

Soil Fauna and Litter Decomposition in Primary and Secondary Forests and a Mixed Culture System in Amazonia

Final Report 1996-1999

Project leadership:

Prof.Dr. Ludwig Beck (Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, D)
Dr. Luadir Gasparotto (Embrapa Amazônia Ocidental, Manaus, BR)

Project coordination:

Dr. H. Höfer⁴, Dr. C. Martius^{1,6}, Dr. W. Hanagarth¹, MSc. M. Garcia²,
Dr. E. Franklin³, Dr. J. Römbke⁵

Further scientific collaborators:

Dr. B. Förster⁵, Dr. T. Gasnier⁷, Dipl. Biol. C. Hanne⁶, Dr. F. Luizão³,
Dr. R. Luizão³, MSc. L. Medeiros³, Dr. W. Morais³, MSc. R. Ott³

¹ Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe (SMNK)

² Embrapa Amazônia Ocidental, Manaus

³ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus

⁴ II. Institute of Zoology, University of Göttingen

⁵ ECT Oekotoxikologie GmbH, Flörsheim

⁶ Center for Development Research (ZEF), Bonn

⁷ Universidade do Amazonas, Manaus

0.00123

Soil fauna and litter

1999

RT-2000.00123



5199-1

SHIFT Project ENV 52
CNPq N° 690007/96-5
BMBF N°. 0339675

Soil termites in primary forest, secondary forest and an agroforestry plantation system in central Amazonia

Christopher Martius¹, Everaldo Gomes², Marcos Garcia³

¹Center for Development Research (ZEF), Bonn, Germany

²Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Brazil

³Embrapa Amazônia Ocidental, Manaus, Brazil

Abstract

Litter and soil termites were collected with soil cores (21 cm diameter) in a primary forest site, a secondary forest site and two sites of a polyculture plantation system in central Amazonia, in three-monthly intervals from 1997 to 1999. Termite genus diversity, abundance and biomass all were highest in the primary forest. The values in the secondary forest were half those of the primary forest, and they were lowest in the plantation systems, indicating that the latter sites may suffer from functional constraints concerning the process of organic residue decomposition.

1. Introduction

Termites are among the most important decomposers among the soil macrofauna in tropical ecosystems. It is therefore imperative to obtain good quantitative estimates of this particular faunal group. Here, we report on their abundance, biomass and genera diversity in litter and soil (0-5 cm) of the SHIFT project in Manaus/AM, Brasil.

2. Material and Methods

"Macrofauna" samples were taken 1996-1999 on four sites belonging to three different ecosystems: one primary forest site (named FLO) and one secondary forest site established 1984 (SEC), and a mixed culture system established 1992 (POA and POC) and consisting of 4 tree species planted in rows, among which secondary growth was allowed to develop. The macrofauna samples were taken with a soil core borer (21 cm diameter) and extracted in a Berlese extraction device (for details cf. Beck et al. 1998 a, b), in the context of studies on recultivation of former degraded areas in central Amazonia (Lieberei & Gasparotto 1998). The termite biomass was determined by separating all the collected individuals (workers and soldiers separated) into size classes (by head width; classes 0.5-1.0, 1.1-2.0, 2.1-3.0, 3.1-4.0 mm), determining the average dry weight of the size class (using freshly collected material, not the animals stored in alcohol), and multiplying the number of individuals per size class with the average weight of the class.

3. Results and Discussion

Diversity: Genus composition

Fifteen genera were recorded in total. The largest number of genera was recorded in FLO (13), followed by SEC and POA/POC in that order (Table 2, last column). These values are minima, as some genera of which only the workers were collected, could not be identified; "?" in Table 1). Of these genera, three were exclusive to FLO, and two exclusive to the plantation sites POA and POC, but due to the sampling area which is rather small for social insects with large territories, these differences should not be overemphasized. The most important genera in terms of frequency were the Apicotermitinae (soldierless humus-feeding termites) and *Heterotermes* of the Rhinotermitidae (wood-feeders and frequent pests), in FLO also *Syntermes* (large leaf-feeding termites; cf. Martius 1998) and *Cylindrotermes* (wood-feeders).

FLO was also the site which had the highest incidence ("frequency" = number of samples with termites) of all sites (Table 2). In all sites, the number of termites in the soil samples (0-5 cm depth) was higher than in the litter samples; probably due to larger substrate volume (inner surface) of the soil. Surprisingly, the genus diversity in FLO is higher than that recorded by Apolinário (1993) in a survey of 1 ha in the nearby Reserva Ducke. The reduction of genus diversity to SEC and POC points to a possible reduction in functional diversity, with yet unknown consequences for the decomposition process.

Density and Biomass

In this study, a total of 10 275 termite individuals was collected and analyzed. The average termite density (pooled over all sample months) was 1089 individuals m^{-2} in FLO, half this value in SEC, and 1/5-1/3 this value in POA and POC (Table 2). Average biomass pooled over the months was 0.7 $g m^{-2}$ dry mass in FLO, 0.3 $g m^{-2}$ in SEC, and 0.1-0.3 $g m^{-2}$ in the plantations. Thus, the reduction in termite genus diversity from FLO over SEC to the plantations is more or less accompanied by a reduction in their density and biomass.

These values are very high. In a study in eastern Amazonia, Bandeira & Torres (1985) found a termite biomass of only 0.04 $g m^{-2}$ in the soil.

The relative importance of soil inhabitants in the total sample slightly increased in the plantations (77-88% in POA and POC against 70% in FLO and SEC; Table 2). This may reflect harsher abiotic conditions in the litter layer of these more openly structured sites.

Caste and size class distribution will not be discussed here. It should be noted, however, that of the four established size classes (body length 0.5-1.0, 1.1-2.0, 2.1-3.0, 3.1-4.0), most termites belonged to the two smallest size classes, and that the ratio of individual number to biomass decreased from primary and secondary forest (FLO, SEC) to the plantations (POA, POC; Figure 1).

Seasonality

With the exception of September 1997, where POC showed the highest single termite biomass value recorded during this study (resulting from only one sample in which, apparently, one nesting site of *Cornitermes* was hit), FLO always had the highest biomass (ranging roughly between 0.5 and 0.9 $g m^{-2}$; Figure 2). It was followed by SEC (0.1 - 0.4 $g m^{-2}$), POC (wider range than SEC: 0.1 - 1.2 $g m^{-2}$), and POA (0.0 - 0.3 $g m^{-2}$). With exception of site POC, the biomass is rather stable at the different sites, the large variation between some months probably being the effect of patchy distribution rather than of seasonality. Therefore, the seasonality of soil termites can not be inferred from such studies.

4. Discussion and conclusion

Termite assemblages consist not of soil-dwelling species alone, but also of wood-inhabitants and nest-building species. The assessment of this rather complex structure requires special efforts (Eggleton & Bignell 1995). Within the project, a complete assessment of the termite fauna was attempted, of which however only the methodological part was accomplished due to technical reasons (Gomes & Martius in prep.). Therefore, the largest proportion of this important element of the tropical soil fauna remains unassessed in this study.

