

GNATHAMITERME TUBIFORMANS (ISOPTERA:
TERMITIDAE), ESPECIE CLAVE EN EL DESIERTO
CHIHUAHUENSE

WILLIAM P. MACKAY²

JOHN C. ZAK³

SOLAGNE SILVA

WALTER G. WHITFORD

Department of Biology-Box 3AF
New Mexico State University
Las Cruce , NM 88003
EUA

Folia Entomológica Mexicana No. 73: 29-46 (1987)

¹ Trabajo patrocinado por NSF (Fundación Nacional de Ciencia, EUA), Proyectos números BSR 821529 y BSR 8406708 y por la Fundación de Apoyo a la Investigación del Estado de São Paulo (FAPESP), São Paulo, Brasil, número 85/1937-4.

² y Colegio de Graduados, Escuela Superior de Agricultura, "Hermanos Escobar", Ciudad Juárez, Chih., México.

³ Dirección actual: Department of the Biology, Texas Tech University, Lubbock, Texas.

Recibido para publicación: 5 julio 1986.

Aceptado para publicación: 6 abril 1987.

RESUMEN

En este trabajo se demuestra que las termitas subterráneas, específicamente *Gnathamitermes tubiformans* (Buckley) son una especie clave en el ecosistema del norte del desierto chihuahuense. Estos insectos son los principales organismos que intervienen en la descomposición de la materia orgánica, incluyendo heces de ganado, madera y hojarasca. Son importantes en el ciclo del nitrógeno por su consumo de materia orgánica, por fijar nitrógeno de la atmósfera, por la formación de galerías con altos niveles de nitrógeno y por ser presa de varios depredadores. También incrementan la infiltración de agua en el suelo por medio de sus túneles. Aunque las termitas a veces se consideran como plagas por competir con el ganado en los pastizales, se demuestra que son esenciales en áreas ganaderas por abrir el suelo para infiltración de agua y por ser casi los únicos organismos que atacan y descomponen las heces del ganado.

PALABRAS CLAVE: Isoptera, termitas, descomposición, infiltración nitrógeno pastizales, desiertos, ganado, ecosistema.

ABSTRACT

We demonstrate the importance of subterranean termites, especially *Gnathamitermes tubiformans* (Buckley), as a keystone species in the northern Chihuahuan Desert. They are the most important organisms in the decomposition of organic matter, including cattle feces, wood and leaf litter. They are also important in the nitrogen cycle because they consume organic matter, fix atmospheric nitrogen, produce galleries rich in nitrogen and are prey for various predators. Their tunnels also increase the infiltration of water. Soil termites are sometimes considered pests due to competition with cattle for grass. We show that soil termites are essential in such areas because they open the soil for water in filtration and are essentially the only organisms that attack the cattle feces.

KEY WORDS: Isoptera, termites, decomposition, infiltration, nitrogen, grassland: deserts, cattle, ecosystem.

INTRODUCCIÓN

Uno de los conceptos más importantes en ecología es el de la "especie clave" o "especie dovela" (Keystone) (Paine 1966, 1974; Roughgarden y Feldman, 1975; Yoshiyama y Roughgarden, 1977). Estas especies tienen importancia en la comunidad debido a su impacto en otras especies de la comunidad. Se han hecho experimentos suprimiendo estas especies y la comunidad

cambia en una forma muy drástica. A veces las especies claves de una comunidad son muy obvias, como las estrellas de mar (Paine, 1974), langostas (Mann y Breen, 1972) y elefantes africanos (Laws, 1970). En este trabajo, se presentan datos demostrando que una especie clave no tiene que ser muy obvia, y puede ser tan pequeña como las termitas. La termita subterránea *Gnathamitermes tubiformans* (Buckley) vive en nidos en el suelo del desierto Chihuahuense (Schmidt 1979), incluyendo Nuevo México, Texas y el Estado de Chihuahua (Weesner 1965; observaciones personales). La mayoría de su actividad es subterránea. Durante la época de lluvias (julio a noviembre) se pueden ver las termitas construyendo estructuras de barro cubriendo material orgánico sobre el suelo. Usualmente hay poca evidencia de la presencia de las termitas en la superficie del suelo; por eso son difíciles de estudiar y lo poco que sabemos de su biología se basa en observaciones cuando están activa sobre el suelo (Haverty y Nutting, 1975; Johnson y Whitford, 1975; La Fage *et al.*, 1976; Whitford *et al.*, 1982a; Elkins *et al.*, 1985; Mackay *et al.*, 1985; Mackay *et al.*, 1986, a,b,c). El objetivo de este trabajo es demostrar la función de las termitas en el norte del desierto chihuahuense, y su importancia como especies clave en este ecosistema.

MATERIALES Y MÉTODOS

Area de estudio. Las investigaciones fueron hechas en el área de investigaciones ecológicas. "La Jornada", localizada a 40 km al norte y este de Las Cruces, Municipio de Doña Ana, Nuevo México EUA. La vegetación consiste de plantas anuales como *Baileya multiradiata* Harv., y Gray, *Eriogonum trichopes*, Torr., *Lepidium lasiocarpum* (Nutt.) y perennes: *Erioneuron pulchellum* Takeoka, *Zinnia grandiflora* Nutt., *Xanthocephalum sarothrae* (Pursh) y algunos arbustos, especialmente *Larrea tridentata* (DC) Cov. La precipitación anual es alrededor de 210 mm, de la cual el 55% cae durante julio a septiembre. La temperatura máxima del aire es 40°C durante el verano (julio) y es bajo cero durante parte del invierno (Whitford *et al.*, 1982b).

Exclusión experimental de las termitas. En 1977 se inició un experimento factorial para analizar el efecto de termitas en la descomposición de hojarasca, ciclos de nutrientes y productividad de plantas (Elkins *et al.*, 1985). Se definieron 4 bloques, cada uno de cinco parcelas (30 m x 40 m). Dos parcelas de cada bloque fueron tratadas con 10.3 Kg/ha del insecticida clordano, para eliminar termitas. Se eliminaron también lo artrópodo y nemátodo desde la superficie hasta 20 cm de profundidad. En el otoño de 1978 todos los

artrópodos y otros organismos del suelo, con la excepción de termitas, habían recolonizado el suelo (Elkins, 1983; Whitford y Freckman, datos no publicado). Hasta 1985 no había termitas en las parcelas tratadas.

Estudio de poblaciones de termitas. Usando métodos recomendados por el Dr. William Nutting de la Universidad de Arizona, Tucson, Johnson y Whitford (1975) establecieron series de ocho bloques basados en el trabajo de LaFage *et al.* (1973). Cada bloque consistió de 100 rollos de papel higiénico con espacio de 1 metro entre cada uno en varias comunidades en el área de estudio. Cada rollo estaba cubierto con papel aluminio en todos los lados, con la excepción de la base. Los rollos se pusieron sobre una barra de metal con el lado descubierto en contacto con la superficie del suelo (Fig. 1a). La actividad de las termitas fue observada contando el número de termitas por debajo y por dentro de cada rollo cada dos horas durante el día. Cada rollo se observó solo una vez por día. Los rollos fueron reemplazados cada año en marzo. Hay que dar énfasis de que este método es suficiente para estimar las forrajeras y por eso los números obtenidos son menores que la población real.

