

Modificaciones al suelo realizadas por hormigas cortadoras de hojas (Formicidae, *Attini*): una revisión de sus efectos sobre la vegetación

Alejandro G. Farji Brener

Departamento de Ecología, C. C. 1336, Universidad del Comahue, 8400 Bariloche, Argentina

Resumen. *Las hormigas cortadoras de hojas (Atta y Acromyrmex) son reconocidas por su capacidad defoliadora y consideradas una de las principales plagas de América subtropical y tropical. El objetivo de esta revisión es analizar las consecuencias que este tipo de hormigas generan en la vegetación al modificar el suelo. Estos efectos son producto de una serie de procesos asociados. La construcción de los hormigueros y el acarreo a su interior de material vegetal modifican las propiedades físico-químicas de los suelos, provocando una gran concentración de materia orgánica en los horizontes involucrados. Estas modificaciones se reflejan en un incremento de la concentración de nutrientes, generando patrones de vegetación asociados a los nidos. Se discute la importancia de estos procesos en ambientes con alta densidad de hormigueros y suelos empobrecidos.*

Abstract. *Leaf-cutting ants (Atta and Acromyrmex) are known by their defoliating capacity, and are considered as one of the main pests in tropical and subtropical America. The objective of this review is to analyze the effects of ants on soil structure and chemistry, and its consequences on vegetation patterns. These consequences are product of a series of related processes. Ant nest construction and the storage of plant material modify physical and chemical soil properties and produce a great concentration of organic matter. These modifications are reflected in an increase of nutrient concentration which generates vegetation patterns related to the nests. The importance of these processes in environments with a high density of ant nests and impoverished soils is discussed.*

Introducción

Las hormigas caracterizadas como cortadoras de hojas se encuentran en dos de los 12 géneros existentes en la tribu *Attini* (Wilson 1986, Hölldobler y Wilson 1990). Los géneros *Atta*, con 15 especies, y *Acromyrmex*, con 24, son considerados como los principales "herbívoros" de los trópicos y subtrópicos de América, con categoría de plagas para la agricultura y silvicultura (Weber 1966a, b, 1972, 1982, Cherret 1986, Hölldobler y Wilson 1990). Este tipo de hormigas posee un comportamiento trófico equivalente al de los consumidores primarios, cortando material vegetal vivo (hojas, flores y frutos) los cuales son utilizados principalmente para el cultivo de hongos, alimento directo de gran parte de la colonia (Weber 1972, 1982).

La distribución geográfica de las hormigas podadoras se encuentra limitada al continente americano y algunas islas del Caribe, entre los paralelos 40° N y 44° S. La riqueza de especies en *Atta* y *Acromyrmex* es mayor en los subtrópicos de Sudamérica, particularmente en el norte de Argentina, Paraguay, el sur de Brasil, Bolivia y Uruguay (Fowler 1983, Cherret 1989, Hölldobler y Wilson 1990).

Existen abundantes trabajos que demuestran cuan espectacular es la actividad defoliadora de estos insectos. Lugo et al. (1973) colectaron datos de 12 estudios sobre *Atta*. Estos estudios cubren tres especies, cuatro países, hormigueros de varios tamaños y observaciones desde 4 horas hasta 77 meses. Los resultados obtenidos estiman la cantidad (en peso seco) de hojas ingresadas al nido entre 13 g y 290 g por hora, con un promedio de 62 g. Considerando una densidad promedio de 1.7 nidos por ha, Cherret (1989) estima que las hormigas ingresan al nido el equivalente de 0.253 g/m²/día. En los

cerrados de Brasil, las hormigas del género *Atta* poseen un consumo de 1-2 toneladas anuales de material fresco por nido (Autori 1947, Amante 1967, Coutinho 1982). Fowler et al. (1986b) estiman el consumo en peso seco, por colonia y por hectárea, de algunas especies en Brasil y Paraguay con resultados sorprendentes. Por ejemplo, *Atta capiguara* consume entre 30 y 150 kg de material vegetal, *Atta vollenweideri* entre 90 y 250 kg, y *Acromyrmex landolti* entre 0.4 y 2.2 kg. Por otra parte, Weber (1966x) estima para un nido de *Atta sexdens* de 77 meses de vida un ingreso de 5892 kg de vegetación. Se calcula que el 17 % de la producción de hojas en los bosques tropicales es consumido por las hormigas cortadoras (Cherret 1989). En Panamá, por ejemplo, más del 80% del daño foliar es causado por hormigas del género *Atta* (Wint 1983).