As discussed before (Martius 1994), the interpretation of soil termite data from soil core extraction alone is difficult because of the clumped distribution pattern of these social insects. Besides, soil fauna assessments tend to underestimate the size of the whole termite population with all its functional fractions. On the other hand, the data allow the relative assessment of the soil termite communities in the different sites. Clearly, diversity and biomass are drastically reduced from primary forest over 13-year old secondary forest to the plantations (essentially 6-year old secondary forests; Beck et al. 1998 b).

5. References

- Apolinário, F.B. (1993): Composição faunística e hábitos de nidificação de térmitas (Insecta: Isoptera) em floresta de terra firme da Amazônia Central. INPA/FUA, Manaus, AM, Brazil, 1-72
- Bandeira, A.G., M.F.P. Torres (1985): Abundancia e distribuição de invertebrados do solo em ecossistemas da Amazônia Oriental. O papel ecológico dos cupins. Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi Sér. Zool, 2(1), 13-38
- Beck, L., Höfer, H., Martius, C., Garcia, MB, Franklin, E, Römbke, R (1998a): Soil fauna and litter decomposition in primary and secondary forests and polyculture system in Amazonia - study design and methodology. Proceedings of the Third SHIFT-Workshop, Manaus, March 15-19, 1998. BMBF, Bonn. 463-469
- Beck, L., Gasparotto, L., Förster, B., Franklin, E., Garcia, M., Harada, A., Höfer, H., Luizão, F., Luizão, R., Martius, C., de Moraes, J. W., Oliveira, E., Römbke, J. (1998b): The role of soil fauna in litter decomposition in primary forests, secondary forests and a polyculture plantation in Amazonia (SHIFT Project ENV 52): Methodological considerations. Proceedings of the Third SHIFT-Workshop, Manaus, March 15-19, 1998. BMBF, Bonn. 471-481
- Constantino, R. (1992): Abundance and diversity of termites (Insecta:Isoptera) in two sites of primary rain forest in Brazilian Amazonia. Biotropica, 24(3), 420-430
- Eggleton, P., D. E. Bignell (1995): Monitoring the response of tropical insects to changes in the environment: troubles with termites. in: Insects in a changing environment, R. Harrington N. E. Stork, Eds, London, Academic Press, 473-497
- Gomes, E., C. Martius (in prep.): Termite sampling from soil: Handsorting or Kempson extraction?
- Lieberei, R., L. Gasparotto (1998): Agroecological profile of plants used as production factors and as management components in tropical polyculture systems. Proceedings of the Third SHIFT-Workshop, Manaus, March 15-19, 1998. BMBF, Bonn. 307-312
- Martius, C. (1994): Diversity and ecology of termites (Isoptera) in Amazonian forests. Pedobiologia, 38, 407-428
- Martius, C. (1998): Occurrence, body mass and biomass of *Syntermes* spp. (Isoptera: Termitidae) in Reserva Ducke, Central Amazonia. Acta Amazonica 28(3), 319-324

Tables

Table 1: List of termite genera found in Berlese samples in the study sites 1997-1999 (black cells indicate presence of genus). "-t." = "-termes"

	?	Synt	Apicotermitinae	Cylindrot.	Diversit.	Embirat.	Heterot.	Genuot.	Planicaprit.	Cyrriliot.	Dihoplot.	Orthognathot.	Nasutit.	Crepitt.	Cornit.	Armit.
FLO																
SEC																
POA																
POC																

Table 2: Termites in the study sites: Individual number, biomass number and frequency of genera.

	No. of Samples per Collection/Total No. of Samples 1997-99	Total No. of Individuals (Litter + Soil 0-5cm)	Average Density over months (Ind/m ²) ± Standard deviation	Average Biomass over months (mg/m ²) ± Standard deviation	Average Importance of Soil Sample Biomass in Total Sample (%)	No of Samples with Termites in Litter / in Soil*	No of Genera
FLO	20/160	6033	1089 ± 414	654,4 ± 158,6	70,4	74/177	13
SEC	20/160	2872	518 ± 259	306,0 ± 135,0	70,3	39/81	9
POA**	10/80	457	165 ± 189	103,9 ± 113,2	76,6	14/36	8
POC**	10/80	913	364 ± 349	303,6 ± 405,6	88,3	9/29	

*may be higher than the number of samples (first col.) because of more than one species per sample

** 6 genera in POA, and 6 in POC; numbers of genera pooled as they depend on sample number (cf. first column)

Figures

Figure 1: The ratio of Individual Number/Biomass decreases from primary and secondary forest (FLO, SEC) to the plantations (POA, POC)

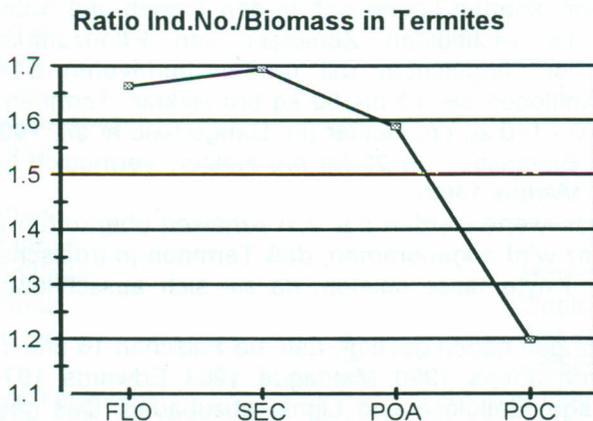
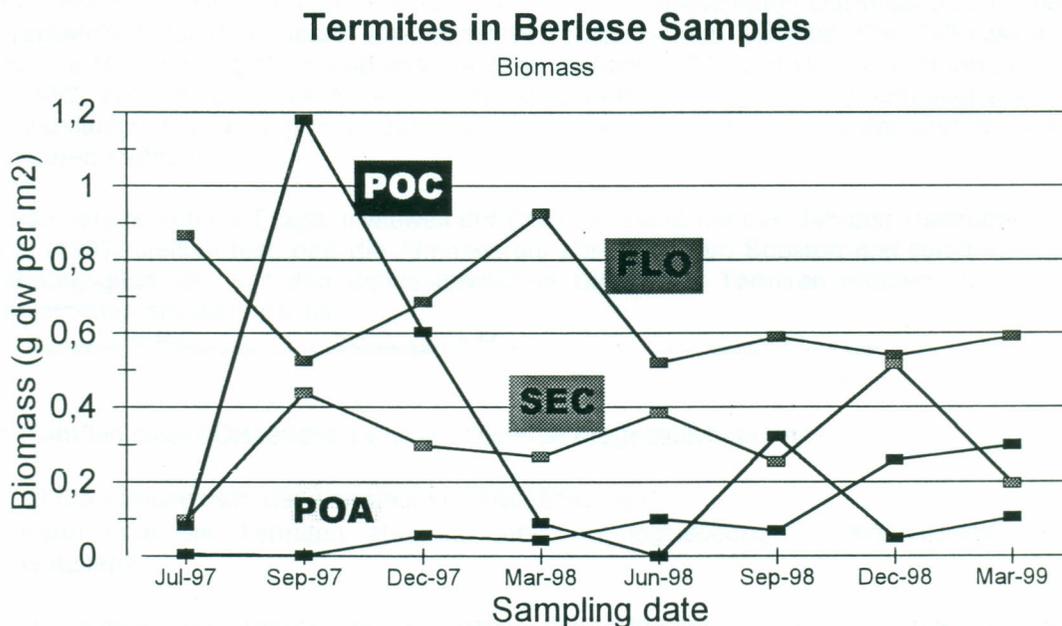


Figure 2: Biomass density of termites calculated from Berlese soil samples, from June 1997 to March 1998, in a primary forest (FLO9, secondary forest (SEC), and two mixed culture plantation sites (POA and POC), Embrapa Amazônia Ocidental, near Manaus (Amazonia), Brazil. Litter and soil (0-5 cm) samples pooled. Each point is the average of 20 (FLO, SEC) or 10 (POA, POC) samples of 21 cm diameter.



