

Evaluación estacional del efecto de los nidos de *Camponotus punctulatus* sobre la biomasa y la actividad microbiana en una pastura subtropical de Argentina

MARINA GONZALEZ-POLO ^{1,✉}, PATRICIA J FOLGARAIT ^{1,*} & ALICIA MARTÍNEZ ²

1. Centro de Estudios e Investigaciones, Universidad Nacional de Quilmes, Argentina

2. Dpto de Biología, Fac. de Cs. Exactas y Nat., Univ. de Buenos Aires, Ciudad Universitaria, Argentina

RESUMEN. Las hormigas son importantes fuentes de perturbación en el suelo al generar cambios físicos y químicos que pueden afectar a los microorganismos. *Camponotus punctulatus*, una hormiga nativa de Argentina, construye nidos de gran tamaño en situaciones de perturbación agrícola. Estos hormigueros presentan una mayor concentración de nutrientes en comparación con el suelo control. Determinamos si la alta concentración de nutrientes puede deberse a un aumento de la descomposición y mineralización, producto de la mayor abundancia y actividad de los microorganismos en el hormiguero. Además, documentamos las variaciones estacionales de la biomasa y actividad microbiana, con la hipótesis de mayor biomasa y actividad microbiana en las épocas del año con mayor temperatura y humedad. Colectamos seis muestras pareadas (en el hormiguero y afuera de éste) en cinco épocas diferentes a lo largo de un año, en una pastura de *Setaria sphacelata* en Corrientes, Argentina. En cada muestreo enterramos bolsas de descomposición (1 µm de poro) con *Setaria sphacelata* y retiramos las enterradas en el muestreo anterior. Se cuantificó la biomasa microbiana, la actividad microbiana (deshidrogenasa total y fúngica) y la actividad celulasa de las muestras de suelo, y la descomposición microbiana de las bolsas de descomposición. Un Análisis de Componentes Principales indicó que los hormigueros se caracterizaban por una menor actividad deshidrogenasa durante todas las épocas muestreadas en comparación con el suelo alejado de su influencia. Sin embargo, la descomposición fue significativamente más alta en el hormiguero en los períodos enero-abril y abril-julio. La comparación de la actividad deshidrogenasa total y la fúngica mostró que había una mayor proporción de actividad bacteriana en los hormigueros. La biomasa y la actividad de los microorganismos, así como la descomposición, variaron estacionalmente. El pico de actividad microbiana fue en enero, mientras que se registró mayor biomasa microbiana durante los meses de invierno. La descomposición se correlacionó positivamente con la actividad deshidrogenasa y celulasa, pero negativamente con la biomasa microbiana en ambos micrositios. Nuestros resultados sugieren que la biomasa microbiana refleja principalmente los microorganismos inactivos (ya que se correlacionó negativamente con la descomposición), mientras que la actividad deshidrogenasa se propone como un buen indicador del estado de los microorganismos del suelo. La mayor proporción de la actividad bacteriana en el hormiguero podría contribuir a explicar el aumento de los nutrientes en ese micrositio (entre otras posibilidades que se discuten); sin embargo, son necesarios más estudios al respecto.

[Palabras clave: hormigas, *Setaria sphacelata*, enzimas del suelo, descomposición, Noreste argentino]

* pfolgarait@unq.edu.ar

✉ Centro de Estudios e Investigaciones, Univ. Nac. de Quilmes, Roque Saénz Peña 180, Bernal (1876), Argentina.

Dirección actual: IFEVA, Fac. de Agronomía, Univ. de Buenos Aires, Av. San Martín 4453 (1417), Argentina. maripolo@ifeva.edu.ar

Recibido: 17 de junio de 2003; Fin de arbitraje: 22 de julio de 2003; Revisión recibida: 11 de febrero de 2004; Aceptado: 13 de febrero de 2004

ABSTRACT. Seasonal effects of anthills of *Camponotus punctulatus* on the microbial biomass and activity in a subtropical pasture from Argentina: Ants are important sources of soil disturbance and have often been considered ecosystem engineers. The physical and chemical changes produced by these insects may affect soil microorganisms. *Camponotus punctulatus*, a native ant species in Argentina, builds large soil nests called tacurúes, after agriculture disturbance. Soil nutrient concentrations in anthills are greater in comparison to control soils. We hypothesized that the higher concentration of soil nutrients may be due to increased decomposition and mineralization because of the greater abundance and activity of microorganisms in the anthill. We also hypothesized that microbial biomass and activity should be greater at warmer and wet season. We collected six paired soil samples (on and off the anthill) throughout one year at five different times from a sown pasture of *Setaria sphacelata* in Corrientes, Argentina. At the beginning of each soil-sampling period, we buried litterbags (1 µm mesh) with *Setaria sphacelata* and removed the buried ones from last sampling period. From soil samples, we quantified microbial biomass by the fumigation-incubation technique, whereas microbial activity was measured by dehydrogenase (total and fungal) and cellulase activity, and microbial decomposition was quantified from litterbags. Principal Components Analysis indicated that anthills were characterized by lower microbial activity at all sample periods throughout the year. However, decomposition was significantly higher in anthills during January-April and April-July, despite a lower microbial activity and biomass. The comparison between total and fungal dehydrogenase activity showed a significantly higher bacterial activity on anthills. Microorganism biomass and activity, as well as decomposition, changed throughout the year according to seasonal variations in temperature and precipitation. The peak of microbial activity was recorded in January, whereas the greatest microbial biomass was observed during the winter months. Decomposition was positively correlated with dehydrogenase and cellulase activity, but negatively correlated with microbial biomass at both microsites. Our results suggest that microbial biomass reflects mainly inactive microorganisms (because of the significant negative correlation with decomposition), whereas dehydrogenase activity is proposed as a good indicator of active soil microbial status. The greater proportion of bacterial activity in the anthill could help to explain (among others possibilities that are discussed) the enhancement of nutrients at this microsite, although more studies are needed in this regard.

[Keywords: ants, *Setaria sphacelata*, soil enzymes, litter decomposition, Northeast Argentina]

INTRODUCCIÓN

Las hormigas pueden actuar como ingenieros del ecosistema (Folgarait 1998), definidos éstos como los organismos que de manera directa o indirecta pueden modificar la disponibilidad de recursos para otras especies (Jones et al. 1994). Entre los cambios que estos insectos ocasionan en el suelo están aquellos relacionados con una modificación en la textura (Levan & Stone 1983; Lobry de Bruyn & Conacher 1994; Nkem et al. 2000), la estructura (Kristiansen & Amelung 2001), el drenaje (Eldridge 1993) y la composición química (Jakubczyk et al. 1972; Wagner et al. 1997; Nkem et al. 2000), así como con la modificación de la vegetación sobre el hormiguero o a su alrededor (Culver & Beattie 1983; Brown & Human 1997; Folgarait et al. 2002).

