



Efecto de los nidos de la hormiga cortadora de hojas *Atta vollenweideri* sobre las propiedades físicas del suelo en un bosque nativo

EDUARDO L. DÍAZ¹; JULIÁN A. SABATTINI^{2,✉}; JUAN P. HERNÁNDEZ³; IVÁN A. SABATTINI²;
JUAN C. CIAN² & RAFAEL A. SABATTINI²

¹Cátedra de Riego y Drenaje, Facultad de Ciencias Agropecuarias, UNER. ²Cátedra de Ecología de los Sistemas Agropecuarios, Facultad de Ciencias Agropecuarias, UNER. ³Cátedra de Edafología, Facultad de Ciencias Agropecuarias, UNER.

RESUMEN. Las hormigas cortadoras de hojas (HCH) son ampliamente conocidas por ser “ingenieros del ecosistema” debido a las modificaciones que causan en los suelos al construir sus nidos. Determinamos la variación espacial de la resistencia mecánica a la penetración (RMP) del suelo generada por nidos de la HCH *Atta vollenweideri* en un bosque nativo del Espinal Mesopotámico. El estudio se realizó en el Área Natural Protegida “Estancia El Carayá” (Entre Ríos, Argentina). Se seleccionaron 10 nidos de *A. vollenweideri* donde se registró la RMP en cinco posiciones (centro del nido, periferia del nido, a 15, 30 y 60 m del nido) por medio de dos transectos de 60 m en cada nido, con dirección aleatoria. Luego se realizó una interpolación de cada penetración en un perfil longitudinal de isovalores de RMP, para lo cual utilizamos el método de ponderación de distancia inversa. La RMP aumentó ~30% a los 40 cm de profundidad del suelo sobre el centro de los nidos respecto a su periferia. Por otro lado, la RMP aumentó de forma considerable sólo en los primeros 10 cm de profundidad en el centro del nido. Los nidos de *A. vollenweideri* modifican las propiedades físicas de los suelos, sustrato que puede ser potencialmente empleado por otros organismos. Esto ilustra el papel de estas hormigas como ingenieros del ecosistema.

[Palabras clave: ingenieros ecosistémicos, nidos, resistencia mecánica a la penetración, Espinal Mesopotámico]

ABSTRACT. Effect of nests of leaf cutter ant *Atta vollenweideri* on soil physical properties in a native forest. Leafcutter ants (LCA) are widely being “ecosystem engineers” due to changes in the soil caused by the construction of their nests. We determined the spatial variation of mechanical resistance to penetration (MRP) of a modified soil Alfisol with LCA in a native forest to Mesopotamian Espinal. The study was conducted in the Natural Protected Area “Estancia El Carayá” (Entre Ríos, Argentina). 10 nests *A. vollenweideri* where MRP was recorded in five positions (center of the nest, the nest periphery, 15, 30 and 60 m from the nest) by two transects each nest 60 m were selected with random direction. Then an interpolation of each penetration was performed in a longitudinal profile isovalues MRP, using the method of inverse distance weighting. The MRP increased ~30% at 40 cm soil depth over the center of the nest about its periphery. On the other hand, the MRP increased significantly only in the first 10 cm deep in the center of the nest. Nests to *A. vollenweideri* modify the physical properties of soils, substrates that can be potentially used by other organizations, illustrating their role as ecosystem engineers.

[Keywords: ecosystems engineering, mechanical resistance to penetration, nests, Mesopotamian Espinal]

INTRODUCCIÓN

Las hormigas cortadoras de hojas (HCH) son muy conocidas por su actividad como “ingenieros del ecosistema”, ya que afectan directamente las propiedades del suelo al construir y mantener sus nidos (Meyer et al. 2011, 2013; Leal et al. 2014). Las HCH movilizan gran cantidad de suelo al construir cavidades y túneles subterráneos para albergar a la colonia y garantizar las condiciones adecuadas de temperatura y humedad del hongo que cultivan (Roces and Kleineidam 2000; Bollazzi et al. 2008). Por ejemplo, un

nido adulto de *Atta* puede contener entre 300 y 7800 cámaras desde la superficie de suelo hasta los 7 m de profundidad (Stahel and Geijskes 1939; Jonkman 1978). Estas construcciones pueden mover entre 30 y 40 t de suelo (Autori 1942; Bucher and Zuccardi 1967; Bucher 1982). Existen numerosas evidencias de que la construcción de los nidos modifica las propiedades físicas y químicas del suelo, diferenciándolo de suelos adyacentes y afectando la vegetación circundante (Alvarado et al. 1981; Cosarinsky and Roces 2007; Farji-Brener 1992; Farji-Brener and Werenkraut