Termite ecology and respiration (in German)

Cäcilia Hanne

1. Einleitung (allgemein)

Termiten (Insecta; Isoptera) sind soziale Insekten, ihre Kolonien sind hochorganisiert, und sie leben in verschiedenen Habitaten. Dabei stellen sie einen Großteil der Bodenfauna. Die Mehrheit der über 1900 bisher beschriebenen Termitenarten finden sich in den Tropen und Subtropen. Termiten sind neben Regenwürmern wohl die wichtigsten Zersetzer von Pflanzenmaterial in tropischen Ökosystemen. Ihre Biomasse ist vergleichbar mit großen herbivoren Säugern, z.B. in einer afrikanischen Savanne liegen Antilopen bei 10 bis 80 kg pro Hektar, Termiten der gleichen Region erreichen eine Biomasse von 70 - 110 kg pro Hektar (in: Dangerfield et al., 1998). In den Neotropen errechnete Martius (1994) eine Biomasse von 25 kg pro Hektar, vermutlich liegen die Werte aber noch darüber (Sanderson 1996, Martius 1998).

Diese erstaunlich hohen Biomassewerte werden nur von Ameisen übertroffen (Hölldobler & Wilson, 1994). Auf Grund ihrer Abundanz wird angenommen, daß Termiten in tropischen Ökosystemen eine Schlüsselrolle im Umsatz toter Phytomasse spielen, da sie sich ausschließlich von organischem Material ernähren.

Verschiedene lokale Untersuchungen haben gezeigt, daß sie zwischen 16 und 100% des anfallenden toten Pflanzenmaterials umsetzen (Jones, 1990, Maldague, 1964, Edwards, 1974 und Whitford et al., 1982). Termiten sind in der Lage, Zellulose und Lignin abzubauen. Das geschieht mit Hilfe von assoziierten Darmbakterien und Protozoen. Dabei unterscheidet man niedere Termiten und höheren Termiten. Die sogenannten niederen Termiten besitzen sowohl Bakterien als auch Protozoen in ihrer Darmfauna, die höheren Termiten ausschließlich Bakterien. Von den 6 Familien und 14 Unterfamilien der Termiten finden sich 4 Familien und 7 Unterfamilien in den Neotropen (Tabelle A).

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit zwei Teilaspekten der Ökologie von Termiten in den Neotropen:

TEIL A: CO₂-Produktion und ihre Rolle im Kohlenstoffkreislauf.

TEIL B: Dynamik und Aktivität von Termiten in unterschiedlichen Waldsystemen

Tabelle A. Familien und Unterfamilien der Termiten (Klasse: Insecta; Ordnung Isoptera; Krishna 1970) und ihr Vorkommen in den Neotropen (Constantino 1997)

Familien/Unterfamilien weltweit	Familien/Unterfamilien der Neotropis
Kalotermitidae	Kalotermitidae
Mastotermitidae	
Hodotermitidae	
Hodotermitinae	
Termopsinae	
Porotermitinae	
Cretatermitinae (fossil)	
Stolotermitinae	
Rhinotermitidae	Rhinotermitidae
Stylotermitinae	
Termitogetoninae	
Heterotermitinae	Heterotermitinae
Coptotermitinae	Coptotermitinae
Rhinotermitinae	Rhinotermitinae
Serritermitidae	Serritermitidae
Termitidae (höhere Termiten)	Termitidae (höhere Termiten)
Apicotermitinae	Apicotermitinae
Amitermitinae	Amitermitinae
Macrotermitinae	
Nasutitermitinae	Nasutitermitinae

TEIL A

1.1 Einleitung

Unabhängig von der taxonomischen Einteilung von Termiten, die sich auf die Klassifizierung von Merkmalen stützt, werden sie von Eggleton et al. (1995) ökologisch in 4 verschiedene Nahrungsgilden eingeteilt:

Holzfresser (Xylophage), Humusfresser (Humivore), Generalisten sowie Laubfresser.

Der Ausstoß von CO₂ und Methan hängt direkt mit der assoziierten Darmfauna zusammen. Diese ist verantwortlich für den Abbau von verzehrtem organischem Material. Die Zellulose wird zuerst in Glucose-Monomere zerlegt, und anschließend zu Acetat, CO₂ und Wasserstoff vergärt (Braumann et al. 1992, Williams et al. 1994). Anschließend verwerten acetogene und methanogene Bakterien das Kohlendioxid. Die acetogenen Bakterien produzieren außerdem Acetat und die methanogenen Bakterien Methan.

Daraus ergibt sich die Frage, inwieweit der CO₂-Ausstoß mit der Nahrung zusammenhängt. Tayasu et al (1997) stellten fest, daß die Atmungsrate abhängig vom Substrat und somit von der jeweiligen Nahrungsgilde sei. Aus den unterschiedlichen Diäten der Termiten müßten sich unterschiedliche Umsatzraten ergeben, da gilt:

$$C_{\text{(Konsumption)}} = P_{\text{(Produktion bzw. Biomasseaufbau)}} + R_{\text{(Respiration, d.h. CO}_2\text{ Ausstoß)}} + FU_{\text{(Fäzes und Urin)}}$$

Im Rahmen dieser Dissertation wurden folgende Fragestellungen untersucht:

- Ist die Atmungsrate der Termiten substratabhängig??
- Kann man die Termiten aufgrund ihrer Atmungsleistung in verschiedene Nahrungsgilden einteilen?

Dafür wurde für repräsentative Arten die Atmungsrate als wichtige Kenngröße ihrer Umsatzleistungen determiniert. Verschiedene Arten aus überirdischen Nestern, sogenannte Nestbauer, wurden ebenso untersucht wie unterirdisch lebende Termiten, die z.T. mit Hilfe von unterschiedlichen Ködersubstraten gesammelt wurden. Da Termiten soziale Insekten sind, wurden unterschiedliche Kasten berücksichtigt.

2 UNTERSUCHUNGEN

Die Flächen werden als terra firme-Gebiete (Festlandregenwald) eingestuft. Sie liegen auf dem Gelände der Embrapa - Amazônia Ocidental), ca 30 km nördlich von Manaus. Für die Untersuchung der Atmungsrate der Termiten wurden mehrere Primärwaldflächen beprobt.