También se calculó el número de colonias usando el comportamiento territorial de las termitas. La delimitación de las colonias se hizo mezclando termitas de varios rollos. Cuando pelearon entre sí se concluyó que las termitas eran de colonias diferentes (Schaefer y Whitford, 1981). Una vez que las colonias fueron delimitadas, el número de termitas en una área se pudo calcular multiplicando el número de colonias por el promedio de termitas por colonia. Nutting (comunicación personal) ha determinado que una colonia de *G. perplexus* contiene de 5,000 a 10,000 individuos.

Efecto de temperatura y humedad en la actividad de termitas. Se establecieron 4 parcelas, de 3.5 por 12.5 metros con espacio de 5 metros entre cada una en mayo de 1983 (Mackay *et al.*, 1986b), poniendo sombra en dos parcelas con 3 capas de una tela de nylon de color verde oscuro, suspendidas 20 cm sobre la superficie del suelo, para reducir la insolación solar y la temperatura del suelo. También se instaló un sistema de riego por aspersión en una de las parcelas con sombra y en una parcela sin sombra. La otra parcela sirvió como testigo (sin sombra, ni riego). Así se tuvo un diseño factorial de testigo no modificado: una parcela con sombra, otra con sombra y riego y una con riego solamente. No había arbustos grandes para dar sombra en ninguna de las parcelas.

Se regaron 12 mm de agua a intervalos irregulares durante el verano de 1983 (Mackay *et al.*, 1986b). También todas las parcelas recibieron lluvia natural durante el experimento. A í mismo, se usaron dos psicrómetro (West-

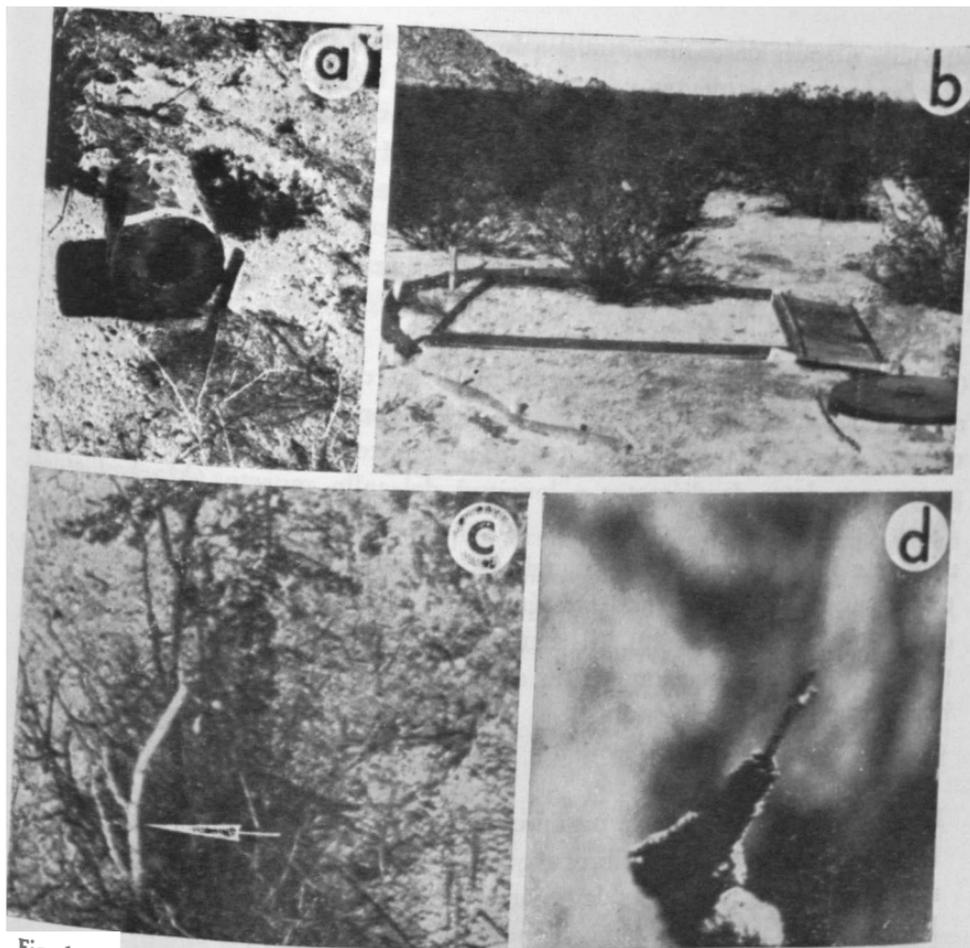


Fig. 1. a) Rollo de papel higiénico usado para estimar poblaciones de termitas subterráneas, b) lote para medir el efecto de termitas en la infiltración de agua en el suelo, c) túnel de barro construido por las termitas sobre un tallo seco de la gobernadora, d) túnel de barro en proceso de construcción por la termita.

cor) a los niveles de 5 y 15 cm de profundidad en cada parcela para determinar el nivel de humedad del suelo. Por último se tomó la temperatura del suelo usando los mismos psicrómetros. Se estableció un sistema de 96 puntos (4 x 24, cerca 0.5 m entre cada uno) en cada parcela. Se colocaron 50 gr de hojarasca (mezcla de *Baileya multiradiata*, *Erioneuron pulchellum*, *Larrea tridentata*, etc.) en hoyos de 12.5 cm de diámetro por 6 cm de profundidad. Había suficiente hojarasca para una capa de 3-4 cm de profundidad en cada hoyo.

Se seleccionaron hoyos al azar y se contaron las termitas en cada hoyo, dos

o tres días después de darles agua. La hojarasca fue revisada para ver el número de termitas por dentro y por debajo de la hojarasca. Al mismo tiempo se tomaron datos de humedad y temperatura usando los psicrómetros y un microvoltímetro (dew point) HR 33T (Westcor Inc.) y la humedad y temperatura entre el suelo y la hojarasca usando una sonda de humedad. Los datos fueron tomados cada 2 hr durante el día, usando cada hoyo solamente una vez. Después de cada experimento (tres veces al año) la hojarasca fue cambiada.

Construcción de galerías sobre el suelo. Una característica de *G. tubiformans* es que construye galerías de barro alrededor de material orgánico sobre el suelo (Fig. 1c). Se colectó este barro en octubre de 1983; al mismo tiempo se tomaron datos de diámetro y longitud del tallo muerto (Mackay *et al.*, 1985). El material fue secado en el laboratorio (60°C, 4 días), y pesado. Así mismo se hicieron análisis de tamaños de partículas usando tamices. El nitrógeno fue analizado usando el método de micro Kjeldahl (manual de Tecator, Digestion System 40). El material fue molido hasta que pasó por un tamiz No. 40. Las muestras fueron colocadas en el digestor Tecator por una hora hasta que la temperatura llegó a 370°. Por último se dejó una hora adicional a 370°.

