

## Algarrobales y *Atta vollenweideri*: Una hormiga que configura un paisaje relictual en el litoral oeste uruguayo

Alejandro Brazeiro, César Fagúndez, Beatriz Sosa & Matías Arim  
Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, UDELAR

### INTRODUCCIÓN

#### Sabanas ("Montes parque") y "blanqueales" del litoral oeste del Uruguay

A lo largo del litoral oeste uruguayo (Soriano, Río Negro, Paysandú) se desarrollan sobre las planicies aluviales del Río Uruguay, parches de sabanas arboladas, caracterizados por la presencia de algarrobos (*Prosopis nigrans*, *P. affinis*), diseminados con baja densidad sobre un tapiz vegetal de gramíneas bastante ralo (Chebataroff 1960, Lombardo 1964, Del Puerto 1987). A estas formaciones tipo sabanas, se les conoce en Uruguay como "monte parque", y en particular, a aquellas dominadas por *Prosopis*, se les denomina "algarrobales".

Muchos de estos montes se desarrollan sobre suelos halomórficos (Altamirano et al 1976), los cuales son comparativamente poco abundantes en Uruguay. El carácter distintivo de estos suelos es la presencia de un alto contenido de sodio de intercambio, que puede llegar a ser en algunos casos mayor al 15%. Esto hace que estos suelos sean muy desfavorables para la vegetación, debido esencialmente a que la capacidad de absorción de agua es fuertemente limitada por la alta presión osmótica, generándose un estrés hídrico fisiológico (Buckman & Brady (1977). Por otra parte, el ión sodio promueve la dispersión de la materia orgánica y de las arcillas, con la consiguiente pérdida de estructura, lo que conlleva a una baja porosidad y lenta permeabilidad. Estas características físicas tampoco favorecen el desarrollo de la vegetación, lo que contribuye a que el tapiz vegetal sea muy ralo, e incluso, puede faltar completamente en algunos parches. Esto favorece la erosión superficial, de tal forma que los sedimentos finos son removidos, y la arena remanente le da el típico color blancuzco a estos suelos ("blanqueal").

La biogeoquímica del sodio en estos ecosistemas, es el principal proceso modelador de la fisonomía y apariencias semidesértica a estos ambientes (Fig. 1).

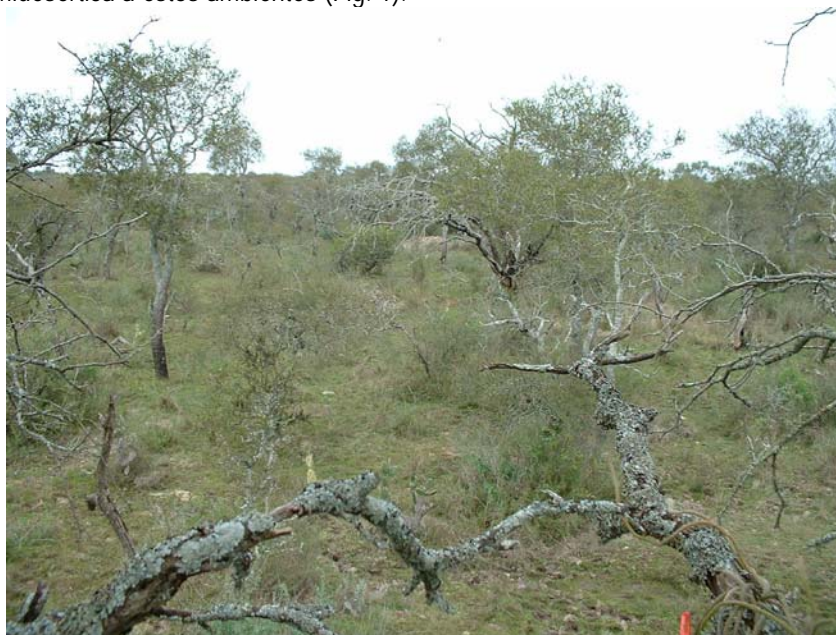


Figura 1. Fisonomía de las sabanas arboladas ("algarrobales") que se desarrollan sobre suelos halomórficos en el litoral oeste uruguayo. Foto del potrero pingüino (Río Negro).

