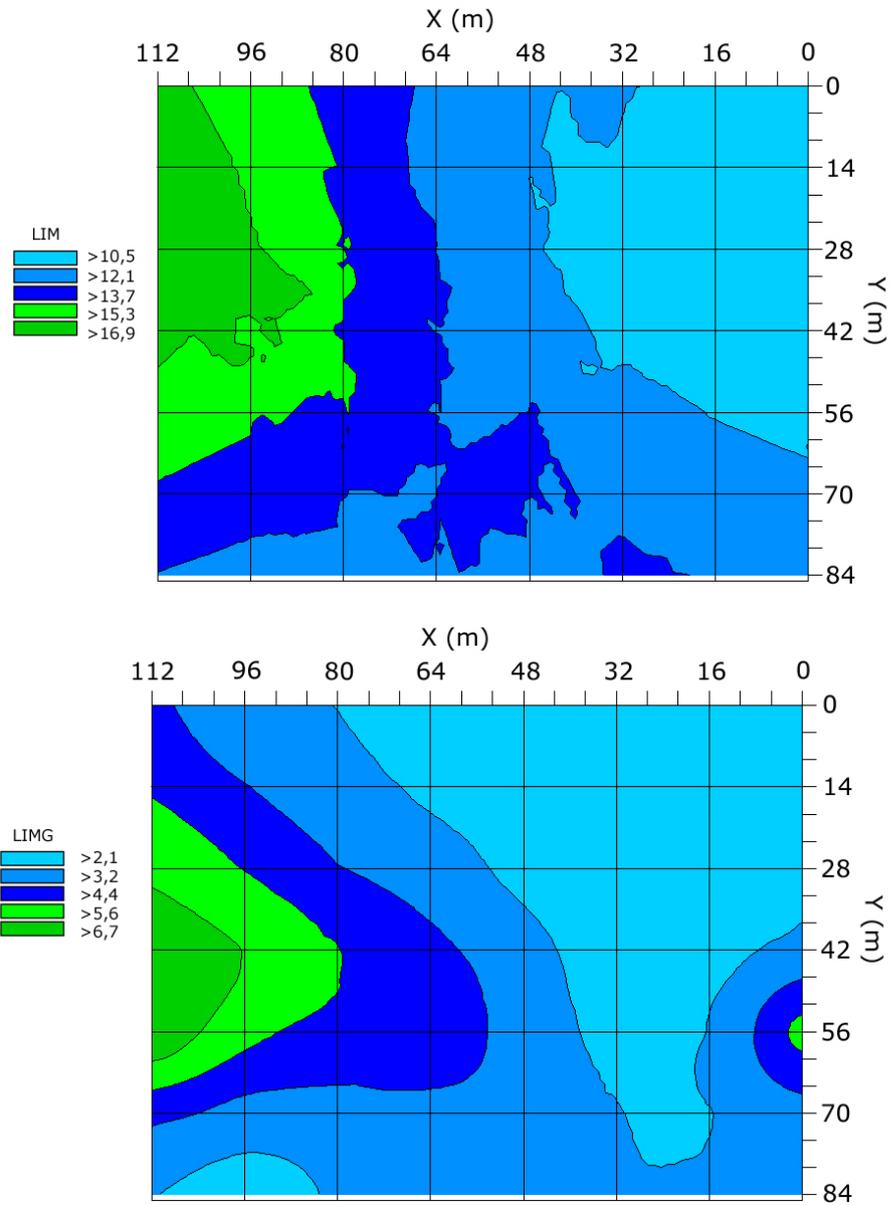


Figura 4.15. Mapas de la distribución espacial de los limos totales (LIM) y limos gruesos (LIMG) en la parcela de estudio.

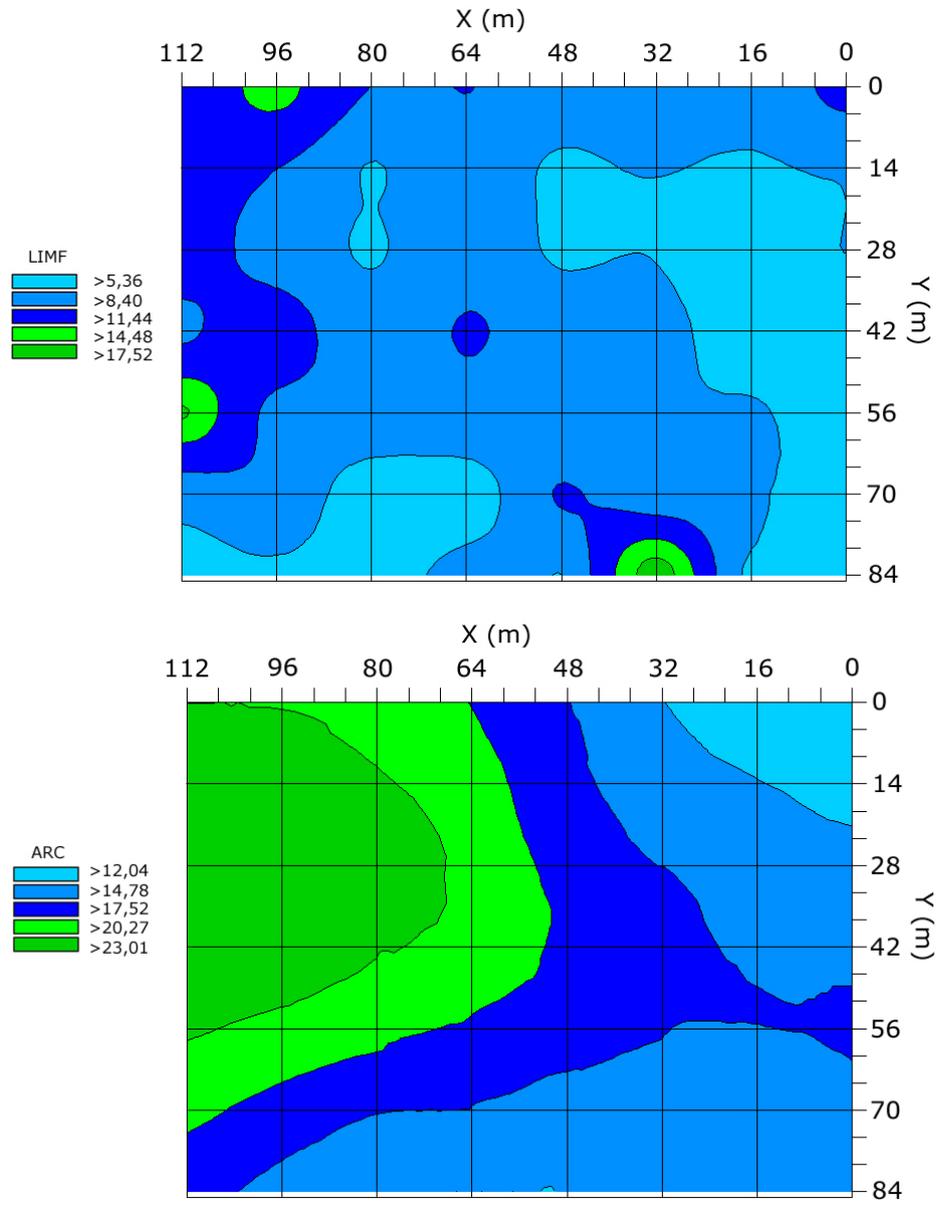


Figura 4.16. Mapas de la distribución espacial de los limos finos (LIMF) y arcillas (ARC) en la parcela de estudio.

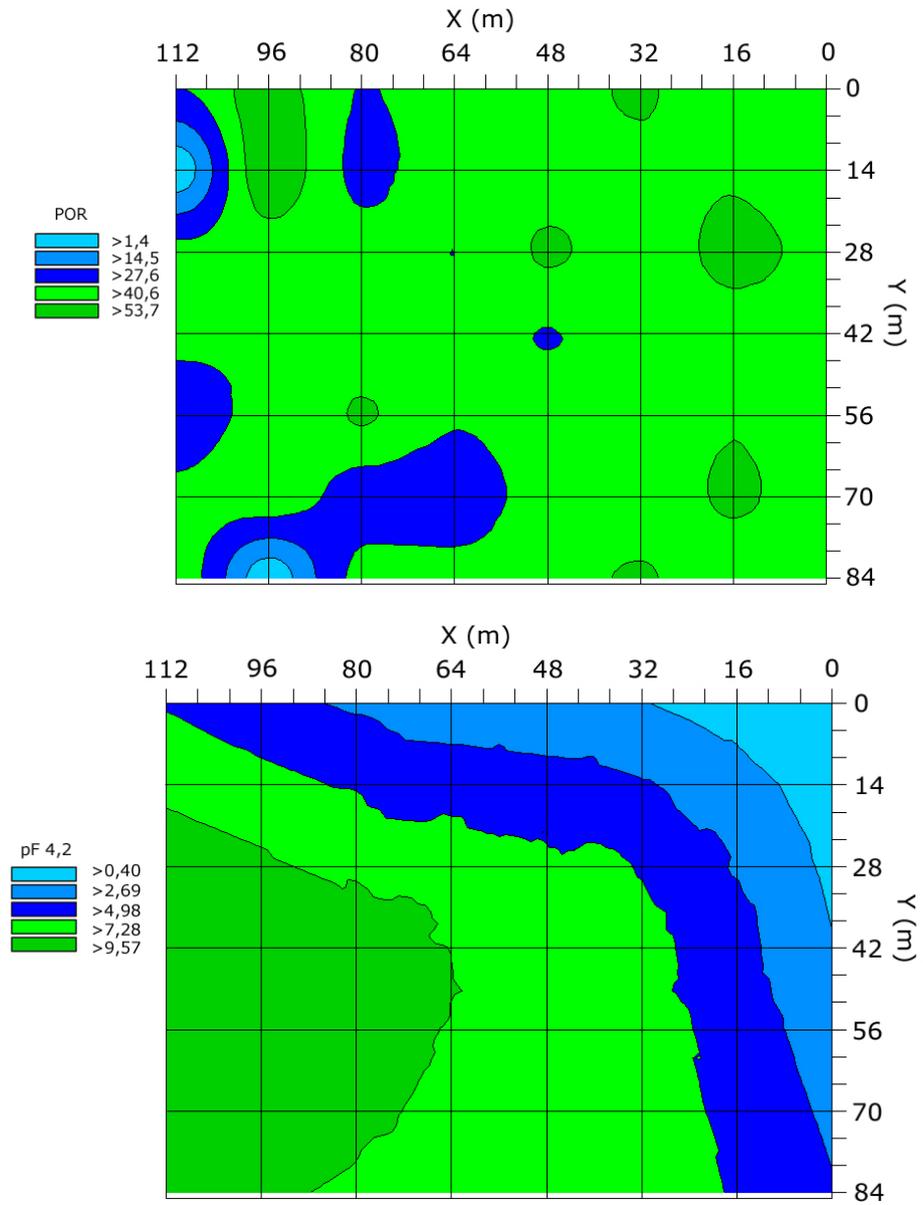


Figura 4.17. Mapas de la distribución espacial de la porosidad (POR) y punto de marchitez (pF 4,2) en la parcela de estudio.

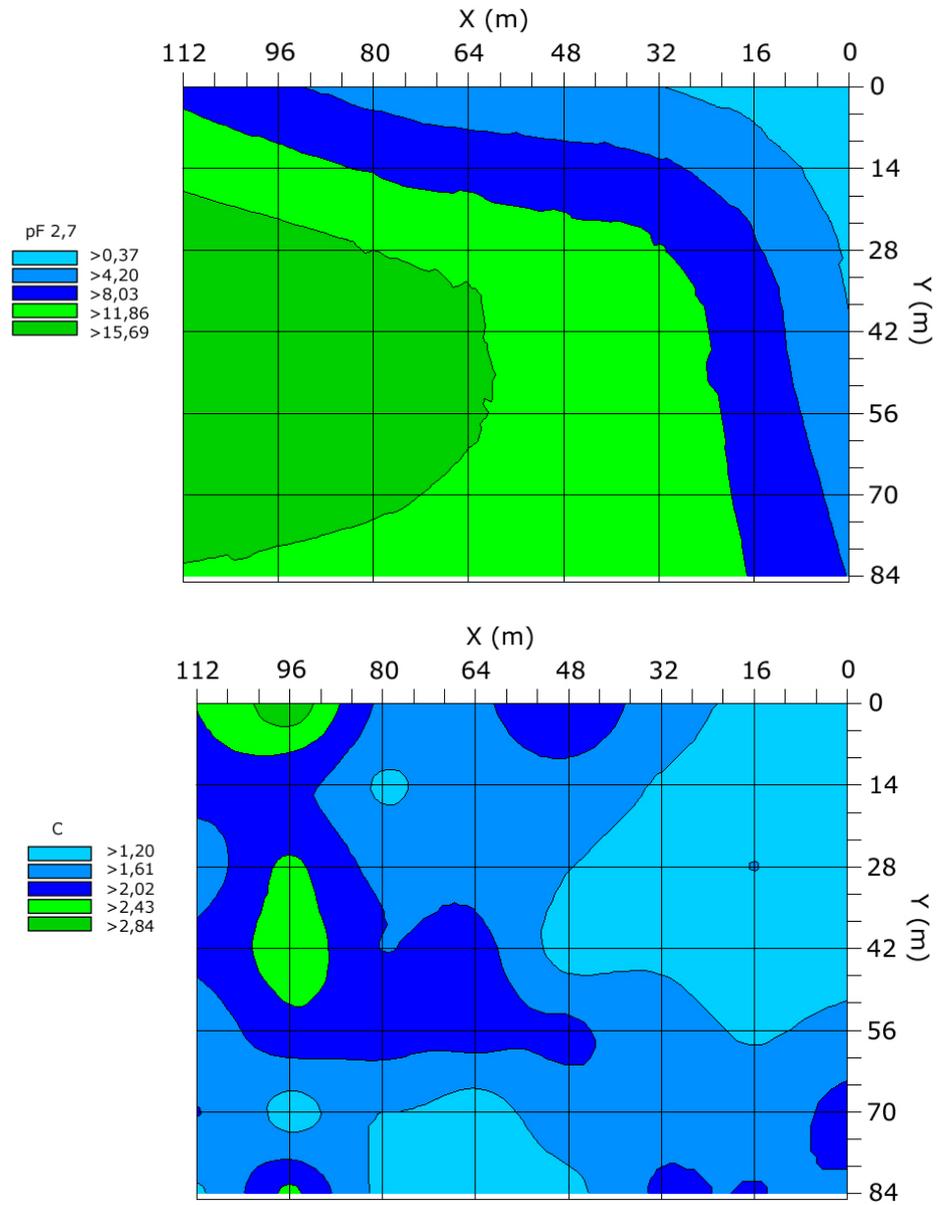


Figura 4.18. Mapas de la distribución espacial de la capacidad de campo (pF 2,7) y el carbono (C) en la parcela de estudio.

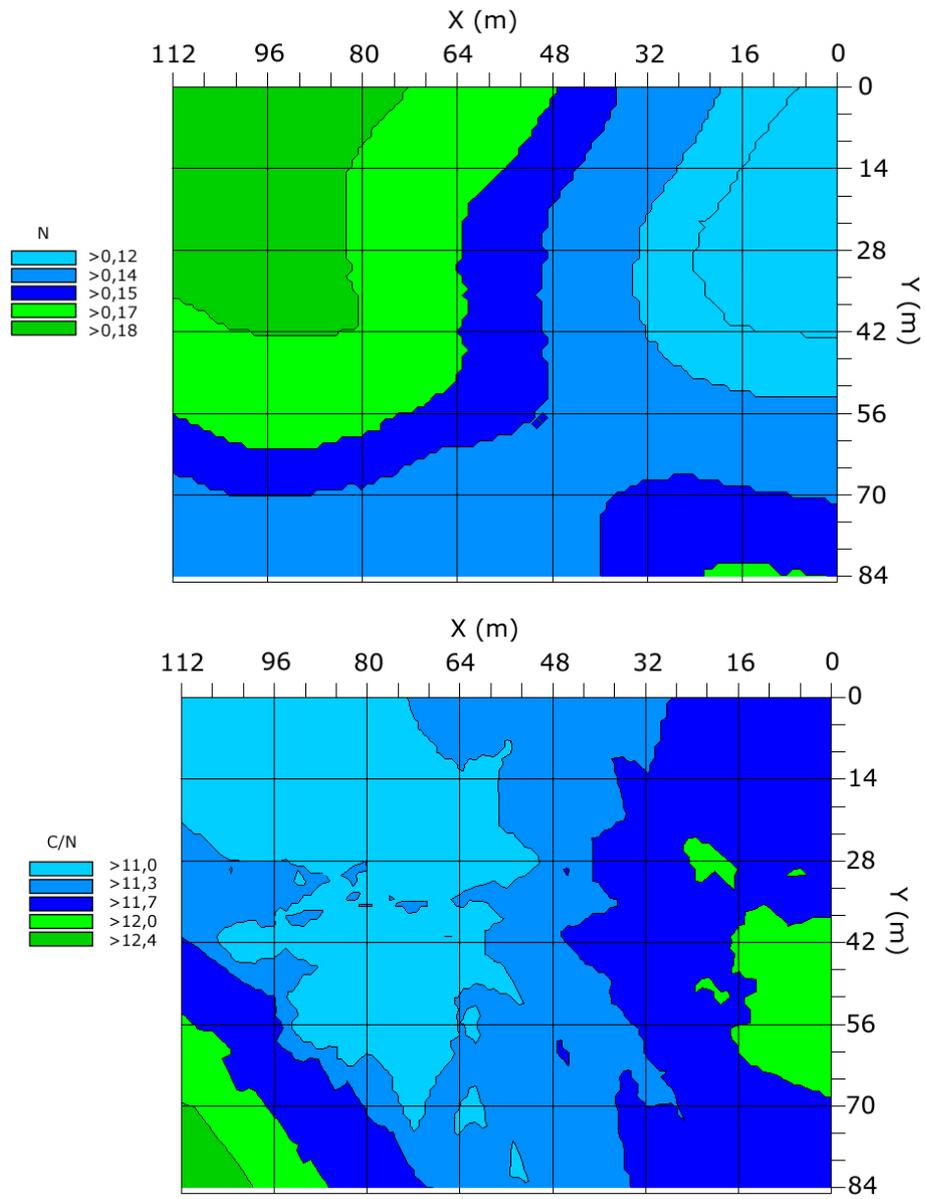


Figura 4.19. Mapas de la distribución espacial del nitrógeno (N) y la relación C/N (C/N) en la parcela de estudio.

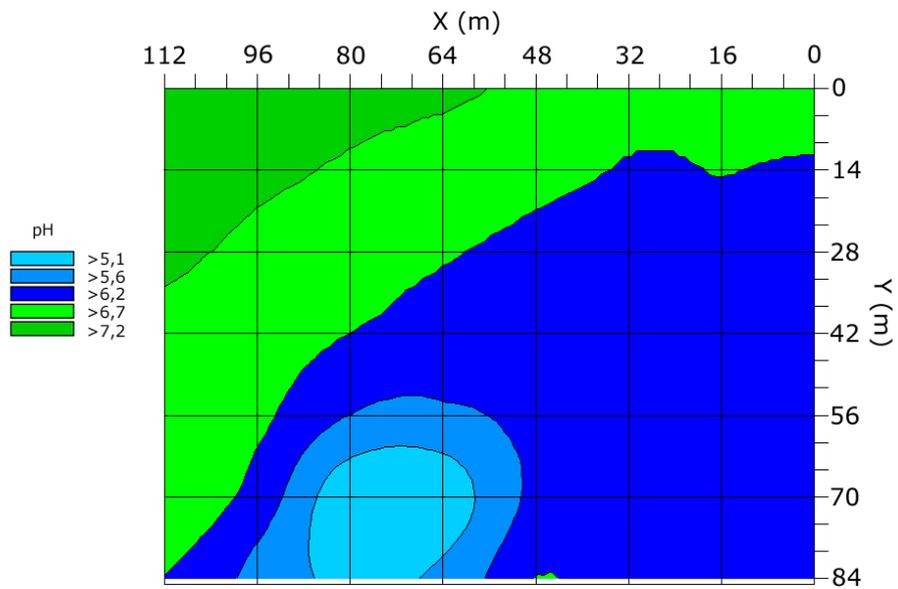


Figura 4.20. Mapa de la distribución espacial del pH (pH) en la parcela de estudio.

Como en el caso de los semivariogramas y por los mismos motivos antes indicados, los porcentajes de humedad y aireación de las diferentes campañas, se han representado por separado (Figuras 4.21 a 4.23).

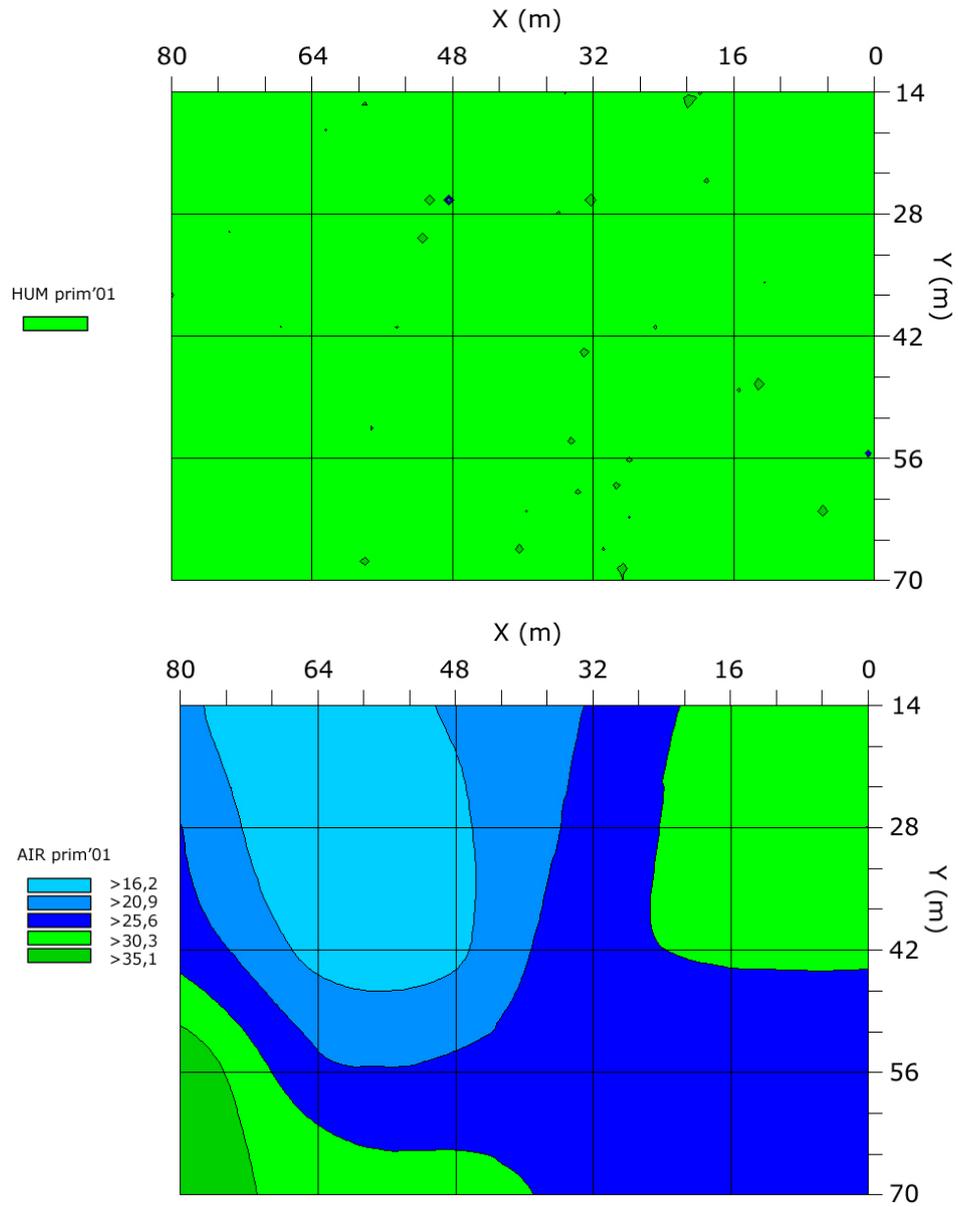


Figura 4.21. Mapas de la distribución espacial de la humedad (HUM) y aireación (AIR) en la primavera de 2001 en la parcela de estudio.

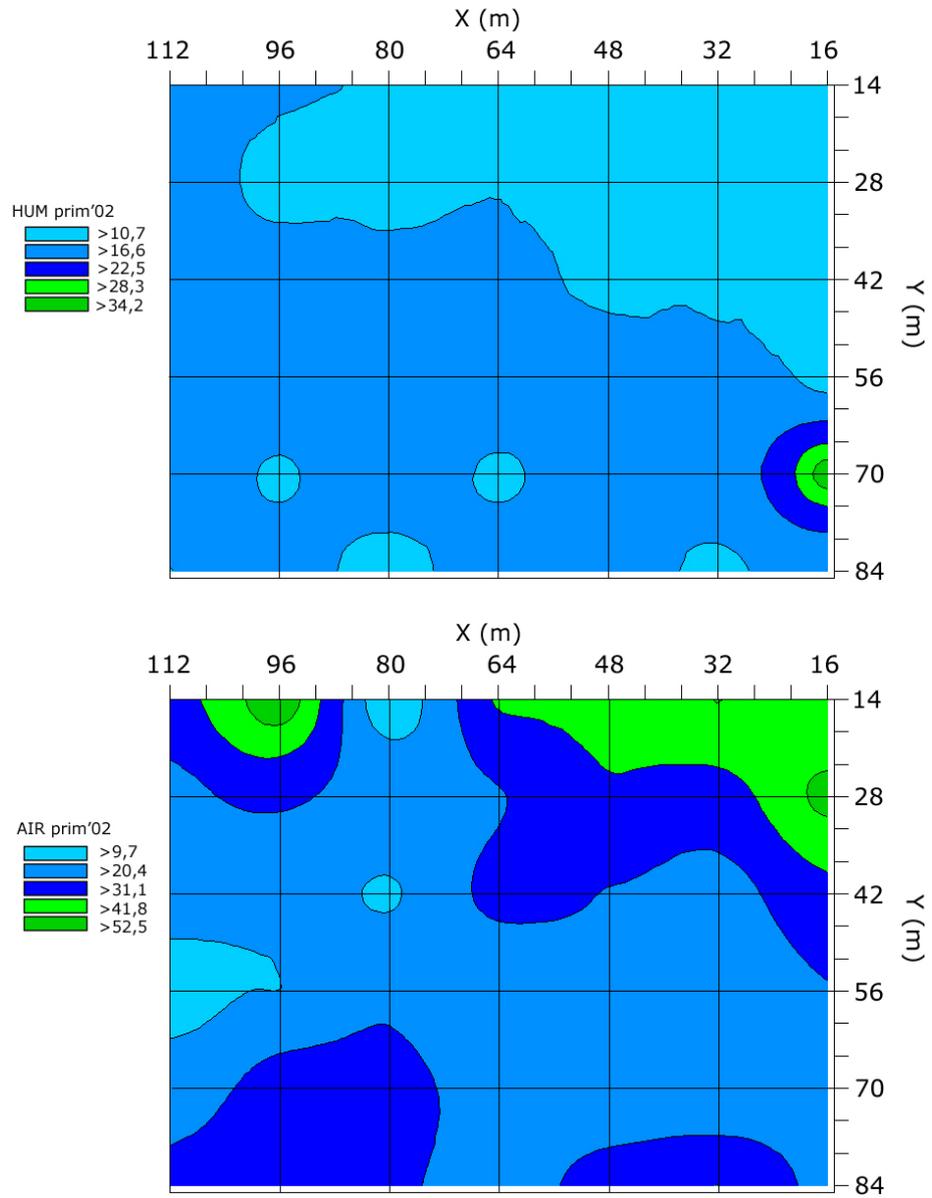


Figura 4.22. Mapas de la distribución espacial de la humedad (HUM) y aireación (AIR) en la primavera de 2002 en la parcela de estudio.

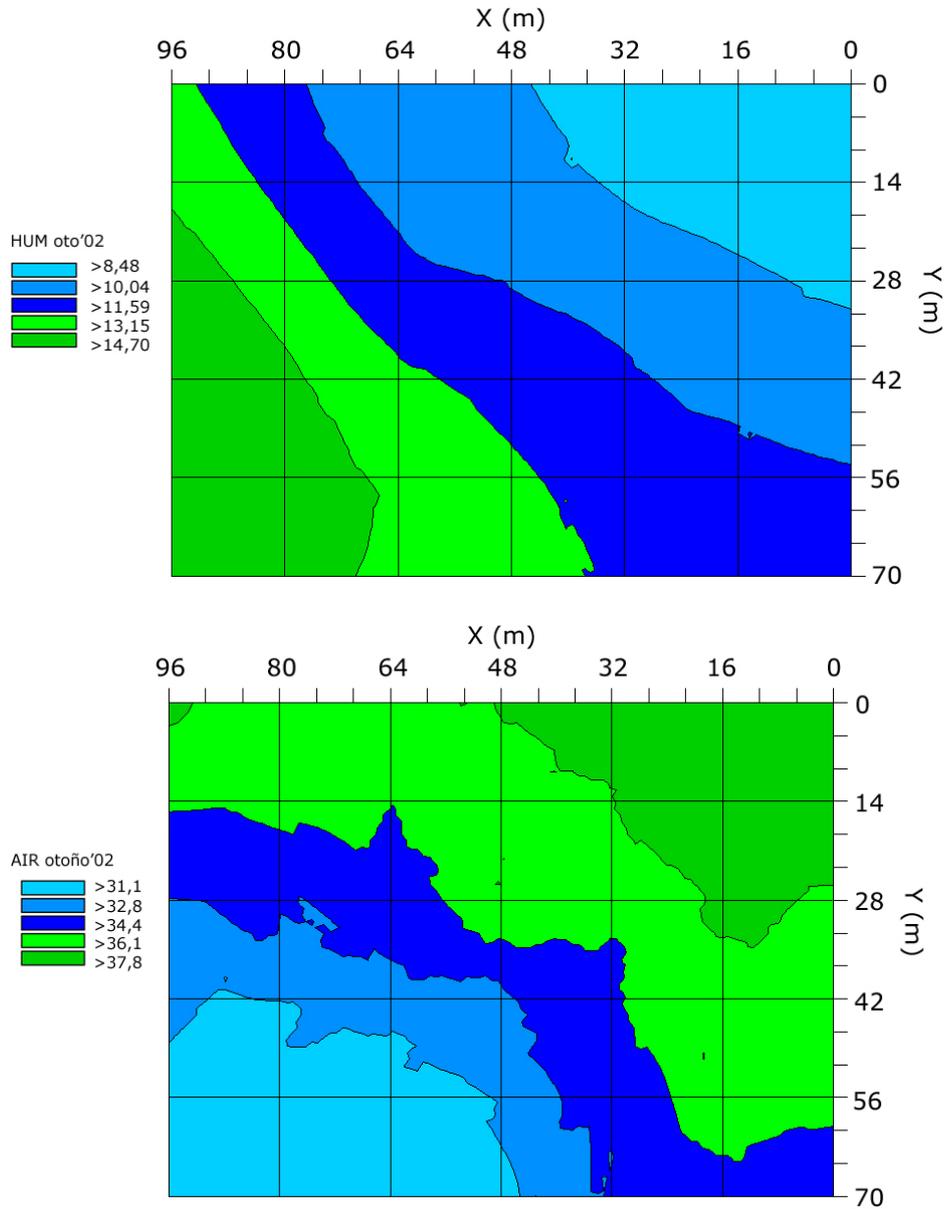


Figura 4.23. Mapas de la distribución espacial de la humedad (HUM) y aireación (AIR) en el otoño de 2002 en la parcela de estudio.

Como se puede apreciar en la Figura 4.21, en el mapa de la humedad, existe un claro efecto nugget, indicativo de la uniformidad de la variable humedad (HUM) en la primavera 2001.

ii) Especies

La población de lombrices de tierra de la parcela de estudio está constituida por 6 especies pertenecientes a tres familias (Hormogastridae, Lumbricidae y Acanthodrilidae); *Hormogaster elisae* Álvarez, 1977, *Allolobophora caliginosa trapezoides* (Dugès, 1828), *A. rosea bimastoides* (Cognetti, 1901), *Octodrilus complanatus* (Dugès, 1828), *Microscolex dubius* (Fletcher, 1887) y *M. phosphoreus* (Dugès, 1837). Se han capturado un total de 925 ejemplares, de los que 592 eran maduros y 333 inmaduros.

H. elisae, *A. caliginosa trapezoides* y *A. rosea bimastoides* son las tres especies más abundantes y dominantes en las tres campañas realizadas (Figura 4.24, Tabla 4.5 y 4.7); mientras que *O. complanatus*, *M. dubius* y *M. phosphoreus*, aparecieron en menos del 5 % de los puntos muestreados en cada campaña y en menos del 10 % de los puntos totales muestreados en las tres campañas.

La abundancia de individuos maduros e inmaduros de las tres especies dominantes, no presentan diferencias significativas en las tres campañas realizadas (Kruskal-Wallis; $p > 0,05$).

En la primavera de 2001 no se capturó ningún ejemplar de *M. dubius*. En la primavera de 2002 se capturaron ejemplares de las 6 especies; mientras que en el otoño de ese mismo año no se capturaron ejemplares del género *Microscolex* (Figura 4.24).

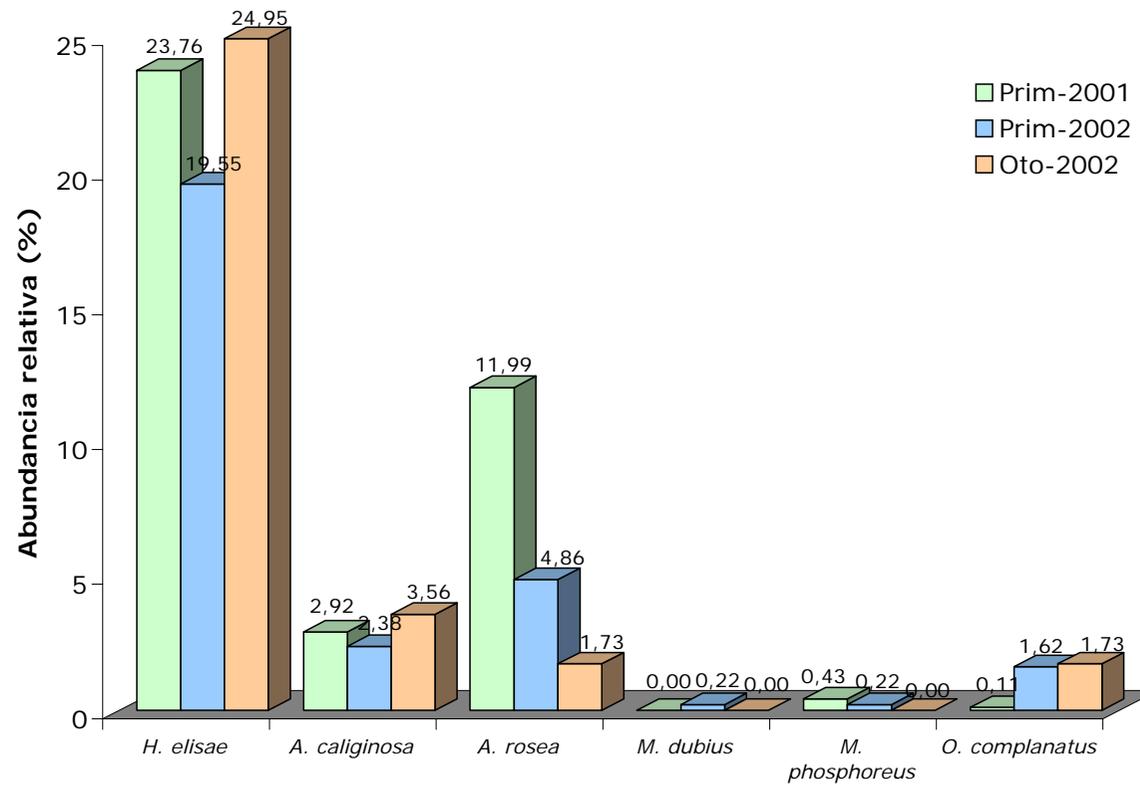


Figura 4.24. Porcentaje de la abundancia de cada especie, en relación al total de individuos capturados en cada una de las tres campañas realizadas. Primavera 2001 (Prim-2001), primavera 2002 (Prim-2002), otoño 2002 (Oto-2002).

Caracterización de las especies de la comunidad

Hormogaster elisae Álvarez, 1977 (HE), es considerada ecológicamente como una lombriz de tierra endogea geófaga y oligohúmica (Díaz Cosín *et al.*, 1996), sin embargo hay que tener en cuenta que esta especie se mueve a lo largo del año por el perfil del suelo atendiendo a los diferentes niveles de humedad (Valle *et al.*, 1999). Se encuentra en las capas más superficiales del suelo durante los periodos de lluvias y en las profundas en las épocas más secas, por lo que es posible que utilice diferentes recursos según la época.

Allolobophora caliginosa trapezoides (Dugés 1828) (AC) (familia Lumbricidae) es un taxón muy complejo desde el punto de vista taxonómico, a la que se han adscrito, como mínimo, cuatro especies nominales cuyas relaciones no están claras (*A. caliginosa*, *A. trapezoides*, *A. tuberculata*, *A. turgida*). Algunos autores prefieren nominarla como *Aporrectodea trapezoides* o *Aporrectodea caliginosa trapezoides*, pero otros siguen utilizando la combinación *Allolobophora caliginosa trapezoides*. Hasta que no exista un amplio consenso sobre el tema se ha preferido seguir considerando a este taxón como una especie o subespecie de *Allolobophora*, tal y como hace Briones (1996) en su revisión de este grupo de especies.

Ecológicamente es también muy variable, de forma que algunas poblaciones presentan características intermedias entre endogeas y anécicas, y otras son verdaderas endogeas, pero la subespecie más común

en las zonas mediterráneas, *A. c. trapezoides*, generalmente se comporta como anécica (Briones, 1996). En El Molar esta especie aparece en capas más profundas que *A. rosea*, por lo que se podría decir que esta "estirpe" de *A. caliginosa*, se comporta en esta zona más como una endogea, aunque por su morfología está claro que se puede asignarse de *A. c. trapezoides*.

Allolobophora rosea bimastoides (Cogneti 1901) (AR) (familia Lumbricidae) es una subespecie endogea geófaga, que se suele considerar epiendogea o endogea polihúmica (Garvín, 2000). Al igual que sucede con la especie anterior algunos autores la nominan como *Aporrectodea rosea*.

Octodrilus complanatus (Dugès, 1828) (OC) (familia Lumbricidae) es la única especie de las encontradas que pertenece a la categoría ecológica de las anécicas (Bouché, 1972). Es típica de suelos mediterráneos profundos y con cierta humedad.

Microscolex dubius (Fletcher 1887) (MD) y *Microscolex phosphoreus* (Dugès 1837) (MP) (familia Acanthodrilidae) en la Península Ibérica se comportan como especies típicas de suelos pobres y áridos y se engloban dentro de la categoría ecológica de las endogeas superficiales o epiendogeas (Bouché, 1972).

H. elisae es la especie dominante en las tres campañas de muestreo, seguida por *A. rosea* y *A. caliginosa*. Aunque esta última presenta mayor índice de abundancia-dominancia en relación al peso que *A. rosea* en los

muestras del 2002, no es así en el del 2001 donde este índice es mayor para *A. rosea*. Estas tres especies representan más del 90 % del porcentaje de dominancia combinada de la zona, lo que indica su gran importancia y la escasa relevancia de las otras tres especies (*O. complanatus*, *M. dubius* y *M. phosphoreus*) (Tabla 4.5).

	PRIMAVERA 2001				PRIMAVERA 2002				OTOÑO 2002				TOTAL MUESTREOS			
	PP	PI	PPE	PDC	PP	PI	PPE	PDC	PP	PI	PPE	PDC	PP	PI	PPE	PDC
<i>H. elisae</i>	78,57	60,61	89,97	66,13	54,76	67,79	91,12	72,14	61,90	78,04	90,38	76,30	63,39	68,25	90,42	70,95
<i>A. rosea</i>	50,00	30,58	5,36	22,13	23,81	16,85	1,98	14,61	14,29	5,41	0,96	6,77	26,79	18,57	2,92	14,80
<i>A. caliginosa</i>	28,57	7,44	3,85	9,56	9,52	8,24	3,50	7,25	21,43	11,15	3,50	11,86	18,75	8,86	3,64	9,51
<i>O. complanatus</i>	3,57	0,28	0,79	1,08	2,38	5,62	3,31	3,81	4,76	5,41	5,15	5,07	5,36	3,46	3,00	3,68
<i>M. phosphoreus</i>	3,57	1,10	0,02	1,10	2,38	0,75	0,09	1,09	0,00	0,00	0,00	0,00	1,79	0,65	0,01	0,73
<i>M. dubius</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	2,38	0,75	0,01	1,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,89	0,22	0,02	0,33

Tabla 4.5. Índices de presencia (PP); de abundancia-dominancia relativo al número de individuos (PI) y al peso (PPE); índice de dominancia combinada (PDC). Valores correspondientes a cada una de las campañas y al total.

Se han encontrado diferencias significativas (Wilcoxon: $p < 0,01$) entre el número de individuos maduros y de inmaduros de *H. elisae* en las tres campañas. En el caso de las dos especies de *Allolobophora*, el número de inmaduros es mayor en la campaña de otoño, aunque sólo se han detectado diferencias significativas para *A. rosea* (Tabla 4.6).