Editor asociado: Alejandro Farji-Brener

✉ ediaz@fca.uner.edu.ar

Recibido: 8 de abril de 2016

Aceptado: 4 de octubre de 2016

2015). Desde el punto de vista físico, al formar galerías subterráneas aumentan el drenaje y la aireación, y desde el punto de vista químico, aumentan la fertilidad del suelo gracias al almacenamiento y la acumulación de alimentos, basura y cadáveres (Folgarait 1998). Pese a que ambos tipos de modificaciones son relevantes para el ecosistema, la mayoría de los estudios se han enfocado en analizar los cambios químicos del suelo ocasionado por los hormigueros.

La resistencia mecánica a la penetración (RMP) es una propiedad física clave de los suelos ya que permite predecir las capas densificadas por efectos antrópicos o naturales. La determinación de la RMP es muy utilizada en la producción agrícola para evaluar los efectos negativos del laboreo (Cerana et al. 2004) o el impacto del almacenamiento de granos en silos bolsa (Hernández et al. 2015). Nuestro objetivo fue determinar la resistencia mecánica a la penetración de un suelo Alfisol modificado por HCH en un bosque nativo del Espinal Mesopotámico. Si la construcción de los nidos de *A. vollenweideri* provoca una perturbación de la estructura del suelo, esperamos que dicho efecto se reduzca a distancias crecientes desde el centro del nido hacia la periferia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en el Área Natural Protegida "Estancia El Carayá", ubicada en el centro-norte de la provincia de Entre Ríos, Argentina (Figura 1). Para ubicar nidos de HCH se seleccionó el sector sur del Potrero 9 Medio Oeste, de 212 ha, con bosque nativo, situado de 30°32' a 30°40' S y de 58°44' a 58°56' O, a una altitud de 70 m s.n.m. El sector norte de Entre Ríos presenta clima templado húmedo de llanura (Rojas and Saluso 1987). La temperatura media anual es 18.9 °C, con una máxima media de 24.8 °C y una mínima media de 12 °C. La precipitación media anual es 1300 mm, concentrada en los meses de octubre y marzo (Plan Mapa de Suelos Provincia de Entre Ríos 1986). El centro norte de la provincia de Entre Ríos presenta condiciones edáficas características respecto a otras áreas del territorio. Estudios realizados sobre las altillanuras de la Cuchilla de Montiel demuestran la presencia de hormigueros de *A. vollenweideri* y *Acromyrmex lundi* Guérin-Méneville 1838 en montes xerófilos sobre

suelos Alfisoles (Plan Mapa de Suelos 1993). Presentan un horizonte superficial de poco espesor, con una inestabilidad estructural marcada debido a su alto contenido de limo, y un horizonte sub-superficial muy arcilloso. Los Alfisoles abarcan una extensa superficie en la región. Se ha demostrado que las características de estos suelos están influenciadas en un 80% por la actividad de las HCH (Plan Mapa de Suelos 1986, 1990, 1993), y en particular por la especie *Atta vollenweideri* Forel 1893, ya que sus nidos pueden alcanzar 1 m de altura y 6 m de diámetro, y abarcar hasta 5 m de profundidad (Bonetto 1959; Jonkman 1976).

Los suelos son imperfectamente drenados, y después de las lluvias quedan con exceso de agua en superficie debido a que están ubicados en zonas planas a muy suavemente onduladas, con pendientes inferiores al 1%. Tienen un horizonte superficial de poco espesor, de textura limosa, seguido de un horizonte impermeable de textura franca arcillo limosa que restringe la penetración de raíces. No presentan riesgo de erosión, pero el exceso periódico de agua en superficie y las características físico-químicas adversas, reducen su aptitud y capacidad productiva (Plan Mapa de Suelos Provincia de Entre Ríos 1986). El área de estudio corresponde a la ecorregión del Espinal (Cabrera 1976), y se caracteriza por bosques xerófilos dominados por *Prosopis nigra* Griseb, *Prosopis affinis* Spreng. y *Vachellia caven* Molina. Además se encuentran los denominados bosques ribereños, Monte Selva, correspondiente a la ecorregión Paranaense. Esta denominación corresponde a aquellos que, por su conjunción y transición, se ubican en las adyacencias de los ríos y arroyos, e incluyen elementos de las dos ecorregiones antes mencionadas (Sabattini et al. 1999; Sabattini 2015).

