UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

Facultad de Ciencias
Universidad de la República

Programa de Desarrollo y Ciencia Básica
PEDECIBA

EFECTOS COMUNITARIOS Y POBLACIONALES DE LA INGENIERÍA ECOSISTÉMICA

El rol de la hormiga *Atta vollenweideri* en Sabanas Arboladas del Litoral Oeste Uruguayo

Tesis de Maestría
Sub-área: Ecología
Beatriz Sosa

Tutor: Dr. Alejandro Brazeiro

2006

RESUMEN

En los últimos diez años se ha extendido en ecología el estudio sobre ingeniería ecosistémica lo que denota su relevancia como proceso biológico. Se ha postulado que la magnitud del impacto del organismo ingeniero dependerá de características particulares de la especie ingeniera: el efecto producido por cada individuo, la densidad poblacional, el tiempo de permanencia, el área ocupada por la especie ingeniera, la persistencia de las estructuras que ésta construya y la magnitud y cantidad de recursos que module. En sabanas arboladas del litoral oeste uruguayo habita la hormiga *Atta vollenweideri.* Esta especie, como ingeniera, debería ejercer un efecto importante sobre el sistema de estudio ya que moviliza un importante volumen de suelo y construye grandes nidos que modifican el micro relieve generando heterogeneidad espacial expresada en el paisaje como tres tipos de parches bien definidos: Nidos Vivos, Nidos Muertos y Charcos. En este trabajo se evaluó la hipótesis de que los parches asociados a la construcción de nidos de *A.vollenweideri* modifican, a escala local, las condiciones abióticas y que estas alteraciones afectan a la estructura de la comunidad de leñosas del área de estudio así como a algunas de sus poblaciones dominantes. Los resultados indican que los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri* afectan a la estructura de la comunidad y a la estructura y dinámica poblacional de *Grabowskia duplicata* una de las poblaciones dominantes. Este trabajo muestra como se integra el efecto local del ingeniero a través del nivel poblacional y comunitario y apoya la hipótesis de que el organismo ingeniero incrementa la diversidad de la comunidad.

ABSTRACT

The study of ecosystem engineering has expanded over the last ten years, which denotes its relevance as a biological process.

It has been claimed that the magnitude of the impact of the engineering organism depends on particular characteristics of this species such as the effect produced by each individual, the population density, the area occupied by the engineering species, the persistence of the structure it constructs and the magnitude and quantity of resources it modulates.

The ant *Atta vollenweideri* lives in wooded savannahs of the Uruguayan western littoral. This species, as an engineer, should have an important effect on the system studied since it moves a large volume of soil and builds huge nests that modify the micro-relief generating spatial heterogeneity expressed in the landscape as three types of well-defined patches: Live Nests, Dead Nests and Ponds.

In this study I evaluated the hypothesis that the patches associated to the construction of *A.vollenweideri* nests modify, to local scale, the abiotic conditions and that these changes affect the structure of the wooden community of the study area as well as some of its dominant populations. The results indicate that the patches associated to *A.vollenweideri's* activity affect the community structure and the population dynamics and structure of *Grabowskia duplicata,* one of the dominant populations. This study shows how the local effect of the engineer integrates through the population and community level and supports the hypothesis that the engineering organism increases community diversity.

Indice

Introducción General pág 1

1.Interacciones indirectas pág 1

2.Especies ingenieras pág 2

3.Sabanas arboladas de Uruguay pág 4

4.La hormiga *Atta vollenweideri* en los bosques parque del litoral oeste uruguayo pág 6

5. Efecto esperado de *Atta vollenweideri* como especie ingeniera en Sabanas arboladas del Litoral Oeste Uruguayo pág 8

Capítulo 1 Caracterización ambiental de los parches asociados a la construcción de nidos de *A.vollenweideri* pág 11

1.1.Introducción pág11

1.2.Metodología pág 12

Caracterización Estructural Pág12

Estimación de la densidad de los distintos tipos de parches pág 12

Análisis del contenido de sodio del suelo pág 12

Compactación y contenido de agua del suelo pág 12

Análisis de datos pág 13

1.3.Resultados pág 14

1.4.Discusión pág 17

1.5 Conclusiones pág21

Capítulo 2 Efecto de la heterogeneidad ambiental asociada a la construcción de nidos de *A.vollenweideri* sobre la comunidad de leñosas pág 23

2.1.Introducción pág 23

2.2.Metodología pág 25

Análisis de datos pág 25

2.3.Resultados pág 27

2.4.Discusión pág 30

2.5 Conclusiones pág 37

Capítulo 3 Efecto de los nidos de *A.vollenweideri* sobre la población de *G.duplicata* pág 38
Sección 3.1 Patrones poblacionales pág 38
3.1.1Introducción pág 38
3.1.2Metodología pág 40
Análisis de datos pág 40
Desarrollo de raíces gemíferas y rebrotamiento clonal pág 38
Análisis de datos pág 39
3.1.3.Resultados pág 41
3.1.4 Discusión pág 44
3.1.5 Conclusión pág 47
Sección 2 Procesos poblacionales pág47
3.2.1Introducción pág 47
3.2.2 Metodología pág 49
Producción de frutos pág 49
Experimento de germinación pág 49
Desarrollo de raíces gemíferas y rebrotamiento clonal pág 50
Análisis de datos pág 51
3.2.3 Resultados pág 52
3.2.4 Discusión pág 54
3.2.5 Conclusiones pág 59
Reflexiones finales pág 60
Proyecciones pág 62
Bibliografía pág 64

INTRODUCCIÓN GENERAL

1 Interacciones indirectas

Desde los estudios pioneros de Paine (1966) se destaca la importancia de las interacciones indirectas sobre la composición y abundancia de los organismos. Como *interacción indirecta* se define a aquella en la cual la especie A afecta a la especie C mediante interacciones compartidas con la especie B (pueden constituirse también cadenas más largas). Este tipo de enfoque se centra fundamentalmente en el análisis de redes tróficas e interacciones de competencia (Lawton,2000).

Durante la última década se definieron nuevos tipos de interacciones indirectas que reconocen la capacidad de los seres vivos de modificar su ambiente y los potenciales efectos de estas modificaciones sobre otros organismos. Bertness & Callaway (1994) definen un tipo particular de interacción positiva, las **interacciones indirectas positivas** como aquellas que no incluyen relaciones tróficas entre dos o más especies, en las que, mediante la modificación de las condiciones físicas y/o biológicas del medio, se afecta positivamente por lo menos a una de las especies involucradas. Jones (1994) define a la **ingeniería ecosistémica** como una interacción mediada por la presencia de una especie ingeniera, especie que directa o indirectamente modula la disponibilidad de recursos (que no refieran a su propia biomasa) para otras especies modificando las condiciones bióticas o abióticas del medio.

Estas dos interacciones que refieren a un tipo de interacción indirecta mediada por la modificación del medio abiótico difieren en su enfoque. La interacción indirecta positiva se centra en el efecto; afecta positivamente a una de las poblaciones interactúantes favoreciendo la coexistencia y el incremento en la diversidad (Hacker & Gaines 1997).

Por su parte, la ingeniería ecosistémica se centra en el proceso, esta perspectiva permite predecir el efecto de los ingenieros (Wright & Jones 2006). Se ha postulado un modelo que ilustra como, a escala local, el efecto del ingeniero varía en función de la productividad del sistema y en la mayor o menor productividad de los parches creados en comparación con las áreas no modificadas (Wright & Jones 2004). Se ha propuesto también que el proceso de ingeniería sería importante cuando mejora las condiciones de ambientes de alto stress físico y cuando reduce la presión de competencia y predación generando nuevos espacios en ambientes donde las condiciones físicas son favorables (Crain & Bertness 2006). Se desarrollaron hipótesis que predicen el efecto del organismo ingeniero en distintas escalas espaciales y en diferentes condiciones ambientales (Wright et al 2006).

2 Especies Ingenieras

Cuando los cambios ambientales producidos por las especies ingenieras son realizados a través de su propia estructura física, se habla de **ingeniera autógena**. Ejemplos claros en este sentido los constituyen los corales y los árboles. Si por el contrario, las modificaciones ambientales consisten en la transformación de materiales bióticos o abióticos por mecanismos mecánicos, químicos u otros; a la especie involucrada se le denomina **ingeniera alogénica**. Los castores que construyen represas, u hormigas y lombrices que movilizan elementos del suelo, son ejemplos de este tipo de especie ingeniera (Jones 1994).

La definición de especie ingeniera ha sido criticada postulando que el uso de la palabra ingeniero connota intencionalidad (Power 1997). En base a estas observaciones se aclaró que el término ingeniero no implica intencionalidad, se argumenta además que cuestionarse el hecho de que si los seres humanos perciben o no intencionalidad cuando un organismo modifica su ambiente no es competencia de la actividad científica (Jones et al 1997).

Asimismo, fue criticado el carácter general de este concepto ya que como todos los organismos modifican su ambiente todo organismo podría ser definido como ingeniero ecosistémico aludiendo a que tal generalización trivializa el concepto. Se estableció que para que el concepto de especie ingeniera fuera de utilidad las modificaciones físicas mediadas por la actividad biológica deberían diferenciarse de los procesos de carácter estrictamente abióticos y ejercer efectos de una magnitud mayor a los procesos físicos operantes en el sistema (Reichman & Seabloom 2002). Otros autores discrepan con esta posición y no creen que la definición de ingeniero ecosistémico deba basarse en el efecto físico, sostienen que el valor de este concepto subyace en su formalización como interacción entre organismos mediada por modificaciones en el ambiente, interacción que debiera integrarse a las interacciones tróficas para obtener una mejor comprensión de las interacciones interespecíficas (Wilby 2002).

Luego de diez años de planteado este concepto se han desarrollado en torno al mismo diversas líneas de investigación. Se han realizado estudios empíricos en los que se ha evaluado el efecto de la ingeniería sobre la diversidad del paisaje (Wright et al 2002; Bruun et al 2005) y sobre la estructura de la comunidad (Davidson & Lightfoot, 2006; Badano et al 2006). Se realizaron además avances conceptuales vinculado a la dinámica de la población del organismo ingeniero con la dinámica de los parches que construye (Wright et al 2004). Se integró el concepto al marco de debates ecológicos actuales contribuyendo a evaluar si el número de especies, a escala local, está determinando por factores que operan a esta escala local o a escala de paisaje (Wright et al 2002). Se evaluó comparativamente la importancia de este proceso con las clásicas interacciones tróficas (Wilby et al 2001). En base a este concepto se modeló el comportamiento de especies invasoras (Cuddington & Hastings, 2004; Crooks 2002).

El proceso de ingeniería ecosistémica ha sido propuesto como un concepto importante a ser incorporado en el marco de la conservación de la biodiversidad (Coleman & Williams 2002; Crain & Bertness 2006; Soulé et al 2006) así como en el ordenamiento territorial y la toma de decisiones (Rosemond & Anderson 2003). Estos avances denotan el interés que ha desarrollado este concepto en la comunidad científica así como la importancia de su consideración para la comprensión de los sistemas naturales.

3 Sabanas arboladas de Uruguay

Desde el punto de vista fitogeográfico las sabanas arboladas de Uruguay se corresponden con el límite sur de distribución de la Provincia del espinal (fig.1). En esta provincia fitogeográfica el clima característico es templado y seco; siendo el bosque xerófilo la formación vegetal dominante (Cabrera & Willink 1980) (Fig. 1.1). Las características climáticas de las sabanas uruguayas cuyo clima es templado y húmedo, con una precipitación y temperatura media anual de 1244.01mm. y 18ªC respectivamente (Serie Normales Climatológicas 1981-2000; estación Young) no coinciden exactamente con las descriptas para la provincia del espinal.

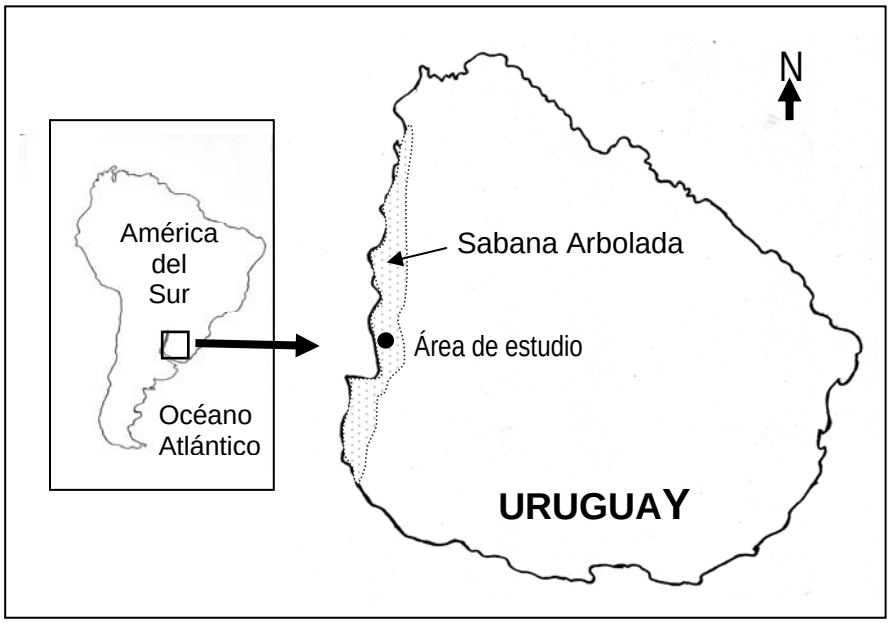


Fig 1 Ubicación del área de estudio (32º 52´ 49.5'' S - 58º 02´ 37.0'' W).

El territorio uruguayo está comprendido en su mayor parte en el distrito uruguayense de la Provinica Pampeana (Cabrera & Willink 1980) por lo que las sabanas arboladas constituyen paisajes singulares en Uruguay.Gran parte de estas sabanas se desarrollan a lo largo del litoral oeste uruguayo, sobre suelos halomórficos (Altamirano et al 1976) cuyas características fìsico-químicas están muy vinculadas a la presencia del catión Na^+ .Estos suelos exigen adaptaciones fisiológicas particulares en la vegetación (Ragonese & Covas 1947; Chebataroff 1973). Estos paisajes se caracterizan por la presencia de especies arbóreas como el “algarrobo” *Prosopis nigra* (Griseb.) Higeron., “ñandubay” *Prosopis affinis* Spreng., a las que se asocian el “quebracho blanco” *Aspidosperma quebracho-blanco* Schltdl, el “chañar” *Geoffroea decorticans* (Gillies ex Hook.& Arn.) Burkart y la palma “caranday” *Trithrinax campestris* (Burmeist.) Drude & Griseb., entre otras (Chebataroff 1980). Estas especies aparecen diseminadas con baja densidad sobre un tapiz vegetal de gramíneas bastante ralo (Lombardo 1964, Del Puerto 1987).

Grela (2004), ha definido para Uruguay dos dendrofloras principales, la dendroflora occidental y la oriental, en las que ha delimitado zonas núcleo o áreas destacadas por su alta riqueza de especies. Según esta clasificación, las sabanas arboladas están comprendidas en la dendroflora occidental, formando parte del núcleo sur de la misma. Este núcleo, se extiende desde el límite norte del departamento de Río Negro hasta la playa La Agraciada y presenta dos especies arbóreas paradigmáticas *Berberis ruscifolia y Grabowskia duplicata* (Grela 2004).

4 La hormiga *Atta vollenweideri* en sabanas arboladas del litoral oeste de Uruguay

En este sistema habita *Atta.vollenweideri* Forel, una especie de hormiga cortadora, cultivadora de hongos. Esta especie, endémica de Sudamérica (Bonetto 1959), se extiende en gran parte de la provincia del Chaco, abarcando el litoral oeste de Uruguay, norte argentino, extremo sur de Brasil, este de Paraguay y extremo Sur de Bolivia (Fowler et al 1986). El límite sur de su distribución se encuentra entre Fray Bentos y Mercedes (Bollazi, Grela, com. pers.).

Las hormigas cortadoras son consideradas los principales herbívoros de América del Sur , incluso son catalogadas como plagas para la agricultura y silvicultura (Holldobler & Wilson 1990). En relación a *A.vollenweideri* se ha documentado que es gramínivora, y forrajea con tasas de 90-250 kg.año $^{-1}$ en áreas de alimentación que varían entre 2000 y 10000 m^2 (Fowler et al 1986). Los hormigueros construidos por *A.vollenweideri* son de tipo cónico, con una parte aérea que puede alcanzar el metro de altura, y unos nueve metros de diámetro. La parte subterránea alcanza los cinco metros de profundidad, y está constituida por un complejo sistemas de cámaras (cultivo de hongo, residuos, reina, etc.) y túneles (Bonetto 1959; Farji Brener 1992) (Fig 2).

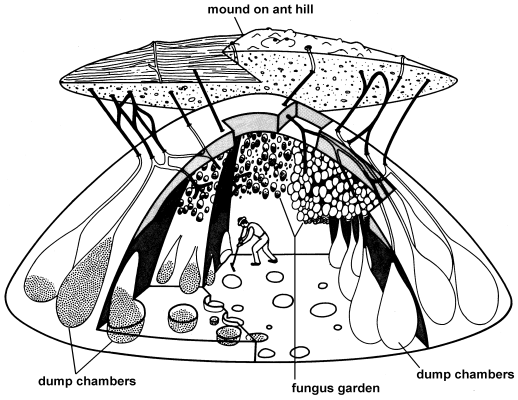
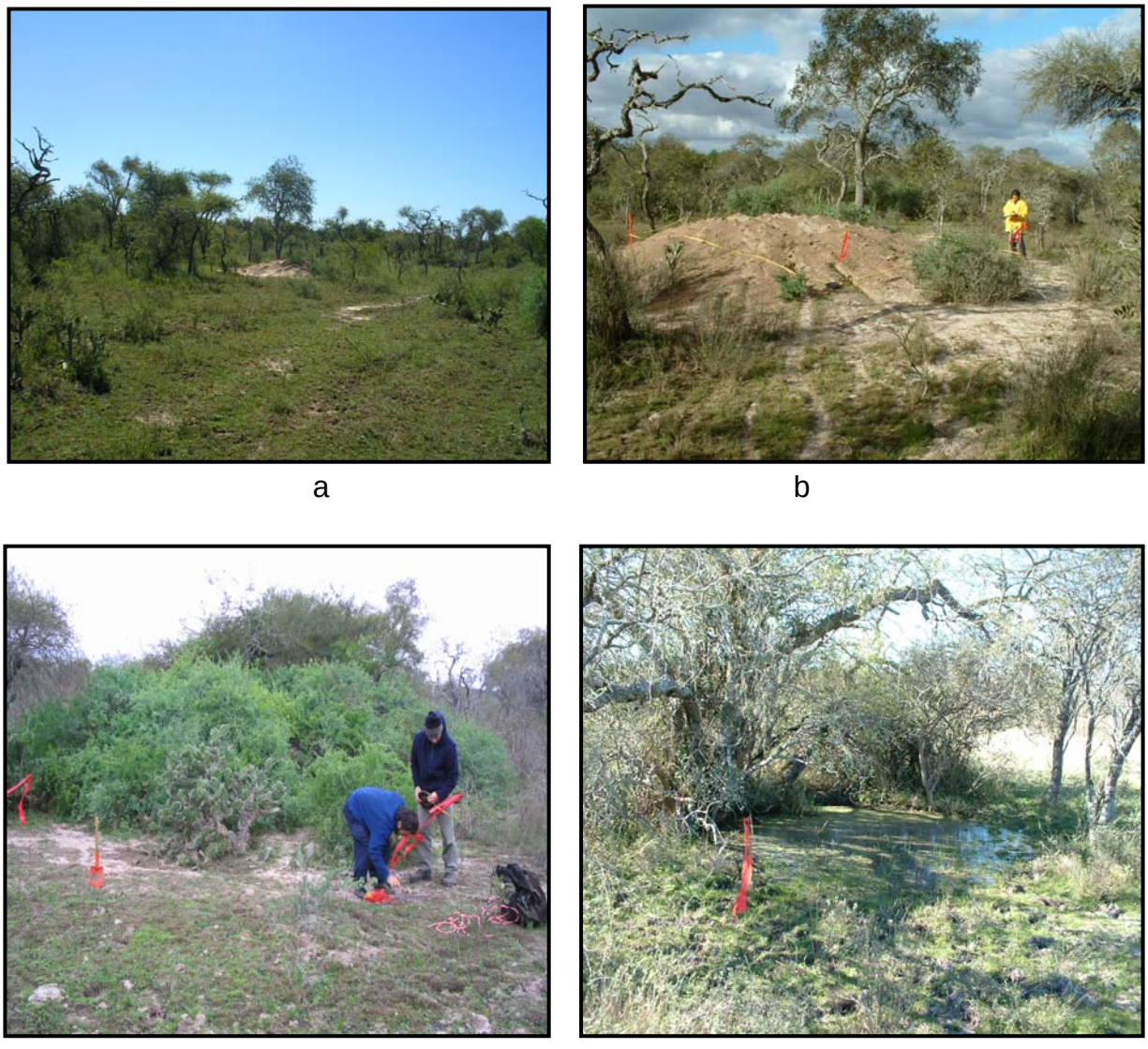


Fig.2 Esquema de nido de *A.vollenweideri***.** Parte aérea y parte subterránea Tomado de Jonkman (1980).