Descomposición de materia orgánica. La hojarasca se colocó en bolsas (15 x 15 cm) de malla de vidrio fibrosa, que fue sellada con un hierro caliente. Las muestras eran de 10 a 15 gr de hojarasca expuesta al aire libre por varios días. Las muestras fueron colectadas después de iniciar los experimentos, a las 8:00 de la mañana (ver Mackay *et al.*, 1986b para detalles). Los microartrópodos fueron extraídos en embudos de Tullgren modificados, usando calor de focos de 60 watos por 72 horas (Santos *et al.*, 1978). Estos organismos fueron colectados en agua en lugar de alcohol, porque es mucho más eficiente (Whitford, datos no publicados). Después la hojarasca fue puesta a secar (60°C por 72 hs) y quemada en un horno mufla (600° por 8 hr) para determinar el porcentaje de materia orgánica, de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$\% \text{ M. O.} = \frac{F - ((A - CI)/S)}{I} \times 100.$$

Donde: **M.O.** = materia orgánica; **F** = peso final de muestra (seco, 60° por 3 días); **A** = ceniza final de la muestra (proporción); **C** = ceniza inicial de la muestra (proporción); **I** = peso seco inicial (basado en el peso seco al aire multiplicado por un factor de corrección después de secar la hojarasca inicial a 60° por 3 días, con diez réplicas); **S** = ceniza del suelo debajo de la bolsa que es similar al suelo que ha entrado a la bolsa (proporción).

Efecto de las termitas en la infiltración de agua en el suelo. Estableciendo lotes de 2 metros cuadrados en bloques con termitas ausentes y presentes, se pudo determinar el efecto de termitas en la infiltración de agua en el suelo (Elkins *et al.*, 1985). Había un borde de metal alrededor de cada lote el cual dirigía el escurrimiento de agua hasta un delantal de metal que descargaba el agua por un conducto (diámetro 15 cm) que entraba a un barril (Fig. 1b). Colectamos y medimos la cantidad de agua después de las lluvias naturales o de pués de cada riego artificial.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Poblaciones de termitas. La densidad de termitas en el área de estudio se ha estimado en 1.2×10^7 individuos por hectárea, con una biomasa de 30,000 g por hectárea. Estos totales se basan solamente en el número de forrajeras que encontramos en los rollos de papel higiénico, y las poblaciones actuales deben ser superiores. Nuestras estimaciones de densidad de termitas son como 50% de las de Ueckert *et al.* (1976) en la misma especie. Usando los números, aunque son aproximaciones bajas, se puede ver que la población y biomasa de termitas en el norte del desierto chihuahuense son muy grandes. En estas regiones se pueden poner 0.009 cabezas de ganado por hectárea o 3,125 gr por hectárea. La biomasa de termitas es como diez veces la del ganado en el área.

Las termitas son más activas en el otoño (Fig. 2), cuando hay lluvias estacionales. A finales de noviembre hasta mediados de febrero, no hay actividad debido a las temperaturas bajas. La modificación de la temperatura y humedad del suelo mostraron que la humedad en los primeros 5 cm del suelo era el factor principal en limitar la actividad de termita (Mackay *et al.*, 1986b). No notamos respuestas de las termitas a las diferencias en temperatura, aunque se incrementa la densidad de ácaros en las parcelas con temperaturas más bajas (Mackay *et al.*, 1986b). Otros ecólogos han reportado que la actividad de la termita sobre el suelo está controlada por la temperatura y humedad del suelo (Kofoid, 1934; Kemp, 1955; Smythe and Williams, 1972; Haverty *et al.*, 1974; Haverty y Nutting, 1976; LaFage *et al.*, 1976). Ueckert *et al.* (1976) demostraron que solamente cuando había alta precipitación la temperatura del suelo era el principal parámetro para determinar la actividad de *G. tubiformans*. La importancia de la humedad es lógica debido a que el integumento de las termitas es delicado y susceptible a la pérdida de agua por evaporación (Ueckert *et al.*, 1976). Aparentemente la precipitación

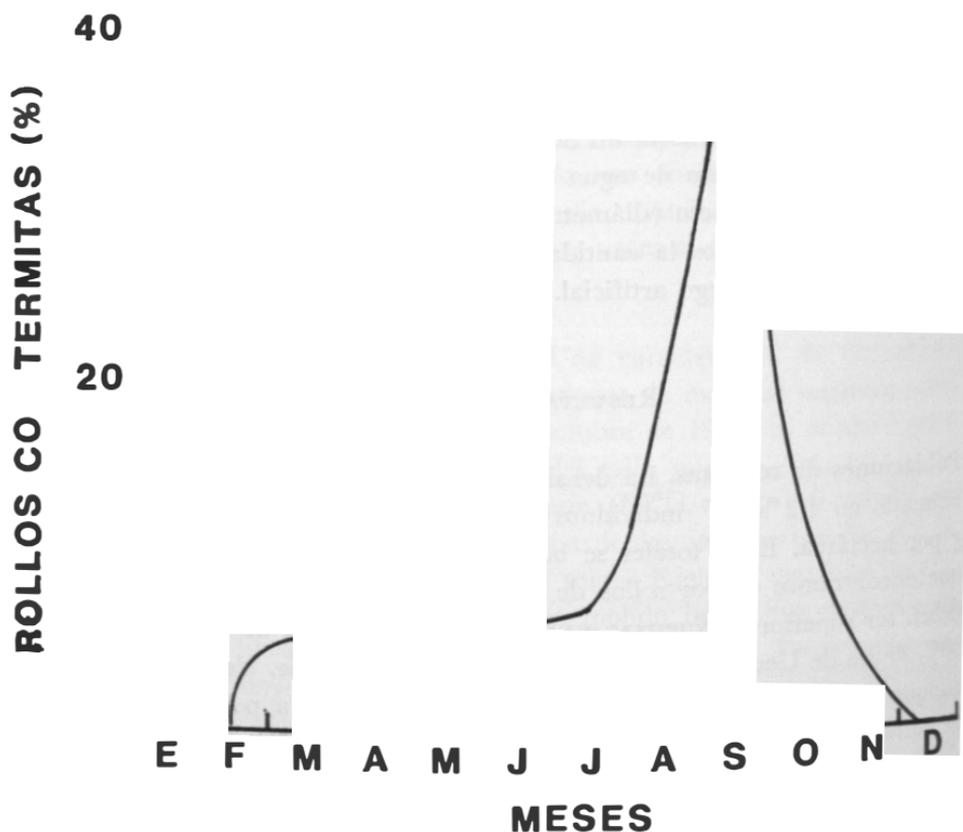


Fig. 2. Variación estacional en la actividad de termitas en rollos de papel higiénico.

estacional en el otoño en el norte del desierto chihuahuense es el factor principal para determinar la máxima actividad de las termitas en esta época

Construcción de galerías sobre materia orgánica. Cuando el suelo está húmedo (en el otoño), *G. tubiformans* construye túneles de barro alrededor de tallos muertos de plantas (Fig. 1c). Cada termita lleva una partícula de suelo en sus mandíbulas y la cementa con su excremento para formar el tubo (Fig. 1d). Estas galerías pueden proteger a las termitas de la desecación mientras están comiendo en el tallo, o pueden proteger a las termitas de los depredadores. Mackay *et al.* (1985) presentan un análisis detallado del proceso. Las termitas consumen solamente la superficie del tallo, la capa que es más alta en nitrógeno (Mackay, *loc. cit.*).