Determinación de la RMP

Se seleccionaron 10 nidos de *A. vollenweideri* en los que se registró la RMP en cinco posiciones (centro del nido, periferia del nido [hasta 5 m respecto a su centro], a 15, 30 y 60 m del nido) por medio de dos transectas de 60 m en cada nido, con dirección aleatoria. Las mediciones se realizaron el 9 de julio 2015, y el suelo presentaba un contenido de humedad del 26%. Se utilizó un penetrómetro Eijkelkamp Penetrologger 2000, que permite

efectuar mediciones hasta una profundidad de 80 cm con resolución de un centímetro, expresados en valores de presión (MPa). Posee una celda de carga que registra fuerzas de hasta 200 kg, con transductor, decodificador, data-logger, y software para el registro y procesamiento de datos. El software permite programar los ensayos, número de parcelas y número de penetraciones por parcela, ángulo y sección del cono, entregando información numérica en archivos compatibles y gráficas de penetración individuales, promedios de cada parcela y desvíos (Cerana et al. 2004). La medición de la RMP de un suelo con el penetrómetro de cono tiene la ventaja de ser fácil, rápida y económica, y permite obtener numerosas repeticiones a campo. El cono utilizado fue de 30°, con una superficie de 1.8 cm² y una velocidad de penetración de 2 cm/s. Los valores de RMP se estratificaron en profundidad para evaluar diferencias de medias entre posiciones de la transecta. Analizamos los datos mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, con el software Infostat (Di Rienzo et al. 2015).

Interpolación de los resultados

Se realizó una interpolación de cada penetración en un perfil longitudinal de isovalores de RMP por medio del método de ponderación de distancia inversa (Zimmerman et al. 1999), que se basa en asignar pesos a los datos del entorno en función a la inversa de la distancia que los separa. En términos matemáticos, la fórmula es:

$$\hat{z}_j = \sum_{i=1}^n k_{ij} \cdot z_i$$

donde \hat{z}_j es el valor estimado para el punto j, n es el número de puntos usados en la interpolación, z_i es el valor en el punto i-ésimo, y k_{ij} es el peso asociado al dato i en el cálculo del nodo j para establecer una función de proporcionalidad entre el peso y la distancia. Por ello, la fórmula general se expresa como:

$$\hat{z}_j = \frac{\sum_i \frac{z_i}{d_{ij}^\beta}}{\sum_i \frac{1}{d_{ij}^\beta}}$$

donde $k_{ij} = 1/d_{ij}^\beta$ y β es un exponente de ponderación que controla la forma en la que

el peso disminuye con la distancia de los ocho puntos más cercanos.

RESULTADOS

Los valores medios de RMP en profundidad variaron entre la periferia del nido y los 15 m ($H=33.56$, $P<0.0001$). Sin embargo, en las restantes posiciones los valores de RMP fueron similares. Se determinó una marcada heterogeneidad en la RMP en profundidad en cada posición debido a la elevada variabilidad registrada (Tabla 1).