Se ha demostrado también que diferentes grupos de la comunidad de microbios se ven

afectados por la actividad de las hormigas. Los diferentes grupos de microorganismos pueden ser inhibidos o estimulados directamente (e.g., con la secreción de antibióticos y la presencia de acumulación de desechos) e indirectamente con la modificación del suelo como hábitat. En hormigueros de especies del género *Myrmica* el número de bacterias y hongos aumentan, mientras que los actinomicetos disminuyen (Czerwinski et al. 1971; Jakubczyk et al. 1972). Jakubczyk et al. (1972) encontraron que en hormigueros de *Lasius flavus* existe un pequeño aumento en el número de bacterias y actinomicetos. En hormigueros ricos en nutrientes, como los de especies del género *Pogonomyrmex*, se demostró que las micorrizas eran menos abundantes (McGingley et al. 1994). Finalmente, estudios recientes demostraron que la diversidad funcional de los microorganismos de suelo de los hormigueros difiere de la del suelo alejado de la influencia de éstos, así como también entre diferentes especies de hormigas (Dauber & Wolters 2000).

Las comunidades microbianas del suelo se caracterizan por ser diversas, experimentar largos períodos de dormición y presentar limitada capacidad para desplazarse en ese ambiente compacto (Lavelle et al. 1994; Wardle 1999). Además, la actividad microbiana se ve afectada por la temperatura y el contenido de agua del suelo (Grant & Rochette 1994). La dependencia de los microorganismos con estos factores hace que su actividad varíe estacionalmente (Bardgett et al. 1997; Gunadi et al. 1998; Rogers & Tate 2001). Además, la comunidad microbiana responde rápidamente a los factores que alteran el componente orgánico del suelo; por esta razón, las diferentes prácticas agrícolas modifican la biomasa microbiana del suelo (Schnürer et al. 1985; Beare et al. 1992; Gupta et al. 1994).

Existen diferentes métodos para evaluar la biomasa y la actividad de los microorganismos del suelo. Sin embargo, todos tienen sus limitaciones. Algunos de ellos, como el de fumigación-incubación (Jenkinson & Powlson 1976), muy usado debido a su simplicidad, estima la abundancia relativa de este grupo funcional pero no distingue entre los microorganismos activos e inactivos. Los métodos enzimáticos pueden brindar diferente información según la enzima medida y son útiles para comprender el funcionamiento del suelo. Por ejemplo, la actividad deshidrogenasa puede ser tomada como un índice de actividad microbiana (Burns 1978). Otras enzimas, como las celulasas (involucradas en la degradación de la celulosa, el polímero más abundante en la naturaleza; Eriksson et al. 1990), dan información sobre el ciclo del carbono.

La hormiga *Camponotus punctulatus*, nativa de Argentina, construye nidos epigeos muy resistentes a la erosión, llamados tacurúes. Esta hormiga posee hábitos alimenticios omnívoros, pero no consume hojas ni semillas; además, dentro de sus hormigueros tiene pequeños basureros y cementerios (PJ Folgarait, obs. pers.). Sus nidos presentan una mayor cantidad de carbono, nitrógeno, potasio, fósforo y capacidad de intercambio catiónico que el suelo alejado de la influencia del nido (Folgarait et al. 2002). *Camponotus punctulatus* se está extendiendo en el noreste de Argentina, monopolizando áreas que han tenido actividad agrícola (Folgarait et al., datos no publ.). En

esa región es usual la siembra de pasturas como alimento de ganado; una de las más utilizadas es *Setaria sphacelata*. Esta gramínea, una forrajera primavera-estivo-otoñal, es la primera en producir material vegetal en la primavera y la última en dejar de producir materia seca en invierno (Perego 1996).

No cabe dudas que las hormigas modifican las características del suelo y las abundancias relativas de los organismos que lo habitan (Folgarait 1998); sin embargo, poco se sabe acerca de los mecanismos que podrían explicar estos cambios. Se planteó la siguiente hipótesis: el aumento en la cantidad de nutrientes en los tacurúes se debe al aumento de la descomposición producto de la mayor actividad de los microorganismos. Si esto fuese así, *Camponotus punctulatus* podría ejercer un efecto benéfico sobre la comunidad microbiana y su funcionamiento. Además, dado que los microorganismos son afectados por la temperatura y la humedad, y que estos parámetros varían a lo largo del año, esperamos que la biomasa y la actividad microbiana presenten fluctuaciones estacionales. Las preguntas específicas de este trabajo fueron: (1) ¿existen diferencias entre la biomasa y la actividad microbiana del tacurú respecto de la de afuera? y ¿varían estas diferencias estacionalmente?; (2) ¿existen diferencias en la descomposición, atribuible a los microorganismos, del tacurú respecto de la de afuera? y ¿son estas estacionales?; y (3) ¿los métodos utilizados para evaluar los microorganismos dan diferente información? y ¿cómo se relacionan con una medida de funcionamiento del suelo como la descomposición?

MÉTODOS

Área de estudio

Los muestreos se realizaron estacionalmente en un campo lindero a la Estación Experimental Agropecuaria INTA de Mercedes, situada a 2 km de la ciudad de Mercedes en el centro de la provincia de Corrientes (29°S; 58°O, 100 m.s.n.m.). La precipitación anual acumulada es de 2220 mm. La temperatura promedio anual es de 19.7°C, con una variación de 26.3°C en enero y de 13.2°C en julio. Las tempe-

raturas promedio y las precipitaciones acumuladas de los períodos se indican en la Tabla 1.

El suelo del lugar fue clasificado como un Brunizem (Molisol) hidromórfico sin cal, cuyo material original es de Basalto Triásico con afloraciones (Purnell & Hein 1969). El sitio se encuentra en la Región Fitogeográfica del Espinal (Carnevali 1994). Los pastizales naturales tradicionalmente usados para la ganadería están siendo reemplazados por pasturas (especialmente de *Setaria sphacelata*) y plantaciones de arroz. En las pasturas de *Setaria sphacelata*, los tacurúes poseen un tamaño mayor a 0.216 m³ (altura: 0.463 m; diámetro: 1.16 m) y 0.388 m³ (altura: 0.611 m; diámetro: 1.397 m), 6 y 10 años después de la siembra de la pastura, respectivamente. A escalas pequeñas (menos de 12 m) se distribuyen regularmente, mientras que a mayores escalas su distribución es principalmente el azar. En las pasturas de *Setaria sphacelata* alcanzan una densidad promedio de 151 tacurúes/ha (Folgarait et al., datos no publ.).

Muestras de suelo

Las muestras de suelo se colectaron entre 1999-2000, en julio de 1999, noviembre de 1999, enero de 2000, abril de 2000 y julio de 2000. En el tacurú se tomaron cuatro muestras, según los puntos cardinales (N, S, E y O), a 40 cm del ápice. En el micrositio afuera, a 3 m del tacurú, se tomó una muestra compuesta formada por cuatro puntos orientados cardinalmente en torno a uno central, a 20 cm de

Tabla 1. Temperatura promedio (°C) y precipitaciones acumuladas (mm) en Mercedes, Corrientes, Argentina (Estación Meteorológica INTA-Mercedes) para los períodos en los cuales las bolsas de descomposición permanecieron enterradas.

Table 1. Mean temperature (°C) and total precipitation (mm) in Mercedes, Corrientes, Argentina (Meteorological Station INTA-Mercedes) for those periods when decomposition bags were buried.

Período	Temperatura	Precipitaciones
Jul-Nov 99	18.79	293.5
Nov 99-Ene 00	24.79	221.5
Ene-Abr 00	23.51	576.0
Abr-Jul 00	15.70	208.0

profundidad. Estas muestras se tomaron en cada uno de seis pares de réplicas tacurú-afuera. La tierra extraída se colocó en bolsas de plástico que se mantuvieron en heladera (-3°C) hasta el momento de ser analizadas en el laboratorio.