### El problema ecológico

En general, la formación natural de este tipo de suelo depende de dos condiciones esenciales: (1) presencia de una fuente local de sodio, que puede ser la napa freática, depósito sedimentario fósil de origen salino o salobre, o material madre rico en minerales sódicos, y (2) condición climática que permita la conservación de las sales en el perfil (Duchaufour 1984, Brady & Weil 1996). Las sales de sodio, independientemente del origen y forma del ión, son todas muy solubles, por lo cual, en climas húmedos son rápidamente exportadas del perfil con las aguas de drenaje. Esto determina que los suelos halomórficos pueden desarrollarse en climas áridos ( $< 500 \text{ mm.año}^{-1}$ ), donde la fuerte evapotranspiración potencial impide el drenaje (Duchaufour 1984, Brady & Weil 1996).

En el caso de los blanqueales del litoral oeste uruguayo, el clima está lejos de ser árido. De hecho, la pluviosidad promedio anual es 1130 mm/año (Anónimo 1996). En tal sentido, el problema clave es la persistencia del Na en los horizontes superficiales del suelo, donde cabría esperar que se perdiera con las aguas de drenaje debido a la elevada pluviosidad.

### La hormiga *Atta vollenweideri* como posible ingeniera ecosistémica

En este trabajo, se propone que la persistencia del sodio en el sistema, responde a algún mecanismo de ingeniería ecosistémica. En este sentido, se ha sugerido que los organismos que afectan el suelo, pueden tener fuertes impactos ecosistémicos en sistemas terrestres, ya que el suelo integra un gran número de recursos, tales como hábitat, nutrientes, presas, etc. (Jones et al 1997).

Dentro de la biota edáfica, las hormigas pueden jugar un papel muy importante en la dinámica de los suelos, ya que participan en el fraccionamiento de la materia orgánica, son importantes depredadores de microartrópodos edáficos, y movilizan y mezclan el suelo (i.e., bioturbación) (Holldobler & Wilson 1990, Coleman & Crossley 1996, Lindgren 2001). A través del fenómeno de bioturbación, las hormigas pueden afectar los ciclos geoquímicos (Holldobler & Wilson 1990, Steven & Cole 1999), así como el drenaje, compactación y aireación del suelo (Holldobler & Wilson 1990, Coleman & Crossley 1996, Lindgren 2001).

En las sabanas del litoral oeste uruguayo, habita una especie de hormiga cortadora, criadora de hongos, *Atta vollenweideri* (Forel 1893), que construye nidos muy conspicuos en estos paisajes. Los hormigueros construidos por *A. vollenweideri* son de tipo cónico, con una parte aérea que puede alcanzar el metro de altura, y unos 8 m de diámetro, y una parte subterránea que puede llegar a los 5 m de profundidad, en la que se encuentra un complejo sistema de cámaras (cultivo de hongo, residuos, reina) y túneles (Boneto 1959, Jonkman 1980, Farji Brener 1992) (Fig. 2). El volumen de suelo movilizado por una colonia puede ser muy importante, llegando a los 6-8 m<sup>3</sup> (Boneto 1959, Jonkman 1980, Farji Brener 1992). En este sentido, Bucher & Zuccardi (1967) estimaron que estas hormigas estarían removiendo unas 1.1 toneladas de suelo por hectárea y por año.

Como consecuencia de la construcción de nidos, con sus túneles, galerías y cámaras, y la alta densidad de colonias e individuos, los efectos producidos por *A. vollenweideri* en el suelo podrían ser de gran significancia. En este sentido, se ha documentado en relación a las hormigas cortadoras, especialmente de los géneros *Acromyrmex* y *Atta*, efectos claros en el suelo, tanto a nivel físico como químico (ver Farji Brener 1992).

## plan of a mature nest of *Atta vollenweideri*

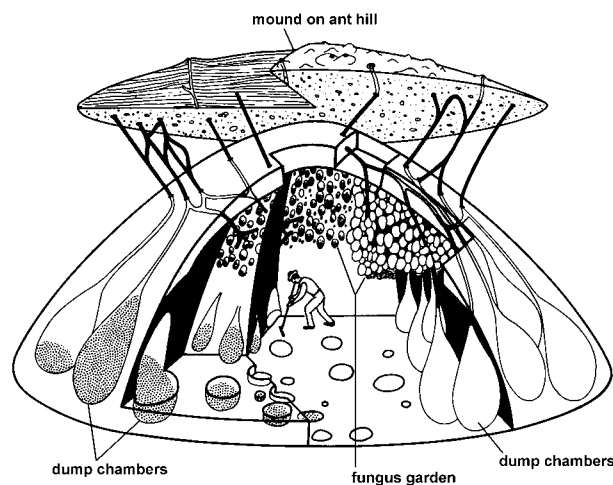


Figura 2. Esquema (tomado de Jonkman 1980) y foto de un nido de *A. vollenweideri*, (Petro Pingüino, Río Negro).