3 Material und Methode

3.1 Entnahme der Termiten

In mehreren Primärwaldstücken wurden innerhalb eines Hektar alle zugänglichen Nester (epigäisch und arboreal) und alles auffindbare Totholz mit Termiten beprobt. Die Tiere werden mitsamt Nestmaterial ins Labor gebracht, dort aussortiert und weitmöglichst bestimmt.

3.2 Respirometrie

Es gibt verschiedene methodische Ansätze zur Respirometrie (vgl. u.a. Dunger & Fiedler, 1989). Da hier vor allem die Mineralisierung und Freisetzung von Kohlenstoff im Ökosystem interessiert, wurde die Messung der Kohlendioxidproduktion mit Hilfe der Infrarot-Gasanalyse (InfraRedGas-Analyzer / IRGA) gewählt. Bei der IRGA-Messung wird das Probegas aus einer Küvette, die die zu untersuchenden Tiere enthält, durch eine mit einer Infrarotlichtquelle und einem Detektor ausgestattete Kammer geleitet, wo die Lichtabsorption durch CO₂-Moleküle in der Luft gemessen wird. Entsprechend sensible Meßsysteme, anfänglich zur Messung der Photosyntheseleistung von Pflanzen verwendet (vgl. Piedade et al., 1991), sind inzwischen für den Einsatz zur Respirationmessung bei Invertebraten verfügbar. Das hier verwendete Gerät ist ein Walz-HCM 1000 mit Modifizierungen. Das System erlaubt sowohl Absolut- als auch Differenzmessungen; dadurch kann eine kleine Anzahl von Tieren gemessen werden. Das Gerät mißt das ΔCO_2 (ppm CO₂ / min).

3.2.1 Messungen im Absolutmodus

- Messdauer 10 bis 20 min
- Temperatur der Küvette: 28° C
- Separate Messung der Kasten
- Biomassebestimmung

3.2.2 Durchführung der Messungen

Von jeder Gattung bzw. Art (soweit diese bestimmbar waren) wurden 40 - 80 Individuen, nach Kasten getrennt, bis zu 16 mal für mindestens 10 min. bis zu höchstens 60 min. gemessen. Die Termiten wurden in einer perforierten Filmdose in die Messküvette des IRGAs eingesetzt. Vor und nach jeder einzelnen Messung wurde die Biomasse der eingesetzten Tiere bestimmt.

3.2.3 Berechnung der Respirationsrate

$$\Delta \text{CO}_2 * 0.169731 / (\text{FG}) = \mu\text{g CO}_2 / \text{min} / \text{FG}$$

mit

ΔCO_2 = Zunahme an ppm CO₂ pro Minute

0.169731 = Konstante (Umrechnungsfaktor)

FG= Frischgewicht

4 Ergebnisse

4.1 Atmungsmessungen

Tab. 1: Übersicht über neotropische Termiten in Brasilien (nach Constantino, 1997), unter besonderer Berücksichtigung der amazonischen Gattungen

Familie	Gattung	Arten	Amazonien	Gemessen
Kalotermitiden	7	28	14 Arten	
Rhinotermitiden	6	13	6 Gattungen	3 Gattungen
Termitiden	5			
U-Familien:				
Apicotermitinae	5	15	6 Gattungen	1 Gattung
Nasutitermitinae	31	158	29 Gattungen	7 Gattungen
Termitinae	15	59	12 Gattungen	8 Gattungen
gesamt (ohne Kalotermitiden)	57	235	53 Gattungen	19 Gattungen

Tab. 2: Familien und Unterfamilien sowie Nahrungsgildenzugehörigkeit der Termitenarten, für die CO₂-Produktion gemessen wurde.

Familie	Nahrungsgilde	Gattung / Art
Rhinotermitidae		
Unterfamilie:		
Heterotermitinae	xylophag	Coptotermes sp.
Rhinotermitinae	xylophag	Heterotermes sp.
	Xylophag	Heterotermes sp 1
		Rhinotermes sp.
Familie:		
Termitidae		
Unterfamilie		
Apicotermitinae		Anoplotermes sp.
Termitinae	unbekannt	Amitermes excellens
	Generalist	Termes fatalis
	Inquiline	Inquilitermes sp.
	Unbekannt	Cavitermes sp.
	Generalist	Genuotermes spinifer
Nasutitermitinae	Humivor	Labiotermes labralis
	Xylophag	Neocapritermes sp.1
		Neocapritermes sp .2
	Generalist	Armitermes sp.
	Humivor	Embiratermes sp.
	Laubfresser	Syntermes molestus
		Planicapritermes sp.
	Xylophag	Nasutitermes corniger
		Nasutitermes surinamensis
	Xylophag	Constrictotermes sp.
		Subulitermes sp.

Abb. 1: Zusammenstellung der Atmungsraten (Arbeiter) in Zusammenhang mit der Nahrungsgilde:

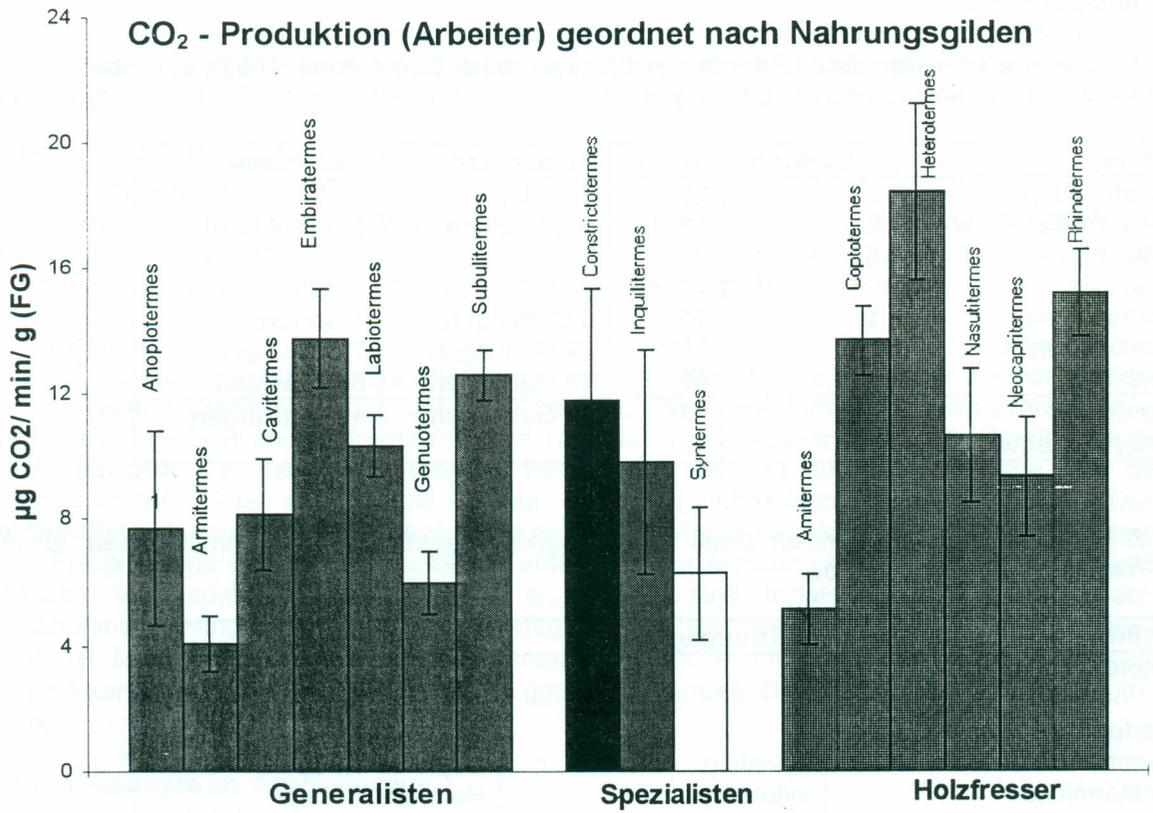


Abb. 2: Zusammenstellung der Atmungsraten (Soldaten) in Zusammenhang mit der Nahrungsgilde