Importancia de termitas en la descomposición de materia orgánica. Varios ecólogos han mostrado que las termitas son muy importantes en la descom-

posición de materia orgánica (Whitford *et al.*, 1982a; Ebert y Zedler, 1984; Harmon *et al.*, 1985; Silva *et al.*, 1985; Mackay *et al.*, 1986c). Las termitas consumen hasta 100% de la materia orgánica en el desierto chihuahuense (Whitford *et al.*, 1982a) y pueden reducir el periodo medio para la descomposición de los restos de ocotillo en el Desierto Colorado de 29 a 17 años (Ebert y Zedler, 1984). Se hizo también una comparación de la descomposición de hojarasca de *Erioneuron pulchellum* en lotes con termitas ausentes y presentes (Silva *et al.*, 1985). Después de un año, 50% de la masa orgánica había desaparecido en lotes con termitas comparado con solo 20% en lotes sin termitas (Fig. 3).

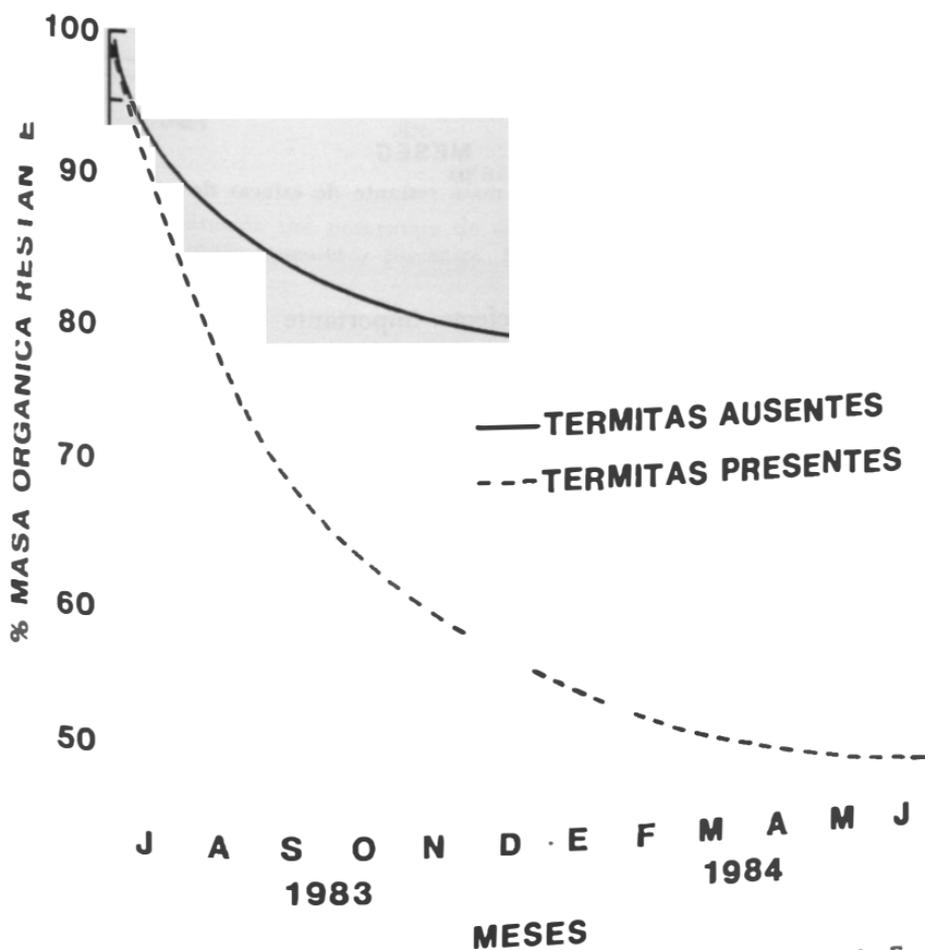


Fig. 3. Comparación del porcentaje de masa orgánica restante en muestras de *Erioneuron pulchellum* en los lotes con termitas ausentes y presentes.

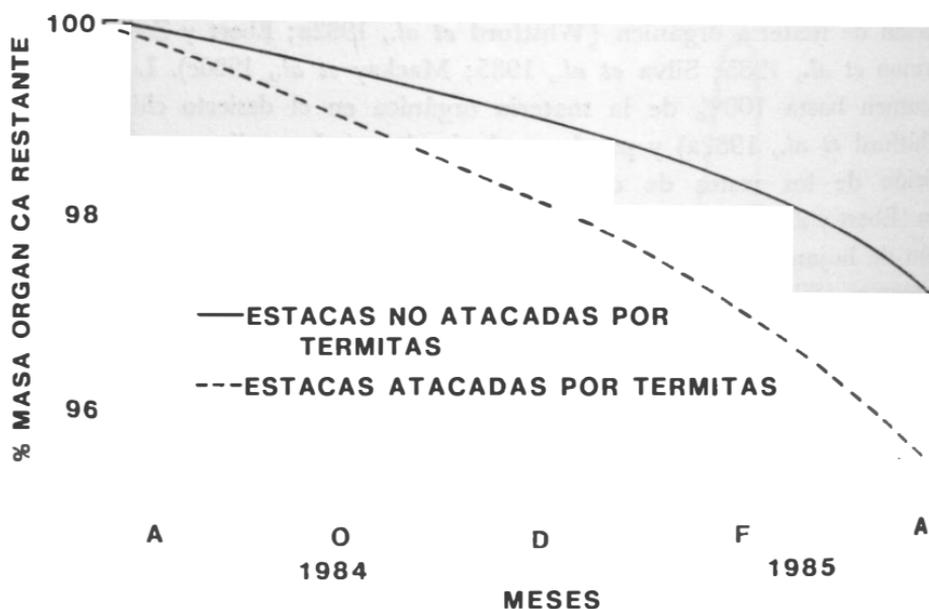


Fig. 4. Comparación del porcentaje de masa restante de estacas de gobernadora atacadas y no atacadas por termitas.

También las termitas tienen un efecto importante en la descomposición de madera en el desierto. Las estacas de madera de gobernadora atacadas por termitas pierden masa más rápidamente que las estacas no atacadas (Fig. 4).