Por otra parte, las hormigas cortadoras son consideradas los principales herbívoros de los subtrópicos de América del Sur, incluso, son catalogadas como plagas para la agricultura y silvicultura (Holldobler & Wilson 1990). En relación *A. vollenweideri*, se ha documentado que es gramínivora, y forrajea con tasas de 90-250 kg.año<sup>-1</sup>.colonia<sup>-1</sup> en áreas de alimentación que varían entre 2.000 y 10.000 m<sup>2</sup> (Fowler et al 1986b). De tal manera, ya sea en forma indirecta a través de la modificación del suelo, o directamente por consumo, las hormigas cortadoras afectarían en forma importante la estructura y dinámica de las comunidades vegetales aledañas (ver Farji Brener 1992).

Las hormigas cortadoras son endémicas de Sudamérica, en el caso de *A. vollenweideri*, su distribución geográfica se extiende en gran parte de la provincia del Chaco (*sensu* Morrone 2001), abarcando el litoral oeste de Uruguay, norte argentino, extremo sur de Brasil, este de Paraguay y extremo sur de Bolivia (Fowler et al 1986a). El límite sur de distribución en Uruguay se encuentra entre Fray Bentos y Mercedes. Los paisajes tipo sabana constituyen los hábitats típicos de esta hormiga, lo que determina su asociación con los bosques parque de algarrobos (*Prosopis* sp) en la provincia del Chaco.

### Objetivo

En fragmentos de monte parque de la localidad de Fray Bentos y Nuevo Berlín, observaciones preliminares indicarían que la densidad de colonias oscilaría entre 2-4.ha<sup>-1</sup>, y las dimensiones promedio de los nidos variarían entre 4 y 9 m de diámetro y 0.4-0.9 m de altura. En tal sentido, tomando en cuenta la considerable densidad poblacional, y los eventuales efectos de la bioturbación sobre las propiedades químicas y físicas del suelo, es posible que la actividad de *Atta* tenga efectos de locales (10<sup>1-2</sup> m<sup>2</sup>), y eventualmente a nivel del paisaje (10<sup>3-4</sup> m<sup>2</sup>) sobre la estructura de la comunidad vegetal.

Por otra parte, *Atta* genera heterogeneidad en el paisaje, ya que tanto los nidos vivos como los muertos (cono colapsado), representan parches netamente distintos a la matriz de sabana. Los nidos vivos podrían representar parches de perturbación, debido al eventual alto tenor de sodio. La escasa cobertura vegetal que se desarrolla en los mismos apoya esta idea. Una vez que la colonia muere, la estructura de los nidos colapsa generando una depresión en el terreno, la cual actúa como receptáculo de agua. Este nuevo tipo de parche podría ser favorable para el desarrollo de especies vegetales con características más hidrófilas.

Considerando la alta densidad de hormigueros, los eventuales efectos de la bioturbación sobre las propiedades físico-químicas del suelo, y de la heterogeneidad espacial generada por *Atta*, el objetivo general del presente proyecto es: **Evaluar el rol funcional de la hormiga *Atta volleinweideri* en sabanas del litoral oeste uruguayo.** En términos específicos, el estudio apunta a:

1. Evaluar el efecto de la bioturbación asociada a la construcción de nidos, sobre las propiedades físico-químicas del suelo, especialmente sodio
2. Evaluar el efecto local ( $10^{1-2}$  m<sup>2</sup>) de los nidos activos sobre la vegetación (cobertura, riqueza y composición de especies)
3. Analizar a nivel de paisaje ( $10^{3-4}$  m<sup>2</sup>), el efecto de la heterogeneidad espacial generada por la introducción de nuevos parches (nidos vivos y muertos), sobre la tasa de recambio (diversidad  $\beta$ ) y riqueza de especie (diversidad  $\delta$ )

## METODOLOGÍA

La investigación consistió en experimentos naturales (*sensu* Diamond 1986), desarrollados en la Estancia Mafalda, propiedad de la Forestal Oriental, ubicada entre Nuevo Berlín y San Javier (Río Negro). Más precisamente, el área de estudio se fijará en el potrero "Pingüino" (150 ha), en donde ya se han realizado algunas experiencias piloto.