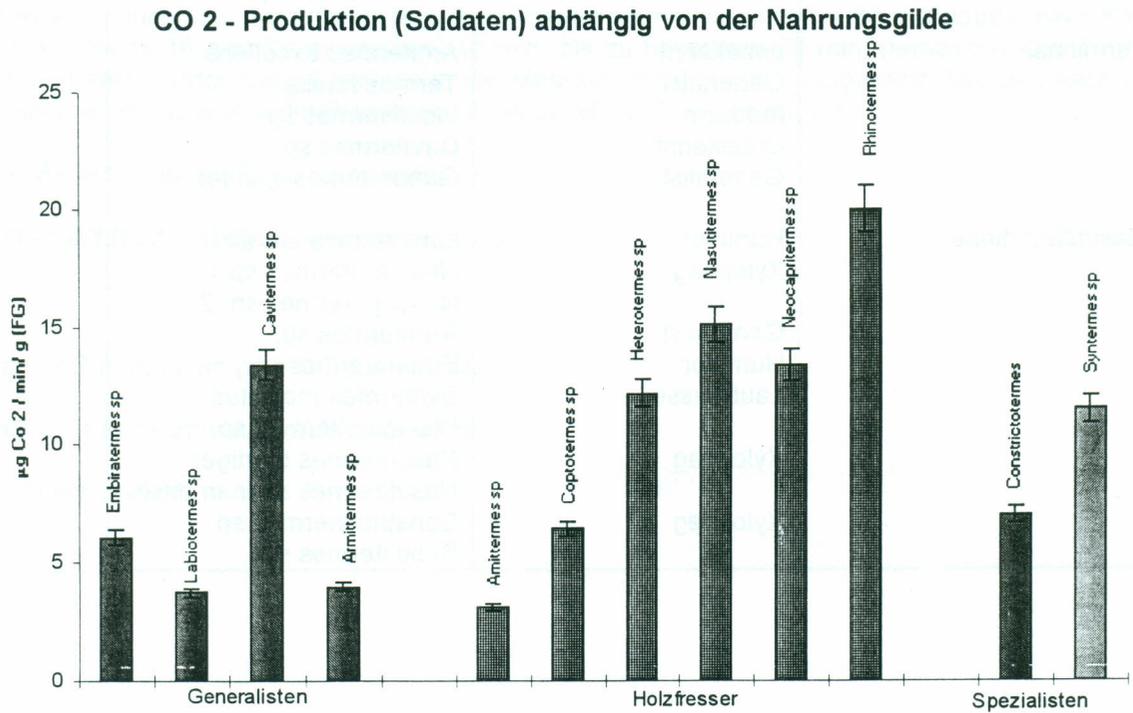


Abb. 3: Zusammenstellung der Atmungsraten (Arbeiter) im Zusammenhang mit den einzelnen Termitenfamilien (assoziierte Darmfauna)

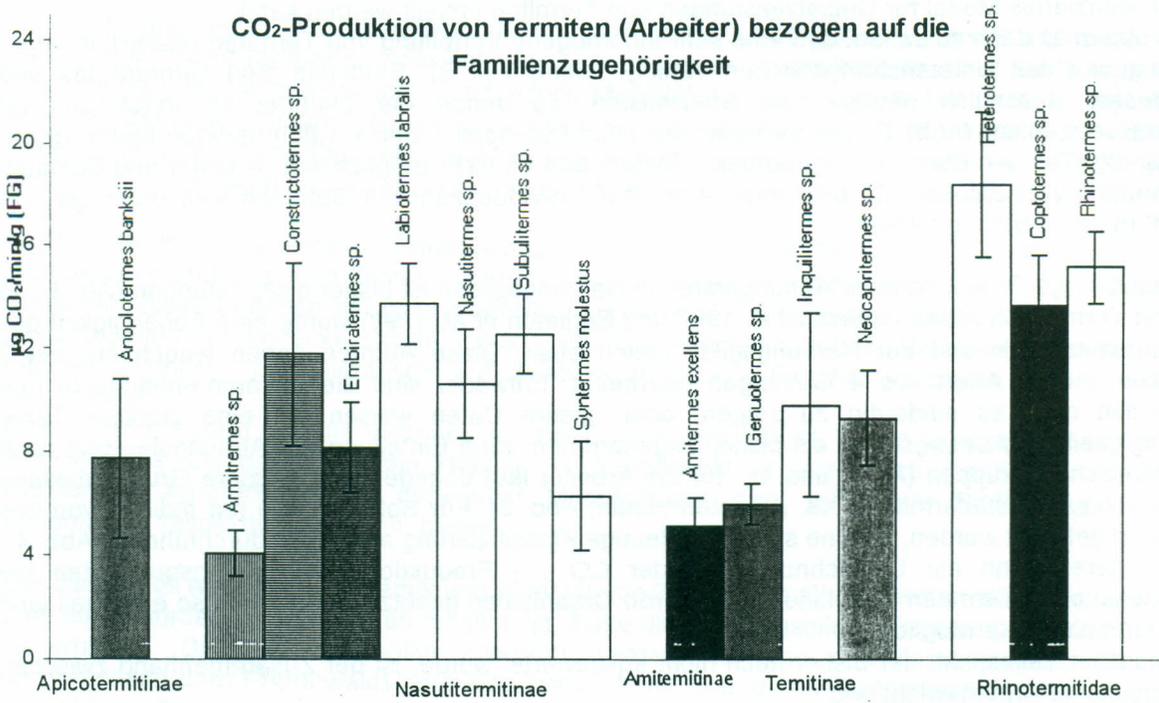
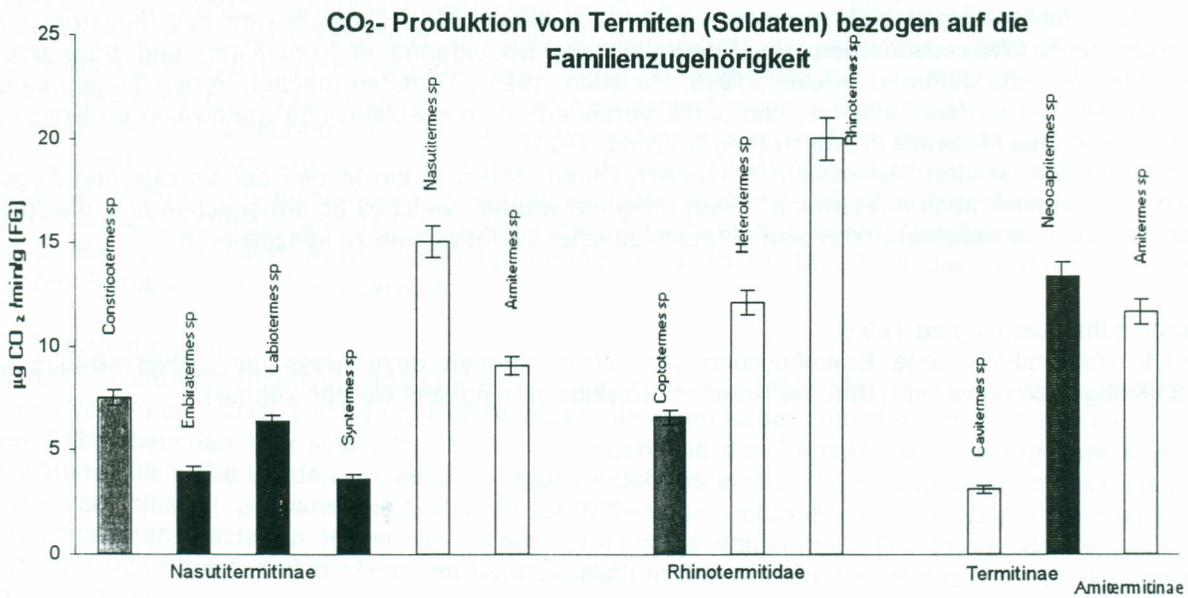