	Primavera '01	Primavera '02	Otoño '02	Total
HE-M	10,79±2,33a	6,19±1,70a	8,14±1,79a	8,07±1,09a
HE-I	4,93±0,81b	2,43±0,58b	2,86±0,56b	3,21±0,37b
AC-M	1,36±0,66a	0,62±0,41a	0,48±0,21a	0,75±0,24a
AC-I	0,57±0,32a	0,43±0,27a	1,09±0,76a	0,71±0,31a
AR-M	4,14±1,35a	1,14±0,48a	0,19±0,13a	1,54±0,41a
AR-I	3,79±1,55a	1,00±0,68a	0,57±0,27b	1,54±0,48a

Tabla 4.6. Densidad media (ind/m²) y error estándar de individuos maduros (M) e inmaduros (I) de las tres especies más frecuentes *H. elisae* (HE), *A. caliginosa* (AC) y *A. rosea* (AR) en las diferentes campañas. Letras diferentes en una misma columna y para cada especie, indican diferencias significativas (Wilcoxon; $p < 0,05$).

Se han encontrado diferencias significativas (Kruskal-Wallis: $H(2, N=112) = 6,52$; $p < 0,05$) en el número de individuos de *H. elisae* por metro cuadrado, entre las campañas de primavera 2001 y 2002.

También se han detectado diferencias en la abundancia de *A. rosea* por metro cuadrado (Kruskal-Wallis: $H(2, N=112) = 12,75$; $p < 0,01$) entre las tres campañas (Tabla 4.7). Para las demás especies no se han detectado diferencias en su abundancia.

Si se compara la densidad entre las especies en cada campaña, se observan diferencias significativas entre *H. elisae* y el resto de especies en las tres campañas. Entre *A. caliginosa* y *A. rosea* sólo se han detectado diferencias en la campaña de primavera 2001, en el que *A. rosea* presenta una densidad mucho mayor que la encontrada en las campañas del año 2002 (Tabla 4.7).

Especies	PRIMAVERA 01			PRIMAVERA 02			OTOÑO 02			Media	Índices de dispersión	
	d (Ind/m ²)	N	B (%)	d (Ind/m ²)	N	B (%)	d (Ind/m ²)	N	B (%)	d (Ind/m ²)	Iδ	b
<i>H. elisae</i>	a15,71± 14,50a	220	89,97	a8,62±13,99b	181	91,12	a11,00±14,34a	231	90,38	11,28±14,39	2,44	2,14
<i>A. rosea</i>	b7,93±13,95a	111	5,36	b2,14±6,89b	45	1,98	b0,76±2,61c	16	0,96	3,07±8,70	8,35	1,05
<i>A. caliginosa</i>	c1,93±5,03a	27	3,85	bc1,05±4,03a	22	3,50	b1,57±5,98a	33	3,50	1,46±5,05	11,57	1,23
<i>O. complanatus</i>	d0,07±0,38a	1	0,79	c0,71±4,63a	15	3,31	b0,76±3,24a	16	5,15	0,57±3,45	ND	ND
<i>M. phosphoreus</i>	d0,29±1,51a	4	0,02	c0,10±0,62a	2	0,01	c0a	0	0,00	0,11±0,84	ND	ND
<i>M. dubius</i>	d0a	0	0,00	c0,10±0,62a	2	0,09	c0a	0	0,00	0,04±0,38	ND	ND

Tabla 4.7. Especies de El Molar, densidad (d: individuos por metro cuadrado) y desviación estándar, número de individuos recolectados (N), porcentaje de biomasa total (B) en cada campaña. Índice de Morisita (Iδ) y coeficiente *b* de Taylor. Letras de la derecha diferentes en una misma fila, suponen diferencias significativas entre muestreos ($p < 0,05$). Las letras de la izquierda en una misma columna suponen diferencias significativas entre especies ($p < 0,05$) ND: no determinado.

Tanto el coeficiente b de Taylor (Figura 4.24, 4.26 y 4.27) como el índice de dispersión de Morisita ($I\delta$) muestran un patrón de distribución agregado (Tabla 4.7) para las especies dominantes. Se ha realizado un análisis de χ^2 con el que se ha podido comprobar que el índice de Morisita ($I\delta$) de cada una de las especies, es significativamente diferente de 1.

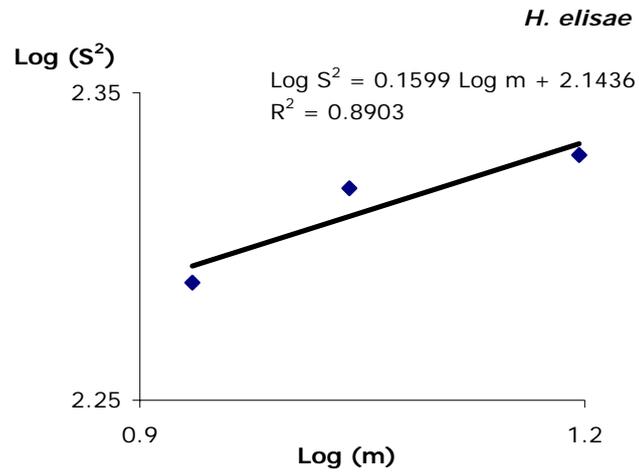


Figura 4.25. Relación entre la media (m) y la varianza (S^2) de *H. elisae*.

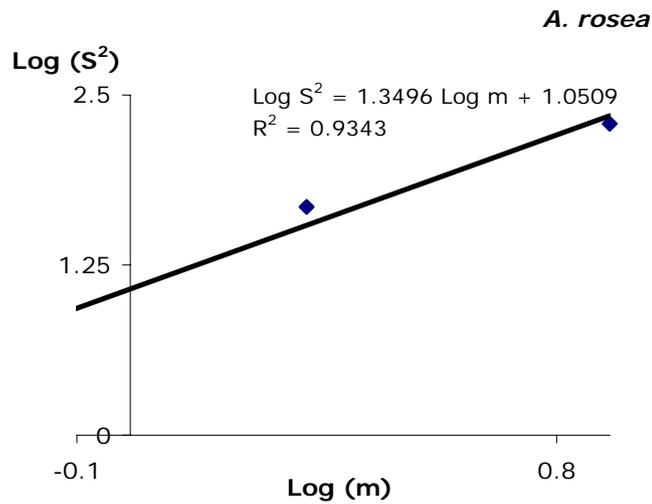


Figura 4.26. Relación entre la media (m) y la varianza (S^2) de *A. rosea*.

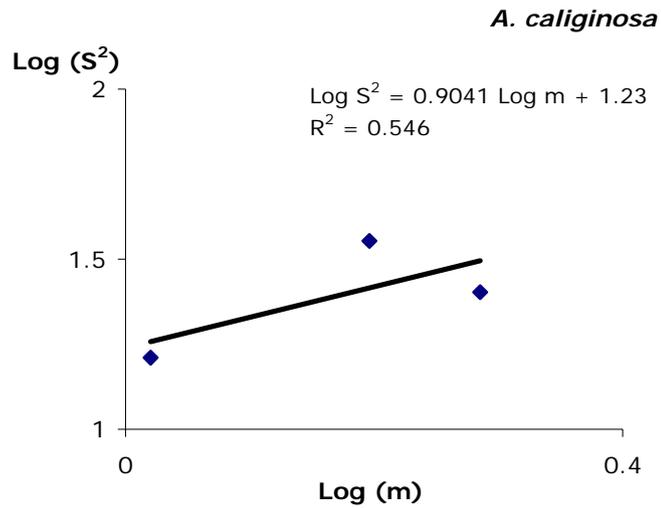


Figura 4.27. Relación entre la media (m) y la varianza (S^2) de *A. caliginosa*.

El índice de concurrencia observado, calculado para el conjunto de los datos de los tres muestreos, ($C\text{-Score}=189,07$) fue significativamente mayor ($p<0,01$) que el índice medio simulado ($C\text{-Score}=156,47$; $\text{varianza}=21,18$), obtenido mediante la aleatorización de los datos originales; lo que es indicativo de que la segregación de las especies no se debe al azar, sino a alguna otra causa, que a modo de hipótesis, podría estar relacionada con los fenómenos de competencia entre especies, con la variación de los factores del suelo o por una mezcla de ambos.

(1) Distribución horizontal de las lombrices de tierra

(a) Mapas de densidad

La Figura 4.28 muestra gráficamente la dominancia de cada especie en la zona muestreada. Cada cuadro representa una cuadrícula de 16 x 14 m.

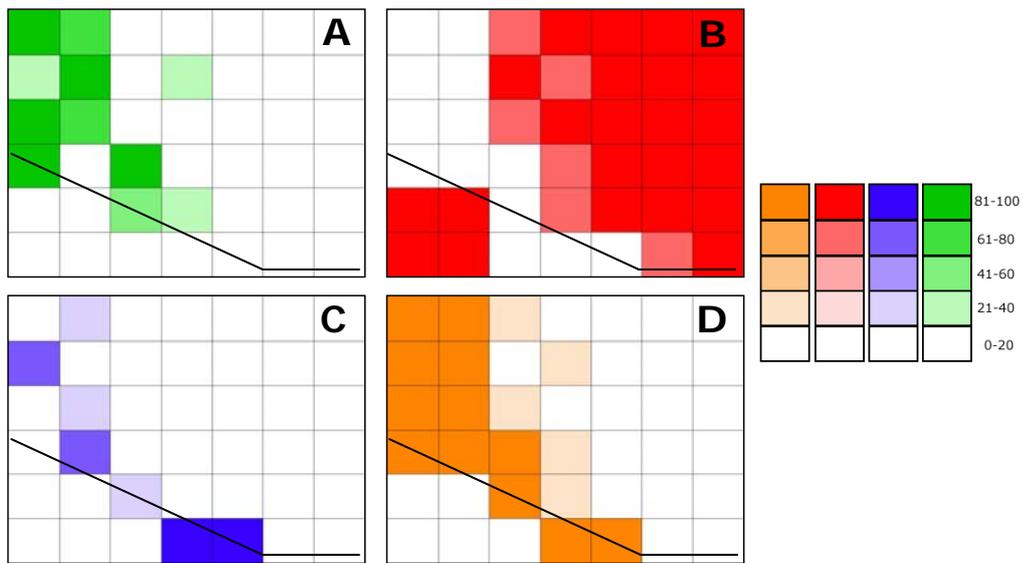


Figura 4.28. Representación del porcentaje de dominancia combinada (PDC) para *A. rosea* (A), *H. elisae* (B), *A. caliginosa* (C) y para *Allolobophora* en conjunto (D).

H. elisae es la especie dominante en la zona derecha de la parcela, así como en el tramo muestreado al otro lado del arroyo. *A. rosea* domina fundamentalmente en la zona superior izquierda de la parcela, decreciendo hasta llegar al arroyo, donde domina *A. caliginosa*. En conjunto, el género

Allolobophora domina en toda la zona izquierda de la parcela y en la zona del arroyo, siendo *H. elisae* la dominante en la derecha y pasado el arroyo.

En las Figuras 4.29; 4.30; 4.31 se muestra la densidad (individuos/m²) de *Hormogaster elisae*, *Allolobophora caliginosa* y *Allolobophora rosea*, en cada muestreo.

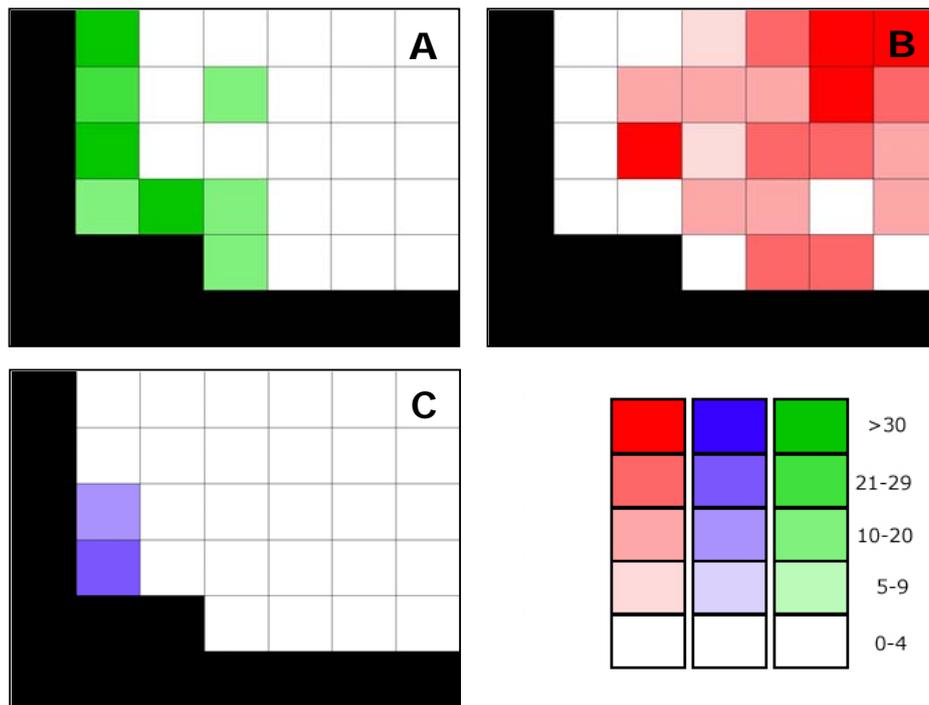


Figura 4.29. Densidad de *A. rosea* (A), *H. elisae* (B) y *A. caliginosa* (C) en El Molar en la campaña de primavera 2001. La leyenda indica el número de individuos por metro cuadrado de cada especie en cada punto. Las zonas marcadas en negro son puntos no muestreados en esta campaña.

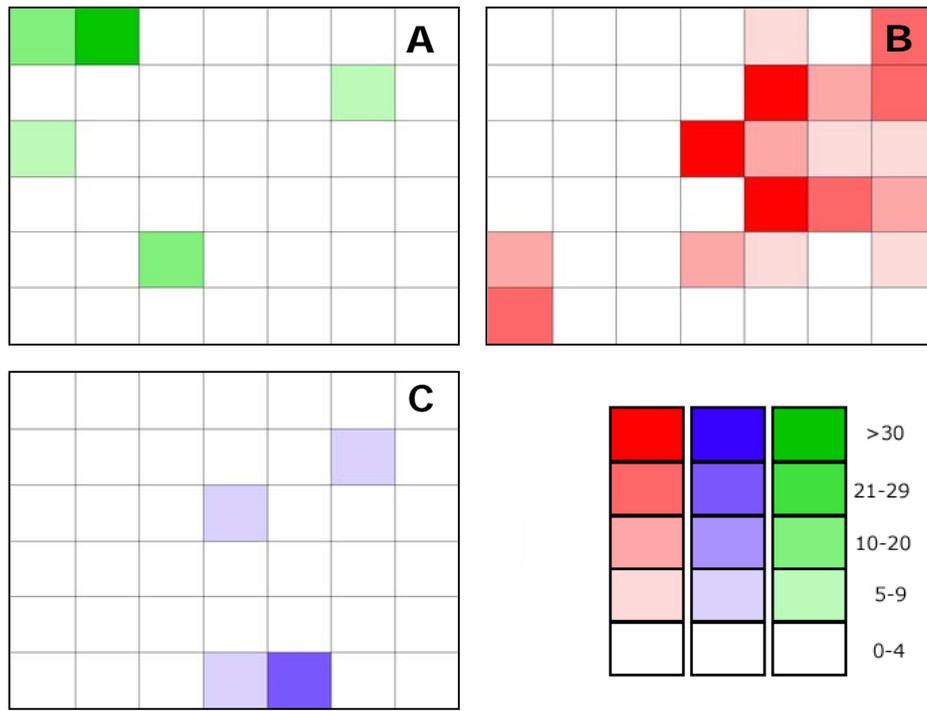


Figura 4.30. Densidad de *A. rosea* (A), *H. elisae* (B) y *A. caliginosa* (C) en El Molar en la campaña de primavera 2002.

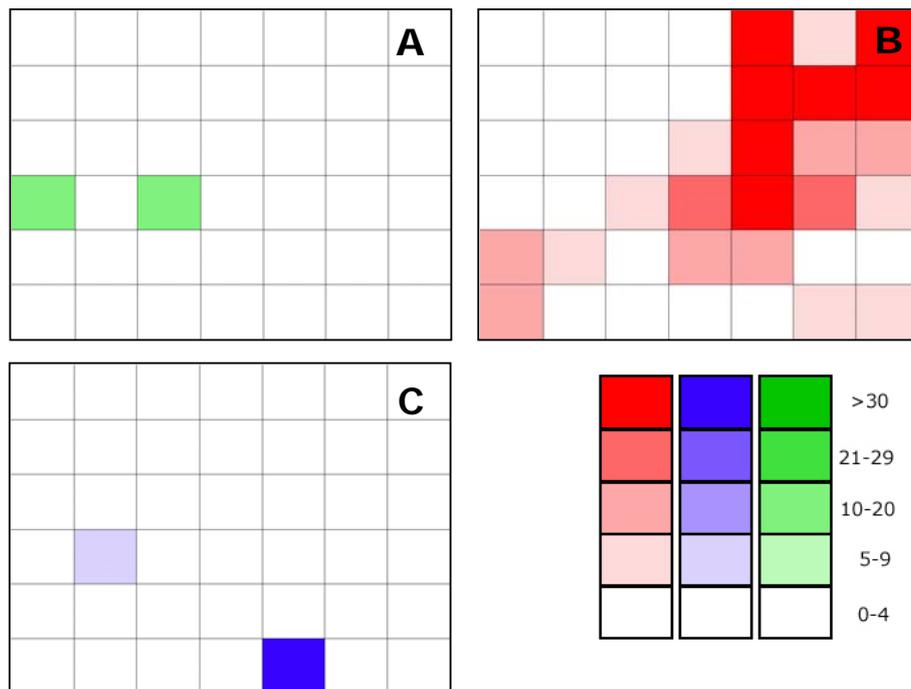


Figura 4.31. Densidad de *A. rosea* (A), *H. elisae* (B) y *A. caliginosa* (C) en El Molar en la campaña de otoño 2002.

Como se puede apreciar en los mapas (Figuras 4.29, 4.30, 4.31), la especie que ha presentado mayores densidades en las tres campañas de muestro es *H. elisae*.

(b) Variogramas y mapas de distribución espacial

En las Figuras 4.32, 4.33 y 4.34 se representan los variogramas obtenidos para las tres especies dominantes en la parcela de El Molar, y en cada una de las campañas de muestreo.

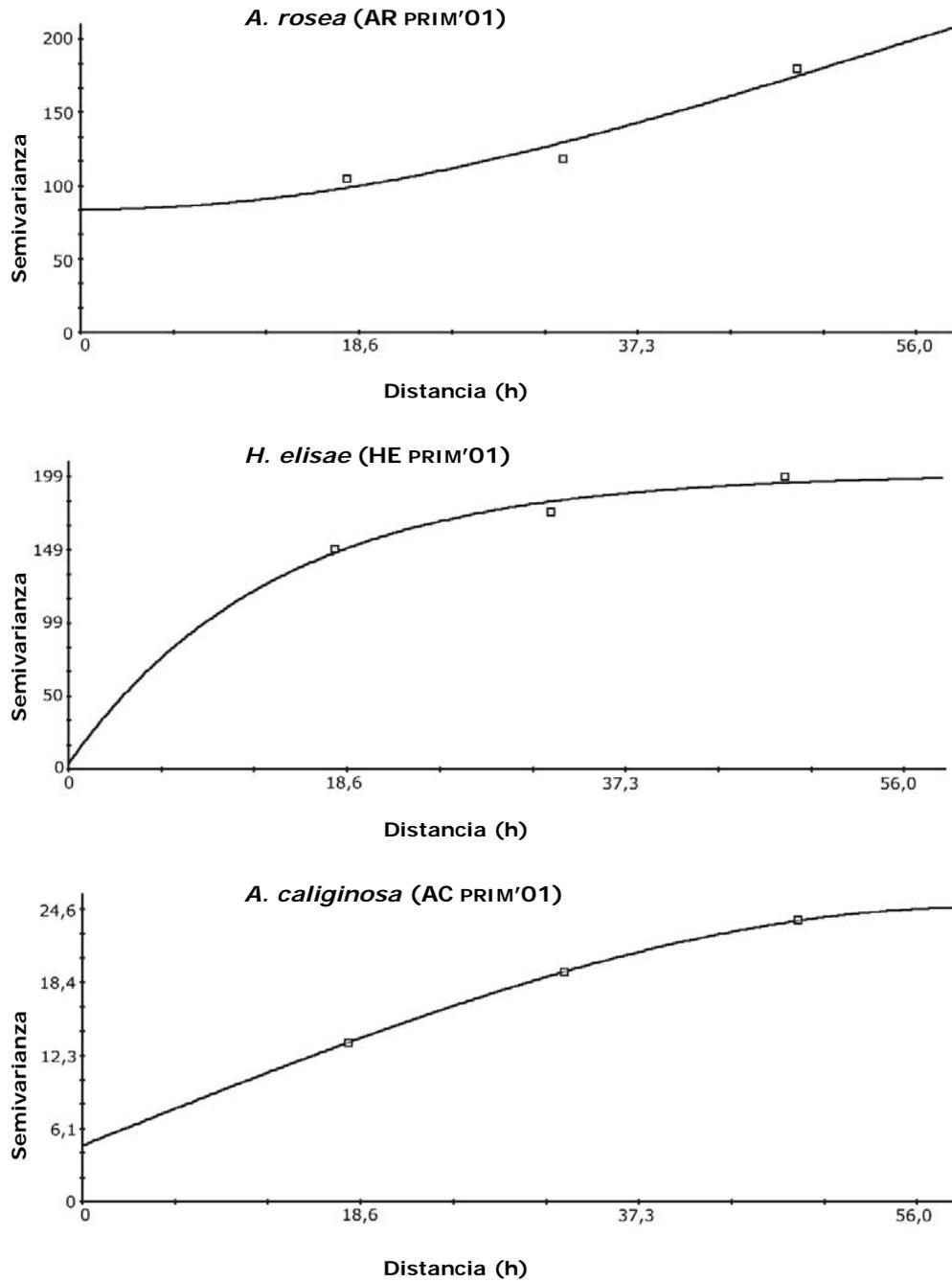


Figura 4.32. Variogramas obtenidos para *A. rosea* (AR), *H. elisae* (HE) y *A. caliginosa* (AC) en El Molar en la campaña de primavera 2001.

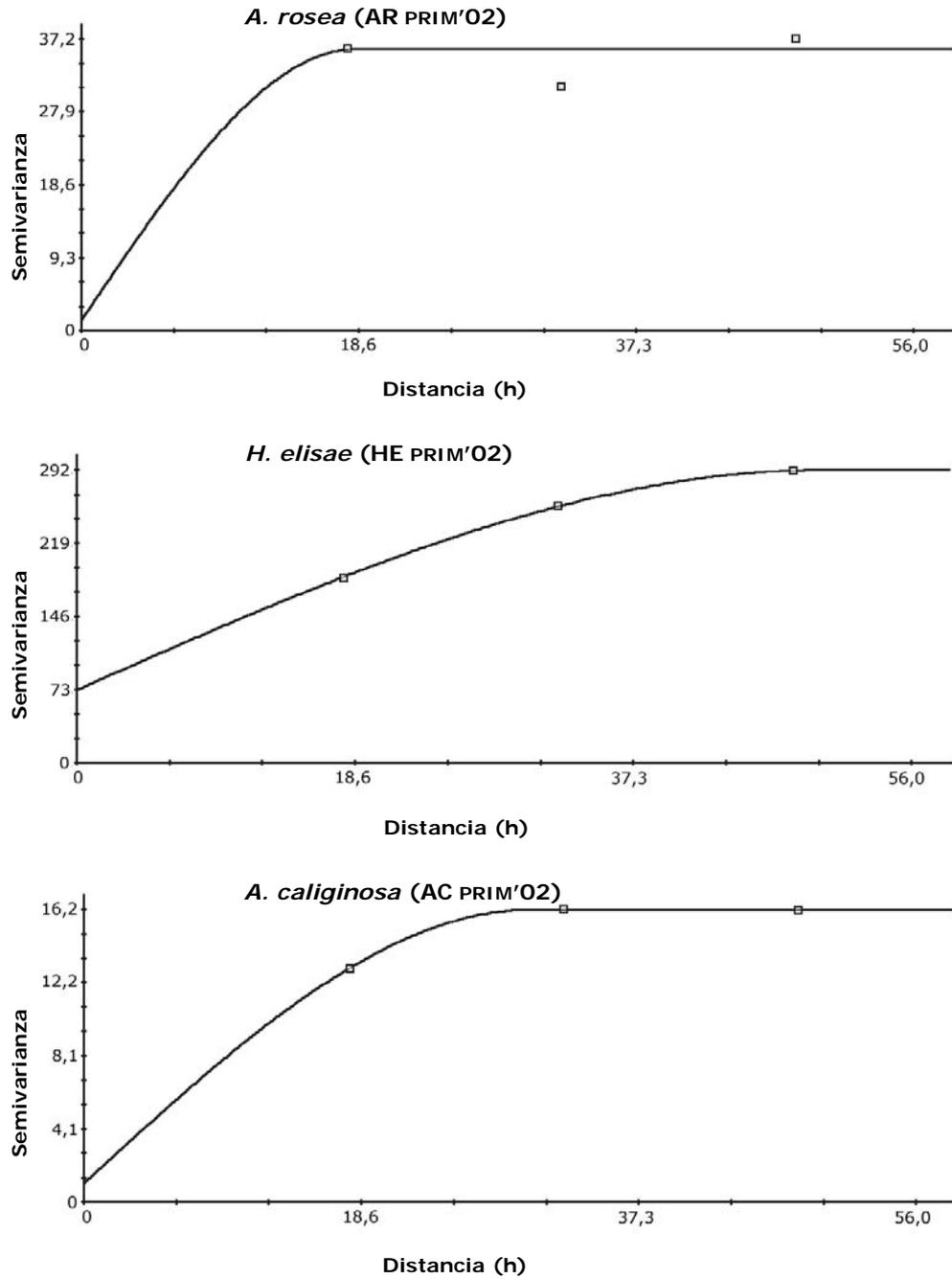


Figura 4.33. Variogramas obtenidos para *A. rosea* (AR), *H. elisae* (HE) y *A. caliginosa* (AC) en El Molar en la campaña de primavera 2002.

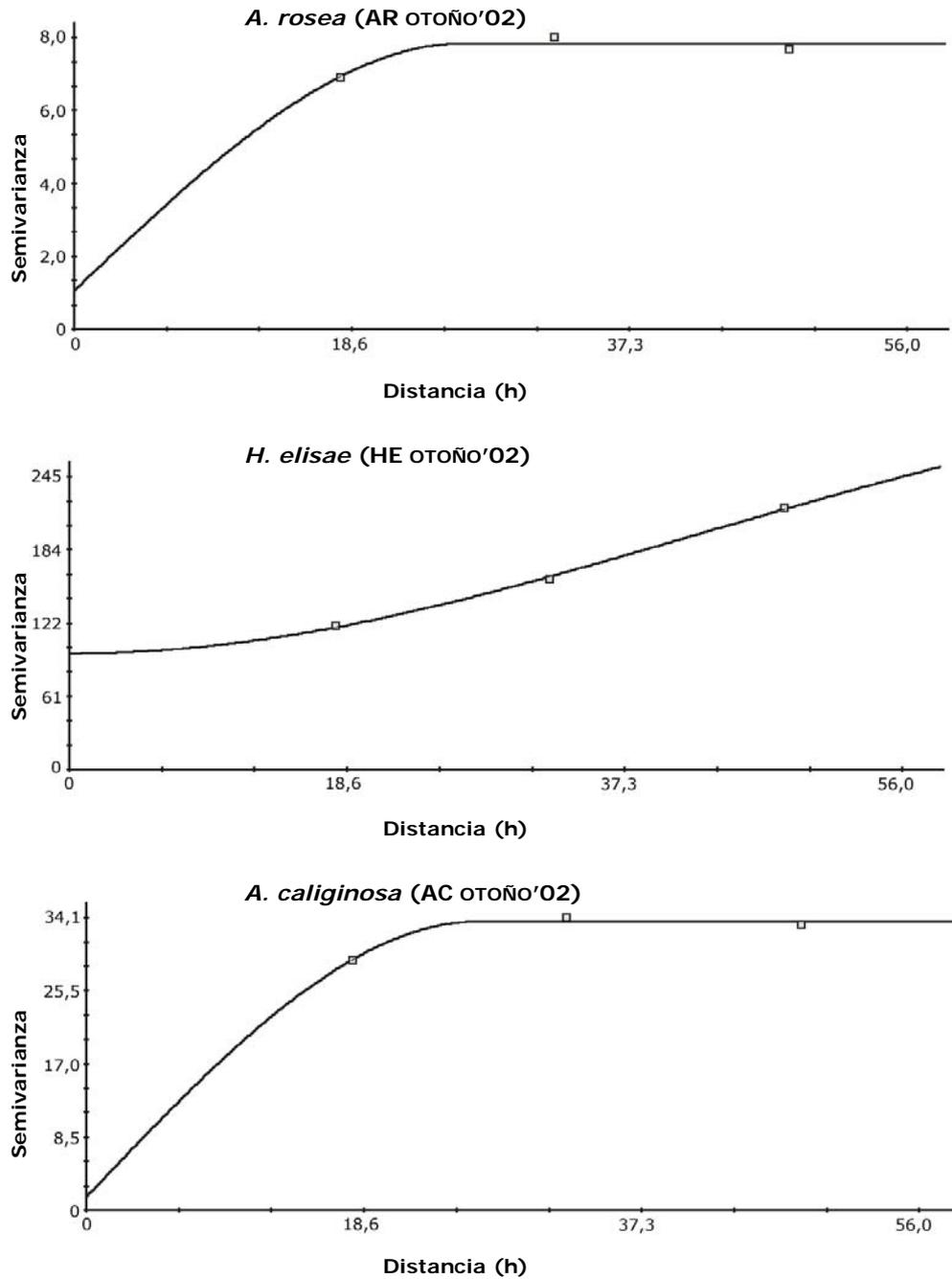


Figura 4.34. Variogramas obtenidos para *A. rosea* (AR), *H. elisae* (HE) y *A. caliginosa* (AC) en El Molar en la campaña de otoño 2002.

En la Tabla 4.8 se muestran los diferentes parámetros de los modelos a los que se ajustan los variogramas obtenidos para las tres especies dominantes en la parcela de estudio, y en las tres campañas de muestreo.

Campaña	Especie	Modelo	Co	Co+C	A	r2	DPE
Primavera'01	AR	Gausiano	83,7	368,3	134,1	0,941	77,3
	HE	Exponencial	3,8	200,6	41,1	0,942	98,1
	AC	Esférico	4,69	24,72	60,0	1,000	81,0
Primavera'02	AR	Esférico	1,30	35,86	18,45	0,105	96,4
	HE	Esférico	72,2	291,7	50,0	1,000	75,2
	AC	Esférico	1,02	16,19	30,1	1,000	93,7
Otoño'02	AR	Esférico	1,06	7,89	26,2	0,918	86,6
	HE	Gausiano	97,0	348,3	102,88	0,999	72,2
	AC	Esférico	1,50	33,61	26,4	0,974	95,5

Tabla 4.8. Parámetros de los modelos a los que se ajustan los diferentes variogramas. Nugget (Co), Sill (Co+C), Rango (A), DPE (dependencia espacial (%) = $[C/(Co+C)]$). *A. rosea* (AR), *H. elisae* (HE) y *A. caliginosa* (AC)

Los parámetros espaciales muestran la existencia de un modelo espacial, mayoritariamente esférico, en todas las especies, aunque en *A. rosea* durante la campaña de primavera 2002, no se ajusta bien.

El hecho de que no se haya detectado un patrón espacial claro, puede deberse a que la estructura espacial esté definida a una escala menor que el intervalo de muestreo (Jiménez, 1999).

En las gráficas 4.35 a 4.40 se representan los mapas de distribución para cada una de las especies en las tres campañas de muestreo.

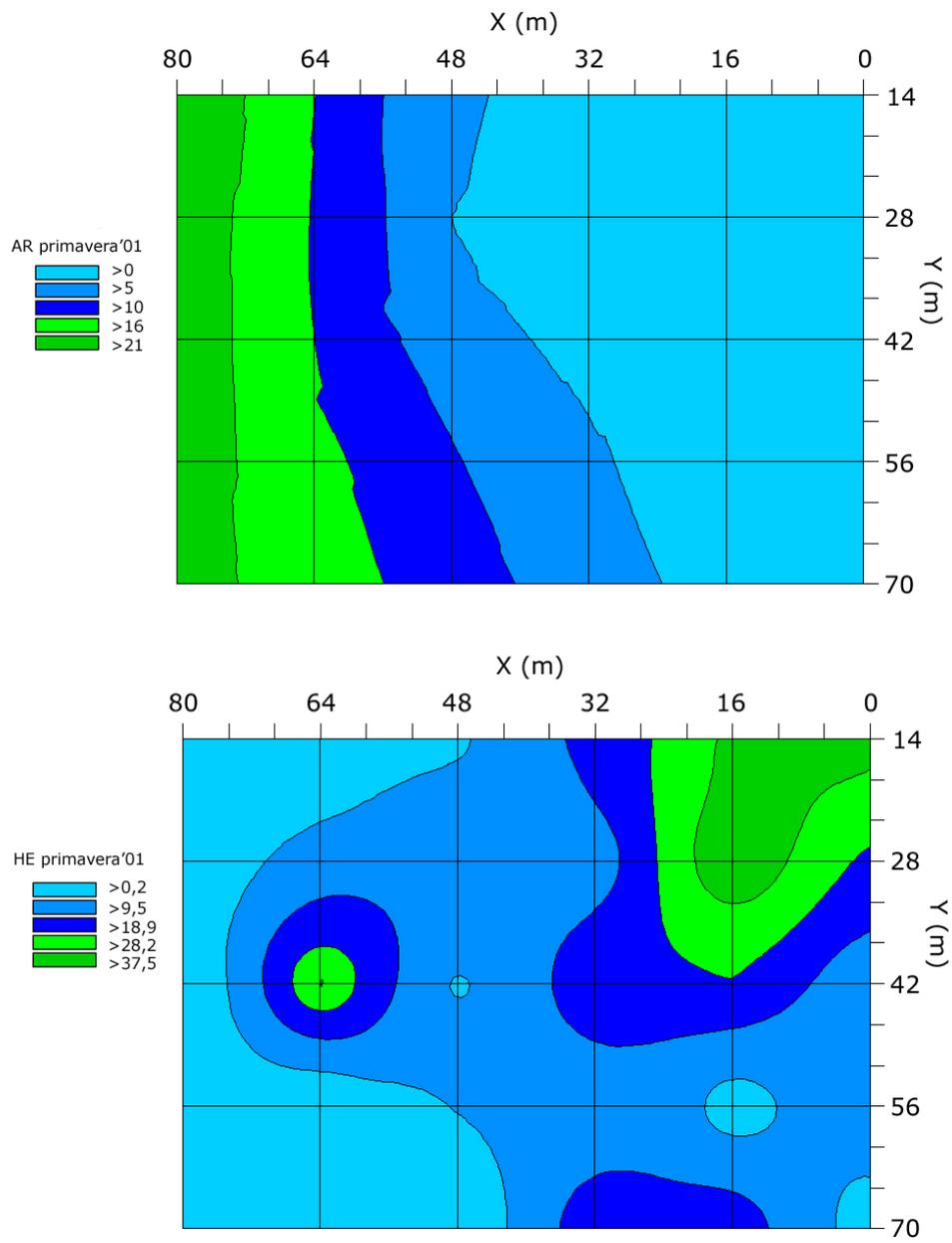


Figura 4.35. Mapas de distribución obtenidos para *A. rosea* (AR), *H. elisae* (HE) en El Molar en la campaña de primavera 2001.

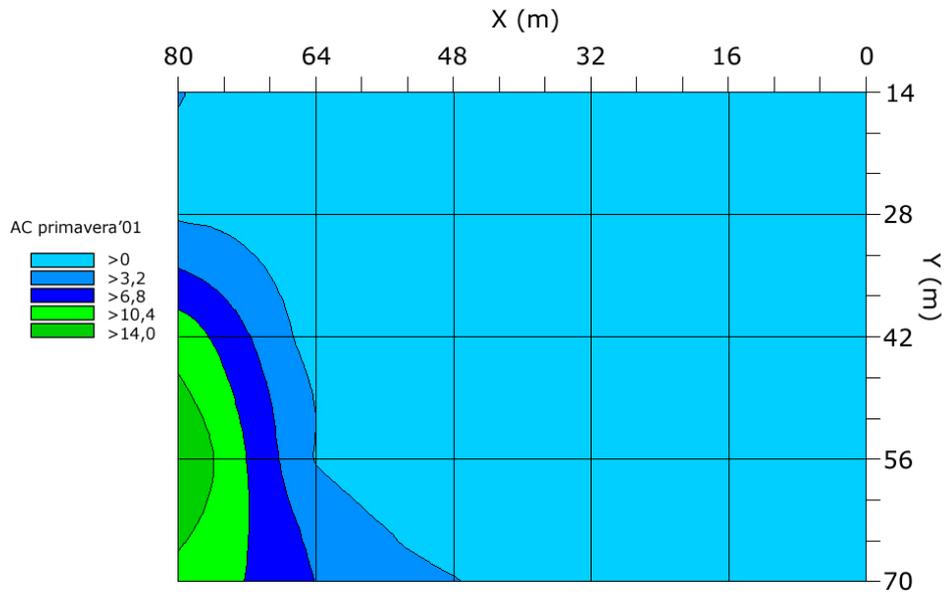


Figura 4.36. Mapa de distribución obtenido para *A. caliginosa* (AC) en El Molar en la campaña de primavera 2001.

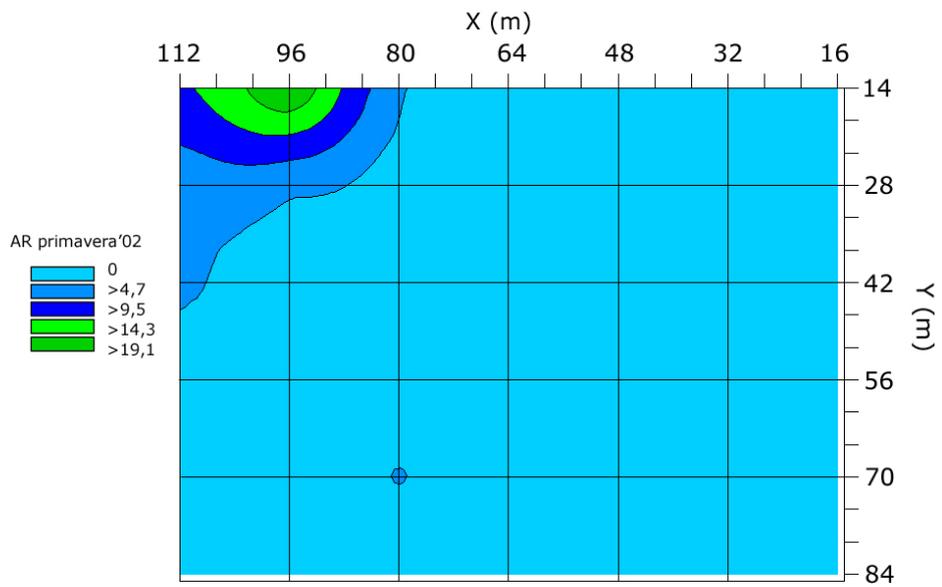


Figura 4.37. Mapa de distribución obtenido para *A. rosea* (AR) en El Molar en la campaña de primavera 2002.

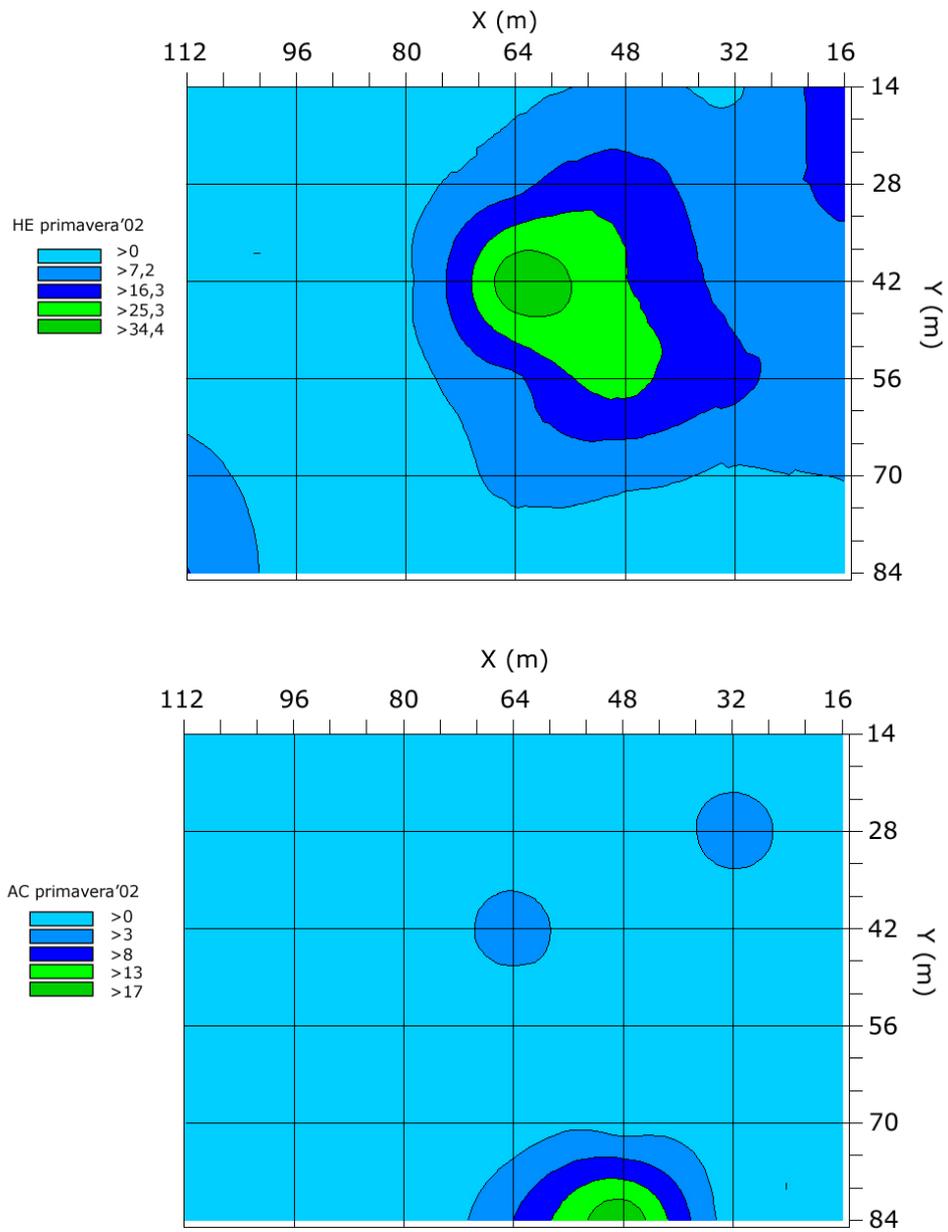


Figura 4.38. Mapas de distribución obtenidos para *H. elisae* (HE) y *A. caliginosa* (AC) en El Molar en la campaña de primavera 2002.