Análisis de laboratorio

Biomasa microbiana.- La biomasa microbiana se determinó por la técnica de fumigación-incubación (Jenkinson & Powelson 1976), basada en la emisión de CO₂ que se produce por la mineralización de los microorganismos muertos durante la fumigación. De cada muestra de suelo se tomaron 25 g (suelo disgregado y sin raíces). La humedad de las muestras se ajustó a 60% de la capacidad de campo. Se realizaron tres tratamientos en frascos herméticos de 500 cm³: (1) suelo fumigado (expuesto a los vapores de cloroformo), (2) suelo sin fumigar (control), y (3) un blanco con 20 ml de NaOH (1M) y un recipiente con agua. La incubación se realizó por 10 días a 25°C en oscuridad. El CO₂ producido se midió titulando el exceso de álcali con HCl (0.5 M) usando fenolftaleína como indicador. La fórmula utilizada para el cálculo de la biomasa microbiana fue la siguiente: (CO₂ liberado por la muestra fumigada - CO₂ liberado por la muestra sin fumigar)/Kc. El valor de Kc elegido para el cálculo fue de 0.45, que es recomendado como más adecuado a 25°C (Jenkinson & Ladd 1981).

Actividad deshidrogenasa.- La actividad deshidrogenasa total de la muestra de suelo fue determinada por el método del cloruro de 2,3,5 tetrazolio (TTC). Se suspendieron 10 g de suelo con 10 ml de tampón tris (0.1 M, pH 7.6) con 1% de TTC y se incubó por 48 h, con agitación, a 25°C y en oscuridad. El trifetilformazán (TPF) producido se extrajo con 20 ml de acetona-tetracloruro (9:1) y se midió su absorbancia a 546 nm con un espectrofotómetro Bausch & Lomb (Öhlinger 1988). Para determinar la actividad deshidrogenasa fúngica se agregaron a la muestra 0.1 ml de una solución de estreptomina (0.05 g/ml) y 0.1 ml de una solución de tetraciclina (0.025 g/ml). Como control se prepararon 10 g de suelo y 10 ml de tampón tris. Este control se realizó para tener en cuenta la potencial interferencia

de los constituyentes de la muestra de suelo con el ensayo.

Actividad celulasa.- La actividad celulasa de la muestra de suelo se determinó usando como sustrato carboximetilcelulosa (CMC), que es degradada enzimáticamente a azúcares. Se trataron 5 g de suelo con 0.5 ml de tolueno y se suspendieron en 10 ml de tampón acetato (0.05 M, pH 5.6) y 10 ml de CMC (1%). Luego se incubó a 30°C por 24 h (Burns 1978) y finalmente se midieron los azúcares reductores producidos, usando la técnica de Somogyi-Nelson. El tolueno inactiva el crecimiento microbiano durante la incubación y solubiliza parcialmente la membrana plasmática de los microorganismos, facilitando la salida de enzimas extracelulares.

Descomposición

La descomposición de la materia orgánica se determinó usando bolsas de descomposición de 25x25 cm. Estas fueron confeccionadas con paño filtrante de poliéster, de poros de 1 mm, que permite sólo el ingreso de los microorganismos. En cada bolsa se colocaron 8 g de *Setaria sphacelata* semi-seca, que se cosechaba antes de cada muestreo. Las bolsas fueron colocadas y removidas aproximadamente cada tres meses, tanto dentro del tacurú (a 40 cm de su ápice) como fuera de éste (a 3 m del tacurú y a 20 cm de profundidad), quedando determinados cuatro períodos de descomposición: julio-noviembre 1999, noviembre 1999-enero 2000, enero-abril 2000 y abril-julio 2000. Se incorporaron cuatro pares tacurúes afuera, además de los seis utilizados para extraer muestras de suelo, de manera que se colocó una bolsa en cada miembro de los pares ($n = 10$ en ambos micrositios). Conociendo el peso de la biomasa colocada inicialmente y de la retirada al final del período, se calcularon los porcentajes diarios de descomposición de materia orgánica. Se dividió por el número de días de cada período, debido a que la duración de éstos no fue exactamente la misma.

Análisis estadístico

Dado que los datos no ajustaron a la distribución normal se utilizó estadística no para-

métrica. La abundancia relativa, la actividad microbiana y la actividad celulasa se compararon, entre los micrositios, con la Prueba para Muestras Pareadas de Wilcoxon ($n = 6$ en ambos micrositios). Las diferencias entre la actividad deshidrogenasa total y fúngica dentro de cada micrositio ($n = 6$ en ambos micrositios) se analizaron con la Prueba de Mann-Whitney. Para hacer los análisis pareados de las muestras de suelo se promediaron los cuatro datos obtenidos de las muestras del suelo del tacurú, de manera tal de obtener el mismo número de muestras en ambos micrositios. Los porcentajes de descomposición diarios de diferentes micrositios ($n = 10$ en ambos micrositios) se analizaron con la Prueba para Muestras Pareadas de Wilcoxon.

El análisis multivariado de los datos (por muestreo) se realizó con un Análisis de Componentes Principales usando el programa PC-Ord (McCune & Mefford 1997). La matriz utilizada para este análisis consistía en filas formadas por las muestras y columnas formadas por las mediciones de biomasa microbiana, actividad celulasa y actividad deshidrogenasa total y fúngica.

Para evaluar la variabilidad estacional se analizó la biomasa microbiana, la actividad celulasa, la actividad deshidrogenasa y la descomposición con la Prueba de Kruskal-Wallis, utilizando comparaciones a posteriori ajustadas por Bonferroni para mantener un error experimental de $\alpha = 0.05$ (Daniel 1990).

Las asociaciones entre las variables microbianas y de descomposición se evaluaron con correlaciones no paramétricas de Spearman.

RESULTADOS

Diferencias en biomasa y actividad microbiana

La biomasa microbiana no presentó diferencias significativas entre micrositios con excepción del muestreo de noviembre de 1999 (Tabla 2). La actividad celulasa tampoco mostró diferencias entre micrositios (Tabla 2). La actividad deshidrogenasa total y la fúngica fueron significativamente menores en el tacurú (Tabla 3). La diferencia entre la actividad des-

hidrogenasa total y la fúngica fue casi siempre significativa dentro del tacurú, pero no en el micrositio afuera (Tabla 3), indicando que el componente bacteriano en el tacurú fue dominante mientras que afuera predominó el fúngico.

El primer eje del Análisis de Componentes Principales por muestreo explicó un 44-62%, mientras que el segundo eje explicó un 22-32% de la varianza total (Figura 1). Las variables que más contribuyeron a la separación en el eje 1 fueron la deshidrogenasa total y la fúngica, mostrando una clara relación entre una mayor actividad deshidrogenasa y el micrositio afuera y una menor actividad para los tacurúes. El autovalor para el eje 1 varió estacionalmente entre -0.71 y -0.58 para la deshidrogenasa total y entre -0.67 y -0.57 para la deshidrogenasa fúngica. La biomasa microbiana fue también importante en el eje 1, y mayor en el micrositio afuera, especialmente en noviembre de 1999 y julio de 2000 (-0.50 y -0.44, respectivamente). Las variables que más contribuyeron a la separación de los

grupos en el eje 2 fueron las celulasas (autovalores que variaron entre -0.96 y -0.69 según el mes) y la biomasa microbiana, que fue importante en los muestreos de julio de 1999, enero de 2000 y abril de 2000 (autovalores que variaron entre 0.65 y 0.23 según el mes). Sin embargo, el eje 2 no contribuyó al ordenamiento de las muestras por micrositio y, en general, explicó la variación entre réplicas de tacurúes. A través de los sucesivos muestreos los micrositios se diferencian y agrupan dependiendo del mes del año considerado; por ejemplo, en los muestreos de julio y noviembre de 1999 los micrositios no están bien diferenciados, mientras que a partir del mes de enero de 2000 los micrositios se distinguen claramente. El Análisis de Componentes Principales realizado con las mismas variables pero para todos los muestreos juntos no mostró una clara separación de las réplicas entre muestreos (González-Polo 2001).