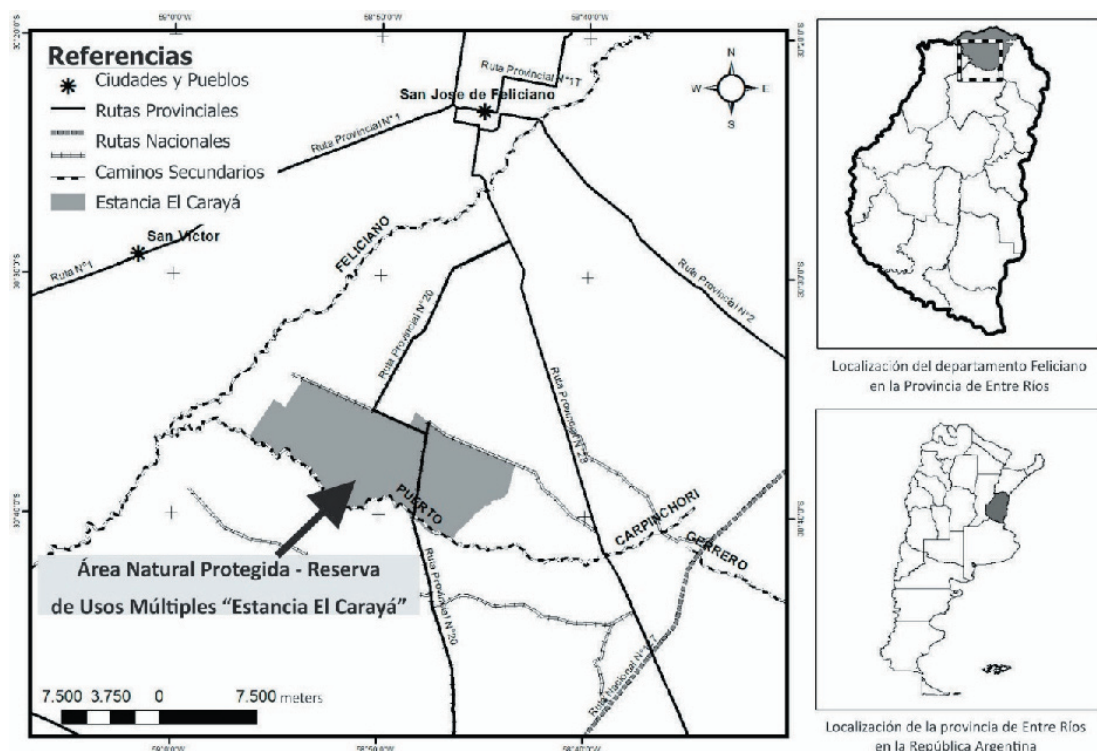
La diferencia de nivel entre el centro del nido y el terreno fue de 41.7 ± 0.1 cm. Se comprobó una tendencia a un aumento significativo de la RMP ($H=8.30$, $P=0.08$) a los 40 cm de profundidad del suelo sobre el centro de los nidos (2.64 ± 0.69 MPa, promedio \pm desvío estándar) de 36.8 y 27.5% respecto a la periferia de los nidos (1.93 ± 0.63 MPa), y a una distancia de 60 m (2.07 ± 0.46 MPa), respectivamente. Sin embargo, a partir de los 40 cm de profundidad la RMP disminuyó significativamente sobre el nido respecto a las cuatro posiciones restantes ($H=5.02$, $P=0.003$). El análisis cada 10 cm de profundidad mostró un aumento considerable en la RMP en los primeros 10 cm de profundidad en el centro del nido (1.76 ± 0.66 MPa), siendo mayor respecto a los 15, 30 y 60 m de distancia. En cambio, en la periferia del nido se registró una disminución significativa (1.08 ± 0.31 MPa) respecto al resto de las posiciones evaluadas. Se cuantificó un aumento de 59.3% en la RMP entre los 10 y 19 cm de profundidad en el centro del nido respecto a las posiciones restantes. Un comportamiento similar se encontró entre los 20 y 29 cm de profundidad, donde se obtuvieron diferencias significativas en el centro del nido (3.14 ± 1.10 MPa) respecto a los 60 m de distancia (2.24 ± 0.99 MPa). A partir de los 40 cm de profundidad la RMP de todas las posiciones evaluadas fueron similares entre sí (Tabla 1).

La variación de la RMP en el centro del nido se explicó por medio de un modelo polinomial cuadrático ($r^2=0.82$), donde se observó un aumento exponencial en los primeros 5 cm de profundidad respecto del suelo (Figura 2). Por otra parte, se detectó mayor variación en los valores de RMP a partir de los 10 cm de profundidad hasta los 48 cm, y a partir de allí no se pudo determinar la RMP debido a la presencia de capas muy densificadas que impedían penetrar el cono. Por otro lado, se determinó una muy buena relación cuadrática

Tabla 1. Valores de la RMP (promedio±desvío estándar) en las posiciones evaluadas.**Table 1.** Values of the MRP (mean±standard deviation) in the evaluated positions.

