

**DIVERSIDAD DE ESPECIES DE HORMIGAS CORTADORAS
Y TERMITAS DE TUMULO EN CUANTO A LA SUCESION
VEGETAL EN PRADERAS PARAGUAYAS**

H.G. FOWLER y B.L. HAINES

*Department of Entomology & Economic Zoology, Rutgers
The State University, New Brunswick, New Jersey 08903 U.S.A.*

*y
Department of Botany, University of Georgia
Athens, Ga. 30602 U.S.A.*

RESUMEN

Comunidades de plantas, termitas y hormigas cortadoras fueron estudiadas en praderas en Paraguay. Las diversidades de especies de hormigas cortadoras demostraron una asociación negativa a las diversidades de especies de termitas. Las cosechadoras de pastos se relacionaron con una baja diversidad de especies de pastos, y un patrón similar se demostró entre las cosechadoras de plantas de hoja ancha y la diversidad de especies de plantas de hoja ancha. Estos patrones sugieren que las hormigas cortadoras, y posiblemente las termitas, favorecen una diversidad inferior de plantas de su recurso alimenticio principal. Mediante los análisis de componentes principales y factores comunes, las relaciones entre las diversidades de especies de hormigas cortadoras, termitas y plantas sugieren que ellas podrían influir a los suelos, y consecuentemente la sucesión vegetal. La regulación de poblaciones de *Atta capiguara* por modos dependientes de la densidad sugiere que la competencia entre especies puede establecer las comunidades. Además, existió una asociación altamente negativa entre las diversidades de especies de termitas y de hormigas cortadoras, la cual sugiere que hay competencia entre ambas. Se plantea la posibilidad de que las termitas y hormigas cortadoras, mediante complementación entre las cofradías de cosechadoras, pueden mantener comunidades vegetales en condiciones de desclimax, sobre todo en habitats saturados con colonias de estos insectos sociales.

SUMMARY

Species diversity in leaf-cutting ants and mound-building termites related to vegetal succession in Paraguayan grasslands.

Species diversities of leaf-cutting ants and mound-building termites were studied along successional strata in Pleistocene Paraguayan grasslands. Termites and leaf-cutting ants are implicated in altering the soil dynamics of the successional strata through principal component and factor analytic examinations. This effect may be produced directly, through their constructions, or indirectly, through their preferential harvesting of plant species. Strong negative associations were found between termite and leaf-cutting ant diversities, suggesting competition between these two groups. The diversities of the major vegetative resource, either grasses or dicots, was inversely related to the species of ants or termites that exploited them. For grass-harvesting species, for example, these were associated with a low grass species diversity. This suggests that preferential harvesting may maintain a low species diversity of their major food type. Evidence is given for density-dependent colony age structuring in *Atta capiguara*, strongly implying the role of competition in stabilizing communities. Through guild structuring, entailing specializations on vegetative resources, it is hypothesized that a balanced grass and forb species diversity can be maintained. It is also hypothesized that a disturbed habitat can be maintained at a disclimax due to the effects of preferential harvesting within guilds, and to the concomitant changes in the soil mineral dynamics influenced by termites and leaf-cutting ants.

Las hormigas cortadoras (*Atta* y *Acromyrmex*) y las termitas de túmulo son elementos muy característicos de la fauna de las zonas subtropicales sureñas de Sud América. Pese a ser la plaga principal de la agricultura neotropical (Cramer, 1967), desconocemos la ecología y el comportamiento de la mayor parte de las especies. En cuanto a las termitas de túmulo, encontramos un patrón similar (Araujo, 1970). Al contrario a las termitas, las hormigas cortadoras alcanzan una riqueza de especies mas elevada en los subtropicos sureños que en los trópicos. Hasta 7 especies de hormigas cortadoras pueden coexistir en comunidades estructuradas (Fowler, 1983), pero al igual que las termitas, llegan a ser elementos dominantes debido a su abundancia y patrones complejos de comportamientos. Aún en comunidades ricas de especies de hormigas cortadoras y termitas, las especies poseen especializaciones de comportamiento y ecología que las permiten coexistir en cofradías (guilds).

Debido a la poca atención que se ha prestado a los insectos sociales del subtrópico neotropical, se ha llegado a formular pocas cuestiones acerca de la ecología de comunidad de los mismos. Aún los patrones básicos de colonización y las relaciones de las especies con los demás elementos bióticos y

abióticos no se han examinado. Empero, para las hormigas cortadoras, sabemos que las incidencias de colonias son altamente correlacionados con el grado de la modificación del habitat por el hombre (Eidmann, 1935 ;Fowler, 1983). No obstante, sabemos poco sobre las acciones de las hormigas cortadoras y de las termitas sobre las comunidades vegetales en las cuales viven, con la excepción de la influencia de los nidos sobre la sucesión vegetal localizada (Bucher y Zuccardi, 1967 ;Fowler, 1977 ;Jonkman, 1978 ;Mac Fayden, 1950 ;Glover, Trump y Wateridge, 1964).