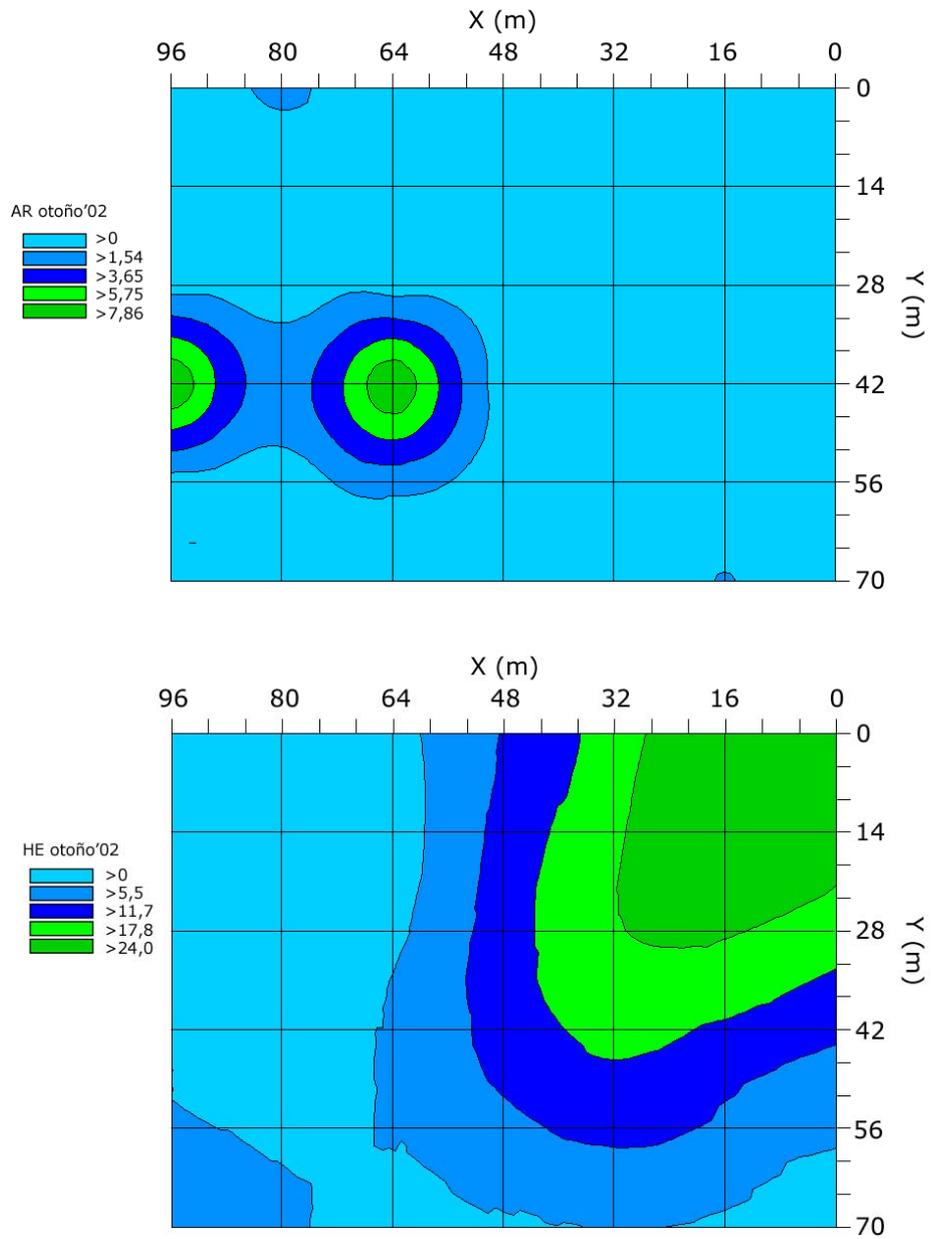


Figura 4.39. Mapas de distribución obtenidos para *A. rosea* (AR) y *H. elisae* (HE) en El Molar en la campaña de otoño 2002.

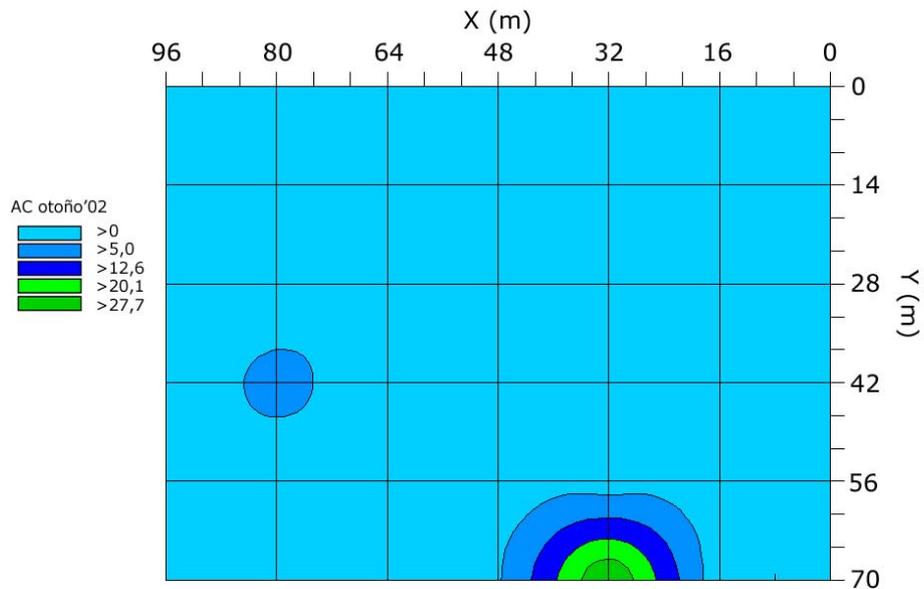


Figura 4.40. Mapa de distribución obtenido para *A. caliginosa* (AC) en El Molar en la campaña de otoño 2002.

Como se puede ver en los mapas de distribución de las tres campañas, las mayores densidades de *H. elisae* se sitúan en la mitad derecha de la parcela, que se corresponde con la zona de mayor pendiente y escorrentía, estando los puntos de mayor concentración en las zonas superiores. Este patrón ha sido básicamente el mismo en las tres campañas. En las dos campañas del año 2002, se observa que *H. elisae* se localiza también en los puntos muestreados al otro lado del arroyo, aunque con una densidad menor. Generalmente esta especie se ha encontrado sola, o acompañada por *A. rosea* o *A. caliginosa* en los puntos que se sitúan en la zona central de la parcela, donde la abundancia de las tres especies es menor.

A. rosea se localiza en la mitad izquierda de la parcela, en la zona donde quedan vestigios de una serie de antiguas terrazas. Aparece acompañada principalmente de *A. caliginosa*. La pauta es prácticamente la misma en primavera 2001 y primavera 2002, aunque con una disminución de la abundancia en este último caso; en el otoño 2002, aunque sigue apareciendo en la parte izquierda de la parcela, lo hace en un número muy inferior de puntos y se concentra principalmente en los más cercanos al arroyo.

A. caliginosa aparece, casi siempre, acompañada por alguna de las otras dos especies dominantes; su distribución es algo más difusa que en el caso de las otras especies aunque parece que las zonas de mayor abundancia se localizan en las proximidades del arroyo, donde aparece sola (Figuras 4.30 y 4.31). Las zonas centrales de la parcela podrían constituir puntos de encuentro entre las tres especies.

O. complanatus sólo se recogió en la zona del arroyo, en cinco puntos, siendo la campaña de octubre de 2002 la más fructífera, en la que se capturó en cinco puntos. Las dos especies de *Microscolex* (*M. dubius* y *M. phosphoreus*) también aparecen en las proximidades del arroyo, aunque sólo se recogieron 2 y 6 ejemplares procedentes de 1 y 2 cuadrículas respectivamente.

(c) Posibles causas del patrón de distribución horizontal**(i) Competencia interespecífica**

Se ha realizado un Test U de Mann-Whitney para observar las posibles diferencias en la densidad de individuos y biomasa de *H. elisae*, *A. caliginosa* y *A. rosea*, en presencia de otra especie (Tabla 4.9 y 4.10).

Se observa que la densidad de *H. elisae* es significativamente menor en aquellos puntos donde aparece acompañada por otra especie, especialmente por *A. rosea*. *A. caliginosa* y *A. rosea* se ven afectadas negativamente por la presencia de *H. elisae* y favorecidas cuando ambas aparecen juntas (Tabla 4.9).

		HE	AC	AR	
En presencia de	HE	0	-	3,42 (1,23) N=41	
		1	-	0,34 (0,13)* N=71	
	AC	0	11,98 (1,45) * N=91	-	2,13 (0,70) ** N=91
		1	8,28 (3,59) N=21	-	7,14 (3,08) N=21
	AR	0	13,71 (1,72) ** N=82	1,10 (0,56) N=82	-
		1	4,67 (1,40) N=30	2,47 (0,91)* N=30	-

Tabla 4.9. Densidad media (Ind/m²) de *H. elisae* (HE), *A. caliginosa* (AC) y *A. rosea* (AR). Entre paréntesis el error estándar. Presencia (1), ausencia (0). * p<0,05; ** p<0,01.

En cuanto al peso, sólo se han detectado diferencias estadísticamente significativas en el caso de *A. rosea*, cuyo peso es mayor en presencia de *A.*

caliginosa. Esta especie mantiene su peso medio en presencia de *H. elisae*. Ni *H. elisae*, ni *A. caliginosa*, presentan cambios significativos en el peso medio por individuo en presencia de otra especie. *H. elisae* presenta pesos ligeramente menores en presencia de otra especie, *A. caliginosa* tiene un peso ligeramente superior en presencia de *A. rosea* y menor en presencia de *H. elisae* (Tabla 4.10).

		HE	AC	AR	
En presencia de	HE	0	-	0,95 (0,16) N=13	
		1	-	0,86 (0,11) N=8	
	AC	0	2,44 (0,89) N=63	-	0,26 (0,03)** N=18
		1	2,31 (0,33) N=8	-	0,46 (0,28) N=12
	AR	0	2,47 (0,11) N=60	0,85 (0,18) N=9	-
		1	2,18 (0,33) N=11	0,97 (0,13) N=12	-

Tabla 4.10. Peso medio por individuo (Peso/ind) de *H. elisae* (HE), *A. caliginosa* (AC) y *A. rosea* (AR). Entre paréntesis el error estándar. Presencia (1), ausencia (0). * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

(ii) Relación con los factores edáficos

Se ha realizado un análisis de correlaciones canónicas para buscar posibles relaciones entre la distribución de las lombrices de tierra y los factores edáficos. Para realizar este análisis se han empleado conjuntamente todos los datos de las tres campañas realizadas en El Molar. Se han utilizado dos grupos de variables; el primero incluye las especies que aparecieron en más del 10 % de los puntos totales muestreados (*H.*

elisae, *A. caliginosa*, *A. rosea*); el segundo grupo incluye 15 variables físico-químicas [carbono, nitrógeno, relación C/N, pH en agua, humedad, porosidad, aireación, fracción mayor de 2mm, arenas totales, arenas gruesas, arenas finas, limos, limos gruesos, limos finos, arcillas (Tabla 4.4)].

No se han utilizado las variables, pH en KCl y materia orgánica por considerarse repetitivas de algunas de las anteriores, ni los valores de pF, que sólo se midieron en el muestreo de primavera 2002. Igualmente, se han eliminado seis muestras en las que no se capturó ninguna lombriz. Para estandarizar los datos se han transformado logarítmicamente [$\text{Log}(x+1)$].

Dado que el número de variables que forman parte del conjunto de menor dimensión es 3, se han extraído 3 variables canónicas para cada

Resumen del análisis canónico (variable canónica 1)		
R-canónica: 0,759 R ² -canónica: 0,576 $\chi^2(45)= 104,26$ p=0,000		
	Variable canónica V ₁	Variable canónica U ₁
Nº de variables	15	3
Varianza extraída	34,11%	100%
Redundancia total	13,84%	35,01%

Tabla 4.11. Resultados del análisis de correlaciones canónicas. En la parte superior de la tabla se muestra el resumen del análisis canónico para la única variable canónica extraída.

grupo de variables originales, pero el test de χ^2 indica que sólo la primera de ellas es significativa (Tabla 4.11).

El conjunto de las tres variables canónicas extrae el 100% de la varianza del conjunto de variables dependientes (VD=especies) y el 34,11% de la varianza del conjunto de las variables independientes (VI=factores físico-químicos).

Los resultados muestran la existencia de una correlación lineal de 0,759 (Figura 4. 41) entre el conjunto de variables dependientes y el conjunto de las independientes, con un χ^2 muy significativo ($p < 0,01$) (Tabla 4.11).

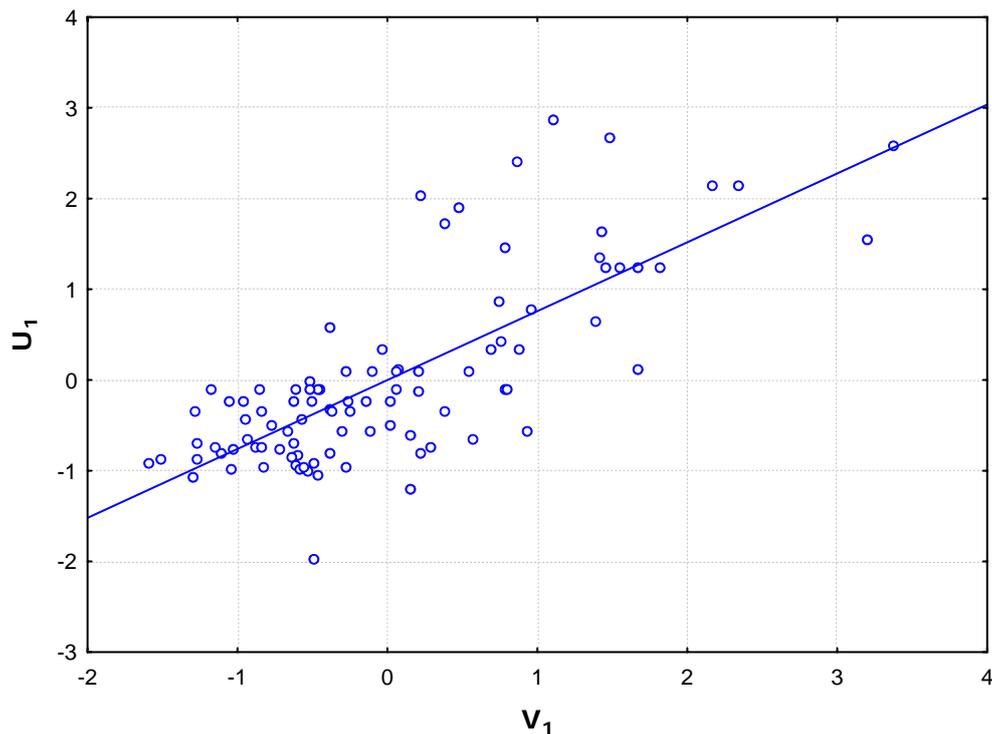


Figura 4.41. Representación de la correlación lineal entre las variables canónicas U_1 y V_1 .

Los coeficientes canónicos estructurales de cada una de las variables que forman los conjuntos VD y VI, con la variable canónica extraída, se muestran en la ecuación de cada variable canónica, lo que ayudará a interpretarlas:

$$U_1 = -0,7705 \cdot HE + 0,0473 \cdot AC + 0,8788 \cdot AR$$

$$V_1 = 0,4396 \cdot C + 0,5444 \cdot N - 0,3721 \cdot C/N + 0,2742 \cdot pHH + 0,0509 \cdot HUM - 0,3050 \cdot POR - 0,3915 \cdot AIR - 0,2547 \cdot M_{2mm} - 0,8853 \cdot AREG + 0,1097 \cdot AREF - 0,8152 \cdot ARE + 0,4299 \cdot LIMG + 0,0419 \cdot LIMF + 0,1652 \cdot LIM + 0,5414 \cdot ARC$$

A la vista de estos resultados se puede decir que existe una correlación entre la abundancia de algunas especies y los factores físico-químicos del suelo, más concretamente entre las especies *H. elisae* y *A. rosea* con los porcentajes de arenas totales y gruesas y en menor medida con las arcillas y el nitrógeno, seguido del carbono y limos gruesos. Por tanto, la abundancia de *H. elisae* sería mayor en los puntos donde los porcentajes de arenas totales y gruesas son más altos y los de arcillas, nitrógeno y carbono son más bajos, exactamente al contrario de lo que ocurre con *A. rosea*.

Hay que tener en cuenta que aunque el conjunto de las tres variables canónicas extraía el 100% de la varianza del conjunto de las variables

dependientes (abundancia de especies), la primera variable canónica sola extrae el 45,61%. Igualmente, teniendo en cuenta el conjunto de las tres variables canónicas, el porcentaje de varianza de las variables dependientes (abundancia de especies) explicado por el grupo de variables independientes (factores del suelo) es del 35,01 %, y si se considera sólo la primera variable canónica este porcentaje es aún más bajo (26,28%). Es probable que estos bajos valores se deban a la falta de correlación de la especie *A. caliginosa* con esta variable canónica y al bajo número de veces que aparece esta especie. De hecho, si repetimos el análisis sin esta especie, el porcentaje de varianza extraído por la primera variable canónica sube al 75,26%, y el porcentaje explicado por los factores del suelo sube hasta el 40,47%.

Así, parece muy probable que existan otros factores no incluidos en este análisis, tanto bióticos como abióticos, que pueden influir sobre la abundancia de las especies de El Molar.

(iii) Estudio adicional del aporte radicular al suelo

En la Tabla 4.12 se muestran los pesos medios y el porcentaje medio que representan la parte aérea y la radicular de la vegetación en las diferentes zonas de la parcela, caracterizados por su especie dominante.

Zona	Aérea	Radicular
AC	1,77 ± 0,67a (23,25) 1	6,65 ± 3,30a (76,75) 1
AR	1,92 ± 0,49a (23,88) 1	7,47 ± 4,44a (76,12) 1
HE	2,90 ± 0,87b (37,97) 2	4,70 ± 1,20a (62,03) 2

Tabla 4.12. Peso medio en gramos y error estándar de la parte aérea y radicular de la vegetación en las zonas de *A. caliginosa* (AC), *A. rosea* (AR) y *H. elisae* (HE). Entre paréntesis el porcentaje que representan. Letras diferentes en una misma columna suponen diferencias significativas entre los pesos ($p < 0,05$). Los números diferentes en una misma columna suponen diferencias significativas entre los porcentajes ($p < 0,05$).

Se han detectado diferencias estadísticas entre el peso de la parte aérea en la zona de *H. elisae* y las otras dos zonas (Tabla 4.12 y Figura 4.42).

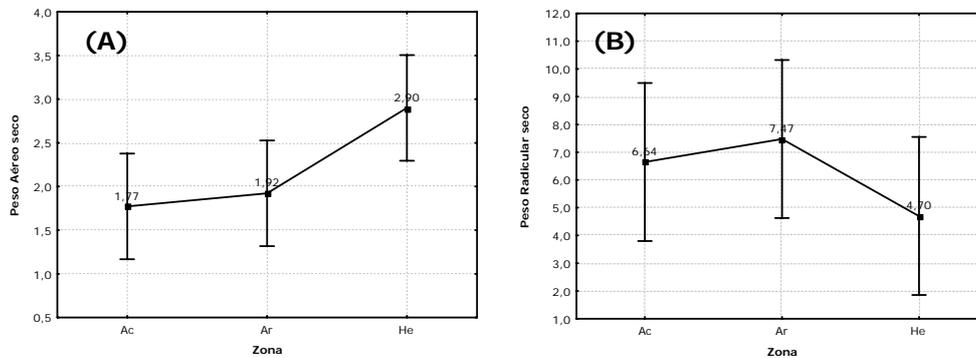


Figura 4.42. Representación del peso medio de las partes aérea (A) y radicular (B) en las distintas zonas de la parcela de El Molar.

Las medias de los pesos de la parte radicular son bastante más altas en las zonas de *A. caliginosa* y *A. rosea* que en la de *H. elisae*, pero los errores estándar son muy altos, por lo que quizás no se han detectado diferencias significativas.

También se han observado diferencias significativas en el porcentaje de la parte radicular entre la zona de dominancia de *H. elisae* y las otras dos zonas (ANOVA: $F(2, 15) = 5,33$; $p < 0,05$), siendo este porcentaje mayor en las zonas de dominancia de *A. rosea* y *A. caliginosa*.

d) Discusión

El Molar presenta un suelo con textura franco-arenosa, porcentaje de materia orgánica ($3,16 \pm 0,94$ %) entre bajo y normal y porcentajes normales de nitrógeno ($0,16 \pm 0,05$ %) según Fuentes Yagüe (1999). Pero si se comparan estos valores con los observados en otras zonas y localidades, por ejemplo los citados por Mariño *et al.* (1985) en suelos de Galicia, los valores de El Molar son bastante bajos, especialmente en lo referente a la materia orgánica. Estos bajos porcentajes, junto con las condiciones climáticas extremas (inviernos fríos y veranos calurosos y secos) y la marcada pendiente de la parcela, que propicia una fuerte escorrentía y por tanto una gran erosión del terreno, acrecentada por la ausencia de cubierta vegetal de alto porte, hacen de esta zona, un lugar con características poco favorables para las lombrices de tierra.

En la zona de estudio existe un claro predominio de las especies típicamente endogeas, *H. elisae*, *A. rosea*, *M. dubius* y *M. phosphoreus*, o que se comportan aquí como endogeas, caso de *A. caliginosa*. Esto puede deberse a que las especies de esta categoría ecológica se pueden proteger mejor en la profundidad del suelo de las agresiones climáticas y biológicas, como la depredación, a las que están sometidas y además, son capaces de alimentarse de recursos más pobres, como materia orgánica más degradada, pobre en compuestos fácilmente asimilables, que las especies epigeas (Lavelle, 1981).

La única especie claramente anécica que se ha encontrado en la zona de estudio es *O. complanatus* que está limitada a unos pocos puntos próximos al cauce del arroyo donde se conserva una humedad más elevada que en el resto de la parcela.

En la bibliografía se encuentran varias referencias que mencionan la presencia de estas especies en suelos franco-arenosos (Moreno, 1981; Fernández, 1999, etc.), aunque esto no sea en absoluto excluyente, sirviendo como ejemplo *A. rosea* que se ha mencionado también en numerosas ocasiones en suelos arcillos (Nordström y Rundgren, 1974).

Teniendo en cuenta los datos de abundancia de las distintas especies encontradas, se aprecia claramente que la especie de mayor importancia en esta parcela es *H. elisae*, que domina en, al menos, dos tercios de la parcela, siendo *A. rosea* la segunda especie en importancia.

En cuanto a la abundancia de maduros e inmaduros de *H. elisae*, se ha observado que son los maduros los que predominan en la población, lo que coincide con lo señalado por Valle *et al.*, (1997) que observaron una mayor abundancia de los individuos maduros de esta especie durante la mayor parte del año, aunque estos autores encontraron que en octubre-noviembre dominaban los inmaduros, lo que no coincide con lo que ha sucedido en nuestra campaña de otoño.

La gran abundancia de *H. elisae* en El Molar, sugiere que esta especie está mejor adaptada a unas condiciones ambientales muy desfavorables para la mayoría de las lombrices de tierra. Los escasos datos de la bibliografía muestran que esta especie suele encontrarse en suelos pobres, con porcentajes bajos de carbono y nitrógeno (Moreno, 1981), muy lavados y erosionados, fundamentalmente en la zona de transición y en la Rampa de la Comunidad de Madrid (Fernández, 1999).

Hay que remarcar que en una amplia zona de la parcela de El Molar, *H. elisae* aparece sola, formando una población monoespecífica, aunque en la misma parcela se ha encontrado, en otras partes, junto con *A. caliginosa* y *A. rosea*, pero en menor número que cuando aparece sola.

En la mayor parte de los casos, *A. caliginosa* aparece asociada a otras especies, en el 57,14 % de las cuadrículas en las que aparece esta especie, lo hace junto a *A. rosea* y en el 38,09 % junto con *H. elisae*. Estas dos especies del género *Allolobophora* presentan en la Comunidad de Madrid un carácter ubiquista (Fernández, 1999) y han sido encontradas juntas en numerosas localidades y ocasiones (Álvarez, 1971, 1977; Briones *et al.*, 1992; Edwards y Bohlen, 1996; Fernández, 1999), principalmente en zonas con valores altos de humedad, materia orgánica y nitrógeno (Díaz Cosín y Moreno, 1985). Esta asociación entre *A. rosea* y *A. caliginosa* es muy común en la Península Ibérica (Álvarez, 1971 y Fernández, 1999). Existen

también localidades en la Comunidad de Madrid donde acompañan a *H. elisae* (Fernández, 1999; Garvín, 2000).

A. rosea bimastoides es una subespecie de *A. rosea* caracterizada por la ausencia de espermatecas y la pérdida de las vesículas seminales de los segmentos 9 y 10. Esta pérdida de las estructuras masculinas puede ser la consecuencia de la adopción de procesos de reproducción por partenogénesis, siendo común en numerosas especies, principalmente pioneras (Díaz Cosín y Moreno, 1980).

A. caliginosa es una especie muy frecuente y abundante en el centro de la Península Ibérica (Álvarez, 1966) donde aparece preferentemente en suelos arenosos y franco-arenosos (Moreno, 1981), en todo tipo de ambientes, desde los mejor conservados hasta los ecosistemas agrícolas.

Las especies menos abundantes, *M. dubius*, *M. phosphoreus* y, especialmente, *O. complanatus*, se han localizado fundamentalmente en la zona correspondiente al arroyo. Las dos especies de *Microscolex* son bastante resistentes a los valores bajos de humedad (Díaz Cosín *et al.*, 1992) y suelen aparecer en suelos secos y pobres en materia orgánica, como son muchas zonas de jarales de la Comunidad de Madrid (Díaz Cosín y Moreno, 1985). Es frecuente encontrarlas juntas, especialmente en las zonas de Transición y en la Depresión de la Comunidad de Madrid

(Fernández, 1999). En esta zona también es común la presencia de *O. complanatus*.

Las poblaciones de organismos del suelo generalmente muestran distribuciones de tipo agregado (Wallwork, 1976). En el caso de las lombrices de tierra de la parcela estudiada en El Molar esta agregación se muestra con bastante claridad, ya que las especies más abundantes presentan este tipo de distribución. Resultados similares se han observado en numerosos estudios realizados en diferentes partes del mundo, como las sabanas de Colombia (Jiménez, 1999; Jiménez *et al.*, 2001), los bosques tropicales de Puerto Rico (González *et al.*, 1999) y en Cuba (Martínez Leiva, 2002). Esta agregación puede ser debida, a factores del suelo, a factores biológicos como la competencia intra e interespecífica, o a una combinación de ambos.

Los factores del suelo que pueden influir en la distribución de las lombrices de tierra son numerosos. Nordström y Rundgren (1974) destacan la influencia del contenido en materia orgánica del suelo, la relación C/N y la humedad. Briones *et al.*, (1995), además de señalar el papel de la materia orgánica, destacan la influencia del pH y el complejo de intercambio catiónico, a la hora de establecer diferencias en el comportamiento ecológico de las lombrices de tierra de una parte de la franja Noroeste de la Península Ibérica (León, Zamora, Salamanca y Asturias).

En la parcela de El Molar se ha observado que los factores que más influyen sobre la distribución de las lombrices de tierra de entre los estudiados son el nitrógeno y la textura del suelo, fundamentalmente el contenido en arenas y arcillas.

Aunque *H. elisae* está ampliamente distribuida por toda la parcela, tiende a concentrarse principalmente en los puntos con mayor porcentaje de arenas gruesas, concretamente en la zona superior derecha de la parcela, que posiblemente por su carácter arenoso y su fuerte pendiente es la que sufre más pérdidas de nutrientes y de fracciones finas como consecuencia del lavado por escorrentía. En contraposición, *A. rosea* es más abundante en los puntos con mayor porcentaje de arcillas, que coinciden con antiguas terrazas abandonadas, donde el terreno presenta menor pendiente y por tanto hay menos pérdidas de materia orgánica y de fracciones finas por lavado y escorrentía.

Esta relación entre la abundancia de *A. rosea* y el contenido de arcillas del suelo ha sido observada con anterioridad por otros autores, como Briones *et al.*, (1995) o Nordström y Rundgren (1974). Hay que considerar la posibilidad de que esta relación pueda ser secundaria, ya que las arcillas están muy relacionadas con otros factores edáficos, como la capacidad de intercambio catiónico o la retención de agua y nutrientes (Baker *et al.*, 1998), que influyen directamente sobre las lombrices de tierra. Supondrían,

por tanto, condiciones más favorables para especies polihúmicas como *A. rosea*.

La humedad es considerada como uno de los factores del suelo más importantes en la distribución de las lombrices, por lo que puede influir sobre el número y la biomasa de las lombrices de tierra en una localidad (Nordström y Rundgren, 1974; Lee, 1985; Edwards y Bohlen, 1996). En la parcela de El Molar los datos obtenidos en este estudio, no muestran diferencias importantes de humedad entre zonas, por lo que este factor no parece jugar un papel importante en la distribución horizontal de la comunidad de lombrices en esta zona y circunstancia concretas.

González *et al.*, (1999) tampoco encontraron una correlación entre la humedad del suelo y la densidad de las poblaciones de las lombrices de tierra en algunas zonas de Puerto Rico. En el caso de El Molar es probable que no se detecte esta influencia porque las medidas han sido puntuales y a una escala muy pequeña. Hay que tener en cuenta que los patrones de distribución espacial de las especies generalmente están controlados por la acción conjunta de muchos factores que actúan a diferentes escalas (Jiménez *et al.*, 2001). A escalas espaciales y temporales mayores, este factor podría ser determinante para la distribución de las lombrices que habitualmente son más abundantes en los suelos húmedos no encharcados, que en los suelos muy secos.

En este estudio no se ha observado una relación clara de *A. caliginosa trapezoides* con ninguno de los factores estudiados. Estos resultados pueden deberse a la gran plasticidad de esta especie, que le permite adaptarse a un amplio rango de variación de los factores ambientales y edáficos (Álvarez, 1971; Briones, 1996). En algunos trabajos realizados en el Norte de España, se ha observado una relación entre esta especie y la aireación y porosidad del suelo (Briones *et al.*, 1995). Aún así, algunos estudios concretos no han sido capaces de demostrar la relación entre varios factores abióticos del suelo y los patrones espaciales de varios taxones de invertebrados (Jiménez *et al.*, 2001), lo que puede ser debido a los diseños experimentales, o a las variaciones de estos factores en las localidades concretas estudiadas.

De todas formas, el valor de la varianza de los datos de abundancia de lombrices explicada por los factores físico-químicos del suelo, nos lleva a pensar en la existencia de otros factores diferentes, no considerados en este estudio, que pueden afectar también a la abundancia de estas especies.

La vegetación podría ser uno de esos factores, ya que influye sobre importantes parámetros edáficos como la cantidad y calidad del "pool" de alimento del suelo (Edwards y Bohlen, 1996). González *et al.*, (1999) observaron que la composición vegetal puede producir diferencias en la

abundancia y distribución de las lombrices de tierra en los bosques húmedos tropicales.

En El Molar las diferencias de vegetación entre las diferentes zonas no son muy grandes. En la zona donde *H. elisae* es más abundante destaca la presencia de *Trifolium sylvaticum*, *T. gemellum* y *Paranochia argentea*. En la zona de dominancia de *A. rosea*, abundan *Bromus rubens*, *B. hordeaceus* y *Plantago lagopus*. Mientras que en la zona de transición entre las zonas de dominancia de estas dos especies, aparece una mezcla de las distintas plantas, *Bromus rubens*, *T. sylvaticum* y *T. scrubum*.

Como estas variaciones en la vegetación no se han cuantificado durante los muestreos, sino posteriormente, es poco lo que se puede decir sobre su importancia en la distribución y abundancia de las lombrices de tierra. Sería interesante en futuros trabajos realizar un estudio conjunto de la vegetación y las lombrices de tierra para poder determinar su importancia.

Un aspecto interesante de la importancia de las plantas para las lombrices de tierra, puede ser el de la cantidad de raíces existentes en el suelo, por lo que se ha planteado un estudio preliminar sobre la relación entre las lombrices y la parte aérea y radicular de las plantas.

En El Molar se ha observado una diferencia significativa en el porcentaje de parte radicular entre las zonas en las que domina *H. elisae* y las zonas

con dominio de *A. caliginosa* y *A. rosea*, siendo menor en el primer caso. Es posible que *H. elisae* pueda aprovechar mejor los escasos recursos disponibles, ya que selecciona, débil pero positivamente, las fracciones orgánicas menos degradadas, y la fracción mineral menor de 2 μm (Ruiz *et al.*, en prensa). Por otra parte y dada su dotación enzimática, es posible que sea capaz de digerir también algunos hongos, pequeñas raíces degradadas y exudados radiculares (Garvín *et al.*, 1999a).

A. rosea parece seleccionar de forma activa las partículas orgánicas del suelo y los restos vegetales recientes (Bolton y Phillipson, 1976), y quizás sea capaz de aprovechar más eficazmente los recursos disponibles en las zonas con mayor aporte radicular.

El caso de *A. caliginosa* es más complejo. Según Neilson y Boag, (2003), esta especie no parece mostrar una preferencia clara por un tipo concreto de alimento, ya que ingiere tanto restos vegetales, como la parte mineral del suelo. Hay autores (Doubé *et al.*, 1997) que observan una cierta preferencia frente a la materia orgánica fresca (hojas en descomposición). En cualquier caso los datos sobre la alimentación de esta especie hay que considerarlos con prudencia dada la confusión taxonómica y la gran variabilidad ecológica de sus poblaciones. Además en la mayoría de los trabajos ecológicos sobre esta especie no se caracteriza bien la población concreta que se estudia.

Por otro lado, hay autores que señalan la importancia que pueden tener las relaciones de competencia en la estructuración de las comunidades naturales (Lavelle, 1983; Nuutinen *et al.*, 1998; Albrecht y Gotelli, 2001; Garvín *et al.*, 2002).

Los altos valores del índice de concurrencia en El Molar abren la posibilidad de que la competencia interespecífica, sea uno de los factores que afectan a la estructura de esta comunidad, ya que las comunidades estructuradas por competencia presentan valores altos de este índice, frente a las que están estructuradas al azar (Gotelli, 2000).

De una forma general se podría decir que dos especies compiten cuando utilizan un mismo recurso y éste se encuentra en una cantidad limitada (Begon *et al.*, 1988). Generalmente la competencia se centra en el alimento (capacidad de obtenerlo, eficacia en su utilización, resistencia a su falta), pero puede establecerse a otros niveles como la ocupación del espacio (Margalef, 1974). En un sentido más estricto podríamos decir que dos o más especies compiten cuando se produce una disminución en el crecimiento, la fecundidad o la supervivencia en los individuos de una especie, motivada porque otro organismo explota los mismos recursos (alimenticios, espaciales) o bloquea de alguna forma el acceso a ellos (Margalef, 1974; Begon *et al.*, 1988; Dalby *et al.*, 1998).

El estudio de los datos de los muestreos, revela que la presencia de las dos especies de *Allolobophora* incide de forma negativa en la densidad de la población de *H. elisae*, y viceversa. En cuanto al peso, *H. elisae* no parece variar su peso en presencia de otra especie. Tampoco se han encontrado cambios significativos para el peso de *A. caliginosa*, pero sí para el de *A. rosea*, que es mayor en presencia de *A. caliginosa*.

Garvín *et al.*, (2002) encontraron evidencias de interacciones negativas entre *H. elisae* y *A. caliginosa* en estudios en el laboratorio, siendo *H. elisae* la especie que crecía menos. No mencionan interacciones negativas con *A. rosea*, pero observaron que la producción de capullos de esta especie y de *H. elisae* disminuía cuando estaban juntas. Por otro lado, parece que ambas especies del género *Allolobophora* se favorecen mutuamente, ya que sus abundancias son mayores cuando aparecen juntas.

En cualquier caso, aunque parece que existe una interacción negativa con *H. elisae*, estas especies pueden, y de hecho lo hacen, aparecer juntas y convivir. La disminución de la densidad de las distintas especies se puede deber a una combinación de competencia interespecífica y a la influencia de la textura del suelo y el contenido en nitrógeno. En efecto, en los puntos donde coinciden *A. rosea* y *H. elisae* el porcentaje de arcillas ($22,18 \pm 1,71$) es inferior al de los puntos donde *A. rosea* aparece sola ($26,23 \pm 1,28$), pero mayor al de la zona donde aparece *H. elisae* aislada ($17,43 \pm 0,46$). Igualmente el porcentaje medio de arenas totales de la parcela ($63,60 \pm$

2,33) es menor al encontrado en las zonas en las que sólo hay *H. elisae* ($71,02 \pm 0,59$), y mayor al de las zonas donde sólo hay *A. rosea* ($57,09 \pm 1,84$).

El conocimiento de este tipo de interrelaciones con otras especies de lombrices o de otros grupos, puede contribuir a explicar la composición de las comunidades de lombrices de tierra (Lowe y Butt, 1999) y ayudar a entender mejor las razones de su distribución en El Molar. Actualmente, otros miembros del grupo de Zoología del Suelo de la Facultad de Biología de la Universidad Complutense de Madrid están investigando las interrelaciones biológicas entre lombrices y microartrópodos (principalmente Ácaros y Colémbolos), así como las posibles relaciones de competencia entre *H. elisae*, *A. caliginosa* y *A. rosea*, por lo que tendremos que esperar a que finalicen estos trabajos para valorar conjuntamente todos los datos obtenidos y estar en mejores condiciones para comprender cuáles son los factores que influyen sobre la distribución de las lombrices de tierra en El Molar.

Los resultados obtenidos nos muestran que será conveniente profundizar en el estudio de la importancia de la vegetación, la selección de alimento y el reparto de los recursos entre especies para comprender mejor las pautas de distribución de las lombrices de tierra en la zona estudiada.

5) Puesta a punto de un método para la reproducción de *H. elisae* en laboratorio y estudio de algunos parámetros demográficos

a) Introducción

La actividad de las lombrices de tierra se ve afectada por algunas variables ambientales como la humedad y la temperatura (Lavelle, 1988; Edwards y Bohlen, 1996), que influyen en su metabolismo, respiración, crecimiento y reproducción.

Las lombrices de tierra son productores continuos o semicontinuos de óvulos (Olive y Clark, 1978; Lavelle, 1981) que se forman durante todo el año (Satchell, 1967; Garvín *et al.*, 1999b), aunque la mayoría de las especies sólo completan el ciclo reproductor y llegan a producir capullos cuando las condiciones ambientales son adecuadas, parándose el proceso durante los periodos del año en que las lombrices reducen su actividad como respuesta a condiciones ambientales adversas, como sucede cuando entran en estado de estivación por la falta de agua en el suelo.

La fecundidad en las lombrices de tierra es muy variable entre las diferentes especies y poblaciones (Lavelle y Spain, 2001), pudiendo depender tanto de factores intrínsecos como la densidad y la estructura de

población (Neuhauser *et al.*, 1980; Reinecke y Viljoen, 1990a; Butt *et al.*, 1994a), como de factores extrínsecos como la depredación (Satchell, 1967), el parasitismo y la competencia (Garvín *et al.*, 2002).

La humedad (Fayolle *et al.*, 1997), la temperatura (Evans y Guild, 1948; Satchell, 1967; Boström y Lofs, 1996; Fayolle *et al.*, 1997) y la calidad de los recursos alimenticios disponibles (Reinecke y Viljoen, 1990b; Fayolle *et al.*, 1997; Kaushal *et al.*, 1999), pueden ser limitantes para la reproducción, influyendo sobre la evolución temporal de los caracteres sexuales, la producción de capullos y el tiempo de desarrollo.

Cuando se realizan estudios en el laboratorio sobre reproducción de lombrices de tierra, hay que tener en cuenta que las especies que viven en los horizontes más profundos tienden a depositar sus capullos en las capas inferiores del suelo (Valle *et al.*, 1997). Por este motivo hay que adecuar la profundidad de los microcosmos experimentales a esta circunstancia, que puede ser determinante para que los procesos reproductores puedan completarse con éxito hasta llegar a la eclosión de los capullos (Reinecke y Viljoen, 1991; Butt, 2002).