Estos nidos, experimentan cambios estructurales a lo largo del tiempo que se traducen, a escala de paisaje, en la generación de una secuencia de parches con características marcadamente diferentes pudiéndose identificar fácilmente tres tipos de parches: nido activo (colonia viva), nido abandonado (montículo semiderrumbado) y charco (cuando colapsa el sistema de cámaras del nido formando una estructura cóncava que retiene agua) (Brazeiro et al 2004) (Fig. 3).



a b c d

Fig.3 Heterogeneidad espacial asociada a la construcción de los nidos de *A.vollenweideri*: a) Áreas no modificadas (Control), b) Nido Vivo, c) Nido Muerto, d) Charco

5 Efecto esperado de *Atta vollenweideri* como especie ingeniera en Sabanas Arboladas del Litoral Oeste Uruguayo

A pesar de la generalidad del proceso de ingeniería ecosistémica se ha postulado que la magnitud de su impacto estará determinada por características particulares de la especie ingeniera: efecto percápita producido, densidad poblacional, tiempo de permanencia, área ocupada por la especie ingeniera, persistencia de las estructuras que ésta construya y la magnitud y cantidad de recursos que module (Jones 1994). Para sistemas de ríos se ha propuesto que la magnitud del impacto de los organismos ingenieros dependerá de las características del ingeniero tales como su comportamiento, tamaño y densidad poblacional y de las condiciones abióticas del río que modularán el efecto del ingeniero (Moore 2006). El efecto de un organismo ingeniero puede extenderse en uno o varios niveles de organización biológica(Jones et al 1997); no obstante, la mayor parte de los estudios en ingeniería ecosistémica se enfocan en describir el efecto del organismo ingeniero sobre la comunidad (Badano et al 2006; Bruun et al 2005, Davidson & Lightfoot 2006, Lill & Marquis 2003; Machicote et al 2004), siendo menos estudiado su efecto a nivel poblacional.

Aparentemente como especie ingeniera *A.vollenweideri* presenta atributos que sugieren un importante papel como ingeniero ecosistémico. Esta especie, moviliza mediante bioturbación, un importante volumen de suelo, construye grandes nidos que modifican el micro relieve y genera heterogeneidad espacial debido a las modificaciones estructurales de estos nidos a lo largo del tiempo. De hecho, se ha documentado que en este sistema, *A.vollenweideri* incrementa la biodiversidad a escala de paisaje (Brazerio et al 2004).

En este trabajo se evaluará el rol de *A.vollenweideri* como organismo ingeniero a nivel comunitario y poblacional planteándose como **hipótesis general que los parches asociados a la construcción de nidos de A.vollenweideri modifican, a escala local, las condiciones abióticas y que estas alteraciones afectan a la estructura de la comunidad de leñosas del área de estudio así como a alguna de sus poblaciones.** Este trabajo fue organizado en tres capítulos en los que se analizarán los efectos ambientales, comunitarios y poblacionales de la presencia de nidos asociados a la actividad de *A.vollenweidri.* Estos capítulos se desarrollan en el marco de las siguientes hipótesis y objetivos generales:

Capítulo 1

Hipótesis: La actividad de *A.vollenweideri* asociada a la construcción de sus nidos modifica las condiciones abióticas del suelo.

Objetivo general: Evaluar el efecto de los parches asociados a la construcción de nidos de *A.vollenweideri* sobre el contenido de sodio del suelo y el efecto de la construcción de los Nidos Vivos sobre el contenido de humedad y la compactación del suelo.

Capítulo 2

Hipótesis: La presencia de los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri* afectan a la estructura de la comunidad de leñosas del sistema de estudio.

Objetivos generales: Evaluar el efecto local de cada tipo de parche sobre la riqueza de especies leñosas y sobre la abundancia de las especies dominantes. Analizar el efecto conjunto de los parches sobre la distribución, riqueza y patrón de dominancia de las especies leñosas del sistema.

Capítulo 3

Sección 1

Hipótesis: La presencia de parches asociados a la construcción de nidos de *A.vollenweideri* afectan a nivel local la estructura por clase de talla de los individuos de G.duplicata y estas modificaciones afectan su estructura poblacional.

Objetivo general: Evaluar el efecto local de los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri* sobre la abundancia y la abundancia relativa por clase de talla de los individuos de *G.duplicata***.**

Sección 2

Hipótesis: La fertilidad de *G.duplicata* se incrementa sobre los Nidos Vivos de *A.vollenweideri.*

Objetivo general: Evaluar el efecto de la presencia de Nidos Vivos sobre la producción de frutos, el potencial de germinación y el desarrollo de raíces gemíferas de *G.duplicata*.

CAPÍTULO 1

CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LOS PARCHES ASOCIADOS A LA CONSTRUCCIÓN DE NIDOS DE *A.VOLLENWEIDERI*

1.1 Introducción

Como resultado del proceso de ingeniería, los organismos modifican, mantienen o crean hábitats (Jones et al 1994). Las hormigas, como organismos ingenieros modifican su ambiente fundamentalmente mediante dos actividades: procesamiento de materia orgánica y remoción de suelo (Fargi Brener & Illes 2000; Frouz et al 2003), generando así nuevos tipos de hábitats. En el área de estudio, la creación de hábitats asociados a la actividad *A.vollenweideri,* estaría determinada por: 1)diferencias estructurales entre los distintos tipos de parches y 2)modificaciones en las propiedades físico-químicas del suelo asociadas a su remoción durante el proceso de construcción de nidos.

Se ha demostrado que los Nidos Vivos de *A.vollenweideri* disminuyen la cobertura de herbáceas (Brazeiro et al 2004). Esta disminución podría actuar como perturbación constituyendo hábitats de reclutamiento para las especies vegetales del sistema. Por ejemplo en experimentos realizados en la pradera Argentina se demostró que la germinación y el crecimiento de *Prosopis caldenia* son favorecidos, durante el primer año, por la perturbación del sustrato y tapiz vegetal (Mazzia et al 2001).

En este capítulo se analizará la hipótesis de que la actividad de *A.vollenweideri* asociada a la construcción de sus nidos modifica las condiciones abióticas del suelo. Se caracterizarán, en términos estructurales, los parches Nido Vivo, Nido Muerto y Charco y se analizarán las variaciones en el contenido de sodio sobre estos parches. Se analizarán también las modificaciones de los Nidos Vivos sobre la compactación y el contenido de agua del suelo con respecto a las áreas no modificadas.

1.2 Metodología

Estimación de la densidad de los distintos tipos de parches

La densidad media de los parches Nido Vivo, Nido Muerto y Charco se estimó registrando su ocurrencia en tres transectos de 200x10m dispuestos al azar en el área de estudio.

Caracterización Estructural

Se estimó las dimensiones de cada uno de los parches analizados midiendo la altura y el diámetro de 9 Nidos Vivos, 9 Nidos Muertos y 7 Charcos.

Análisis del contenido de sodio del suelo

El factor de diseño del muestreo fue tipo de parche, con cuatro niveles: Nido Vivo, Nido Muerto, Charco y áreas no modificadas (Control). Se realizó un muestreo aleatorio en el que se definieron, en terreno, direcciones al azar que fueron seguidas hasta encontrar los distintos tipos de parche, Nido Vivo, Nido Muerto, Charco y áreas no modificadas por *A.vollenweideri*. Se obtuvieron un total de 34 muestras correspondientes a 9 repeticiones para los parches Nido Vivo, Nido Muerto y áreas no modificadas y 7 repeticiones para los parches Charco. Las muestras se tomaron con un corer de 5x15 cm. El contenido de sodio del suelo se analizó utilizando un espectrofotómetro de absorción atómica en el laboratorio de suelos de la Unidad de Ciencias de Epigénesis (Facultad de Ciencias).

Compactación y contenido de agua del Suelo

La compactación del suelo fue estimada utilizando como variable la densidad aparente. El factor de diseño fue el tipo de parche con dos niveles: Nido Vivo y áreas no modificadas. Se realizaron 9 repeticiones en los parches Nido Vivo y 8 repeticiones en las áreas no modificadas. En cada repetición se tomaron tres submuestras que fueron dispuestas aleatoriamente.

Las muestras de suelo fueron colectadas mediante un corer que fue enterrado mediante golpes hasta los 17cm de profundidad. Se descartó la muestra correspondiente a los primeros 3cm; y la correspondiente a los últimos 4cm. Las muestras analizadas se tomaron por tanto entre los -3 y -13 cm de profundidad del suelo.

Las muestras colectadas se envolvieron en papel de aluminio y se mantuvieron a temperatura ambiente hasta el momento de su análisis cuando se pesaron en balanza de 2 decimales. Posteriormente se secaron durante 48hs a 100ºC y se enfriaron en cámara con silicogel pesándoselas nuevamente. Cada muestra fue analizada por triplicado (3 submuestras).

La densidad aparente fue calculada como el cociente entre el peso seco y el volumen de la muestra. El contenido de humedad de las muestras se calculó como la diferencia entre el peso húmedo y el peso seco dividido el peso húmedo de cada muestra. El valor adjudicado a cada repetición corresponde al valor promedio de las 3 submuestras.

Análisis de datos

Se probó la normalidad y la heterogeneidad de varianza de los datos utilizando la prueba de Shapiro Wilk y el test de Bartlett. La variable altura de los parches no presentó homogeneidad de varianza aún luego de ser transformada ($\log_{10}$, transformación sugerida para variables continúas) Bartlett=0.6 p=0.43. La variable diámetro se desvió significativamente de una curva de distribución normal incluso luego de ser transformada ($\log_{10}$) SW=0.5 p<0.01.

Las variables compactación (SW=0.98, p=0.97; Bartlett=0.01, p=0.9) y porcentaje de humedad (SW= 0.89, p =0.05; Barltett=0.75, p=0.35) no se desviaron significativamente de lo esperado para una curva de distribución Normal y presentaron homogeneidad de varianza.

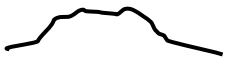
La variable contenido de sodio se desvió significativamente de una curva de distribución normal y no presentó heterogeneidad de varianza aún luego de ser transformada ($\log_{10}$) (SW= 0.89, p>0,01; Barlett=10.47, p=0.01). Se realizaron pruebas paramétricas y no paramétricas según las características de los datos.

1.3 Resultados

Los parches asociados a la construcción de los nidos de *A. vollenweideri* difieren estructuralmente entre sí. Los parches Charco constituyen depresiones mientras que los parches Nido Vivo y Nido Muerto constituyen convexidades conspicuas.

Los parches Nido Vivo son aproximadamente 1.5 veces más altos que los parches Nido Muerto con una altura media de 0.81m. y 0.48m respectivamente (U=4 p<0.01). En las observaciones de campo realizadas los parches Nido Muerto presentaron mayor complejidad estructural siendo su superficie más irregular que la de los Nidos Vivos (Tabla 1.1), los parches Nido Muerto presentan además grandes galerías asociadas al derrumbe de la parte aérea del nido (Fig 1.1).

Tabla 1.1 Características estructurales de los parches Nido Vivo y Nido Muerto

Parche	Altura (m) X±sd	Diámetro (m)	Forma
Nido Vivo	0.81±0.43	2.87± 3.13	
Nido Muerto	0.48±0.16	5.99±0.77	
Charco	~ -0.20 (aprox)	6.0 (aprox)	

a b

Fig 1.1 Galerías en parches Nido Muerto asociadas al derrumbe del mismo:
a) Galería sin agua b) Galería con agua.

La frecuencia de ocurrencia de los parches Nidos Muertos fue dos veces mayor que la de los parches Nido Vivo y Charco (Fig 1.2).

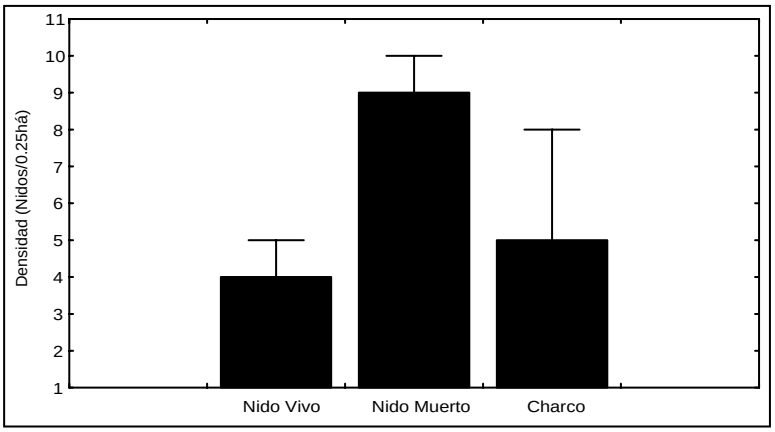


Fig 1.2 Frecuencia de ocurrencia de los distintos tipos de parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri.*

El contenido de sodio del suelo varió en forma significativa entre los parches analizados (H_{33} =23.4, p<0.001). Los contenidos de sodio más altos se registraron sobre los Nidos Vivos con un valor medio de 18 meq, 9 veces más alto que el valor medio registrado para las áreas no modificadas. Sobre los Nidos Muertos el contenido de sodio registrado fue mayor que el registrado en

las áreas no modificadas pero más bajo que el registrado sobre los Nidos Vivos. En este parche se registró el mayor rango de variación (Fig 1.3).

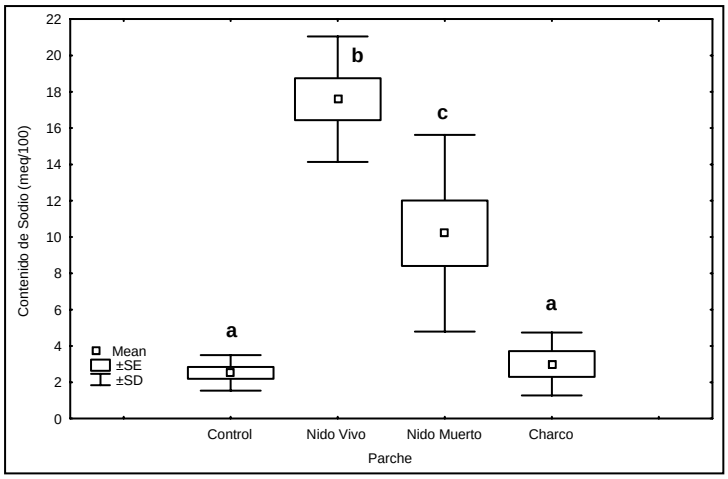


Fig 1.3 Variaciones en los contenidos de sodio entre los diferentes parches analizados. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos

La densidad aparente fue mayor en las áreas no modificadas (control) que en los parches Nido Vivo ($F_{1,17}$=5,1, p=0,039.) (Fig.1.4).

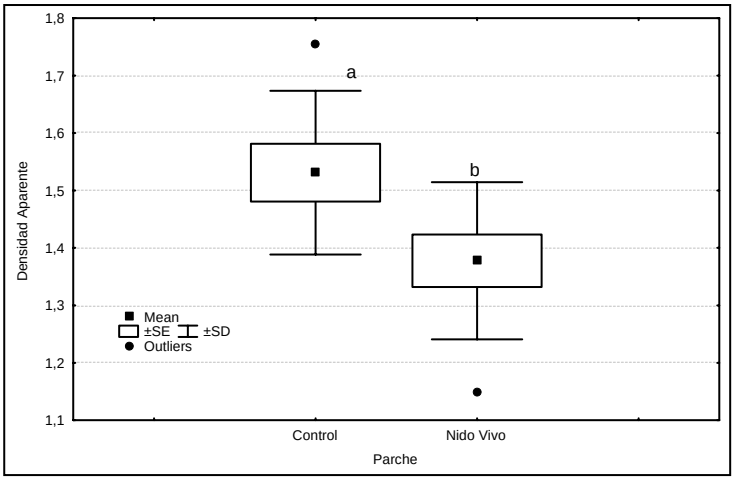


Fig 1.4 Variaciones en la Densidad Aparente entre las áreas no modificadas y los parches Nido Vivo. Letras distintas indican variaciones significativas entre tratamientos

El contenido de humedad varió entre las áreas no modificadas y los parches Nido Vivo, sobre éste el contenido de humedad fue una vez y media mayor que sobre las áreas no modificadas ($F_{1,17}$=13.24, p<0.01) (Fig. 1.5).

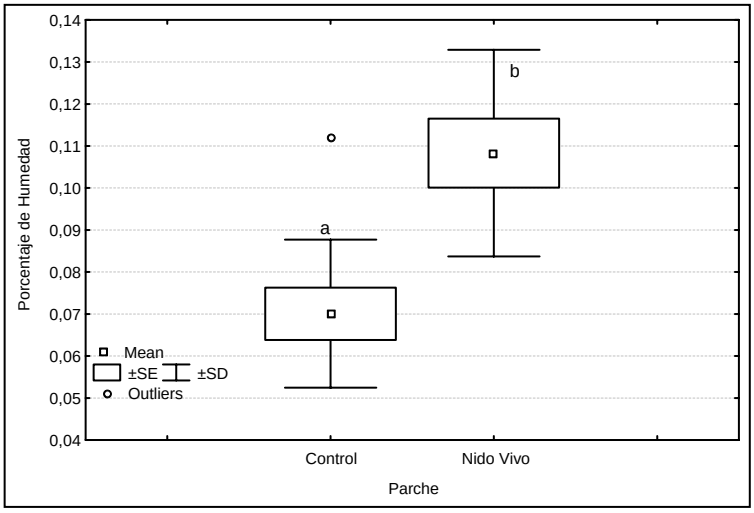


Fig 1.5 Variaciones en el contenido de humedad entre las áreas no modificadas y los parches Nido Vivo. Letras distintas indican variaciones significativas entre tratamientos

1.4 Discusión

Las diferencias estructurales entre los parches Nido Vivo y Nido Muerto estarían relacionadas con los procesos asociados a la actividad del nido. En los Nidos Vivos predomina el crecimiento de la estructura que genera transporte de materiales en dos direcciones: (1)Profundidad-superficie, asociado a la bioturbación determinante del crecimiento del nido, (2)Desplazamiento de materiales a favor de la pendiente del nido (Fig. 1.6).