Las investigaciones que presentamos a continuación fueron realizadas para examinar la diversidad de especies dentro de comunidades de hormigas cortadoras y termitas de túmulo con respecto a las variables principales de la sucesión. Un análisis más detallado de todos los componentes será presentado en otra parte (Fowler y Haines, 1983). Los estudios se realizaron en el Departamento de Caaguazú, Paraguay, en 1975 y 1976. Se recolectaron datos sobre hormigas cortadoras, termitas de túmulo, plantas y suelos de campos que varían de edad, estimada por el tiempo desde el último disturbio (arado) por el hombre. Estos terrenos fueron propiamente «campos cerrados», los cuales originalmente eran dominados por arbustos, como *Camponesia* (Mirtaceae), hierbas leguminosas y pastos bajos, sobre todo en los campos abierto (Anonimo, 1959). Esta praderas ocuren como islas rodeadas por bosques subtropicales. Estas islas cuentan con una vegetación pleistocénica muy disimular a la vegetación de derivación más reciente.

PATRONES DE LA SUCESION

Se tomaron muestras de 5 etapas de sucesión, las cuales se llamaran a continuación por su código :

Etapa	Tiempo desde disturbio	historia
a	~ 0.5 años	campo de algodón, en cultivo
b	~ 1.0 años	maizal, dejado al barbecho
c	~ 3.0 años	maizal, plantado con pasto Bermuda
d	~ 10.0 años	soya, abandonado hace 10 años
e	>100.0 años	nunca aprovechado, con arbusto

Los patrones de distribución de hormigas cortadoras, termitas de túmulo, y plantas de hoja ancha y pastos se presentan en las Figuras 1 a 3. Las termitas (Fig. 1, mano izquierda) y las hormigas cortadoras (Fig. 1, mano derecha) demostraron mayor abundancia en la etapa *d*. Se registraron además

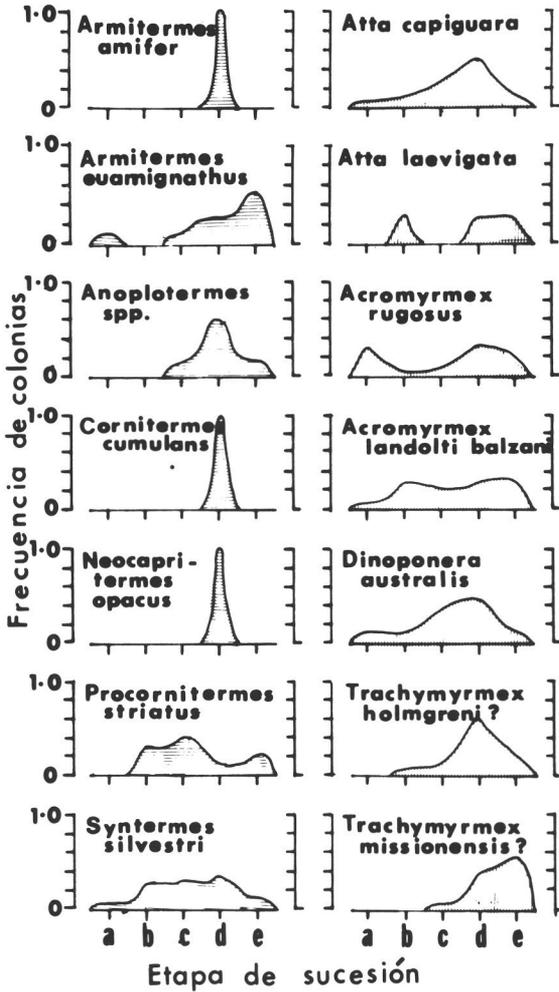


Fig. 1 — La distribución sucesional de hormigas cortadoras y termitas. Los valores representan la contribución proporcional del estrato a la representación total de colonias de la especie en todos los estratos.

Fig. 1 — Successional distribution of leaf-cutting ants and termites, given as the percent contribution to the total representation of the species along all successional strata.

otras hormigas (Fig. 1). Entre ellas se incluyeron colonias de la hormiga depredadora, *Dinoponera australis*, y otras hormigas Attini, *Trachymyrmex holmgreni* y *T. missionensis*, las dos registradas por primera vez en el Paraguay. Sin embargo, estas hormigas no formaban elementos de gran importancia, y no están incluidas en los análisis siguientes. Cabe señalar, empero, que la termita *Syntermes silvestri* fué observada frecuentemente cortando el pasto, de modo similar a las hormigas cortadoras. Este comportamiento fué reconocido hace mucho tiempo (Silvestri, 1903), y sugiere que *S. silvestri* quizás se conforma más a las cofradías de hormigas cortadoras de pastos que a las demás especies de termitas.