### Objetivo específico 1

Para evaluar correlacionalmente el efecto de la bioturbación sobre las características del suelo, se analizó el patrón espacial del porcentaje de sodio de intercambio a diferentes distancias a nidos activos. Para ello, se tomaron muestras superficiales de suelo a lo largo de un transecto, a distancias crecientes (0, 0.5, 1, 2, 4, 8, 16 y 32 m) de 5 nidos ( $n_{total}=40$ ).

### Objetivo específico 2

La evaluación del efecto local ( $10^{1-2}$  m<sup>2</sup>) de los nidos activos sobre la vegetación (cobertura, riqueza y composición de especies) se realizó siguiendo un protocolo idéntico al detallado en el caso del Objetivo específico 1. Es decir, la comunidad vegetal fue muestreada a lo largo de un transecto, a distancias crecientes (0, 0.5, 1, 2, 4, 8, 16 y 32 m) en 5 nidos ( $n_{total}=40$ ). Asimismo, se analizó la riqueza y composición de especies en diferentes tipos de parches creados por *Atta* (nidos activos, muertos convexos y muertos cóncavos, o charcos), a los efectos de realizar comparaciones respecto a zonas control.

### Objetivo específico 3

La evaluación a nivel de paisaje ( $10^{3-4}$  m<sup>2</sup>), del efecto de la heterogeneidad espacial generada por los nidos (vivos y muertos), sobre la diversidad  $\beta$  y  $\delta$ , fue evaluada en base a la comparación de curvas de acumulación de especies, en 2 escenarios de heterogeneidad creciente: (1) paisaje de sabana sin nidos, y (2) paisaje de sabana con nidos activos y muertos. La diferencia en la riqueza de especies máxima entre el escenario 1 VS 2 permitió evaluar el efecto de *Atta* sobre la diversidad vegetal a escala de paisaje.

## RESULTADOS

### Descripción eco-botánica del algarrobal

Se registraron 70 especies vegetales, pertenecientes a 30 familias. Del total, 68 fueron angiospermas, una gimnosperma y una pteridophyta. La familia con mayor riqueza específica fue Poaceae (gramíneas) con 21 especies, seguida por Compositae (compuestas) y Cyperaceae (ciperáceas) con 6 especies, Caryophyllaceae y Scrophulariaceae con 3 especies, Acanthaceae, Cactaceae, Convolvulaceae, Malvaceae, Solanaceae y Umbelliferae con 2 especies, mientras que las restantes familias contribuyeron con una especie. Es importante resaltar que algunas de las especies listadas no son autóctonas (i.e., adventicias), como por ejemplo *Centaurim pulchellum*, *Cynodon dactylon* y *Poa annua*.

La clasificación de las especies según su forma de vida mostró una dominancia de hemicriptófitas con 51 especies (72.9 %), seguidas por anuales 13 especies (18.6 %) y dos especies fanerófitas, nanofanerófitas y trepadoras (2.9 % del total) (Fig. 3).

Desde el punto de vista ecológico, la mayoría de las especies fueron catalogadas como raras, ya que presentan baja frecuencia de ocurrencia y al mismo tiempo baja cobertura (Fig. 3b). Solo 12 especies superaron el 1 % de cobertura total y alcanzaron una frecuencia de ocurrencia mayor al 10 %, por lo cual podrían ser catalogadas como las especies dominantes de la comunidad vegetal.