Profundidad (cm)	Centro del nido (MPa±DE)	Periferia del nido (MPa±DE)	15 m (MPa±DE)	30 m (MPa±DE)	60 m (MPa±DE)	Kruskal-Wallis	
						H	P
00-09	1.76±0.66 b	1.08±0.31 a	1.39±0.3 b	1.48±0.4 b	1.42±0.33 b	16.71	0.002
10-19	2.74±1.06 a	1.61±0.51 b	1.8±0.75 b	1.91±1.01 b	1.56±0.47 b	8.07	0.09
20-29	3.14±1.1 b	2.5±1.27 ab	2.58±1.18 ab	2.2±0.8 ab	2.24±0.99 a	4.88	0.3
30-39	3.54±1.45 a	3.09±1.35 a	3.39±1.14 a	3.48±1.2 a	3.25±1.39 a	1.1	0.9
40-49	3.46±0.44 a	3.71±1.16 a	3.8±0.79 a	4.07±1.29 a	3.58±1.14 a	3.43	0.49
50-59	Sin datos	4.33±0.99 a	4.36±0.81 a	3.96±1.43 a	4.16±0.74 a	1.01	0.8
60-69	Sin datos	4.53±0.58 a	4.61±0.85 a	4.3±1.41 a	4.49±0.7 a	0.61	0.9
70-79	Sin datos	5.17±0.41 a	4.56±0.84 a	3.94±1.28 a	4.58±0.65 a	3.96	0.26
Media	2.57±1.25 abc	2.48±1.49 a	2.77±1.39 c	2.53±1.42 ab	2.62±1.37 bc	33.56	<0.0001

Medias con letra común no son significativamente diferentes (prueba de Kruskal-Wallis, $P>0.05$).

**Figura 1.** Localización del área de estudio.**Figure 1.** Location of the study area.

($r^2=0.94$) entre la variación de la RMP y la profundidad a los 60 m de distancia respecto al centro del nido (Figura 2).

En el perfil longitudinal se observó que a partir de los 15 cm de profundidad la RMP aumentó considerablemente durante toda la longitud de la transecta, y en el primer horizonte de suelo sobre el centro del

nido se encontró una baja resistencia a la penetración. La RMP aumentó hacia el centro del nido debido a una estructura masiva con elementos cementantes muy adhesivos que impiden el ingreso del agua al perfil. Luego, esa estructura se desintegró, posiblemente debido a los numerosos canales internos de comunicación hacia la honguera (Figura 3).

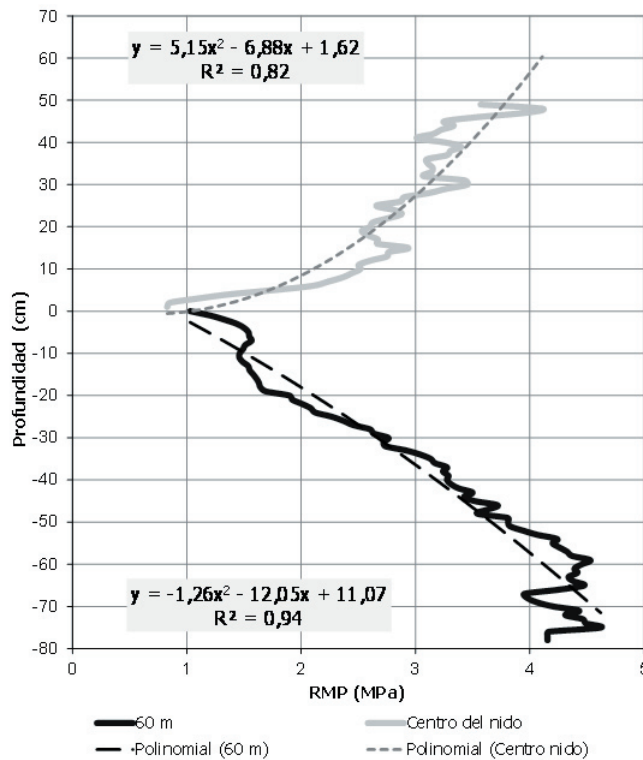


Figura 2. Valores promedio en la RMP (MPa) sobre la cresta del nido y a los 60 m de distancia.

Figure 2. Mean values in the MRP (MPa) on the crest of the nest and 60 m away.