Abb. 4: Zusammenstellung der Atmungsraten (Soldaten) im Zusammenhang mit den einzelnen Termitenfamilien (assoziierte Darmfauna)



5 Diskussion

5.1 Atmungsmessungen

Die Atmungsleistungen unterscheiden sich zwischen den untersuchten Kästen (Abb. 1 - 4). Da sich bei den verschiedenen Gattungen ebenfalls Unterschiede zeigen (Abb. 1 - 4) ist davon auszugehen, ein differenziertes Model für Umsatzleistungen von Termiten erstellt werden kann.

Ein Problem ist darin zu sehen, daß eine sehr inhomogene Verteilung von Termiten respektive deren Nahrung auf den Untersuchungsflächen vorliegt (siehe Teil B). Eindeutig sind Generalisten und Holzfresser wesentlich häufiger als Spezialisten, zu denen die Laubfresser, Inquilinen und Laubfresser zählen (Abb. 1). Die Vertreter der holzfressenden Familie Kalotermitidae fehlen bisher vollständig (Tab. A). Ebenso ist zu berücksichtigen, daß es nicht möglich war, Arbeiter und Soldaten gleichmäßig zu beproben, da bei vielen Arten die Individuenzahl der Soldaten weit unter der von Arbeitern liegt (Wilson, 1994).

Eine eindeutige Einteilung nach Atmungsraten in Nahrungsgilden ist bisher nicht gelungen (Ab. 3 und 4). Bei Termiten in Afrika (Nunes *et al.* 1997 und Eggleton *et al.* 1998) wurde eine Abhängigkeit des Atmungsquotienten von der Nahrungsgilde beschrieben. Diese Autoren haben jedoch nur mit 2 Familien und 17 Arten aus 4 Gattungen gearbeitet. Entweder sind die Zusammenhänge in den Neotropen nicht so eindeutig zu zeigen, oder unsere Daten weisen auf eine stärkere Taxa-Abhängigkeit der Atmungsraten als bisher angenommen. Eine Einteilung der Atmungsleistung nach taxonomischen Gruppen (Ab. 3 und 4), für die Arbeiter läßt dagegen eine bessere Gruppenbildung erkennen (z.B. Rhniotermitidae vs. Apicotermitinae; Abb. 3). Für Soldaten, die nur indirekt von den Arbeitern gefüttert werden, ist eine solche eindeutige Klassifizierung aber nicht durchführbar (Abb. 4). Des weiteren kann ein Umrechnung von der CO₂ - Produktion auf Atmungsquotienten die Atmungsrate der Termiten in Relation zu anderen Organismen gesetzt werden, und so eventuell eine neue Gruppierung ermöglichen.

Ein wichtiger Teilaspekt, der bisher noch nicht ausgewertet wurde, ist der Zusammenhang zwischen individuellem Körpergewicht und.

6 Ausblick

In Anbetracht der hohen Abundanz und ihrer Zersetzerrolle in Ökosystemen besitzen Termiten offensichtlich eine großen Einfluß auf die Stoffkreisläufe.

Von unterschiedlichen Seiten wurde festgestellt, daß die Ökosystem-Modelle, die sich mit globalen Kohlenstoff-Bilanzen beschäftigen und hauptsächlich mit Temperatur- und Feuchteunterschiede arbeiten (respektive Evapotranspiration), den grossen unterschiedlichen Abbauraten in vor allem tropischen Ökosystemen nicht gerecht werden (Seastedt, 1995). Deshalb wird seit längerem von verschiedenen Wissenschaftlern die Integration der Bodenfauna in Kohlenstoff und Stickstoff - Kreislauf- Modelle gefordert (Molina, 1998; Paustian, 1994). Termiten machen in den Tropen einen großen Teil der Bodenfauna aus, und somit verändern sie die Ablaufwege (pathways) im Kreislauf des organischen Materials drastisch (Lee & Wood, 1971).

Die in der vorliegenden Dissertation erhobenen Daten sollen in ein Modell der Vorräte und Flüsse (stock-flow-model; nach Ackermann, 1999) integriert werden, welches es ermöglichen soll, die Rolle von Termiten im Kohlenstoffkreislauf unterschiedlicher Waldsysteme zu spezifizieren.

Frage zum Übergang zu Teil B:

Führt eine anthropogene Beeinflussung von Waldsystemen dazu, dass die Zersetzerfauna so nachhaltig beeinflusst wird, daß der Kohlenstoffzyklus verlangsamt werden könnte?

TEIL B**Die Dynamik von Termiten in agroforstwirtschaftlich genutzten Waldflächen in Zentralamazonien****6.1 Einleitung**

Termiten sind keine seßhaften Organismen. Ihre Nester sind zwar zum größten Teil an einem Baumstamm fixiert (arboreal), oder befinden sich über- bzw. unterirdisch an einer Stelle (epigäisch); ihre Strategie der Nahrungssuche setzt jedoch Mobilität der Tiere voraus. Um Totholz, organisches Material oder Laub von ihrem Nest aus zu erreichen, schwärmen Arbeiter durch zahlreiche Gänge im Boden, oder überirdisch durch überdachte Galerien aus, wobei bis heute ihr Aktionsradius so gut wie unbekannt ist. Er kann sich aber über mehrer 100 m erstrecken (pers. Beobachtung; Martius, 1985; Wilson, 1994)

Im Primärwald (Terra firme) in Zentralamazonien, sind manche Termitenarten (z.B. *Nasutitermes*; *Martius* unveröff.) in hohen Dichten auf Lichtungen (in sogenannten „gaps“) zu finden. Gaps sind Stellen im Wald, in denen ein oder mehrere abgestorbene, umgestürzte Bäume für ein Loch in der geschlossenen Kronendecke sorgen und so mehr Sonnenlicht bis auf den Waldboden gelangt. Daher müßten Termiten mikroklimatisch auf Trockenheit bzw. Feuchte reagieren (siehe auch de Bruyn 1998).