Las plantas de hoja ancha fueron mejor representadas en la etapa *c* y la etapa *e* (Fig. 2), mientras que los pastos demostraron una abundancia relativa mayor en las etapas *a*, *d* y *e* (Fig. 3). Estos patrones, resumido en la Figura 4, sugieren que la abundancia de las termitas y de las hormigas cortadoras tiene una relación con una riqueza de más baja especies vegetales, pero con una relación positiva a la abundancia de las plantas leguminosas.

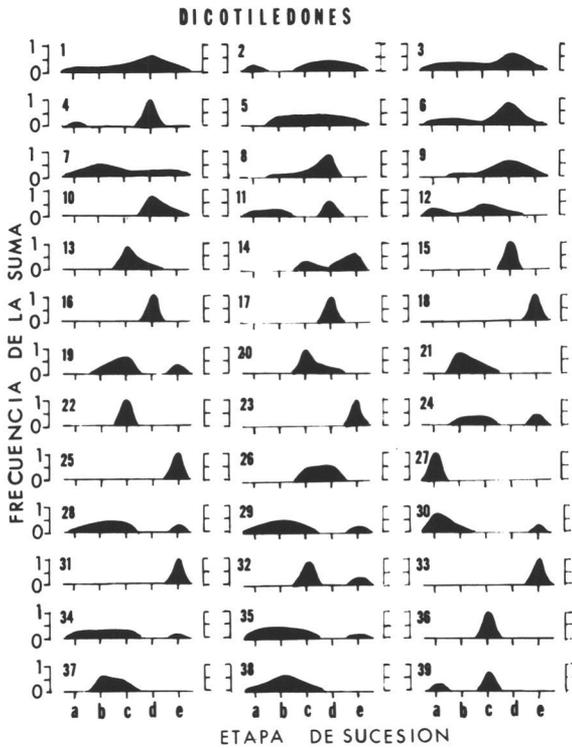


Fig. 2 - La distribución sucesional de plantas de hoja ancha, registrada como en la Fig. 1.

Fig. 2 - Successional distribution patterns of dicots, recorded as in Fig. 1.

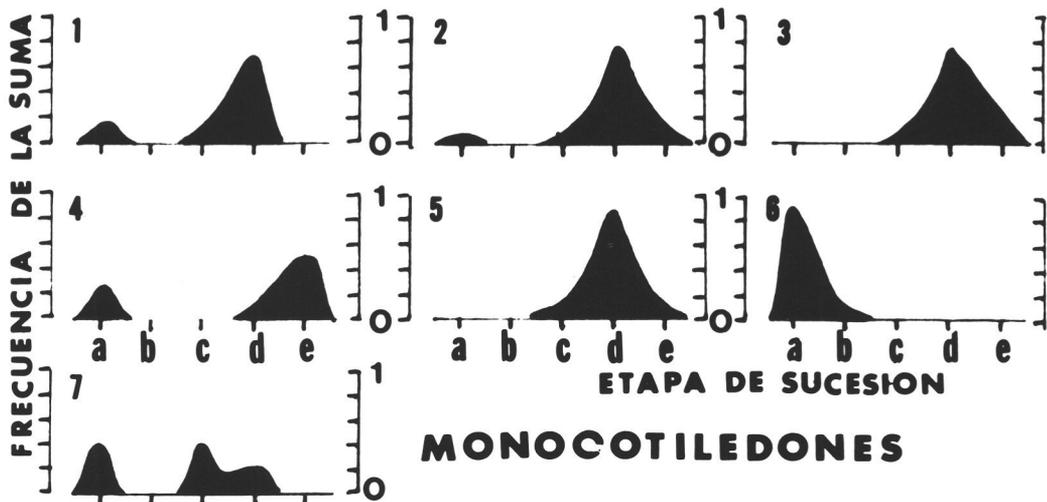


Fig. 3 - La distribución sucesional de pastos, registrada como en la Fig. 1.

Fig. 3 - The successional distribution patterns of grasses, recorded as in Fig. 1.