La gran actividad defoliadora de estas hormigas en plantas de importancia económica es descrita en numerosos documentos históricos. Mariconi (1970) rescata frases elocuentes de los agricultores pioneros del Brasil. “ Si no fuera por las hormigas cortadoras, Bahía sería una tierra de promesas” (De Sousa 1587).” O Brasil mata a las hormigas cortadoras, o las hormigas cortadoras matan a Brasil (Saint Hilaire 1822)”. Las zonas para cultivar frutales en Nicaragua eran decididas en función de la ausencia de estas hormigas (Belt 1874). En la Argentina, el efecto perjudicial de estos insectos llevó al poder ejecutivo a declarar en 1917 plaga a “la hormiga negra y colorada”, sin determinar a cuáles especies se refería (Daguerre 1945). Las pérdidas económicas ocasionadas por las hormigas cortadoras son igualmente espectaculares. Por ejemplo, en el estado de Sao Pablo (Brasil) para 1972 se estimaron en 130 millones de dólares (Fowler et al. 1986 a, b).

Estos datos hacen evidente el motivo de la gran cantidad de estudios en hormigas cortadoras que enfatizan su impacto como consumidores de la comunidad vegetal. Por el contrario, pocos trabajos han analizado los efectos para las plantas que causa la construcción de sus nidos. El objetivo de esta revisión es equilibrar dicho desbalance de información, demostrando -con datos propios y bibliográficos- que las modificaciones causadas en los patrones de vegetación por la construcción de sus nidos pueden ser tan drásticos como sus efectos defoliadores.

Primeramente se analizarán las evidencias sobre las modificaciones físicas y químicas que las hormigas cortadoras causan al suelo debido a la construcción de sus hormigueros, para luego enfatizar sus consecuencias en la vegetación. Por último, se discutirá sobre la importancia de estos efectos en ambientes con alta densidad de hormigueros y suelos empobrecidos.

Modificaciones al suelo

Las hormigas cortadoras pueden disminuir riesgos de competencia y predación de los frutos movilizándolos hacia su nido, separando su pulpa y depositando las semillas en suelos enriquecidos cercanos a la colonia (Roberts y Heithaus 1986). Sin embargo, una de las principales consecuencias sobre las plantas -exceptuando la herbivoría- se relaciona con la capacidad de modificación del suelo mediante la construcción de hormigueros.

Charles Darwin (1882) fue uno de los primeros en demostrar que los animales poseían un papel vital en la génesis y modificación del suelo. Pese a que en su libro menciona la actividad de las lombrices, es sabido que las hormigas “compiten” con éstas en cuanto a capacidad de transformar suelos (Gotwald 1986). Esto es debido a la construcción de sus nidos subterráneos, con galerías y cámaras en donde habita permanentemente más del 80% de la colonia (Petal 1978).

Existen abundantes evidencias de que la construcción de hormigueros modifica las propiedades físicas y químicas del suelo, diferenciándolos de los suelos adyacentes (Bucher y Zuccardi 1967, Salem y Hole 1968, Czerwinsky et al. 1969, Rogers 1972, Rogers y Lavigne 1974, Woodell 1974, Haines 1975, 1978, Beattie y Culver 1977, 1981, 1982, 1983, King 1977x, Petal 1978, Alvarado et al. 1981, Buckley 1982, Bucher 1982, Mandel y Sorenson 1982, Culver y Beattie 1983, Levan y Stone 1983, Horvitz y Schemske 1986, Gotwald 1986, Laundré 1990). Las actividades que producen modificaciones sobre la vegetación son una serie de procesos asociados. La construcción de los nidos ocasiona modificaciones físico-químicas a los suelos, y esto se manifiesta: en una aceleración del ciclado de nutrientes provocado por la incorporación de materia orgánica. Los nidos de grandes extensiones se convierten en “islas” donde se desarrollan comunidades vegetales diferentes al ambiente

adyacente (Jonkman 1976, 1978, Bucher 1982, Coutinho 1982, Fowler y Haines 1983). Estos cambios producidos al suelo son especialmente evidentes en nidos de gran extensión y con un alto número de individuos. En este sentido, los nidos de hormigas cortadoras de hojas tienen características relevantes ya que sus colonias pueden poseer varios millones de individuos (Weber 1966, Wilson 1986, Hölldobler y Wilson 1990). Por otra parte, las dimensiones de los hormigueros son notables, variando entre más de 20 metros de diámetro y ocupando hasta 250 m² de superficie para las especies de *Atta* (Cherret 1989).