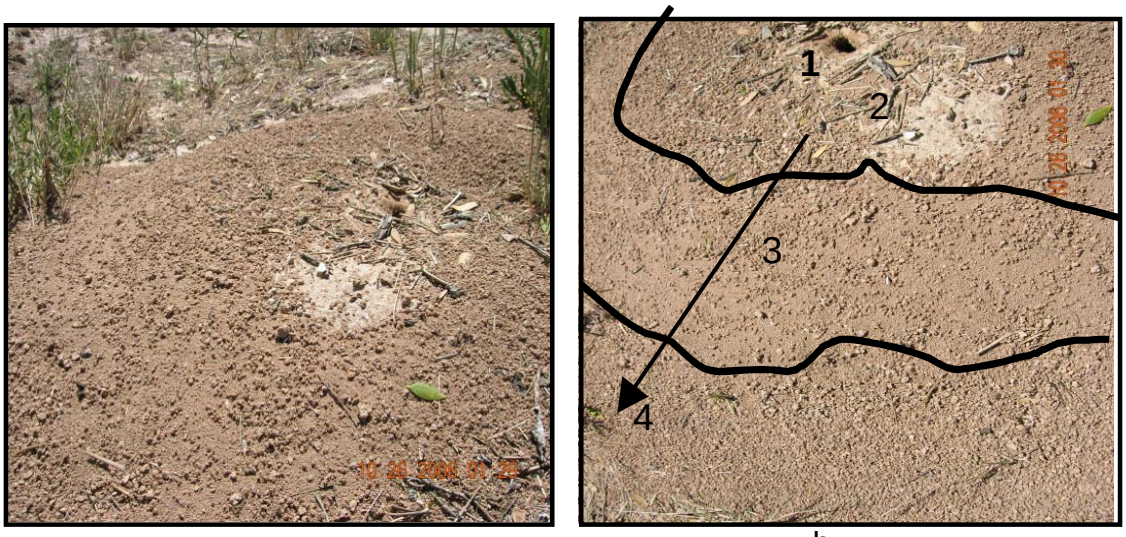


Fig 1.6 Desplazamiento de materiales a favor de la pendiente sobre Nido Vivo. a) Vista lateral. b) Vista perpendicular 1-Chimenea, 2-área de influencia de la chimenea, 3-área de material de grano fino, 4-área de material de grano grueso. La flecha indica la dirección de la pendiente

En el Nido Muerto predominaría el proceso 2 que determina su disminución en altura así como el proceso de desmoronamiento desencadenante de la generación de galerías y posteriormente de la formación del Charco. Estas consideraciones indicarían que la complejidad estructural de estos parches aumentaría conforme transcurre el tiempo. Las galerías de derrumbamiento constituirían potenciales microhábitats que podrían servir de refugio (condicionado por los eventos de inundación) a diversos organismos del sistema. Estas galerías podrían servir también como "reservorios" de agua de importancia tanto para la fauna como para la flora del sistema. En el parche Charco, resultante del colapso del Nido Muerto, la colmatación constituiría el principal proceso de transporte de materiales por lo que se esperaría su relleno y por tanto su reconstitución como área no modificada.

La dinámica de estos parches determinará la proporción de los mismos en el paisaje y estará determina por la tasa de aparición y sobrevivencia de los Nidos Vivos, la tasa de mortalidad de éstos que determinará la aparición de los parches Nido Muerto, la tasa de formación de charcos y la tasa de recuperación de los mismos (fig 1.7).

Como alternativa a este esquema se plantea que no todos los Nidos Muertos se transformen en charcos, la cobertura vegetal podría retardar este proceso disminuyendo el efecto de factores abióticos tales como la precipitación o el viento. Por otra parte, la perturbación animal asociada a las galerías de derrumbamiento (refugio, reservorio de agua) podría facilitar este proceso. La recuperación del charco podría generar dos tipos de parches: parches recuperados pasibles de ser recolonizados, o parches recuperados cuyas condiciones no permiten la recolonización. La probabilidad de transformación del Nido Muerto en Charco, como la probabilidad de colonización de los parches recuperados por *A.vollenweideri* son factores que influyen la determinación del espacio disponible para la población de *A.vollenweideri.*

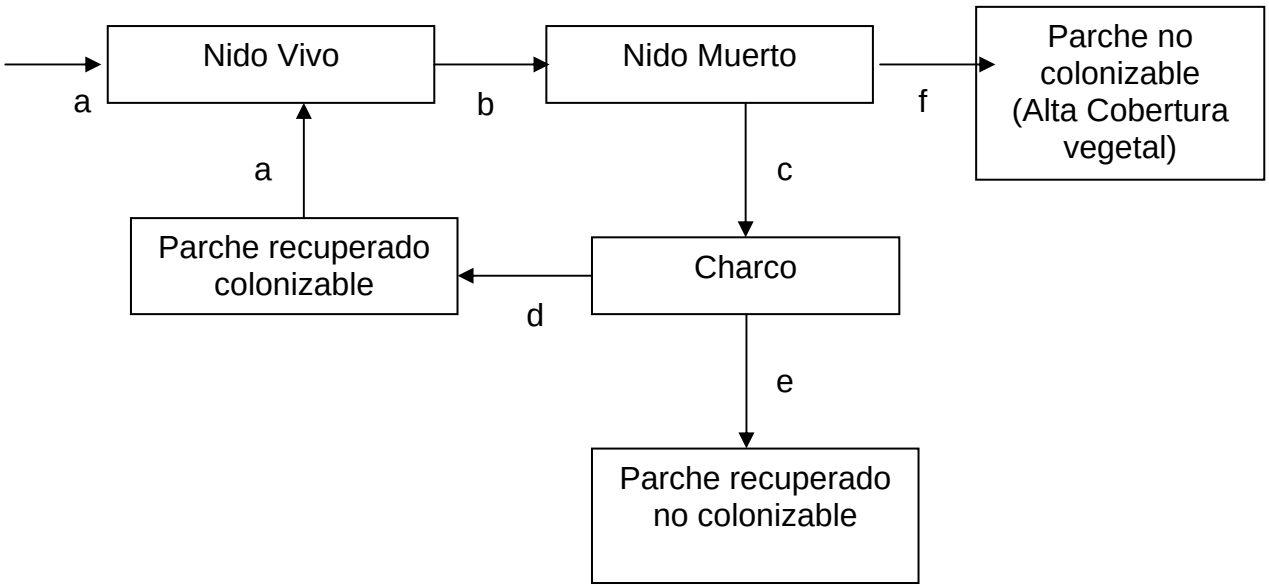


Fig 1.7 Dinámica de los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri.* a) tasa de aparición y sobrevivencia de los Nidos Vivos, b) tasa de mortalidad de los Nidos Vivos, c) tasa de formación de charcos, d) tasa de formación de parches colonizables, e) tasa de formación de charcos no colonizables, f) tasa de formación de parche no colonizable.

Las variaciones registradas en el contenido de sodio entre los distintos parches asociados a la construcción de los nidos de *A.vollenweideri* sostienen la existencia de una relación positiva entre la actividad de *A. vollenweideri* y el contenido de sodio del suelo. Esta relación estaría mediada por el proceso de remoción de suelo asociado a la construcción de los nidos que ha sido descrito en la literatura como un proceso de gran magnitud (6-8m^3 de suelo por colonia) (Boneto 1959; Jonkman 1980; Farji Brener 1992).

En los Nidos Muertos el contenido de sodio disminuye, esta variación estaría determinada por procesos físicos de transporte de materiales escorrentía y/o lixiviación. En este marco, el amplio rango de variación en el contenido de sodio registrado en estos parches estaría asociado al tiempo desde la muerte del nido esperándose encontrar una relación inversa entre estas variables (mayor tiempo de abandono del nido, menor contenido de sodio registrado). Estos resultados sostienen la hipótesis de que el proceso de ingeniería mediado por *A. vollenweideri* actuaría reteniendo el catión sodio en el sistema.

El catión sodio regula importantes propiedades físico-químicas del suelo eleva la presión osmótica lo que limita la absorción de agua, incrementa el PH aumentando la toxicidad en forma directa (aumento en la concentración de hidrogeniones) o indirecta (aumentando la solubilidad de iones tóxicos) (Buckman & Brady 1977). Además, promueve la dispersión de los complejos organominerales, con la consiguiente disminución en la estabilidad estructural reduciendo la tasa de infiltración y la conductividad hidráulica (Shainberg et al 1981). Los suelos con altos contenidos de sodio son muy desfavorables para el desarrollo de la vegetación, debido esencialmente a que la capacidad de absorción de agua es fuertemente limitada por la alta presión osmótica (Buckman & Brady 1977).

Las variaciones registradas en la densidad aparente indican que las áreas no modificadas presentan mayor compactación que los parches Nido Vivo. Estos resultados coinciden con observaciones realizadas sobre nidos del género *Atta*; en los que se demostró además que la disminución en la compactación del suelo favorece el desarrollo radicular de la vegetación (Moutinho 1995). El mismo proceso podría ocurrir sobre los Nidos Vivos de *A.vollenweideri* facilitando el desarrollo radicular de la vegetación que colonizara estos parches.

Si bien las condiciones climáticas del área no se corresponden con las de las zonas áridas el contenido de sodio del suelo produciría estres fisiológico determinando la aridez de este sistema. En zonas áridas, la disponibilidad de agua es el factor limitante más importante del reclutamiento y la distribución de plantas (Villagra & Cavagnaro 2005).Sobre los Nidos Vivos, el contenido de humedad del suelo fue mayor que el de las áreas no modificadas, sin embargo la disponibilidad de agua en estos parches resultaría del balance entre el incremento del potencial osmótico (asociado a un mayor contenido de sodio) y un mayor contenido de humedad en el suelo.

En ecosistemas áridos y semiáridos las especies de árboles y arbustos pueden generar modificaciones en las condiciones microclimáticas y en las propiedades físico-químicas del suelo que mejorando las condiciones ambientales (incremento en la disponibilidad de nutrientes, contenido de humedad o modificaciones en la temperatura) puedan modificar la distribución de las especies de plantas (Bertilde & Rossi 2003; Pugnaire et al 2004; Tielbörger & Kadmon 2000). El mismo patrón se documentó asociado a la modificación ambiental mediada por la construcción de nidos de *Pogonomyrmex rugosus* (Wagner & Jones 2004).

En el área de estudio las modificaciones en las condiciones ambientales asociadas a la presencia de Nidos Vivos de *A. vollenweideri* podrían por un lado favorecer, en general, el crecimiento de la vegetación, debido a la menor compactación y al mayor contenido de agua. Por otra parte, el incremento en el contenido de sodio podría limitar el desarrollo de la vegetación.

1.5 Conclusiones

La presencia de los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri* producen importantes modificaciones en el sistema de estudio, modifican el microrrelieve y modifican importantes propiedades físico-químicas del suelo.

El efecto de las modificaciones edáficas sobre la vegetación dependerá de la interacción entre ellas y de las adaptaciones fisiológicas de las especies presentes en el sistema.

CAPÍTULO 2

EFECTO DE LA HETEROGENEIDAD AMBIENTAL ASOCIADA A LA CONSTRUCCIÓN DE NIDOS DE *A.VOLLENWEIDERI* SOBRE LA COMUNIDAD DE LEÑOSAS

2.1 Introducción

Jones et al (1994) destacan la importancia del proceso de ingeniería en la estructuración de las comunidades y sostienen que la ocurrencia de comunidades estructuradas por especies claves aumentaría; si se incluyeran como especies clave, a las especies ingenieras. La importancia de las especies ingenieras como especies clave ha sido destacada por otros autores quienes han sugerido la utilización del término “ingenieros ecosistémicos claves” para distinguir el término del de especie clave (Boogert et al 2006) o han evaluado su rol empíricamente (Davidson & Lightfootsugieren 2006).

Como ejemplos paradigmáticos de especies ingenieras que constituyen especies claves, cabe citarse a los *arrecifes de coral* que ofrecen refugio para predadores y protegen contra olas y corrientes a una gran variedad de invertebrados y peces; a los *manglares* que crean hábitats de reclutamiento para diversos ensambles de peces de arrecife; y a restos de leñosas acumulados en las orillas de las playas que ofrecen protección a diversos organismos contra las condiciones extremas de marea baja, y cuya presencia altera la zonación vertical de las comunidades de estos ecosistemas (Stachowicz 2001); y a los *lechos de musgos* que incrementan la diversidad de invertebrados en comunidades intermareales (Crain & Bertness 2006).

En ecosistemas terrestres es reconocido el rol de los hervíboros subterráneos quienes mediante la construcción de galerías y la generación de montículos de tierra modifican la composición de especies e incrementan la diversidad de la comunidad vegetal (Huntly & Reichman 1994) (Reichman & Seabloom 2002). También se destaca la importancia de los castores que mediante la construcción de represas, modifican la composición de especies de la comunidad vegetal (Wright et al 2003).

Entre los invertebrados destacan termitas, gusanos de tierra y hormigas las que, mediante su actividad, producen modificaciones que pueden regular el flujo de recursos para otros organismos (Lavalle 2002) (Fragoso et al 1997). Las modificaciones edáficas asociadas a la construcción de nidos de hormigas pueden determinar modificaciones a nivel de comunidad; afectando tanto la comunidad de microorganismos del suelo (Wagner et al 1997; Dauber and Wolters, 2000) como la composición, abundancia y distribución de la vegetación (Fargi Brener & Ghermandi 2000) (Nowak et al 1990).

En el sistema de estudio los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri* modifican localmente el microrelieve e importantes propiedades físico-químicas del suelo determinantes del desarrollo de la vegetación Por tal motivo se plantea como hipótesis que **que estas modificaciones afectan a la estructura de la comunidad de leñosas del sistema**. En particular se evalúa el efecto local de los parches Nido Vivo, Nido Muerto y Charco sobre la riqueza de especies y sobre la abundancia de las especies dominantes del sistema. Además se evalúa el efecto conjunto de estos parches sobre la distribución, riqueza y patrón de dominancia de la comunidad de leñosas del sistema.

2.2 Metodología

Se realizó un muestreo en bloques aleatorizado, el factor de diseño fue tipo de hábitat con cuatro niveles: Nido Vivo, Nido Muerto, Charco y áreas no modificadas (control). En cada uno de estos hábitats se tomaron 9 parcelas de 5x5m a excepción de los parches Charco donde se realizaron 7 repeticiones (coincidentes con el muestreo realizado para los análisis de sodio). En cada una de las 34 parcelas se registró composición, abundancia y altura de las especies leñosas presentes.

Análisis de datos

Se analizó la relación entre la ocurrencia de las especies leñosas y los distintos tipos de hábitat mediante un Análisis de Correspondencia sobre matriz de frecuencias con variables agrupadas.

Se analizó la variación de la abundancia de las cuatro especies más abundantes del sistema entre los parches analizados. Se probó la normalidad y la heterogeneidad de varianza de los datos utilizando la prueba de Shapiro Wilk y el test de Bartlett. Los datos se desviaron significativamente de lo esperado para una curva de distribución Normal aún luego de ser transformados (Transformación raíz cuadrada) (Abundancia *Aspidosperma quebracho blanco*: SW=0.85, p<0.01; Barlett=7.25, p=0.06; Abundancia *Prosopis sp*: SW = 0.93, p = 0.02; Barlett=4.02, p=0.25, Abundancia *Grabowskia duplicata:* SW = 0.84, p=0.00; Barlett=15.00, p=0.00). Para comparar estas variables entre los cuatro tipo de hábitats analizados se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskall-Wallis.

Se calculó la riqueza relativa del hábitat como el cociente entre el número de especies registradas en los parches (Nido Vivo, Nido Muerto y Charco) y el número de especies registradas en las áreas no modificadas (Badano et al 2006). Para cada uno de los cuatro tipos de parches analizados se construyó una curva de acumulación de especies, con sus respectivos intervalos de confianza al 95%; se utilizó el software Estimates V.8.

La comparación de la riqueza acumulada entre los parches analizados se realizó analizando el solapamiento de los intervalos de confianza de cada curva: Cuando estas curvas no se solapan se considera variación significativa $p<0.05$ (Colwell et al 2004). Para las curvas de acumulación que no presentaron un compartamiento asintótico se estimó la riqueza del parche mediante el índice de riqueza Chao 2 (Badano et al 2006).

Para comparar el efecto neto de los parches sobre la riqueza del paisaje se construyó una matriz de presencia ausencia sólo para las áreas no modificadas y una matriz de presencia ausencia en las que se incluyeron los distintos tipos de parches según sus proporciones de ocurrencia en el sistema (ver Cap 1). Mediante técnicas de remuestreo (pop tools), a partir de ambas matrices se construyeron paisajes simulados de una superficie de 1há. Con estas matrices se construyó una curva de acumulación de especies en paisajes simulados sin *Atta* y otra en paisajes con *Atta* (Estimates V.8). La ausencia de solapamiento entre los intervalos de confianza de estas curvas se consideró variación significativa.

A los efectos de evaluar el efecto de los parches en el patrón de dominancia de la comunidad se construyó una matriz de abundancia simulando comunidades con parches y una matriz de abundancia simulando comunidades sin parches, utilizando el mismo procedimiento que para las matrices de presencia ausencia. El valor de abundancia de cada especie en estas dos comunidades fue obtenido mediante el promedio de 100 iteracciones (las iteracciones se realizaron manualmente).

2.3 Resultados

En la comunidad vegetal se encontraron 11 especies arbóreas y una arbustiva (*Grabowskia duplicata*). En el parche Charco se registraron 4 especies exclusivas *Myrcianthes cisplatensis*, *Senna corimbosa, Acacia caven* y *Maytenus vitis-idaea*, en el parche Nido Muerto se encontraron dos especies exclusivas *Geofrea decorticans* "Chañar" y *Scutia buxifolia* "Coronilla". No se registraron especies exclusivas para los parches Nido Vivo y Control (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Listado de las especies leñosas encontradas, su frecuencia de ocurrencia para los cuatro parches analizados y total de individuos muestreados.

Especies (nombre vulgar)	**Control**	**Nido Vivo**	**Nido Muerto**	**Charco**	**Total de individuos registrados**
Schinus longifolius (Molle)	0	0	80	20	5
Aspidosperma quebracho-blanco (Quebracho Blanco)	38	25	27	28	92
Maytenusvitis-idaea.	0	0	0	100	1
Acacia caven (Espinillo)	0	0	0	100	1
Geoffroea decorticans (Chañar)	0	0	100	0	3
Prosopis sp. (Algarrobo)	26	9	45	17	112
Senna corymbosa (Rama Negra)	0	0	00	100	2
Myrcianthes cisplatensis (Guayabo Colorado)	0	0	0	100	6
Scutia buxifolia (Coronilla)	0	0	100	0	1
Castela tweedii (Granadillo)	14	0	57	28	7
Grabowskia duplicata	1	22	69	6	305
Celtis Tala (Tala)	75	0	0	25	4

En el análisis de Correspondencia Canónica el eje 1 resumió el 61% de la variación, siendo el parche control el que presentó el mayor índice de inercia para este eje 0.51 p<0,01. Sobre este eje se separaron los parches control de los parches Nido Muerto y Nido Vivo. El eje 2 representa el 34.5% de la variación total del sistema, siendo representado fundamentalmente por el parche Charco cuyo índice de inercia para este eje fue de 0.64. Este análisis permitió identificar la presencia de especies asociadas a las áreas control, especies asociadas a los nidos Vivos y Muertos y especies asociadas a los Charcos. Se identifican también especies que se distribuyen indistintamente entre los Nidos y las áreas no modificadas (Fig. 3.1).