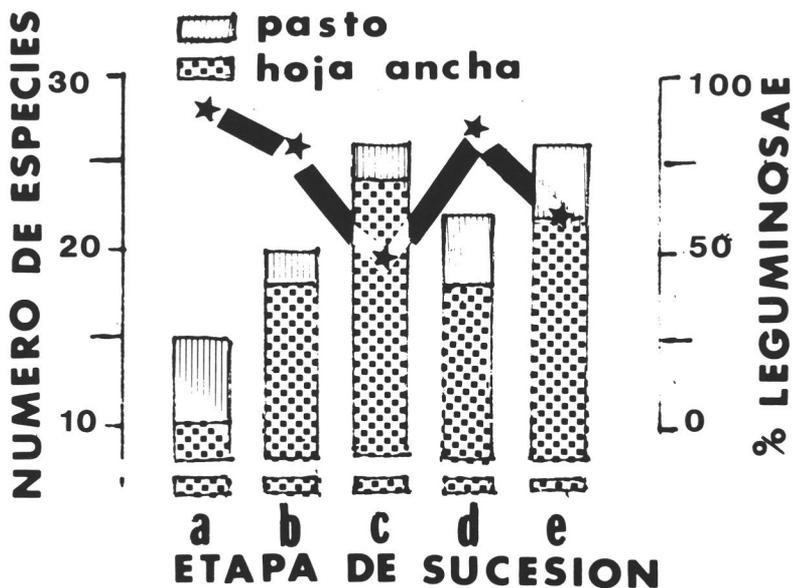


Fig. 4 - La riqueza de especies de pastos y plantas de hoja ancha con respecto al estrato de la sucesion. Los datos para las leguminosas se refieren a la contribución proporcional de estas a la suma de todas las plantas individuales de hoja ancha.

Fig. 4 - Dicot and grass species richness as a function of successional strata. Legume data refer to the per-cent contribution of legumes to the total number of individual plants.

Los índices principales característicos de los suelos se presentan en la Tabla I. Es muy evidente una correlación entre la riqueza de especies vegetales y las concentraciones de cationes de minerales presentes (S.I.B.). En el estrato *c*, el pasto Bermuda parece estar devolviendo cationes minerales al suelo, comparado con los niveles presentes en el estrato *b*. Lo que es difícil explicar es la reducida concentración de cationes minerales en el estrato *d*, ya que se esperaba un aumento mientras que prosigue la sucesión. Aquí es posible que las actividades de las termitas y las hormigas cortadoras han producido cambios significativos en los suelos (Lee y Wood, 1971 ; Bucher y Zuccardi, 1967). Por ejemplo, la capacidad de intercambio de cationes, estimada aquí como la suma de los cationes minerales dividida por esta cantidad más los cationes de hidrógeno, es en realidad dependiente de la estructura física del suelo. Entonces, parece que densidades elevadas de termitas y hormigas cortadoras pueden producir cambios similares a los observados, debido a sus actividades de nidificación. En su turno, los cambios producidos podrían influir las comunidades vegetales. Un análisis más detallado de la sucesión de plantas, termitas y hormigas cortadoras se hallara en Fowler y Haines (1981).

Tabla I – Índices de la estructura de los suelos en los estratos de sucesión.

Table I – Indices of soil structure for the successional strata

Índice	b	c	Valor para el estrato ¹	
			d	e
Nitrogeno (% de peso seco)	.06	.09	.08	.08
Suma de Intercambio Base ²	.77	1.09	.74	1.03
Capacidad de Intercambio de Cationes ³	2.15	2.45	2.89	2.42
% de S.I.B. ⁴	36.04	44.40	26.90	43.37

¹ datos del estrato *a* no fueron recolectados

² S.I.B., la suma de Ca, K, Mg y Na

³ C.I.C., que es S.I.B. mas H⁺

⁴ % S.I.B., =S.I.B. / C.I.C., o el porcentaje de saturacion de base

ANALISIS DE DIVERSIDAD DE ESPECIES

Generalmente se considera que la diversidad de especies aumenta mientras que prosigue la sucesión (Price, 1975). Sin embargo, si consideramos solamente comunidades taxonómicas (taxocenos), puede haber que se hallen patrones diferentes. Por ejemplo, en cuanto a las hormigas cortadoras, sabemos que son mas abundantes en habitats de estructura de menor complejidad

Tabla II – Matriz de correlaciones entre los volúmenes de colonias y otros parámetros de la sucesión.

Table II – Correlation matrix of colony volumes and other successional parameters.

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Clave
1 <i>A. capiguara</i>	.57	.47	-.31	-.29	-.23	.29	.48	.44	-.31	-.62	.07	.44	-.07	-.06	hormiga
2 <i>A. landolti</i>		.18	-.35	.01	.11	.47	.46	.45	.40	-.35	.21	.45	.43	.44	hormiga
3 <i>A. rugosus</i>			-.37	-.07	-.32	-.09	-.22	.52	-.27	.04	-.25	.52	-.34	-.25	hormiga
4 <i>A. euamignathus</i>				.43	.25	-.12	.08	.13	.11	.20	-.42	.16	-.37	.09	termita
5 <i>A. amifer</i>					.42	-.01	-.07	.36	.64	.47	-.29	.36	.07	.21	termita
6 <i>Anoplotermes</i>						.18	.34	.26	.44	.25	.12	.23	.26	.04	termita
7 <i>P. striatus</i>							.64	-.06	.23	-.11	.57	-.04	.63	.48	termita
8 <i>Syntermes silvestri</i>								.36	.11	-.50	.24	.36	.22	.41	termita
9 <i>C. cumulans</i>									.11	-.26	-.54	.99	-.39	.22	termita
10 Edad (log) del estrato										.42	.19	.11	.65	.50	—
11 Pasto H'											.01	-.26	.20	-.23	—
12 Hoja ancha H'												-.55	.80	-.07	—
13 <i>A. capiguara</i> regresada *													-.39	.26	hormiga
14 <i>A. laevigata</i> regresada *														.33	hormiga
15 <i>A. laevigata</i>															hormiga

* Datos de densidades de colonias grandes extraídas de fotografías aéreas tomadas 10 años antes de las investigaciones.