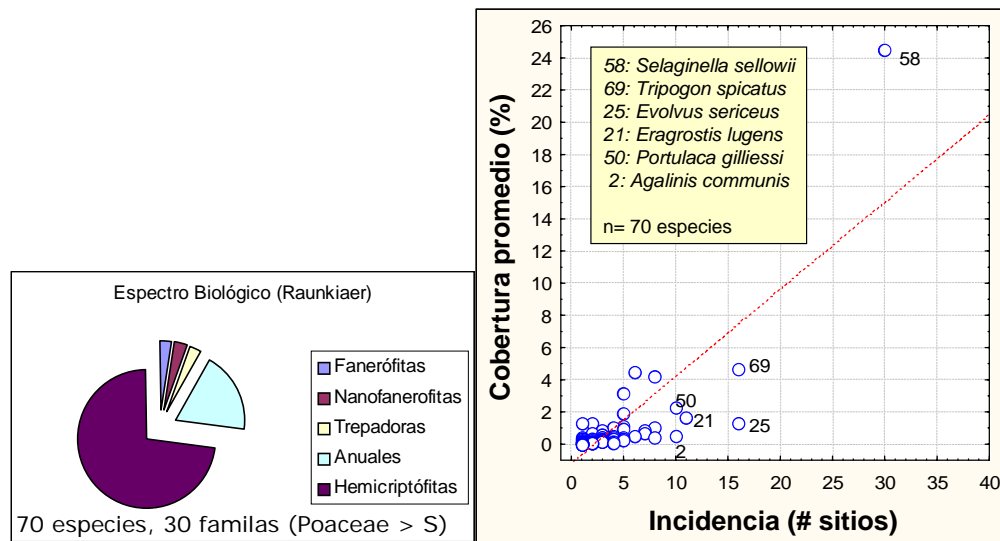


Figura 3. (a) Espectro de formas de vida, y (b) relación interespecífica entre la frecuencia y cobertura, de la comunidad vegetal del algarrobal de potrero Pingüino (Río Negro).

### Efectos de la bioturbación sobre el suelo

La distribución espacial de la concentración de Na en los niveles superficiales del suelo fue significativamente afectada a nivel local, por la presencia de nidos activos de *Atta* (Fig. 4). El tenor de Na encima de los nidos fue en promedio un 60 % mayor que en las inmediaciones del nido. De hecho, la concentración de Na decreció significativamente, de acuerdo a un modelo exponencial, con la distancia al nido.

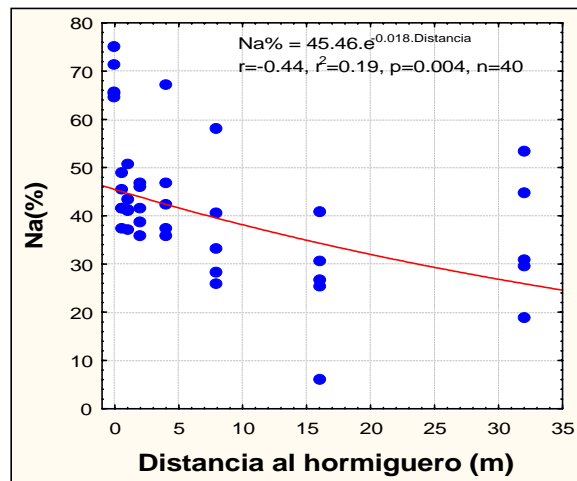
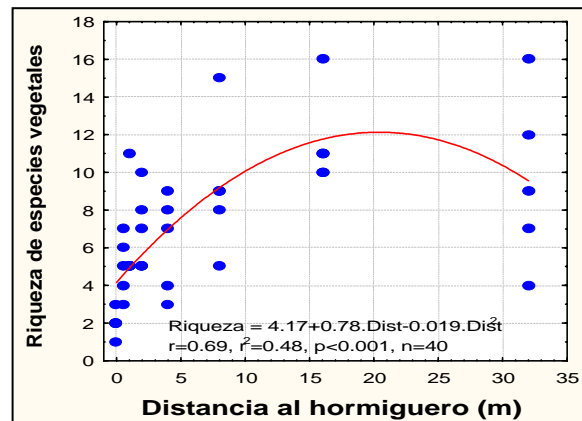


Figura 4. Relación entre la concentración de Na de intercambio en el suelo, y la distancia a hormigueros activos de *Atta*.

### Efecto local de la bioturbación sobre la vegetación

La distribución espacial de la riqueza de especies fue afectada significativamente por la presencia de hormigueros activos de *Atta* (Fig. 5a). En promedio, encima de hormigueros la riqueza fue 4 veces menor que en las inmediaciones. Encima del hormiguero (distancia cero) se encontraron 3 especies en promedio y se alcanzó un máximo de 12 especies a los 16 metros. De hecho la riqueza específica se incrementó con la distancia al hormiguero, de acuerdo a modelo cuadrático.



La cobertura vegetal también fue significativamente afectada por la presencia de nidos activos, (Fig. 5b). Se observó una variación importante en la cobertura vegetal, siendo muy baja (<60%) entorno de los hormigueros, hasta los 4 m, mientras que desde los 8 y hasta los 32 metros permaneció relativamente constante, entorno a un 80%. El crecimiento de la cobertura con la distancia a hormigueros se ajustó a un modelo logarítmico.