Modificaciones físicas

Los cambios en la estructura del suelo son producidos principalmente por la construcción de túneles y galerías. El granulado y transporte de partículas de un horizonte a otro por las hormigas tiene como consecuencia un aumento en la porosidad de los perfiles, una disminución en la densidad del suelo, una modificación en la composición granulométrica, una mayor infiltración de agua, un mayor contenido de humedad y una regulación del pH y de la temperatura interna del nido (Petal 1978). En particular, las modificaciones físicas realizadas por las hormigas cortadoras de hojas al ambiente son notables. El suelo depositado en el exterior de un nido de *Atta sexdens* en Brasil cubre un área de 100 m², con un volumen de 23 metros cúbicos, cuyo peso es de 40 toneladas (Autori 1947). Nidos de *Atta vollenweideri* en Tucumán (Argentina) poseen túmulos de 6 m de diámetro y 0.4 m de altura, indicando un desplazamiento aproximado de 30 toneladas de suelo. Esto sugiere una remoción anual de 1.1 toneladas por hectárea (Bucher y Zuccardi 1967, Bucher 1982). En Costa Rica, la superficie de una colonia de *Atta cephalotes* fue estimada en 60 m², desplazando para su construcción alrededor de 3 toneladas del horizonte superior y perturbando al 85 % de los horizontes involucrados. El transporte de material desde los horizontes AB y B hacia la superficie origina un nuevo horizonte AI (Alvarado et al. 1981). La actividad de esta especie es considerada como el elemento modificador más importante en la génesis y el desarrollo en los suelos de Costa Rica (Alvarado et al. 1981, Cherret 1989). Por otra parte, la estructura del nido y sus túneles afectan el drenaje local y la ventilación (Gotwald 1986, Cherret 1989).

Evidentemente, los grandes movimientos de tierra indican la existencia de un alto número de cámaras subterráneas, algunas de ellas con abundante material orgánico en descomposición. En Brasil, un nido de *Atta sexdens* contenía 296 cavidades con basura orgánica a profundidades entre 1 y 6 metros. Por ejemplo, una de ellas poseía 1.2 m de diámetro, encontrándose a 1.25 m de profundidad (Autori 1942, 1947). Amante (1964, 1967) en sus estudios de los nidos de *Atta capiguara* en Brasil encontró una cavidad de 5 m de altura por 1.5 de diámetro, con más de 500 kilos de materia orgánica, en donde abundaban desechos vegetales y coleópteros vivos. En un nido de *Atta laevigata*, también en Brasil, se encontró un compartimento similar a 6.4 m de profundidad (Coutinho 1984).

Modificaciones químicas

Las modificaciones químicas están parcialmente relacionadas con las físicas. Generalmente, son consecuencia de la acumulación de materia orgánica en el nido y de los procesos de descomposición asociados (Petal 1978). Existen abundantes estudios que analizan la modificación que las hormigas realizan al suelo donde construyen sus nidos, enriqueciéndolo respecto de las áreas adyacentes. Los trabajos revisados en distintos tipos de hormigas no presentan una tendencia uniforme en relación a los nutrientes estudiados. Sin embargo, una acumulación de P, N y K aparece como general, independientemente de la especie y ambiente considerado (Salem y Hole 1968, Czerwinsky et al. 1969, Haines 1975, 1978; Petal 1978, Mandel y Sorenson 1982, Culver y Beattie 1983, Farji Brener 1991). En particular, este efecto modificador es mayor en las hormigas cortadoras, debido a la conjunción de varios factores: el gran tamaño de sus colonias, la dimensión de sus nidos y su gran actividad acumuladora de material vegetal.

Las hormigas de los géneros *Atta* y *Acromyrmex* funcionan como concentradoras de materia orgánica, ya que colectan abundantes fragmentos vegetales de diverso tipo depositándolos en lugares específicos. Estos sitios pueden ser cavidades subterráneas especiales, como en el caso de *Atta cephalotes* y *Atta vollenweideri* (Cherret 1989), o pueden ubicarse en las inmediaciones superficiales del nido, como en el caso de *Atta colombica* (Lugo et al. 1973, Haines 1975, 1978). Por otra parte,

en dichas cámaras también se acumulan otras sustancias orgánicas derivadas de los hongos cultivados, como así también cadáveres de hormigas y excreciones de la colonia (Weber 1982, Hölldobler y Wilson 1990).