La mayoría del área del desierto chihuahuense es utilizada para ganadería. En estas áreas, las heces usualmente se secan antes de que otros insectos (Scarabaeidae, larvas de Diptera, etc.) puedan colonizar el sustrato. Los principales insectos en la descomposición de heces en éstas áreas son las termitas (Whitford *et al.*, 1982a). En una comparación de lotes con termitas ausentes y presentes, la descomposición de heces de ganado fue mucho más alta en los lotes con termitas presentes (Fig. 5). La pérdida de masa fue poca hasta la época de lluvias, cuando las heces perdieron 50% de su biomasa. Las termitas son casi los únicos organismos en esta región que consumen heces de ganado. Hay muchos otros ejemplos sobre la importancia de las termitas en la descomposición de materia orgánica en desiertos (Mackay *et al.*, 1986c).

Las termitas tienen una función muy importante en el proceso de descomposición en el desierto (Fig. 6). La madera llega al sistema por acción del viento, nevadas y daño causado por escarabajos. La hojarasca cae a la superficie del suelo por acción de las sequías, cambios en temperatura, el viento y daño causado por mamíferos, especialmente liebres (Steinberger y Whit-

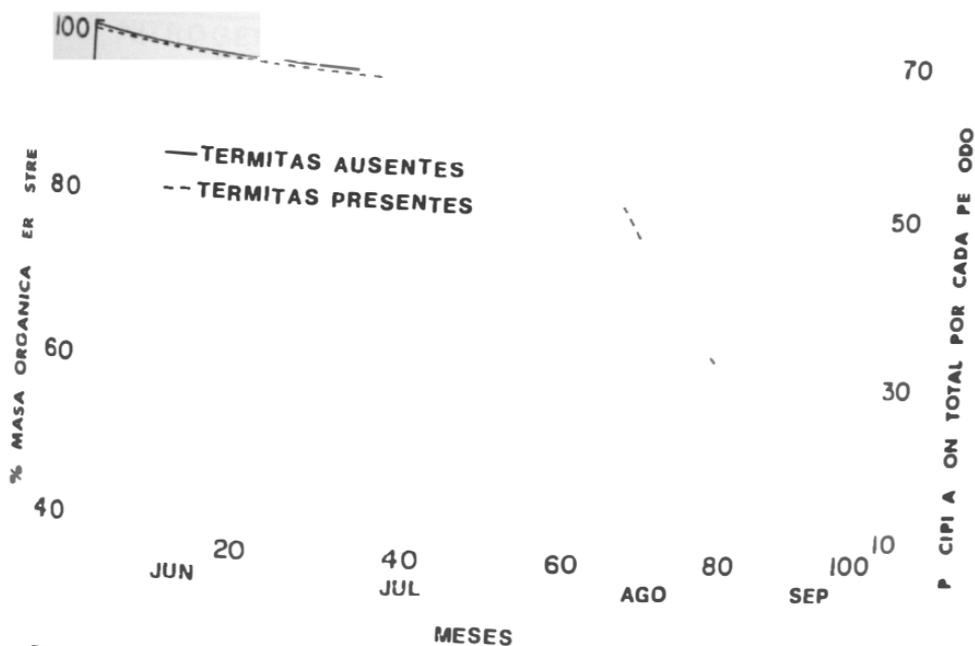
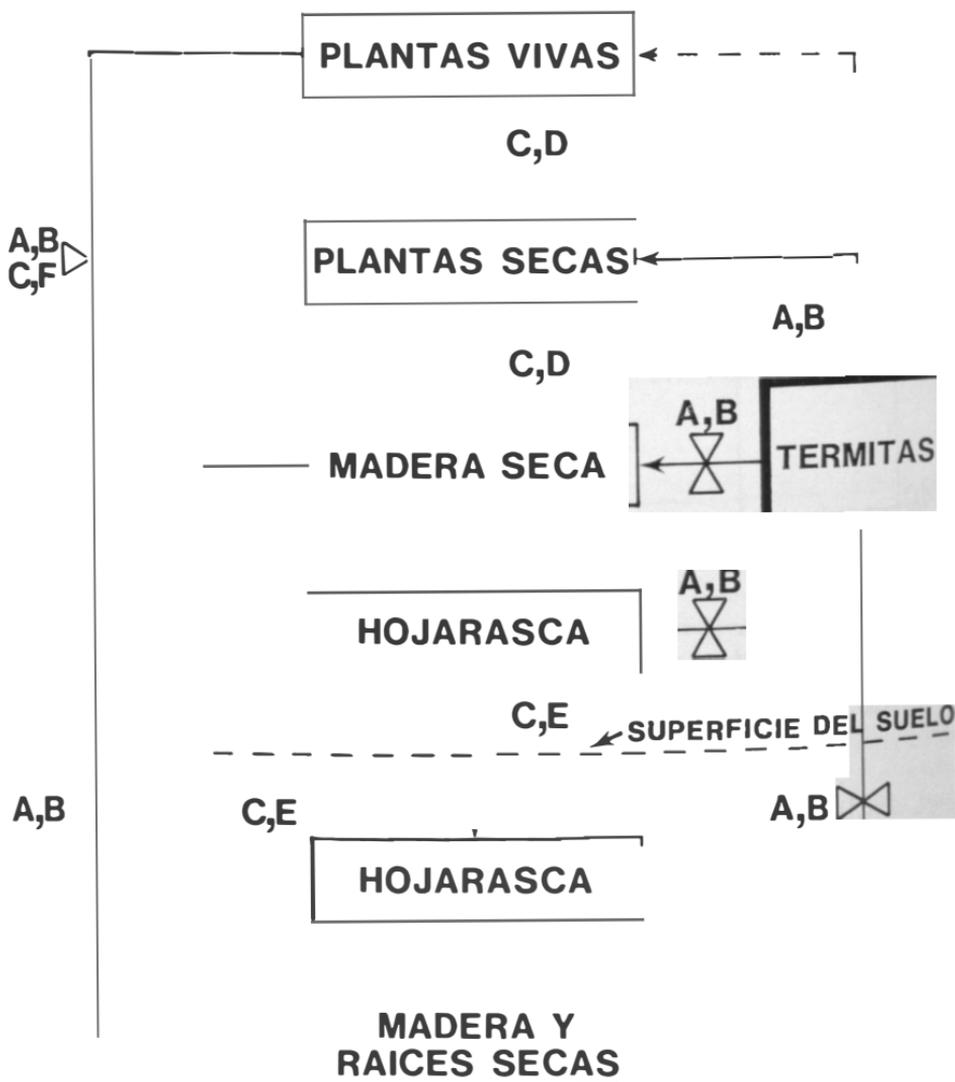


Fig. 5. Comparación del porcentaje de masa orgánica restante de heces de ganado en lotes con termitas ausentes y presentes. El área sombreada indica la cantidad total de lluvias.

ford, 1983). Las temperaturas extremas y las sequías, secan las raíces. Toda esta materia orgánica es atacada por las termitas de los tallos muertos y en pie hasta cuando caen al suelo. También atacan materia orgánica que está cubierta con suelo, a causa del viento, escurrimiento de aguas o acción de mamíferos que excavan el suelo. Las raíces muertas son también atacadas por las termitas. Como mencionamos antes, la actividad de las termitas está controlada por la humedad del suelo y posiblemente en el invierno por temperaturas bajas.