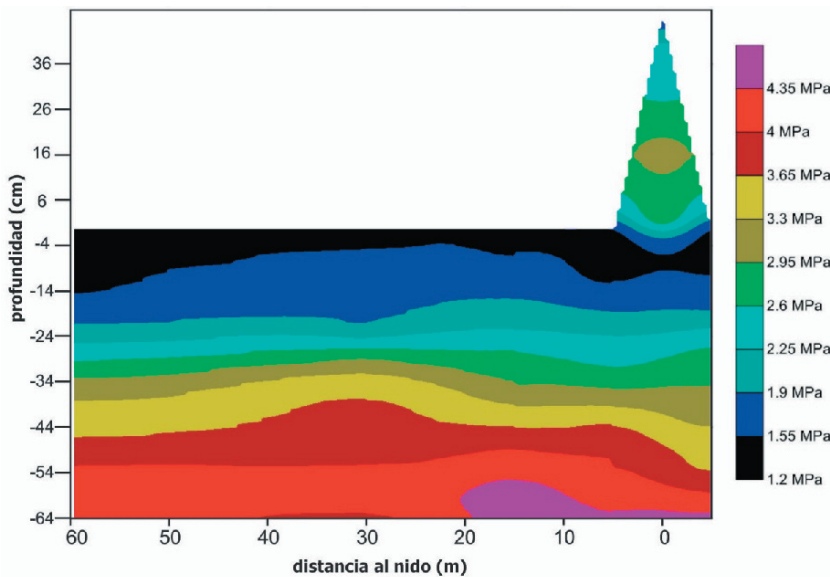


Figura 3. Perfil longitudinal de isovalores de RMP (MPa) en suelos modificados por hormigas cortadoras de hojas.

Figure 3. Longitudinal profile isovalues MRP (MPa) in modified soils by leafcutter ants.

DISCUSIÓN

La presencia de nidos de *A. vollenweideri* provocaron una modificación de la resistencia mecánica a la penetración. En el centro y la periferia del nido, la RMP promedio del perfil de suelo fue menor comparado con las restantes posiciones evaluadas, con excepción de los 30 m de distancia. Este comportamiento puede deberse a que a esa distancia, en la mayoría de las repeticiones el terreno presentaba concavidades donde

se observó un cambio en la estructura de la vegetación herbácea y arbustiva debido a la retención de agua superficial. Estos resultados coinciden con los reportados en otros trabajos. Por ejemplo, en bosques secundarios de Brasil, la RMP fue significativamente menor en suelos con nidos de *Atta sexdens* que en suelos sin nidos y, además, se redujo la densidad aparente y microporosidad, provocando un aumento de la macro-porosidad (Moutinho et al. 2003). En el Amazonas colombiano se determinó una disminución de la RMP en

los sitios con nidos de *Atta sexdens* respecto a suelos adyacentes sin nidos (van Gils et al. 2010), como también en nidos de *Atta cephalotes* en el Noreste brasileño (Bieber et al. 2011). Nuestros resultados son consistentes con la idea de que los grandes nidos de *Atta* no sólo modifican el contenido de nutrientes del suelo, sino también su estructura física.

El aumento de la RMP en los primeros 20 cm de profundidad parece deberse a la presencia de concreciones calcáreas que la hormiga traslada a la superficie durante la construcción y el mantenimiento del nido. Este aumento en la RMP superficial disminuye la infiltración de agua en el nido, reduciendo el riesgo de inundación de la colonia, y afecta la porosidad, el drenaje, la aireación y la densidad aparente del suelo (Baxter and Hole 1967; Rogers 1972; Denning et al. 1977; Gotwald 1986; Majer et al. 1987; Cherrett 1989). Todos estos cambios en la estructura del suelo pueden afectar la actividad de la biota edáfica y mejorar la

fertilidad alrededor del nido (Wagner et al. 1997; Boulton and Amberman 2006). En este sentido, en el centro y en la periferia de los nidos se observó una mayor frecuencia de especies vegetales pioneras como *Dichondra repens* J. R. Forst. and G. Forst., *Sporobolus indicus* (L.) R.Br. y *Aloysia gratissima* (Gill. et Hook) Tronc. (Sabattini, Facultad de Ciencias Agropecuarias UNER, comunicación personal). Este trabajo es el primer aporte en la región para el entendimiento de los cambios que las HCH provocan en los suelos, e ilustra el papel de estas hormigas como ingenieros del ecosistema.