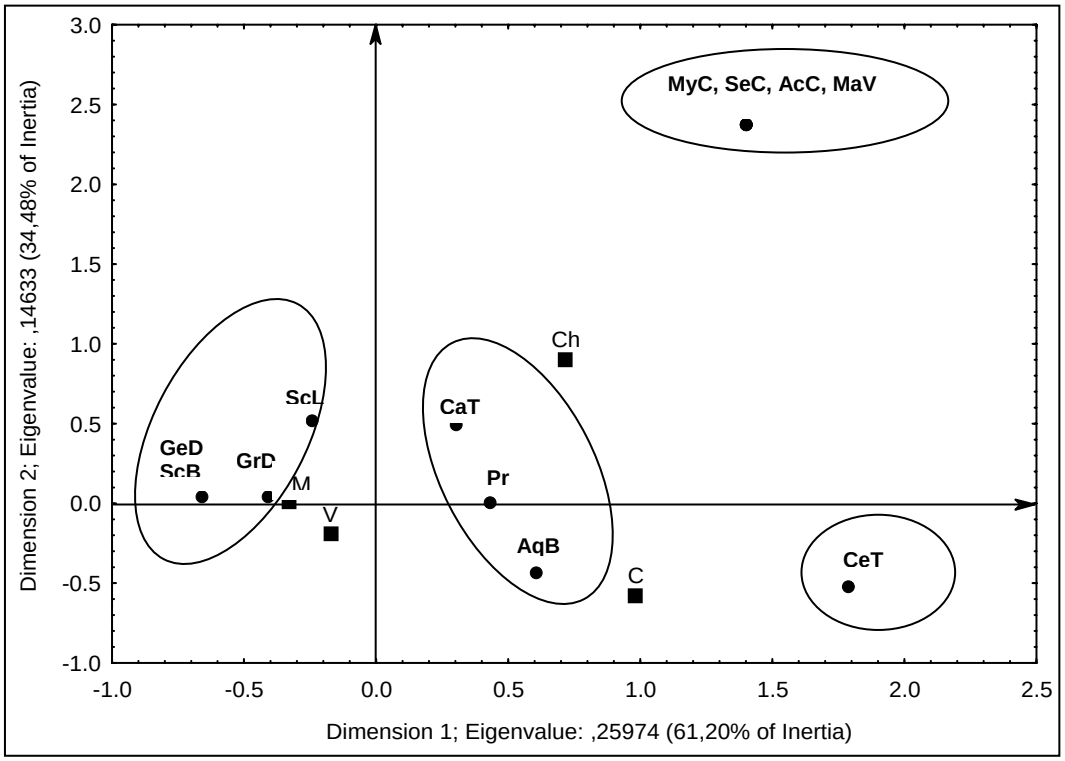


Fig 2.1. Análisis de Correspondencia Canónica sobre matriz de frecuencias con variables agrupadas. Referencias:**GrD** *Grabowskia duplicata*, **Pr** *Prosopis sp.*, **AqB** *Aspidosperma quebracho-blanco*, **CaT** *Castela tweedii*, **MyC** *Myrcianthes cisplatensis*, **ScL** *Schinus longifolius*,**CeT** *Celtis tala*, **GeD** *Geoffroea decorticans*, **SeC** *Senna corymbosa*, **AcC** *Acacia caven*, **MaV** *Maytenus vitis-idaea*, **ScB** *Scutia buxifolia.*
V Nido Vivo**, M** Nido Muerto**, Ch** Charco**, C** Control**.**

El número de especies encontrados en los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri* difiere del de las áreas no modificadas; los parches Nidos Vivos presentan menos especies que las áreas no modificadas, mientras que en los parches Nido Muerto y Charco se registraron más especies leñosas que en las áreas no modificadas (Tabla 2.2). En los parches charco el número de especies registrado fue dos veces mayor que en las áreas no modificadas (Tabla 2.2). En las curvas de acumulación de especies los parches control, Nido Vivo y Nido Muerto alcanzaron su nivel asintótico por lo que no se espera encontrar un mayor número de especies aún cuando se incrementara el tamaño muestral. Los intervalos de confianza de las curvas de acumulación de estos parches se solapan con los de las curvas para las áreas no modificadas indicando que la riqueza no varía significativamente entre estos parches. Para el parche charco, el número de repeticiones no alcanza el nivel asintótico de la curva de acumulación por lo que en este parche se estaría subestimando la riqueza de especies(Fig. 3.2).En este parche se registraron en total 12 especies leñosas; mediante el ínidce Chao2 se estima una riqueza de 16 especies. La riqueza de especies no se correlacionó con el contenido de sodio del suelo r=-0.05, p=0.8.

Tabla 2.2 Indice de riqueza relativa del hábitat

Parche	Riqueza observada	Riqueza relativa del hábitat
Áreas no modificadas	5	1.0
Nido Vivo	3	0.6
Nido Muerto	7	1.4
Charco	10	2

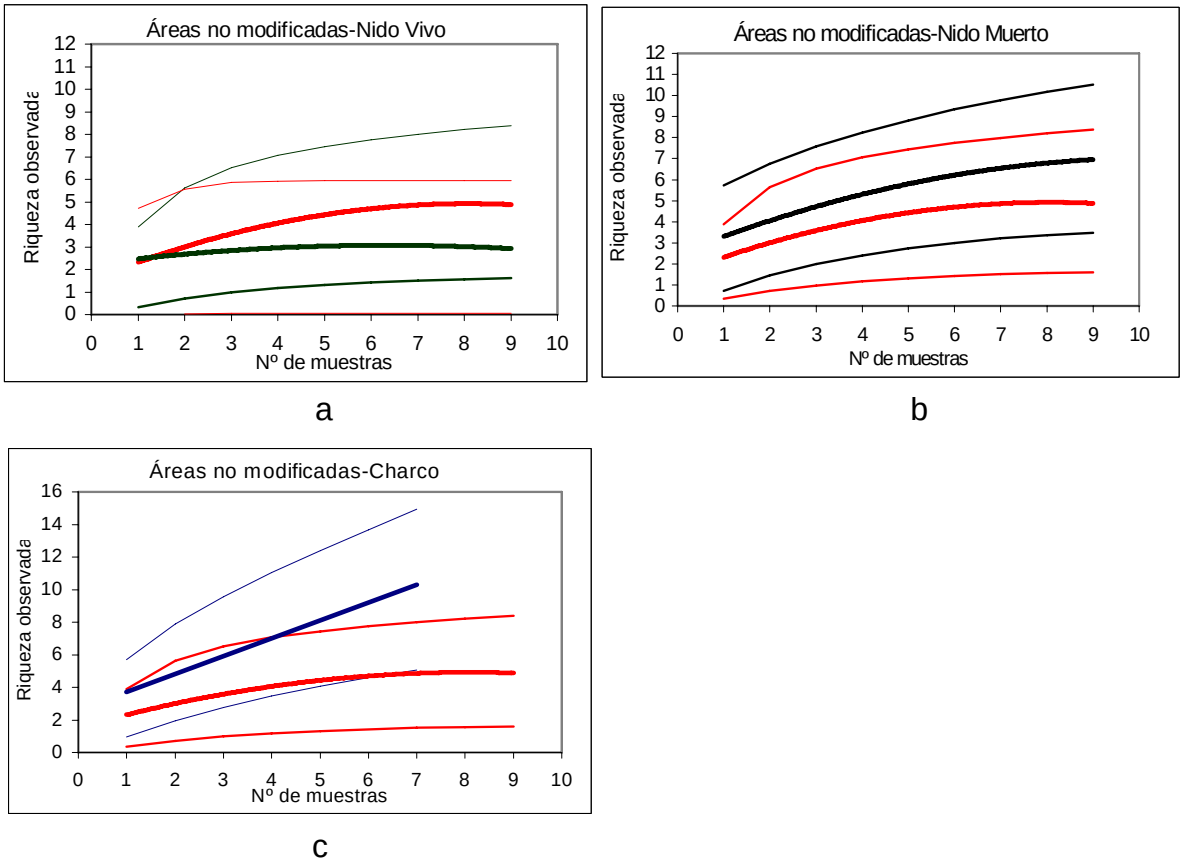


Fig 2.2 Curvas de acumulación de especies con sus intervalos de confianza al 95%. Comparación entre los tres tipos de parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri* y las áreas no modificadas. a) Áreas no modificadas-Nido vivo, b) Áreas no modificadas-Nido Muerto, c) Áreas no modificadas-Charco. En rojo Áreas no modificadas. En verde Nido Vivo. En negro Nido Muerto. En azul Charco

Estos parches incrementan la diversidad de la comunidad, ya que los intervalos de confianza de las curvas de acumulación de especies para los paisajes simulados con y sin *A.vollenweideri* no se solapan cuando se alcanza una unidad de superficie muestreada de aproximadamente 0,5há (Fig.2.3).

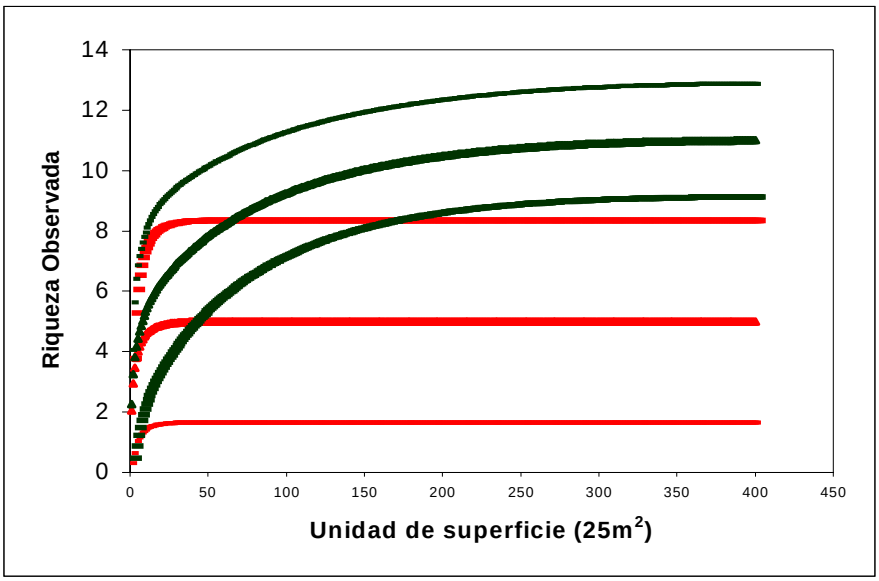
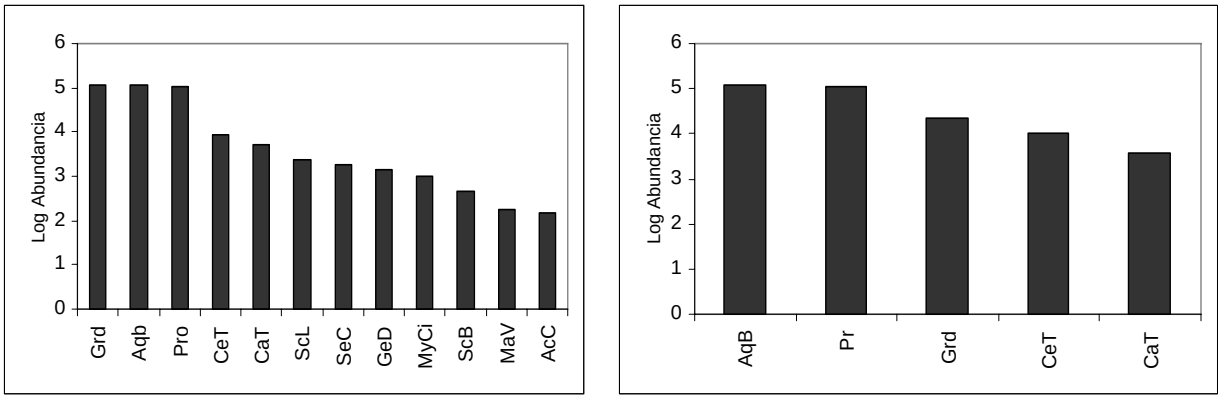


Fig 2.3 Curvas de acumulación de especies con sus intervalos de confianza al 95% en paisajes simulados con *A.vollenweideri* y en paisajes simulados sin *A.vollenweideri.* En Rojo paisajes sin *A.vollenweideri.* En verde paisajes con *A.vollenweideri*

Las especies leñosas más abundantes fueron *G.duplicata*, *Prosopis sp* y *Aspidosperma quebracho blanco*. (Figura 2.4). *G.duplicata* perteneció al grupo de especies asociadas a los Nidos de *A.vollenweideri* y *Aspidosperma quebracho blanco* y *Prosopis sp* al grupo de especie distribuidas indistintamente entre los nidos y las áreas no modificadas.

El patrón de dominancia de la comunidad de leñosas con los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri* fue diferente del patrón resultante cuando sólo se consideraron las áreas sin modificar. En el patrón con *A.vollenweideri*, *G.duplicata* se presentó como la especie dominante; mientras que en la comunidad sin parches de *A.vollenweideri* las especies dominantes fueron *Aspidosperma quebracho blanco* y *Prosopis sp,,* En este escenario, *Grabowskia duplicata* representa sólo el 8% de la abundancia total (Tabla 2.3)(Fig. 2.4).



a b

Fig.2.4 Distribución de abundancias de especies leñosas en paisajes simulados con y sin parches asociados a *A.vollenweideri* a) Ranking de especies para una comunidad con parches. b) Ranking de especies para una comunidad sin parches. Referencias: Idm. Fig3.2

Tabla 2.3 Posición en el Ranking de abundancias y abundancia relativa (%) en comunidades simuladas con y sin parches

	Especie		
	G.duplicata	*Aspidosperma quebracho blanco*	*Prosopis sp.*
Comunidad simulada con parches	1 33%	2 31%	3 29%
Comunidad simulada sin parches	3 8%	2 46%	1 40%

La abundancia de la población de *Aspidosperma quebracho-blanco* no varía entre los parches analizados y las áreas no modificadas ($H_{3,34}$=1.6, p=0.65) (Fig.2.5). Por su parte la abundancia de *Prosopis sp*. no varió significativamente cuando se comparan los parches Nido Vivo, Nido Muerto y Charco con las áreas no modificadas. ($H_{3,34}$ =9.45, p =0.02; C-NV U=22.50, p=0.10, C-M U=26.50, p=0.21, C-Ch U=28.50, p=0.74). Sin embargo, la abundancia de esta especie es mayor sobre los Nidos Muertos que sobre los Nidos Vivos (NV-NM U=8.00, p<0.01).

En el caso del arbusto *G. duplicata*, se detectaron los efectos más claros, su abundancia se incrementó sobre los parches Nido Vivo y Nido Muerto presentando en estos últimos la mayor abundancia ($H_{3,34}$=9.45, p=.024). Los parches Charco y Control presentaron baja y similar abundancia (Figura 3.5).

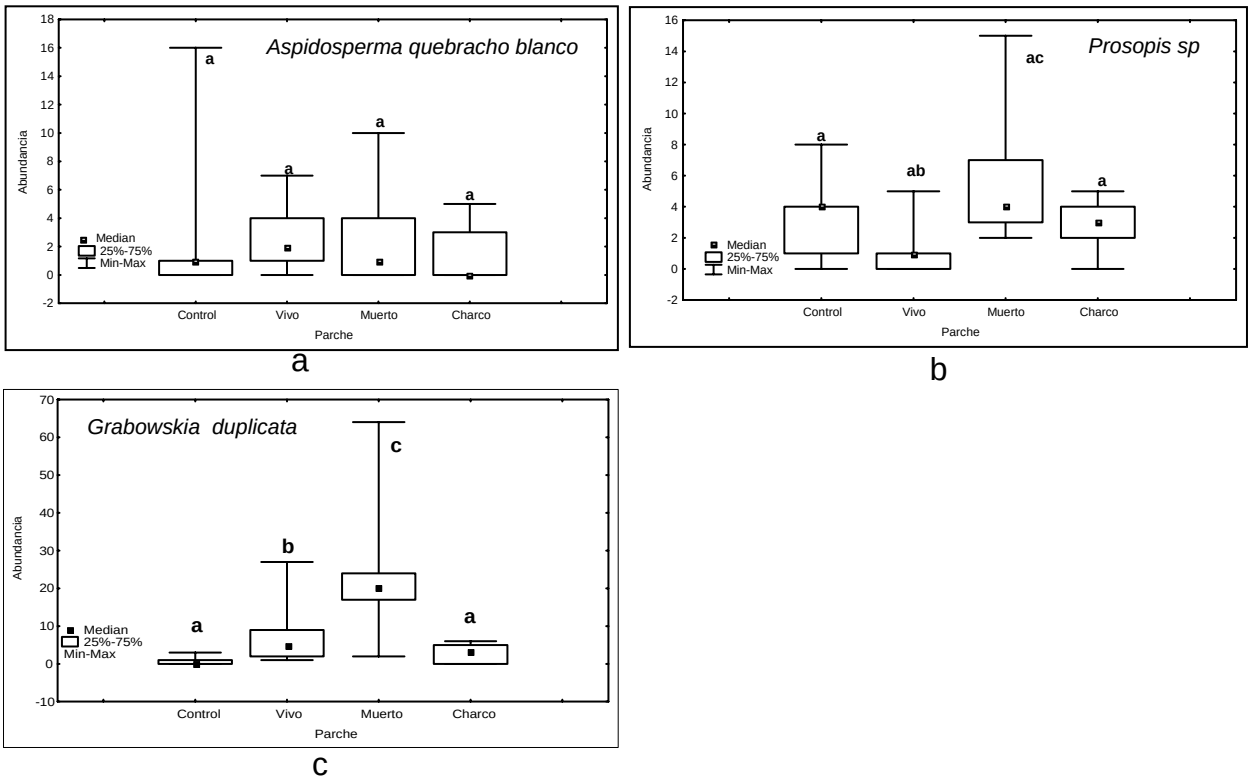


Fig 2.5 Variaciones en la abundancia en parcelas de 5x5m de las especies leñosas dominantes entre los parches analizados para las siguientes especies: a) *Aspidosperma quebracho-blanco*, b) *Prosopis sp***,** c**)** Variaciones en la abundancia de *Grabowskia duplicata*. Letras distintas indican variaciones significativas

La abundancia de *G.duplicata*, así como la abundancia por clase de edad se correlacionaron positiva y significativamente con el contenido de sodio del suelo (Abundancia total R=0.4, p=0.02).

2.4 Discusión

La distribución espacial de la comunidad leñosa está relacionada con la presencia de los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri*. Si bien las variaciones en la riqueza entre estos parches y las áreas no modificadas no son significativas, los parches Nido Vivo presentan menos especies que las áreas no modificadas y los parches Nido Muerto sustentan más especies El efecto local sobre la riqueza ocasionado por los nidos de hormigas ha sido estudiado en varios sistemas. En las planicies del Chaco donde se analizaron los efectos de los nidos de *Camponotus punctulatus* no se identificaron efectos sobre la riqueza florística, pero se encontró que las especies preferentes del hormiguero presentaban baja frecuencia de ocurrencia en la comunidad fuera del hormiguero (Lewis et al 1991). En la estepa desértica del Norte de Patagonia fue documentado un incremento en la diversidad asociado a la presencia de nidos de *Acromyrmex lobicornis*, este incremento está asociado a la ocurrencia de un mayor número de especies sobre los nidos que presentan baja ocurrencia en áreas no modificadas. Estos autores proponen que los efectos detectados en la comunidad estarían mediados por las modificaciones en las propiedades físicas del suelo asociadas a la construcción de nidos que constituirían nuevos microhabitats favoreciendo el crecimiento de especies en un ambiente de otro modo inapropiado (Lewis et al 1991, Fargi-Brener & Ghermandi 2000).

El mismo fenómeno podría presentarse en este sistema, particularmente asociado a los parches Nido Muerto, que sustentan un mayor número de especies, dos de ellas exclusivas de este hábitat. Los efectos del sodio sobre las propiedades físico químicas del suelo (incremento en la presión osmótica, incremento en la toxicidad del suelo, ver Cap 1) generan condiciones ambientales que en general no son favorables para el desarrollo de la vegetación. Por lo que se esperaría una correlación negativa entre el contenido de sodio del suelo y la riqueza de especies; sin embargo, nuestros resultados no coinciden con lo esperado.