Todas las enzimas presentaron un patrón estacional de mayor actividad en la época de

Tabla 2. Medianas y percentiles (25% y 75%; entre paréntesis) de la biomasa microbiana (μg biomasa-C/g suelo) y de la actividad celulasa (mg glucosa/g suelo) en cada micrositio (tacurú y afuera) y mes de muestreo. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.004$, corregido por Bonferroni) entre muestreos para un mismo micrositio. Se indica también el resultado de las comparaciones entre micrositios para cada mes de muestreo.

Table 2. Medians and quartiles (25% and 75%; between brackets) for microbial biomass (μg biomass-C/g soil) and cellulase activity (mg glucose/g soil) in each microsite (anthill and non-mound) and sampling month. Different letters indicate significant differences ($P < 0.004$ adjusted with Bonferroni) among sampling periods for a given microsite. Comparisons between microsites for each sampling month are also shown.

Muestreo	Biomasa microbiana			Celulasa		
	Tacurú	Afuera	P	Tacurú	Afuera	P
julio 1999	0.15 (0.11-0.20) a	0.12 (0.10-0.16) a d	0.294	4.79 (3.63-5.48) a b	4.45 (4.19-5.70) a	1
noviembre 1999	0.07 (0.06-0.08) b	0.13 (0.09-0.16) a c d	0.036	7.00 (6.25-7.29) a	6.06 (4.48-10.47) a	1
enero 2000	0.07 (0.06-0.09) b	0.09 (0.03-0.15) a	0.529	3.94 (3.43-4.92) a b c	6.21 (2.68-7.29) a	0.294
abril 2000	0.11 (0.10-0.13) a b	0.19 (0.15-0.19) b c	0.059	1.44 (1.21-2.18) c	2.70 (2.70-3.27) b	0.529
julio 2000	0.12 (0.10-0.15) b	0.24 (0.12-0.25) c d	0.093	2.26 (2.09-2.67) b c	1.73 (1.40-2.01) b	0.093

mayor temperatura (ver muestreos de noviembre y enero para ambos micrositios; Tabla 2 y 3). La biomasa microbiana presentó un patrón estacional inverso al de las enzimas medidas (Tabla 2).

Diferencias en descomposición

La descomposición de la materia orgánica atribuida a los microorganismos fue mayor en el tacurú en el período enero-abril y abril-julio, y mayor en el micrositio afuera en el período noviembre-enero (Figura 2). En ambos micrositios hubo una clara tendencia estacional de mayor descomposición en épocas de mayor temperatura.

Métodos para evaluar microorganismos

La biomasa microbiana, tanto en el tacurú como afuera, mostró una correlación negativa

con el resto de las variables microbianas. La actividad celulasa mostró una correlación positiva con la actividad deshidrogenasa total y fúngica (a su vez correlacionadas entre sí) en ambos micrositios. Además, la descomposición microbiana de la materia orgánica se correlacionó positivamente con la actividad celulasa, en ambos micrositios, y con la actividad deshidrogenasa fúngica, especialmente en el micrositio afuera. La descomposición se correlacionó negativamente con la biomasa microbiana en ambos micrositios (Tabla 4).

DISCUSIÓN

Diferencias en biomasa y actividad microbiana

La única variable que mostró diferencias significativas fue la actividad deshidrogenasa; una de las posibles causas de estos resultados podría ser metodológica (ver más adelan-

Tabla 3. Medianas y percentiles (25% y 75%; entre paréntesis) de la actividad deshidrogenasa total y fúngica ($\mu\text{g TPF/g}$ suelo) en cada micrositio (tacurú y afuera) y mes de muestreo. discriminada para cada micrositio y mes de muestreo. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.004$, corregido por Bonferroni) entre muestreos para un mismo micrositio. Se indican también los resultados de las comparaciones entre micrositios para cada mes de muestreo y entre la actividad deshidrogenasa total y la fúngica para cada micrositio y mes.

Table 3. Medians and quartiles (25% and 75%; between brackets) for total and fungal dehydrogenase activity ($\mu\text{g TPF/g}$ soil) in each microsite (anthill and non-mound) and sampling month. Different letters indicate significant differences ($P < 0.004$ adjusted with Bonferroni) among sampling periods for a given microsite. Comparisons between microsites for each sampling month, and comparisons between total and fungal dehydrogenase activity for each microsite and sampling month are also shown.

Muestreo	Total			Fúngica			Total vs Fúngica (P)	
	Tacurú	Afuera	P	Tacurú	Afuera	P	Tacurú	Afuera
julio 1999	0.40 (0.32-0.54) a	0.36 (0.26-0.68) a	0.675	0.24 (0.16-0.31) a	0.22 (0.16-0.29) a	0.675	0.030	0.045
noviembre 1999	0.98 (0.78-1.35) b	2.27 (1.28-3.06) a b	0.036	0.74 (0.51-0.98) b	1.73 (0.33-2.57) a b	0.142	0.173	0.471
enero 2000	0.91 (0.82-1.18) b	3.39 (2.76-4.23) b	0.036	0.70 (0.57-0.93) b	2.80 (1.83-3.61) b	0.059	0.173	0.471
abril 2000	0.73 (0.64-0.99) a b	2.44 (1.22-3.64) a b	0.036	0.50 (0.39-0.68) a b	1.83 (1.05-2.50) a b	0.036	0.030	0.229
julio 2000	0.43 (0.40-0.62) a b	2.26 (1.19-2.63) a b	0.036	0.29 (0.26-0.30) a	1.76 (0.96-1.96) a b	0.036	0.005	0.229