Eine weiterer Aspekt, der die Verbreitung von Termiten beeinflusst, ist die strukturelle Biodiversität des Systems. Da das natürliche Habitat der Primärwald ist, stellt sich die Frage, ob diverse strukturierte Agroforstsysteme gegenüber Monokulturen nicht günstigere Bedingungen für die Bodenfauna, respektive Termiten, bieten.

Ziel dieses Teil war es, die Dynamik und Aktivität von Termiten in Ökosystemen zu dokumentieren. Zum einen wurde überprüft, ob es möglich ist, insitu die Nahrungsgilden-Zugehörigkeit von Termiten zu erfassen. Des weiteren sollte überprüft werden, ob eine geschlossene Bestandsstruktur (entsprechend dem Primärwald) oder eine mehr offene (wie sie auf Lichtungen oder auf Plantagen herrscht) die Termitenverteilung beeinflussen. Dabei wurde vor allem die Bodenfeuchte als wichtiger Faktor angenommen. In einem letzten Experiment sollte deshalb untersucht werden, inwieweit die Biodiversität eines Systems Einfluß auf die Bodenfauna hat.

Die vorgestellten Überlegungen führten zur Durchführung mehrerer experimenteller Blöcke.

7 Material und Methoden**7.1 Untersuchungsflächen**

Die Flächen werden als terra firme-Gebiete (Festlandregenwald) eingestuft. Sie liegen auf dem Gelände der Embrapa - *Amazônia Ocidental*, ca 30 km nördlich von Manaus. Dort wurden vor 15 Jahren 19 ha Primärwald abgeholzt, um eine Kautschukplantage anzulegen. Diese Plantage lag jedoch kurze Zeit später brach; daraufhin wurde sie gefällt und gebrannt. Sekundärwald wuchs nach. Im August/September 1992 wurde ein Teil des nachgewachsenen Sekundärwaldes in traditioneller Weise abgeholzt und gebrannt. Zur Rekultivierung etablierte man, im Rahmen eines SHIFT Projekts der Universität Hamburg in Kooperation mit der EMBRAPA-CPAA, 4 verschiedene Polykultursysteme, 4 Monokulturpflanzungen sowie 1 Brache. Die 4 Polykultursysteme existieren in 4 unterschiedlichen Düngervarianten. Von den Systemen gibt es 5 Wiederholungen (A, B, C, D, E). Die Größe der einzelnen Polykulturflächen beträgt 32 x 48 m. Direkt an die Polykultursysteme grenzen Primärwald und Sekundärwald.

7.2 Monitorstationen

Verwendet wurden Monitorstationen modifiziert nach Su et al. (1985) Hierbei handelt sich um PVC-Röhren von 25 cm Länge und 16 cm Durchmesser, die einen Köder enthalten (Holz, Pappe etc.). An zwei Seiten befinden sich sechs 3 x 1 cm Öffnungen, die den Termiten die Zugang zum Köder erleichtern sollen. Sie wurden mit Hilfe eines Bodenbohrers vollständig eingegraben und mit einem Deckel verschlossen. So waren die Stationen vor Witterungseinflüssen geschützt. Die im Inneren der Monitorstationen plazierten Köder lassen sich problemlos entnehmen. Die Länge der Stationen begründet sich darauf, daß die Termiten hauptsächlich in den oberen 30 cm des Bodens aktiv sind (Lavelle, 1995).

7.3 Block I**In situ Überprüfung der Nahrungsgildenzugehörigkeit sowie der Termitenaktivität**

Versuchsflächen:

- Primärwald: 2 Flächen mit jeweils 40 x 40 m

- Sekundärwald: 2 Flächen mit jeweils 40 x 40 m
- System 4: 2 Polyholzkulturen (48 x 32 m), auf denen 4 Nutzh Holzarten (Seringueira (Kautschuk), Paricá, Mogno (Mahagoni), Andiroba) gepflanzt wurden mit spontan zugelassener Vegetation, hauptsächlich bestehend aus 2 Arten *Vismia* (Clusiaceae).

Verwendete Köder und ihre Zielgruppen:

- Karton bzw. Wellpappe für Laubernter, Generalisten
- Holz ("Acangaçu") für Feucht-/ Trockenholzfresser, Generalisten.
- Palmsubstrat ("Xaxim") (Humusfresser, Generalisten).

7.3.1 Versuchsaufbau Block I

In allen 3 Waldsystemen wurden jeweils 40 Fallen ausgebracht, mit alternierender Substratabfolge. Die verwendeten Köder wurden in einer Form ausgewählt, daß möglichst Vertreter aller 4 Nahrungsgilden erfasst werden konnten. Die Monitorstationen dienen zur Überwachung der Aktivität der Termiten auf den Untersuchungsflächen.

7.4 Block II

Überprüfung der Rolle der Bestandesstruktur

Versuchsflächen:

- Monokultur: Pupunha Palmen gepflanzt im Abstand von 4 m, die Versuchsfläche ist 20 x 20 m groß, keine Bodendecker.
- System 2: Polykultur aus 4 verschiedenen Nutzbbaumarten mit der Fläche 48 m x 32 m: Pupunha, Urucum, Cupuacu und Castanha, mit *Pueraria* als Bodendecker.

7.4.1 Versuchsaufbau Block II

In der Pupunha Monokultur wurden jeweils 10 Monitorstationen (siehe 6.2) ausgebracht, da die Monokultur nur zur Hälfte mit ausgewachsenen Bäumen bepflanzt ist. Der Abstand zu jedem Baum betrug 60 cm. Die Köder waren nur aus Holz (siehe Ergebnisse zu 6.3)

Im System 2 wurden 20 Monitorstationen ausgebracht, davon jeweils 10 unter dem Bodendecker *Pueraria* und 10 unter den dort vorhandenen Pupunha-Palmen. Alle 1-2 Wochen wurde mit einem TDR die Bodenfeuchte in den Fallen (30 cm Tiefe) und an der Oberfläche der Falle gemessen (10 cm Tiefe). Dieses Versuchsdesign wurde in 4 Parzellen (A, B, C, D) wiederholt.

7.4.2 Block III

Überprüfung des Einflusses der Biodiversität eines Systems auf Termiten

- Monokulturen: 3 verschiedene Nutzbbaumarten mit der Fläche 48 m x 32 m (Kautschuk, Orangen und Cupuacu) sowie Bodendecker (*Pueraria*)
- System 3: Eine Polykultur aus den o.g. Bäumen sowie Kokospalme und Bodendecker (*Pueraria*).