A pesar del alto contenido de sodio, los parches Nido Vivo presentan condiciones ambientales que podrían facilitar el desarrollo de la vegetación (mayor contenido de humedad en el suelo, menor compactación) compensando los posibles efectos negativos del sodio. Sobre los Nidos Muertos, en los que el contenido de sodio disminuye, las condiciones bióticas y/o abióticas parecen facilitar el establecimiento de especies leñosas.

El número de especies en el parche Charco es al menos dos veces mayor que en las áreas no modificadas. En estos parches, la presencia de agua, al conferir condiciones distintas a las del ambiente xérico dominante, podría "facilitar" el establecimiento de especies leñosas con características hidrófitas. Cabe resaltar que *Myrcianthes cisplatensis* y *Senna corimbosa*, dos de las especies exclusivas del parche charco, son características de ambientes húmedos (http://micol.fcien.edu.uy/flora 2006).

Estos parches incrementan la riqueza de especies de la comunidad, apoyando la hipótesis de que el ingeniero incrementa la riqueza de la comunidad independiente del efecto generado sobre los parches que él construye (Jones et al 1994). Para que la ingeniería ecosistémica incremente la diversidad del sistema deben converger dos condiciones: 1) que el ingeniero genere un nuevo recurso; 2) que en el pool de especies del sistema existan especies capaces de explotar este recurso (Gutiérrez 2003). En base a estas consideraciones se esperaba un incremento en la riqueza asociado a la presencia de los parches Charcos, los resultados coinciden con esta predicción y con trabajos anteriores realizados en este sistema (Brazeiro et al 2004).

La presencia de parches modifica además el patrón de dominancia de la comunidad. *G.duplicata,* la especie más abundante de la comunidad, representa sólo el 8% de la abundancia total en una comunidad sin parches. A nivel local el efecto de los parches afecta en distintos grados a las poblaciones dominantes del sistema.

La abundancia de *Aspidosperma quebracho blanco* no varía entre los parches, en el caso de *Prosopis sp* su abundancia parecería estar negativamente afectada por la presencia de los Nidos Vivos. Sobre este parche, uno o varios factores vinculados a la actividad de *A. vollenweideri* (interacciones bióticas, altos contenidos de sodio) podrían limitar su desarrollo. La eliminación de estos factores con la muerte del nido revertiría esta situación y explicaría el incremento en la abundancia registrado sobre los Nidos Muertos. El efecto más importante se ejerce sobre la abundancia de *G.duplicata.* La magnitud de este efecto es tal que se expresa tanto a nivel poblacional, como comunitario. A nivel poblacional determina la distribución "agregada" de este arbusto sobre los parches y a nivel comunitario afecta el patrón de dominancia.

El mayor contenido de sodio sobre los Nidos Vivos determinaría condiciones favorables para el desarrollo de esta especie, el hecho de que *G.duplicata* sea una especie halófita (http://www.ussl.ars.usda.gov 2006), y la correlación positiva registrada entre el contenido de sodio del suelo y su abundancia sostienen esta hipótesis. Entre las especies de ambientes salinos se reconocen tres tipos, las que lo toleran, las que lo prefieren, y las que lo requieren (Blanquet, 1979), los resultados de este trabajo sugieren que *G.duplicata* pertenecería al segundo o al tercer grupo de especies halófitas. El concepto de stress ambiental ha sido cuestionado argumentando que una vez desarrollada la habilidad de vivir en ambientes extremos, estos ambientes se convierten en las condiciones normales (Körner 2003). Nuestros resultados apoyan las argumentaciones de Körner, el contenido de sodio dificulta en general el desarrollo de la vegetación; sin embargo, en este sistema estas condiciones constituyen el microhabitat preferencial para su especie más abundante.

En este sentido, las modificaciones en las condiciones ambientales asociadas a la presencia de los Nidos Vivos de *A.vollenweideri* no estarían facilitando en el sentido tradicional (mayor contenido de nutrientes, sombra, contenido de humedad) (Callaway 1995) el desarrollo de *G.duplicata*. En los últimos años se ha destacado la importancia de la facilitación como interacción biológica argumentando que es un proceso frecuente y que determina la abundancia y distribución de los organismos (Stachowicz 2001; Bertness & Leonard 1997; Bertness & Callaway 1994).

Los resultados de este trabajo apoyan estos argumentos e indican además que la facilitación es un proceso más general y no sólo restringido a la "mejora de las condiciones ambientales".

2.5 Conclusión

A.vollenweideri como organismo ingeniero afecta a la estructura de la comunidad leñosa del blanqueal incrementando la diversidad del sistema y determinando el patrón de dominancia de la comunidad. Los resultados de este trabajo sostienen la hipótesis de que el proceso de ingeniería cumple un rol importante en la estructuración de las comunidades y destacan además la importancia de este proceso en el mantenimiento de la diversidad del sistema.

La especie dominante del sistema, el arbusto *G.duplicata* está muy asociada a la presencia de los nidos de *A.vollenweideri.* Esta interacción se expresa tanto a nivel poblacional determinando la distribución agregada de los individuos de *G.duplicata* sobre los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri*, como comunitario, afectando el patrón de dominancia de la comunidad.

CAPÍTULO 3

EFECTO DE LOS NIDOS DE *A.VOLLENWEIDERI* SOBRE LA POBLACIÓN DE *G.DUPLICATA*

Sección 3.1
Patrones poblacionales

3.1.1 Introducción

Los modelos poblaciones tradicionales se basan en interacciones recíprocas (competencia, predación) mientras que la ingeniería ecosistémicas se presenta como una interacción no simétrica ya que si bien la actividad del ingeniero puede afectar directamente a otros organismos, no se espera, al menos directamente, un efecto recíproco sobre el ingeniero. En este marco, se predice que los mecanismos de retroalimentación entre el organismo ingeniero y las especies que éstos afectan serían indirectos y que integran varios procesos y especies constituyéndose en una interacción fuertemente asimétrica (Jones et al 1994).

Por otra parte, se han elaborado modelos que integran la dinámica de los parches con la dinámica de la población del organismo ingeniero (Wright et al 2004), siendo menos estudiada la relación entre los parches asociados a la actividad del organismo ingeniero y la población de una o más de las especies afectadas. En particular en los trabajos que han evaluado el efecto de la construcción de nidos de hormigas sobre la vegetación se analizó el efecto local sobre la distribución y abundancia de individuos en los parches generados (Lewis et al 1991; Fargi-Brener & Ghermandi 2000; Brown & Human 1997),pero no se ha estudiado su efecto sobre la estructura o la dinámica a nivel de la población.

En el área de estudio, la especie *G.duplicata* está muy asociada a la presencia de los nidos de *A.vollenweideri;* esta interacción determina modificaciones en la abundancia y distribución este arbusto que se expresan incluso a nivel comunitario. En este sentido presenta especial interés analizar el efecto de los

parches asociados a la construcción de los Nidos de *A.vollenweideri* sobre la población de *G.duplicata*.

G.duplicata es un arbusto espinoso perteneciente a la familia de las solanaceas, se la reconoce como una especie xerohalófita, halófito tolerante. Es característica de las salinas Grandes del Norte de Córdoba (Halophyte database,). Se la conoce con los nombres comunes de Tala salada o Tala de Burro (Del Puerto et al 1990) (Fig 3.1.1).

Esta especie fructifica en primavera (Grela com. pers) sus frutos son drupas amarillas que en estado maduro pesan 0.1+0.03grs. Cada fruto contiene dos pirenos, y cada pireno dos semillas que difieren en su tamaño (Anexo 1). Esta especie presenta además propagación vegetativa mediante el desarrollo de raíces gemíferas (Ratera, 1992).

Fig 3.1 Rama en flor de *Grabowskia duplicata*

En este capítulo se plantea como hipótesis **que la presencia de parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri* afecta a la estructura por clase de talla de los individuos de *G.*duplicata y que estas modificaciones afectan a su estructura poblacional .** Se evaluará el efecto local de los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri* sobre la estructura por clase de talla y su efecto neto sobre la población de *G.duplicata.*

3.1.2 Metodología

El diseño de muestreo y las parcelas muestreadas coinciden con las analizadas en el Capítulo 1. Sobre estos parches se midió la variable altura de las especies leñosas presentes. Utilizando esta variable se clasificó a los individuos de *Grabowskia duplicata* en tres clases de tamaño definiéndose como adultos a aquellos individuos mayores a 60cm de altura, como juveniles a aquellos individuos comprendidos entre 30 cm y la altura adulta y como emergentes a los menores a 30cm (Barberis et al 2002). En base a esta clasificación se calculó la abundancia absoluta y relativa por clase de talla. Esta última variable se calculó como el cociente entre la abundancia de individuos de cada clase de talla y la abundancia total de individuos de cada parcela.

Análisis de datos

La variable abundancia absoluta de los distintos componentes por clase de talla no cumplió con los supuestos de normalidad ni homogeneidad de varianza para las clases de edad emergente y adulto aún luego de ser transformada ($\sqrt{x}$) (Emergente: SW=0.7, $p<0.01$, Bartlett=8.3, $p=0.03$, Adulto SW=0.7, $p<0.01$, Bartlett=22, $p<0.01$). La abundancia absoluta para la clase de talla juvenil no cumplió con el supuesto de normalidad (SW=0.7, $p<0.01$). La abundancia relativa por clase de talla se desvió significativamente de lo esperado para una curva de distribución normal aún luego de ser transformada (Arcs$\sqrt{x}$) (emergente SW=0.7, $p<0.01$, juvenil SW=0.8 $p<0.01$, adulto SW=0.8 $p<0.01$). Por lo tanto se utilizaron tests no paramétricos (Kruskal- Wallis y Mann-Whitney) para comparar estas variables entre los distintos parches analizados.

Para evaluar el efecto de los parches de *A.vollenweideri* sobre la población de *G.duplicata* se simularon paisajes con y sin parches mediante técnicas de remuestreo (poptools) en los que se calculó la abundancia total y por clase de talla de *G.duplicata*. Se realizaron 10.000 iteracciones con el test de Monte Carlo obteniéndose el valor medio de la abundancia total y por clase de edad así como sus valores máximos y mínimos que se utilizaron para calcular la varianza.

3.1.3 Resultados

La abundancia de *Grabowskia duplicata* por clase de talla varió significativamente entre los parches analizados para emergentes (KW=9.7, p=0.02) y adultos (KW=17.9, p<0.01). Para la clase de talla emergentes la abundancia fue en promedio 7 veces mayor en los Nidos Vivos que en las áreas no modificadas y 14 veces mayor en los Nidos Muertos en comparación a las áreas no modificadas. La abundancia de adultos presenta un importante incremento sobre los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri*, sobre los Nidos Vivos la abundancia fue en promedio 14 veces mayor que en las áreas no modificadas y en los Nidos Muertos fue 84 veces mayor que en las mencionadas áreas. Los juveniles presentaron gran variabilidad dentro de cada parche no detectándose variaciones significativas entre estos (Fig 3.2).

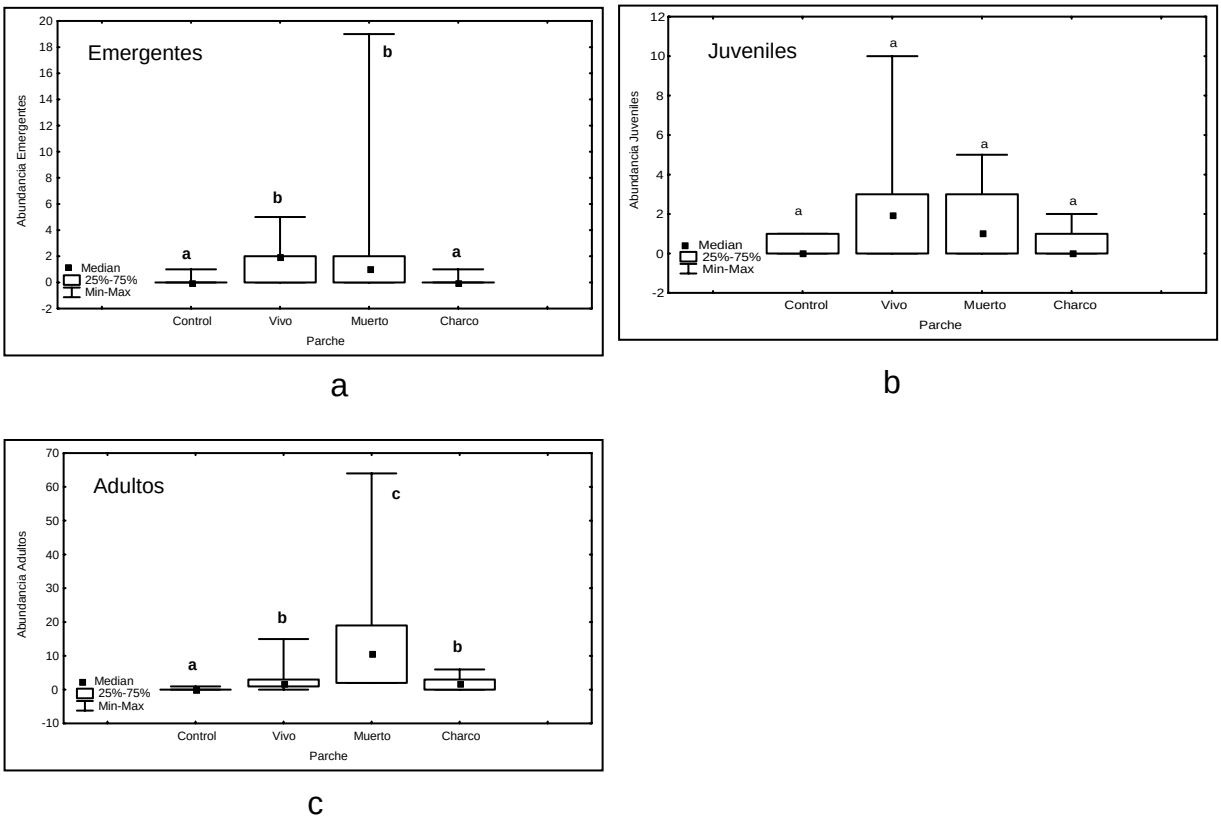
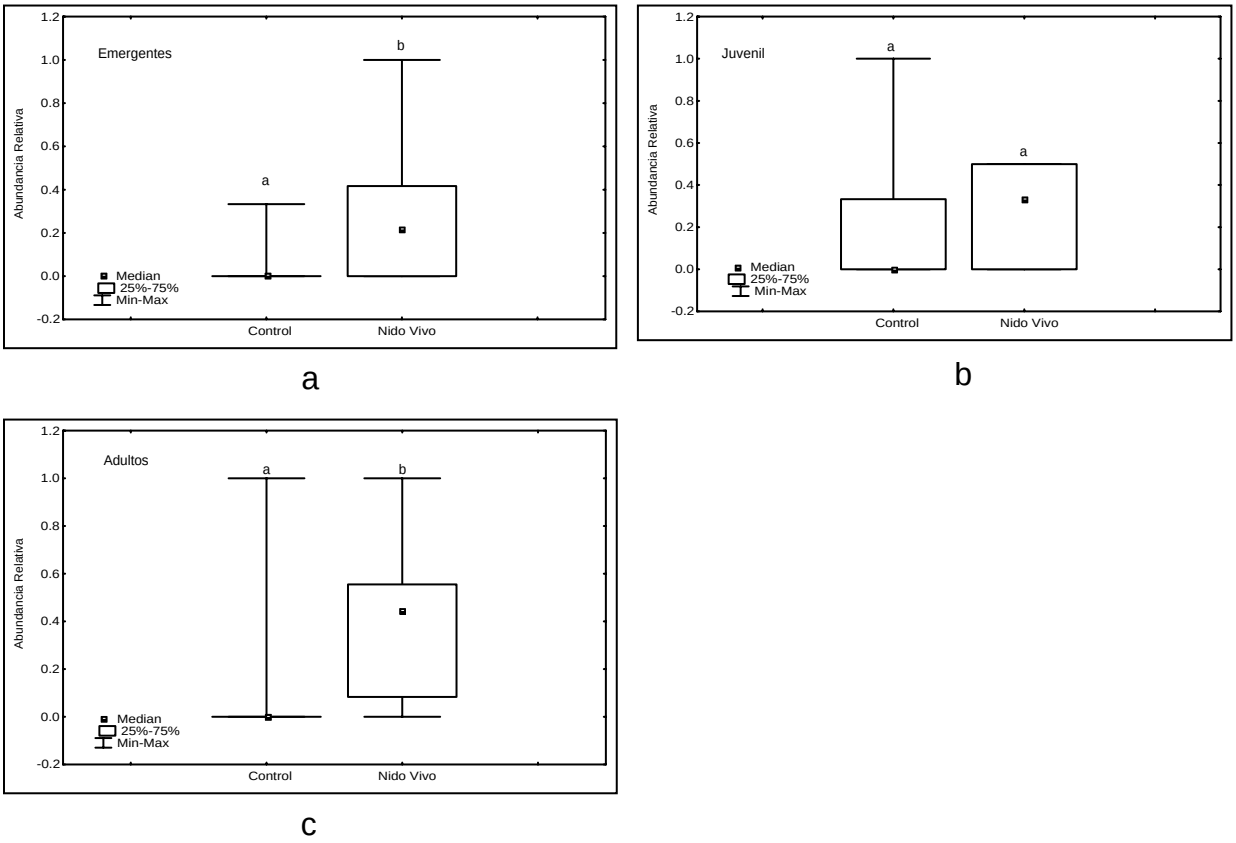


Fig 3.2 Variaciones en la abundancia de *G.duplicata* en parcelas de 5x5m entre los parches analizados para las clases de talla: a) Emergentes, b)Juveniles**,** c)Adultos. Letras distintas indican variaciones significativas entre tratamientos.

Los Nidos de *A.vollenweiederi* afectaron, a nivel de parche, la estructura por clase de talla de *G.duplicata*. La abundancia relativa de emergentes fue mayor sobre los Nidos vivos que sobre las áreas no modificadas (U=17, p=0.03). La abundancia relativa de adultos también se incrementó sobre los Nidos Vivos (U=18, p=0.04), pero no se detectaron variaciones significativas para la clase de edad juveniles (U=31, p=0.4) (Fig 3.3).



a b c

Fig 3.3 Variaciones en la abundancia relativa de *Grabowskia duplicata* por clase de talla en parcelas de 5x5m entre áreas no modificadas y Nidos Vivos para: a) Emergentes, b) Juveniles y c) Adultos. Letras distintas indican variaciones significativas entre tratamientos.

Sin embargo, la estructura por clase de talla no varió entre los parches Nido Vivo, Nido Muerto y Charco, ya que no se detectaron variaciones significativas cuando se compararon las clases de edad emergentes, juveniles y adultos entre estos parches (Emergente: KW=4.6, p=0.98; Juvenil KW=3.2; p=0.2, Adulto KW=1.9; p=0.37)(Fig.3.4).