Termitas y el ciclo de nitrógeno. Una parte significativa del ciclo del nitrógeno en estos sitios ocurre a través de las termitas (Fig. 7, ver a Schaefer, Whitford, 1981 para más detalles). Las termitas obtienen nitrógeno de varios materiales orgánicos: plantas anuales, pastizales y hojarasca, proporcionandoles 140 gr por hectárea al año. Cuando comen la superficie de los tallos muertos, utilizan los tejidos con niveles altos de nitrógeno (Mackay *et al.*, 1985) (Fig. 8). Las bacterias de los intestinos de las termitas tienen la capacidad de fijar el nitrógeno de la atmósfera (Benemann, 1973; Breznak *et al.*, 1973; French *et al.*, 1976; Schaefer y Whitford, 1979, 1981; Prestwich



A.—Precipitación (frecuencia, intensidad, patrón espacial)

B—Temperatura (diurna, estacional)

C—Viento

D—Nieve, Daño causado por insectos

E—Excavación por Roedores

F—Daño causado por la acción de comer, especialmente por liebres

Fig. 6. Representación de la función de las termitas en la descomposición de materia orgánica en el desierto chihuahuense.

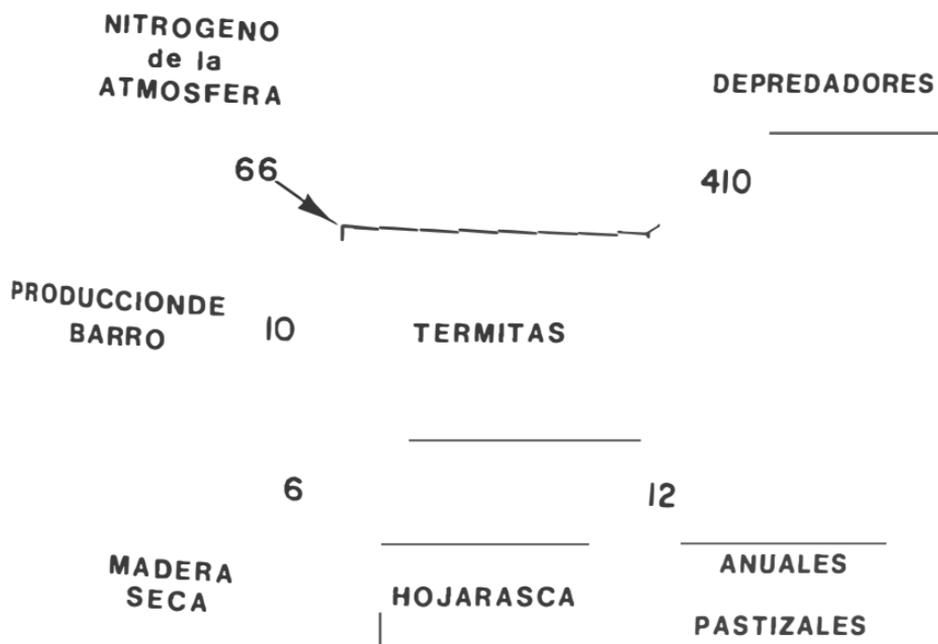


Fig. 7. Función de las termitas en el ciclo del nitrógeno en el norte del desierto chihuahuense. Los números indican gramos de nitrógeno transferidos por año por hectárea.

et al., 1980; Prestwich y Bentley, 1981, 1982; Lovelock, *et al.*, 1985). Aunque se puede determinar en el laboratorio la cantidad de nitrógeno fijado, no está determinado si la flora intestinal lo hace en condiciones naturales. Schaefer y Whitford (1981) estimaron que las termitas podrían fijar hasta 66 gramos por año/hectárea. También las raíces de las plantas muertas podrían proporcionar nitrógeno a las termitas (Mackay *et al.*, 1986c). Basado en los estudios de Schaefer y Whitford (1981), 879 g de N por hectárea son incorporados en la biomasa de las termitas cada año. De esta cantidad, 510 gr son transferidos cada año por construcción de barro y depredación. La depredación constituye un 80% del flujo de nitrógeno de las termitas.

También las termitas pueden ser un sumidero de nitrógeno (Schaefer y Whitford, 1981; Parker *et al.*, 1982). Las termitas relocalizan grandes cantidades de materia orgánica en sus túneles profundos en el suelo evitando que las plantas utilicen estos nutrientes. Además las termitas canibalizan individuos viejos, enfermos o muertos (Mackay *et al.*, 1986c). El nivel del nitrógeno en suelos de lotes sin termitas es significativamente más alto (niveles de 0-20 cm) que en suelos con termitas presentes (Parker *et al.*, 1982).