AGRADECIMIENTOS. A la empresa Las Taperitas S.A. por facilitar las instalaciones y permitir realizar el estudio en el Área Natural Protegida – Reserva de Usos Múltiples “Estancia El Carayá”. Este trabajo se realizó en marco al proyecto de investigación y desarrollo UNER-PID N°2173 “Evaluación de la actividad forrajera de hormigas cortadoras en un bosque nativo del centro norte de Entre Ríos”.

REFERENCIAS

- Alvarado, A., C. W. Berish, and F. Peralta. 1981. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on soil morphology of anedepts in Cost Rica. *Soil Sci. Soc. Amer.* **45**:790-794.
- ASAE Standars. 1988. S313.2 Soil cone penetrometer. 35th Ed St Joseph MI: ASAE.
- Autori, M. 1942. Contribução para o conhecimento da sauva (*Atta* spp.) 3. Excavacao de un sauverio. (*Atta sexdens*). *Archivos do Instituto Biologico do Sao Pablo* **13**:137-148.
- Baxter, F. P., and F. D. Hole. 1967. Ant (*Formica cinerea*) Pedoperturbation in a Prairie Soil. *Soil. Sci. Amer. Proc.* **31**: 425-428.
- Bieber, A. G., M. A. Oliveira, R. Wirth, M. Tabarelli, and I. R. Leal. 2011. Do abandoned nests of leaf-cutting ants enhance plant recruitment in the Atlantic Forest? *Austral Ecology* **36**:220-232
- Bollazzi, M., J. Kronenbitter, and F. Roces. 2008. Soil temperature, digging behaviour, and the adaptive value of nest depth in South American species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Oecologia* **158**:165-175.
- Bonetto, A. 1959. Las hormigas cortadoras de la provincia de Santa Fe (géneros *Atta* y *Acromyrmex*). Dirección General de Recursos Naturales. Ministerio de Agricultura y Ganadería. Provincia de Santa Fe, Argentina.
- Bucher, E. H. 1982. Chaco and Caatinga-South American Arid Savannas, Woodlands and and Thickets. Pages 48-79 en: B. J. Huntley and B. H. Walker (eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer Berlin Heidelberg.
- Bucher, E. H., and R. B. Zuccardi. 1967. Significación de los hormigueros de *Atta vollenweideri* Forel como alteradores del suelo en la provincia de Tucumán. *Acta Zoológica Lilloana* **23**:83-96.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. 2da Edición. Tomo II, Fascículo 1. Editorial Acme. Buenos Aires.
- Cerana, J., M. Wilson, O. Pozzolo, J. J. de Battista, S. Rivarola, and E. Díaz. 2004. Relaciones matemáticas entre la resistencia mecánica a la penetración y el contenido hídrico en un vertisol. Pages 159-163 in: F. J. Samper Calvete and A. Paz González (eds.). *Estudios de la Zona No Saturada del Suelo Vol.VII*.
- Cherret, J. M. 1989. Leaf-cutting Ants. Pages 473-488 in: H. Leith and M. J. Werger (eds.) *Tropical Rain Forest Ecosystem: Biogeographical and Ecological Studies*. Ecosystem of the world 14B. Elsevier, Amsterdam.
- Cosarinsky, M., and F. Roces. 2007. Neighbor leaf-cutting ants and mound-building termites: comparative nest micro-morphology. *Geoderma* **141**:224-234.
- Denning, J. L., Hole, F. D., and J. Bousma. 1977. Effects of *Formica cinerea* on a wetland soil on West Blue Mound, Wisconsin. Pages 275-287 in: C. B. Dewitt and E. Soloway (eds.). *Wetlands Ecology: Values and impacts*. Madison University Wisconsin.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. González, M. Tablada, and C. W. Robledo. 2015. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL: www.infostat.com.ar.
- Farji-Brener, A. G. 1992. Modificaciones al suelo realizadas por hormigas cortadoras de hojas (Formicidae, Attini): una revisión de sus efectos sobre la vegetación. *Ecología Austral* **2**(1):87- 94.
- Farji-Brener, A. G., and V. Werenkraut. 2015. A meta-analysis of leaf-cutting ant nest effects on soil fertility and plant performance. *Ecological Entomology* **40**:150-158.