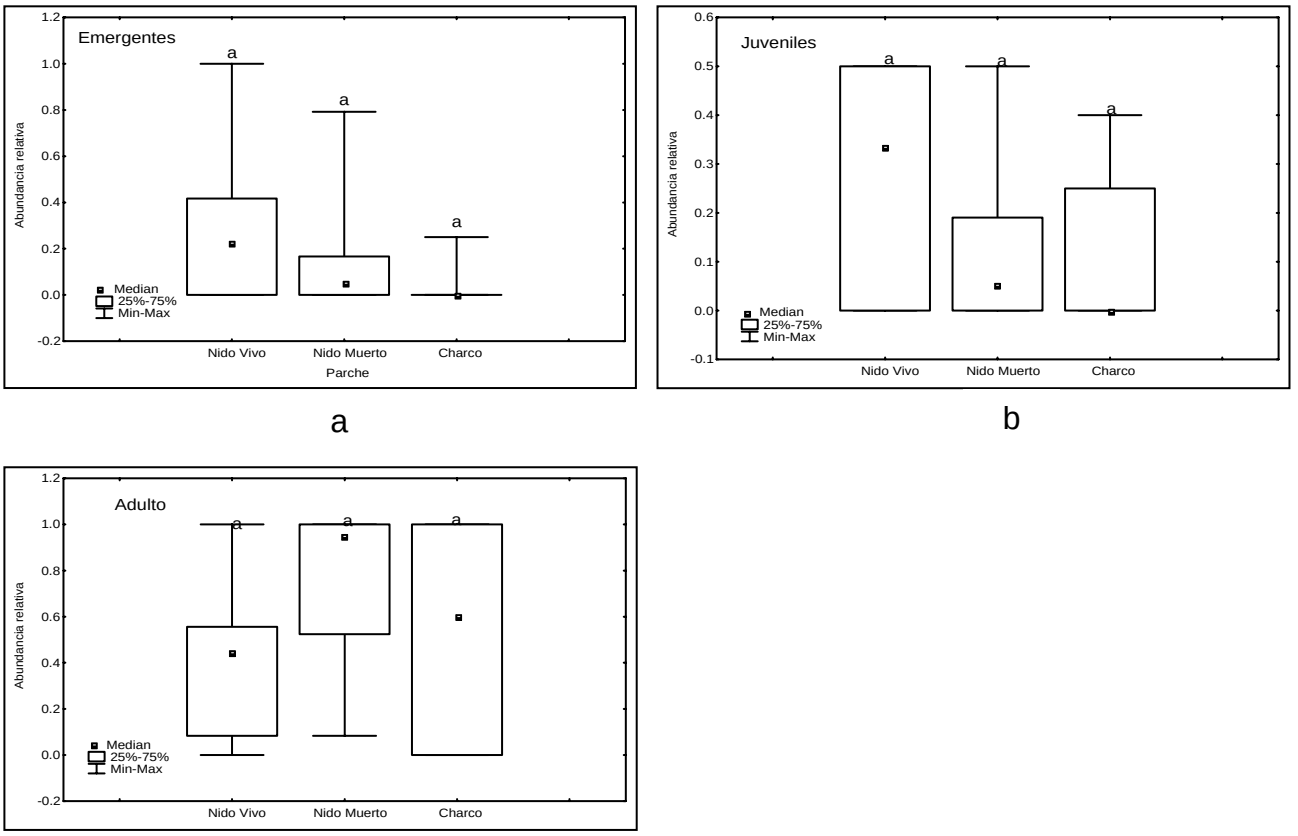


Fig 3.4 Variaciones en la abundancia relativa de *Grabowskia duplicata* por clase de edad en parcelas de 5x5m entre los parches Nidos Vivos, Nidos Muertos y Charcos para a) Emergentes, b) Juveniles y c) Adultos. Letras distintas indican variaciones significativas entre tratamientos.

En los paisajes simulados con parches, estos hábitats sustentaron el 85% de la población de *G.duplicata.* En estos paisajes la abundancia de adultos fue 10 veces mayor, la de emergentes 4 veces y la de juveniles 2 veces mayor que en los paisajes simulados sin estos parches (Fig.3.5).

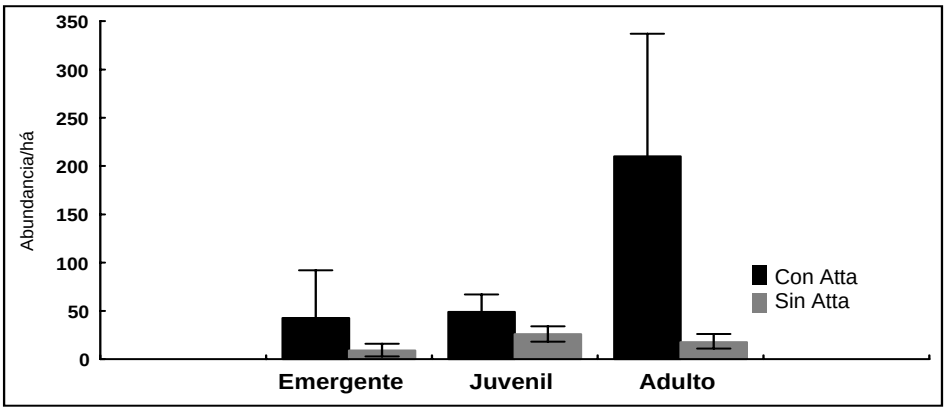


Fig 3.5 Variaciones en la abundancia de *G.duplicata* por clase de edad en paisajes simulados con y sin parches asociados a la actividad de *A. vollenweideri*.

3.1.4 Discusión

Los Nidos Vivos de *A.vollenweideri* modifican la estructura de tamaño de *G.duplicata,* encontrándose una mayor abundancia relativa de las clases de edad emergente y adulto en comparación con las áreas no modificadas mientras que la abundancia relativa de juveniles no varió entre estos hábitats. Estas modificaciones indican que la presencia de los Nidos Vivos afecta a los parámetros demográficos de la población de *G.duplicata*. Por ejemplo, como se muestra en la figura 3., la mayor proporción de emergentes sobre los Nidos Vivos podría explicarse mediante diferentes mecanismos explicativos no excluyentes tales como el incremento local en la fertilidad de *G.duplicata* (para *G.duplicata* la fertilidad comprende tres procesos: producción de frutos, potencial de germinación y propagación vegetativa), por una mayor sobrevivencia de los individuos de esta clase de tamaño sobre los Nidos Vivos respecto a las áreas control, o por la existencia de mecanismos de dispersión que determinarán una mayor llegada de semillas sobre los Nidos Vivos.

La abundancia relativa de juveniles no varía entre los parches Nido Vivo y áreas no modificadas, por lo tanto la sobrevivencia de emergentes (que finalmente determina la abundancia de juveniles) debiera reducirse sobre los Nidos Vivos ya que la abundancia de esta clase de edad es mayor sobre estos parches.

La sobrevivencia de emergentes en los Nidos Vivos pareciera ser por tanto densodependiente, reduciéndose al aumentar la densidad del reclutamiento. Por otra parte, en las áreas no modificadas la tasa de crecimiento de los juveniles podría ser menor que en los Nidos Vivos determinando un mayor período de permanencia en esta clase de talla. La disminución de la sobrevivencia de los juveniles en los Nidos Vivos podría constituirse en otra alternativa. Sin embargo esta última alternativa parece menos probable ya que la abundancia relativa de adultos fue mayor sobre los parches Nido Vivo por lo que es de esperar una mayor probabilidad de transición de la clase de talla juvenil a la clase de adulto y en consecuencia un incremento en la tasa de sobrevivencia de los juveniles. La mayor proporción de adultos sobre los Nidos Vivos también podría explicarse por la mayor sobrevivencia de esta clase de edad en los mencionados parches. (Fig.4.6).

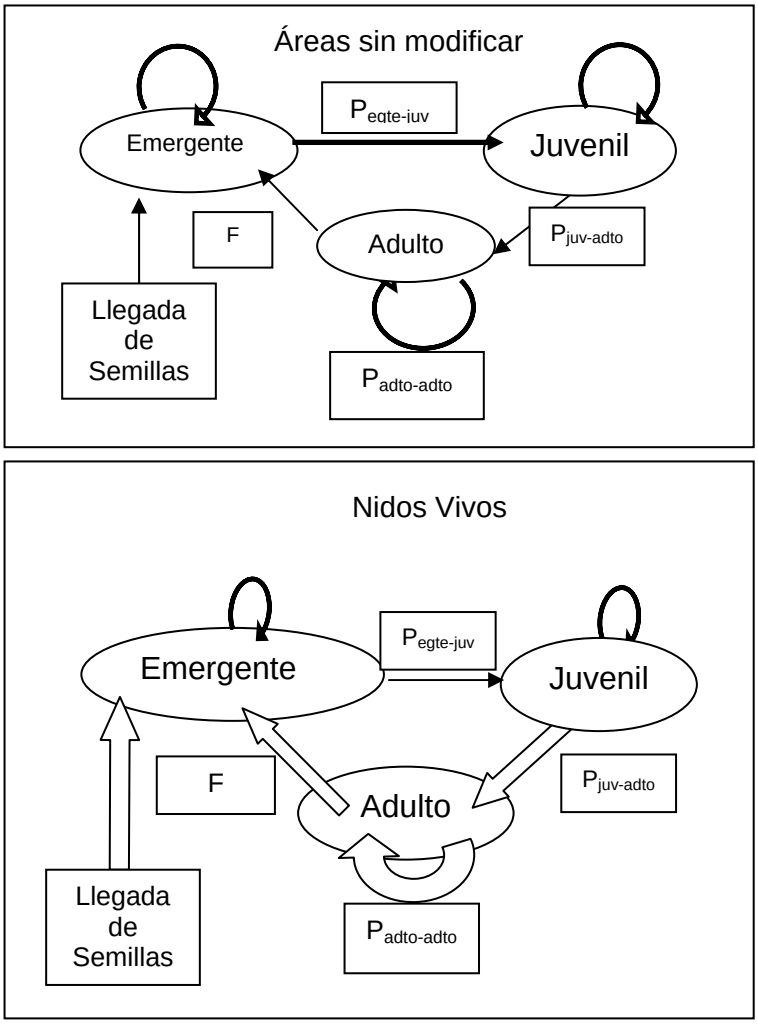


Fig3.6 Modelo hipotético de historia de Vida de *Grabowskia duplicata* según la estructura poblacional en tres clases de tallas (emergente, juvenil y adulto) en áreas no modificadas y en Nidos Vivos. El tamaño de los boxes circulares es proporcional a la abundancia relativa de cada clase de edad sobre los parches Nidos Vivos y las áreas no modificadas. Las flechas son proporcionales a la magnitud esperada de los parámetros poblacionales descritos.

Los tres tipos de parches (Nido Vivo, Nido Muerto y Charco) son consecutivos en el tiempo, por lo que se pueden visualizar como una cronosecuencia, donde se refleja, a escala local, la dinámica poblacional de *G.duplicata*. Bajo estas consideraciones, la ausencia de variaciones significativas entre las proporciones de las distintas clases de talla cuando se comparan los parches Nido Vivo, Nido Muerto y Charco, indicaría que *G.duplicata* presenta una estructura de edad estable durante su ciclo de vida en estos parches. Sin embargo, esta idea no coincide con la alta mortalidad que afectaría a *G.duplicata* en la transición de Nido Muerto a Charco. En los charcos la abundancia de individuos disminuye fuertemente, aunque en términos relativos esta relación no fue significativa. En este marco, factores como la variabilidad dentro de cada parche y el escaso número de repeticiones podrían haber reducido la probabilidad de afectar diferencias entre parches.

En los parches Charco la abundancia de *G.duplicata* disminuye significativamente en relación a los parches Nido Vivo y Nido Muerto. Crawley (1982) define factores clave como aquellos factores, en general abióticos (lluvia, fuego), denso-independientes que causan cambios sustanciales en la abundancia de una población. La formación de charcos actuaría como factor clave, causando una importante mortalidad de *G.duplicata,* siendo la pérdida de hábitat asociada a la inundación el proceso determinante.

En los paisajes simulados con *A.vollenweideri* los parches sustentaron el 85% de la población de *G.duplicata* indicando que los mismos constituyen un microhábitat clave para esta población. En ese sentido, la dinámica de la población de *G.duplicata* estaría muy vinculada a la dinámica de los parches asociados a la construcción de nidos de *A.vollenweideri*. Una mayor tasa de formación de nidos determinaría un mayor número de parches a nivel del paisaje y por tanto un incremento en la abundancia de *G.duplicata.* Los experimentos de simulación muestran además que la presencia de parches también modifica la estructura poblacional de *G.duplicata*, en los paisajes con nidos predominó la clase de edad adulto, mientras que en los paisajes sin nidos predominaron los juveniles.

3.1.5 Conclusión

La presencia de parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri* modifica, a nivel local la estructura por clase de talla de *G.duplicata.* El resultado neto de estos efectos locales se expresa también a nivel poblacional, modificando la estructura poblacional, determinando un predomino de adultos. La presencia de estos parches afecta además la dinámica poblacional de este arbusto; el incremento en el paisaje del número de parches determinará un incremento en la abundancia de *G.duplicata.*

Sección 2: Procesos poblacionales

3.2.1 Introducción

Los resultados indican que el reclutamiento de individuos de *G.duplicata* es mayor sobre los Nidos Vivos que sobre las áreas no modificadas. El modelo hipotético elaborado sobre la historia de vida de *G.duplicata* presentado en la sección anterior plantea que el aumento en la abundancia de emergentes podría estar explicado por la llegada de un mayor número de semillas, o por un incremento en la fertilidad sobre los Nidos Vivos, en comparación con las áreas no modificadas. La llegada de semillas, estaría vinculada a procesos de dispersión que implican relaciones de carácter trófico y por tanto no se enmarca en el contexto de la ingeniería ecosistémica.

En base a estas consideraciones, en esta sección se analiza la fertilidad como parámetro demográfico explicativo del incremento en la abundancia de emergentes sobre los nidos de *A.vollenweideri*, por lo tanto cabría esperar que la fertilidad de *G.duplicata* se incrementara sobre los Nidos Vivos. La fertilidad de *G.duplicata* está asociada a tres procesos, la producción de frutos, el potencial de germinación y la propagación vegetativa. Las condiciones bióticas y/o abióticas sobre los Nidos Vivos podrían afectar positiva o negativamente estos procesos pero como resultado neto se espera un incremento en la fertilidad sobre los Nidos Vivos.

Las condiciones abióticas sobre los Nidos Vivos podrían favorecer la captación de nutrientes de *G.duplicata*. Por ejemplo, la menor compactación del suelo sobre los Nidos Vivos podría facilitar el desarrollo radicular de *G.duplicata* posibilitando una mayor obtención de nutrientes. En este contexto, sobre los Nidos vivos *G. duplicata* podría disponer de un mayor cantidad de recursos que asignar a la producción de frutos.

El potencial de germinación depende de diversos factores físico-químicos (Norsworthy & Oliveira 2005; Boyd Van Acker 2004; Nondorf et al 2003). Los resultados del Capítulo 1 indican importantes modificaciones en las condiciones químicas del suelo de los Nidos Vivos en los que el contenido de sodio fue en promedio nueve veces mayor que sobre los suelos de las áreas no modificadas. Entre las condiciones químicas, la salinidad se presenta como un factor muy importante disminuyendo, en general, el potencial de germinación o retardando la tasa de germinación (Alamn et al 2004; Villagra 2005; Rashid et al 2004). Sin embargo, en el caso de *G.duplicata,* especie halófita cuya abundancia se correlaciona positivamente con el contenido de sodio del suelo (ver Cap 2), la concentración de sodio podría tener un efecto positivo.

La importancia del reclutamiento por semillas y la persistencia vegetativa varía con las condiciones ambientales. En un estudio comparativo, realizado con la flora de Europa Central se relacionó el tipo de reproducción (clonal, no clonal) con el tipo de hábitat preferente; se encontró que las plantas clonales son más frecuentes en ambientes húmedos, pobres en nutrientes y fríos (Van Groenendael et al 1997). El mismo patrón se encontró en trabajos realizados a escalas más pequeñas. En bosques de Africa del Sur la propagación vegetativa fue la estrategia predominante en bosques de poca altura, mientras que el establecimiento por semillas fue más frecuente en los bosques altos (Kruger et al, 1997). En ecosistemas de humedales se encontró que la propagación vegetativa era más frecuente en los períodos de inundación, y que con la disminución del nivel de agua del suelo aumentaba la frecuencia de la reproducción sexual (Alvarez et al 2005). En un estudio realizado en la región mediterránea se encontró que, en ambientes diferentes, una misma especie puede utilizar alternativamente las estrategias de persistencia y regeneración y que bajo condiciones de estrés,

predomina la estrategia de persistencia (García & Zamora 2003). Estos autores señalan que el desarrollo alternativo de las diferentes estrategias favorece la explotación de la heterogeneidad ambiental a distintas escalas espaciales y temporales. Sin embargo, resaltan también la actual ausencia de información sobre las condiciones ambientales que promueven el desarrollo de las mencionadas estrategias. La modificación de las condiciones ambientales entre los Nidos Vivos y las áreas no modificadas podría determinar también modificaciones en la importancia relativa de ambas estrategias reproductivas.

En este trabajo se plantea como hipótesis que **la fertilidad de *G.duplicata* se incrementa sobre los Nidos Vivos**. Se evalúa cómo varía la producción de frutos, el potencial de germinación y el desarrollo de raíces gemíferas, entre los Nidos Vivos y las áreas no modificadas.

3.2.2 Metodología

Producción de frutos

Se colectaron frutos de todos los individuos de *G.duplicata* encontrados en 5 parches Nido Vivo, 5 parches Nido Muerto y 5 arbustos en áreas control. Se colectaron todos los frutos que se encontraban dentro de una unidad de muestreo de 25x25x25cm^3 dispuesta aleatoriamente en los estratos, alto, medio y bajo de cada individuo.

Experimento de germinación

En laboratorio se extrajeron los pirenos[1] de los frutos y se guardaron en sobres a temperatura ambiente. El 45% de los pirenos colectados estaban depredados por un herbívoro que cumplió su ciclo de vida en el interior de los mismos (Ver anexo 2). Esta infección de frutos limitó el número de semillas disponibles para realizar el experimento de germinación.

Se esperó a que finalizara el período de eclosión del predador y luego se extrajeron las semillas de los pirenos mediante escarificación mecánica. Estas semillas fueron clasificadas en función de su tamaño, forma y posición en el pireno en *semillas chicas* y *semillas grandes* (Ver Anexo 1). Para confirmar esta clasificación cualitativa se tomo una submuestra de las mismas N=60 que se pesó con balanza de precisión.

Con estos datos de peso se realizó un análisis de varianza de un factor (Tipo de semilla: Grande y Chica) detectándose variaciones significativas entre los tipos de semilla ($F_{1,60}$ =94.44, p<0.01) corroborando la clasificación anterior. Las semillas así clasificadas fueron almacenadas a temperatura ambiente en el laboratorio hasta el momento de la siembra.

Se realizó un experimento de germinación con dos factores: tipo de suelo y tipo de semilla, con dos niveles por factor: suelo de nido vivo y suelo de control; semillas grandes y semillas chicas. Las semillas almacenadas fueron mezcladas y sembradas en macetas, con una densidad de 16 semillas por maceta y con 6 repeticiones por tratamiento. Este experimento se realizó durante tres meses, en ambiente controlado a 26ºC con un fotoperíodo de 12hs luz. Las semillas se regaron diariamente a capacidad de campo. Se contabilizó como germinada a aquella semilla con radícula mayor a 1mm.

Desarrollo de raíces gemíferas y rebrotamiento clonal

Sobre los parches Nido Vivo y áreas no modificadas se eligió al azar un arbusto de *G. duplicata* cuya altura estuviera comprendida entre los 30 y los 80cm. Se cavó cerca del tallo principal hasta una profundidad de 25cm en busca de raíces gemíferas. Para estimar el rebrotamiento clonal se registró la ocurrencia de individuos de *G. duplicata* en un radio de 2m tomando como centro el individuo en el que se buscaron las raíces gemíferas.

En caso de observarse otro individuo de *G.duplicata* en el radio definido y de encontrar desarrollo de raíces gemíferas se realizaron excavaciones para buscar la conexión entre ambos individuos. La ausencia de individuos en el radio así definido se consideró como ausencia de rebrotamiento clonal.