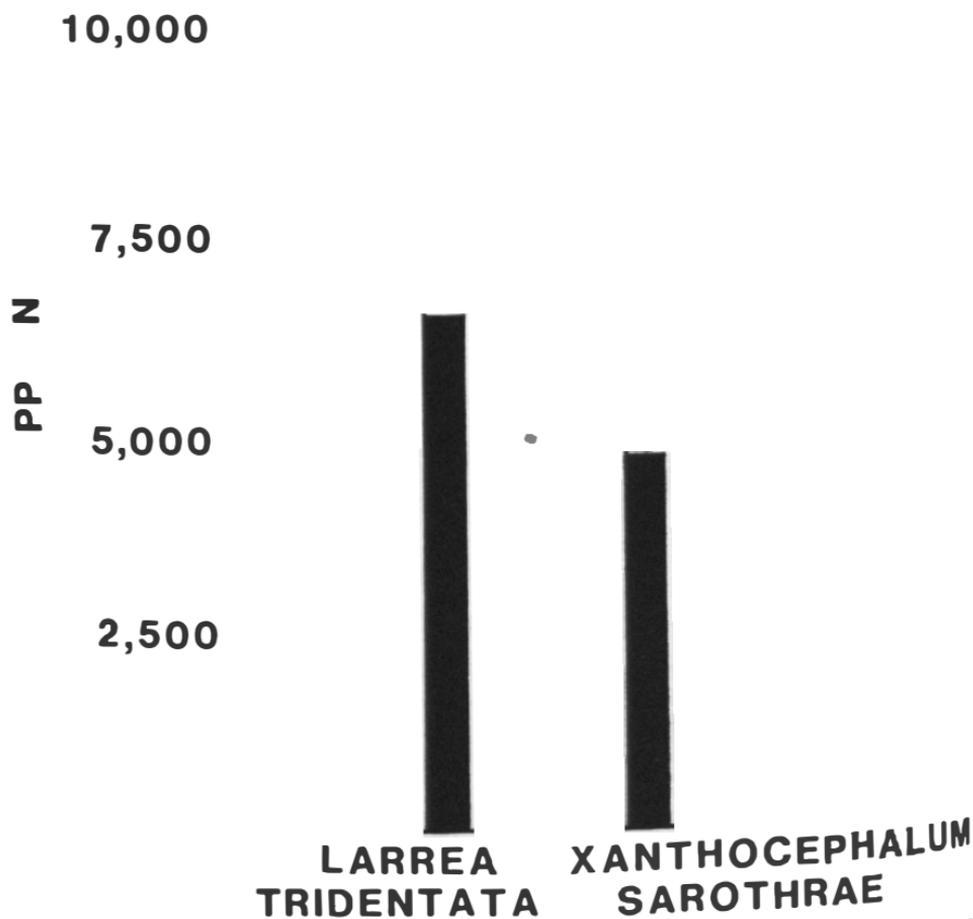


Fig. 8. Comparación de cantidad de nitrógeno en la superficie de tallos de *Larrea* y *Xanthocephalum* no utilizados por termitas (barras en blanco) y después de su utilización (barras en negro) por termitas.

Efecto de termitas en la infiltración de agua. Whitford y Ward (manuscrito no publicado) establecieron lotes (Fig. 1b) en áreas con termitas ausentes y presentes. Lotes sin termitas empezaron a escurrir dentro de 5 minutos del inicio de un riego artificial (Fig. 9). Los lotes con termitas empezaron a escurrir solamente después de 15 minutos. El volumen total de escurrimiento fue mayor en los lotes sin termitas. Elkins *et al.* (1986) reportan que por exclusión de *G. tubiformans* se disminuye la infiltración de agua debido a la ausencia de los túneles de las termitas que permiten la entrada de agua en áreas más profundas del suelo.

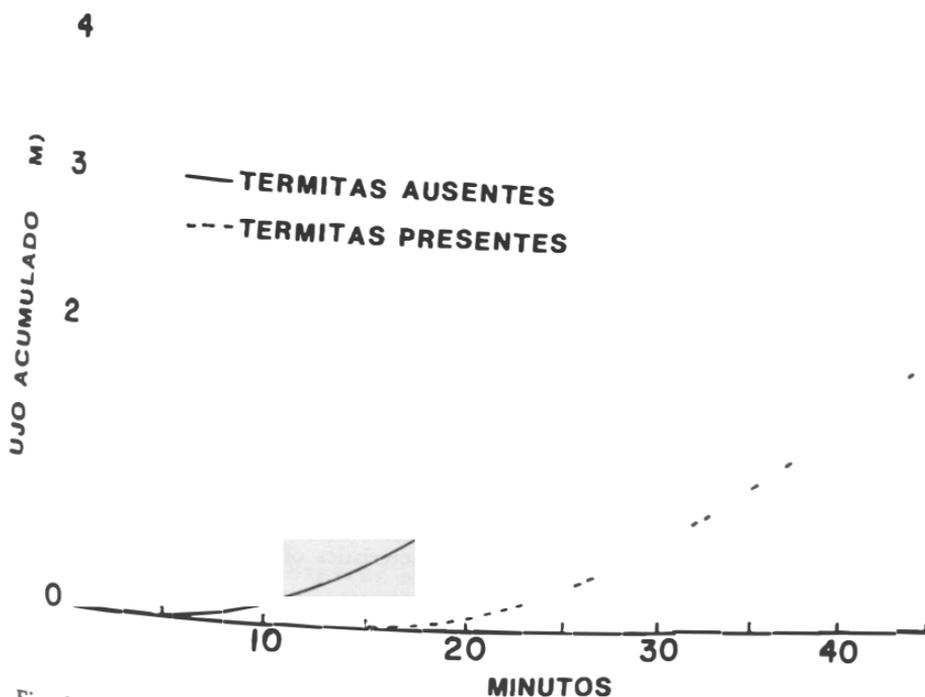


Fig. 9. Esgurrimiento de agua en lotes con termitas ausentes y presente.

CONCLUSIONES

Se ha demostrado que las termitas subterráneas tienen la función de especie clave en la parte norte del desierto chihuahuense. Son los organismos principales en la descomposición de materia orgánica y en el ciclo del nitrógeno. Aunque las termitas consumen solamente materia orgánica muerta, han sido caracterizadas como plaga por comer en pastizales y a veces competir con el ganado (Bodine and Ueckert, 1975; Spears *et al.*, 1975; Haefler and Whitford, 1981) y ha sido sugerido un tratamiento con insecticidas. Con la importancia que tienen en los ciclos de nutrientes, en la infiltración del agua, y siendo casi los únicos organismos que descomponen las heces del ganado, el tratamiento con insecticidas sería más perjudicial que benéfico para este tema desértico.

AGRADECIMIENTOS

A la Lic. Emma Mackay por la revisión crítica y supervisión al manuscrito, a la Srita Ramona Parra por pasar el manuscrito a máquina, a la Fundación Nacional de Ciencia (National Science Foundation), por todo el apoyo.

que nos ha proporcionado, y a la Fundación de Apoyo a la Investigación del Estado de São Paulo, FAPESP, Brasil, 85-1937-4.