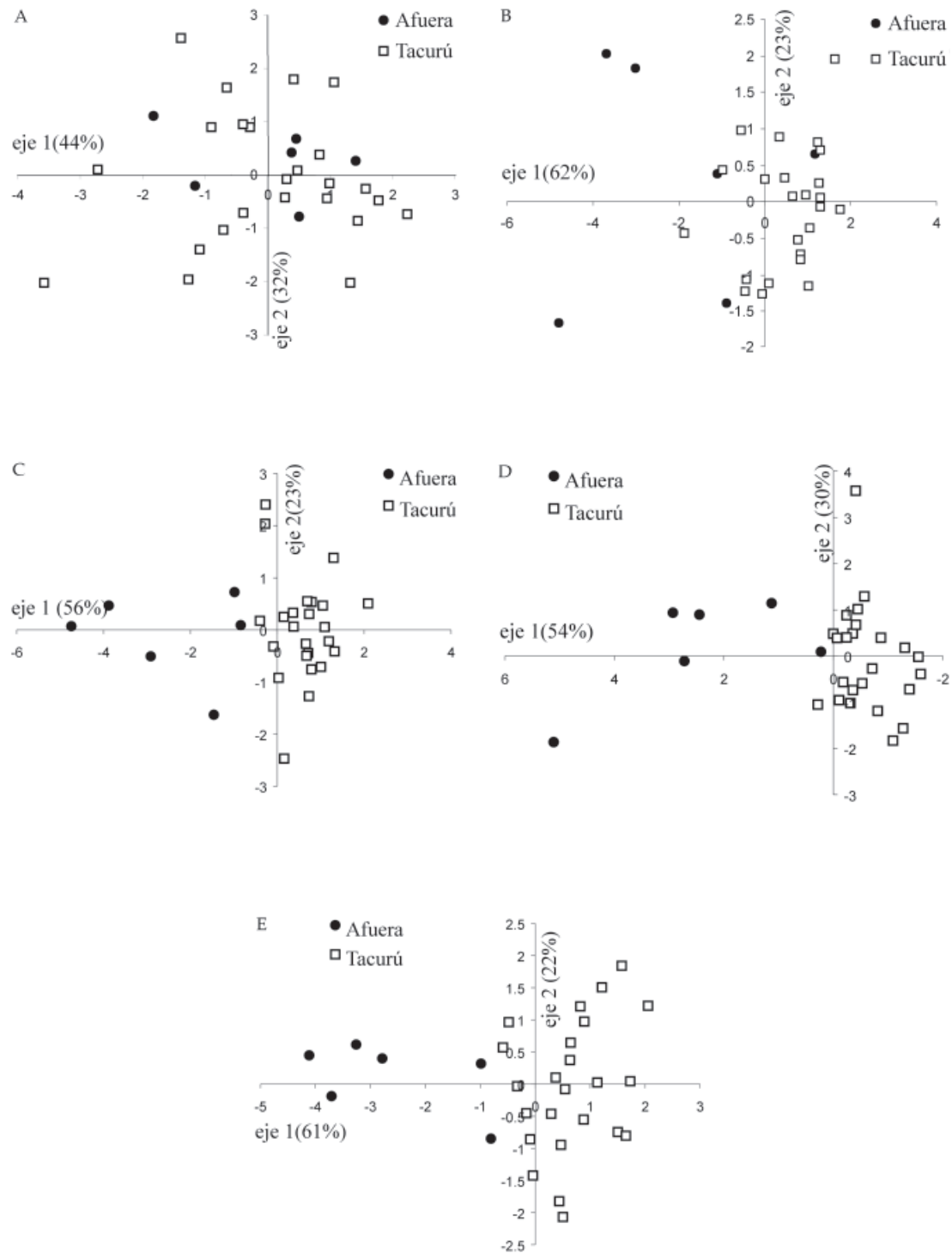


Figura 1. Primer y segundo eje de los Análisis de Componentes Principales basados en las estimaciones de biomasa y actividad microbiana para (A) julio de 1999, (B) noviembre de 1999, (C) enero de 2000, (D) abril de 2000, y (E) julio de 2000.

Figure 1. First and second axes for Principal Component Analysis based on the estimations of microbial biomass and activity, for (A) July 1999, (B) November 1999, (C) January 2000, (D) April 2000, and (E) July 2000.

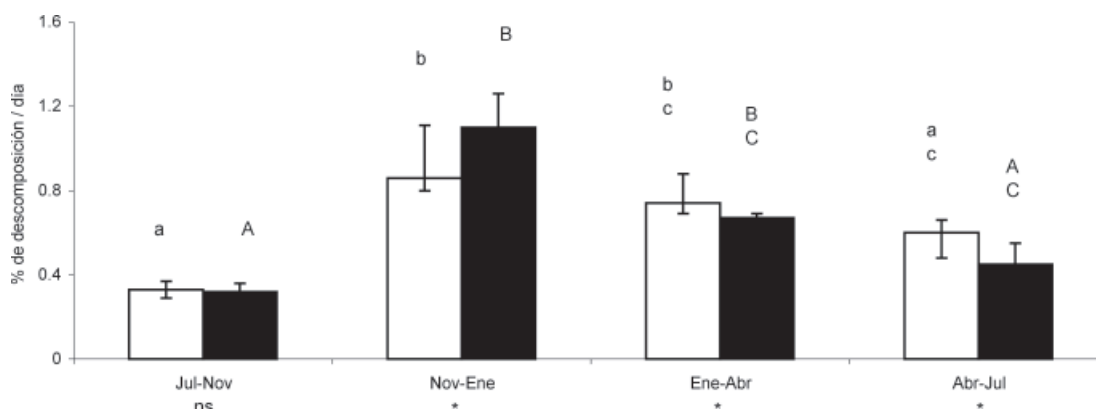


Figura 2. Medianas y percentiles (25% y 75%) del porcentaje de descomposición microbiana diario en cada micrositio (tacurú, barras blancas; afuera, barras negras) y período de muestreo. Los resultados de las comparaciones entre micrositios para cada período de muestreo se indican debajo de los meses (*: significativo; ns: no significativo). Las comparaciones temporales se indican con letras sobre las barras, en minúscula para el tacurú y en mayúscula para el micrositio afuera; letras diferentes indican diferencias significativas ($P = 0.004$).

Figure 2. Medians and quartiles (25% and 75%) for percentage of daily microbial decomposition in each microsite (anthill, white bars; non-mound, black bars) and sampling period. Comparisons between microsites for each sampling period are indicated below each month's label (*: significant; ns: not significant). Letters above bars (small letters for the anthill microsite; capital letters for the non-mound microsite) indicate temporal comparisons; different letters indicate significant differences ($P < 0.004$).

te). La menor actividad deshidrogenasa en el tacurú sugiere que los microorganismos no son los responsables últimos del aumento de los nutrientes en el hormiguero. Wagner et al. (1997) no encontraron diferencias en la

biomasa bacteriana y fúngica en hormigueros de *Pogonomyrmex barbatus*, pero la densidad de protozoos y microartrópodos era varias veces mayor en comparación con el suelo control. Estos autores sugieren que el mayor control.

Tabla 4. Valores del Coeficiente de Correlación entre las variables microbianas y la descomposición microbiana para el tacurú (en la diagonal superior) y para el micrositio afuera (en la diagonal inferior), considerando todos los períodos muestreados ($n = 24$). *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

Table 4. Correlation coefficients between microbial and decomposition variables for anthill (above diagonal) and for non-mound (below diagonal) microsites, considering all sampling periods ($n = 24$). *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

	Tacurú				Descomp. microbiana
	Biomasa	Celulasas	Deh. Total	Deh. Fúngica	
Afuera					
Biomasa	1	-0.5009 **	-0.4513 *	-0.3765 *	-0.5991 **
Celulasas	-0.5878 **	1	0.5670 **	0.6139 **	0.7948 **
Deh. Total	-0.4087 *	0.7000 **	1	0.8583 **	0.4235 *
Deh. Fúngica	-0.4496 *	0.6922 **	0.9000 **	1	0.3748 *
Descomp. microbiana	-0.5565 **	0.7217 **	0.6809 **	0.7904 **	1

tenido de nutrientes hallado en este tipo de hormiguero podría deberse a que la predación de los protozoos y los microartrópodos movilizarían los nutrientes contenidos en la biomasa microbiana. En el sistema de los tacurús podría tener un papel similar, ya que la abundancia de la mesofauna fue significativamente mayor en el tacurú con respecto al micrositio afuera (Paris 2001).