(Fowler, 1981a), y es posible que un patrón semejante pueda encontrarse para las termitas de túmulo.

La diversidad de especies consta de dos partes : la riqueza de especies, o el número total de especies ; y la igualdad de sus abundancias. Generalmente, la diversidad de especies está estimada por el índice de Shannon-Weaver, que empleamos aquí, pero existe una justificación suficiente para no usarlo en estudios ecológicos (Southwood, 1975). Sin embargo, emplearemos métodos multivariables para examinar los patrones de diversidad.

Como las colonias de las hormigas cortadoras y termitas crecen a los largo del tiempo, una medida de su tamaño debe indicar mas su importancia que censos de colonias. Empleando los volúmenes de los nidos, examinemos las relaciones entre las especies y algunos índices de la sucesión (Tabla II). El matriz de correlaciones señala unas relaciones marcadas. Por ejemplo, las cortadoras de pasto, *A. capiguara*, *A. landolti* y *S. silvestri*, tienen una relación negativa con la diversidad de especies de pastos. Este patron puede implicar que las actividades de ellas puede simplificar sus recursos alimenticios . La diversidad de especies de plantas de hoja ancha se correlaciona negativamente con las densidades pasadas de *A. capiguara*, y positivamente con las densidades pasadas de *A. laevigata*, la cual cosecha ambos tipos de plantas. En cuanto a la edad del estrato, algunas especies (*A. laevigata*, *A. landolti*, *Anoplotermes* sp., *A. amifer*, y *P. striatus*) tienen una relación positiva, quizás indicando que no son buenas colonizadoras, mientras otras (*A. capiguara* y *A. rugosus*) tienen una relación negativa.

Para examinar los patrones mas profundamente, analicemos los datos con componentes principales (Morrison, 1976), los cuales permiten examinar la covariancia entre los parámetros. Este análisis explico 87,9 % de la varianza (Fig. 5). El primer componente principal se caracterizo por pesos vectoriales grandes para todas las especies de hormigas cortadoras y termitas, con la excepción de *A. rugosus*, *Armitermes* spp., *Anoplotermes* sp., y la densidad pasada de hace 10 años (regresado), y con pesos vectoriales negativos para la diversidad de especies de pastos. Este componente parece representar la asociacion de especies de los estratos de sucesión más viejas.

El segundo componente demuestra la distribución contemporanea de *Cornitermes* y *A. rugosus* en terrenos de baja diversidad de especies de plantas de hoja ancha, en las cuales hubo una exclusion previa de *A. capiguara* o *A. laevigata*. El tercer componente demuestra los estratos más viejos, los cuales están dominados por una diversidad elevada de especies de pastos, y las especies excluidas del primer componente. Este patron puede compararse con los estratos juvenes, con más plantas de hoja ancha (algodón), que *A. capiguara* colonizó. De modo similar podemos interpretar los demás componentes

en términos de asociación entre especies con (4) o sin (5) la acción adicional de la diversidad vegetal.

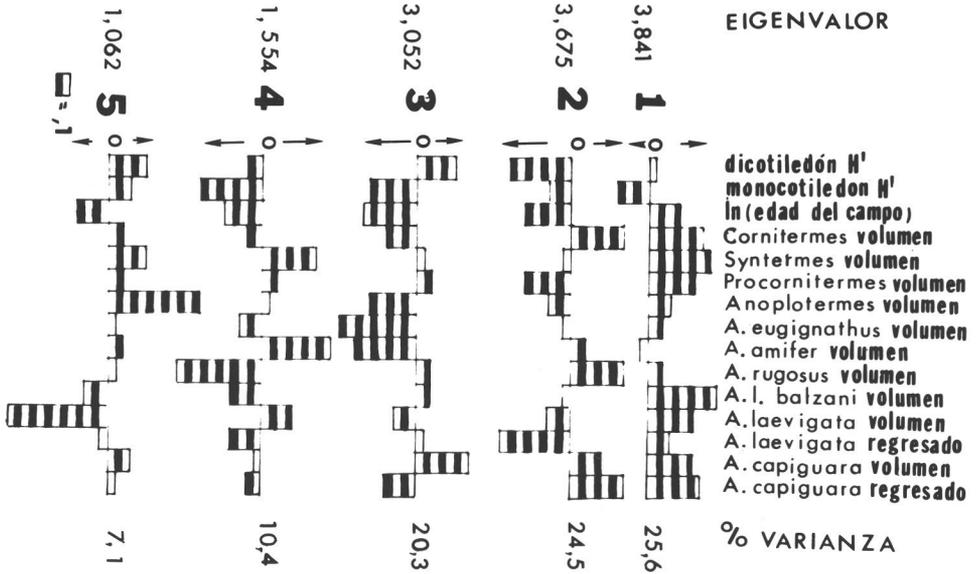


Fig. 5 – Los pesos vectoriales de los primeros 5 componentes principales de matriz de correlaciones de la Tabla III.