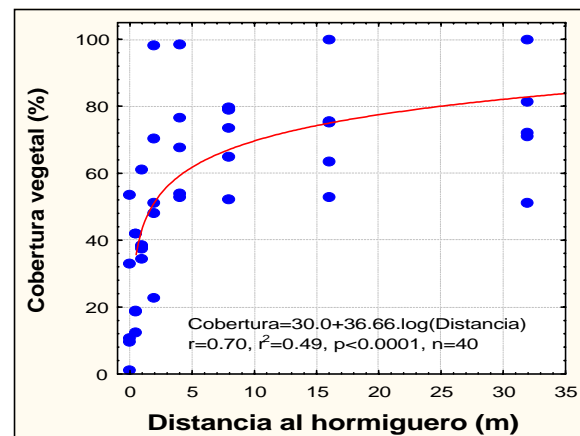


Figura 5. Efecto de la distancia a nidos activos de *Atta* sobre: (a) riqueza y (b) cobertura de especies, de la comunidad vegetal en algarrobales del potrero Pingüino (Río Negro).



### Generación de heterogeneidad espacial y efecto sobre la diversidad vegetal

La ontogenia de los nidos se traduce en la generación de una nítida dinámica de parches, en la cual se pueden distinguir 3 tipos: nido vivo, muerto convexo y muerto cóncavo (charco), insertos en una matriz de sabana arbolada (control) (Figura 6).

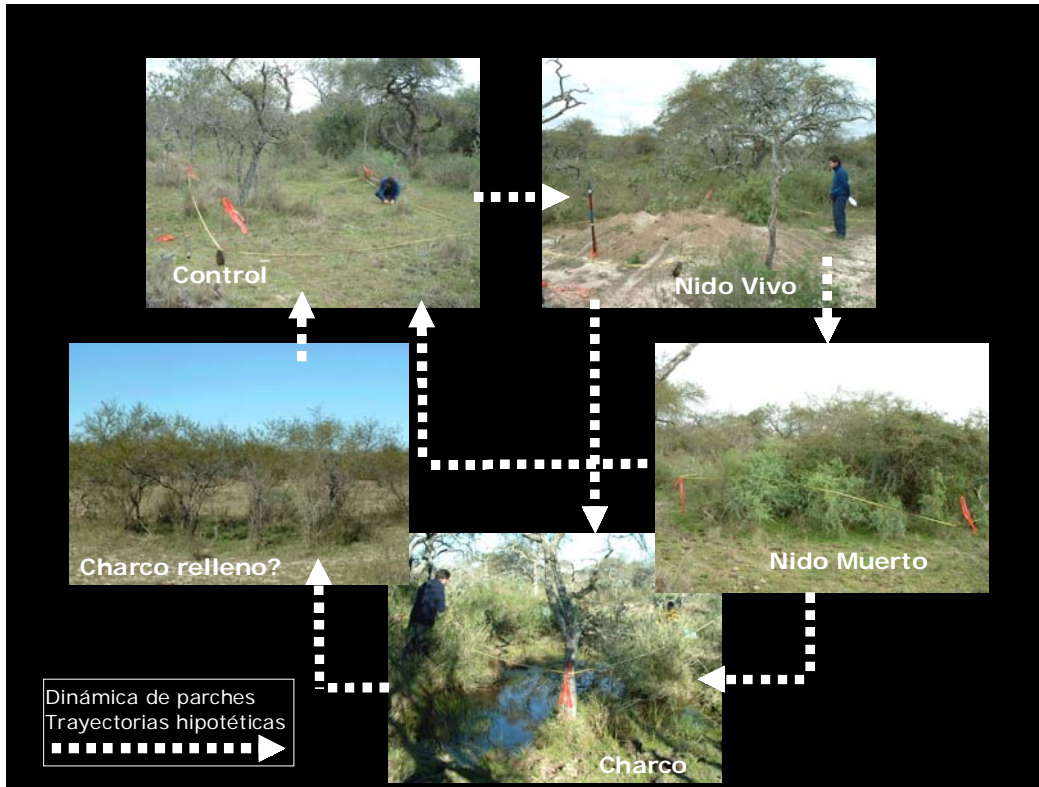


Figura 6. Heterogeneidad espacial introducida por *Atta* en algarrobales del potrero pingüino.

A nivel local, los parches generados por *Atta* afectan significativamente la riqueza de especies vegetales, en comparación con áreas no afectadas por los nidos de la hormiga (Fig. 7). En los nidos vivos muestreados, la riqueza acumulada de especies fue 33 especies, bastante menor que lo registrado en áreas control (47) y nidos muertos de *Atta* (45). Sin embargo, los charcos (55 especies) presentaron una riqueza acumulada mayor que las áreas control.