Las poblaciones de insectos herbívoros regulan la disponibilidad y el ciclado de nutrientes, influenciando la tasa y la dirección de la transferencia entre vegetación y materia muerta, y acelerando los procesos sucesionales (Schowalter 1981, Cherret 1989). En particular, el impacto de las hormigas cortadoras (*Atta* y *Acromyrmex*) es importante en la modificación de los procesos relacionados con la nutrición del suelo, ya que concentran nutrientes en determinados horizontes (Weber 1966a). Las hormigas acarrean a grandes profundidades restos de cadáveres y material vegetal que son depositados en cavidades especiales en donde sufren procesos de descomposición y remineralización, transformándose en verdaderos depósitos de humus.

Existen rigurosos estudios que demuestran un enriquecimiento del suelo en la cercanía de nidos de hormigas cortadoras de hojas. Hormigueros de *Atta colombica* en un bosque lluvioso de Panamá poseen mayores niveles de P, K y Ca que el suelo adyacente (Haines 1975). Los suelos circundantes a los nidos de *Atta laevigata* en las sabanas venezolanas poseen concentraciones más altas de N, Mg, Ca, materia orgánica y humedad que el suelo adyacente (Farji Brener 1991).

Por otra parte, las grandes concentraciones de raíces pequeñas en las cercanías de los nidos sugieren que las actividades de *Atta* se reflejan en un incremento del flujo de nutrientes hacia el bosque (Haines 1975). Un estudio detallado de Haines (1978) en Panamá aporta resultados categóricos. Fueron calculados los flujos anuales de 13 elementos en las hojas y partes de las plantas cosechadas por 21 nidos de *Atta colombica* en un bosque siempreverde estacional. Las áreas cercanas al hormiguero aparecen enriquecidas en P, K, Cu, Ca, Na y sulfuros con niveles que superan al suelo adyacente entre el 50% y el 200%. Por otra parte, los flujos de nutrientes de los 13 elementos estudiados son hasta 38 veces mayores en los nidos que en áreas de bosque cercanas, y esto se expresa en un incremento del 400% en la densidad de raíces pequeñas en los primeros 20 cm del suelo. Evidentemente, esta concentración es producto de la transferencia de nutrientes minerales a horizontes más disponibles para las raíces de algunas plantas. Otro detallado estudio realizado por Lugo et al. (1973) calcula que la actividad defoliadora de las hormigas reduce la producción de un bosque tropical en Costa Rica en 1.76 kcal/m², pero mediante el retorno de elementos ricos en P al suelo acelera la producción neta en 1.80 kcal/m².

Consecuencias sobre los patrones de vegetación

La información revisada en la sección anterior sugiere que los nidos de hormigas pueden ser considerados “disturbios”, ya que modifican la disponibilidad de recursos (Picket y White 1985). Como consecuencia, la vegetación relacionada con los hormigueros frecuentemente difiere de los lugares adyacentes en composición y abundancia relativa (Woodell 1974, Beattie y Culver 1977, 1981, King 1977a, b, Andersen 1982, Elmes y Wardlaw 1982, Culver y Beattie 1983, Horvitz y Schemske 1986). Esto es particularmente notable en los grandes nidos de las hormigas cortadoras de hojas (Bucher y Zuccardi 1967, Haines 1975, 1978, Jonkman 1976, 1978, Fowler 1977, Bucher 1982, Coutinho 1982, Fowler y Haines 1983, Farji Brener 1991).

La modificación en la disponibilidad de recursos puede favorecer la introducción de especies invasoras en las áreas del nido. El acarreo de semillas permite el establecimiento de malezas en las zonas circundantes (Bucher y Zuccardi 1967). En Brasil, la especie africana *Melinis minutiflora* aprovecha las perturbaciones al suelo ocasionadas por los nidos de *Atta*. Los montículos de los hormigueros son utilizados como focos de colonización por esta especie vegetal para introducirse en el cerrado brasileño, ambiente en donde habitualmente no se la encuentra. Una vez establecida en tales focos, *M. minutiflora* compite con la flora local expandiéndose rápidamente (Coutinho 1982). Por otra parte, el suelo removido por las hormigas y depositado en el exterior muchas veces condiciona la morfología de determinadas especies, que desarrollan estructuras caulinares especiales como ramas hipógeas (Coutinho 1982).

En algunos casos, los grandes nidos funcionan modificando las características de las sucesiones

vegetales produciendo heterogeneidad. En las praderas de las pampas argentinas la distribución de los nidos de *Acromyrmex lundi* coincide con la disposición de manchones de vegetación (Weber 1966a).