Fig. 5 – Variate loadings on the first 5 principal components relating nest volumes and past colony densities (regresado) to the age of the stratum and plant species diversities.

Tabla III – Matriz de correlaciones entre las diversidades de los componentes y los índices de suelos.

Table III – Correlation matrix of component diversities and soil indices.

		2	3	4	5	6	7	8
1	Hormiga cortadora H'	-.60	-.30	.71	-.13	-.32	-.20	-.24
2	Termita H'		.37	-.17	-.04	.63	.38	.29
3	Pasto H'			-.03	.73	-.03	.18	-.08
4	Hoja ancha H'				-.08	-.35	-.08	-.30
5	Edad (log) del estrato					-.37	.51	-.66
6	S.I.B.						.28	.67
7	C.I.C.							-.52
8	% S.I.B.							

Si solamente examinamos la diversidad biótica (Table III) con respecto a los suelos, existen unas correlaciones interesantes. La H' de las hormigas cortadoras tiene relación positiva con la H' de las plantas de hoja ancha, y negativa con la H' de las termitas. Esto sugiere que quizás existe competencia entre las termitas y las hormigas cortadoras ; y que las hormigas cortadoras, las cuales cortan principalmente pastos, favorezaron una diversidad elevada de plantas de hoja ancha. La H' de las termitas tiene una relación positiva con la S.I.B., la cual puede indicar una influencia de las termitas sobre los suelos, o vice-versa.

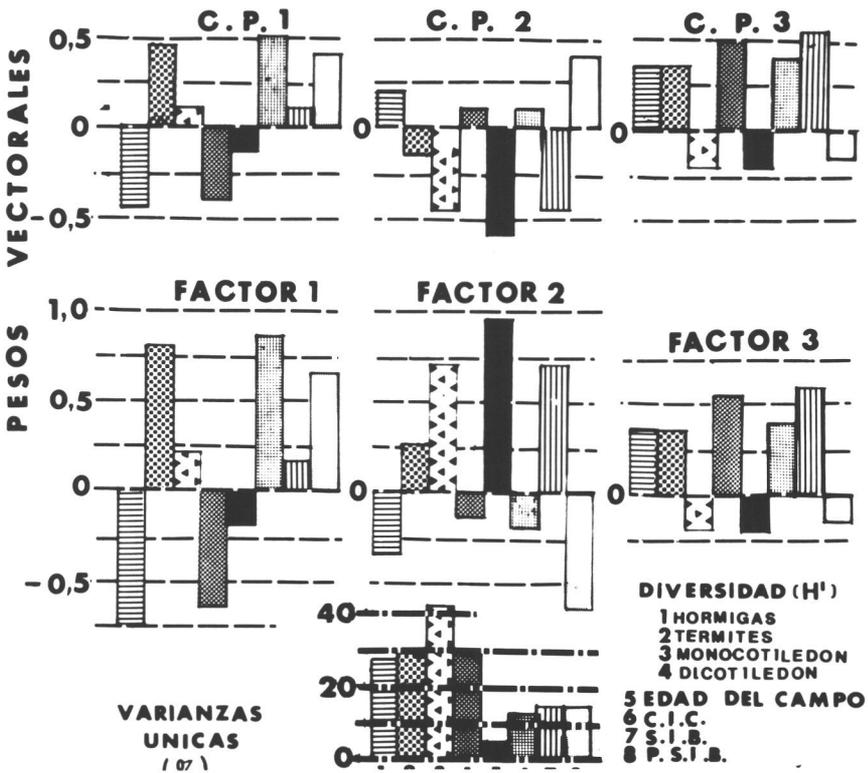


Fig. 6 - Los pesos vectoriales para los primeros 3 componentes principales y los primeros 3 factores comunes, examinando los patrones presentes en la Tabla III.

Fig. 6 - Variate loadings on the first 3 principal components (top) and the first 3 common factors (bottom), relating plant and social insect species diversities to successional time and soil mineral dynamics.

Al sujetar los datos a un análisis de componentes principales (Fig. 6), las relaciones se distinguen mas claramente. En el primer componente principal, lo cual explica 35 % de la varianza, notamos la relación negativa entre termitas y hormigas cortadoras, igual que entre pastos y plantas de hoja ancha. Ya que las hormigas cortadoras cosechaban principalmente pastos y las termitas plantas de hoja ancha, parece que las dos tiendan a simplificar la diversidad de sus recursos alimenticios, lo que favorece la invasión del otro tipo de planta. El segundo componente principal indica la acción de la edad del estrado sobre la diversidad de pastos y S.I.B. El tercer componente principal demuestra la relación entre los suelos (C.I.C. y S.I.B.) y las diversidades de las hormigas, termitas y plantas de hoja ancha.