En el tacurú se observó, en general, un aumento de la actividad no fúngica (bacterias y actinomicetos) con respecto al micrositio afuera. Estos cambios en la abundancia o en la actividad relativa de los diferentes componentes de la comunidad microbiana también fueron hallados por Jakubczyk et al. (1972), quienes encontraron un pequeño aumento de actinomicetos y bacterias para los hormigueros de *Lasius flavus*, y por Czerwinski et al. (1969), que encontraron un aumento de hongos y bacterias y una disminución de actinomicetos en el suelo de nidos de hormigas del género *Myrmica*.

La actividad deshidrogenasa total y la fúngica fueron buenas variables explicativas para separar los micrositios tacurú y afuera. Si bien una de las dos explicó mayor porcentaje de varianza que la otra, dependiendo del muestreo, la actividad deshidrogenasa total y la fúngica estuvieron altamente correlacionadas.

Si bien los datos existentes de suelos de hormigueros muestran un patrón de mayor enriquecimiento de estos suelos respecto a los de afuera de los nidos (Folgarait 1998), los estudios existentes sobre la microbiología de los hormigueros no permiten aún realizar generalizaciones.

Estacionalidad de la biomasa y actividad microbiana

Los microorganismos son afectados por las condiciones de temperatura y humedad, por lo cual era de esperar que existieran variaciones en la biomasa y la actividad microbiana en los distintos muestreos a lo largo del año (Bardgett et al. 1997; Gunadi et al. 1998; Fioretto et al. 2001). Sin embargo, no todas las variables microbianas medidas fueron afectadas

de igual manera por las fluctuaciones climáticas. Por ejemplo, las actividades enzimáticas presentaron variaciones estacionales más marcadas y fácilmente atribuibles a las condiciones ambientales, mientras que la biomasa microbiana mostró un patrón opuesto y menos marcado en ambos micrositios. Esto concuerda con los resultados hallados por Rogers & Tate (2001), quienes sugieren que la estimación de la biomasa microbiana por el método de fumigación no distingue entre microorganismos activos e inactivos, mientras que la actividad deshidrogenasa refleja la tasa de respiración microbiana. La fracción activa de los microorganismos es la que está más afectada por los cambios estacionales de temperatura y humedad, debido a que la mayoría de los microorganismos del suelo poseen estructuras de resistencia.

El análisis multivariado de los sucesivos muestreos sugiere que los micrositios se van diferenciando a lo largo del año. Por ejemplo, en el muestreo de invierno (julio de 1999), en el que la actividad microbiana estaba reducida a causa de la temperatura, no existió una clara diferenciación entre micrositios. Esto sugiere que la actividad biológica es importante para el establecimiento de las diferencias entre los micrositios. A medida que las condiciones climáticas mejoraron, en el mes de noviembre, los micrositios comenzaron a diferenciarse y el micrositio afuera presentó valores más altos de actividad deshidrogenasa. La separación de los grupos por micrositio se hizo más clara en el muestreo de enero y se mantuvo en el de abril. En el muestreo de julio de 2000, contrariamente a lo observado en julio de 1999, se observó una clara diferenciación entre micrositios. Esto podría deberse, entre otras causas, a las diferencias entre el promedio de las temperaturas (15.98°C y 6.57°C), los días con lluvias (2 y 4) y la cantidad de lluvias (35.5 mm y 12.5 mm) de los siete días previos y los días durante el muestreo, de julio de 1999 y de julio de 2000, respectivamente.

Diferencias en descomposición

Uno de los factores determinantes de la tasa de pérdida de biomasa vegetal es el clima (Meentemeyer 1978; Vitousek et al. 1994; Dilly

& Munch 1996). Aunque no existen muchos estudios que evalúen las fluctuaciones climáticas anuales, se sabe que el aumento de la temperatura o de las precipitaciones, dependiendo del sistema, produce un aumento en la descomposición del material vegetal (Couteaux et al. 1995; Austin & Vitousek 2000; Gholz et al. 2000).

En el período invernal (julio-noviembre) la descomposición tuvo valores bajos y similares entre micrositios, evidenciando que la influencia más importante de este período fueron las condiciones abióticas. En el período siguiente (noviembre-enero) las condiciones de temperatura mejoraron y la descomposición aumentó en ambos micrositios, siendo significativamente mayor afuera, donde la actividad y biomasa microbiana fueron mayores. En los períodos enero-abril y abril-julio la descomposición fue significativamente mayor en el tacurú, donde los microorganismos son menos activos. Por lo tanto, en este período, además del clima, las interacciones entre los grupos funcionales (relacionados a la descomposición) característicos de cada micrositio (Folgarait et al., datos no publ.) podrían ser importantes para determinar el aumento del porcentaje de descomposición. Datos tomados en simultáneo mostraron que durante estos períodos la participación de la mesofauna del suelo en el tacurú (mayor que afuera) produjo un aumento de la descomposición (Paris 2001). Vossbrinck et al. (1979) encontraron en una pradera semiárida que los microorganismos y los factores abióticos explican el 50% de la descomposición, pero que los microartrópodos tienen un efecto adicional. La mayor descomposición en el tacurú observada en los dos últimos períodos podría explicar, en parte, el aumento de nutrientes registrado en los hormigueros (ver consideraciones finales).

En este estudio parece que la contribución a la descomposición del resto de la biota estaría mediada por los microorganismos, ya que el tamaño de poro de la bolsa de descomposición solo permitió el ingreso de los microorganismos (i.e., planteamos un efecto indirecto de la mesofauna, y posiblemente nematodos, sobre los microorganismos, evidenciado en el porcentaje de descomposición). Existen trabajos que demostraron que los nematodos

bacteriófagos ejercen un efecto activador sobre las poblaciones bacterianas (Ingham et al. 1985), sugiriendo como un posible mecanismo el pasaje por el tracto digestivo. Sin embargo, otros señalan que la predación de los ácaros sobre los nematodos bacteriófagos produce una estimulación de las poblaciones bacterianas (Santos et al. 1981).

Métodos para evaluar microorganismos

La actividad enzimática es usada frecuentemente como un índice de actividad microbiana y de funcionamiento del suelo (Sparling 1997). Sin embargo, Frankenberger & Dick (1983) encontraron que de 11 enzimas evaluadas en 10 suelos solo algunas se correlacionaron con la respiración microbiana, medida como liberación de CO₂ en suelos con agregado de glucosa. Entre estas enzimas estaba la deshidrogenasa.

En este trabajo las variables microbianas se correlacionaron de manera similar entre micrositios. Las variables relacionadas con la actividad microbiana (actividad deshidrogenasa total y fúngica, y actividad celulasa) mostraron correlaciones positivas entre sí y con el porcentaje de descomposición microbiana. Una correlación positiva entre la actividad deshidrogenasa y la descomposición ya había sido hallada por Gunadi et al. (1998) en un suelo orgánico de bosque. La actividad deshidrogenasa total y la fúngica (muy correlacionadas entre sí) son una medida de actividad microbiana, ya que es una enzima constitutiva involucrada en la respiración que solo se encuentra en células vivas (Paul & Clark 1989). La actividad celulasa puede considerarse como una medida de funcionamiento del suelo, ya que está involucrada en el proceso de degradación de celulosa, principal fuente de carbono en el suelo (Paul & Clark 1989). Por lo tanto, se espera una correlación positiva entre la actividad deshidrogenasa y celulasa; esto pone de manifiesto la importancia de los microorganismos en el proceso de degradación del material vegetal, aun en un micrositio tan particular como el de un hormiguero.