Hay algunas especies de lombrices de tierra que son relativamente fáciles de cultivar en el laboratorio, como *Eisenia fetida* (Reinecke y Kriel, 1981; Reinecke y Venter, 1985, 1987) o *Lumbricus terrestris* (Berry y Jordan, 2001), pero otras como *H. elisae* presentan mayores dificultades, lo

que supone una seria limitación en los estudios experimentales en los que se necesita gran número de ejemplares y no es conveniente sobremuestrear las poblaciones naturales, dado su carácter de endemismo con distribución geográfica restringida.

La ecología y biología de *H. elisae* empiezan a ser relativamente conocidas (Díaz Cosín *et al.*, 1996; Valle *et al.*, 1997; Valle *et al.*, 1998; Valle *et al.*, 1999; Garvín *et al.*, 2001; Díaz Cosín *et al.*, 2002; Garvín *et al.*, 2002; Gutiérrez *et al.*, 2003; Hernández *et al.*, 2003), pero hasta el momento los estudios referidos a la biología reproductiva de esta especie se han limitado principalmente a aspectos anatómicos y fisiológicos de su aparato reproductor (Álvarez, 1977; Garvín *et al.*, 1999 b, Garvín *et al.*, 2003) y al estudio de algunos factores demográficos (Valle *et al.*, 1997, 1999).

A lo largo de los más de 10 años que nuestro equipo lleva trabajando con *H. elisae*, hemos intentado en repetidas ocasiones cerrar su ciclo reproductor en el laboratorio de forma estable y continua, desarrollando varios protocolos experimentales diferentes sin demasiado éxito. Por tanto uno de los objetivos de esta Tesis ha sido intentar cubrir este vacío desarrollando sistemáticamente una batería de experimentos para cubrir los siguientes aspectos:

- I. Poner a punto una metodología de cultivo que permita la reproducción continua de *H. elisae* en laboratorio. Para ello se han montado varios tipos de microcosmos variando las condiciones de humedad, temperatura y tiempo de cultivo. Tras establecer cuales son las condiciones de humedad y temperatura más apropiadas se abordó el estudio de la influencia de la densidad de población y de la cantidad de alimento sobre este proceso.

- II. Una vez conseguido el primer objetivo, y habiendo obtenido capullos de forma regular y controlada, nos planteamos como segundo objetivo, el estudio del tiempo de desarrollo del embrión y de la influencia de la temperatura en este proceso.

- III. El tercer objetivo planteado fue estudiar la influencia de la densidad de población y el suplemento de alimento, sobre el crecimiento de ejemplares adultos de *H. elisae*.

- IV. Por último nos propusimos abordar el estudio de la pauta temporal de aparición de algunos caracteres sexuales externos, en concreto, papilas y clítelos.

b) Material y métodos

i) Diseño experimental

(1) Recolección de las lombrices y del suelo

Los individuos se capturaron por excavación y recolección manual en El Molar (Madrid), se trasladaron al laboratorio en el propio suelo de la zona y una vez allí se seleccionaron los ejemplares que presentaban el clitelo bien desarrollado.

El suelo utilizado para montar los cultivos fue recogido en la misma zona donde se capturaron las lombrices, a medida que se iba necesitando a lo largo de todo el año, a tres profundidades diferentes (**capa 1**: 0-10 cm; **capa 2**: 10-20 cm y **capa 3**: 20-30 cm), eliminando previamente la vegetación de la capa más superficial. Cada capa de suelo se secó al aire y se tamizó luego a través de un tamiz de 4 mm de luz de malla, desechando la fracción mayor de 4 mm.

	Capa 1 (0-10 cm)	Capa 2 (10-20 cm)	Capa 3 (20-30 cm)
C	1,205	0,895	0,384
N	0,098	0,067	0,043
C/N	12,296	13,358	8,930

Tabla 5.1. Valores medios, en porcentaje, del carbono (C), nitrógeno (N) y relación C/N de cada capa del suelo (n=3).

Cada capa se caracterizó valorando el porcentaje de carbono orgánico y nitrógeno y se calculó la relación C/N (Tabla 5.1).

(2) Preparación de los microcosmos

Valle *et al.* (1997) observaron que *H. elisae* depositaba preferentemente los capullos en la parcela de El Molar entre 20 y 30 cm de profundidad. Por lo que en el presente trabajo se ha optado por diseñar microcosmos con una profundidad suficiente, para que las lombrices tuvieran la posibilidad de depositar los capullos en las capas profundas, tal y como parece suceder en el campo.



Figura 5.1. Microcosmos utilizados en los experimentos de reproducción.

Los microcosmos consistieron en cilindros de PVC de 10,5 cm de diámetro interno y 30 cm de altura (Figura 5.1.), divididos en tres secciones desmontables de 10 cm de altura cada una y con la parte inferior de la

sección 3 cubierta con una malla que permite la aireación del microcosmos y evita la anaerobiosis.

En cada sección se introdujeron 1090 g de suelo seco de la capa correspondiente, salvo en la capa 1 donde solamente se utilizaron 800 g para dejar aproximadamente 1 cm libre en la parte superior del cilindro y facilitar así la incorporación posterior de las lombrices. Esto se hizo así porque en experimentos previos se pudo comprobar que si el suelo se colocaba sin esta capa libre, las lombrices presentaban tendencia a escaparse y salir del microcosmos.

Los cultivos se humedecieron siguiendo el método de Díaz Cosín *et al.* (1996), consistente en añadir agua en capas finas con ayuda de un pulverizador, para conseguir humedecer lo más homogéneamente el suelo, hasta alcanzar la humedad programada para cada experimento (15% ó 20%). Cada cultivo se tapó con un recipiente plástico para reducir las pérdidas de humedad.

Transcurridos 15, 30 ó 45 días se pesaron los cultivos para comprobar las pérdidas de agua; en aquellos cultivos que estuvieron 15 y 30 días, prácticamente no se dieron pérdidas, y en los que estuvieron 45 días, el porcentaje de peso perdido fue inferior al 2%, aunque no se puede asegurar que fuera por pérdida de agua y no por cualquier otro proceso,

como pérdidas respiratorias del biota del suelo incluidas las propias lombrices.

(3) Reproducción de *H. elisae* en el laboratorio

Para el estudio de la reproducción de *H. elisae* en el laboratorio se prepararon los siguientes experimentos:

(a) Experimento 1: Influencia de la humedad y la temperatura sobre la producción de capullos

Se realizaron 12 tratamientos con dos réplicas cada uno, combinando dos porcentajes de humedad (20% y 15%), dos temperaturas ($18^{\circ}\text{C} \pm 1$ y $13^{\circ}\text{C} \pm 1$) y tres tiempos de cultivo (15, 30 ó 45 días), lo que hace un total de 24 cultivos.

En cada cultivo se introdujeron cuatro lombrices cliteladas de $3,70 \pm 0,47$ g de peso medio por lombriz

Cada 15, 30 ó 45 días se desmontaron los microcosmos. Las lombrices se pesaron y se introdujeron en nuevos cultivos, preparados previamente. Cuando se advirtió la muerte de alguna lombriz en el microcosmos, ésta fue sustituida por otra clitelada y de peso similar al peso medio de las lombrices del cultivo.

Una vez finalizado el periodo de cultivo se desmontaron los microcosmos y el suelo se tamizó por capas en húmedo a través de tamices de 2 y 2,8 mm de luz de malla, para recoger los capullos producidos.

El experimento se realizó durante 14 meses, desde noviembre de 2002 hasta diciembre de 2003.

(b) Experimentos 2 y 3: Influencia de la densidad de población y del alimento en la producción de capullos

Tras haber conseguido que *H. elisae* se reprodujera en el laboratorio y teniendo en cuenta los resultados obtenidos en el experimento anterior, se realizaron dos experimentos adicionales para estudiar la influencia de la densidad de población y de la cantidad de alimento sobre la producción de capullos.

Los microcosmos se montaron a humedad y temperatura constantes del 15% y 15°C \pm 1 respectivamente. Se utilizó esta temperatura ya que en el experimento anterior no se observó una influencia clara de este factor sobre la producción de capullos y se optó por 15°C para homogeneizar el trabajo y optimizar el uso de las cámaras de cultivo ya que a esta temperatura se están realizando en nuestro laboratorio otros estudios sobre *H. elisae* (Ramajo, en preparación).

De cada experimento se prepararon tres tipos de cultivos, con seis réplicas cada uno, lo que hizo un total de 18 cultivos por experimento:

Experimento 2 (efecto de la densidad de población)

Con el propósito de estudiar el efecto de la densidad de población sobre la reproducción de *H. elisae*, se prepararon cultivos con 2 (D2), 4 (D4) y 8 (D8) individuos clitelados de tamaño y peso similares, lo que supuso un peso medio por cultivo de $7,26 \pm 0,20$ g; $13,51 \pm 0,41$ g y $25,22 \pm 0,59$ g respectivamente.

Experimento 3 (efecto del suplemento de alimento)

Ruiz *et al.*, (en prensa) observaron que *H. elisae* seleccionaba positivamente las fracciones orgánicas de suelo comprendidas entre 250 y 50 μm por lo que se optó por enriquecer el cultivo añadiendo a la capa 1 de cada microcosmos, 200 g ó 400 g de la fracción menor de 250 μm . No se ha eliminado la fracción inferior a 50 μm por la dificultad de tamizar en seco esta fracción, dada su tendencia a formar agregados de difícil disgregación.

Los porcentajes de materia orgánica en la capa 1 tras añadir el suplemento de alimento se muestran en la Tabla 5.2. Se prepararon seis réplicas para cada tratamiento y se introdujeron 4 individuos clitelados en cada microcosmos.

Capa 1				
Cultivo	Suelo tamizado a 4 mm (g)	Suelo tamizado a 250 µm (g)	% C*	PML (g)
ALMO	800	0	1,725	2,87 ± 0,67
ALM200	600	200	2,527	2,78 ± 0,50
ALM400	400	400	3,355	2,69 ± 0,79

Tabla 5.2. Cantidad y tipo de suelo de la capa 1 de cada uno de los cultivos del experimento 3: ALMO: cultivos sin suplemento de alimento en la capa 1; ALM200: cultivos con 200 g de suelo tamizado a 250 µm añadidos a la capa 1; ALM400: cultivos con 400 g de suelo tamizado a 250 µm añadidos a la capa 1. Porcentaje de carbono (%C). Peso medio de las lombrices (PML). Valor medio de los valores de carbono de las cuadrículas donde aparece *H. elisae*.

* Para calcular este valor se han considerado sólo los puntos en los que se encontró *H. elisae* (n=71)

En ambos experimentos los cultivos se desmontaron cada treinta días, las lombrices se pesaron y se introdujeron en nuevos microcosmos, previamente preparados; el suelo de cada cultivo se tamizó en húmedo y por capas a través de dos tamices de 2 y 2,8 mm de luz de malla, para recoger los capullos que pudieran aparecer, al igual que en el experimento 1. Los experimentos se realizaron entre enero y julio de 2004.

(c) Caracterización y desarrollo de los capullos

Los capullos obtenidos en los tres experimentos descritos se pesaron y midieron, y se incubaron individualmente en placas Petri con papel de filtro humedecido hasta la eclosión de los individuos. Para estudiar el efecto

de la temperatura sobre el tiempo de eclosión de los capullos se incubaron a dos temperaturas, $18^{\circ}\text{C} \pm 1$ y $15^{\circ}\text{C} \pm 1$, y se vigilaron diariamente manteniendo la humedad y controlando el momento de eclosión. Tras eclosionar, se anotó el número de individuos producidos por capullo y se pesó cada uno de ellos. Los capullos se midieron con un estereomicroscopio provisto de un ocular calibrado.

El tiempo de eclosión de las lombrices es el transcurrido desde que se captura el capullo hasta que nace la lombriz. Hay que considerar que ese capullo podría haber sido puesto, como mínimo, el mismo día de la captura, y como máximo 15, 30 ó 45 días antes, según el microcosmos. Por esto hemos considerado como "tiempo de eclosión" a la media de los valores máximo y mínimo.

(4) Estudio del crecimiento de *H. elisae*

(a) Aparición de los caracteres sexuales externos

Los individuos nacidos de los capullos obtenidos en el experimento 1, se pesaron y se mantuvieron en cultivos individuales con 150 g de suelo tamizado a 2 mm, a una humedad del 20% (Díaz Cosín *et al.*, 1996, Valle *et al.*, 1998) y a una temperatura de $18^{\circ}\text{C} \pm 1$. Cuando los individuos alcanzaron 1 g de peso se pasaron a cultivos individuales, con 400 g de suelo tamizado a 2 mm y al 20 % de humedad. Estos cultivos se renovaron

cada 15 días, las lombrices se pesaron y se siguió su evolución temporal anotando la aparición de los caracteres sexuales externos.

Para completar este estudio también se han utilizado algunos datos experimentales inéditos, obtenidos en nuestro laboratorio a partir de capullos recogidos en El Molar por Valle, entre febrero de 1993 y octubre de 1994. Se cultivaron en el laboratorio hasta su eclosión y se siguió posteriormente la evolución de las lombrices hasta la aparición de los caracteres sexuales externos, en condiciones similares a las descritas anteriormente. Las matrices de datos brutos de Valle han sido estudiadas y depuradas para poder utilizarlas en este trabajo.

(b) Influencia de la densidad de población y del alimento sobre el crecimiento

Las lombrices adultas utilizadas en los experimentos 2 y 3 de reproducción se pesaron mensualmente para observar la evolución de su peso según la densidad de población y la cantidad de alimento.

ii) Análisis estadísticos

La normalidad de las variables se comprobó utilizando el test de Shapiro-Wilk, y la homogeneidad de las varianzas con el test de Levene.

Para analizar las variables estudiadas que no se ajustaban a la normalidad y que no pudieron ser transformadas, se optó por el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. Las variables normales se han analizado mediante un análisis de la varianza (ANOVA). Se ha realizado un análisis de regresión simple para estudiar la relación entre el peso de los capullos y el de las lombrices nacidas de esos capullos.

Para todos estos análisis se utilizó el programa estadístico *Statistica* v.6 para Windows.

c) Resultados

i) Estudio de reproducción de *H. elisae* en laboratorio

Observar de forma directa la reproducción de las lombrices de tierra es complicado, ya que en la mayoría de las especies, estos procesos suceden en la profundidad del suelo. Por tanto, para cuantificar de alguna forma el éxito reproductor de estos animales, recurrimos a un método indirecto como es el estudio de la producción de capullos y de su viabilidad.

(1) Experimento 1: Influencia de la humedad y la temperatura

Los resultados obtenidos en este experimento (Tabla 5.3) muestran que se ha conseguido que *H. elisae* se reproduzca de forma continuada en el laboratorio. Se obtuvieron capullos durante todo el año, sin embargo, tanto la tasa de producción de capullos ($0,8711 \text{ capullos} \cdot \text{lombriz}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$) como su viabilidad han sido muy bajas. A lo largo del experimento se han obtenido un total de 88 capullos de los que el 55,68% no llegó a eclosionar. Diez de ellos no pudieron ser incubados debido al mal estado en el que se encontraron.

De los 78 capullos restantes algunos no contenían individuos viables cuando se separaron del suelo y otros se vieron infectados por hongos, lo que pudo influir en que los individuos que contenían no llegaran a

desarrollarse. También, y tal y como apunta Jiménez (1999), puede ser que los hongos hayan colonizado los capullos que fueron caracterizados como no viables. El porcentaje de viabilidad de los 78 capullos incubados ha sido del 50%.

La Tabla 5.3 muestra el número de capullos producidos e incubados en los diferentes tratamientos, así como la producción anual y su viabilidad.

Cultivo	1518	1513	2018	2013	Total
Nov'02	0	0	0	1	1
Dic'02	8	2	0	0	10
Ene'03	3	3	3	2	11
Feb'03	2	3	1	1	7
Mar'03	0	4	1	2	7
Abr'03	2	1	0	3	6
May'03	1	5	0	2	8
Jun'03	4	1	0	1	6
Jul'03	0	5	3	2	10
Ago'03	1	0	2	1	4
Sep'03	1	3	1	1	6
Oct'03	4	0	0	1	5
Nov'03	3	1	0	1	5
Dic'03	1	1	0	0	2
Total	30	29	11	18	88
Cap.lomb.⁻¹.año⁻¹	1,19	1,15	0,43	0,72	0,87
Nº Incubados	26	27	10	15	78
Viabilidad (%)	57,69	44,44	30,00	60,00	50,00

Tabla 5.3. Número total de capullos encontrados en el experimento 1. (1518): Cultivos a 15% de humedad y 18 °C; (1513): cultivos a 15% de humedad y 13 °C; (2018): cultivos a 20% de humedad y 18 °C y (2013): cultivos a 20% de humedad y 13 °C. (Cap.lomb.⁻¹.año⁻¹) producción de capullos por lombriz y año.

Para calcular la viabilidad solamente se han considerado los capullos que se incubaron. El cálculo de la producción anual se ha realizado para cada tipo de cultivo considerando los tiempos de 15, 30 y 45 días, y se ha calculado la media.

Se ha observado que la **humedad** influye significativamente sobre la producción de capullos (Kruskal-Wallis: $H(1, N=376) = 7,9401$; $p < 0,01$), que es mayor al 15% (67,05%) que al 20% (32,95%).

Las **temperaturas** estudiadas parecen no haber influido en la producción de capullos (Kruskal-Wallis: $p > 0,05$), ya que se han obtenido valores similares a 13°C (53,41%) y a 18°C (46,59%).

	13 °C	18 °C	
20% Hum	18 (20,45)	11 (12,5)	29 (32,95)
15% Hum	29 (32,95)	30 (34,10)	59 (67,05)
	47 (53,41)	41 (46,59)	88 (100)

Tabla 5.4. Número de capullos producidos en cada tratamiento. Entre paréntesis porcentaje respecto al total.

Se ha realizado un test de Kruskal-Wallis utilizando como factor la **combinación** entre la humedad y la temperatura, para detectar un posible efecto combinado de ambas variables sobre la producción anual de capullos, y se han encontrado diferencias significativas entre los cultivos

(Kruskal-Wallis; $H(3, N=376) = 9,45$; $p < 0,05$). Al 20% de humedad la temperatura afecta significativamente a la producción de capullos, obteniéndose un menor número a 18°C que a 13°C (Tablas 5.3 y 5.4).

El **tiempo de duración** del cultivo, junto con la manipulación de las lombrices de tierra que se produce cada 15, 30 ó 45 días, podría provocar cierto estrés y afectar a la capacidad reproductora de *H. elisae*, sin embargo no se han encontrado diferencias significativas (Kruskal-Wallis: $p > 0,05$) en la producción de capullos por día, considerando este factor.

Se han observado diferencias significativas en relación a la **profundidad** a la que se depositan los capullos (Test Q de Cochran = 48,08; $N=376$; $p < 0,000$). En el 13,83% de los 376 microcosmos analizados ha aparecido al menos un capullo a una profundidad de 10-20 cm (capa 2); frente al 6,91% que presenta capullos a 20-30 cm (capa 3) y al 0,8% con capullos a una profundidad de 0-10 cm (capa 1). En el 80,05% de los microcosmos no aparecieron capullos en ninguna capa. En los tratamientos al 15% de humedad el porcentaje de presencia de capullos es siempre mayor en la capa 2, mientras que en los tratamientos al 20% de humedad y 18°C es mayor en la capa 3, sin embargo no se han visto diferencias significativas entre estas dos capas en ninguno de los microcosmos a una humedad del 20% (Test Q de Cochran; $p > 0,05$). La Figura 5.2 representa el número de cultivos que presentan capullos, según las capas.

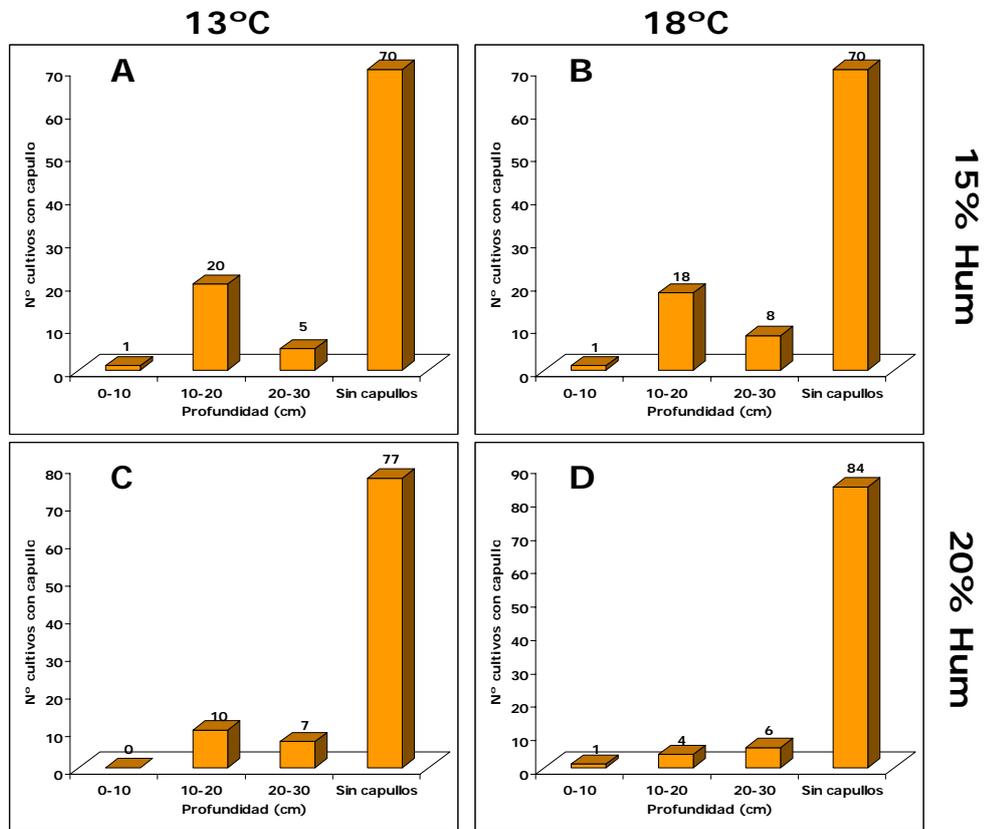


Figura 5.2. Número de cultivos con capullos según las diferentes profundidades. (A) Cultivos a 15% de humedad y 13 °C; (B) cultivos a 15% de humedad y 18 °C; (C) cultivos a 20% de humedad y 13 °C y (D) cultivos a 20% de humedad y 18 °C.

(2) Experimentos 2 y 3: Influencia de la densidad de población y del suplemento de alimento

(a) Experimento 2: efecto de la densidad

En este experimento se han obtenido 18 capullos, de ellos 4 en muy mal estado por lo que no se pudieron incubar. En los meses de marzo, abril y mayo no se han encontrado capullos en ninguno de los tres tipos de cultivo; la máxima producción se ha dado en julio en los tres cultivos (Tabla 5.5). La producción media ha sido de 0,69 capullos·lombriz⁻¹·año⁻¹ y la viabilidad de los capullos incubados ha sido del 71,43%.

Cultivo	D2	D4	D8	Total
Ene				
Feb	1	2	1	4
Mar	0	0	0	0
Abr	0	0	0	0
May	0	0	0	0
Jun	1	1	1	3
Jul	6	4	1	11
Total	8	7	3	18
Cap·lombr.⁻¹·año⁻¹	1,35	0,59	0,13	0,69
Nº Incubados	7	4	3	14
Viabilidad (%)	71,43	75,00	66,67	71,43

Tabla 5.5. Número total de capullos encontrados en el experimento 2. Cultivos con dos individuos (D2); con cuatro (D4) y con ocho (D8). (Cap·lombr.⁻¹·año⁻¹) producción de capullos por lombriz y año.

Pese a que el número de capullos es mayor en los cultivos con 2 y 4 individuos que en los de 8, no se han observado diferencias significativas en el número de capullos producidos por lombriz en relación a la **densidad** (Kruskal-Wallis: $p > 0,05$).

En la Figura 5.3 se representa el número de cultivos con capullos según las diferentes profundidades, así como el número de cultivos sin capullos.

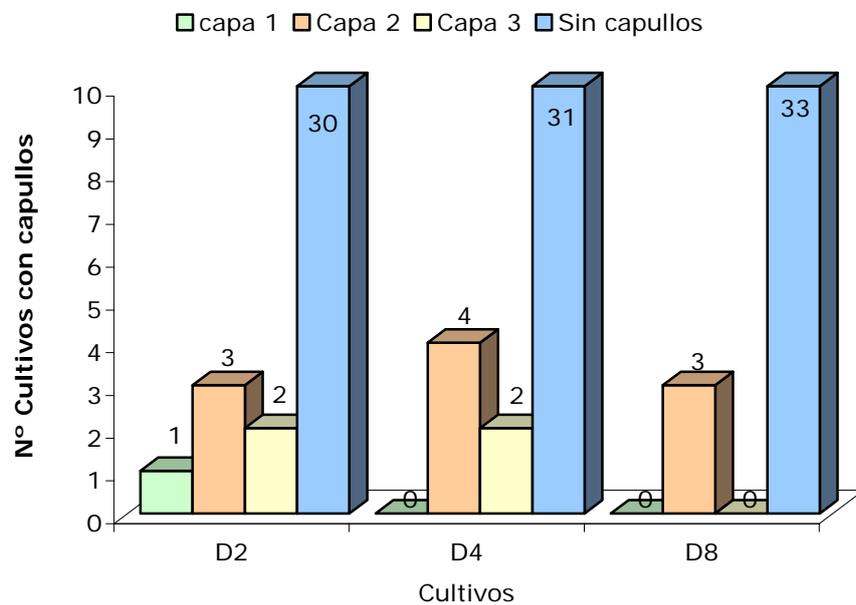


Figura 5.3. Número de cultivos con capullos según las diferentes profundidades, en el experimento 2 de reproducción. Cultivo con 2 individuos (D2), con cuatro (D4) y con ocho (D8).

Al igual que en el experimento anterior, se han encontrado diferencias significativas en relación a la **profundidad** a la que se depositan los capullos, si se consideran los tres tipos de cultivo en conjunto (Test Q de Cochran= 9,00; N=108; $p<0,05$). Sin embargo no se han visto diferencias significativas entre capas en ninguno de los cultivos por separado (Test Q de Cochran; $p>0,05$). En el 9,26% de los 108 microcosmos analizados ha aparecido al menos un capullo entre 10 y 20 cm; el 3,70% presenta capullos entre los 20 y 30 cm, y en el 0,93% de los microcosmos aparecieron capullos en la capa 1 (0-10 cm). En el 87,04% de los cultivos no aparecieron capullos.

El 5,56% de los capullos aparecen en la capa 1, el 66,67% en la capa 2 y el 27,77% en la capa 3.

(b) Experimento 3: efecto del suplemento de alimento

H. elisae se ha reproducido en los tres tipos de cultivos (ALMO; ALM200 y ALM400) consiguiéndose un total de 74 capullos, lo que equivale a una tasa de producción de $2,10 \text{ capullos} \cdot \text{lombriz}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$, bastante mayor que la obtenida en los experimentos anteriores.

La viabilidad de los capullos que se han incubado, ha sido del 68,25% (Tabla 5.6).

Cultivo	ALMO	ALM200	ALM400	Total
Ene				
Feb	1	2	1	4
Mar	5	8	0	13
Abr	3	5	2	10
May	2	2	5	9
Jun	4	9	7	20
Jul	5	1	12	18
Total	20	27	27	74
Cap·lomb.⁻¹·año⁻¹	1,70	2,29	2,29	2,10
Nº Incubados	16	24	23	63
Viabilidad (%)	68,75	62,50	73,91	68,25

Tabla 5.6. Número total de capullos encontrados en el experimento 3. Cultivos sin suplemento de alimento (ALMO); con 200 g de suplemento (ALM200) y con 400 g (ALM400). (Cap·lomb.⁻¹·año⁻¹) producción de capullos por lombriz y año.

Los meses de junio y julio han sido los más productivos seguidos de marzo. La mayor producción se da en los cultivos enriquecidos (Tabla 5.6) aunque estadísticamente no se han encontrado diferencias significativas (Kruskal-Wallis: $p > 0,05$) con los cultivos sin suplemento de alimento.

En este experimento también se han observado diferencias significativas en relación a la profundidad a la que se depositan los capullos (Test Q de Cochran= 37,83; N=108; $p < 0,01$). El porcentaje de presencia de capullos es siempre mayor en la capa 2

En todos los tipos de cultivo se han encontrado diferencias entre la capa 2 y las otras dos capas. Entre las capas 3 y 1 sólo se encontraron diferencias significativas en los cultivos no enriquecidos (Figura 5.4).

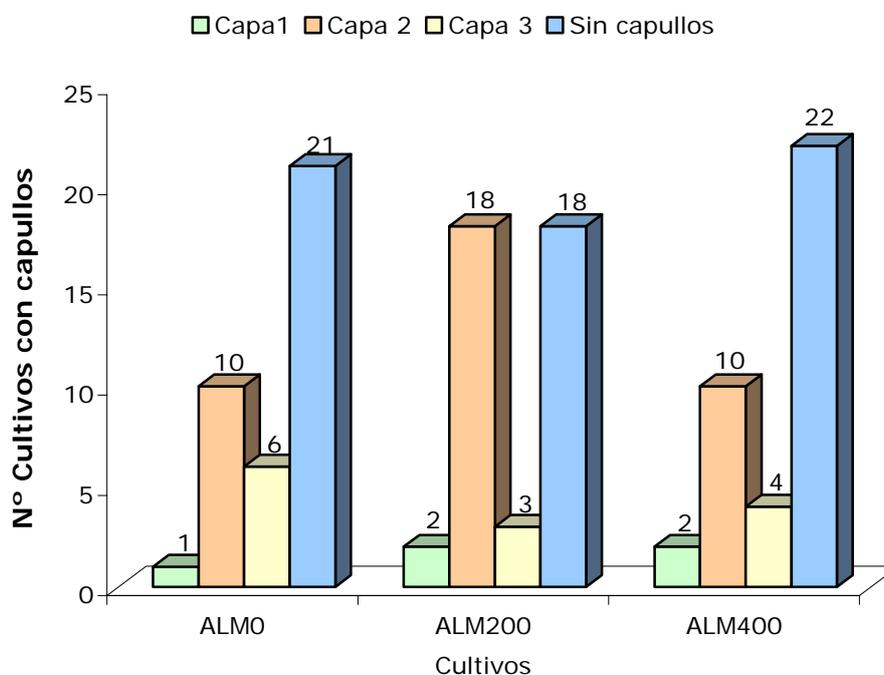


Figura 5.4. Número de cultivos con capullos según las diferentes profundidades, en el experimento 3 de reproducción.

En el 35,19% de los 108 microcosmos analizados ha aparecido al menos un capullo entre 10 y 20 cm; el 12,04% presenta capullos entre los 20 y 30 cm, y en el 4,63% de los microcosmos aparecieron capullos en la capa 1 (0-10 cm). En el 56,48% de los microcosmos no aparecieron capullos.

El 75,67% de los capullos aparecieron en la capa 2; frente al 17,57% en la capa 3 y a un 6,76% en la capa 1.

(3) Caracterización y desarrollo de los capullos

Para este estudio se han utilizado los 155 capullos recogidos y que se han podido incubar en los tres experimentos. La viabilidad total ha sido del 58,71%.

Su morfología es ovoide con uno de los extremos aguzado y oscuro, su color en el momento de ser encontrados y hasta que comienza a aparecer el embrión, es amarillento (Figura 5.5).

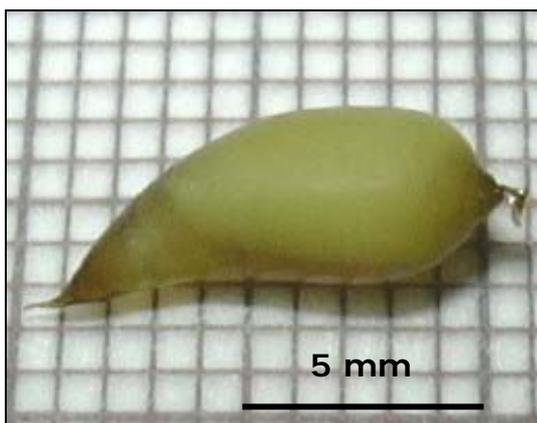


Figura 5.5. Fotografía de un capullo de *Hormogaster elisae*.

El peso medio, calculado para el total de los capullos de *H. elisae*, es de $127,87 \pm 30,03$ mg (mín.= 59,30 mg; máx.= 195,80 mg). La longitud media fue $11,43 \pm 1,52$ mm (mín.= 8,0 mm; máx. = 16,5 mm) y la anchura media de $4,95 \pm 0,35$ mm (mín.=4,0 mm; máx. = 6,0 mm).

En la Tabla 5.7 aparecen el peso, la longitud y la anchura medias de los capullos por experimento.

Experimento	Peso (mg)	Long. (mm)	Anch. (mm)	N
1 (Humedad-Temperatura)	125,71±30,86	11,25±1,48	-	78
2 (Densidad de población)	110,81±23,01	11,18±1,56	4,86±0,23	14
3 (suplemento de alimento)	134,33±28,84	11,71±1,53	4,97±0,37	63
Media Total	127,87±30,03	11,43±1,52	4,95±0,35	155

Tabla 5.7. Datos medios y desviaciones típicas del peso (mg), longitud (mm) y anchura (mm) de los capullos de los tres experimentos de reproducción; (N) número de capullos incubados.

Efecto del tipo de experimento

Si se comparan los capullos de los experimentos 2 y 3, procedentes de los cultivos con las mismas condiciones de humedad (15%), temperatura (15°C), densidad (4 individuos) y alimento (sin suplemento), no se observan diferencias significativas ni en el peso (ANOVA: $p > 0,05$), ni en el tamaño (Kruskal-Wallis; $p > 0,05$). No se han utilizado para la comparación, capullos procedentes del experimento 1 ya que las características de este experimento fueron diferentes a las de los otros dos.

Efecto de la humedad

Se ha comparado el peso y el tamaño de los capullos encontrados en los microcosmos mantenidos a 18°C y a 13°C, con 4 lombrices y sin suplemento de alimento, para estudiar un posible efecto de la humedad (15

ó 20%) y en ningún caso se han observado diferencias significativas (ANOVA; $p > 0,05$).

Efecto de la temperatura

Para estudiar las posibles diferencias de tamaño y peso de los capullos según la temperatura, se han utilizado aquellos capullos que proceden de cultivos bajo las mismas condiciones de humedad, densidad y alimento; no habiéndose detectado diferencias significativas (ANOVA; $p > 0,05$). Tampoco se ha encontrado un efecto combinado de la humedad y de la temperatura sobre el peso de los capullos (ANOVA; $p > 0,05$).

Efecto de la densidad

Ni el peso de los capullos (ANOVA; $p > 0,05$), ni el tamaño (Kruskal-Wallis; $p > 0,05$) se han visto afectados por la densidad de individuos en el cultivo. Se han considerado los cultivos a una humedad del 15%, cultivados a 15°C y sin suplemento de alimento (N=30).

Efecto del suplemento de alimento

Si se toman todos los capullos encontrados en cultivos con las mismas características de humedad, temperatura y densidad, se observan diferencias significativas en el peso de los capullos según el suplemento de alimento (Figura 5.6); concretamente entre los cultivos sin y con 200 g y 400 g de suplemento [ANOVA: $F(2, 64) = 3,91$; $p < 0,05$; N= 67]. Entre los cultivos con suplemento no se han detectado diferencias significativas.

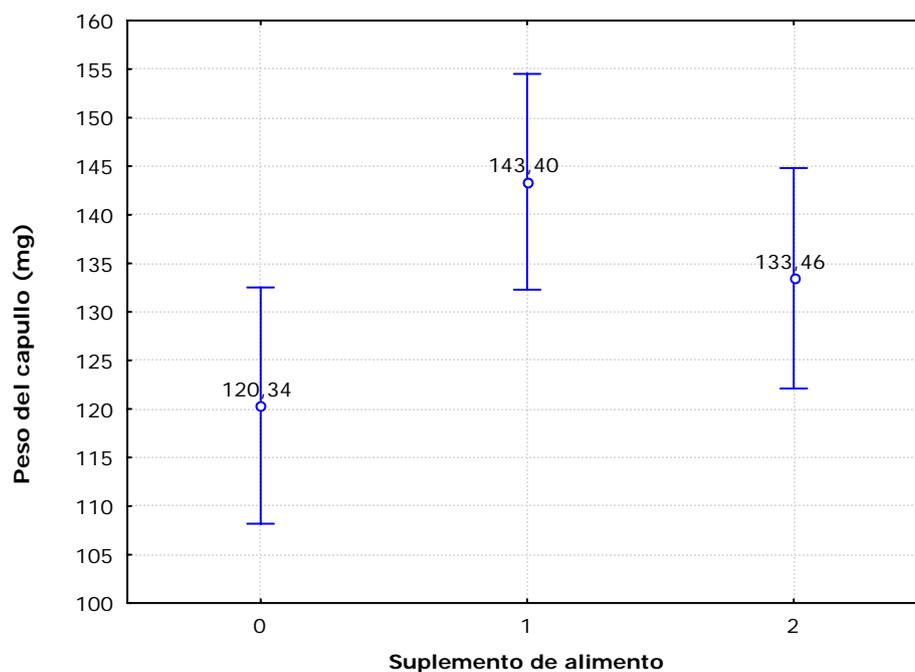


Figura 5.6. Representación de los pesos de los capullos según el suplemento de alimento. (0) sin suplemento; (1) 200 g de suplemento; (2) 400 g de suplemento.

(4) Caracterización y desarrollo de las lombrices nacidas

En todos los casos en los que el proceso ha llegado a termino, eclosionó un único individuo por capullo, con un peso medio de $151,71 \pm 46,52$ mg ($n=91$).

Si se compara el peso de las lombrices nacidas en cultivos a 18°C con las nacidas a 15°C , se detecta un efecto de la temperatura de incubación (ANOVA: $F(1, 89)=4,54$; $p<0,05$), siendo el peso menor a 15°C ($133,71 \pm 48,65$ mg; $n=22$) que a 18°C ($157,51 \pm 44,65$ g; $n=69$). Se han utilizado para este estudio, capullos procedentes de los tres experimentos.

Igualmente, el tiempo de desarrollo se ve afectado por la temperatura (ANOVA $F(1, 89) = 243,78$; $p < 0,01$), siendo mayor a 15°C ($134,89 \pm 25,71$ días; $n=22$) que a 18°C ($89,56 \pm 7,09$ días; $n=69$); La viabilidad de los capullos ha sido del 55% a 15°C y del 60% a 18°C .

El peso medio de los capullos es inferior al de las lombrices que nacen de ellos, lo que en principio podría parecer un resultado contrario a lo esperado, ya que sería lógico esperar que los neonatos pesasen menos que el capullo del que proceden y que abandonan al nacer.

Una posible explicación es que se produzca una hidratación del capullo (que procede de suelos al 15 ó 20% de humedad), cuando se le pasa a las placas Petri sobre papel de filtro humedecido a saturación. La otra posibilidad es que se produzca un rápido incremento de peso en las lombrices neonatas, bien porque se hidratan nada más nacer, bien porque sean capaces de ingerir papel de filtro. En este sentido hay que recordar que las placas de Petri se revisan cada 24 horas, por lo que es posible que los neonatos tengan varias horas de vida cuando son pesados.

La diferencia de peso entre los capullos y las lombrices que nacen de ellos, es de 14,16 mg si proceden de cultivos a 20% de humedad, y de 18,40 mg si lo hacen de cultivos al 15%.

Se ha observado una correlación positiva entre el peso de los capullos (x) y el de las lombrices al nacer (y) ($F(1,89) = 87,76$; $p < 0,01$) (Figura 5.7).

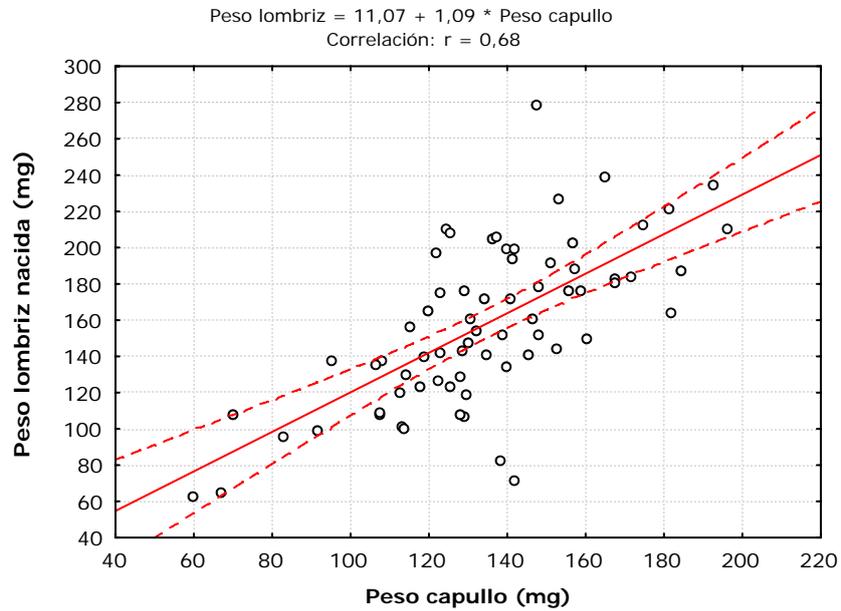


Figura 5.7. Representación gráfica de la relación entre el peso de los capullos y el peso de las lombrices eclosionadas.

ii) Estudio del crecimiento de *H. elisae*

(1) Aparición de los caracteres sexuales externos

(a) Datos del laboratorio

Las 38 lombrices eclosionadas en el laboratorio, utilizadas en este estudio, proceden de los capullos obtenidos en el experimento 1 de reproducción. Se han agrupado según la fecha de eclosión y las estaciones del año (**grupo 1**: marzo-mayo, n=14; **grupo 2**: junio-agosto, n=12; **grupo 3**: septiembre-noviembre, n=4; **grupo 4**: diciembre-febrero, n=5). Las lombrices que murieron durante el estudio, no se han considerado.