Imponiendo una relación lineal por medio de un análisis de factores (Fig. 6), podemos extraer un poco más de información. Aunque los patrones observados en los factores comunes y los componentes principales puedan interpretarse de modo igual, podemos deducir como un análisis de factores explica los parametros. Si examinamos las varianzas únicas, vemos que las varianzas únicas para la edad del campo y de los suelos son pequeñas, lo cual implica que podemos interpretar los factores comunes en términos de suelos. Empero, las diversidades de las plaétas y de los insectos sociales no pueden explicarse completamente por los factores comunes.

Si comparamos los resultados de las Figuras 5 y 6, se puede concluir que las especies de hormigas y termitas tuvieron una relación negativa con los pastos o las plantas de hoja ancha, y que esta relación negativa fué dependiente de su principal recurso vegetal. Por ejemplo, si una hormiga cosecha pastos, demuestra una relación negativa con la diversidad de pastos. Es posible que las comunidades de termitas y hormigas cortadoras pueden simplificar la diversidad vegetal, o mantener una baja diversidad vegetal una vez que llenan un habitat. Es también posible mantener una diversidad elevada de especies de plantas para tener cofradías de especies, las cuales podrian rectificar las acciones de las demás cofradías.

Es muy probable que las comunidades de insectos sociales y plantas presentes no existen en equilibrio, sobre todo si la sucesión ocurre, pero pueden demostrar estabilidad ecológica. Si en realidad ocurre un fenómeno tal como descrito, el estrato *d* tendra a existir como un climax de pastos bajos en vez de un matorral de arbustos. ¿Si las comunidades exhiben estabilidad ecológica, como se regulan?

SUCESION Y ESTRUCTURA DE EDADES

Ya que el estrato *d* estuvo saturado, esperaríamos que los controles dependientes de la densidad deben tener un papel importante, más que en los demás estratos no saturados. De hecho, un patrón dependiente de la densidad existe para *A. capiguara* (Fowler, 1983b).

A partir de fotografías aéreas, se halló que las densidades de colonias grandes de *Atta* (hace 10 años) se correlacionaron canonicamente con las densidades contemporaneas de colonias. El patrón observado sugiere que existe una sucesión de especies de hormigas cortadoras en el mismo terreno, la cual depende de la mortalidad de las colonias grandes de *Atta* (Fowler, 1983b).

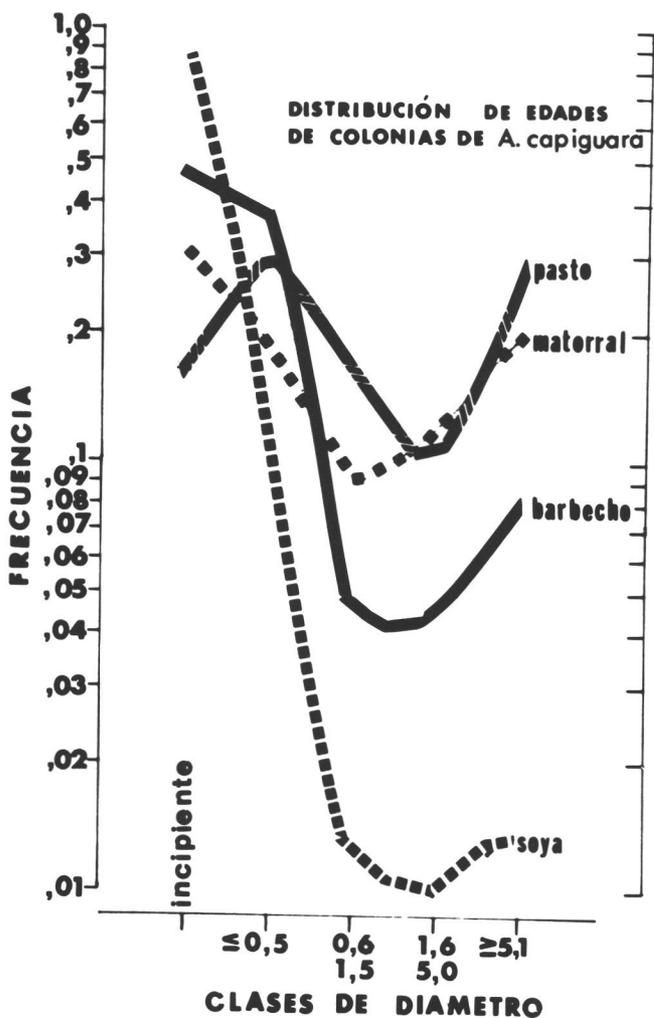


Fig. 7 - Sobrevivencia de colonias de *Atta capiguara* estimada por los tamaños de las colonias presentes en los estratos de sucesión. La sobrevivencia disminuye mientras que la densidad colonial aumenta. Adaptado de Fowler (1983b).