Por el contrario, la biomasa microbiana mostró correlaciones negativas con las variables de actividad deshidrogenasa, celulasa y

descomposición microbiana. Estos resultados podrían deberse a que el método de fumigación no estime correctamente el total de la biomasa microbiana presente en el suelo. Esto se ha postulado en situaciones con adiciones recientes de materia orgánica o con una alta proporción de materia orgánica (Dalal 1998). Los suelos muestreados tienen niveles de materia orgánica promedio que varían entre un 2-3% (Purnell & Hein 1969). Las variaciones de biomasa microbiana podrían explicarse por fluctuaciones en la cantidad de organismos capaces de esporular o resistir la fumigación. Según Toyota et al. (1996), los valores de biomasa microbiana estimados están influidos fuertemente por las estructuras que pueden sobrevivir a la fumigación. En este estudio, las estructuras de resistencia podrían ser significativamente mayores en los meses de abril a julio, debido al crecimiento y reproducción durante el verano y a la inactivación posterior al comenzar el otoño. Esto queda avalado, en cierta manera, por las mediciones de la actividad deshidrogenasa, que siguen un patrón inverso al de la biomasa microbiana, la cual fue mayor para el período de verano y menor durante el período de invierno (González-Polo 2001). Dado que la fumigación mata preferentemente a bacterias en activo crecimiento (Shuijin & Bruggen 1998) y que la actividad deshidrogenasa es una medida de la actividad microbiana, se podría especular que la fumigación fue más eficiente en los meses de mayor actividad deshidrogenasa. Considerando que la cantidad de microorganismos sobrevivientes sería el limitante debido al alto nivel de materia orgánica en el suelo, el patrón inverso entre la deshidrogenasa y la biomasa microbiana sería lo esperado. Por lo tanto, estos resultados permiten proponer a la actividad deshidrogenasa total como una herramienta útil para estimar la actividad microbiana, porque fue sensible a las diferencias entre micrositios y a las variaciones estacionales y, además, se correlacionó con la descomposición de la materia orgánica. La actividad celulosa, a pesar de correlacionarse positivamente con la descomposición microbiana y presentar variaciones estacionales, no fue sensible a las diferencias entre los micrositios.

Consideraciones finales

Estas hormigas actúan como ingenieros del ecosistema ya que con la construcción de sus hormigueros producen cambios físicos y químicos en el suelo (Folgarait et al. 2002) que afectan negativamente a la actividad microbiana. A su vez, la modificación del hábitat y las relaciones tróficas podrían ser las causas de un aumento estacional en la proporción de bacterias en detrimento de los hongos. Las bacterias metabolizan rápidamente compuestos simples como azúcares, almidones y proteínas simples en la materia orgánica del suelo, pero descomponen más lentamente otros compuestos como celulosa, lignina, ceras y residuos vegetales oleosos (Alexander 1998). De esta manera, los productos de la descomposición bacteriana estarían constituidos principalmente por compuestos recalcitrantes que formarían parte del humus. El humus, junto con las arcillas (las cuales aumentan su proporción en el tacurú del lote estudiado producto del transporte de las partículas de suelo de horizontes inferiores que realiza la hormiga), constituyen la fracción coloidal del suelo, cuya función principal es retener nutrientes, iones y agua. Esto contribuiría a explicar la mayor concentración de nutrientes en el tacurú. Por último, el aumento de las densidades de los tacurúes (Folgarait et al., datos no publ.) y el consecuente aumento de la superficie ocupada por estos hormigueros podrían significar una disminución de la biomasa y actividad microbiana y, tal vez, cambios en la biodiversidad de microorganismos. Futuros estudios deberían analizar cómo esto podría afectar el funcionamiento de este ecosistema.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos muy especialmente al director y al personal de la Estación Experimental INTA-Mercedes que nos dieron el apoyo logístico para llevar a cabo este trabajo y al Laboratorio de Química de esa institución, especialmente a la Lic. G. Soma de Ferré por su constante entusiasmo y ayuda con las bolsas de descomposición. Este trabajo se llevó adelante gracias al permiso otorgado por los dueños del establecimiento Usandizaga,

donde desarrollamos el estudio. También agradecemos a la Dra. Forchiassin por el préstamo del equipamiento de laboratorio y a la Dra. Godeas por su constante apoyo para el desarrollo de este trabajo. Esta investigación fue financiada por subsidios a PJF de la Universidad Nacional de Quilmes (827-0201/99) y de la International Foundation for Science (C/2437-2). PJF agradece también a CONICET.

BIBLIOGRAFÍA

- ALEXANDER, DB. 1998. Bacteria and Archaea. Pp. 44-71 en: DM Sylvia; JJ Fuhrmann; PG Hartel & DA Zuberer (eds). *Principles and applications of soil microbiology*. Prentice Hall. Upper Saddle River.
- AUSTIN, A & PM VITOUSEK. 2000. Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forests on Hawai'i. *J. Ecol.* **88**:129-138.
- BARDGETT, RD; DK LEEMANS; R COOK & PJ HOBBS. 1997. Seasonality of the soil biota of grazed and ungrazed hill grasslands. *Soil Biol. Biochem.* **29**:1285-1294.
- BEARE, M; RW PARMELEE; PF HENDRIX; W CHENG; DC COLEMAN & DA CROSSLEY. 1992. Microbial and faunal interactions and effects on litter nitrogen and decomposition agroecosystems. *Ecol. Monogr.* **62**:569-591.
- BROWN, MJF & KG HUMAN. 1997. Effects of harvester ants on plant species distribution and abundance in a serpentine grassland. *Oecologia* **112**:237-243.
- BURNS, RG. 1978. *Soil enzymes*. Academic Press. Londres.
- CARNEVALLI, R. 1994. *Fitogeografía de la provincia de Corrientes, Argentina*. Gobierno de la provincia de Corrientes-INTA. Corrientes.
- COUTEAUX, MM; P BOTTER & B BREG. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends Ecol. Evol.* **10**:63-66.
- CULVER, DC & AJ BEATTIE. 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. *Ecology* **64**:485-492.
- CZERWINSKI, Z; H JAKUBCZYK & J PETAL. 1969. The influence of ants of the genus *Myrmica* on the physico-chemical and microbiological properties of soil within the compass of anthills in the Strzeleckie meadows. *Polish Journal of Soil Science* **2**:51-58.
- CZERWINSKI, Z; H JAKUBCZYK & J PETAL. 1971. Influence of anthills on the meadow soils. *Pedobiologia* **1**:277-285.
- DALAL, RC. 1998. Soil microbial biomass - what do the numbers really mean? *Aust. J. Exp. Agr.* **36**:649-665.
- DANIEL, WW. 1990. *Applied nonparametric statistics*. 2da edn. PWS-Kent. Boston.
- DAUBER, J & V WOLTERS. 2000. Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. *Soil Biol. Biochem.* **32**:93-99.
- DILLY, O & JC MUNCH. 1996. Microbial biomass content, basal respiration and enzyme activities during the course of decomposition leaf litter in a black alder (*Alnus glutinosa* (L) Gaertn.) forest. *Soil Biol. Biochem.* **28**:1073-1081.
- ELDRIGE, DJ. 1993. Effects of ants on sandy soils in semi-arid Eastern Australia: local distribution of nest entrance and their effects on infiltration of water. *Aust. J. Soil Res.* **31**:509-518.
- ERIKSSON, KEL; RA BLANCHETTE & P ANDER. 1990. Biodegradation of cellulose. Pp. 89-180 en: KEL Eriksson; RA Blanchette & P Ander (eds). *Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components*. Springer-Verlag. Nueva York.
- FIORETTO, A; S PAPA; G SORRENTINO & A FUGGI. 2001. Decomposition of *Cistus incanus* leaf litter in a Mediterranean maquis ecosystem: mass loss, microbial enzyme activity and nutrient changes. *Soil Biol. Biochem.* **33**:311-321.
- FOLGARAIT, PJ. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiv. Conserv.* **7**:1221-1244.
- FOLGARAIT, PJ; S PERELMAN; N GOROSITO; R PIZZIO & J FERNÁNDEZ. 2002. Effects of *Camponotus punctulatus* ants on plant community composition and soil properties across land-use histories. *Plant Ecol.* **163**:1-13.
- FRANKENBERGER, WT & WA DICK. 1983. Relationships between enzyme activities and microbial growth and activity indices in soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **47**:945-951.
- GHOLZ, HL; DA WEDIN; SM SMITHERMAN; ME HARMON & WL PARTONS. 2000. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Glob. Change Biol.* **6**:751-765.
- GONZALEZ-POLO, M. 2001. *Variación estacional de la comunidad microbiana y la descomposición vegetal de Setaria sphacelata en hormigueros de Camponotus punctulatus*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- GRANT, RF & P ROCHETTE. 1994. Soil microbial respiration at different water potentials and temperature: theory and mathematical mode-