Análisis de datos

Se analizó la relación entre la predación de pirenos y su procedencia mediante un test de χ^2. Se estimó el potencial de germinación como el porcentaje de semillas germinadas al final del experimento (65 días) en cada repetición. El porcentaje de germinación cumplió con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza (Transformación (Arcsen)(√x)) (SW 0.93, p=0.14, Barlett=4.1, p=0.24). El efecto del tipo de suelo sobre el potencial de germinación se analizó con un ANOVA de dos factores; tipo de suelo y tipo de semilla.

Se comparó la producción de frutos de los individuos de *G.duplicata* entre los parches Nidos Vivo y áreas control utilizando como variable el número de frutos promedio por cubo/individuo. La variable se desvió significativamente de una curva de distribución normal (SW = 0.7, p <0.01) y no cumplió con el supuesto de homogeneidad de varianza (Bartlett =13.3 p<0.01). Luego de transformada (1/√x Test Box Cox) la variable cumplió con los supuestos de los test paramétricos. La comparación entre el número de frutos promedio se realizó en el módulo GLM con ANOVA para diseño anidado según la siguiente jerarquía: Parche-Repetición-Individuo.

Se comparó la frecuencia de ocurrencia de raíces gemíferas y rebrotamiento clonal utilizando tablas de contingencia. Se relacionó la ocurrencia de rebrotamiento clonal y la humedad del suelo y densidad aparente (ver cap 1) mediante curvas de regresión logística.

3.2.3 Resultados

La producción de frutos no varió significativamente entre los parches analizados (Efecto parche: χ^2 =1.9^{-1}, p=0.66; Efecto repetición: χ^2 =8.28, p=0.21; Efecto individuo: χ^2=2.3^{14}, p<0.01). Tampoco se registraron variaciones significativas entre la procedencia de los pirenos (NV, NM,C) y la cantidad de pirenos infectados (χ^2 =0.01, p< 0.99).

En el experimento de germinación no se detectó efecto en el porcentaje de germinación relacionado con el tipo de suelo ($F_{1,12}$=2.15, p=0.15). El tipo de semilla si afectó al porcentaje de germinación ($F_{1,12}$=7.9, p=0.0 1), pero la interacción entre el tipo de semilla y el tipo de suelo no fue significativa ($F_{1,24}$=1.1, p=0.30). (Fig 3.7). El porcentaje de germinación promedio de las semillas chicas fue del 60%, mientras que sólo el 20% de las semillas grandes germinaron.

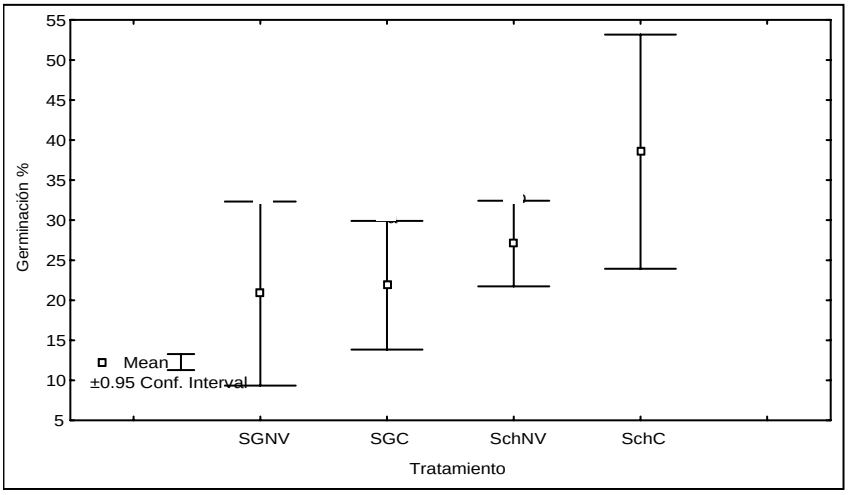


Fig.3.7 Variaciones en el potencial de germinación de semillas chicas y grandes de *Grabowskia duplicata* sembrada en suelos de Nido Vivo y en suelos de áreas no modificadas. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos

La ocurrencia de raíces gemíferas en *G.duplicata* no varió significativamente entre áreas control y Nidos Vivos (χ^2=0.06, p=0.8). Sin embargo, el desarrollo de brotes gemíferos es mayor sobre los Nidos Vivos que sobre las áreas no modificadas (χ^2 =6.67, p<0.01) (Fig 3.8). En todos los Nidos Vivos en los que se identificó la presencia de raíces gemíferas se reconoció también la presencia de rebrote. Sólo en una de las áreas no modificadas se registró rebrote gemífero, en las restantes observaciones a pesar de identificarse la presencia de raíces gemíferas no se identificó, en un radio de 2m, otro individuo de *G.duplicata*.

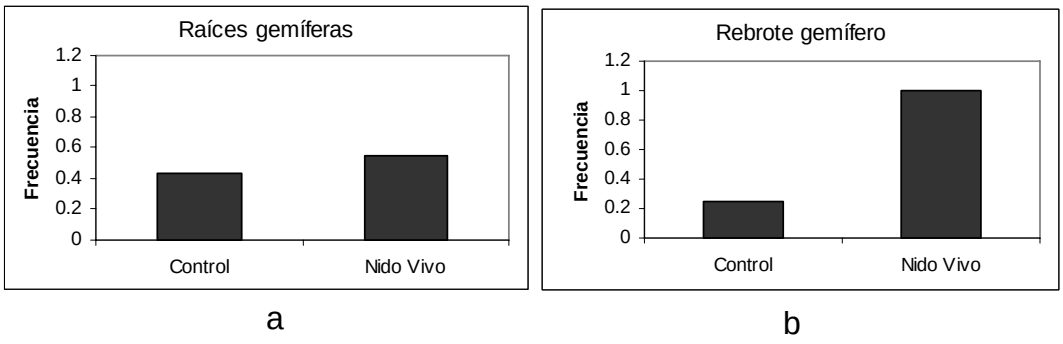


Fig 3.8 Variaciones en el desarrollo gemífero de *Grabowskia duplicata* a) Frecuencia de ocurrencia de raíces gemíferas b) Frecuencia de ocurrencia de rebrote gemífero

No se detectó relación entre la ocurrencia de rebrotes gemíferos y la variable contenido de humedad del suelo (Regresion logistica (χ^2=0.11, p=0.73 ni con la variable densidad aparente (Regresion logistica χ^2=2.9, p=0.08). Cuando se consideraron las dos variables conjuntamente se obtuvo una relación marginalmente significativa (χ^2=5.4, p=0.06).

3.2.4 Discusión

Los resultados muestran un incremento en la fertilidad de *G.duplicata* asociado a la presencia de los Nidos Vivos. Este incremento estaría mediado por mecanismos de propagación vegetativa pero no por mecanismos de reproducción sexual ya que el tipo de parche no condicionó la producción de frutos y tampoco afectó al potencial de germinación.

Se ha demostrado que las condiciones del microhábitat afectan el potencial de germinación de las semillas (Boyd & Van Acker 2004; Castro et al 2004, Herrera 2002). Como microhábitat los Nidos Vivos de *A.vollenweideri* no estarían afectando este proceso al menos a través de las alteraciones químicas del suelo (ver Cap 1 efectos sobre el sodio), no se detectaron variaciones en el potencial de germinación. En el sistema natural, la fecundidad asociada al proceso de geminación está afectada por la sobrevivencia de las semillas, determinada tanto por posibles procesos de predación como por la infección de agentes patógenos.La magnitud e incluso el tipo de proceso biótico podría diferir entre los Nidos vivos y las áreas no modificadas afectando entonces la tasa de germinación. Otro factor a considerar sería la descomposición del pireno proceso que también podría modificarse entre los mencionados hábitats. Sin embargo probablemente este proceso sea más importante en determinar la sobrevivencia en el banco de semillas que el potencial de germinación.

La propagación vegetativa sería más importante sobre los Nidos Vivos que sobre las áreas no modificadas ya que si bien en ambos tipos de hábitats se desarrollan raíces gemíferas la probabilidad de rebrotamiento clonal fue mayor sobre los Nidos Vivos. El proceso de propagación podría incrementar la fecundidad sobre los Nidos Vivos en comparación con las áreas no modificadas.

Se ha sugerido que los mecanismos de reproducción vegetativa pueden combinarse constituyendo estrategias multidemográficas (García & Zamora 2003). Durante el trabajo de campo se encontró que *Grabowskia duplicata* presenta este tipo de combinación ya que además de las raíces gemíferas presenta ramas adventicias (ramas que desarrollan raíces cuando se entierran) (Fig 3.9).

a b

Figura 3.9.Enterramiento de ramas de *G.duplicata* en suelo de Nido Vivo.
a) Rama enterrada, b) Rama con raíz.

En particular el desarrollo de ramas adventicias sería más frecuente sobre los parches Nido Vivo donde el movimiento de materiales asociado al crecimiento del nido y al desplazamiento a favor de la pendiente (Ver Cap 1) favorecerían el enterramiento de las ramas de *G.duplicata*. Sobre las áreas no modificadas la ocurrencia de este proceso sería menos probable debido a la topografía plana del terreno y a la compactación del mismo

que limita el transporte de materiales y por tanto el enterramiento de las ramas. Por otra parte el fenómeno de enterramiento de ramas en los Nidos Vivos parece ser un proceso general habiéndose encontrado también ramas enterradas de *Prosopis sp.* Este mecanismo podría contribuir al incremento en la fecundidad sobre los Nidos Vivos.

Se ha sugerido que la importancia relativa de la reproducción sexual y la propagación vegetativa depende de las condiciones ambientales. En selvas tropicales se ha demostrado que el desarrollo clonal varia estacionalmente, presentando el máximo desarrollo en la época de transición entre el período seco y el período lluvioso (Villegas 2001).
Se demostró además que el desarrollo clonal se incrementa con el incremento de la florivoría (Tobler et al 2006). Se ha sugerido también que el parasitismo determinaría un mayor desarrollo de la reproducción clonal (Morris et al 2004). Por otra parte, en ambientes alpinos, las variaciones entre las estrategias reproductivas sexual y asexual no podría ser explicada por los gradientes ambientales sino que estaría determinada por la respuesta plástica de los individuos a un ambiente muy heterogéneo (Weppler & Stöcklin 2005).

Por otra parte, Prati & Schmid (2000) sostienen que se espera encontrar un mayor desarrollo clonal en condiciones ambientales favorables. Nuestros resultados apoyan lo expresado por Prati & Schmid, ya que los Nidos Vivos favorecen el desarrollo clonal de individuos de *G.duplicata*, además, la interacción de los factores ambientales evaluados en esta sección (contenido de humedad del suelo y compactación que facilitarían el desarrollo vegetal) explican, en parte, el mayor desarrollo clonal de *G.duplicata* sobre los Nidos de Vivos de *A.vollenweideri.* En condiciones favorables, mediante propagación vegetativa las plantas se beneficiarían de la monopolización del espacio y los recursos; en este marco, el rol de las semillas sería el de proveer una vía de escape (Prati & Schmid 2000).

De hecho, se ha sugerido que algunas plantas combinan sus estrategias reproductivas; en particular en los estados sucesionales tempranos luego de una perturbación, el establecimiento por semillas predominaría y conforme se estabiliza el sistema la propagación vegetativa se convertiría en el principal proceso de regeneración (Bazzaz & Ackerly 1992).

Sobre los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri* la dinámica poblacional de *G.duplicata* presentaría este tipo de combinación de estrategias reproductivas con una fase de establecimiento, mediada por reproducción sexuada.

En todos los Nidos Vivos se registraron individuos de *G.duplicata* por lo que los Nidos Vivos presentan una muy alta probabilidad de ser colonizados por *G.duplicata.* La fertilidad de los individuos establecidos sobre los Nidos Vivos se incrementaría mediada por el proceso de propagación vegetativa (raíces gemíferas, y desarrollo de ramas adventicias) que no excluye el establecimiento por reproducción sexual. El desarrollo de ramas adventicias sería más importante sobre los Nidos Vivos debido al crecimiento de éste y al transporte de materiales a favor de la pendiente. En los Nido Muertos este proceso presentaría menor magnitud ya que cesa el crecimiento del Nido y conforme transcurre el tiempo es de esperar un menor transporte de materiales a favor de la pendiente conforme disminuye su altura. En caso de que el Nido Muerto colapsara determinando la formación de un charco, la dinámica poblacional de *G.duplicata* presentaría además una tercera fase asociada a un evento más o menos puntual de mortalidad que disminuiría su abundancia (Fig 3.10).

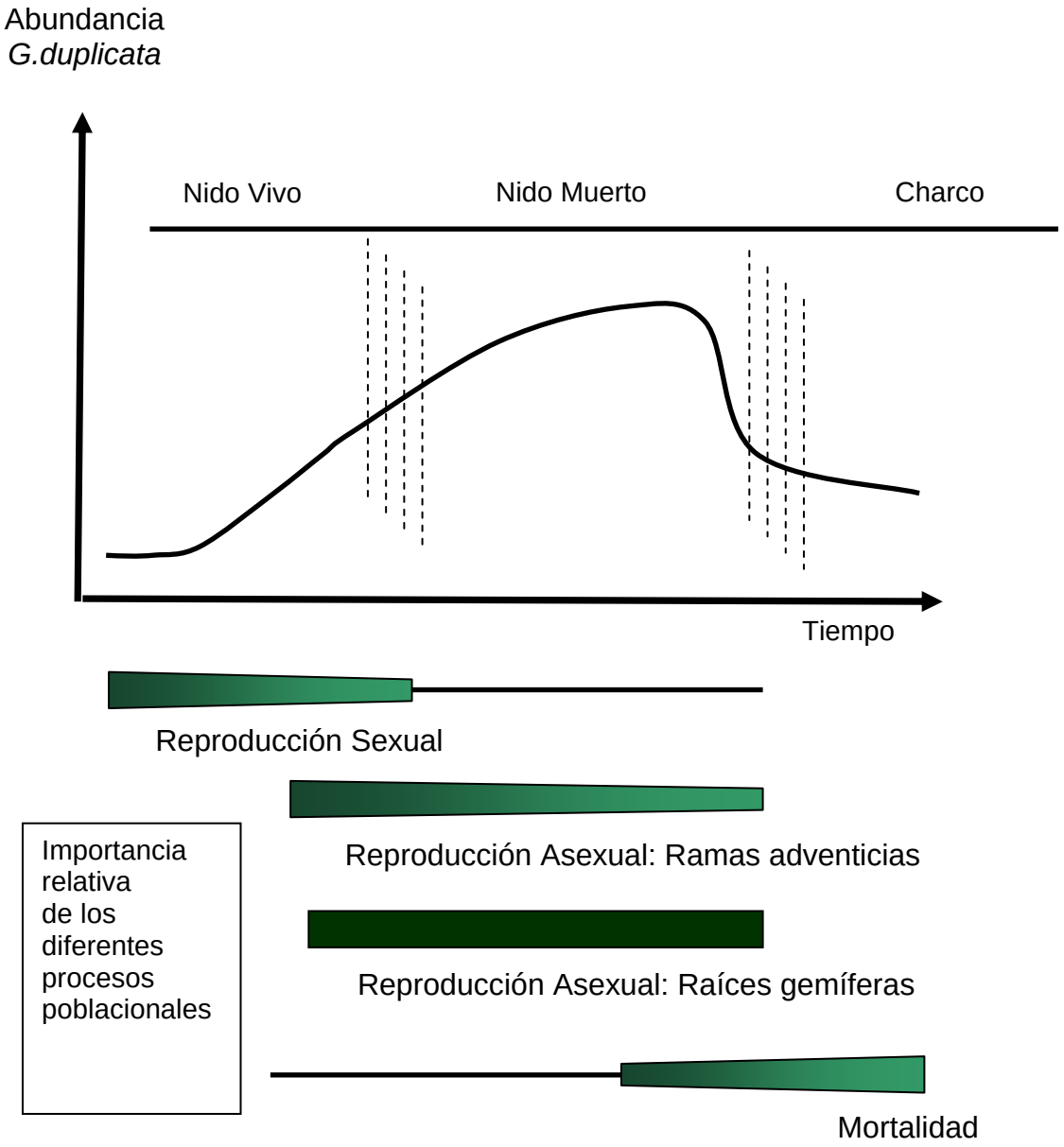


Figura 3.10 Esquema de la dinámica poblacional de *G.duplicata* sobre los parches asociados a la actividad de *A.vollenweideri*. **Fase 1**.Establecimiento mediado por reproducción sexual en parches Nido Vivo **Fase 2**. Crecimiento mediado principalmente por reproducción asexual en parches Nido Vivo y Nido Muerto **Fase 3** Mortalidad en parches Charco.

3.2.5 Conclusiones

Los Nidos Vivos de *A.vollenweideri* afectan positivamente al proceso de propagación vegetativa de *G.duplicata*. Los procesos de reproducción sexual (producción de frutos y potencial de germinación) no serían afectados por estos nidos. Estas observaciones sostienen la hipótesis de que la fecundidad de *G.duplicata* es mayor sobre los Nidos Vivos que en las áreas no modificadas. Este incremento estaría explicado por la propagación vegetativa.

REFLEXIONES FINALES

Los resultados de la presente tesis demuestran que la hormiga *A. vollenweideri* desempeña un rol central en el funcionamiento ecosistémico de las sabanas arboladas del litoral oeste de Uruguay que se desarrollan sobre suelos halomórficos. Como organismo ingeniero, *A. vollenweideri* modifica a nivel local las condiciones ambientales del sistema, a nivel de la fisico-química del suelo (Na, humedad, compactación) y complejidad estructural. A través de esta vía, *A. vollenweideri* se convierte indirectamente en un agente estructurador de la comunidad de leñosas, determinando su distribución espacial, incrementando su diversidad a escala del paisaje y alterando su patrón de dominancia. De tal forma, *A. vollenweideri* podría ser catalogada como una especie ingeniera clave del sistema, fundamental para su funcionamiento y conservación.

Las modificaciones ambientales a nivel local generadas por esta hormiga ingeniera pueden clasificarse en dos grupos: (1) modificaciones de carácter cuantitativo, que involucran una alteración gradual del hábitat matriz, como por ejemplo el aumento del sodio. Estas modificaciones son claras en los parches Nido Vivo y Nido Muerto, donde el hábitat matriz como tal se mantiene, pero con modificaciones en algunos variables (Na, humedad, compactación, etc). (2) Modificaciones de carácter cualitativo, que involucran la creación de un nuevo hábitat, netamente distinto al hábitat matriz. Este es el caso de la creación de los Charcos, un hábitat acuático inmerso en una matriz terrestre. Los efectos más importantes, en cuanto a la diversidad, y principalmente a nivel del paisaje, estuvieron asociados a los cambios cualitativos, es decir, a la generación de los charcos. Por su parte, las modificaciones cuantitativas afectaron principalmente a la distribución y la abundancia de las especies presentes en el sistema. Estos resultados, apoyan la hipótesis de que el efecto del ingeniero normalmente incrementa la diversidad de la comunidad a escala de paisaje, independientemente de los efectos locales de cada parche sobre la riqueza, y señala que este incremento será mayor cuando los parches generados aporten un nuevo recurso al sistema.