El crecimiento se ha seguido desde la fecha de eclosión hasta octubre de 2004, estudiando la aparición de los caracteres sexuales externos, papilas y clitelo.

Quince lombrices desarrollaron las papilas, de las que nueve pertenecían al grupo 1, cinco al grupo 2 y una al grupo 3. En seis de ellas se desarrolló el clitelo (Tabla 5.8).

Al haberse realizado este experimento en un periodo de tiempo de poco más de un año, las lombrices que nacieron entre septiembre y febrero

(grupos 3 y 4) no han tenido tiempo suficiente para poder desarrollar ni las papilas ni el clitelo.

Grupo	Papilas		Clitelo		
	Tiempo	Peso	Tiempo	Peso	
1 (n=14)	Media y D.E	348,33±42,93 (n=9)	2,28±0,29	480 ±60 (n=5)	3,41±0,46
	Máx.	420	2,73	540	3,90
	Mín.	270	1,85	390	2,87
2 (n=12)	Media y D.E	321±22,75 (n=5)	1,75±0,37	390 (n=1)	2,37
	Máx.	345	2,19		
	Mín.	285	1,22		
3 (n=4)	Media y D.E	180 (n=1)	2,62		
	Media y D.E (datos totales)	328±55,22 (n=15)	2,12±0,41	465±65,04 (n=6)	3,24±0,59

Tabla 5.8. Número de lombrices que han desarrollado las papilas y el clitelo (n). Días transcurridos hasta la aparición de las papilas y el clitelo. Peso medio, en gramos, de la lombriz en el momento de la aparición de las papilas y del clitelo. Desviación estándar (D.E).

El 64,28% de las lombrices nacidas entre marzo y mayo (grupo 1), han desarrollado las papilas en torno al año de nacer, de ellas sólo el 35,71% desarrolló el clitelo y lo hizo alrededor de los 16 meses. De las nacidas entre junio y agosto (grupo 2), el 41,66% desarrollaron las papilas, y lo hicieron en menos de un año, en torno a 10 meses y de las que sólo una llegó a desarrollar el clitelo (8,33%), a los 13 meses. En el grupo 3, sólo una de las lombrices nacidas entre septiembre y octubre llegó a desarrollar las papilas, tardando seis meses en hacerlo, pero no llegó a desarrollar el clitelo.

En general, las lombrices del grupo 1, nacidas en primavera, han tardado más tiempo en desarrollar las papilas que las del grupo 2, nacidas en verano, lo mismo sucede con el clitelo. Las lombrices del grupo 1 desarrollan las papilas y el clitelo con un mayor peso corporal que las del grupo 2. Aunque en ningún caso se han encontrado diferencias estadísticamente significativas (ANOVA; $p > 0,05$) según el grupo ni el mes en el que eclosionaron las lombrices.

Independientemente del grupo al que pertenezcan, todas coinciden en desarrollar las papilas de marzo a mayo, centrándose la mayoría de las veces en el mes de abril. En cuanto al clitelo, lo desarrollan desde finales de junio hasta septiembre.

(b) Datos del campo

Con los datos obtenidos entre febrero de 1993 y octubre de 1994, a partir de capullos traídos del campo y cultivados en el laboratorio hasta su eclosión se ha realizado un estudio similar al efectuado en el experimento anterior.

Se ha trabajado con un total de 36 lombrices nacidas en el laboratorio, que se han agrupado según la fecha de eclosión en cuatro grupos similares a los del apartado anterior (**grupo 1**: marzo-mayo, $n=15$; **grupo 2**: junio-agosto, $n=10$; **grupo 3**: septiembre-noviembre, $n=3$; **grupo 4**: diciembre-febrero, $n=8$) (Tabla 5.9).

Grupo	Papilas		Clitelo		
	Tiempo	Peso	Tiempo	Peso	
	Media y D.E	364,13±99,62	3,14±0,76	511,07±117,06	4,19±1,01
1	Máx.	541	4,73	671	6,24
(n=15)	Mín.	212	1,97	317	2,94
	Media y D.E	406,90±82,16	2,98±0,71	552,70±51,60	4,52±1,01
2	Máx.	485	3,88	618	6,05
(n=10)	Mín.	244	2,25	468	2,52
	Media y D.E	335,67±89,63	2,78±0,32	436,33±61,81	3,51±1,16
3	Máx.	428	3,10	474	4,61
(n=3)	Mín.	249	2,45	365	2,30
	Media y D.E	399,87±138,36	3,07±1,17	539,37±145,57	4,04±0,78
4	Máx.	617	5,29	664	5,47
(n=8)	Mín.	235	1,54	340	2,71
(n=36)	Media y D.E (datos totales)	381,58±102,78	3,05±0,81	522,69±107,89	4,16±0,97

Tabla 5.9. Número de lombrices que han desarrollado las papilas y el clitelo (n). Días transcurridos hasta la aparición de las papilas y el clitelo. Peso medio, en gramos, de la lombriz en el momento de la aparición de las papilas y del clitelo. Desviación estándar (D.E). Datos basados en capullos recogidos durante los años 1993-1994.

Con estos datos, también se compararon los pesos de las lombrices y los tiempos de aparición de las papilas y del clitelo según el grupo y el mes en el que éstas nacieron, y en ningún caso se han encontrado diferencias significativas (ANOVA; $p > 0,05$).

Tampoco se ha observado una influencia del mes de nacimiento sobre el tiempo de aparición de las papilas (ANOVA: $p > 0,05$), ni sobre el tiempo de aparición del clitelo (K-W; $p > 0,05$).

El desarrollo de las papilas se produce fundamentalmente en octubre y junio; mientras que el clitelo se produce principalmente en los meses de octubre y noviembre.

Los tiempos observados en el material de 1993-1994 son mayores que los obtenidos en este estudio, aunque no se han encontrado diferencias significativas entre unos y otros (ANOVA; $p > 0,05$). Sin embargo, el peso de los individuos al desarrollar las papilas y el clitelo, ha sido significativamente mayor en los ejemplares estudiados en la campaña 1993-1994 (ANOVA $F(1, 49) = 17,61$; $p < 0,01$ para las papilas y ANOVA $F(1, 40) = 5,39$; $p < 0,05$ para el clitelo).

Considerando los datos de los dos estudios, aquellas lombrices que desarrollaron las papilas en el mes de junio han tardado en torno a 201 días (6,6 meses) en desarrollar el clitelo; sin embargo, las que las desarrollaron en octubre han tardado 107 días de media (3,5 meses). En un caso sucedió a los 385 días, lo que hace que la media aumente; si no consideramos dicho dato, la media sería de 78 días (2,6 meses).

(2) Influencia de la densidad de población y del alimento

Tanto en el experimento de densidad de población como en el de suplemento de alimento se ha producido un incremento en el peso de las lombrices (Tabla 5.10), siendo este más marcado en los cultivos con dos lombrices (D2) y en los cultivos con suplemento de alimento; aunque en ningún caso las diferencias fueron significativas, debido probablemente a la alta variabilidad de los datos.

Experimento	Cultivo	mg·g lombriz ⁻¹ ·día ⁻¹	Estivación (%)	Mortalidad (%)
Densidad	D2	2,04 (1,23)	1,59	0
	D4	0,85 (0,86)	3,57	0,79
	D8	0,10 (0,75)	10,12	4,36
Alimento	ALM0	1,48 (1,21)	5,09	1,85
	ALM200	2,70 (0,93)	4,40	0,46
	ALM400	3,35 (1,08)	2,78	1,62

Tabla 5.10. Incremento diario de peso (entre paréntesis el error estándar) de *H. elisae*, expresado como mg·g lombriz⁻¹·día⁻¹; tasa de estivación y de mortalidad en cada experimento. *Experimento de densidad:* cultivos con dos lombrices (D2), cuatro lombrices (D4), ocho lombrices (D8). *Experimento de suplemento de alimento:* (ALM0) no se añadió suplemento de alimento; (ALM200) se añadieron 200 g de suelo tamizado a 250 µm; (ALM400) se añadieron 400 g de suelo tamizado a 250µm.

(a) Efecto de la densidad

Como muestra la Tabla 5.10, el incremento medio diario de peso en el experimento de densidad, es mayor en aquellos cultivos en los que conviven dos individuos, mientras que en los cultivos con 4 y 8 individuos

apenas se incrementa el peso. Estadísticamente no se han encontrado diferencias significativas (ANOVA; $p > 0,05$), quizás porque los errores estándar son muy altos.

Hay que destacar que en los cultivos con 8 ejemplares se ha producido una mayor tasa de mortalidad y de estivación (Tabla 5.10), lo que puede influir en el incremento medio de peso de las lombrices.

El crecimiento de *H. elisae* en los cultivos con 2 y 4 individuos ha sido similar hasta el mes de abril, momento en el que se produce un incremento muy acentuado en los cultivos con 2 individuos (Figura 5.8).

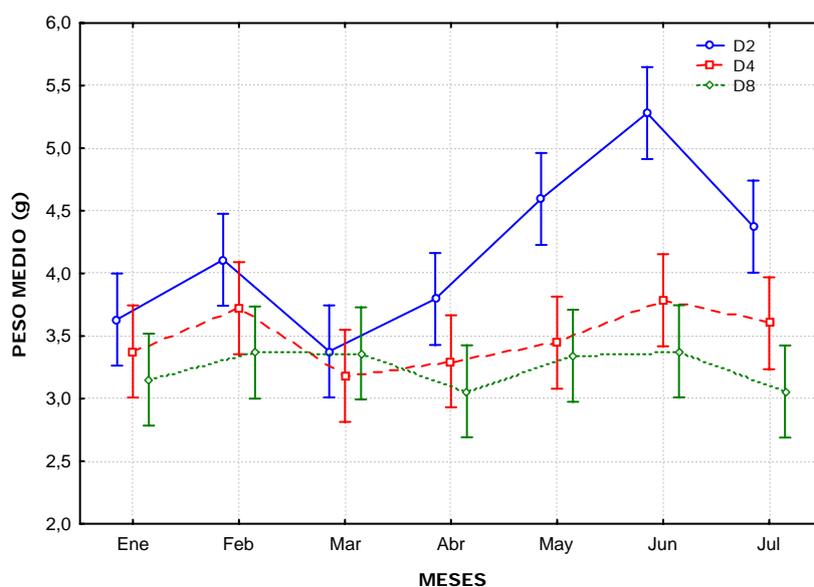


Figura 5.8. Evolución del peso de las lombrices en los cultivos de densidad. D2: dos individuos; D4: cuatro individuos; D8: ocho individuos.

En los cultivos con 8 individuos el peso medio se ha mantenido más o menos constante a lo largo del experimento. En los tres tipos de cultivo se produce una disminución del peso de febrero a marzo y de junio a julio, especialmente marcada en los cultivos D2. Esta disminución coincide con los meses de mayor producción de capullos (Tabla 5.5).

Se han observado diferencias significativas (ANOVA F (2, 30)=6,19; $p < 0,01$) entre el peso medio inicial y final en los cultivos D2. También entre el peso final de D2 con los otros dos cultivos (Tabla 5.11).

	D2	D4	D8
Peso inicial (PI)	3,63 ± 0,10 a	3,38 ± 0,10 a	3,15 ± 0,07 a
Peso final (PF)	4,38 ± 0,48 b	3,60 ± 0,37 a	3,06 ± 0,36 a

Tabla 5.11. Peso medio inicial y final (g) de las lombrices en los diferentes cultivos de densidad. Letras diferentes indican diferencias significativas.

(b) Efecto del suplemento de alimento

El incremento diario de peso ha sido mayor en los cultivos a los que se añadió 400 g de suelo tamizado a 250 μm , que en los otros dos tipos de cultivos, aunque no se han apreciado diferencias estadísticamente significativas (Tabla 5.10).

Como se aprecia en la Figura 5.9 inicialmente hubo un aumento lineal del peso en los tres microcosmos; en los que no se añadió un suplemento de alimento, después del incremento inicial, el peso se mantuvo más o menos estable durante todo el experimento aunque aumentó en junio, para decrecer nuevamente en julio.

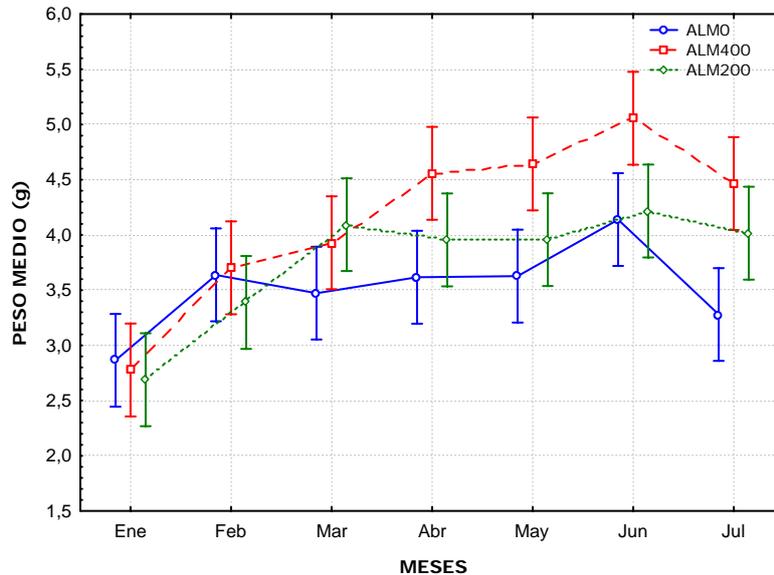


Figura 5.9. Evolución del peso de las lombrices en los cultivos con suplemento de alimento. ALM0: sin suplemento; ALM200: con 200 g de suelo tamizado a 250 μm ; ALM400: con 400 g de suelo tamizado a 250 μm .

En los cultivos enriquecidos con 200 g de la fracción menor de 250 μm , se dio un fuerte incremento hasta marzo, estabilizándose hasta el fin del experimento.

Mientras que en los cultivos enriquecidos con 400 g de fracción menor de 250 μm , el incremento de peso se produjo linealmente hasta junio, decreciendo ligeramente en julio. En los tres tipos de cultivos se

produce, por tanto, un descenso en el peso en el mes de julio, que como en el experimento anterior coincide con el momento en que la puesta de capullos fue mayor (Tabla 5.6).

Se han observado diferencias significativas entre el peso inicial y final en los cultivos con suplemento de alimento (ANOVA F (2,30= 8,57; $p < 0,01$), pero no entre los cultivos sin suplemento. También se han visto diferencias en el peso final entre los cultivos sin suplemento de alimento y aquellos con suplemento (Tabla 5.12).

	ALMO	ALM200	ALM400
Peso inicial (PI)	2,86 ± 0,11 a	2,69 ± 0,13 a	2,78 ± 0,14 a
Peso final (PF)	3,28 ± 0,48 a	4,02 ± 0,28 b	4,47 ± 0,74 b

Tabla 5.12. Peso medio inicial y final (g) de las lombrices en los diferentes cultivos de suplemento de alimento. Letras diferentes indican diferencias significativas.

En este experimento, el incremento de peso en los tres cultivos ha sido alto, especialmente en los cultivos con suplemento de 400 g de suelo tamizado a 250 μm (Tabla 5.12).

d) Discusión

En los estudios previos realizados por nuestro grupo, sobre la reproducción de *H. elisae* en laboratorio, se habían utilizado microcosmos de 10 cm de profundidad, sin obtener resultados satisfactorios. Solamente Garvín *et al.*, (2002) obtuvieron una tasa de producción de capullos excepcionalmente elevada ($2,88 \text{ capullos} \cdot \text{lombriz}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$), pero hasta el presente trabajo no se había conseguido la repetición de esos resultados.

Butt (2002) y Reinecke y Viljoen (1991) mostraron la importancia de la profundidad del cultivo en la reproducción de las lombrices de tierra en el laboratorio, señalando estos últimos que *Eisenia fetida* tenía una producción de capullos un 43% inferior en cultivos de 10 cm de profundidad que a 15 cm, un 42% inferior que a 20 cm y un 38% inferior que a 25 cm. Por estas razones decidimos aumentar la profundidad de los microcosmos hasta 30 cm, con lo que conseguimos no sólo mejorar los resultados obtenidos hasta el momento, sino también la repetición de los resultados en sucesivos experimentos.

En el presente trabajo se ha conseguido que *H. elisae* produzca capullos en el laboratorio durante todo el año, como ocurre con otras especies de lombrices de tierra, *Lumbricus terrestris*, *Allolobophora longa*, *Octolasion cyaneum* (Butt, 2002) o *Eisenia fetida* (Hartenstein *et al.*, 1979).

Valle *et al.*, (1997) observaron que la población de *H. elisae* en condiciones de campo en El Molar, producía capullos a lo largo de todo el año; aunque el número era mínimo durante los meses más secos del verano, atribuyendo la presencia en el suelo de estos capullos a puestas realizadas en los meses anteriores. En nuestro caso la producción de capullos no ha disminuido durante los meses estivales, siendo julio uno de los meses más productivos en los distintos experimentos realizados.

Aunque tal y como afirma (Garvín, 2000), durante los meses de verano se produce en *H. elisae* una interrupción del desarrollo de los espermatozoides, los embudos masculinos y las espermatecas están llenos de esperma, lo que supone que existe una reserva de espermatozoides y por tanto una posibilidad de cópula en cualquier momento del año.

Las diferencias en la producción de capullos entre el campo y el laboratorio, pueden deberse a que en El Molar durante el verano se dan unas fuertes condiciones de sequía y las temperaturas medias son muy altas, en torno a los 24°C, cuando la media del resto del año es de 11°C. Las altas temperaturas y la falta de humedad llevarían a que la población se vea obligada a estivar, pasando a un estado en el que el metabolismo se ralentiza y la energía se invierte en su mantenimiento, no pudiendo copular ni poner capullos (Garvín, 2000). Sin embargo, en el laboratorio *H. elisae* no entra en estivación, ya que las condiciones son constantes y favorables, por lo que pueden invertir la energía disponible en la puesta de capullos.

Hay que destacar que en el mes de julio se produce un aumento en la producción de capullos, coincidiendo con una disminución del peso de las lombrices maduras, lo que parece lógico puesto que estos dos procesos (producción de capullos y producción de biomasa) están negativamente correlacionados (Zhenjun, 2004; Ortiz-Ceballos *et al.*, 2005), de forma que al invertir la energía en la producción de capullos, los individuos no crecen e incluso disminuyen de peso.

La tasa de producción de capullos de *H. elisae*, obtenida en el experimento 1 (influencia de la humedad y la temperatura) de este estudio ($0,87 \text{ cap}\cdot\text{lombriz}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$), es similar a la observada por Jiménez (1999) para *Martiodrilus carimaguensis* (especie anécica) en un estudio realizado en Colombia, pero muy baja, si la comparamos con las observadas en otras especies, como *E. fetida*, que presenta una tasa de $7,17 \text{ cap}\cdot\text{lombriz}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$ (Zhenjun, 2004), *Pontoscolex corethrurus* con una tasa de $118 \text{ cap}\cdot\text{lombriz}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ (Bhattacharjee y Chaudhuri, 2002), *A. longa* con una producción media estimada de $15 \text{ cap}\cdot\text{lombriz}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ y *A. rosea* con $30\text{-}40 \text{ cap}\cdot\text{lombriz}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ (Holmstrup, 1999), tasa que este autor atribuye a que en el campo los individuos pueden acceder a diferentes recursos alimenticios.

La tasa obtenida en el experimento 3, en los microcosmos con suplemento de alimento ($2,29 \text{ cap}\cdot\text{lombriz}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$), es similar a la obtenida por Garvín (2000) para esta especie. Sin embargo hay que tener en cuenta que estos valores pueden deberse a que el suelo utilizado por este autor

para realizar sus microcosmos procede de otra localidad, Redueña, donde el suelo es más rico en carbono que el de El Molar, con un porcentaje próximo al que presentan los cultivos de El Molar con suplemento de alimento.

En cualquier caso, hay que señalar que esta tasa, aunque sea baja, está por encima de la mencionada en la literatura para otras especies endogeas oligohúmicas, como *Dichogaster terrea-nigrae* (1,9 cap·lombriz⁻¹·año⁻¹), *Millsonia ghanensis* (1,3 cap·lombriz⁻¹·año⁻¹) (Lavelle, 1978) o *M. carimaguensis* (0,25 cap·lombriz⁻¹·año⁻¹) (Jiménez, 1999). *H. elisae* presenta semejanzas con *Millsonia* sp., quizás debido al tipo de clima; ya que entre el clima tropical y mediterráneo hay algunas similitudes, como que en ambos se dan dos periodos de lluvias que alternan con otros más secos.

Parece difícil que una tasa tan baja de producción de capullos pueda garantizar el mantenimiento de las poblaciones, por lo que estos datos deben interpretarse como el resultado de experimentos u observaciones todavía no totalmente optimizadas, y que no responden fielmente a la realidad del ciclo de esta especie.

Son varias las hipótesis que podrían explicar la baja tasa de producción de capullos de *H. elisae* en nuestros experimentos:

Podría ser que la producción máxima encontrada de 2,29 cap·lombriz⁻¹·año⁻¹, fuese suficiente para mantener una población viable. Esta hipótesis

no nos parece muy pausable, aunque al ser *H. elisae* una especie endogea, se podría pensar que está bien protegida frente a unas condiciones ambientales desfavorables como la desecación, el calor y la depredación, por lo que no necesitaría producir muchos capullos, tal y como apuntan Phillipson y Bolton (1977) para *A. rosea*, ya que podría refugiarse en las capas más profundas del suelo donde podría entrar en paradiapausa.

Este tipo de comportamiento es típico en las especies K-estrategas (Jiménez, 1999). Según Lavelle (1981) las lombrices endogreas oligohúmicas generalmente son de gran tamaño y se caracterizarían por vivir en el interior del suelo alimentándose de recursos energéticamente pobres, lo que las llevaría a tener un metabolismo lento y un escaso esfuerzo reproductor, lo que podría justificar la baja producción de capullos por parte de *H. elisae*.

También es posible que no hayamos conseguido optimizar totalmente el proceso de cultivo, ni encontrado las condiciones adecuadas, para que *H. elisae* se reproduzca en el laboratorio de forma sostenible. Nuestra intención es seguir explorando esta hipótesis, modificando los tipos de microcosmos, los suplementos alimenticios y las condiciones de los cultivos.

La tasa de eclosión media de los capullos encontrados en este trabajo (63,23%) es menor que la observada por algunos autores (Lavelle, 1978; Kaushal *et al.*, 1999) para especies tropicales (95 y 82% respectivamente); aunque es alta en comparación con lo observado por Garvín (2000) para la

misma especie, ya que obtuvo una tasa del 16,70% en cultivos monoespecíficos.

El número de individuos eclosionados por capullo es variable, no sólo entre especies sino también dentro de una misma especie, siendo lo más común el desarrollo de un único embrión (Lavelle, 1981). En nuestro estudio, siempre ha eclosionado un único individuo de *H. elisae* por capullo; aunque, en otros cultivos realizados en laboratorio con esta especie, a partir de capullos procedentes del campo (Valle *et al.*, 1998), excepcionalmente han eclosionado dos individuos. En otras especies de lombrices de tierra como *A. caliginosa* (Garvín, 2000; Ramajo, com. pers.), *E. fetida* (Muñoz-Pedreros *et al.*, 1997) o *L. terrestris* (Butt *et al.*, 1994b), los nacimientos dobles, e incluso triples, son más comunes.

En nuestros experimentos, *H. elisae* deposita los capullos mayoritariamente entre 10 y 20 cm, en contra de lo observado por Valle *et al.*, (1997) en el campo, donde la mayoría de los capullos son depositados entre 20 y 30 cm y sólo excepcionalmente lo hacen por encima de 20 cm. Esta aparente contradicción podría deberse a que en el experimento de Valle *et al.*, (1997) las condiciones de humedad y temperatura eran más fluctuantes y las capas superficiales estaban más expuestas a periodos de desecación y bajas temperaturas que las capas profundas, por lo que las lombrices tenderían a buscar aquellas zonas que estuviesen menos sometidas a las variaciones estacionales. En el laboratorio, las condiciones

ambientales son más estables y por tanto puede ser suficiente para las lombrices la protección brindada por el suelo.

Aunque Díaz Cosín *et al.*, (1996) advirtieron un mayor crecimiento de *H. elisae* en cultivos al 20% de humedad que al 15%, aquí hemos observado un efecto contrario relativo a la producción de capullos, siendo ésta mayor al 15%, humedad que se asemeja más a la media del suelo de El Molar en los meses de otoño y primavera (15,91%), periodos que coinciden con las fases reproductoras de esta especie (Garvín *et al.*, 2003).

Pese a que son numerosos los autores que indican la importancia de la temperatura en los procesos reproductores de las lombrices de tierra (Phillipson y Bolton, 1977; Fayolle *et al.*, 1997; Zhenjun, 2004), en las condiciones experimentales de este estudio la temperatura no ha sido determinante en el éxito reproductor de *H. elisae*.

Sin embargo, se ha podido detectar que existe una cierta influencia de la temperatura sobre algunos aspectos del proceso reproductor, como el tiempo de desarrollo de los capullos [menor a 18°C ($87,56 \pm 7,09$ días) que a 15°C ($134,89 \pm 25,71$ días)]. Un tiempo medio (111,26 días) considerablemente más alto que el observado previamente por Díaz Cosín (com. pers.) a partir de capullos procedentes del campo ($32,35 \pm 10,32$ días), de los que se desconocía la edad en el momento de su captura, por lo que estos datos no son en absoluto comparables.

Nuestros resultados coinciden con lo señalado por otros autores (Gerard, 1960; Butt *et al.*, 1994b; Boström y Lofs, 1996; Holmstrup, 1999), que estudiaron la importancia de la temperatura sobre el tiempo de incubación y observaron una reducción de este periodo a medida que aumentaba la temperatura. Si se compara el tiempo de eclosión de *H. elisae* a 15°C, con el de *A. caliginosa* (70-84 días) (Boström y Lofs, 1996), *A. longa* (54,1 días) o *A. rosea* (52 días) (Holmstrup, 1999), se aprecia que este tiempo de eclosión es muy alto, posiblemente debido al mayor tamaño de *H. elisae*, que implicaría la necesidad de más tiempo de desarrollo, aunque hay que señalar que Monroy *et al.* (2004), indican un tiempo de desarrollo de 66 días para otra especie de gran tamaño como es *O. complanatus*. Esta diferencia entre *H. elisae* y *O. complanatus* puede deberse a que ambas especies pertenecen a categorías ecológicas diferentes; siendo *H. elisae* una endogea oligohúmica, con un metabolismo más lento que las anécicas (Lavelle, 1981).

Nuestros resultados y los datos disponibles sobre reclutamiento de juveniles en El Molar (Valle *et al.*, 1997) sugieren que el periodo de incubación de *H. elisae* en condiciones de campo es muy variable, y está relacionado con las condiciones ambientales, principalmente de temperatura y humedad; de forma que cuando las condiciones son desfavorables, la velocidad de desarrollo de los capullos se ralentiza.

Según lo obtenido en los experimentos de tipo 2, la densidad de población, al igual que la temperatura, no ha sido un factor claramente

determinante en la reproducción de *H. elisae*; aunque, como indican Butt *et al.*, (1994a) para *L. terrestris*, en los cultivos con mayor densidad de población (8 individuos) se ha producido una ligera pérdida de peso, un aumento de la mortalidad y de la estivación y una disminución en la reproducción; al contrario que en los cultivos con densidades menores (2 y 4 individuos).

De todas formas, debido a lo limitado del número de capullos encontrados y por tanto a la baja productividad, tenemos que considerar los resultados obtenidos con mucha prudencia. Quizás la baja efectividad de este experimento pueda deberse a que la mayor parte de las lombrices ya habían sido utilizadas en el experimento 1 de reproducción, por lo que podría darse en ellas una fatiga reproductora (Butt *et al.*, 1994a), lo que podría explicar la poca producción de capullos.

La cantidad de alimento ha influido tanto en el crecimiento de las lombrices como en la tasa de producción de capullos, siendo ambas variables mayores en los cultivos con suplemento. Esto coincide con lo señalado por Reinecke y Viljoen (1990b), que observaron una disminución en la producción de capullos de *Eisenia fetida* al reducir la cantidad de alimento, disminución que iba asociada a cambios en la biomasa de las lombrices. También Fayolle *et al.*, (1997) advirtieron la influencia de los recursos alimenticios sobre la producción de capullos de *Dendrobaena veneta*, y Gerard (1967) afirmó que el estado de nutrición del adulto podía influir en la producción de capullos.

Los ejemplares utilizados en este estudio se han cultivado aislada e individualmente, por lo que la aparición de los caracteres sexuales externos refleja una pauta intrínseca que desencadena estos procesos independientemente de la presencia de otros individuos.

El tiempo de aparición de los caracteres sexuales es variable de unas especies a otras y dentro de una misma especie depende en gran medida de factores como la humedad, la temperatura o la calidad de alimento (Fayolle *et al.*, 1997).

El tiempo de maduración de *H. elisae* en laboratorio es similar al observado por Evans y Guild (1948) para *E. fetida*, 463,75 días, aunque para esta misma especie otros autores (Muñoz-Pedreros *et al.*, 1997) han observado un tiempo de desarrollo del clitelo de 152,6 días (21,8 semanas).

En *H. elisae* la aparición de las papilas se produce a los $328 \pm 55,22$ días (10,78 meses) y la del clitelo a los $465 \pm 65,04$ días (15,29 meses); tiempo similar, aunque algo inferior, al observado por Díaz Cosín (com. pers.) para esta especie (aparición de las papilas a los $374,90 \pm 102,76$ días y del clitelo a los $513,12 \pm 105,78$ días). Aún así, es un tiempo alto en comparación con otras especies como *Dendrobaena subrubicunda* y *Lumbricus rubellus*, que presentan un tiempo de aparición del clitelo, a temperatura ambiente, de 112 días (16 semanas) y 179,2 días (25,6 semanas) respectivamente (Muñoz-Pedreros *et al.*, 1997). Para *A.*

chlorotica el tiempo de aparición de los caracteres sexuales varía entre 119-13 días (17-19 semanas) a 15°C (Graff, 1953) y 91 días (13 semanas) a 18°C (Michon, 1954). Monroy *et al.* (2004) hablan de un tiempo de maduración para *O. complanatus* de 150 días.

La aparición del clitelo de los ejemplares cultivados en el laboratorio, se produce fundamentalmente de octubre a mayo; esto coincide con lo señalado por Garvín *et al.*, (2002), que sugieren dos periodos de cópula para esta especie, uno a finales de invierno y principios de primavera, y otro entre otoño e invierno. Igualmente, Valle *et al.*, (1997) encontraron individuos clitelados de *H. elisae* en El Molar a lo largo de todo un año, pero el mayor número apareció a finales de invierno y principios de primavera.

En resumen, las condiciones más propicias para cultivar esta especie en el laboratorio, teniendo en cuenta los porcentajes de humedad, temperatura, suplemento de alimento y densidad, utilizados en nuestros experimentos, serían:

Cultivos con una profundidad superior a 10 cm. Los cultivos de 30 cm dan buenos resultados.

Humedad del 15%

Temperatura de 13, 15 ó 18°C

Suplemento de alimento, consistente en 200-400 g de suelo tamizado a 250 µm.

Densidad inferior a 8 individuos, obteniéndose buenos resultados con densidades de 2 y 4 individuos por cultivo.

Sin embargo, en vista de los resultados, y principalmente a la baja productividad de capullos, el método de reproducción utilizado nos parece que no está suficientemente optimizado y sería necesario continuar con esta línea de trabajo para mejorarlo.

6) Estudio de la evolución de una población de *H. elisae*

a) Introducción

Para tener un mejor conocimiento de la dinámica de poblaciones de un grupo de organismos es importante abordar algunos aspectos clave que permitan conocer la composición y estructura de la población (Lavelle, 1978), lo que implica el estudio de muchos aspectos relacionados con la distribución de los individuos en diferentes clases de edades. Esto no es fácil, ya que no siempre existen, o se pueden aplicar, criterios para determinar la edad de los individuos de un modo fiable.

Si se conoce la edad de los individuos, estos pueden agruparse de diferentes formas, una de ellas es, por ejemplo, formando cohortes. Según Margalef (1974), una cohorte es un conjunto de individuos nacidos simultáneamente, que forman una población homogénea, que está sometida a cierta mortalidad y al crecimiento de cada uno de los individuos supervivientes.

El estudio de las cohortes en lombrices de tierra no ha sido muy utilizado, aunque hay algunos precedentes (Lavelle, 1978; Jiménez, 1999). Se trata de un tipo de estudio demográfico bastante útil que ayuda a conocer mejor la estructura y dinámica de las poblaciones a estudiar, ya

que en condiciones favorables permite hacer una estimación de la fecundidad, de la tasa de crecimiento y de la supervivencia de las poblaciones naturales, a través del examen de las variaciones de su estructura de pesos (Lavelle, 1978), lo que posibilita conocer el número de generaciones que constituyen la población en cuestión (Jiménez, 1999).

La mayoría de las especies no se reproducen de forma continua, sino que lo hacen en periodos separados de tiempo, de forma que tras cada periodo de reproducción hay una incorporación de nuevos individuos a la población (una nueva cohorte), que en ocasiones puede estar bien definida y ser "separable" de las demás utilizando las técnicas adecuadas, aunque en otras no sea posible o resulte muy difícil.

El análisis de las cohortes puede realizarse utilizando histogramas en los que se representa la estructura de pesos de la población estudiada, de forma que las discontinuidades en la gráfica pueden permitir establecer cuales son las diferentes cohortes que constituyen la población en cada momento.

En el caso de las lombrices de tierra la aplicación de este método no es fácil porque no existen criterios adecuados que permitan determinar de forma fiable la edad de los diferentes individuos de una población, por lo que los autores que han aplicado este método han optado por establecer las cohortes atendiendo al peso de los individuos (Lavelle, 1978).

Hay que señalar que esto puede producir serios problemas en especies en las que existen ciclos anuales con momentos en los que pueden producirse pérdidas de peso, tal y como sucede en el caso de las especies de lombrices de tierra que pasan por procesos de estivación (Ruiz, 2003), ya que la pérdida de peso producida durante estas etapas, puede hacer que se solapen los pesos de individuos de diferentes edades, como es el caso de *H. elisae*, y se mezclen las posibles cohortes, haciendo así el análisis más difícil.

El método de las cohortes es algo más fácil de interpretar en especies de las que ya se tiene un cierto grado de conocimiento de su dinámica y ciclo biológico. En este sentido, algunos aspectos de la dinámica de poblaciones en *H. elisae* han sido estudiados con anterioridad por Valle *et al.*, (1997, 1999) y Valle *et al.*, (1998) y Garvín *et al.*, (2003), que han publicado algunos datos sobre el crecimiento y la reproducción de esta especie, datos que pueden ayudar en el estudio que se pretende hacer aquí.

La integración de estos datos previos, junto con las aportaciones que puedan derivarse de la aplicación del método de las cohortes, podrían permitir aumentar nuestros conocimientos sobre algunos aspectos de la dinámica de poblaciones de *H. elisae* en El Molar.

b) Material y métodos

Para este estudio se han utilizado datos obtenidos en una serie de muestreos realizados en El Molar entre noviembre de 1992 y octubre de 1993, de los que se han extraído los valores de número y peso de los individuos de *H. elisae*. Estos datos ya han sido utilizados parcialmente en un trabajo anterior sobre algunos aspectos de la dinámica de poblaciones de esta especie (Valle *et al.*, 1997). Estos ejemplares estaban conservados en formol y se han pesado tras escurrirlos y secarlos durante unos segundos sobre papel de filtro.

Para el establecimiento de las cohortes se han elaborado histogramas en los que se representa la frecuencia de los individuos según su peso. Se han tomado intervalos de 0,2 g de peso, ya que el peso inicial de los individuos de *H. elisae* al nacer está en torno a los $0,15 \pm 0,05$ g, lo que permite utilizar este intervalo para poder reconocer la cohorte formada por los individuos recién nacidos.

Para ayudar a interpretar los resultados obtenidos con el método de las cohortes, se han agrupado también los individuos capturados de otras formas. En primer lugar se han dividido en tres intervalos de peso:

Intervalo 1: 0-1 g

Intervalo 2: 1,1-2 g

Intervalo 3: > 2 g

También se han agrupado los individuos en función del grado de madurez sexual en inmaduros (si no han desarrollado ningún carácter sexual externo), semimaduros (si no han desarrollado el clitelo pero sí las papilas) y maduros (si han desarrollado el clitelo).

Además se han considerado los datos de crecimiento en laboratorio de *H. elisae* obtenidos por Valle et al., 1998 y los datos del tiempo de eclosión de los capullos vistos en el capítulo anterior de esta Tesis.

c) Resultados

En la Figura 6.1 se representa el número de individuos por metro cuadrado, en intervalos de 0,2 g, durante los 12 meses de muestreo.

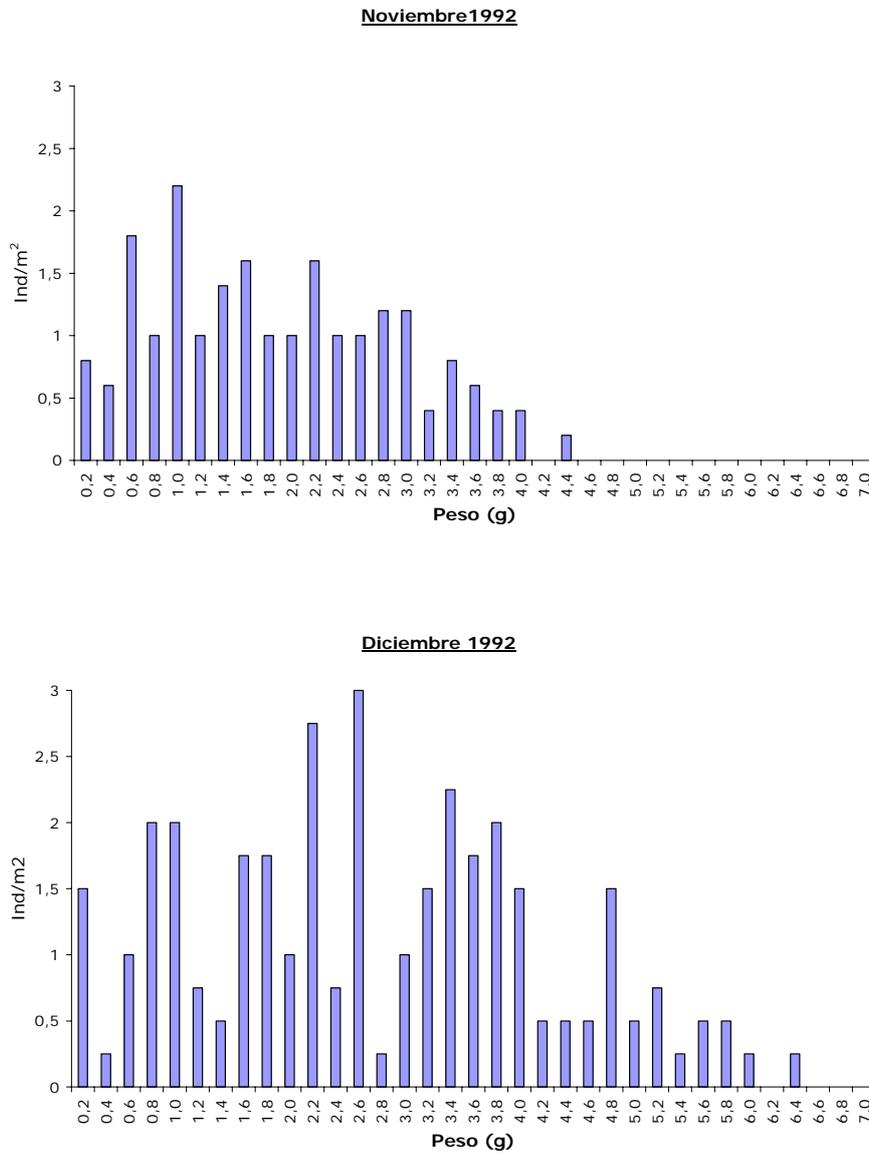


Figura 6.1. Estructura de la población de *H. elisae*, durante noviembre y diciembre de 1992, en El Molar (Madrid).