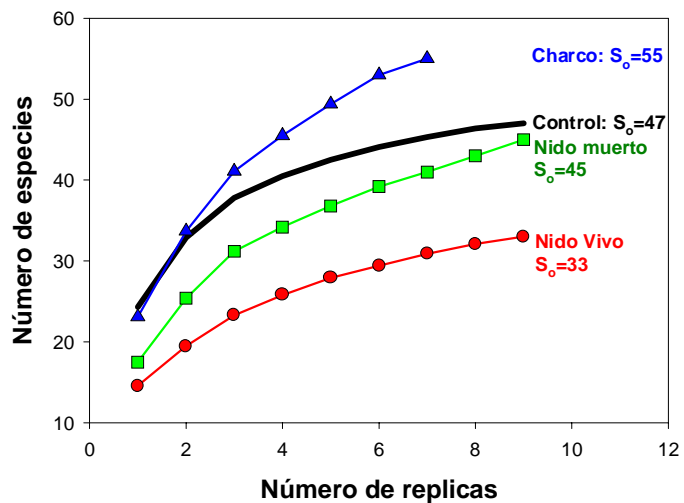


Figura 7. Curvas de acumulación de especies vegetales en nidos vivos, muertos, charcos y áreas control, en algarrobales del potrero Pingüino (Río Negro).

Además de los efectos locales ( $10^{1-2} \text{ m}^2$ ) de los nidos sobre la riqueza de la comunidad vegetal, los parches generados por *Atta*, que ocupan alrededor del 12% del área del potrero, introducen heterogeneidad espacial, lo genera diversidad  $\beta$  (recambio de especies) y consecuentemente un aumento de la riqueza a escala de paisaje ( $10^{2-3} \text{ m}^2$ ). Simulando la riqueza vegetal a nivel de paisaje, en escenarios con y sin la presencia de la hormiga *Atta*, se detectó que la presencia de la hormiga da lugar a 16 especies nuevas, exclusivas de los parches generados por ella (Fig. 8). En tal sentido, de las 70 especies registradas en el algarrobal, 16 (23%) aparecerían exclusivamente como consecuencia de los nuevos hábitats generados por *Atta*.

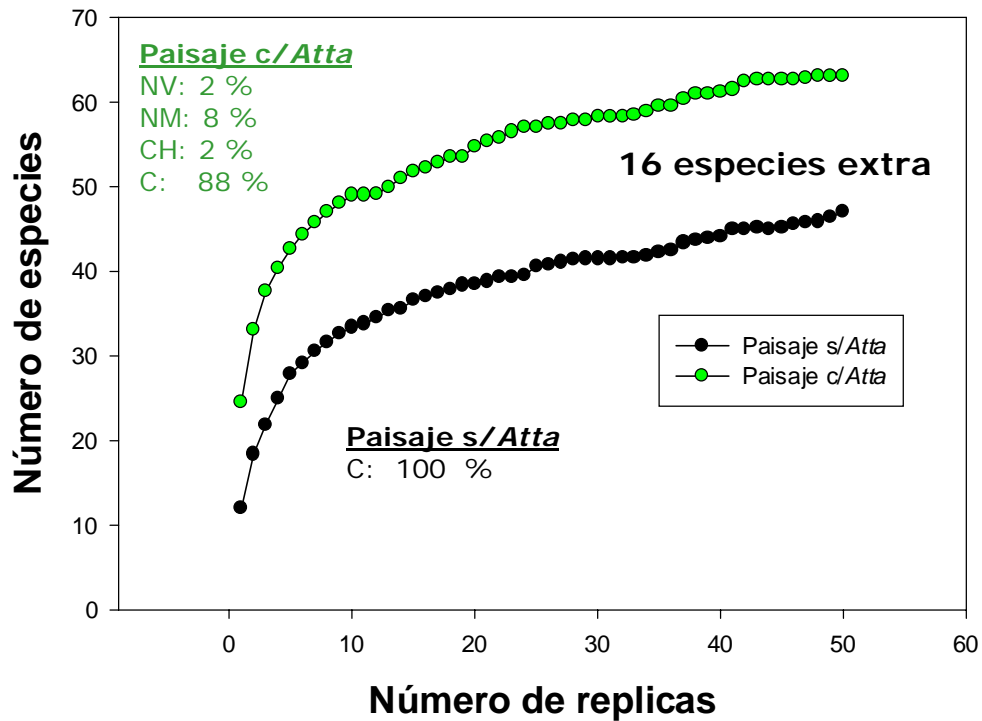


Figura 8. Simulación la riqueza vegetal a nivel de paisaje, en escenarios con y sin la presencia de la hormiga *Atta*. Para la generación de la curva de acumulación de especies con *Atta*, se respetó la proporción observada de cada tipo de parche. En el caso de la curva sin *Atta*, se usaron exclusivamente las muestras en áreas control.