Los efectos detectados a nivel de la comunidad tienen su génesis en las alteraciones de las diferentes poblaciones que la integran. Esto ha quedado claramente demostrado en las alteraciones poblacionales detectadas en una de las especies dominantes del sistema, el arbusto *G. duplicata*. Esta especie, de gran importancia para la conservación en Uruguay debido a su alto nivel de endemismo, vio afectada su abundancia global y por clase de tamaños por la presencia de los parches generados por *A. vollenweideri.* De hecho, se detectó una estrecha relación entre ambas especies, representando los parches generados por la hormiga, hábitats claves para el arbusto, ya que más del 85% de su población habitó en estos parches, que ocupan tan solo alrededor del 10% de la superficie del área del estudio. Esto indica que la dinámica de este arbusto, y probablemente su probabilidad de extinción local, esta fuertemente asociada a la dinámica de los parches generados por la hormiga *A. vollenweideri.*

Este trabajo muestra como se integran y propagan los efectos locales del ingeniero a través de los distintos niveles de organización biológica y escalas espaciales. Las modificaciones ambientales a nivel de parche, provocan alteraciones poblacionales locales, que se propagan a la escala del paisaje alterando a la población de *G. duplicata*. Estas alteraciones, mediadas principalmente por un aumento en la fecundidad de *G.duplicata*, a través de un incremento de las vías asexuales de reproducción, implica además un cambio en los patrones de distribución espacial, que pasa a ser fuertemente agregada. Estas alteraciones poblacionales se expresan finalmente a nivel comunitario, afectando al patrón de dominancia de la comunidad. El arbusto *G. duplicata* es la especie dominante de la comunidad leñosa debido a las altas abundancias desarrolladas en los parches generados por la hormiga, especialmente en los nidos muertos.

PROYECCIONES

Este trabajo abre además varias preguntas que podrían responderse en posteriores investigaciones. Por ejemplo el efecto del ingeniero sobre la comunidad fue evaluado mediante la construcción de paisajes simulados con y sin *A.vollenweideri.* Idealmente los resultados aquí obtenidos deberían evaluarse en el terreno a través de experimentos naturales, comparando comunidades similares de blanqueal con y sin *A.vollenweideri.* De hecho esta idea ya ha sido desarrollada en un Proyecto CSIC que esta actualmente en evaluación.

A nivel de los mecanismos que determinan una mayor abundancia de emergentes de *G.duplicata* sobre los Nidos Vivos de *A.vollenweideri*, resta evaluar el rol de la llegada de semillas. En este sentido, debería analizarse cómo varía el aporte de semillas de *G.duplicata* entre los Nidos Vivos y las áreas sin modificar. Los nidos vivos, montículos de hasta un m de altura, podrían constituir estructuras de descanso (perchas) o de acecho, usadas por organismos dispersores, tales como aves o mamíferos, lo cual podría determinar un aumento local en el suplemento de semillas.

Si bien en esta Tesis no se encontraron variaciones en el potencial de germinación entre suelos de Nido Vivo y áreas no modificadas, otros factores podrían estar incidiendo tanto sobre la germinación de las semillas como sobre el establecimiento de emergentes de *G.duplicata.* Otro factor asociado a los nidos vivos, que podría potenciar la germinación y supervivencia inicial de las plántulas, es la baja cobertura vegetal, lo que reduciría una eventual competencia por agua u otros recursos.

Los resultados de este trabajo indican que las condiciones de los Nidos Vivos favorecen la propagación vegetativa de *G.duplicata*, que estaría desarrollando estrategias multidemográficas, desarrollo de raíces gemíferas y desarrollo de ramas adventicias. A los efectos de comprender mejor la historia de vida de este arbusto particularmente asociada a la presencia de

parches, sería importante evaluar la importancia relativa de estos procesos entre los distintos parches y las áreas no modificadas.

Los resultados de este trabajo muestran que la dinámica poblacional de *G. duplicata* está muy relacionada con la presencia de parches asociados a la actividad de *A. vollenweideri.* La dinámica de *G. duplicata* presenta dos componentes: el componente local determinante de la dinámica interna en cada parche que dependerá de la tasa de crecimiento de *G. duplicata* sobre éstos y la dinámica poblacional asociada a la dinámica de los parches determinada por los parámetros que se muestran en el capítulo 1. Avanzar en la elaboración de modelos que acoplen ambas dinámicas surge como una perspectiva interesante para el desarrollo teórico de la ecología de poblaciones. En este sentido sería muy importante poder evaluar si la presencia de *G. duplicata,* afecta a los parámetros poblacionales de *A.vollenweideri,* en particular su tasa de natalidad (generación de nidos) y su tasa de mortalidad (generación de Nidos Muertos).

Bibliografía

Altamirano, A., Da Silva, H., Durán, A., Echeverría, A., Panario, D. & Puentes, R. 1976: Carta de reconocimiento desuelos del Uruguay. Tomo 1. Clasificación de Suelos. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Direcciónde suelos y fertilizantes. 83p.

Alam, M., Bhuiya, M., Muttaleb, M. & Rashid, M. 2004: Effect of Alternating Saline and Non-saline Conditions on Emergence and Seedling Growth of Rice. Pakistan Journal of Biological Sciences 7 (6): 883-890.

Alvarez, M., Tron, F. & Mauchamp, A. 2005: Sexual versus asexual colonization by *Phragmites Australis*: 25-year dynamics in a mediterranean marsh, southern France. Wetlands 25(3): 639-647.

Anónimo 1996: Normales climatológicas. Período 1961-1990. Ministerio de Defensa Nacional, Dirección Nacional de Meteorología, Dirección Climatológica y Documentación. Montevideo.

Badano, E., Jones, C., Cavieres, L. & Wright, J. 2006: Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization: a general approach illustrated by effects of a high-Andean cushion plant. Oikos 115: 369-385.

Barberis, I., Batista, W., Pire, E., Lewis, J. & León, J. 2002: Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. Journal of vegetation Science 13:607-614.

Bazzaz, A. & Ackerly, D. 1992: Reproductive allocation and reproductive effort in plants. En: Fenner, M. Seeds The Ecology of regeneration in plant communities. Ed C.A.B International Wallingford págs 1-26.

Bellingham, P. & Sparrow, A. 2000: Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. Oikos 89(2):409-416.

Bertness, M. & Callaway, R. 1994: Positive interactions in communities. Tree 9 (5):191-193.

Bertness, M. & Leonard, G. 1997: The role of positive interactions in communities: Lessons from intertidal habitats. Ecology 78(7):1976-1989.

Brazerio. A., Fagúndez, C. & Sosa, B. 2004: La hormiga *Atta vollenweideri* como especie bio-ingeniera en sabanas arboladas del litoral oeste uruguayo. II Reunión Binacional de Ecología. Ecología en tiempos de cambio. Mendoza, Argentina. Noviembre Resumen.

Brazerio. A., Fagúndez, C., Lezama, F., Bollazi, M. & Panario, D. 2003: Especies bioingenieras y "blanqueales" del litoral oeste uruguayo: rol ecosistémico de la hormiga *Atta vollenweideri*. 1° Jornadas de Ecología del Uruguay. Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay. Octubre Resumen.

Brady, N. & Weil, R. 1996: The Nature an properties of soils. Onceava edicion. Ed. Prentice Hall International INC. Londres 740p.

Brown Blanquet. J, 1979: Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Ed. H. Blume Madrid. 820 pp.

Boogert, N., Paterson, D. & Laland, K. 2006: The implications of niche construction and ecosystem engineering for conservation biology. Bioscience 56(7): 570-578.

Bond, J. 2001: Ecology of sprouting in woody plants the persistence niche. Trends Ecol. Evol 16: 45-51.

Bonetto, A. 1959: Las hormigas cortadoras de la Provincia de Santa Fé. (Géneros Atta y Acromirmex). Dir. Gen. de Recursos Naturales. Santa Fé. Rep. Argentina.

Boulton, A., Davies, K. & Ward, P. 2005: Species richnes abundance and composition of ground-dwelling ants in northern California grasslands: Role of plants, soil and grazing. Environmental Entomology 34(1): 96-104.

Boyd, N. & Van Acker, R. 2004: Seed germination of common weed species as affected by oxygen concentration, light, and osmotic potential. Weed Science, 52: 589–596.

Boyd, N. & Van Acker, R. 2004: Seed and microsite limitations to emergence of four annual weed species. Weed Science 52: 571–577.

Bruun, H., Ósterdahl, S., Moen, J. & Angerbjörn, A. 2005: Distinct patterns in alpine vegetation around dens of the Arctic fox. Ecography 28: 81-87.

Buckman, H. & Brady, N. 1977: Naturaleza y propiedades de los suelos. Montanes y Simos.

Cabrera, A. & Willink, A.1980: Biogeografía de América Latina. Monografía Nº 13. Segunda Edición. O. E. A.Washington, D.C.

Callaway, R. 1995. Positive interactions among plants. The Botanical Review 61(4):307-349.

Castro, J., Zamora, R., Hödar, J. & Gómez, J. 2004: Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris)* at its suthernmost distribution limit: Consequences of being in a marginal Mediterranean habitat.
Journal of Ecology 92: 266-277.

Chebataroff, J. 1973: Ambientes Salinos; su vegetación problemas de utilización. Fac. Hum. y Ciencias. Depto. Geografía. Nº5.Mdeo.

Chebataroff, J. 1980: La vegetación del algarrobal, monte espinoso del litoral, Divisiones de la Provincia fitogeografica Uruguayense. Res.Jorn.C.Nat.1, Montevideo. Pág. 77-78.

Coleman, F. & Williams, S. 2002: Over exploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. Trends in Ecology and Evolution 17 (1):40-43.

Colwell, R., Mao, C. & Chang, J. 2004: Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species acumulation curves. Ecology 85(10):2717-2727

Crain, C. & Bertness, M. 2006: Ecosystem Egineering across Environmental Gradients: Implications for Conservation and Management. BioScience 56 Nº3 211-218.

Crawley, M. 1986: The structure of plant communities. En: Plant Ecology. Ed. Blackwell Scientific Publications. Oxford págs 1-50.

Crooks, J. 2002: Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. Oikos 97: 153–166.

Cuddington, K. & Hastings, A. 2004: Invasive engineers Ecological Modelling 178: 335-347.

Dauber, J. & Wolters, V. 2000: Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. Soil Biology & Biochemistry 32: 93-99.

Davidson, A. & Lightfoot, D. 2006: Keystone rodent interactions: prairie dogs and kangaroo rats structure the biotic composition of a desertified grassland. Ecography 29: 755-765.

Del Puerto, O. 1987: La extensión de las comunidades arbóreas primitivas en el Uruguay. Nota técnica N° 1, Facultad de Agronomía, Montevideo.

Del Puerto, O. Davies, A. &. Sequeira, P. 1990: Los nombres comunes de las plantas de la Región Platense. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. Ed. Departamento de Publicaciones y Ediciones. Montevideo.

Douchafour, 1984: Edafogenesis y clasificación. Ed. Masson, Barcelona.

Durán, A. 1985: Los Suelos del Uruguay. Editorial Hemisferio Sur. Pág. 257-273.Mdeo.

Facultad de Ciencias, 2006 http://micol.fcien.edu.uy/flora

Fargi Brener, A. 1992: Modificaciones al suelo realizadas por hormigas cortadoras de hojas (Formicidae, Attini): una revisión de sus efectos sobre la vegetación. Asoc. Arg. de Ecología. Ecol Austral 2:87-94.

Fargi Brener, A. & Ghermandi, L. 2000: Influence of nests of leaf-cutting ants on plant species diversitiy in road verges of northern Patagonia. Journal of Vegetation Science 11: 453-460.

Fargi Brener, A. & Illes, A. 2000: Do leaf-cutting ant nests make "bottom-up" gaps in neotropical rain forest?: A critical Review of the evidence. Ecology letters 3: 219-227.

Fargi Brener, A. & Medina. C. 2000: The Importance of Where to Dump the Refuse: Seed Banks and Fine Roots in Nests of the Leaf-Cutting Ants Atta cephalotes and Atta colombica. Biotropica 32(1): 120-126.

Fargi Brener, A. & Ghermandi, L. 2004: Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: Facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants. Journal of Vegetation Science 15: 823-830.

Fenner, M. 1985: Seed Ecology. Ed. Cahapman and Hall London, United kingdom; New York, US. 146pp.

Fowler, H., Pereira, V., Forti, L. & Saes, B. 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.

Fragoso, C., Brown, G., Patron, J., Blanchart, E., Lavelle, P., Pashanasi, B., Senapati, B. & Kumar, T. 1997: Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics the role of earthworms. Applied Soil Ecology 6:17-35.

Frouz, J., Holec, M., & Kalcik, J. 2003: The effect of *Lasisus niger* (Hymenoptera Formicidae) ant nest on selected soil chemical properties. Pedobiologia 47:205212.

García, D. & Zamora, R. 2003: Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. Journal of Vegetation Science 14:921-926.

Gómez, M. 2004: Bigger is not always better: Conflicting selective pressures on seeed size in *Quercus ilex* Evolution 58(1): 71-80.

Grela, I. 2004: Geografía florísitca de las especies arbóreas de Uruguay , propuesta para la delimitación de dendrofloras. Tesis Monográfica. UdelaR. Facultad de Ciencias. Montevideo Uruguay.

Gutiérrez, J., Jones, C., Strayer, D. & Iribarne, O. 2003. Mollusks as ecosystem engineers : The rol of shell production in aquatic habitats. Oikos 101:79-90.

Hacker, S., Gaines, S., 1997: Some implications of direct positive interactions for community species diversity. Ecology 78(7): 1991-2001.

Halophyte database 2006
http://www.ussl.ars.usda.gov/caliche/halophite.query?k=genus&q=Grabowskia

Herrera, C. 2002:Topsoil properties and seedling recruitment in *Lavandula latifolia:* stage dependence and spatial decoupling of influential parameters. Oikos 97(2): 260-270.

Holldobler, B. & Wilson, O. 1990: The ants. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Huntly, N. & Reichman, O. 1994: Effects of subterranean mammalian herbivores on vegetation Journal of Mammology 75(4):852-859.
Jones, C., Lawton, J. & Shachak, M. 1994: Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69: 373-386.

Jonkman, J. 1980: The external and internal strucuture and growth of nests of the leaf-cutting abd Atta vollenweideri Forel, 1893 (Hym.:Formicidae). Z.ang.Ent 89:217-246.

Körner, Ch. 2003: Limitation and stress-always or never? Journal of Vegetation Science 14:141-143.

Kruger, L., Midgley, J. & Cowling, R. 1997: Resprouters vs.seeders in South African forest trees: a model based on forest canopy height. Functional Ecology 11(1):101-115

Lavalle, P. 2002: Functional domains in soils Ecological Research 17:441-450.

Lawton, J. 2000: Excellence in Ecology 11. Community ecology in a changing world. Ed. Ecology Institute Olendorf/Luhe Alemania.

Lewis, P., Franceschi, E. & Stofella, S.1991: Effect of ant-hills on the floristic richness of plant communities of a large depression in the Great Chaco. Rev.Biol.Trop 39(1):31-39.

Lombardo, A. 1964: Flora arbórea y arborescente del Uruguay. Consejo Departamental de Montevideo, Ministerio de Instrucción Pública y Previsión Social, Montevideo.

Machicote, M., Branch, L. & Villareal, D. 2004: Burrowing owls and burrowing mammals: are ecosysatem engineers interchangeable as facilitators? Oikos 106: 527-535.

Mazzia, C., Chaneton, E.; Ghersa, C. & León, R. 2001: Limits to tree species invasion in pampean grassland and forest plant communities. Oecologia 128: 594-602.

Moore, J. 2006: Animal Ecosystem Engineeers in Streams. BioScience 56(3): 237-246.

Moutinho, P. 1995: Acabar com a saúva, mas nem tanto Ciencia Hoje 18(106): 10-11.

Nondorf, S., Dooley, M., Palmieri, M., & Swatzell, L. 2003: The Effects of pH, Temperature, Light Intensity, Light Quality, and Moisture Levels on Spore Germination in Cheilanthes feei of Southeast Missouri American Fern Journal 93(2):56–69.

Norsworthy, J. & Oliveira, M. 2005: Coffee senna Cassia occidentalis germination and emergence is affected by environmental factors and seeding depth. Weed Science, 53:657–662.

Nowak et al 1990, R., Nowak, C., DeRocher, T., Cole, N. & Jones, M. 1990: Prevalence of Oryzopsis hymenoides near harvester ant mounds: indirect facilitation by ants. Oikos 58(2):190-198.

Paine, R. 1966 Food web complexity and species diversity. Am. Naturalist 100:65-75.

Prati, D. & Schmid, B. 2000: Genetic differentiation of life-history traits whithin populations of the clonal plant *Ranunculus reptans*. Oikos 90: 442-456.

Pugnaire, F., Armas, C. & Valladares, F. 2004: Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community Journal of Vegetation Science 15:85-92.

Ragonese, A. & Covas, G. 1947:.La Flora Halófila del Sur de la Provincia de Santa Fe. Rev. Darwiniana 7, n° 3. Rep. Argentina.

Ratera, E. 1992: Raíces gemíferas en plantas de *Grabowskia duplicata* Arnott. Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias 10: 51-52.

Rashid, M., Hoque, A. & Iftekhar, M. 2004: Salt tolerances of some multipurpose tree species as determined by seed germination Journal of Biological Sciences 4 (3): 288-292.

Reichman, Q. & Seabloom, E. 2002: The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers Trends in Ecology & Evolution 17(1): 44-49.

Rosemond, A. & Anderson, C. 2003: Engineering role models: do non-human species have the answers? Ecological Engineering 20: 379–387.

Rossi, E. & Villagra, P. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understory species in arid Argentina. Journal of vegetation Science 14(4): 543-550.

Shainberg, I., Rhoades, J., Suárez, D. & Prather, R. 1981: Effect of mineral weathering on clay dispersion and hydraulic conductivity of sodic soils. Soil Sci. Soc. Am.J. 45: 287-291.

Soulé, M., Estes, J., Miller, B. & Honnold, D. 2005: Strongly Interacting Species: Conservation Policy, Management, and Ethics. BioScience 55 (2): 168-176.

Tielbörger, K. & Kadmon, R. 2000: Temporal environmental variations tips the balance between facilitation and interference in desert plants. Ecology 81:6 1544-1553.

Tobler, M., Van Zandt, P., Hasenstein, K. & Mopper, S. 2006: Growth and reproduction of clonal plant in response to salinity and florivory. Wetlands 26 (3):803-812.

VanGroendael, J., Klimes, L., Klimesova, J. & Hendriks, R. 1997: Comparative ecology of clonal plants Cap. 10: 191-209 En: Plant life histories, ecology, phylogeny and evolution. Eds. Silverton, J., Franco, M. & Haper, J. Ed. Cambridge University press. Uk

Villagra, P. & Cavagnaro, J. 2005 :Effects of salinity on the establishment and early growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco* seedlings in two contrasting soils: Implications for their ecological success. Austral Ecology 30: 325–335.

Villegas, A. 2001: Spatial and temporal variability in clonal reproduction of *Aechmea magdalenae*, a tropical understory herb. Biotropica 33(1):48-59.

Wagner, D. & Jones, J. 2004: The Contribution of Harvester Ant Nests, *Pogonomyrmex rugosus* (Hymenoptera, Formicidae), to Soil Nutrient Stocks and Microbial Biomass in the Mojave Desert Environmental. Entomology 33(3): 599-607

61

Wagner, D., Brown, M. & Gordon, D. 1997: Harvester ant nests, soil and soil chemistry. Oecologia 112:232-236.

Weppler, T. & Stöcklin, J. 2005: Variation of sexual and clonal reproduction in the alpine *Geum reptans* in contrasting altitudes and successional stages. Basic and Applied Ecology 6:305-316.

Wilby, A., Shachak, M. & Boeken, B. 2001: Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. Oikos 92: 436-444.

Wilby, A. 2002: Ecosystem engineering: a trivialized concept? Trends in Ecology & Evolution 17(7):307.

Wright, J., Jones, C. & Flecker, A. 2002: An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. Oecology 132:96-101.

Wright, J. & Jones, C. 2004: Predicting effects of ecosystem engineers on patch scale species richness from primary productivity. Ecology 85 (8): 2071-2081.

Wright, J., Jones, C., Boeken, B. & Shachak, M. 2006: Predictability of ecosystem engineering effects on species richness across environmental variability and spatial scales. Journal of Ecology 94: 815-824.

Stachowciz, J. 2001: Mutualism, facilitation, and the structures of ecological communities. Bioscience 51(3):235-246.