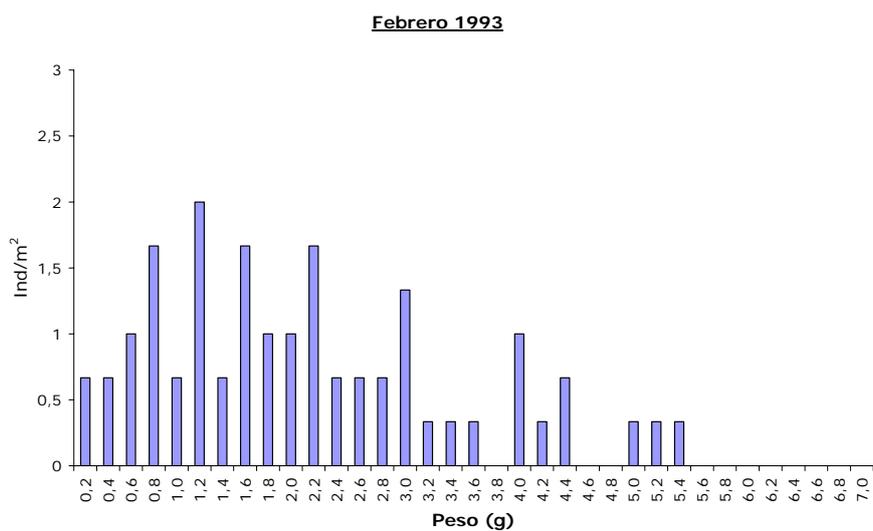
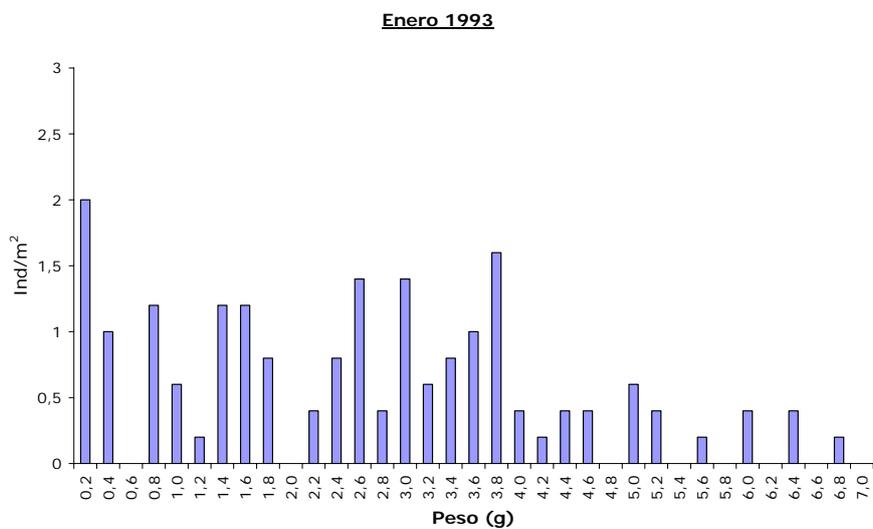


Figura 6.1 (Continuación) Estructura de la población de *H. elisae*, durante enero y febrero de 1993, en El Molar (Madrid).

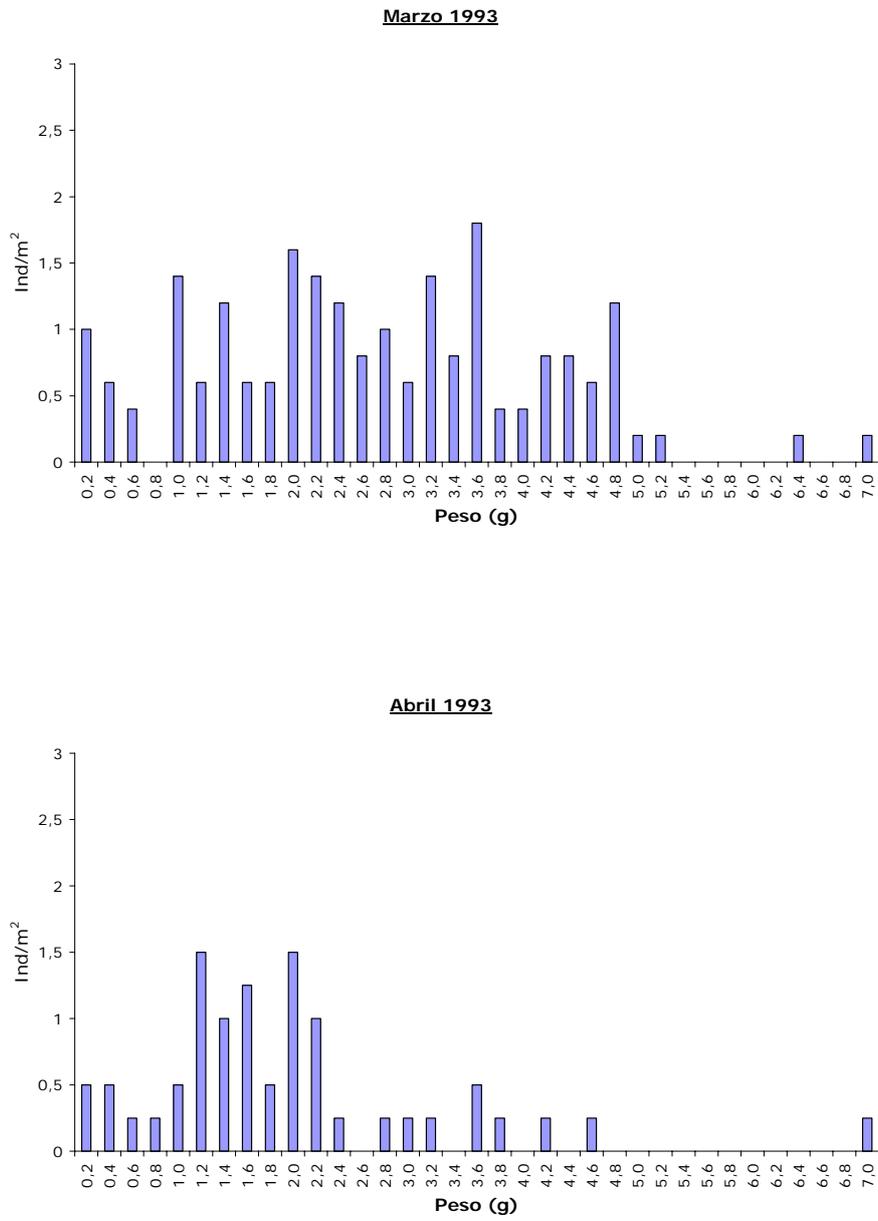


Figura 6.1 (Continuación) Estructura de la población de *H. elisae*, durante marzo y abril de 1993, en El Molar (Madrid).

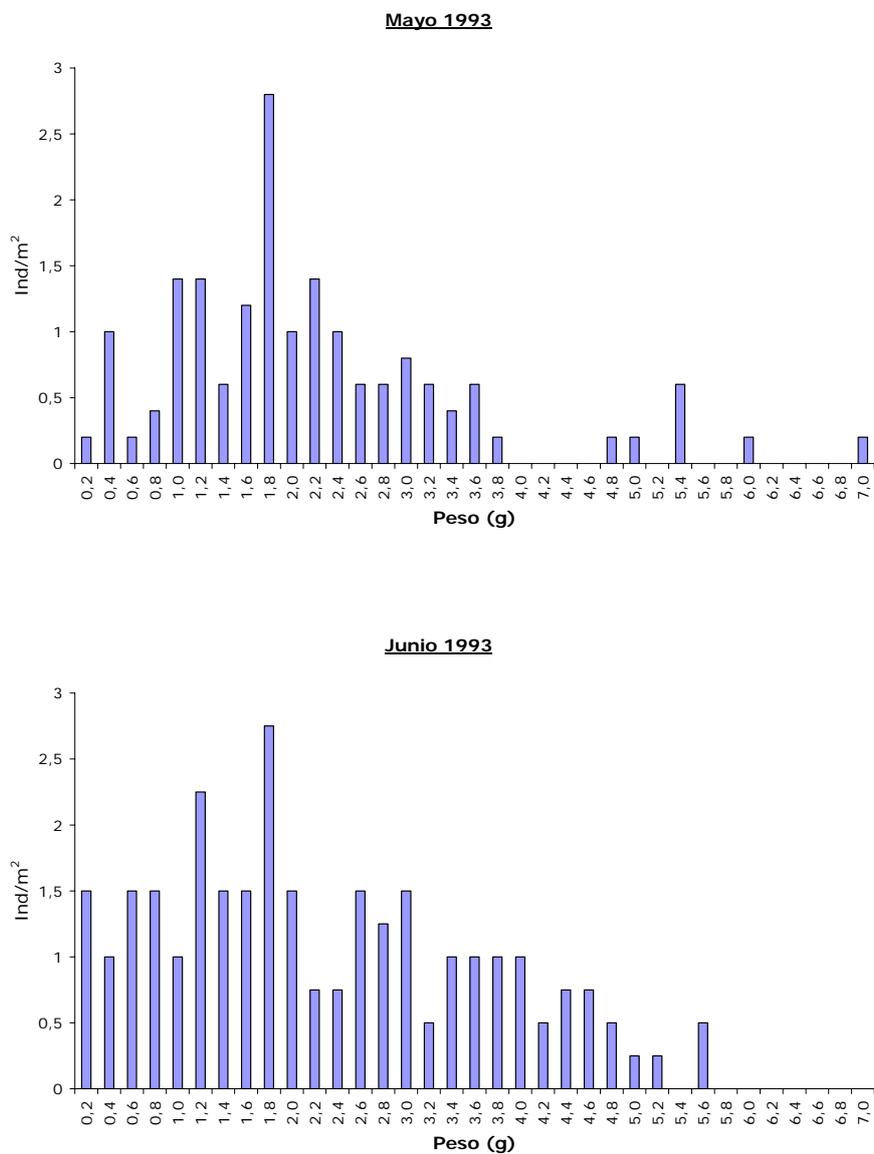


Figura 6.1 (Continuación) Estructura de la población de *H. elisae*, durante mayo y junio de 1993, en El Molar (Madrid).

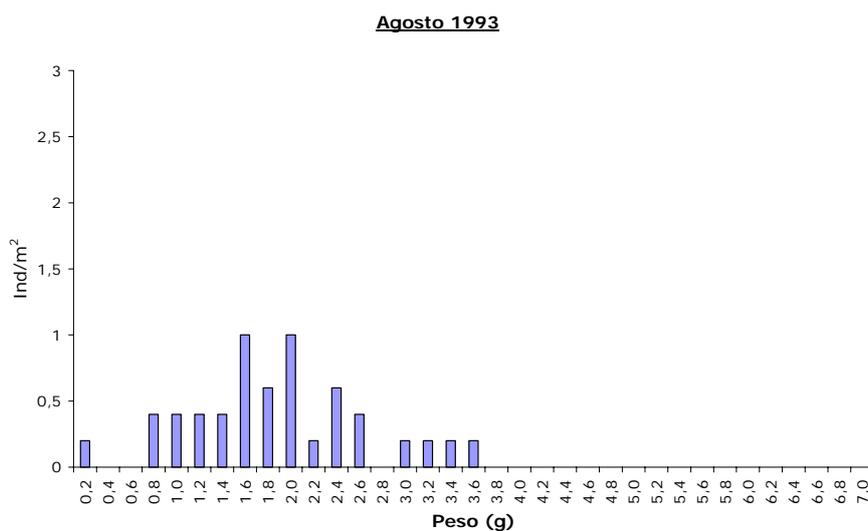
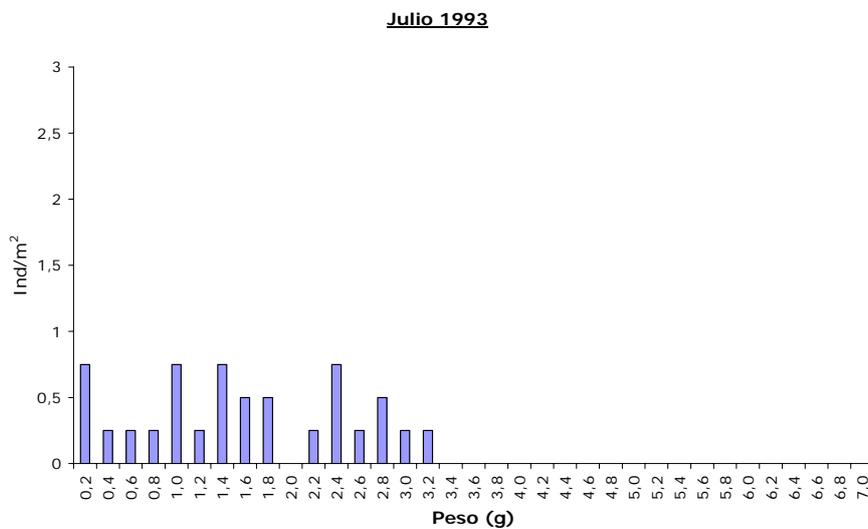


Figura 6.1 (Continuación) Estructura de la población de *H. elisae*, durante julio y agosto de 1993, en El Molar (Madrid).

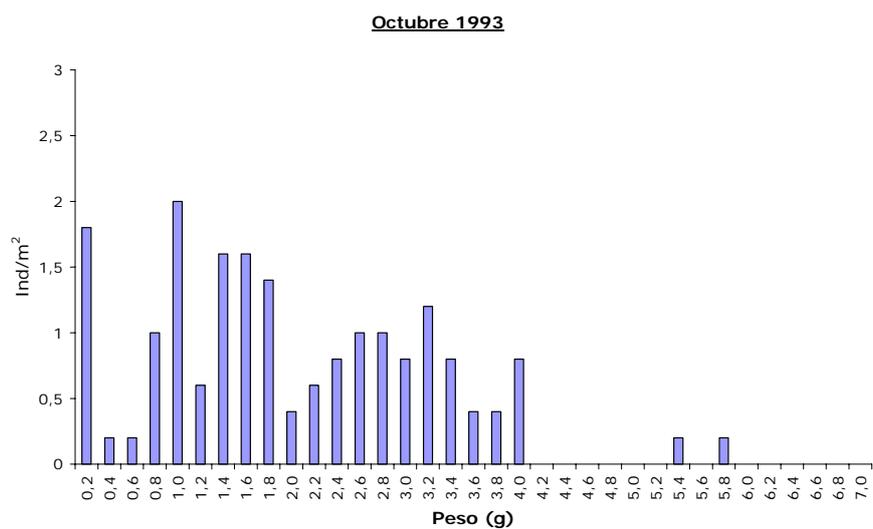
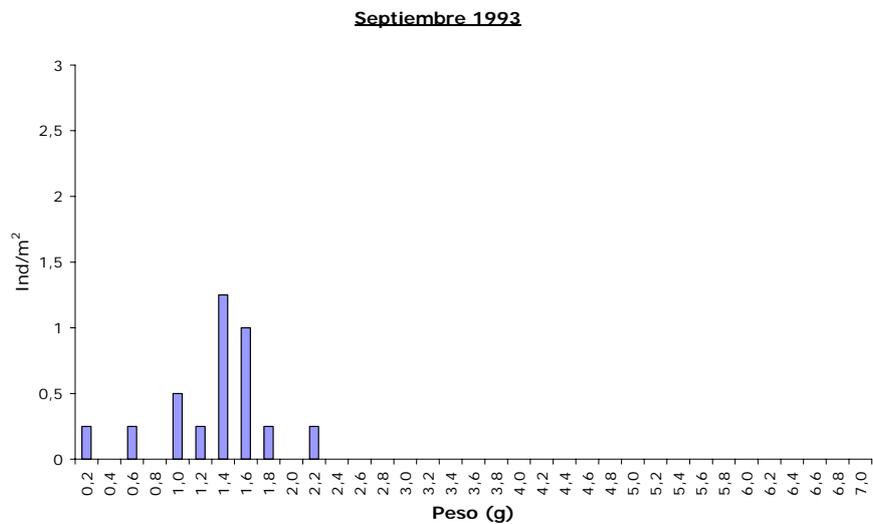


Figura 6.1 (Continuación) Estructura de la población de *H. elisae*, durante septiembre y octubre de 1993, en El Molar (Madrid).

Los resultados no permiten realizar una diferenciación clara de las cohortes y por tanto la interpretación de las gráficas es compleja. Por esto, para ayudar en la interpretación de los resultados hemos utilizado las gráficas de la evolución de los intervalos de peso a lo largo del año (Figuras 6.2 y 6.3). Se han representado juntos los intervalos 1 y 2 por seguir una pauta similar.

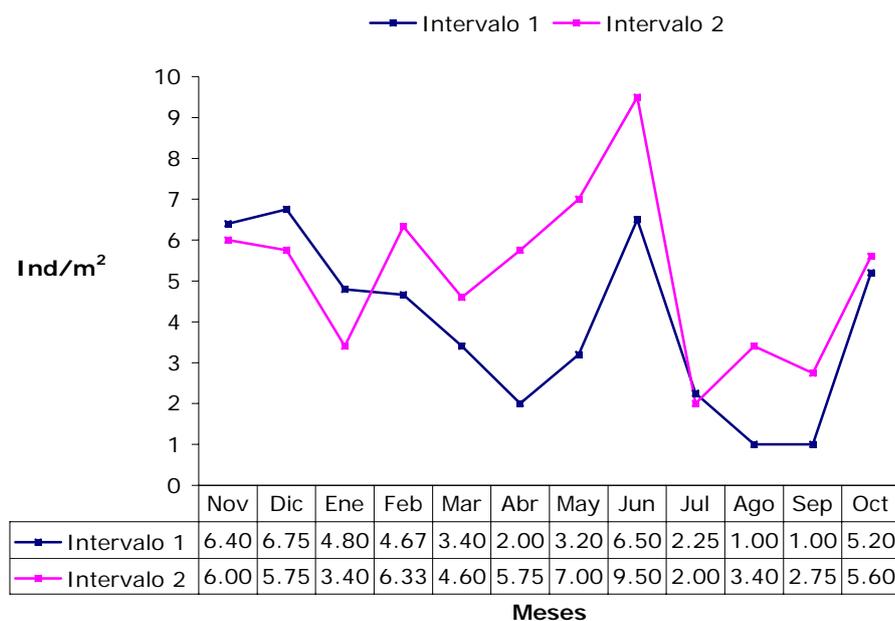


Figura 6.2. Representación de la evolución de los individuos de los intervalos 1 (0-1 g) y 2 (1,1-2 g) de peso a lo largo del año de estudio.

En la Figura 6.2 se observa que de octubre a febrero hay reclutamiento de nuevos individuos en la población. Marzo, abril y mayo son meses en los que apenas aparecen individuos pequeños (intervalo 1: 0-1 g), es posible que se deba a su incorporación dentro del intervalo de peso 2 (1-2 g). En junio vuelve a haber un aumento por incorporación de nuevos individuos.

En los meses estivales hay una disminución en los dos intervalos de peso, siendo en octubre cuando comienza a recuperarse el número de individuos; muy probablemente los individuos del intervalo 1 procedan de la eclosión de los capullos depositados en los meses previos al verano.

En el intervalo 3 de peso se han considerado los individuos con un peso superior a 2 g, ya que en estos "individuos grandes" se producen importantes fluctuaciones debidas a las pérdidas de peso que se pueden producir, por los procesos de estivación y por los esfuerzos reproductores.

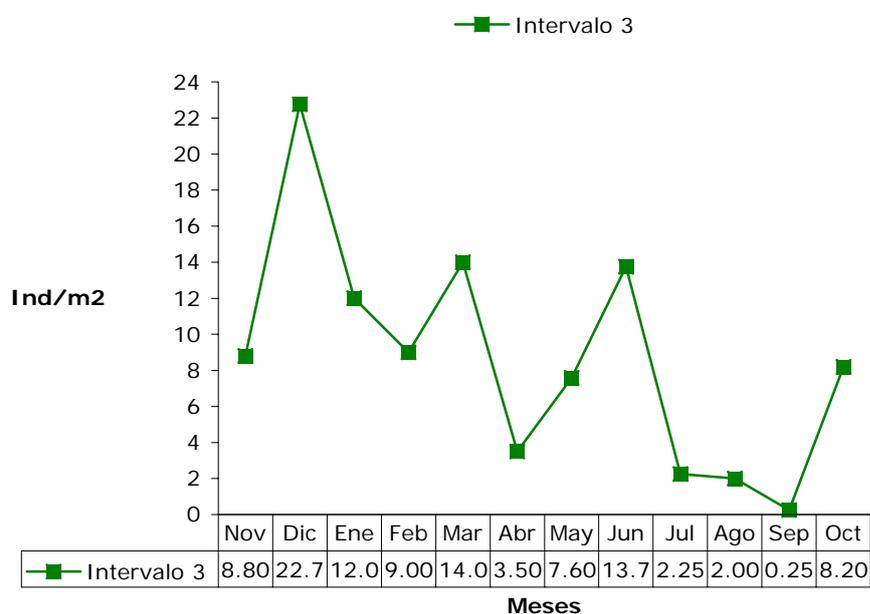


Figura 6.3. Representación de la evolución de los individuos de los intervalos 1 y 2 de peso a lo largo del año de estudio.

En la Figura 6.3 se observan tres picos que corresponden a incrementos del número de efectivos. Esos incrementos coinciden con las épocas de

puesta (Valle et al., 1997) y con un aumento del número de individuos maduros (Figura 6.4).

En el mes de abril se produce un marcado descenso en el número de individuos de todos los intervalos de peso, salvo del 2 que se incrementa. A modo de hipótesis, es posible que parte de los individuos del intervalo 1 hayan aumentado su peso entrando a formar parte del intervalo 2; también podría haber sucedido que algunos individuos del intervalo 3 hayan fallecido o disminuido su peso, entrando a formar parte del intervalo 2 de peso, tras el esfuerzo reproductor del mes anterior.

También se han utilizado las abundancias de individuos maduros (M), semimaduros (S) e inmaduros (I) (Figura 6.4); así como los datos de

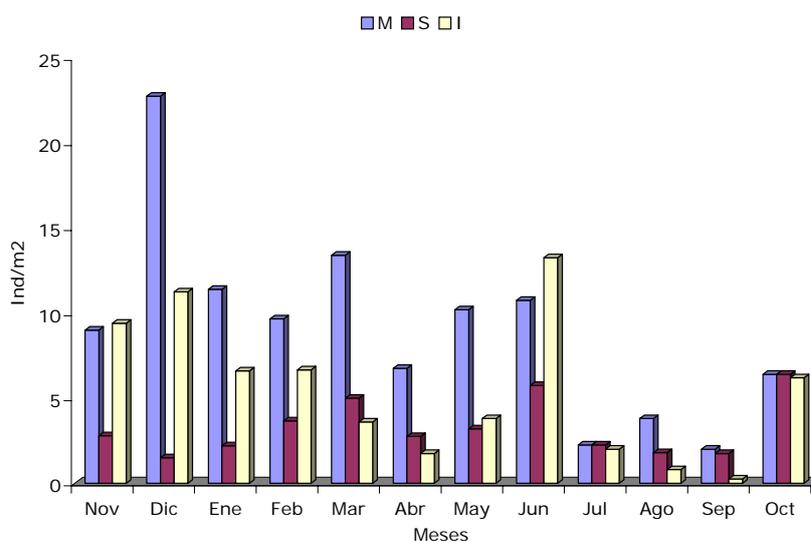


Figura 6.4. Representación del número de maduros (M), semimaduros (S) e inmaduros (I). Tomado de Valle *et al.*, (1997)

producción de capullos de Valle *et al.* (1997) y de crecimiento en laboratorio de *H. elisae* (Valle *et al.*, 1998), que señalan que esta especie tardaría entre 2 y 4 meses en alcanzar 1 g de peso, entre 7 y 8 meses para alcanzar 2 g y en torno a 12,5 meses para llegar a los 3 g.

Considerando todo esto, se han representado con mayor detalle las gráficas de diciembre 1992 (Figura 6.5) y junio 1993 (Figura 6.6) en las que parece observarse con mayor claridad los diferentes grupos.

En la Figura 6.5 se puede observar un primer grupo de individuos de pesos comprendidos entre 0,2 y 1,4 g, posiblemente nacidos durante los meses de octubre de 1992 a diciembre de 1992.

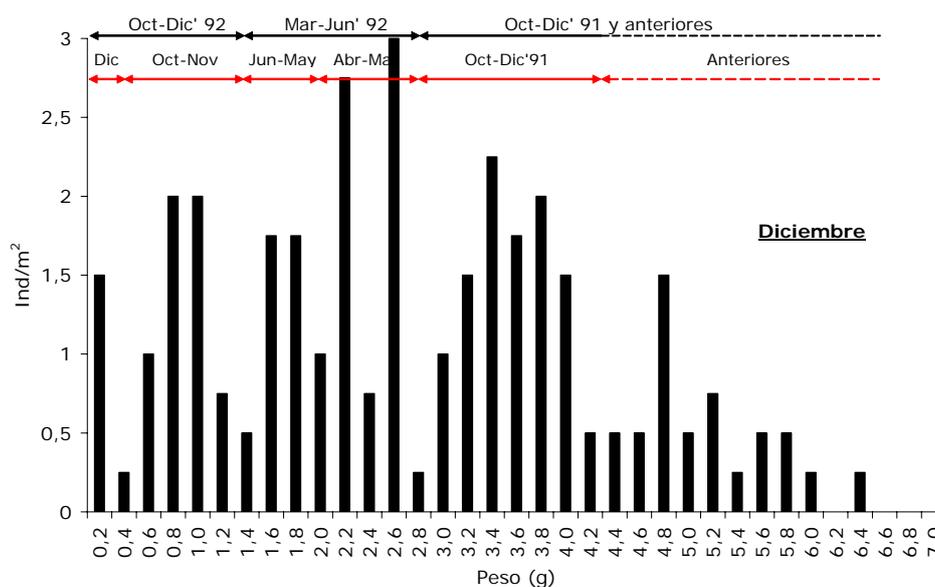


Figura 6.5. Estructura ponderal de la población de *H. elisae* en El Molar en diciembre de 1992, señalando la amplitud hipotética de las diversas cohortes.

Se observa un gran número de individuos de peso 0,2 g. Estos serían los individuos nacidos en este mes de diciembre ya que el peso medio de un individuo de *H. elisae* al nacer es de $151,71 \pm 46,52$ mg, tal y como se ha visto en el capítulo anterior de esta Tesis.

Posiblemente procedan de capullos depositados durante los meses de mayo y junio, teniendo en cuenta que el tiempo de eclosión de los capullos de *H. elisae* se sitúa entre tres y cinco meses y que, durante los meses de verano las condiciones no son lo suficientemente favorables para que se produzca la eclosión de los nuevos individuos.

El segundo grupo estaría formado por individuos de pesos comprendidos entre 1,4 y 2,8 g. Probablemente se trata de individuos nacidos en los meses previos al verano, en marzo-junio, y que han sobrevivido el periodo estival entrando en estivación. Dentro de este grupo podrían diferenciarse dos picos, uno entre 1,6 y 2 g, posiblemente de individuos nacidos entre mayo y junio, y otro pico en 2,2-2,8 g que han podido nacer en torno a marzo.

El último grupo está constituido por individuos con pesos de 3 g ó más que habrían nacido durante el año 1991 y anteriores.

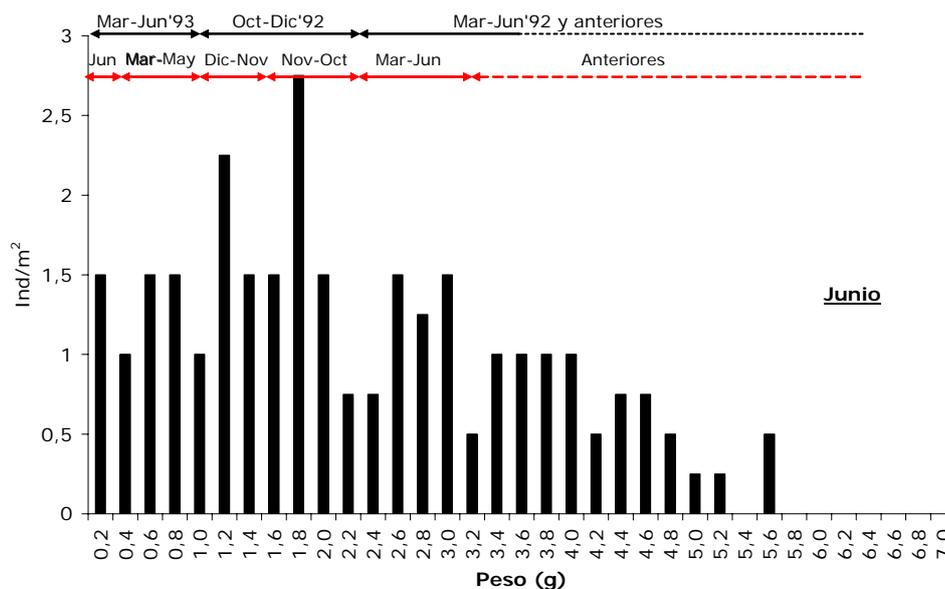


Figura 6.6. Estructura ponderal de la población de *H. elisae* en El Molar en junio de 1993, señalando la amplitud hipotética de las diversas cohortes.

En la gráfica de junio de 1993 (Figura 6.6) también se observan al menos cuatro grupos de peso con un patrón de nacimientos similar a la gráfica de diciembre.

Un primer grupo sería el formado por los individuos de hasta 1 g que habrían nacido durante los meses de marzo a junio de 1993.

El segundo abarcaría individuos de pesos comprendidos entre 1,2 y 2,2 g nacidos entre diciembre y octubre de 1992.

El tercer grupo estaría formado por individuos con pesos entre 2,4 y 3,2 g nacidos entre mayo y junio de 1992, y el cuarto grupo estaría

constituido por individuos mayores de 3,2 g que procederían del año 1992 o anteriores.

En estas gráficas podrían diferenciarse por tanto un mínimo de cuatro grupos de peso, que eventualmente podrían corresponder a dos cohortes por año. En un mismo año se podrían encontrar individuos nacidos, como mínimo, en dos años diferentes.

d) Discusión

La dinámica de una población es el resultado de un conjunto de factores que influyen sobre el éxito de los procesos reproductores, como la disponibilidad de alimento, la depredación, la competencia, la temperatura y la humedad del suelo. Esta influencia se ve claramente en el caso de la población de *H. elisae* en El Molar, donde la presencia de individuos de todas las clases de pesos es más o menos continua a lo largo de todo el año, excepto durante los meses de verano, en los que las condiciones ambientales adversas hacen disminuir sustancialmente el número de individuos y la mayor parte de la población superviviente se localiza por debajo de los 30 cm. Valle *et al.*, (1997) indicaron como posible causa de la disminución en el número de individuos, la presencia en capas inferiores a 50 cm, de individuos estivando y que no se llegaron a capturar.

En los meses estivales se ha observado una disminución en el número de individuos de todas las clases de peso. En verano la mayor parte de la población está constituida por individuos semimaduros y maduros, siendo el 53,13 % individuos de pesos comprendidos entre 1-2 g y desapareciendo prácticamente los individuos con pesos superiores a 3 g.

Es probable que la desaparición de individuos de pesos inferiores a 1 g en esta época se deba, al menos en parte, a la mortalidad ya que los individuos cuyo nacimiento coincide con las épocas más desfavorables son

los primeros que pueden fallecer en cuanto estas condiciones comienzan a ser más acusadas, a lo que se añade el hecho de que la mortalidad en los 120 primeros días de vida puede llegar a ser del 20% ó más en algunas especies (Lakhani y Satchell, 1970).

La interpretación de los resultados obtenidos en este trabajo con el método del establecimiento de cohortes tiene que hacerse con prudencia, ya que en gran parte se ha basado en datos de crecimiento obtenidos en laboratorio, difíciles de extrapolar al campo, donde son muchos los factores ambientales que pueden influir en el crecimiento de las lombrices, como la humedad del suelo, la sequía, las lluvias (Lavelle, 1978), la temperatura (Wever *et al.*, 2001), el alimento (García y Fragoso, 2002, 2003) y otros más. Lavelle (1978) observó en una población de *Millsonia anomala* en Lamto (Costa de Marfil) que algunos individuos necesitaban 17 meses para alcanzar su peso máximo y otros dos años o más. Además, aquellos individuos que nacen en épocas más secas tardan más en crecer y desarrollar los primeros signos de madurez sexual.

Igualmente hay que tener en cuenta un factor crucial para el estudio de la dinámica de poblaciones de esta especie, que es el problema de la pérdida de peso motivada por los procesos de reproducción y estivación que podrían llevar a que, tras los periodos de puesta de capullos, los individuos maduros puedan presentar pesos menores por haber invertido parte de la

energía disponible en la producción de capullos (Zhenjun, 2004; Ortiz-Ceballos *et al.*, 2005).

La pérdida de peso en *H. elisae* durante el proceso de estivación puede llegar hasta el 41,56 % (Ruiz, 2003) haciendo que muchos individuos pasen a formar parte de una clase de peso inferior. Algunos de los individuos de pesos comprendidos entre 1 y 2 g podrían aparecer antes de la estivación formando parte del intervalo 3 (>2 g), pero debido a las rigurosas condiciones ambientales posiblemente entraron en estivación. Quizás este proceso no sea tan importante en otras especies ya que algunos autores como Daniel (1992), consideran que la entrada de individuos en las clases inferiores por pérdida de peso tiene poca importancia en especies como *Lumbricus terrestris*.

Las cohortes que se han podido establecer en la población de *H. elisae* en El Molar deben, por tanto, interpretarse con extremada prudencia, ya que los datos no son lo suficientemente claros. Garvín *et al.*, (2003) detectaron la presencia de espermatozoides en los embudos seminales y en las espermatecas de *H. elisae* durante todo el año, y observaron la interrupción de la gametogénesis, tanto masculina como femenina, sólo durante el verano, cuando las condiciones ambientales son más desfavorables. Además, la presencia de individuos de todos los intervalos de peso a lo largo del año, también puede ser indicativa de que esta especie se podría reproducir de forma continua o semicontinua. Esta podría

ser la causa de la dispersión en los datos que no permite definir claramente las cohortes.

Considerando toda la información disponible, extraída de este estudio y de trabajos anteriores, creemos que se pueden diferenciar al menos dos periodos de reclutamiento por año, uno formado por individuos nacidos entre octubre y diciembre y otro de individuos nacidos entre los meses de marzo y junio, estos últimos procedentes, posiblemente, de capullos depositados en los meses de diciembre a marzo. Estos resultados son compatibles con los datos de Garvín *et al.*, (2003), que observaron un incremento en el número de ovocitos maduros durante el final del invierno, época propicia para la puesta de capullos, y con los de Valle *et al.*, (1997), que indican una mayor cantidad de capullos entre noviembre y enero.

Hay que señalar que aunque estos son los meses con mayor incremento de individuos de peso hasta 0,2 g, hay que tener en cuenta que a lo largo del año hay nuevos reclutamientos, si bien el número de individuos entrantes es menor.

Comparando con otras especies, hay que mencionar que Lavelle (1977) también observó dos cohortes en la población de *Millsonia anomala* en Lamto (Costa de Marfil), al igual que Jiménez (1999) en poblaciones de *Glossodrilus sikuani* en Colombia.

A modo de resumen se podría señalar que la población de *H. elisae* en El Molar estaría compuesta por un mínimo de dos generaciones, entendiendo como tales a los individuos nacidos en el mismo año, que se corresponderían con adultos reproductores y su descendencia (Begon *et al.*, 1988). Valle *et al.*, (1998) hicieron un seguimiento en laboratorio del crecimiento de varios ejemplares de *H. elisae* y observaron que el periodo de vida puede extenderse, en estas condiciones óptimas, al menos a tres años por lo que es probable que en el campo se puedan encontrar hasta tres generaciones.

Al disponer de datos de un único año de muestreo, no se puede adelantar nada sobre la dinámica de esta población en un periodo más largo de tiempo. Sin embargo el conjunto de trabajos realizados hasta el momento sobre la dinámica de poblaciones (Valle *et al.*, 1997, 1998 y 1999) y la reproducción de *H. elisae* (Garvín *et al.*, 1999b y 2003), unido a los datos aquí obtenidos, permite hacerse una idea provisional de su ciclo de vida.

Después de los meses de verano en los que la población de *H. elisae* permanece en las capas inferiores a 30 cm (Valle *et al.*, 1999), en gran medida inactiva por estar estivando, la llegada de las lluvias de otoño hacen que la población se reactive y suba a las capas superiores, hasta los 10 ó 20 primeros centímetros. En este periodo de tiempo el número de individuos en estado de madurez se incrementa y se desencadena de nuevo

la gametogénesis, aumentando progresivamente en esos meses de otoño la producción de ovocitos y espermatozoides (Garvín *et al.*, 2003), lo que favorece la cópula y la consiguiente producción de capullos, en los meses siguientes, entre noviembre y enero. Es posible que una parte de los individuos más viejos fallezcan tras este periodo. Entre octubre y diciembre también comienzan a eclosionar los capullos que se habían depositado en los meses previos al verano, surgiendo una nueva cohorte en la población.

Progresivamente la población comienza a desplazarse a capas más profundas hasta que en la primavera, coincidiendo nuevamente con un periodo de lluvias en El Molar, se produce un nuevo tiempo de cópula (Garvín *et al.*, 2003) y puesta de capullos, especialmente durante el mes de junio (Valle *et al.*, 1997). Además se produce la incorporación de nuevos individuos a la población, procedentes de los capullos depositados al comienzo del invierno.

Finalmente, al llegar el verano y hacerse más rigurosas las condiciones ambientales, aumenta la sequedad en las capas superiores y se produce una migración a las capas más profundas del suelo, por debajo de los 30 cm (Valle *et al.*, 1999). Gran parte de la población entra en estivación disminuyendo considerablemente su peso (Ruiz, 2003) y se paralizan los procesos de gametogénesis (Garvín *et al.*, 2003), hasta que las condiciones sean más favorables.

7) Resumen y conclusiones

A lo largo de este trabajo se ha tratado de conocer qué especies constituyen la comunidad de lombrices de tierra de El Molar (Madrid) y dar respuesta a algunas preguntas sobre determinados aspectos de la biología y reproducción de *H. elisae*, que nos ayudarán en el planteamiento de nuevas hipótesis y en la realización de nuevos experimentos para entender mejor en el futuro la capacidad de esta especie endémica para vivir en suelos tan pobres y secos y en condiciones tan adversas como las de El Molar.

La parcela estudiada se sitúa en la localidad de El Molar. Su suelo se caracteriza por ser franco-arenoso con predominio de las fracciones gruesas, con porcentajes de carbono y nitrógeno entre bajos y normales; la ausencia de vegetación de alto porte, la marcada pendiente y las escasas precipitaciones (488 mm de media anual) hacen de la zona de estudio un lugar poco propicio para el desarrollo de poblaciones estables de lombrices de tierra.

Nuestro grupo viene trabajando desde hace varios años en esta parcela y ha llevado a cabo diferentes experimentos, de campo y laboratorio, utilizando ejemplares de lombrices de tierra y suelo recogidos en esta zona. Hasta ahora nos habíamos centrado especialmente en una especie, *H. elisae*, dejando de lado a las otras que aparecían en la parcela. En este momento nos ha parecido interesante profundizar en el

conocimiento de las otras especies que constituyen la comunidad de lombrices de tierra de esta zona, comenzando por estudiar sus relaciones con los factores del suelo y su influencia sobre la distribución horizontal.

Se han encontrado seis especies, siendo *H. elisae* la dominante en la parcela, seguida de *A. rosea* y *A. caliginosa*. Las tres especies restantes, *M. dubius*, *M. phosphoreus* y *O. complanatus*, no aparecen en todos los muestreos o lo hacen de forma esporádica.

Una de las hipótesis planteadas sobre la distribución de las especies de El Molar es la existencia de fenómenos de competencia interespecífica (Garvín, 2000 y Ramajo, en preparación). En el presente trabajo se ha partido de otra hipótesis alternativa o complementaria en la que serían los factores físico-químicos del suelo los que influirían en la distribución. Para corroborar esto se realizaron tres campañas de muestreos en la zona de estudio, en los que se muestrearon las lombrices y se tomaron muestras de suelo de la parcela, en un total de 112 puntos.

Respecto a la abundancia de *H. elisae*, los resultados de los análisis muestran una relación positiva con el porcentaje de arenas del suelo y negativa con el contenido de arcillas, nitrógeno y carbono. Esta relación es opuesta a la observada respecto a la abundancia de *A. rosea*. En vista de los resultados no se puede descartar la influencia de otros factores sobre la distribución de estas especies.

Debido a la dificultad para encontrar suficientes individuos de *H. elisae* para nuestro trabajo experimental, especialmente durante los meses en los que las lluvias son escasas, se ha intentado poner a punto un cultivo adecuado para la reproducción continua en laboratorio de *H. elisae*, para poder conseguir así un stock permanente para futuros trabajos. Se han desarrollado microcosmos experimentales desmontables por capas y de 30 cm de alto. Se han montado los experimentos combinando dos humedades (20 y 15 %), dos temperaturas (15 y 18 °C) y tres tiempos de cultivo (15, 30 ó 45 días).

Se ha observado una mayor producción de capullos en los cultivos al 15 % de humedad, pero no se ha detectado una influencia ni de la temperatura ni del tiempo de cultivo.

Con este experimento se ha conseguido que *H. elisae* se reproduzca en el laboratorio durante todo el año siendo el mes de junio uno de los más productivos.

Partiendo de la hipótesis de que la producción de capullos puede verse afectada por otros factores como la densidad y la cantidad de alimento, se prepararon dos nuevos experimentos para comprobar esta hipótesis. Los resultados de estos nuevos tratamientos muestran que el número de individuos por cultivo (densidad) no parece influir en la

producción de capullos, aunque en los cultivos de densidad 8 el número de capullos producidos se reduce especialmente. Igualmente, aunque no se han observado diferencias estadísticamente significativas, en los cultivos a los que se añadió un suplemento de alimento la producción de capullos ha sido algo mayor.

En todos los experimentos la mayoría de los capullos se depositan en la capa 2 (10-20 cm).

En lo relativo al estudio de la evolución de la población a lo largo del tiempo y de las cohortes, no se ha observado con claridad la aparición de unas cohortes bien definidas, ya que *H. elisae* es una especie que se reproduce a lo largo de todo el año, aunque, como indicaron Valle *et al.*, (1997), hay picos de producción de capullos durante el final de la primavera y el final del otoño y comienzos del invierno.