En el Chaco seco argentino los nidos de *Acromyrmex* producen claros en donde crecen hierbas que no se encuentran normalmente en el bosque (Farji Brener 1987). Por otro lado, en las pasturas del Chaco central y en las sabanas sudamericanas las plantas leñosas se desarrollan mayoritariamente sobre nidos de *Atta*. Cuando la actividad de las hormigas cesa y el nido es abandonado o muere, su superficie es rápidamente invadida por las especies leñosas dominantes (Bucher 1982). Un suceso similar ocurre en el Chaco paraguayo y en las sabanas venezolanas. En Paraguay los nidos de *Atta vollenweideri* son considerados "nucleadores" de leñosas, facilitando la invasión de especies arbóreas/arbustivas a las pasturas y acelerando la dirección de la sucesión hacia un bosque seco (Jonkman 1976, 1978, Fowler y Haines 1983). En las sabanas venezolanas, los nidos de *Atta laevigata* potencializan la invasión y el establecimiento de las principales especies deciduas de bosques cercanos, tales como *Genipa canuto* y *Godmania macrocarpa*. Estas especies forman núcleos de árboles asociados a grandes hormigueros, incrementando la presencia de leñosas en una matriz herbácea y generando un paisaje de sabana-parque (Farji Brener 1991).

Los datos analizados revelan que existen actividades de las hormigas cortadoras que poseen consecuencias en la vegetación tan drásticas como sus actividades defoliadoras. Sin embargo, para que dicha actividad posea influencia a nivel de ecosistema, debería encontrarse una alta densidad de nidos en ambientes con suelos empobrecidos. En efecto, esta asociación es bastante frecuente, potencializando las modificaciones anteriormente citadas. Tanto las selvas tropicales como las sabanas sudamericanas son ambientes reconocidos por la alta presencia de hormigas cortadoras y por la pobreza nutritiva de sus suelos. Pese a que las densidades de las cortadoras varían de acuerdo al tipo de ambiente, su número es especialmente importante en bosques de crecimiento secundario y zonas disturbadas (Cherret 1986, 1989, Jaffé y Vilela 1989, Hölldobler y Wilson 1990). En las selvas siempreverdes de Costa Rica, por ejemplo, se encuentran entre 5 y 18 nidos por hectárea (Rockwood 1973, Cherret 1989). En la Amazonia entre 1 y 17 nidos por hectárea (Rodríguez 1966), y en sabanas paraguayas entre 1 y 5 nidos para especies de *Atta*, pudiéndose encontrar hasta 5000 para *Acromyrmex* (Fowler et al. 1986a, b). En plantaciones o cultivos estas densidades son aún mayores (Cherret 1986, 1989, Fowler et al. 1986b). Esta alta presencia de nidos potencializa el papel fundamental de las hormigas podadoras en ecosistemas de suelos distróficos, modificando el ciclo de nutrientes que representa un factor limitante para la cobertura vegetal (Couthino 1984). Por ejemplo, las *Attini* son considerados los animales más importantes como responsables de acumular materia orgánica en los suelos de América Tropical (Weber 1982). En las selvas tropicales de América, donde menos del 0.1 % de los nutrientes logra traspasar los primeros 5 cm del suelo (Savage 1982), las hormigas cortadoras depositan grandes cantidades de vegetación fresca dentro de sus cámaras a más de 6 metros de profundidad (Hölldobler y Wilson 1990). Por otra parte, en las sabanas americanas la pobreza nutritiva del suelo es uno de los factores claves para el desarrollo de la vegetación (Sarmiento 1984, Medina y Silva 1990). En estos ambientes, las hormigas cortadoras cumplen un papel fundamental en la transferencia de nutrientes hacia las plantas leñosas. El material vegetal cortado es llevado a grandes profundidades, donde queda disponible para las raíces profundas de los árboles. En el cerrado Brasileño, las hormigas del género *Atta* poseen un efecto contrario al fuego. Las quemadas periódicas incineran fitomasa del estrato arbóreo que queda disponible para las raíces superficiales del estrato herbáceo, promoviendo un ciclo superficial y rápido. Las hormigas, en cambio, consumen hierbas y las acarrear a grandes profundidades, en donde las raíces de los árboles pueden explotar con mayor eficiencia los nutrientes provenientes de la mineralización de dicho material. En este caso, por medio de las hormigas la transferencia de fitomasa se realiza del estrato herbáceo o subarbustivo al arbustivo arbóreo, favoreciendo a este último (Coutinho 1984). Es interesante destacar que en las sabanas africanas -donde no existen las hormigas cortadoras de hojas- la actividad de las termitas producen un enriquecimiento edáfico con consecuencias similares (Troll 1936, Glover et al. 1964).