LITERATURA CITADA

- BENEMANN, J. R. 1973. Nitrogen fixation in termites. *Science* 181:164-165.
- BODINE, M. C. and D. M. UECKERT. 1975. Effect of desert termites on herbage and litter in a sohrgrass ecosystem in west Texas. *J. Range Manage.* 28:353-358.
- BREZNAK, J. A., W. J. BRILL, J. W. MERTINS and H. COPPEL. 1973. Nitrogen fixation in termites. *Nature* 244:577-580.
- EBERT, T. A. and P. H. ZEDLER. 1984. Decomposition of ocotillo (*Fouquieria splendens*) wood in the Colorado desert of California. *Amer. Midl. Nat.* 111:143-147.
- ELKINS, N. Z. 1983. Potential mediation by desert subterranean termites in infiltration, run-off, and erosional soil loss on a desert watershed. Disertación de Ph. D., New Mexico State University.
- ELKINS, N. Z., G. V. SABOL, T. J. WARD and W. G. WHITFORD. 1986. The influence of subterranean termites on the hydrological characteristics of a Chihuahuan desert ecosystem. *Oecologia*. 68:521-528.
- FRENCH, J. R., G. L. TURNER and J. F. BRADBURY. 1976. Nitrogen fixation by bacteria from the hindguts of termites. *J. Gen. Microbiol.* 95:202-207.
- HARMON, M. E., J. F. FRANKLIN, F. T. SWANSON, P. SOLLINS, S. V. GREGORY, J. D. LATTIN, N. H. ANDERSON, S. P. CLINE, N. G. AUMEN, J. R. SEDILL, G. W. LIENKAEMPER, K. CROMAK, JR. and K. W. CUMMINS. 1985. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. En: *Advances in Ecological Research, Academic Press.* (in Press).
- HAVERTY, M. I., J. P. LAFAGE and W. L. NUTTING. 1974. Seasonal activity and environmental control of foraging of the subterranean termite *Heterotermes aureus* (Snyder) in a desert grassland. *Life Sci.* 15:1091-1101.
- HAVERTY, M. I., and W. L. NUTTING. 1975. Density, dispersion and composition of desert termite foraging populations and their relationship to superficial dead wood. *Environ. Entomol.* 4:480-486.
- HAVERTY, M. I. and W. L. NUTTING. 1976. Environmental factors affecting the geographical distribution of two ecologically equivalent termite species in Arizona. *Am. Midl. Nat.* 95:20-27.
- JOHNSON, K. A. and W. G. WHITFORD. 1975. Foraging ecology and relative importance of subterranean termites in Chihuahua desert ecosystems. *Environ. Entomol.* 4:66-70.
- KEMP, P. B. 1955. The termites of northeastern Tanganyika: their distribution and biology. *Bull. Entomol. Res.* 46:113-135.
- KOFOID, C. A. 1934. Climatic factors affecting the local occurrence of termites and their geographical distribution, pp. 13-21. En: C. A. Kofoid (ed.). *Termites and Termite Control*. 2nd. ed., Univ. of Calif. Press. Berkeley.
- LA FAGE, J. P., W. L. NUTTING and M. I. HAVERTY. 1973. Desert subterranean termites: A method for studying foraging behavior. *Environ. Entomol.* 2:954-956.
- LAFAGE, J. P., M. I. HAVERGY and W. L. NUTTING. 1976. Environmental factors correlated with the foraging behavior of a desert subterranean termite *Gnathamitermes perplexus* (Banks) (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology* 2:155-169.
- LAWS, R. M. 1970. Elephants as agents of habitat and landscape change in east Africa. *Oikos* 21:1-15.
- LOVELOCK, M., R. W. O'BRIEN and M. SLAYTOR. 1985. Effect of laboratory containment on the nitrogen metabolism of termites. *Insect Biochem.* 15:503-509.
- MACKAY, W. P., J. H. BLIZZARD, J. J. MILLER and W. G. WHITFORD. 1985. An analysis

- of above ground gallery construction by the subterranean termite *Gnathamitermes tubiformans* (Isoptera: Termitidae). *Environ. Entomol.* 14:470-474.
- MACKAY, W. P., M. FISHER, S. SILVA and W. G. WHITFORD. 1986a. The effect of nitrogen, water and sulfur amendments on surface litter decomposition in the Chihuahuan Desert. *J. Arid Environ.* (En prensa).
- MACKAY, W. P., S. SILVA, D. C. LIGHTFOOT, M. I. PAGANI and W. G. WHITFORD. 1986b. The effect of increased soil moisture and reduced soil temperature on a desert soil arthropod community. *Amer. Midl. Nat.* (En prensa).
- MACKAY, W. P., J. C. ZAK y W. G. WHITFORD. 1986c. The importance of subterranean termites in the northern Chihuahuan Desert. In: *Animal Plant Interactions in North American Deserts*. Justin Schmidt (ed.). Southwestern Region, American Association for the Advancement of Sciences (in press).
- MANN, K. H. y P. A. BREEN. 1972. The relationship between lobster abundance, sea urchins, and kelp beds. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 29:603-605.
- PAINE, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Natur.* 100: 65-75.
- PAINE, R. T. 1974. Interidal community structure. *Oecologia* 15:93-120.
- PARKER, L. W., H. G. FOWLER, G. ETTERS HANK and W. G. WHITFORD. 1982. The effects of subterranean termite removal on desert soil nitrogen and ephemeral flora. *J. Arid Environ.* 5:53-59.
- PRESTWICH, G. D., B. L. BENTLEY and E. J. CARPENTER. 1980. Nitrogen sources for neotropical nasute termites: fixation and selective foraging. *Oecologia* 46:397-401.
- PRESTWICH, G. D. and B. L. BENTLEY. 1981. Nitrogen fixation by intact colonies of *Nasutitermes corniger*. *Oecologia* 49:249-251.
- PRESTWICH, G. D. and B. L. BENTLEY. 1982. Ethylene production by the fungus comb of macrotermitines (Isoptera, Termitidae): A caveat for the use of the acetylene reduction assay for nitrogenase activity. *Sociobiology* 7:145-152.
- ROUGHGARDEN, J. and M. FELDMAN. 1975. Species packing and predation pressure. *Ecology* 56:489-492.
- SANTOS, P. F., E. DEPREE and W. G. WHITFORD. 1978. Spatial distribution of litter and microarthropods in a Chihuahuan desert ecosystem. *J. Arid Environ.* 5:53-59.
- SCHAEFER, D. A. and W. G. WHITFORD. 1979. Nitrogen fixation in desert termites. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 60:128.
- SCHAEFER, D. A. and W. G. WHITFORD. 1981. Nutrient cycling by the subterranean termite *Gnathamitermes tubiformans* in a Chihuahuan Desert ecosystem. *Oecologia* 58: 277-283.
- SCHMIDT, R. H. 1979. A climatic delineation of the 'real' Chihuahuan Desert. *J. Arid Environments* 2:243-250.
- SILVA, S., W. P. MACKAY and W. G. WHITFORD. 1985. The relative contribution of termites and microarthropods to fluff grass litter disappearance in the Chihuahuan Desert. *Oecologia* 67:31-34.
- MYTHE, R. V. y L. H. WILLIAMS. 1972. Feeding and survival of two subterranean termite species at constant temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 65:226-229.
- SPEARS, B. M., D. N. UECKERT and T. L. WHIGHAM. 1975. Desert termite control in short-grass prairie: effect on soil physical properties. *Environ. Entomol.* 4:899-904.
- STEINBERGER, Y. y W. G. WHITFORD. 1983. The contributions of shrub pruning by jackrabbits to litter input in a Chihuahuan Desert ecosystem. *J. Arid Environ.* 6: 183-187.
- UECKERT, D. N., M. C. BODINE and B. M. SPEARS. 1976. Population density and biomass of the desert termite *Gnathamitermes tubiformans* (Isoptera: Termitidae) in a short grass prairie: Relationship to temperature and moisture. *Ecology* 57:1273-1280.
- WEESNER, F. M. 1965. The termites of the United States. The National Pest Control Association. 70 pp.
- WHITFORD, W. G., Y. STEINBERGER and G. ETTERS HANK. 1982a Contributions of ub-

terranean termites to the "economy" of Chihuahuan desert ecosystems. *Oecologia* 55:298-302.

WHITFORD, W. G., R. REPASS, L. PARKER and N. ELKINS. 1982b. Effects of initial litter accumulation and climate on litter disappearance in a desert ecosystem. *Am. Midl. Nat.* 108:105-110.

YOSHIYAMA, R. and J. ROUGHGARDEN. 1977. Species packing in two dimensions. *Amer. Natur.* 111:107-121.