Con todo esto se pueden extraer las siguientes conclusiones:

1. La comunidad de lombrices de tierra de El Molar está constituida por seis especies, *Hormogaster elise*, *Allolobophora rosea bimastoides*, *Allolobophora caliginosa trapezoides*, *Microscolex dubius*, *Microscolex phosphoreus* y *Octodrilus complanatus*.
2. Hay un claro dominio de las especies endogeas y ausencia de las epigeas

3. La especie dominante en la parcela es *H. elisae*, seguida de *A. rosea* y *A. caliginosa*.
4. *H. elisae* se localiza fundamentalmente en la mitad derecha de la parcela y en la zona situada en el margen inferior izquierdo, pasado el arroyo.
5. *H. elisae* aparece mayoritariamente sola, siendo en los puntos más centrales de la parcela en los que ocasionalmente aparece junto con *A. rosea* y *A. caliginosa*. *A. rosea* se localiza en las terrazas antiguas de la parcela, situadas en la mitad izquierda. *A. caliginosa* se localiza mayoritariamente en la zona inferior de la parcela, en las proximidades del arroyo. Las dos especies de *Allolobophora* aparecen juntas en un alto porcentaje de los puntos. *O. complanatus*, *M. phosphoreus* y *M. dubius* sólo aparecen en la zona del arroyo.
6. No existen diferencias en el número de individuos maduros e inmaduros de *A. rosea* y *A. caliginosa*, en las épocas muestreadas, pero sí para *H. elisae*, que presenta siempre un mayor número de individuos adultos.
7. Las tres especies dominantes muestran un patrón de distribución agregado.
8. El índice de concurrencia muestra que la segregación de estas especies no es debida al azar.
9. El porcentaje de la varianza de la abundancia de especies explicada por el conjunto de variables físico-químicas del suelo, no es muy alto (31,43 %).

10. Parece existir una correlación positiva entre la abundancia de *H. elisae* y el porcentaje de arenas gruesas y totales; así como entre la abundancia de *A. rosea* y el porcentaje de arcillas, nitrógeno y carbono.
11. La abundancia de *A. caliginosa* no parece verse afectada por ninguna de las variables físico-químicas estudiadas.
12. La densidad de *H. elisae* es menor en los puntos donde aparece acompañada por otra especie, especialmente *A. rosea*. La densidad de *A. caliginosa* y *A. rosea*, parece verse afectada negativamente por la presencia de *H. elisae* y positivamente por su mutua presencia.
13. El peso de *A. rosea* es menor en ausencia de *A. caliginosa*. El resto de las especies no ven afectado su peso por la presencia de otra especie.
14. La vegetación de la zona de *H. elisae* presenta un mayor porcentaje de parte radicular respecto al total de la planta, que la vegetación de la zona de *A. caliginosa* y *A. rosea*.
15. Existe una influencia de la humedad en la producción de capullos, siendo ésta mayor en los cultivos al 15 % de humedad. No se ha detectado una influencia de la temperatura, ni un efecto combinado de la humedad-temperatura, sobre la producción de capullos.
16. No se ha detectado un efecto estadísticamente significativo de la densidad sobre la producción de capullos. Aunque la tendencia es a disminuir la producción en los cultivos con ocho individuos.
17. Tampoco se ha detectado un efecto significativo del suplemento de alimento, pero la tendencia es a producir más capullos en los cultivos en los que se añadió alimento.

18. En todos los experimentos la mayor presencia de capullos se da en la capa 2 (10-20 cm).
19. Los capullos de *H. elisae* tienen forma ovoide, con un extremo aguzado y oscuro y son inicialmente amarillos. El peso medio de un capullo de *H. elisae* es de 127,87 mg. La longitud media es de 11,43 mm y su anchura 4,95 mm.
20. Las condiciones de humedad, temperatura y densidad de la población en los cultivos no afectan ni al peso ni a la longitud de los capullos.
21. Siempre ha eclosionado un único individuo por capullo, con un peso medio de 151,71 mg. La diferencia de peso con respecto a los capullos se debe probablemente a una rehidratación del capullo después de ser pesado o a una modificación del peso de los neonatos por hidratación o ingestión.
22. El peso medio de las lombrices nacidas es menor si proceden de cultivos a 15°C que si lo hacen de cultivos a 18°C.
23. El tiempo de desarrollo de los embriones es mayor a 15°C que a 18°C. Siendo el tiempo medio de 111,26 días.
24. Las papilas sexuales tardan en aparecer 10,78 meses y el clitelo 15,29 meses.
25. El mayor aumento de peso de *H. elisae* en los cultivos de laboratorio, se produce en los cultivos con dos individuos y los cultivos con suplemento de alimento.

26. En población de *H. elisae* de El Molar podemos diferenciar al menos tres intervalos de peso y dos cohortes por año, una que surgiría entre octubre y diciembre y otra entre marzo y junio.

8) Bibliografía

- ABBOTT, I. 1985. Influence of some environmental factors on indigenous earthworms in the northern jarrah forest of Western Australia. *Australian Journal Soil Research* 23, 271-290.
- ALBRECHT, M., GOTELLI, N.J. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Ecologia* 126, 134-141.
- ÁLVAREZ, J. 1966. Oligoquetos terrícolas de España I. Las lombrices de tierra de la región central. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)* 64, 133-144.
- ÁLVAREZ, J. 1971. Oligoquetos terrícolas ibéricos. 1. Megascólécidos y Glososcólécidos. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)* 69, 97-114.
- ÁLVAREZ, J. 1977. *Los oligoquetos terrícolas de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- ANNE, P. 1945. Sur le dosage rapide du carbone organique des sols. *Annales de Agronomie* 2, 162-172.
- ATLAS GEOCIENTÍFICO DEL MEDIO NATURAL DE LA COMUNIDAD DE MADRID. 1988. Instituto Tecnológico Geominero de España. Serie Medio Ambiente. Comunidad de Madrid.
- AUBERT, M.; HEDDE, M.; DECAËNS, T.; BUREAU, F.; MARGERIE, P.; ALARD, D. 2003. Effects of tree canopy composition on earthworms and other macro-invertebrates in beech forests of Upper Normandy (France). *Pedobiología* 47 (4/5), 904-912.

- BAIN, S.O.; BUTT, K.R.; MORRIS, R.M. 1999. Survival and reproduction of *Lumbricus terrestris* L. in colliery spoil and sewage sludge. *Pedobiologia* 43, 729-734.
- BAKER, G.H.; CARTER, P.J.; CURRY, J.P.; CULTRERI, O.; BECK, A. 1998. Clay content of soil and its influence on the abundance of *Aporrectodea trapezoides* Dugès (Lumbricidae). *Applied Soil Ecology* 9, 333-337.
- BAKER, G.H.; WHITBY, W. 2003. Soil pH preferences and the influences of soil type and temperature on the survival and growth of *Aporrectodea longa* (Lumbricidae). *Pedobiologia* 47, 745-753.
- BARLEY, K.P. 1958. The influence of earthworms on soil fertility. II. Consumption of soil organic matter by the earthworm *Allolobophora caliginosa* (Savigny). *Australian Journal of Agricultural Research* 10, 179-185.
- BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. 1988. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega. Barcelona. 886 pp.
- BERRY, E.C.; JORDAN, D. 2001. Temperature and soil moisture content effects on the growth of *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta: Lumbricidae) under laboratory conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 133-136.
- BHATTACHARJEE, G.; CHAUDHURI, P.S. 2002. Cocoon production, morphology, hatching pattern and fecundity in seven tropical earthworm species—a laboratory-based investigation. *Journal of Bioscience* 27 (3), 283-294.

- BLAKEMORE, R.J. 2004. A provisional list of valid names of Lumbricoidea (Oligochaeta) after Easten, 1983. En: Ana G. Moreno y Sonia Borges (editoras). *Avances en taxonomía de lombrices de tierra (Annelida: Oligochaeta)*. Editorial Complutense. 75-120 pp.
- BOLTON, P.J.; PHILLIPSON, J. 1976. Burrowing, feeding, egestion and energy budgets of *Allolobophora rosea* (Savigny) (Lumbricidae). *Æcologia* 23, 225–245.
- BOSTRÖM, U.; LOFS, A. 1996. Annual population dynamics of earthworms and cocoon production by *Aporrectodea caliginosa* in meadow fescue ley. *Pedobiologia* 40, 2-42.
- BOUCHE, M.B. 1971. *Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des ecosystems, illustrées par le role pédobiologique des vers de terre. Le vie dans les sols*. Ed. Gauthier-Villars. Paris. 187-209 pp.
- BOUCHE, M.B. 1972. *Lombricies de France. Écologie et systématique*. Annales de Zoologie-Écologie animale, n° H.S.
- BOUCHE, M.B. 1984. Les vers de terre. *La Recherche* 156, 796-804.
- BRIONES, M.J.I. 1992. *Lombrices de tierra de Asturias, León, Zamora, Salamanca. Faunística y ecología*. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.
- BRIONES, M.J.I. 1996. A taxonomic revision of the *Allolobophora caliginosa* complex (Oligochaeta, Lumbricidae): a preliminary study. *Canadian Journal of Zoology* 74, 240-244.

-
- BRIONES, M.J.I.; MASCATO, R.; MATO, S. 1992. Relationships of earthworms with environmental factors studied by means of detracted canonical correspondence analysis. *Acta Ecologica* 13 (5), 617-626.
- BRIONES, M.J.I.; MASCATO, R.; MATO, S. 1995. Autecological study of some earthworm species (Oligochaeta) by means of ecological profiles. *Pedobiologia* 39, 97-106.
- BROWN, G.G.; FELLER, C.; BLANCHART, E.; DELEPORTE, P.; CHERYANSKII, S.S. 2003. With Darwin, earthworms turn intelligent and become human friends. *Pedobiologia* 47 (5-6), 924-933.
- BUTT, K.R. 1991. The effects of temperature on the intensive production of *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta: Lumbricidae). *Pedobiologia* 35, 257-264.
- BUTT, K.R. 1997. Reproduction and growth of the earthworm *Allolobophora chlorotica* (Savigny, 1826) in controlled environments. *Pedobiologia* 41, 369-374.
- BUTT, K.R. 2002. Depth of cocoon deposition by three earthworm species in mesocosms. *European Journal of Soil Biology* 38, 151-153.
- BUTT, K.R.; FREDERICKSON, J.; MORRIS, R.M. 1994a. Effect of earthworm density on the growth and reproduction of *Lumbricus terrestris* L. (Oligochaeta: Lumbricidae) in culture. *Pedobiologia* 38, 254-261.
- BUTT, K.R.; FREDERICKSON, J.; MORRIS, R.M. 1994b. The life cycle of the earthworm *Lumbricus terrestris* L. (Oligochaeta: Lumbricidae) in laboratory culture. *European Journal of Soil Biology* 30 (2), 49-54.

- CALDATO, S.L.; VERA, N.; MAC DONAGH, P. 2003. Estructura poblacional de *Ocotea puberula* en un bosque secundario y primario de la selva mixta misionera. *Ciência Florestal* 13 (1), 25-32.
- CALVÍN, E.B. 1984. *Lombrices de tierra del Valle del Tambre (Zona Negreira-Pontealbar) Galicia*. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago. 294 pp.
- CALVÍN, E.B.; DÍAZ COSÍN, D.J. 1985. Lombrices de tierra del valle del Tambre (Galicia, España) I. Relación con factores del suelo. *Revue d'Écologie et Biologie du Sol* 22 (3), 241-251.
- CALVO, J.P. 2000. Marco geológico general. Unidades geológicas de Madrid y su evolución. En: Jorge Morales (coord.). *Patrimonio Paleontológico de la Comunidad de Madrid*. Consejería de educación de la Comunidad de Madrid. 59-65 pp.
- CARRILLO GIL, F. 1974. *Acción de algunos factores ecológicos sobre una población de siete especies de lumbrícidos de un bosquecillo de olmos de la Casa de Campo*. Tesina de Licenciatura. Universidad Complutense de Madrid.
- CHUNG, S.; SUNG, J.; SUDDUTH, K.A.; DRUMMOND, S.T; HYUN, B. 2001. Spatial variability of yield, chlorophyll content and soil properties in a korean rice paddy field. [en línea]. Disponible en Web: mpac.missouri.edu/pubs/SoilandCropVar.htm
- COBOLLI SBORDONI, M.; DE MATTHAEIS, E.; ALONZI, A.; MATTOCCIA, M.; OMODEO, P.; ROTA, E. 1992. Speciation, genetic divergence and paleogeography in the Hormogastridae. *Soil Biology and Biochemistry* 24 (12), 1213-1221.

- CUADOR GIL, J.Q. 2000. La geoestadística, su surgimiento y evolución. *CITMA, Ciencia Tecnología y Medio Ambiente* 2 (2) [en línea]. Disponible en Web: <www.ciget.pinar.cu/No.%202000-2/GEOESTADISTICA.htm>.
- DALBY, P.R.; BAKER, G.H., SMITH, S.E. 1998. Competition and cocoon consumption by the earthworm *Aporrectodea longa*. *Applied Soil Ecology* 10, 127-136.
- DANIEL, O. 1992. Population dynamics of *Lumbricus terrestris* L. (Oligochaeta: Lumbricidae) in a meadow. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 1425-1431.
- DARWIN, C.R. 1881. *The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits* [en línea]. Disponible en Web: <www.darwin-literature.com/The_Formation_Of_Vegetable_Mould/1.html>.
- DECAËNS, T.; DUBOIT, T.; ALARD, D.; LAVELLE, P. 1998. Factors influencing soil macrofauna communities in post-pastoral successions of western France. *Applied Soil Ecology* 9, 361-367.
- DECAËNS, T.; MARIANI, L.; BETANCOURT, N.; JIMÉNEZ, J.J. 2003. Seed dispersion by surface casting activity of earthworms in Colombian grasslands. *Acta Oecologica* 24, 175-185.
- DEPICKÈRE, S.; FRESNEAU, D.; DENEUBOURG, J.-L. 2004. A basis for spatial and social patterns in ant species: dynamics and mechanisms of aggregation, *Journal of Insect Behavior* 17 (1), 81-97.

- DÍAZ COSÍN, D.J.; BRIONES, M.J.I.; TRIGO, D. 1989. Descripción de una nueva especie de lombriz de tierra, *Xana omodeoi* (Hormogastridae, Oligochaeta) y sus implicaciones en la división de los Hormogastridae. *Revue d'Écologie et Biologie du Sol* 26 (2), 225-231.
- DÍAZ COSÍN, D.J.; MORENO, A.G. 1980. Lombrices de tierra de la Dehesa de Campoamor (Alicante). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)* 78, 299-309.
- DÍAZ COSÍN, D.J.; MORENO, A.G. 1985. Lombrices de tierra de algunas zonas de la provincia de Madrid (España Central). *Trabajos Compostelanos de Biología* 12, 41-55.
- DÍAZ COSÍN, D.J.; MORO, R.P.; VALLE, J.V.; GARVÍN, M.H.; TRIGO, D.; JESÚS, J.B. 1996. Producción de heces de *Hormogaster elisae* Álvarez, 1977 (Oligochaeta, Hormogastridae) en diferentes tipos de cultivos en laboratorio. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)* 92 (1-4), 177-184.
- DÍAZ COSÍN, D.J.; RUÍZ, M.P.; GARVÍN, M.H.; RAMAJO, M.; TRIGO, D. 2002. Gut Load and Transit time in *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) in Laboratory Cultures. *European Journal of Soil Biology* 38, 43-46.
- DÍAZ COSÍN, D.J.; TRIGO, D.; MASCATO, R. 1992. Earthworms of the Iberian Peninsula. Species list and some biogeographical considerations. *Soil Biology and Biochemistry* 24 (12), 1351-1356.

- DOMÍNGUEZ, J.; EDWARDS, C.A.; WEBSTER, M. 2000. Vermicomposting of sewage sludge: effect of bulking materials on the growth and reproduction of the earthworm *Eisenia andrei*. *Pedobiologia* 44, 24-32.
- DOMÍNGUEZ, J.; VELANDO, A.; AIRA, M.; MONROY, F. 2003. Uniparental reproduction of *Eisenia fetida* and *E. andrei* (Oligochaeta: Lumbricidae): evidence of self-insemination. *Pedobiologia* 47 (5-6), 530-534.
- DONCASTER, C.P. 1981. The spatial distribution of ants' nests on Ramsey Island, South Wales. *Journal of Animal Ecology* 50, 195-218.
- DOUBE, B.M.; SCHMIDT, O.; KILLHAM, K.; CORRELL, R. 1997. Influence of mineral soil on the palatability of organic matter for lumbricid earthworms: A simple food preference study. *Soil Biology and Biochemistry* 29 (3-4), 569-575.
- EDWARDS, C.A.; BOHLEN, P.J. 1996. *Biology and Ecology of Earthworms*. 3^a edición. Chapman and Hall. Londres. 426 pp.
- EDWARDS, C.A.; LOFTY, J.R. 1972. *Biology of earthworms*. Chapman and Hall. Londres. 244 pp.
- ELLIOTT, J.M. 2002. A quantitative study of day-night changes in the spatial distribution of insects in stony stream. *Journal of Animal Ecology* 71, 112-122.
- EVANS, A.C., GUILD, W.J.McL. 1948. Studies on relationships between earthworms and soil fertility. IV. On the life cycles of British Lumbricidae. *Annals of Applied Biology* 35, 471-484.

- FAYOLLE, L.; MICHAUD, H.; CLUZEAU, D.; STAWIECKI, J. 1997. Influence of temperature and food source on the life cycle of the earthworm *Dendrobaena veneta* (Oligochaeta). *Soil Biology and Biochemistry* 29 (3-4), 747-750.
- FELLER, C. BROWN, G.C.; BLANCHART, E. 2000. Darwin et le biofonctionnement du sol. *Étude et Gestion des Sols* 7, 395-402 [en línea]. En Web: <www.inra.fr/Internet/Hebergement/afes/egs/numero74-2000/FELLER.pdf>
- FERNÁNDEZ DURÁN, B. 1999. *Lombrices de tierra de la Comunidad de Madrid*. Tesina de licenciatura. Universidad Complutense de Madrid.
- FUENTES YAGÜE, J.L. 1999. *El suelo y los fertilizantes*. 5ª Ed. Mundi-Prensa Libros S.A., Madrid. 350 pp.
- GANG, L.; JISHUANG, K.; MAOHUA, W. 1999. Research on Soil Sampling Strategy for Precision Agriculture. *Proceedings of 99 International Conference on Agricultural Engineering*, 32-36 [en línea]. En Web: <www.lib.ksu.edu/depts/issa/china/icae/part5/ic32.pdf>
- GARCÍA, J.A.; FRAGOSO, C. 2002. Growth, reproduction and activity of earthworms in degraded and amended tropical open mined soils: laboratory assays. *Applied Soil Ecology* 20 (1), 43-56.
- GARCÍA, J.A.; FRAGOSO, C. 2003. Influence of different food substrates on growth and reproduction of two tropical earthworm species (*Pontoscolex corethrurus* and *Amyntas corticis*). *Pedobiologia* 47, 754-763.

- GARVÍN, M.H. 1995. *Efecto de la lombriz de tierra Hormogaster elisae Álvarez, 1977 (Oligochaeta, Hormogastridae) sobre la mineralización del carbono y el nitrógeno del suelo en sistemas cerrados*. Tesina de licenciatura. UCM. Facultad de Biología. Madrid.
- GARVÍN, M.H. 2000. *Contribución al conocimiento de Hormogaster elisae Álvarez, 1977 (Oligochaeta, Hormogastridae)*. Tesis Doctoral. UCM. Facultad de Biología. Madrid. 196 pp.
- GARVÍN, M.H.; LATTAUD, C.; TRIO, D.; LAVELLE, P. 1999a. Activity of glycolytic enzymes in the gut of *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae). *Soil Biology and Biochemistry* 32, 929-934.
- GARVÍN, M.H.; MARTÍNEZ, F.; JESÚS, J.B., GUTIÉRREZ, M.; RUÍZ, P.; DÍAZ COSÍN, D.J. 2001. Effect of *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) on Stability of Soil Aggregates. *European Journal of Soil Biology* 37, 273-276.
- GARVÍN, M.H.; TRIGO, D.; DÍAZ COSÍN, D.J. 1999b. Some Data on the Reproductive Biology of *Hormogaster elisae* Álvarez (Oligochaeta, Hormogastridae). *Pedobiología* 43, 830-834.
- GARVÍN, M.H.; TRIGO, D.; HERNÁNDEZ, P.; DÍAZ COSÍN, D.J. 2003. Gametogenesis and Reproduction in *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae). *Invertebrate Biology* 122 (2), 152-157.
- GARVÍN, M.H.; TRIGO, D.; HERNÁNDEZ, P.; RUÍZ, M.P.; DÍAZ COSÍN, D.J. 2002. Interactions of *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae)

- with others Earthworms Species from Redueña (Madrid, Spain). *Applied Soil Biology* 20, 163-169.
- GERARD, B.M. 1960. *The biology of certain British earthworm in relation to environmental condition*. Tesis Doctoral, Londres.
- GERARD, B.M. 1967. Factors affecting earthworms in pastures. *Journal of Animal Ecology* 36 (1), 235-252.
- GONZÁLEZ, G.; ZOU, X.; SABAT, A.; FETCHER, N. 1999. Earthworm abundance and distribution pattern in contrasting plant communities within a tropical wet forest in Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 35 (1-2), 93-100.
- GOTELLI, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81 (9), 2606-2621.
- GOTELLI, N.J.; ENTSMINGER, G.L. 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the Knight's Tour. *Ecology* 129, 281-291.
- GRAFF, O. 1953. *Die Regenwürmer Deutschlands*. Schriftenreihe der Forschungsanstalt für Landwirtschaft Braunschweig-Völkenrode, Scharper Verlag, Hannover.
- GRAFF, O. 1983. Darwin on earthworms-the contemporary background and what the critics thought. En: J.E. Satchell (Ed.). *Earthworm Ecology: from Darwin to vermiculture*. Chapman and Hall. Londres. 5-18 pp.
- GUITIÁN, F.; CARBALLAS, T. 1976. *Técnicas de análisis de suelos*. Segunda edición. Editorial Pico Sacro, Santiago de Compostela. 288 pp.
- GUTIÉRREZ, M.; RAMAJO, M.; JESÚS, J.B.; DÍAZ COSÍN, D.J. 2003. The effect of *Hormogaster elisae* (Hormogastridae) on the Abundance of Soil

- Collembola and Acari in Laboratory Cultures. *Biology and Fertility Soils* 37, 231-236.
- HAIR, J.F.; ANDERSON, R.E.; TATHAM, R.L.; BLACK, W. 2001. Análisis Multivariante. 5ª edición. Prentice Hall. Madrid. 799 pp.
- HARTENSTEIN, R.; NEUHAUSER, E.F., KAPLAN, D.L. 1979. Reproductive potential of the earthworm *Eisenia foetida*. *Ecologia* 43, 329-340.
- HERNÁNDEZ, P.; GUTIÉRREZ, M.; RAMAJO, M.; TRIGO, D.; DÍAZ COSÍN, D.J. 2003. Horizontal distribution of an earthworm community at El Molar, Madrid (Spain). *Pedobiología* 47 (5-6), 568-573.
- HOLMSTRUP, M. 1999. Cocoon production of *Aporrectodea longa* Ude and *Aporrectodea rosea* Savigny (oligochaeta; Lumbricidae) in Danish grass field. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 957-964.
- HUERTA, E.; FRAGOSO, C.; BAROIS, I.; LAVELLE, P. 2005. Enhancement of growth and reproduction of the tropical earthworm *Polypheretima elongata* (Megascolecidae) by addition of *Zea mays* and *Mucuna pruriens* var. utilis litter to the soil. *European Journal of Soil Biology* (En prensa).
- JESÚS, J.B. 1986. *Lombrices de tierra del Valle del Paular*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 478 pp.
- JESÚS, J.B.; FERNÁNDEZ, B.; GUTIÉRREZ, M. 2002. Lombrices de tierra de la Comunidad de Madrid (España). II. Géneros *Eisenia*, *Eiseniella*, *Eiseniona*, *Lumbricus*, *Octodrilus*, *Ostolasion*, *Hormogaster*, *Microscolex*, *Eukerria* y *Ocnerodrilus* (Annelida, Oligochaeta). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)* 97 (1-4), 61-69.

- JESÚS, J.B.; MORENO, A.G.; DÍAZ COSÍN, D.J. 1981. Lombrices de tierra de la Vega de Aranjuez (España).I. Asociaciones. *Revue d'écologie et de biologie du sol* 18 (4), 507-519.
- JIMENEZ, J.J. 1999. *Estructura de las comunidades y dinámica de las poblaciones de lombrices de tierra en las sabanas naturales y perturbadas de Carimagua (Colombia)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 311 pp.
- JIMÉNEZ, J.J.; BROWN, G.G., DECAËNS, T.; FEIJOO, A.; LAVELLE, P. 2000. Differences in the timing of diapause and patterns of aestivation in tropical earthworms. *Pedobiologia* 44 (6), 677-694.
- JIMÉNEZ, J.J.; DECAËNS, T. 2004. The impact of soil organisms on soil functioning under neotropical pastures: a case study of a tropical anecic earthworm species. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103 (2), 314-329.
- JIMÉNEZ, J.J.; ROSSI, J.P., LAVELLE, P. 2001. Spatial distribution of earthworms in acid-soil savannas of the eastern plains of Colombia. *Applied Soil Ecology* 17 (3), 267-278.
- JUDAS, M. 1989. Predator-pressure on earthworms: field experiments in a beechwood. *Pedobiologia* 33, 339-354.
- KAUSHAL, B.R.; BORA, S.; KANDPAL, B. 1999. Growth and cocoon production by the earthworm *Metaphire houletti* (Oligochaeta) in different food sources. *Biology and Fertility of Soils* 29 (4), 394-400.
- KREUZER, K.; BONKOWSKI, M.; LANGEL, R.; SCHEU, S. 2004. Decomposer animals (Lumbricidae, Collembola) and organic matter distribution

- affect the performance of *Lolium perenne* (Poaceae) and *Trifolium repens* (Fabaceae). *Soil Biology and Biochemistry* 36 (12), 2005-2011.
- LAKHANI, K.H.; SATCHELL, J.E. 1970: Production by *Lumbricus terrestris* (L.). *Journal of Animal Ecology* 39, 473-492.
- LAVELLE, P. 1977. Bilan energetique des populations naturelles du ver de terre geophage *Millsonia anomala* (Oligochetes-Acanthodrilidae) dans la savane de Lamto (Cote D'Ivoire). *Geo-Eco-Trop* 1 (2), 149-157.
- LAVELLE, P. 1978. *Les Vers de terre de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème*. Tesis Doctoral, Paris VI. 301 pp.
- LAVELLE, P. 1979. Relations entre types écologiques et profils démographiques chez les Vers de terre de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Revue d'Écologie et Biologie du Sol* 16(1), 85-101.
- LAVELLE, P. 1981. Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Œcologica/Œcologia Generalis* 2 (2), 117-133.
- LAVELLE, P. 1983. The soil fauna of tropical savannas. I. The community structure. En: F. Bourlière (Ed.). *Tropical Savannas*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. Pp. 477-484.
- LAVELLE, P. 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biology and Fertility of Soils* 6, 237-251.
- LAVELLE, P.; SPAIN, A.V. 2001. *Soil Ecology*. Academic Publishers. Londres. 659 pp.

- LEE, K.E. 1985. *Earthworms: ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press, Sydney. 411 pp.
- LOWE, C.N.; BUTT, K.R. 1999. Interspecific interactions between Earthworms: A laboratory-based investigation. *Pedobiologia* 43, 808-817.
- LUDWIG, J.A.; REYNOLDS, J.F. 1988. *Statistical ecology: A primer on methods and computing*. John Wiley and Son, Inc. Nueva York. 337 pp.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona. 951 pp.
- MARGERIE, P.; DECAËNS, T.; BUREAU, F.; ALARD, D. 2001. Spatial distribution of earthworm species assemblages in a chalky slope of the Seine Valley (Normady, France). *European Journal of Soil Biology* 37, 291-296.
- MARIÑO, F.; TRIGO, M.D.; DÍAZ COSÍN, D.J.; CALVIN, E.B. 1985. Lombrices de tierra de Galicia. Relación con los factores del suelo. *Anales de edafología y agrobiología* 44, 1641-1649.
- MARTÍNEZ LEIVA, M.A. 2002. *Comunidades de oligoquetos (Annelida: Oligochaeta) en tres ecosistemas con diferente grado de perturbación en Cuba*. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología y Sistemática. Ciudad de La Habana.
- MÁS HERNÁNDEZ 1992. *Atlas de la Comunidad de Madrid*. Consejería de Política Territorial. Comunidad de Madrid.
- MASCATO, R. 1986. *Lombrices de tierra de Rubio-Boqueixon y Cernan-Rois (La Coruña)*. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. 467 pp.
- MASCATO, R., MATO, S., TRIGO, D., MARIÑO, F, DÍAZ COSÍN, D.J. 1987. Factores del suelo y distribución de las lombrices de tierra en dos zonas de

- Galicia: Comparación de diferentes métodos estadísticos. *Revue d'Écologie et Biologie du Sol* 24 (2), 111-135.
- MATO, S. 1986. *Lombrices de tierra de la sierra del Caurel*. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela.
- MICHAELSEN, W. 1900. *Olichaeta*. Das Tierreich, 10. Friedländer und Sohn. Berlín. 575 pp.
- MICHALIS, K.; PANIDIS, S. 1993. Seasonal variation in the reproductive activity of *Octodrilus complanatus* (Oligochaeta, Lumbricidae). *European Journal of Soil Biology* 29 (3-4), 161-166.
- MICHON, J. 1954. *Contribution expérimentale à l'étude de la biologie des Lumbricidae. Les variations pondérales au cours différentes modalités du développement postembryonnaire*. Tesis Doctoral. 192 pp.
- MONROY, F.; AIRA, M.; VELANDO, A.; DOMÍNGUEZ, J. 2003. Have spermatophores in *Eisenia fetida* (Oligochaeta, Lumbricidae) any reproductive role? *Pedobiologia* 47 (5-6), 526-529.
- MONROY, F.; AIRA, M.; GAGO, J.A.; DOMÍNGUEZ, J. 2004. Life cycle of the earthworm *Octodrilus complanatus* (Oligochaeta, Lumbricidae). En: *XIVth International Colloquium on Soil Zoology and Ecology. Rouen (Francia)*. 333 pp.
- MORENO, A.G. 1981. *Estudio de algunas poblaciones de lombrices de tierra (Annelida: Oligochaeta: Lumbricidae, Megascolecidae y Glossoscolecidae) de los alrededores de Madrid*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense. Madrid. 294 pp.

- MUÑOZ-PEDREROS, A., RUIZ, E., POBLETE, C. 1997. Aspectos de la biología reproductiva de lumbrídeos silvestres (Oligochaeta: Lumbricidae) en el sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70, 101-108.
- NEILSON, R.; BOAG, B. 2003. Feeding preferences of some earthworm species common to upland pastures in Scotland. *Pedobiologia* 47 (1), 1-8.
- NEUHAUSER, E.; HARTENSTEIN, R.; KAPLAN, D.L. 1980. Growth of the earthworm *Eisenia foetida* in relation to population density and food rationing. *Oikos* 35, 93-98.
- NORDSTRÖM, S.; RUNDGREN, S. 1974. Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden. *Pedobiologia* 14, 1-27.
- NUUTINEN, V.; PITKÄNEN, J.; KUUSELA, E.; WIDBOM, T.; LOHILAHTI, H. 1998. Spatial variation of an earthworm community related to soil properties and yield in a grass-clover field. *Applied Soil Ecology* 8, 85-94.
- OLIVE, P.J.W.; CLARK, R.B. 1978. Physiology of reproduction. En: *Physiology of Annelids*. Mill P.J., ed. Academic Press, Londres. 271-368 pp.
- OMODEO, P. 1998. History of Clitellata. *Italian Journal of Zoology* 65, 51-73.
- ORTIZ-CEBALLOS, A.I.; FRAGOSO, C.; EQUIHUA, M.; BROWN, G.G. 2005. Influence of food quality, soil moisture and the earthworm *Pontoscolex corethrurus* on growth and reproduction of the tropical earthworm *Balanteodrilus pearsei*. *Pedobiologia* 49, 89-98.
- PAGE, A.L., MILLER, R.H., KEENEY, D.R. 1982. *Methods in Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties*. Agronomy, 9. Madison.

-
- PARMELEE, R.W., BEARE, M. H., CHENG, W. HENDRIX, P. F.; RIDER, S.J., CROSSLEY, D.A., JR; COLEMAN, D.C., 1990. Earthworms and enchytraeids in conventional and no-tillage agroecosystems: A biocide approach to asses their role in organic matter breakdown. *Biology and Fertility Soils* 10, 1-10.
- PHILLIPSON, J.; BOLTON, P.J. 1977. Growth and cocoon production by *Allolobophora rosea* (Oligochaeta: Lumbricidae). *Pedobiologia* 17, 70-82.
- PIELOU, E.C. 1977. *Mathematical ecology*. John Wiley ed. Nueva York.
- POIER, K.R., RICHTER, J. 1992. Spatial distribution of earthworms and soil properties in an arable loess soil. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 1601–1608.
- PORTA, J., LÓPEZ-ACEVEDO, M ; ROQUERO, C. 1999. *Edafología para la agricultura y el medio ambiente*. 2ª Ed. Mundi-Prensa Libros S.A., Madrid. 929 pp.
- QIU, J-P., BOUCHÉ, M.B. 1998. Contribution á la taxonomie des Hormogastridae (Annelida: Oligochaeta) avec descriptions de nouvelles espèces d'Espagne. *Documents pédozoologiques et intégrologiques* 4(15), 164-177.
- RÄTY, M. 2004. Growth of *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea caliginosa* in an acid forest soil, and their effects on enchytraeid populations and soil properties, *Pedobiologia* 48 (4), 321-328.

- REINECKE, A.J.; KRIEL, J.R. 1981. Influence of temperature on the reproduction of the earthworm *Eisenia fetida* (Oligochaeta). *South African Journal of Zoology* 16, 96-100.
- REINECKE, A.J.; VENTER, J.M. 1985. The influence of moisture on the growth and reproduction of the compost worm *Eisenia fetida* (Oligochaeta). *Revue d'Écologie et Biologie du Sol* 22(4), 473-481.
- REINECKE, A.J.; VENTER, J.M. 1987. Moisture preferences, growth and reproduction of the compost worm *Eisenia fetida* (Oligochaeta). *Biology and Fertility of Soils* 3, 135-141.
- REINECKE, A.J.; VILJOEN, A.S. 1990a. The influence of worm density on growth and cocoon production of compost worm *Eisenia fetida* (Oligochaeta), *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*. 27(2), 221-230.
- REINECKE, A.J.; VILJOEN, A.S. 1990b. The influence of feeding patterns and reproduction of the vermicomposting earthworm *Eisenia fetida* (Oligochaeta). *Biology and Fertility of Soils* 10, 184-487.
- REINECKE, A.J.; VILJOEN, A.S. 1991. Vertical deposition of cocoons by the compost worm *Eisenia fetida* (Oligochaeta), *Pedobiologia* 35, 147-152.
- RICHARDS, L.A. 1947. Pressure-Membrana apparatus construction and use. *Agricultural Engineering* 28, 451-4.
- ROBERTSON, G.P. 1987. Geostatistics in ecology: interpolating with known variance. *Ecology* 68 (3), 744-748.

- ROBERTSON, G.P.; FRECKMAN, D.W. 1995. The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. *Ecology* 76 (5), 1425-1432.
- ROSSI, J.P. 2003a. Clusters in earthworm spatial distribution. *Pedobiologia* 47, 490-496.
- ROSSI, J.P. 2003b. Short-range structures in earthworm spatial distribution. *Pedobiologia* 47, 582-587.
- ROSSI, J.P. DELAVILLE, L.; QUÉNÉHERVÉ, P. 1996. Microspatial structure of plant-parasitic nematode community in a sugarcane field in Martinique. *Applied Soil Ecology* 3, 17-26.
- ROSSI, J.P.; LAVELLE, P. 1998. Earthworm aggregation in the Savannas of Lamto (Côte d'Ivoire). *Applied Soil Ecology* 7, 195-199.
- ROSSI, J.P.; LAVELLE, P.; ALBRECHT, A. 1997. Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* and soil heterogeneity. *Soil Biology and Biochemistry* 29 (3/4), 485-488.
- ROSSI, R.E.; MULLA, D.J.; JOURNEL, A.G.; FRANZ, E.H. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62 (2), 277-314.
- ROTA, E. 1993. Contribution to the taxonomy of the Hormogastridae (Annelida: Oligochaeta) with description of two new species from southern France. *Journal of Natural History* 28, 27-36.
- RUIZ, M.P. 2003. *Biología de Hormogaster elisae Álvarez, 1977 (procesos de alimentación y estivación)*. Tesis Doctoral. UCM. Facultad de Biología. Madrid. 145 pp.

- SÁNCHEZ, E.G. 1994. *Faunística y ecología de las lombrices de tierra del suroeste español*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- SÁNCHEZ, E.G.; MUÑOZ, B.; GARVÍN, M.H.; JESÚS, J.B.; DÍAZ COSÍN, D.J. 1997. Ecological preferences of some earthworm species in southwest Spain. *Soil Biology and Biochemistry* 29 (3/4), 313-316.
- SATCHELL, J.E. 1967. Lumbricidae. En: A. Burgues, F. Raw (Eds.). *Soil Biology*, London Academic Press, 259-322 pp.
- SATCHELL, J.E. 1983. *Earthworm Ecology: from Darwin to vermiculture*. Chapman and Hall. Londres.
- SCHEU, S. 2003. Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives. *Pedobiologia* 47, 846-856.
- STEPHENSON, J. 1930. *The Oligochaeta*. Wheldon and Wesley, New York. 978 pp.
- TRIGO, D. 1987. *Lombrices de Portugal*. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. 431 pp.
- VALLE, J.V.; GARVÍN, M.H.; TRIGO, D.; MARTÍNEZ, F.; BELINCHÓN, C.; DÍAZ COSÍN, D.J. 1999. Vertical distribution of *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) in soil at El Molar (Central Spain). *Pedobiologia* 43, 1-7.
- VALLE, J.V.; MORO, R.P.; GARVÍN, M.H.; TRIGO, D.; DÍAZ COSÍN, D.J. 1997. Annual Dynamics of the earthworm *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) in Central Spain. *Soil Biology and Biochemistry* 29 (3-4), 309-312.

-
- VALLE, J.V.; MORO, R.P.; GARVÍN, M.H.; TRIGO, D.; DÍAZ COSÍN, D.J. 1998. Growth in the laboratory of *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae). *Applied Soil Ecology* 9, 111-114.
- WACKERNAGEL, H. 2003. *Multivariate geostatistics: an introduction with applications*. 3ª Ed. Springer. 387 pp.
- WALLWORK, J.A. 1976. *The distribution and diversity of soil fauna*. Academic Press. Londres. 355 pp.
- WEVER, L.A.; LYSYK, T.J.; CLAPPERTON, M.J. 2001. The influence of soil moisture and temperature on the survival, aestivation, growth and development of juvenile *Aporrectodea tuberculata* (Eisen) (Lumbricidae). *Pedobiologia* 45 (2), 121-133.
- WHALEN, J.K. 2004. Spatial and temporal distribution of earthworm patches in corn field, hayfield and forest systems of southwestern Québec. *Applied Soil Ecology* 27, 143-151.
- ZHANG, Q.L.; HENDRIX, P.F. 1995. Earthworm (*Lumbricus rubellus* and *Aporrectodea caliginosa*) Effects on Carbon Flux in Soil. *Soil Science Society of America Journal* 59 (3), 816-823.
- ZHENJUN, S. 2004. Temperature factors influencing worm reproduction and growth. En: *XIVth International Colloquium on Soil Zoology and Ecology. Rouen (Francia)*. 333 pp.