- Folgarait, P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7:1221-1244.
- Gotwald, W. H. 1986. The Beneficial Economic Role of Ants. Pages 290-313 in: S. B. Vinson (ed.). *Economic Impact and Control of Social Insects*. New York: Praeger Special Studies.
- Hernández, J. P., J. A. Sabattini, R. A. Sabattini, E. L. Díaz, and M. Lado. 2015. Assessing the effect of silo grain bags on soil penetration resistance. PEDOFRACT VIII. Coruña, 16-19 junio 2015.
- Jonkman, J. C. M. 1976. Biology and ecology of the leaf cutting ant *Atta vollenweideri* Forel, 1893. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 81:140-148.
- Jonkman, J. C. M. 1978. Nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* as accelerators of succession in pastures. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 86:25-34.
- Leal, I. R., R. Wirth, and M. Tabarelli. 2014. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests. *Biotropica* 46:516-528.
- Majer, J.D., T. C. Walker, and F. Berlandier 1987. The role of ants in degraded soils within Dryandra state forest. *Mulga Research Center Journal* 9:15-16
- Meyer, S., I. R. Leal, W. E. Tabarelli, and R. Wirth. 2011. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecological Entomology* 36:14-24.
- Meyer, S., M. Neubauer, E. J. Sayer, I. R. Leal, M. Tabarelli, and R. Wirth. 2013. Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecological Entomology* 38:497-504.
- Moutinho, P., D. C. Nepstad, and E. A. Davidson. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84:1265-1276.
- Plan Mapa de Suelos Provincia de Entre Ríos. 1986. Carta de Suelos de la República Argentina. Departamento Feliciano, Provincia de Entre Ríos. Serie Relevamiento de recursos naturales N°3. Convenio INTA Gobierno de Entre Ríos. Pp. 96.
- Plan Mapa de Suelos Provincia de Entre Ríos. 1990. Carta de Suelos de la República Argentina. Departamento La Paz, Provincia de Entre Ríos Tomo I y II. Serie Relevamiento de recursos naturales N°3. Convenio INTA Gobierno de Entre Ríos. Pp. 320.
- Plan Mapa de Suelos Provincia de Entre Ríos. 1993. Carta de Suelos de la República Argentina. Departamento Federal, Provincia de Entre Ríos. Serie Relevamiento de recursos naturales N°3. Convenio INTA Gobierno de Entre Ríos. Pp. 99.
- Roces, F., and C. Kleineidam. 2000. Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Insectes Sociaux* 47:348-350
- Rogers, L. E. 1972. The ecological effects of the Western harvester ant (*Pogonomyrmex occidentalis*) in the shortgrass plains ecosystem. PhD. Thesis, University of Wyoming, Laramie. Pp. 114.
- Rojas, A., and J. H. Saluso. 1987. Informe Climático de la Provincia de Entre Ríos. Publicación Técnica N° 14. INTA EEA Paraná, Entre Ríos, Argentina.
- Sabattini, J. A. 2015. Land cover and land use changes of native forests categories: the case of the Atencio District, Argentina, in the period from 1984 to 2013. *Forest Systems* 24:1-11.
- Sabattini, R. A., M. G. Wilson, N. Muzzachiodi, and A. F. Dorsch. 1999. Guía para la caracterización de agroecosistemas del centro-norte de Entre Ríos. *Revista Científica Agropecuaria* 3:7-19
- Stahel, G., and D. Geijskes. 1939. Ueber den bau der nester von *Atta cephalotes* L. and *A.* Thickets. Pages 48-79 in: *Ecology of tropical savannas*. B. Huntley, and B. Walker (eds.). Springer-Verlag, Berlín.
- van Gils, H. A. J. A., A. Gaigl, and L. E. Gómez. 2010. The relationship between soil variables and leafcutter ant (*Atta sexdens*) nest distribution in the Colombian Amazon. *Insectes Sociaux* 57:487-494.
- Wagner, D., M. Brown, and D. Gordon. 1997. Harvester ant nests, soil biota and soil chemistry. *Oecologia* 112:232-236.
- Boulton, A., and K. Amberman. 2006. How ant nests increase soil biota richness and abundance: a field experiment. *Biodiversity and Conservation* 15:69-82.
- Zimmerman, D. C., C. Pavlik, A. Ruggles, and M. P. Armstrong. 1999. An experimental comparison of ordinary and universal kriging and inverse distance weighting. *Mathematical Geology* 31:375-390.