Fig. 7 - Survivorship of colonies of *Atta capiguara* as estimated from colony sizes, and modified from Fowler (1983b). Survivorship decrease as density increases. The strata are : pasto : c ; matorral : e ; barbecho : b ; soya : d.

Las distribuciones de edades de las colonias de *A. capiguara* varían de un estrato a otro. La mortandad fué mayor para las colonias pequeñas en el estrato *d*, y despues en *b*, *e* y *c* respectivamente. Este orden de mortandad o sobrevivencia corresponde a las densidades de colonias presentes, e decir que *d* tenía más colonias y *c* menos. El grado de control de densidades, entonces, depende de la densidad de las colonias presentes, lo cual puede producir comunidades estables.

Para concluir, basándose sobre los datos ya presentados, es muy posible que las hormigas cortadoras y las termitas tengan la potencia de mantener comunidades vegetales en condiciones óptimas debido a la complementación entre cofradías, y la competencia entre miembros de la misma cofradía. Esto permite que varias especies pueden coexistir, y además, las especies de hormigas cortadoras y las termitas posiblemente sirven a determinar los patrones de sucesión vegetal.

AGRADECIMIENTOS. — Reconocemos la ayuda prestada por John Diehl en la recolección de los datos, y la ayuda moral y logística prestada por Steve Robinson. Las investigaciones contaban con el apoyo del Ministerio Británico para el Desarrollo del Ultramar, el Ministerio de Agricultura y Ganadería del Paraguay, y la Universidad Nacional de Asunción.

Referencias

- ANONIMO, 1959. — Hidrologia e geologia das Bacias dos Rios Acarai e Mondai. *Depto. Nac. Obras Saneamento, Ministro de Viçãos y Obras Publicas, Brasil*.
- ARAUJO R.L., 1970. — Termites of the Neotropical Region. *En* : Krishna K., y Weesner F.M., Eds. : *Biology of Termites. Academic Press, New York, 2, 527-576.*
- BUCHER E.H., ZUCCARDI R.B., 1967. — Significación de los hormigueros de *Atta vollenweideri* Forel como alteradoras del suelo en la Provincia de Tucumán. *Acta Zool. Lil.*, 23, 83-95.
- CRAMER H.H., 1967. — Plant protection and world crop production. *Pflanzenschutz-Nachrichten*, 20, 1-524.
- EIDMANN H., 1935. — Zur Kenntnis der Blattschneiderameise *Atta sexdens* L., insbesondere ihrer Okologie. Teil 1. *Z. angew. Ent.*, 22, 185-241.
- FOWLER H.G., 1977. — Some factors influencing colony spacing and survival in the grass-cutting ant, *Acromyrmex landolti fracticornis* (Forel) (Formicidae : Attini), in Paraguay. *Rev. Biol. Trop.*, 25, 89-99.
- FOWLER H.G., 1983a . — Distribution patterns of Paraguayan leaf-cutting ants. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* (En prensa).

- FOWLER H.G., 1983b. — La dinámica de poblaciones de *Atta capiguara* Gonçalves (Hymenoptera : Formicidae : Attini). *Ciencia e Cultura* (En prensa).
- FOWLER H.G., HAINES B., 1981. — Plant and leaf-cutting ant succession on a Paraguayan plain (No publicado).
- GLOVER P.E., TRUMP E.C., y WATERIDGE L.E.D., 1964. — Termitaria and vegetation patterns on the Loita Plains of Kenya. *J. Ecol.*, 52, 367-377.
- JONKMAN J.C.M., 1978. — Nests of the leaf-cutting ant, *Atta vollenweideri*, as accelerators of succession in pastures. *Z. angew. Ent.*, 86, 25-34.
- LEE K.E., WOOD T.G., 1971. — Physical and chemical effects on soils of some Australian termites and their pedological significance. *Pedobiologia*, 11, 376-409.
- MAC FAYDEN W.A., 1950. — Vegetation patterns in the semi-desert plains of British Somaliland. *Geogr. J.*, 116, 199-211.
- MORRISON D.F., 1976. — Multivariate Statistical Methods. *McGraw-Hill* edit., New York, 2a Ed. 415 p.
- PRICE P.W., 1975. — Insect Ecology. *John Wiley & Sons* edit., New York, 514 p.
- SILVESTRI F., 1903. — Contribuzione alla conoscenza dei Termiti e Termitofili dell' America meridionale. *Redia*, 1, 1-234.
- SOUTHWOOD T.R.E., 1975. — Ecological Methods with Particular Reference to the Study of Insect Populations. *Methuen* edit., London, 2a Ed.