Paginas Web:

<http://mpac.missouri.edu/pubs/SoilandCropVar.htm>

<http://www.ciget.pinar.cu/No.%202000-2/GEOESTADISTICA.htm>

http://www.darwin-literature.com/The_Formation_Of_Vegetable_Mould/index.html

<http://www.gammadesign.com/DemonstrationVersion.html>

<http://www.gammadesign.com/GSWinHelp/gswinhelp.htm#kriging.htm>

<http://www.garyentsminger.com/ecosim/index.htm>

<http://www.inra.fr/Internet/Hebergement/afes/egs/numero74-2000/FELLER.PDF>

<http://www.lib.ksu.edu/depts/issa/china/icae/part5/ic32.pdf>

http://www.madrid.org/dgpha/patrimonio_arqueologico/patrim_paleon.htm

<http://www.monografias.com/trabajos14/geoestadistica/geoestadistica.shtml#HIPO>

<http://www.pueblos-espana.org/comunidad+de+madrid/madrid/el+molar/>

9) Anexos

ANEXO 1. Abreviaturas que aparecen a lo largo de esta Tesis

AC: *Allolobophora caliginosa*

AIR: Aireación

ALMO: Cultivo sin suplemento de alimento

ALM200: Cultivo con 200 g de suelo tamizado a 250 μm como suplemento

ALM400: Cultivo con 400 g de suelo tamizado a 250 μm como suplemento

AR: *Allolobophora rosea*

ARC: Porcentaje de arcillas

ARE: Porcentaje de arenas totales

AREF: Porcentaje de arenas finas

AREG: Porcentaje de arenas gruesas

C/N: Relación carbono-nitrógeno

C: Porcentaje de carbono

D2: Cultivo con dos individuos

D4: Cultivo con cuatro individuos

D8: Cultivo con ocho individuos

HE: *Hormogaster elisae*

HUM: Humedad

I₈: Índice de Morisita

LIM: Porcentaje de limos totales

LIMF: Porcentaje de limos finos

LIMG: Porcentaje de limos gruesos

M_2mm: Porcentaje de la fracción del suelo mayor de 2 mm

MD: *Microscolex dubius*

MO: Porcentaje de materia orgánica

MP: *Microscolex phosphoreus*

N: Porcentaje de nitrógeno

OC: *Octodrilus complanatus*

pF 2,7: Capacidad de campo

pF 4,2: Punto de marchitez

PF: Peso final

PHH: pH en agua

PHK: pH en cloruro potásico

PI: Peso inicial

POR: Porosidad

N°	C	MO	N	C/N	PHH	PHK	HUM	POR	AIR	M_2mm	AREG	AREF	ARE	LIMG	LIMF	LIM	ARC	He	Ac	Ar	Oc	Mp
1	1,329	2,291	0,109	12,209	5,89	4,90	15,396	43,334	27,938	31,4753	53,8539	17,5676	71,4214	6,1311	6,3063	12,4374	16,1411	21	0	0	0	0
2	1,053	1,815	0,115	9,191	6,76	5,81	13,102	49,418	36,317	27,9457	49,5403	23,2204	72,7607	3,0208	6,9083	9,9291	17,3102	20	0	0	0	0
3	1,454	2,506	0,146	9,979	6,97	6,24	22,580	45,739	23,159	32,0009	52,7763	22,1047	74,8810	0,4495	8,6198	9,0693	16,0497	11	0	0	0	0
4	2,033	3,505	0,176	11,531	6,97	6,10	17,674	41,850	24,175	22,1416	45,3856	20,2353	65,6209	5,8562	6,4052	12,2614	22,1176	4	0	0	0	0
5	2,470	4,258	0,236	10,472	6,76	6,02	17,236	31,257	14,021	33,6298	47,9910	21,1032	69,0942	0,6320	0,2708	0,9028	30,0030	1	1	1	0	0
6	1,459	2,515	0,143	10,237	6,79	5,92	18,800	37,716	18,916	43,6852	44,7125	20,5891	65,3015	0,9818	2,4123	3,3941	31,3043	0	2	15	0	0
7	1,503	2,590	0,122	12,351	5,97	4,99	11,826	53,379	41,553	35,0359	54,3810	17,9375	72,3184	2,4554	8,1416	10,5971	17,0845	13	0	0	0	0
8	1,796	3,096	0,135	13,310	6,28	5,41	18,840	53,333	34,493	29,2614	58,2439	21,1946	79,4385	1,3212	1,4588	2,7801	17,7814	24	0	0	0	0
9	1,588	2,738	0,155	10,263	6,41	5,27	14,952	41,226	26,275	27,4648	54,5316	16,1405	70,6721	3,6151	8,2739	11,8890	17,4389	6	0	0	0	0
10	1,692	2,916	0,155	10,943	6,61	5,60	31,037	51,620	20,582	27,6717	43,0897	24,0308	67,1204	0,5919	6,2740	6,8659	26,0136	8	1	5	0	0
11	2,689	4,636	0,239	11,232	6,73	5,85	19,736	30,043	10,307	39,5709	48,5336	23,0017	71,5354	0,3738	15,7562	16,1300	12,3347	7	0	1	0	0
12	1,494	2,576	0,131	11,434	6,71	5,55	10,982	43,165	32,183		47,8689	19,9702	67,8390	0,4173	0,5067	0,9240	31,2370	0	0	13	0	0
13	1,373	2,367	0,101	13,659	6,11	5,16	16,495	46,850	30,356	30,9364	63,8405	16,5637	80,4043	0,2527	1,4879	1,7406	17,8551	5	0	0	0	0
14	0,929	1,601	0,081	11,478	6,27	5,15	10,098	42,176	32,078	22,5756	64,5180	15,3891	79,9071	0,5807	0,7259	1,3066	18,7863	14	0	0	0	0
15	1,951	3,364	0,144	13,525	6,23	5,24	13,047	48,355	35,308	34,0016	53,9030	13,6603	67,5633	1,6878	12,3945	14,0823	18,3544	13	0	0	0	0
16	0,974	1,679	0,085	11,396	6,19	5,14	15,889	28,724	12,835	35,0398	56,6189	13,3635	69,9824	3,1148	12,7857	15,9005	14,1171	4	0	2	0	0
17	2,484	4,283	0,203	12,226	6,33	5,33	18,319	31,274	12,955	26,8596	40,7646	12,6586	53,4232	6,2856	16,4373	22,7230	23,8539	20	0	0	0	0
18	1,611	2,777	0,147	10,961	6,79	5,73	21,305	46,619	25,314	37,4624	43,5618	16,0154	59,5772	4,4202	1,4094	5,8296	34,5932	0	8	19	0	0
19	2,262	3,900	0,183	12,368	6,16	5,31	13,449	38,314	24,865	30,0929	46,8628	9,4258	56,2886	22,6129	9,6181	32,2310	11,4804	7	2	0	0	0
20	1,479	2,549	0,124	11,932	6,37	5,33	45,482	64,836	19,354	40,3595	58,5662	11,6160	70,1822	2,1899	10,9493	13,1392	16,6786	2	0	0	0	0
21	2,294	3,955	0,174	13,167	6,13	5,18	23,669	57,256	33,588	37,4831	55,3910	14,9649	70,3559	3,2736	10,1585	13,4321	16,2120	7	0	0	0	0
22	2,332	4,021	0,217	10,757	6,40	5,48	17,928	45,613	27,685	34,0331	44,4789	14,0696	58,5485	3,9589	8,7328	12,6916	28,7599	5	0	10	0	0
23	2,828	4,876	0,224	12,602	6,54	5,79	20,889	41,699	20,810	41,0655	44,7983	11,8365	56,6348	6,3694	13,7739	20,1433	23,2219	0	0	15	0	0
24	2,807	4,840	0,224	12,534	6,04	5,48	14,093	69,446	55,353	17,3986	49,2224	15,0068	64,2292	4,3929	13,8608	18,2538	17,5171	0	11	6	0	0
25	2,410	4,155	0,187	12,911	6,29	5,53	21,331	49,973	28,642	37,4492	60,1165	11,0169	71,1335	0,5826	9,5074	10,0900	18,7765	2	0	0	0	0
26	2,114	3,645	0,172	12,276	6,43	5,71	20,200	49,519	29,319	41,1565	51,7101	15,7493	67,4594	2,7009	9,5051	12,2060	20,3346	13	0	1	0	0
27	2,767	4,771	0,225	12,323	6,31	5,68	14,686	41,861	27,175	33,9054	43,3828	14,7240	58,1068	7,4221	11,9695	19,3916	22,5016	13	1	1	0	0
28	2,241	3,864	0,190	11,767	6,34	5,46	18,305	54,457	36,152	34,5995	44,6254	16,5980	61,2233	7,6780	13,5010	21,1790	17,5977	0	2	9	1	4

ANEXO 2: Tabla de datos del muestreo de primavera 2001

Nº	C	M.O	N	C/N	PHH	PHK	HUM	POR	AIR	M_2mm	AREG	AREF	ARE	LIMG	LIMF	LIM	ARC	He	Ac	Ar	Oc	Md	Mp
1	1,205	2,078	0,104	11,609	7,73	6,76	15,557	57,426	41,870	70,223	59,723	15,401	75,124	2,845	6,917	9,762	15,114	11	0	0	0	0	0
2	1,448	2,497	0,110	13,181	6,34	5,14	10,903	64,689	53,786	72,243	60,031	13,669	73,701	1,975	7,095	9,070	17,230	0	0	0	0	0	0
3	1,706	2,941	0,150	11,343	6,86	5,86	14,109	59,347	45,239	61,030	50,990	18,738	69,728	2,111	8,155	10,267	20,005	3	0	0	0	0	0
4	1,583	2,730	0,148	10,698	7,13	6,24	10,267	54,791	44,523	75,640	55,230	18,253	73,483	2,929	7,453	10,382	16,135	2	0	0	0	0	0
5	1,781	3,070	0,164	10,865	7,31	6,24	16,181	23,867	7,686	60,711	46,700	13,989	60,689	4,602	9,966	14,567	24,744	1	0	0	0	0	0
6	1,488	2,565	0,142	10,502	7,07	5,87	17,195	82,653	65,458	63,484	46,635	12,934	59,569	2,445	9,385	11,830	28,601	0	0	21	0	0	0
7	2,200	3,792	0,204	10,768	7,96	6,99				69,392	40,946	17,024	57,969	5,591	12,879	18,470	23,561	0	0	6	0	0	0
8	1,612	2,779	0,116	13,839	6,14	5,13	15,309	73,991	58,682	65,681	62,991	10,923	73,914	1,560	6,632	8,192	17,893	13	0	0	0	0	0
9	1,189	2,050	0,110	10,840	5,97	4,97	15,350	51,010	35,660	67,584	60,171	13,750	73,921	2,223	7,625	9,848	16,232	5	3	3	0	0	0
10	1,816	3,131	0,159	11,394	6,65	5,70	15,017	56,436	41,420	61,073	61,766	11,581	73,347	1,428	6,822	8,250	18,403	15	0	0	0	0	0
11	1,829	3,153	0,173	10,582	6,73	5,83	16,408	46,000	29,592	58,416	59,052	11,182	70,234	2,822	6,576	9,398	20,367	2	0	0	0	0	0
12	1,462	2,521	0,141	10,406	7,01	5,97	13,503	39,212	25,709	67,049	51,190	16,366	67,556	4,105	8,758	12,863	19,582	0	0	0	0	0	0
13	1,506	2,597	0,154	9,759	6,85	5,76	13,480	47,032	33,551	70,632	50,750	17,548	68,298	4,295	8,641	12,936	18,766	0	0	0	0	0	0
14	1,665	2,871	0,147	11,361	7,49	6,39	21,018	45,466	24,448	63,124	38,832	12,365	51,197	7,288	13,233	20,521	28,282	0	0	1	0	0	0
15	1,242	2,140	0,113	11,021	6,52	5,52	14,919	54,182	39,263	69,452	57,017	15,715	72,732	2,145	7,806	9,951	17,317	3	0	0	0	0	0
16	1,217	2,097	0,101	12,051	6,47	5,42	14,642	38,023	23,381	61,899	62,434	11,338	73,772	1,638	9,650	11,287	14,941	3	0	0	0	0	0
17	1,126	1,942	0,088	12,870	6,39	5,20	14,150	44,611	30,461	63,911	57,831	13,279	71,110	2,256	9,049	11,305	17,585	10	0	0	0	0	0
18	2,203	3,797	0,169	12,996	6,41	5,49	19,310	55,442	36,132	51,590	56,604	11,006	67,610	3,249	8,071	11,321	21,069	35	3	0	0	0	0
19	1,663	2,866	0,147	11,286	7,11	5,85	20,135	31,879	11,744	62,717	26,650	8,985	35,635	13,503	18,553	32,056	32,310	0	0	2	0	0	0
20	1,612	2,779	0,141	11,438	6,72	5,50	18,925	36,486	17,560	66,588	35,771	14,203	49,974	8,233	12,730	20,963	29,064	0	0	1	0	0	0
21	3,692	6,365	0,329	11,231	6,67	5,78	19,787	41,140	21,352	67,821	40,590	12,674	53,264	7,211	13,958	21,169	25,567	0	0	1	0	0	0
22	2,112	3,642	0,183	11,553	6,71	5,68	18,605	44,984	26,379	60,118	47,971	13,611	61,582	6,574	10,298	16,872	21,546	0	0	4	0	0	0
23	1,219	2,101	0,095	12,856	6,31	5,14	13,282	43,647	30,366	61,662	56,157	13,756	69,912	3,220	8,964	12,184	17,903	7	0	0	0	0	0

ANEXO 3: Tabla de datos del muestreo de primavera 2002 (parte1)

Nº	C	MO	N	C/N	PHH	PHK	HUM	POR	AIR	M_2mm	AREG	AREF	ARE	LIMG	LIMF	LIM	ARC	He	Ac	Ar	Oc	Md	Mp
24	1,670	2,878	0,132	12,627	6,30	5,30	17,823	41,548	23,725	56,547	59,371	13,756	73,127	2,455	7,620	10,074	16,799	12	0	0	0	0	0
25	1,821	3,140	0,137	13,277	6,44	5,42	21,093	52,470	31,377	66,917	59,251	13,442	72,694	1,661	7,644	9,304	18,002	20	0	0	0	0	0
26	2,107	3,633	0,185	11,381	6,54	5,49	21,214	40,681	19,467	63,550	43,217	14,600	57,818	8,840	9,079	17,919	24,263	2	0	0	0	0	0
27	1,972	3,399	0,171	11,558	6,59	5,53	19,987	50,640	30,653	53,254	39,089	10,949	50,038	8,007	11,589	19,596	30,366	0	0	1	0	0	0
28	2,735	4,716	0,232	11,797	6,57	5,52	18,911	38,843	19,932	64,602	42,720	12,250	54,970	9,032	12,354	21,386	23,644	0	0	0	0	0	0
29	1,507	2,598	0,132	11,421	6,24	5,28	41,474	69,172	27,697	59,259	59,507	10,077	69,584	2,307	7,637	9,944	20,472	4	0	0	0	0	0
30	2,097	3,615	0,172	12,193	6,66	5,88	19,892	41,007	21,115	59,560	59,968	11,507	71,475	2,134	7,834	9,968	18,558	0	0	0	0	0	0
31	2,153	3,711	0,179	12,001	6,56	5,56	19,376	42,811	23,435	59,012	61,140	9,979	71,119	0,396	10,401	10,797	18,083	3	0	0	0	0	0
32	1,818	3,134	0,165	10,993	6,55	5,54	14,742	43,045	28,303	58,110	51,316	11,714	63,031	4,836	9,914	14,750	22,219	8	0	0	0	0	0
33	2,769	4,773	0,230	12,045	6,47	5,67	20,505	55,946	35,441	75,318	50,519	13,942	64,461	8,666	9,732	18,398	17,141	0	0	5	0	0	0
34	1,438	2,480	0,125	11,487	7,18	6,17	15,477	53,586	38,109	67,614	55,352	14,376	69,727	3,699	8,368	12,067	18,206	0	0	0	0	2	2
35	2,060	3,551	0,165	12,503	7,67	6,76	18,162	44,505	26,343	68,324	53,881	14,312	68,193	2,947	9,287	12,234	19,574	7	0	0	0	0	0
36	2,049	3,533	0,185	11,105	6,44	5,53	16,401	44,512	28,111	60,113	56,674	13,635	70,310	3,409	7,364	10,773	18,918	1	0	0	0	0	0
37	2,124	3,661	0,185	11,454	6,23	5,36	13,877	56,674	42,796	66,056								2	0	0	0	0	0
38	1,451	2,502	0,130	11,142	7,58	6,55	17,171	53,178	36,007	72,263	58,454	12,474	70,928	4,639	8,144	12,784	16,289	0	12	0	15	0	0
39	1,527	2,632	0,115	13,293	5,98	4,94	19,898	46,744	26,846	74,295	53,533	14,698	68,231	5,879	9,876	15,756	16,013	0	4	0	0	0	0
40	1,482	2,555	0,132	11,226	5,47	4,27	12,777	45,135	32,358	58,388	61,251	10,849	72,100	3,296	6,878	10,174	17,726	0	0	0	0	0	0
41	2,619	4,515	0,214	12,212	5,60	4,78				68,700	56,214	17,305	73,519	1,130	7,909	9,038	17,443	0	0	0	0	0	0
42	1,505	2,595	0,086	17,430	6,64	5,64	16,413	50,679	34,267	78,402	62,142	11,908	74,051	2,288	6,162	8,450	17,499	11	0	0	0	0	0

ANEXO 3 (CONTINUACIÓN): Tabla de datos del muestreo de primavera 2002 (parte2)

Nº	C	MO	N	C/N	PHH	PHK	HUM	POR	AIR	M_2mm	AREG	AREF	ARE	LIMG	LIMF	LIM	ARC	He	Ac	Ar	Oc	Md	Mp
1	1,200	2,070	0,121	9,915	7,57	6,67	9,685	51,625	41,940	28,718	59,766	18,033	77,799	1,852	13,212	15,064	7,137	16	0	0	0	0	0
2	1,511	2,605	0,128	11,834	6,48	5,74	5,220	42,683	37,463	26,936	61,575	13,243	74,818	2,059	9,776	11,835	13,347	4	0	0	0	0	0
3	1,858	3,203	0,129	14,348	6,60	5,87	10,326	56,133	45,807	32,176	57,922	15,169	73,091	2,727	10,234	12,961	13,948	21	0	0	0	0	0
4	2,464	4,248	0,223	11,063	7,43	6,52	8,573	51,987	43,414	35,283	59,065	15,915	74,979	2,652	10,364	13,016	12,004	0	0	0	0	0	0
5	1,950	3,362	0,183	10,648	7,39	6,43	11,502	43,699	32,197	38,959	50,214	12,393	62,607	2,698	11,672	14,370	23,024	1	0	0	0	0	0
6	1,931	3,328	0,172	11,249	7,36	6,45	12,482	39,763	27,280	38,149	46,802	11,727	58,529	3,332	11,407	14,739	26,732	0	1	1	0	0	0
7	3,287	5,668	0,257	12,769	7,88	7,07	12,963	63,020	50,057	30,502	52,112	13,071	65,183	2,112	16,410	18,522	16,296	0	0	0	0	0	0
8	1,446	2,493	0,108	13,362	6,69	5,61	8,844	46,174	37,330	36,564	62,281	11,618	73,899	1,432	10,769	12,202	13,899	26	0	0	0	0	0
9	1,513	2,608	0,114	13,308	6,43	5,47	9,262	48,366	39,104	28,918	64,168	11,005	75,173	1,940	9,516	11,457	13,371	16	0	0	0	0	0
10	1,753	3,022	0,158	11,086	6,56	5,81	13,621	44,280	30,659	30,493	62,320	11,545	73,864	1,336	9,861	11,197	14,939	22	0	0	0	0	0
11	1,900	3,276	0,167	11,385	6,55	5,72	10,330	41,157	30,827	33,618	53,166	14,454	67,620	5,465	7,942	13,407	18,973	0	0	0	0	0	0
12	1,326	2,287	0,130	10,192	6,71	5,79	11,696	49,580	37,884	36,983	46,942	15,629	62,571	3,557	22,312	25,869	11,560	1	0	0	0	0	0
13	1,181	2,036	0,116	10,165	7,23	6,28	7,794	47,383	39,588	32,442	46,805	15,740	62,545	5,143	11,299	16,442	21,013	0	0	0	0	0	0
14	2,601	4,485	0,247	10,532	7,45	6,57	16,200	52,724	36,524	33,315	40,641	12,016	52,657	6,676	13,538	20,214	27,130	0	1	0	0	0	0
15	1,339	2,309	0,113	11,836	6,88	5,79	9,179	48,215	39,036	37,429	59,018	13,179	72,197	2,232	9,084	11,315	16,487	5	0	0	0	0	0
16	1,527	2,632	0,124	12,294	6,61	5,62	8,344	51,836	43,492	43,430	61,699	12,444	74,144	1,647	7,765	9,412	16,444	10	0	0	0	0	0
17	1,403	2,419	0,114	12,300	6,69	5,65	9,319	43,215	33,896	40,420	55,942	13,700	69,642	2,698	8,952	11,650	18,708	15	0	0	0	0	0
18	1,361	2,346	0,118	11,571	6,24	5,37	9,034	62,642	53,608	35,550	54,155	12,633	66,787	2,459	8,931	11,390	21,822	4	0	0	0	0	0
19	1,457	2,512	0,133	10,997	6,72	5,75	11,231	45,022	33,792	46,353	41,476	14,137	55,613	7,017	12,110	19,127	25,260	0	2	0	0	0	0
20	2,668	4,600	0,235	11,343	6,74	5,84	13,853	51,150	37,298	29,879	38,876	12,729	51,604	7,054	13,922	20,976	27,420	0	0	0	0	0	0
21	3,632	6,262	0,283	12,818	6,75	6,09	17,540	49,536	31,996	23,244	48,108	12,437	60,545	5,795	10,082	15,877	23,578	0	0	0	0	0	0
22	1,246	2,148	0,106	11,721	6,24	5,37	11,351	44,668	33,317	40,376	57,038	11,922	68,960	2,521	9,060	11,581	19,459	3	0	0	0	0	0
23	1,387	2,392	0,118	11,744	6,05	5,21	12,454	48,486	36,032	29,776	61,445	11,301	72,746	2,681	8,147	10,828	16,426	11	0	0	0	0	0

ANEXO 4: Tabla de datos del muestreo de otoño 2002 (parte 1)

N°	C	MO	N	C/N	PHH	PHK	HUM	POR	AIR	M_2mm	AREG	AREF	ARE	LIMG	LIMF	LIM	ARC	He	Ac	Ar	Oc	Md	Mp
24	1,421	2,450	0,130	10,962	6,25	5,20	13,596	45,667	32,070	27,653	61,599	12,965	74,564	1,718	8,670	10,388	15,048	18	0	0	0	0	0
25	1,836	3,166	0,198	9,253	6,51	5,54	12,066	45,064	32,998	34,248	50,752	10,741	61,493	8,378	10,446	18,824	19,683	14	1	0	0	0	0
26	1,858	3,204	0,174	10,654	6,75	5,55	15,436	47,509	32,073	38,228	42,781	12,040	54,822	5,301	11,508	16,809	28,370	3	0	6	0	0	0
27	2,756	4,752	0,235	11,708	6,71	5,89	15,251	46,265	31,014	43,372	45,524	13,131	58,654	7,027	11,096	18,123	23,223	0	4	1	0	0	0
28	1,857	3,201	0,173	10,703	7,27	6,13	17,702	43,720	26,018	51,292	32,235	11,771	44,006	8,909	15,092	24,001	31,992	0	0	6	0	0	0
29	1,337	2,306	0,120	11,121	6,49	5,68	10,620	52,859	42,239	32,795	62,577	9,356	71,933	4,678	4,397	9,075	18,993	0	0	0	0	0	0
30	1,904	3,282	0,167	11,397	6,67	5,88	12,065	51,301	39,236	34,893	60,524	13,347	73,871	1,412	7,213	8,624	17,505	2	0	0	0	0	0
31	1,667	2,875	0,136	12,243	6,77	5,70	13,406	46,590	33,183	33,218	61,212	10,648	71,859	1,888	7,317	9,205	18,935	6	0	0	1	0	0
32	2,327	4,012	0,217	10,704	6,61	5,34	14,288	45,152	30,864	37,726	49,262	12,184	61,445	5,485	9,731	15,216	23,339	9	0	0	1	0	0
33	1,837	3,167	0,148	12,374	6,21	5,38	13,803	43,603	29,800	52,174	50,794	12,243	63,037	7,450	10,524	17,973	18,989	0	4	4	3	0	0
34	2,087	3,598	0,166	12,565	6,43	5,83	16,647	50,913	34,266	34,153	59,360	11,573	70,933	2,987	8,453	11,440	17,627	3	0	0	0	0	0
35	2,052	3,538	0,156	13,185	7,52	6,37	16,422	52,173	35,750	39,056	57,757	10,766	68,523	2,413	7,982	10,395	21,082	6	1	0	0	0	0
36	2,009	3,464	0,158	12,719	6,25	5,57	14,112	39,615	25,503	31,563	62,020	9,867	71,887	2,793	6,813	9,606	18,507	3	0	0	0	0	0
37	1,717	2,961	0,143	12,024	6,99	5,83	12,022	53,637	41,615	31,875	56,073	15,088	71,161	1,338	8,614	9,952	18,887	4	0	2	2	0	0
38	0,926	1,596	0,074	12,528	7,17	5,97	9,412	50,085	40,673	28,381	64,411	14,896	79,308	1,442	7,212	8,655	12,038	0	19	0	10	0	0
39	1,256	2,165	0,099	12,720	5,99	4,58	16,987	42,415	25,428	46,547	51,218	17,956	69,174	3,787	12,421	16,208	14,619	0	2	0	0	0	0
40	2,054	3,542	0,170	12,093	5,47	4,48	12,220	42,655	30,435	32,455	56,233	17,014	73,248	2,274	8,079	10,353	16,399	0	0	0	0	0	0
41	2,027	3,494	0,148	13,689	5,37	4,40	16,283	42,801	26,518	24,870	58,861	16,199	75,060	1,791	7,003	8,794	16,145	1	0	0	0	0	0
42	1,215	2,094	0,111	10,967	6,84	5,84	12,977	48,232	35,255	32,211	61,117	13,133	74,250	1,706	14,168	15,874	9,876	9	0	0	0	0	0

ANEXO 4 (CONTINUACIÓN): Tabla de datos del muestreo de otoño 2002 (parte 2)

ANEXO 5: Tabla de capullos del experimento 1 de reproducción (1)

Mes	HUM.	TEMP	DÍA	Capa	CAP.mg	Long mm	Muertos	T. I.	Nacida	LNmg
NOV02	20	13	15	3			1			
DIC02	15	13	15	2	150,00	10,00		15	5-4-03	151,10
DIC02	15	18	30	2	160,00	13,50		15	14-3-03	160,70
DIC02	15	18	30	2	90,00	12,00		15	3-4-03	80,00
DIC02	15	18	15	2	160,00	12,00		15	16-4-03	141,70
DIC02	15	18	15	2	120,00	10,50		15	9-4-03	104,10
DIC02	15	13	45	3	130,00	12,00		15	24-3-03	59,50
DIC02	15	18	45	3	90,00	10,50		15	24-3-03	98,60
DIC02	15	18	45	2	80,00	10,00		15	28-3-03	77,60
DIC02	15	18	45	3	130,00	12,00		15	14-4-03	120,60
DIC02	15	18	45	2	120,00	11,00	1	15		
ENE03	15	13	30	2	130,00	11,00	1	15		
ENE03	15	13	30	3	80,00	12,00	1	15		
ENE03	15	18	30	2	80,00	10,00		15	9-4-03	102,20
ENE03	15	18	30	3	130,00	10,00	1	15		
ENE03	20	13	15	3	100,00	10,00	1	15		
ENE03	20	13	15	2	170,00	10,50		15	2-6-03	246,40
ENE03	20	18	15	2	170,00	12,00		15	26-5-03	164,10
ENE03	20	18	45	2	100,00	11,10		15	15-4-03	75,00
ENE03	20	18	45	1	140,00	13,00	1	15		
ENE03	15	13	45	2	130,00	10,50	1	15		
ENE03	15	18	45	2	170,00	10,00		15	4-5-03	176,20
FEB03	15	13	15	2	156,40	13,00	1	18		
FEB03	15	13	15	2			1			
FEB03	15	18	15	2	156,60	11,00		18	5-5-03	203,40
FEB03	15	18	15	2	169,60	13,00	1	18		
FEB03	20	13	30	2			1			
FEB03	20	18	30	2	66,90	12,00		18	5-5-03	65,30
FEB03	15	13	30	2	92,30	10,00	1	18		
MAR03	20	13	45	2	145,30	13,00		18	5-6-03	141,40
MAR03	20	18	45	3	132,70	12,00	1	18		
MAR03	15	13	45	2	116,40	10,00		18	22-5-03	
MAR03	15	13	45	2	167,20	16,50		18	10-6-03	181,30
MAR03	15	13	45	1	125,30	11,00		18	29-5-03	123,60
MAR03	15	13	15	2	127,60	11,00		18	13-6-03	108,60
MAR03	20	13	30	2	147,90	11,00		18	13-6-03	152,30
ABR03	20	13	15	2	181,50	13,00		18	27-6-03	164,80
ABR03	20	13	15	3		0,00	1			
ABR03	15	13	15	2	113,60	13,00		18	4-7-03	101,10
ABR03	15	18	30	2	70,10	11,00	1	18		
ABR03	15	18	30	2	139,40	12,00		18	4-7-03	134,50
ABR03	20	13	45	2	91,30	8,00		18	11-7-03	99,30
MAY03	15	13	15	2	139,50	9,50		15	1-12-03	180,10
MAY03	15	13	15	2	150,70	12,00		18	28-7-03	191,70
MAY03	15	13	15	2	179,50	11,00	1	15		

ANEXO 5 (CONTINUACIÓN): Tabla de capullos del experimento 1 de**reproducción (parte 2)**

Mes	HUM.	TEMP	DÍA	Capa	CAP.mg	Long mm	Muertos	T. I.	Nacida	LNmg
MAY03	20	13	30	2	193,90	13,00		15	7-10-03	230,90
MAY03	20	13	30	2	125,40	11,10		18	9-8-03	208,40
MAY03	15	13	30	2	131,00	13,00		15	8-10-03	127,60
MAY03	15	13	30	2	121,80	9,00	1	18		
MAY03	15	18	30	2	119,10	11,00	1	15		
JUN03	20	13	15	3	112,80	10,00	1	18		
JUN03	15	13	45	2	152,40	13,00		18	19-8-03	144,50
JUN03	15	18	15	3	94,70	9,00	1	18		
JUN03	15	18	30	2			1			
JUN03	15	18	30	3	132,60	12,00		15	22-11-03	129,50
JUN03	15	18	30	3	80,60	10,00	1	18		
JUL03	15	13	15	1	127,50	8,00	1	18		
JUL03	15	13	15	2	119,20	10,00	1	15		
JUL03	20	13	30	2	181,20	14,00		18	21-10-03	222,30
JUL03	20	18	30	3	98,50	9,00	1	15		
JUL03	15	13	30	2	104,00	13,00	1	15		
JUL03	20	13	45	3	119,10	9,00	1	15		
JUL03	20	18	45				1			
JUL03	20	18	45	2	113,00	13,00	1	18		
JUL03	15	13	45	3	114,00	13,00	1	18		
JUL03	15	13	45	2	92,10	11,00	1	15		
AGO03	15	18	15	3	144,60	13,00	1	18		
AGO03	20	13	15	3	184,60	11,00	1	18		
AGO03	20	18	15	3	126,40	11,50	1	18		
AGO03	20	18	30	3	126,80	10,00	1	15		
SEP03	15	13	15	2	139,20	12,00		15	10-3-04	128,50
SEP03	15	13	15	2	113,60	10,00	1	18		
SEP03	15	13	45				1			
SEP03	20	18	15	3	133,40	12,00	1	18		
SEP03	15	18	15	3	120,40	11,00	1	18		
SEP03	20	13	30	2	163,20	11,50		15	2-2-04	137,60
OCT03	20	13	15	2	143,10	12,00	1	18		
OCT03	15	18	15	2	143,80	12,00		15	16-2-04	164,00
OCT03	15	18	30	2	65,60	9,50	1	18		
OCT03	15	18	45	2			1			
OCT03	15	18	45	2	81,80	10,00		15	2-2-04	85,60
NOV03	20	13	15	3	74,40	9,00	1	15		
NOV03	15	18	15	1			1			
NOV03	15	13	15	3	88,80	10,00	1	15		
NOV03	15	18	15	3	96,10	11,00	1	18		
NOV03	15	18	30	2	112,20	12,00		18	10-2-04	120,20
DIC03	15	13	45	3	114,70	12,00	1	15		
DIC03	15	18	45	3			1			

ANEXO 6: Tabla de capullos del experimento 2 de reproducción

Mes	Cultivo	Capa	CAP.mg	Long.cm	Anc.cm	Muertos	T. I.	Nacida	LNmg
FEB	D2	1	69,9	1	0,5		18	19-4-04	108,20
FEB	D4	2	117,3	1,2	0,5		18	9-5-04	123,70
FEB	D8	2	59,3	0,9	0,5		18	26-4-04	63,10
FEB	D4	3				1			
JUN	D8	2	124,2	1,2	0,5		18	30-8-04	211,00
JUN	D2	3				1			
JUN	D4	3				1			
JUL	D2	2	128,4	1,5	0,5		18	11-9-04	143,90
JUL	D2	2	115,0	1	0,5		18	11-9-04	156,60
JUL	D2	2	110,1	1,2	0,45	1	18		
JUL	D2	2	136,8	1,1	0,5		18	15-9-04	206,60
JUL	D4	2	107,1	1,2	0,45		18	24-9-04	109,20
JUL	D4	2	121,9	1,2	0,5		18	30-9-04	127,30
JUL	D4	2				1			
JUL	D4	2	108,9	1,1	0,45	1	18		
JUL	D8	2	140,7	0,95	0,5	1	18		
JUL	D2	3	94,7	1	0,45		18	24-9-04	138,40
JUL	D2	3	117,0	1,2	0,5	1	18		

ANEXO 7: Tabla de capullos del experimento 3 de reproducción (1)

Cultivo	Mes	Capa	CAP.mg	Long.cm	Anc.cm	Muertos	Nacida	LNmg
ALM0	feb	3	100,30	1,30	0,45	1		
ALM200	feb	2	162,20	1,40	0,45	1		
ALM200	feb	2	171,10	1,30	0,50		9-5-04	184,80
ALM400	feb	1	112,70	1,25	0,40		29-4-04	102,10
ALM0	mar	1	132,00	1,50	0,55		7-6-04	154,70
ALM0	mar	2	140,70	1,10	0,55		4-6-04	172,40
ALM0	mar	3	79,70	1,00	0,50	1		
ALM0	mar	2	129,20	1,10	0,50		2-6-04	119,00
ALM0	mar	2	184,00	1,25	0,50		10-6-04	188,10
ALM200	mar	2	163,00	1,30	0,50	1		
ALM200	mar	2	159,90	1,20	0,55		2-6-04	150,10
ALM200	mar	2	141,80	1,05	0,55		25-5-04	72,40
ALM200	mar	3	69,20	0,80	0,45	1		
ALM200	mar	2	105,40	1,45	0,45	1		
ALM200	mar	3	160,80	1,20	0,50	1		
ALM200	mar	2	181,20	1,40	0,55	1		
ALM200	mar	2	167,30	1,30	0,50		2-6-04	183,80
ALM0	abr	3				1		
ALM0	abr	2				1		
ALM0	abr	3	158,60	1,30	0,50		8-7-04	177,00
ALM200	abr	2				1		
ALM200	abr	2	143,90	1,30	0,50	1		
ALM200	abr	2	136,00	1,20	0,50		28-6-04	205,10
ALM200	abr	1				1		
ALM200	abr	2	195,80	1,35	0,55		30-6-04	211,00
ALM400	abr	2	146,40	1,20	0,55		2-7-04	161,10
ALM400	abr	3	122,50	1,00	0,50	1		
ALM0	may	2				1		
ALM0	may	2	82,40	1,10	0,40	1		
ALM200	may	1	127,60	1,00	0,50		24-7-04	129,10
ALM200	may	2	130,10	1,00	0,50		27-7-04	161,70
ALM400	may	1	128,80	1,20	0,45		28-7-04	107,80
ALM400	may	2	136,20	1,00	0,50	1		
ALM400	may	2	110,60	1,20	0,45	1		
ALM400	may	2	129,60	1,20	0,50		27-7-04	148,00
ALM400	may	3				1		
ALM0	jun	2	102,20	0,90	0,50	1		
ALM0	jun	3	128,60	1,20	0,50		20-8-04	177,10
ALM0	jun	2	147,30	1,10	0,50		30-8-04	279,60
ALM0	jun	2	88,90	1,20	0,50	1		
ALM200	jun	2	186,60	1,20	0,54	1		
ALM200	jun	2	121,10	1,00	0,50	1		
ALM200	jun	2				1		
ALM200	jun	2	157,20	1,00	0,50		30-8-04	189,20
ALM200	jun	2	113,70	1,10	0,50		4-9-04	130,90
ALM200	jun	2	121,70	1,30	0,45		30-8-04	197,50
ALM200	jun	3	107,70	0,90	0,50		4-9-04	137,60
ALM200	jun	2	164,90	1,30	0,51		30-8-04	239,60

ANEXO 7 (CONTINUACIÓN): Tabla de capullos del experimento 3 de**reproducción (parte 2)**

Cultivo	Mes	Capa	CAP.mg	Long.cm	Anc.cm	Muertos	Nacida	LNmg
ALM200	jun	2	119,50	1,00	0,50		30-8-04	165,40
ALM400	jun	2	122,50	1,20	0,50		30-8-04	175,20
ALM400	jun	2	122,40	1,10	0,50		20-8-04	142,90
ALM400	jun	2	151,60	1,30	0,50	1		
ALM400	jun	2	107,00	1,10	0,50		20-8-04	108,90
ALM400	jun	2	134,30	1,20	0,45		30-8-04	141,20
ALM400	jun	2	139,30	1,30	0,50		20-8-04	200,30
ALM400	jun	3				1		
ALM0	jul	2	147,80	1,10	0,50		30-9-04	178,60
ALM0	jul	2	106,10	1,00	0,50		30-9-04	136,10
ALM0	jul	2	82,70	1,00	0,40		30-9-04	96,70
ALM0	jul	3				1		
ALM0	jul	2	141,10	1,10	0,50		8-10-04	194,40
ALM200	jul	2	134,00	1,40	0,50		30-9-04	172,40
ALM400	jul	2	138,00	1,30	0,50		30-9-04	82,50
ALM400	jul	2	138,70	1,20	0,50		24-9-04	152,10
ALM400	jul	2	118,40	1,10	0,50		6-10-04	139,80
ALM400	jul	2	141,70	0,90	0,50		11-10-04	199,30
ALM400	jul	2	192,50	1,40	0,55		8-10-04	235,00
ALM400	jul	2	152,90	1,10	0,45		30-9-04	227,70
ALM400	jul	2	155,30	1,40	0,50		30-9-04	176,60
ALM400	jul	2				1		
ALM400	jul	2	174,60	1,30	0,60		6-10-04	212,50
ALM400	jul	2	111,30	1,10	0,50	1		
ALM400	jul	2	82,30	1,00	0,50	1		
ALM400	jul	3				1		

ANEXO 8: Tabla de lombrices precliteladas (1993-1994 y 2003-2004)

N	Nacida	Papilas	Peso Papilas	Días papilas	Clitelo	Peso clitelo	Días clitelo
1	1-3-93	8-10-93	2,46	221	28-10-94	4,23	606
2	20-3-93	27-5-94	4,27	433	30-09-94	4,03	559
3	4-5-93	3-6-94	2,57	395	21-10-94	3,01	535
4	27-3-93	3-6-94	4,73	433	27-01-95	6,24	671
5	1-5-93	10-6-94	2,98	405	18-11-94	2,94	566
6	9-6-93	10-6-94	3,88	366	17-02-95	5,14	618
7	18-6-93	10-6-94	3,79	357	18-12-94	3,78	548
8	22-3-93	10-6-94	3,13	445	18-11-94	3,06	606
9	11-7-93	16-9-94	2,38	432	18-11-94	2,52	495
10	23-2-93	16-9-94	3,85	570	28-10-94	5,47	612
11	18-6-93	16-9-94	2,49	455	25-11-94	4,25	525
12	28-12-93	7-10-94	2,27	283	13-01-95	3,96	381
13	21-4-93	14-10-94	2,41	541	27-01-95	4,68	646
14	27-6-93	14-10-94	2,27	474	03-03-95	3,92	614
15	27-5-93	14-10-94	1,97	505	09-12-94	3,64	561
16	21-2-94	14-10-94	1,54	235	03-03-95	3,55	375
17	13-12-93	14-10-94	2,65	305	18-11-94	2,71	340
18	13-7-93	14-10-94	2,52	458	27-01-95	4,22	563
19	18-11-93	14-10-94	2,45	330	18-11-94	2,30	365
20	16-3-94	14-10-94	2,27	212	27-01-95	4,04	317
21	16-6-93	14-10-94	3,82	485	25-11-94	5,51	527
22	4-2-93	14-10-94	5,29	617	28-10-94	4,27	631
23	19-6-93	14-10-94	2,25	482	24-02-95	4,59	615
24	11-12-93	18-11-94	2,23	342	06-10-95	4,26	664
25	13-12-93	29-12-94	3,38	381	06-10-95	3,88	662
26	30-3-94	29-12-94	3,26	274	31-03-95	4,28	366
27	28-3-94	29-12-94	3,45	276	31-03-95	4,75	368
28	18-11-93	20-1-95	2,79	428	03-03-95	3,62	470
29	2-3-94	27-1-95	3,90	331	10-03-95	4,93	373
30	31-5-94	3-3-95	3,07	276	08-12-95	6,03	556
31	9-7-94	10-3-95	3,68	244	20-10-95	6,05	468
32	9-3-94	20-3-95	3,12	376	22-09-95	3,85	562
33	3-1-94	14-4-95	3,38	466	15-10-95	4,23	650
34	24-5-94	28-4-95	3,55	339	02-06-95	3,22	374
35	10-10-94	16-6-95	3,10	249	27-01-96	4,61	474
36	4-8-94	16-6-95	2,68	316	09-02-96	5,21	554
1	24-3-03	17-4-04	1,8524	390			
2	28-3-03	21-5-04	2,4484	420			
3	5-4-03	30-3-04	2,5115	360	26-9-04	3,9025	540
4	9-4-03	3-4-04	1,9677	360			
5	14-4-03	24-3-04	2,1991	345	7-7-04	3,0426	450
6	4-5-03	13-4-04	2,4942	345	25-9-04	3,4140	510
7	5-5-03	30-3-04	2,0811	330	26-9-04	3,8189	510
8	26-5-03	5-4-04	2,7318	315			
9	29-5-03	23-2-04	2,1984	270	22-6-04	2,8757	390
10	2-6-03	27-4-04	1,7806	330			
11	5-6-03	30-4-04	1,9835	330	29-6-04	2,3750	390
12	13-6-03	23-5-04	1,2161	345			
13	11-7-03	21-4-04	1,5912	285			
14	19-8-03	29-6-04	2,1869	315			
15	8-10-03	5-4-04	2,6175	180			