Conclusiones

Existen escasos estudios de hormigas cortadoras de hojas que centren su atención en otros efectos que no sean los defoliadores. Pese a ésto, todos los resultados analizados en esta revisión son elocuentes, ya que demuestran que no sólo sus actividades como consumidores primarios poseen importantes consecuencias en las comunidades vegetales. Las modificaciones en la disponibilidad de recursos producidas por la construcción de sus nidos generan efectos a nivel de estructura de la vegetación, etapas sucesionales y dinámica del paisaje. Posiblemente sean necesarios más trabajos de investigación para evaluar la trascendencia de dichos efectos, ya que los problemas relacionados entre fauna, flora y factores ambientales son de fundamental importancia para comprender e interpretar de forma más global la dinámica de los ecosistemas.

Agradecimientos. Diversas instituciones han colaborado para que pueda disponer de la bibliografía consultada, entre ellas el Smithsonian Tropical Research Institute en Panamá y la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes en Mérida, Venezuela. Los datos sobre las sabanas venezolanas son un producto parcial de mi estadía en Venezuela financiada por la Red Latinoamericana de Botánica. Agradezco a la Lic. L. Margutti y a los revisores, quienes me ayudaron en hacer de este trabajo algo legible. Este artículo fué escrito gracias a una beca de perfeccionamiento de Conicet.

Bibliografía

- Alvarado A., C.W. Berish and F. Peralta. 1981. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) Influence on the morphology of andepts in Costa Rica. *Soil Sci. Soc. Amer.* 45:790-794.
- Amante, E. 1964. Nota previa sobre a estrutura do ninho de uma nova formiga saúva (*Atta* sp.) (Hymenoptera: Formicidae). *Biológico* 30:96-97.
- Amante, E. 1967. Prejuizos causados pela formiga saúva emplantacoes de Eucalyptus e Pinus no estado de Sao Paulo. *Silvicultura em Sao Paulo* 6:355-363.
- Andersen, A. 1982. Seed Removal by Ants in the Malle of North western Victoria. En *Ant-Plant Interactions in Australia*. R.C.Buckley (Ed.). Dr. Junk Publishers, Netherlands.
- Autori, M. 1942. Contribucao para o conhecimento da saúva (*Atta* spp Hymenoptera-Formicidae) 3. Excavacao de um sauerio (*Alta sexdens*). *Archivos do Instituto de Biológico*. Sao Paulo 13:137- 148.
- Autori, M. 1947. Combate a formiga saúva. *Biológico* 13:196-199.
- Beattie, A.J. and D.C. Culver. 1977. Effects of the mound of the ant *Formica obscuripes* on the surrounding soil. *The Am. Midl. Nat.* 97:390-399.
- Beattie, A.J. and D.C. Culver. 1981. The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of West Virginia forest. *Ecology* 62:107-115.
- Beattie, A.J. and D.C. Culver. 1982. Inhumation: how ants and other invertebrates help seeds. *Nature* 297:627.
- Beattie, A.J. and D. C. Culver. 1983. The nest chemistry of two seed - dispersing ant species. *Oecologia* 56:99-103.
- Bucher, E.H. y R.B. Zuccardi. 1967. Significación de los hormigueros de *Atta volltenweideri* Forel como alteradores del suelo en la provincia de Tucumán. *Acta Zoológica Lilloana* XX111:83-95.
- Bucher, E.H. 1982. Chaco and Caatinga-South American Arid Savannas, Woodlands and Thickets. En *Ecology of Tropical Savannas*. B.J. Huntley y B.H. Walker (Eds.). Springer-Verlag, Berlín.
- Buckley, R.C. 1982. Ant-plant interactions: a world review. En *Ant-plant interactions in Australia*. Gcobotany 4. R. C. Buckley (Ed.). Dr W. Junk Publishers. Netherlands.
- Belt, T. 1874. *The Naturalist in Nicaragua*. Bumpus, London, 306 pp.
- Culver, D.C. and A.J. Beattie. 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado Montane Meadow. *Ecology* 64:485-492.
- Cherret, J.M. 1986. The economic importance and control of leaf-cutting ants. En *Economic Impact and Control of Social Insects*. S.B. Vinson (Ed.). Praegar Special Studies, USA.
- Cherret, J.M. 1989. Leaf-cutting Ants, Biogeographical and Ecological Studies, 473-488. En *Ecosystem of the world, Tropical Rain Forest Ecosystem*. H. Lieth and M.J. Werger (Eds.). Elsevier, New York.
- Couthino, L.M. 1982. Aspectos ecológicos da saúva no cerrado. Osmurundus de tierra, as características psamofíticas das especies de sua vegetacao e a sua invasao pelo Capim Gordura. *Rev. Brasil_ Biol.* 42:147-153.
- Couthino, L.M. 1984. Aspectos ecológicos da saúva no cerrado. A saúva, as queimadas e sua possivei relacao na ciclagem de nutrientes minerais. *Bolm. Zool. Univ. S. Paulo* 8:1-9.
- Culver, D.C. and A.J. Beattie. 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado Montane Meadow. *Ecology* 64:485-492.
- Czerwinsky, Z., H. Jakubczyk and J. Petal. 1969. The influence of ants of the genus *Myrmica* on the pshysico-chemical and microbiological properties of soil within the compass of anthillsin the Strzeleckie meadows. *Polish J. of Soil Sc.* 1:51-58.