- ling. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **58**:1681-1690.
- GUNADI, B; HA VERHOEF & JJM BEDAUX. 1998. Seasonal dynamics of decomposition of coniferous leaf litter in a forest plantation (*Pinus merkusii*) in Central Java, Indonesia. *Soil Biol. Biochem.* **30**:845-852.
- GUPTA, VVSR; MM ROPER; JA KIRKEGAARD & JF ANGUS. 1994. Changes in microbial biomass and organic matter levels during the first year of modified tillage and stubble management practices on a red earth. *Aust. J. Soil Res.* **32**:1339-1354.
- INGHAM, RE; JA TROFYMOW; ER INGHAM & DC COLEMAN. 1985. Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecol. Monogr.* **55**:119-140.
- JAKUBCZYK, H; Z CZERWINKI & J PETAL. 1972. Ants as agents of soil habitat changes. *Ekol. Pol.* **20**:153-161.
- JENKINSON, DS & JN LADD. 1981. Microbial biomass in soil, measurement and turnover. Pp. 415-472 en: EA Paul & JN Ladd (eds). *Soil biochemistry*. Marcel Dekker. Nueva York.
- JENKINSON, DS & DS POWLSON. 1976. The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. *Soil Biol. Biochem.* **8**:209-213.
- JONES, CG; JH LAWTON & M SHACHAK. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69**:373-386.
- KRISTIANSEN, SM & W AMELUNG. 2001. Abandoned anthills of *Formica polyctena* and soil heterogeneity in a temperate deciduous forest: morphology and organic matter composition. *Eur. J. Soil Sci.* **52**:335-365.
- LAVELLE, P; C GILOT; C FRAGOSO & B PASHANASI. 1994. Soil fauna and sustainable land use. Pp. 291-308 en: I Szabolcs & D Greenland (eds). *Soil resilience and sustainable land use*. CAB International. Wallingford.
- LEVAN, MA & EL STONE. 1983. Soil modification by colonies of black meadow ants in a New York old field. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **47**:1192-1195.
- LOBRY DE BRUYN, LA & AJ CONACHER. 1994. The bioturbation activity of ants in agriculture and naturally vegetated habitats in semi-arid environments. *Aust. J. Soil Res.* **32**:555-570.
- MCCUNE, B & JM MEFFORD. 1997. *Multivariate analysis of ecological data*. Version 3.0. MjM Software Desing. Gleneden Beach.
- MCGINGLEY, MA; SS DHILLION & JC NEUMANN. 1994. Environmental heterogeneity and seedling establishment: ant-plant-microbe interactions. *Ecology* **8**:607-615.
- MEENTEMEYER, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* **59**:465-472.
- NKEM, JN; LA LOBRY DE BRUYN; CD GRANT & NR HULUGALLE. 2000. The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. *Pedobiologia* **44**:609-621.
- ÖHLINGER, R. 1988. Dehydrogenase activity with substrate TTC. Pp. 241-243 en: F Schinner; R Öhlinger; E Kandeler & R Manrgesin (eds). *Methods in soil biology*. Springer. Berlin.
- PARIS, CI. 2001. *La biodiversidad de la mesofauna del suelo de los tacurúes y su rol en la descomposición de Setaria sphacelata*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- PAUL, EA & LE CLARK. 1989. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press. San Diego.
- PEREGO, J. 1996. Guía de pasturas tropicales-subtropicales cultivadas para la provincia de Misiones. INTA Centro Regional Misiones-EEA Cerro Azul. Cerro Azul.
- PURNELL, MF & NM HEIN. 1969. *Los suelos de la Estación Experimental Agropecuaria de Mercedes, provincia de Corrientes*. INTA. Concepción del Uruguay.
- ROGERS, BF & RL TATE III. 2001. Temporal analysis of the soil microbial community along a toposequence in Pineland soils. *Soil Biol. Biochem.* **33**:1389-1401.
- SANTOS, PF; J PHILLIPS & WG WHITFORD. 1981. The role of mites and nematodes in early stages of buried litter decomposition in a desert. *Ecology* **62**:664-669.
- SCHNÜRER, J; M CLARHOLM & T ROSSWALL. 1985. Microbial biomass and activity in an agricultural soil with different organic matter contents. *Soil Biol. Biochem.* **17**:611-618.
- SHUIJIN, H & HC BRUGGEN. 1998. Efficiencies of chloroform fumigation in soil: effects of physiological states of bacterias. *Soil Biol. Biochem.* **30**:1841-1844.
- SPARLING, GP. 1997. Soil microbial biomass, activity and nutrient cycling as indicators of soil health. Pp. 97-119 en: C Pankhurst; BM Doube & VVSR Gupta (eds). *Biological indicators of soil health*. CAB International. Oxon.
- TOYOTA, K; K KITZ & IM YOUNG. 1996. Survival of bacterial and fungal populations following chloroform-fumigation: effects of soil matric potential and bulk density. *Soil Biol. Biochem.* **28**:1545-1547.
- VITOUSEK, PM; DR TURNER; WJ PARTON & RL SANFORD. 1994. Litter decomposition on the Mauna Loa matrix: patterns, mechanism, and models. *Ecology* **75**:418-429.
- VOSSBRINCK, CR; DC COLEMAN & TA WOOLLEY. 1979. Abiotic and biotic factors in litter decomposition

- in a semiarid grassland. *Ecology* **60**:265-271.
- WARDLE, DA. 1999. How soil food webs make plants grow. *Trends Ecol. Evol.* **14**:418-420.
- WAGNER, D; MJF BROWN & DM GORDON. 1997. Harvester ant nests, soil biota and soil chemistry. *Oecologia* **112**:232-236.