## CONCLUSIONES

En este trabajo se presentaron evidencias que sugieren que las sabanas arboladas ("algarrobales") que se desarrollan sobre suelos halomórficos del litoral oeste uruguayo, persisten como hábitats relictuales, al menos en parte, debido a la actividad de la hormiga *Atta vollenweideri*. *Atta* contribuiría a mantener la configuración de estos hábitats mediante 2 mecanismos. (1) La bioturbación asociada a la construcción de nidos (diámetro  $\leq 9$ m, altura  $\leq 1$ m y profundidad  $\leq 5$ m) deposita en la superficie importantes cantidades de Na, lo que reduce significativamente la cobertura y riqueza de la comunidad vegetal entorno a los nidos. (2) La ontogenia de los nidos se traduce en la generación de una nítida dinámica de parches, en la cual se pueden distinguir 3 tipos: nido vivo, muerto convexo y muerto cóncavo. Los parches generados por *Atta*, que ocupan el 12% del área, introducen heterogeneidad espacial, lo que genera diversidad  $\beta$  y consecuentemente un aumento del 26% (16 especies) en la diversidad del paisaje. De acuerdo a estos resultados, *Atta vollenweideri* jugaría un rol destacado en estos ambientes, contribuyendo a mantener un hábitat relictual muy diverso y con alto grado de endemismos.

Desde el punto de vista de la conservación, los algarrobales como ambientes relictuales de alto nivel de endemismo, constituyen un valioso patrimonio natural, que los uruguayos deberíamos conservar y preservar. En tal sentido, las áreas protegidas serían la herramienta de conservación más adecuada. El manejo de estas eventuales áreas, deberá tener especial consideración del rol funcional que la hormiga *Atta vollenweideri* juega en estos ambientes como especie bio-ingeniera, si es que queremos conservar la fisonomía y diversidad de las sabanas arboladas ("algarrobales") que se desarrollan sobre suelos halomórficos del litoral oeste uruguayo.

**Agradecimientos:** Al Sr. Rodolfo Beasley y a la Forestal Oriental, por permitirnos el ingreso al sitio de estudio y facilitarnos las actividades de campo. A Felipe Lezama por su asistencia en el campo y colaboración en la identificación taxonómica. A Pierre y a Martín Bollazi, por su ayuda en el trabajo de campo.

## BIBLIOGRAFÍA PRINCIPAL

- Altamirano A, Da Silva H, Durán A, Echeverría A, Panario D & Puentes R (1976): Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay. Tomo 1. Clasificación de Suelos. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Dirección de suelos y fertilizantes. 83p.
- Boneto AA (1959): Las hormigas "cortadoras" de la provincia de Santa Fe (géneros: *Atta* y *Acromyrmex*). Ministerio de Agricultura y Ganadería. Dirección General de Recursos Naturales. Santa Fé, Argentina, 79p.
- Bucher EH & Ziccardi RB (1967): Significación de los hormigueros de *Atta vollenweideri* Forel como alteradores del suelo de la provincia de Tucumán. Acta Zoológica Lilloana XXIII: 83-95.
- Chebataroff J (1960): Tierra Uruguaya. Tall. Graf. Don Bosco. Montevideo. 449 p.
- Chebataroff J (1972): Costas platenses y atlánticas del Uruguay. Rev. Geogr. Urug.: 60 p.
- Del Puerto O (1987a): La extensión de las comunidades arbóreas primitivas en el Uruguay. Nota técnica N° 1, Facultad de Agronomía, Montevideo.
- Farji Brener AG (1992): Modificaciones del suelo realizadas por hormigas cortadoras de hojas (Formicidae, Attini): una revisión de sus efectos sobre la vegetación. Ecol. Aust. 2:87-94.
- Fowler HG, Pereira-Da-Silva V, Forti LC, Saes NB (1986): population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. In: Fire and leaf-cutting ants: biology and management. (Eds: Logfren,S; Vander Meer,RK) Westview Press, Boulder, Colorado, 123-141.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994): Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69:373-386.
- Jonkman JCM (1980): The external and internal structure and growth of nests of the leaf-cutting abd *Atta vollenweideri* Forel, 1893 (Hym.:Formicidae). Z.ang.Ent 89:217-246.
- Lombardo A (1964): Flora arbórea y arborescente del Uruguay. Consejo Departamental de Montevideo,Ministerio de Instrucción Pública y Previsión Social, Montevideo.