- Daguerra, J. B. 1945. Hormigas del género *Atta fabricius* de la Argentina. Revista Soc. Entomolog. Arg. XII 438-460.
- Darwin, C. 1882. The formation of vegetable mold, through the action of worms with observation on their habitats. D. Appleton & Cia., New York, 326 pp.
- Elmes, G. W. and I.C. Wardlaw. 1982. A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis* living at two sites in the south of England. II. Effect of above-nest vegetation. J. of Animal Ecol. 51:665-680.
- Farji Brener, A.G. 1987. Patrones forrajeros de dos hormigas Cortadoras de hojas (Formicidae, *Attini*): su convivencia en simpatria en un bosque seco del Chaco Argentino. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Farji Brener, A.G. 1991. Dinámica de islas boscosas en una sabana-parque: la actividad de *Ana laevigata* (Hymenoptera, Formicidae) y su relación con la invasión de leñosas. Tesis de Maestría en Ecología Tropical. Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela.
- Fowler, H.G. 1977. Some factors influencing colony spacing and survival in the grass-cutting ant *Acromyrmex landolti* *fracticornis* (Forel) (Formicidae, Attini) in Paraguay. Rev. Biol. Trop. 25:89-99.
- Fowler, H.G. 1983. Latitudinal gradients and diversity of the leaf-cutting ants (*Ana* and *Acromyrmex*) (Hymenoptera:Formicidae). Rev. Biol. Trop. 31:213-216.
- Fowler, H.G. and B.L. Haines, 1983. Diversidad de Especies de Hormigas Cortadoras y Termitas de Túmulo en Cuanto a la Sucesión Vegetal en Praderas Paraguayas. En Social Insects in the Tropics. P. Jaisson (Ed.). Université Paris-Nord.
- Fowler, H.G., L.C. Forti, V. Da-Silva y N.B. Saes. 1986x. Economics of grass-cutting ants. En Fire and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management. S. Logfren y R.K. Vander Meer (Eds.) Westview Press, Boulder, Colorado.
- Fowler, H.G. V. Da-Silva, L.C. Forti and N.B. Saes. 1986b. Population Dynamics of Leaf-Cutting Ants. En Fire and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management. S. Logfren y R.K. Vander Meer (Eds.) Westview Press, Colorado.
- Glover, P.E., E.C. Trump and C. Wateridge. 1964. Termitaria and vegetation patterns on the Loita. Plains of Kenya. J. Ecol. 52:267-377.
- Gotwald, W.H. 1986. The Beneficial Economic Role of Ants. En Economic Impact and Control of Social insects. S.B. Vinson (Ed.). Praeger Special Studies. New York.
- Haines, B.L. 1975. Impact of Leaf-Cutting Ants on Vegetation Development at Barro Colorado Island. En Tropical Ecological Systems, Trends in Terrestrial and Aquatic Research. F.B. Goley and E. Medina (Eds.). Springer-Verlag, New York.
- Haines, B.L. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. Biotropica 10:270-277.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. The Ants. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Horvitz, C.C. and W. Schemske. 1986. Ant-nest soil and seedling growth in a neotropical ant-dispersed herb. Oecologia (Berlin) 92:288-290.
- Jaffe, K. and E. Vilela. 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. Biotropica 21:234-236.
- Jonkman, J.C.M. 1976. Biology and ecology of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* Forel, 1893. Z. Ang. Ent. 81:140-148.
- Jonkman, J.C.M. 1978. Nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* as accelerators of sucesion in pastures. Z. Ang. Ent. 86:25-34.
- King, T.J. 1977x'. The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. I. Patterns of species in relation to ant-hills in southern England. J. Ecol. 65:235-256.
- King, T.J. 1977b. The plant ecology of ant hills in calcareous grasslands. II. Succession on the mounds. 1. Ecol. 65:257-278.
- Laundré, J.W. 1990. Soil moisture patterns below mounds of harvester ants. J. Range. Manage. 43:10-12.
- Levan, M.A.: and E.L. Stone. 1983. Soil modifications by colonies of black meadows ants in a New York old field. Soil Sci. Soc. Am. J. 47:1192-1196.
- Lugo, A.E., E.G. Farnworth, D. Pool, P. Jerez and G. Kaufman. 1973. The impact of the leafcutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. Ecology 54:1292-1301.
- Mandel, R.D. and C.J. Sorenson. 1982. The role of harvester ant (*Pogonomyrmex occidentalis*) in soil formation. Soil Sci. Soc. Am. J. 46:785-788
- Mariconi, F.A.M. 1970. As Sauvas. Editora Agronómica "Ceres", Sao Paulo, 167 pp.
- Medina, E. and J.F. Silva. 1990. The savannas of northern southamerica: a steady regulated by water-fire interactions on a background of low nutrients availability. J. Biog. 17:403-413.
- Petal, J. 1978. The role of ants in Ecosystems. En Production Ecology of Ants and Termites. M. V. Brian (Ed.). Cambridge Univ. Press.
- Pickett, S.T. and P.S. White. 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press. New York.
- Roberts, J.T. and E.R. Heithaus. 1986. Ants rearrange the vertebrate generated seed shadow of a neotropical fig tree. Ecology 67:1046-1051.
- Rockwood, L.L. 1973. Distribution, density and dispersion of two species of *Atta* (Hymenoptera, Formicidae) in Guanacaste Province, Costa Rica. J. Anim. Ecol. 42:803-817.
- Rodrigues, M.G. 1966. Ecología das Formigas Cortadeiras do género *Acromyrmex* da Mata Amazônica. Anula Report, Ministerio da Agricultura D. P.E.A. Instituto de Pesquisas e Experimentacao Agropecuarias do norte Belém, Pará,

Brasil.

- Rogers, L.E. 1972. The ecological effects of the Western harvester ant *Pogonomyrmex occidentalis* in the Shortgrass Plains Ecosystem. Grassland Biome, US International Biol. Program, USA.
- Rogers, L.E. and R.I. Lavigne. 1974. Environmental effects of harvester ants on the shortgrass plains ecosystem. *Env. Ent.* 3:994-997.
- Salem, M. and F. Hole. 1968. Ant (Formica ex^ctooides) Pedoturbacion in a Forest Soil. *Soil Sci. Soc. Amer.* 32:563-567.
- Sarmiento, G. 1984. The Ecology of Neotropical Savannas. Harvard Univ. Press.
- Savage, T.S. 1982. (Ed.). Ecological Aspects of Development in the Humids Tropics. National Academy Press, Washington, D.C.
- Schowalter, T.D. 1981. Insect herbivore relationship of the state of the host plant: biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecological succession. *Oikos* 37:126-130.
- Troll, C. 1936. Termiten Savannen. Festschr. Norbert Krebs. Stuttgart, Engelhorn.
- Weber, N.A. 1966a. Fungus-Growing Ants and Soil Nutrition. En *Progresos en Biología del Suelo*. E. H. Rapoport (Ed.) Actas del primer Congreso Latinoamericano de Biología de; Suelo, Bahía Blanca, Argentina. Unesco, Monografía 1:221-256.
- Weber, N.A. 1966b. Fungus-growing ants. *Science* 153:587-604.
- Weber, N.A. 1972. Gardening Ants The Attines. *Mem. Am. Philosc. Soc.* 92. 146 pp.
- Weber, N.A. 1982. Fungus ants. En *Social insects*. Vol 4. H.R. Hermann (Ed.). Academic Press, London. 255-363 pp-
- Wilson, E.O. 1986. The Defining Traits of Fire Ants and Leaf - Cutting Ants. En *Fire Ant sand Leaf - Cutting Ants: Biology and Management*. C. Lofgren y A.K. Vande Meer (Eds.). West view Studies in Insect Biology, Boulder, Colorado.
- Wint, G.R.W. 1983. Leaf Damage in Tropical Rain Forest Canopies. En *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. S.L. Sutton, T.C. Whitmore y A.C. Chadwick (Eds.). Blackwell, Oxford.
- Woodell, S.R. 1974. Anthill vegetation in a Norfolk Saltmarsh. *Oecologia* 16:221-225.

Recibido: 19/5/92

Aceptado: 14/9/92