7.4.3 Versuchsaufbau Block III

In den Monokulturen wurden jeweils 10 Monitorstationen (siehe 6.2) ausgebracht, davon jeweils 5 unter einem Baum und 5 unter dem Bodendecker. Der Abstand zu jedem Baum betrug 60 cm. Die Köder waren nur aus Holz (siehe Ergebnisse zu 6.3)

Im System 3 wurden 40 Monitorstationen ausgebracht, davon jeweils 5 unter den Bäumen korrespondierend mit den Arten in Monokultur, 5 unter der Kokospalmen um einen möglichen Einfluss dieser Art zu dokumentieren. Bedauerlicherweise ist auf dem Versuchsfeld keine Kokospalmen-Monokultur gepflanzt worden. Falls es einen "Palmeneffekt" gibt, wird die Pupunha-Palmen Monokultur als Modell herangezogen. Die restlichen 20 Monitorstationen wurden unter dem Bodendecker *Pueraria* gesetzt. Alle eins bis 2 Wochen wurde mit einem TDR die Bodenfeuchte in den Fallen (30 cm Tiefe) und an der Oberfläche der Falle gemessen (10 cm Tiefe). Der Versuchsansatz wurden in den 4 Parzellen (A,B, C, D) wiederholt, sodaß 4 Replikate vorliegen.

8 Ergebnisse

8.1 Block I

In Tabelle 3 sind Arten aus den Monitorstationen auf den Untersuchungsflächen bis einschließlich Oktober 1998 dargestellt.

Tab. 3: Verteilung der Arten auf den Untersuchungsflächen in Abhängigkeit der Nahrungsgildenzugehörigkeit

Termitenart	Nahrungsgilde (Literatur)	Primärwald	Sekundärwald	Polyholzkultur
<i>Constrictotermes sp.</i>	Xylophag	x	x	0
<i>Neocapritermes sp.</i>	Xylophag	x	0	x
<i>Labiotermes labralis</i>	humivor	x	x	x
<i>Syntermes molestus</i>	Laubfresser	x	x	0
<i>Amitermes sp.</i>	Generalist	x	0	0
<i>Coptotermes sp.</i>	Generalist	x	x	0
<i>Nasutitermes sp.</i>	Generalist/ xylophag	x	x	0
<i>Termes fatalis</i>	Generalist	x	0	x

x = vorhanden

0 = nicht vorhanden

Aus Tabelle 3 lässt sich eindeutig erkennen, daß die Artenvielfalt vom Primärwald bis zu Polyholzkultur abnimmt.

Abb. 5: Termitenaktivität im Primärwald, abhängig vom angebotenen Substrat

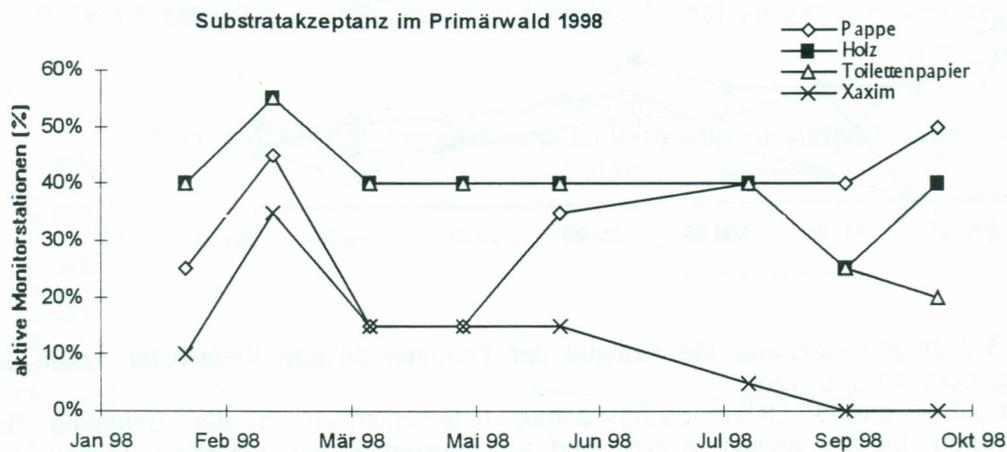


Abb. 6 : Termitenaktivität im Sekundärwald, abhängig vom angebotenen Substrat

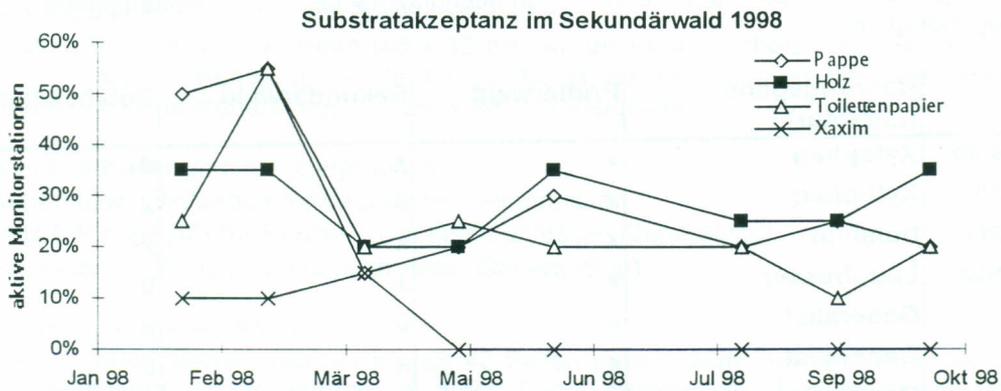
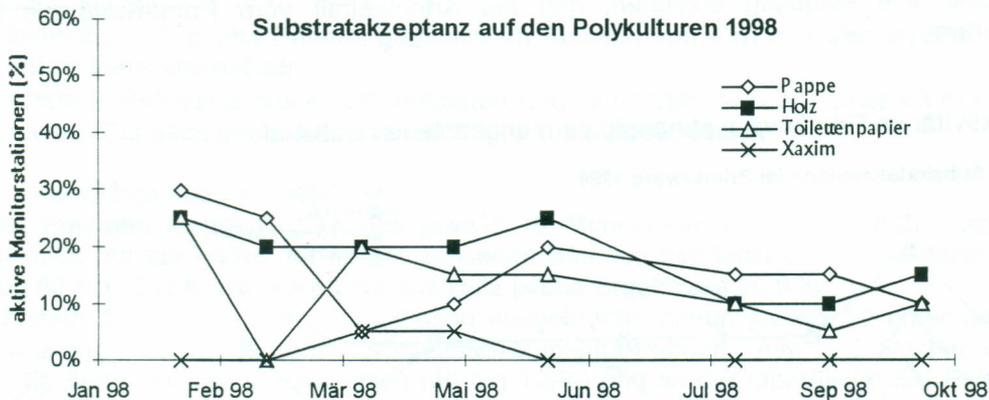


Abb.7: Termitenaktivität auf den Polykulturflächen, abhängig vom angebotenen Substrat



Die Abbildungen 5-7 zeigen einerseits die Aktivität der Termiten an den Köderfallen sowie die Akzeptanz des angebotenen Substrats.

Zu erkennen ist, daß die 3 Untersuchungsflächen unterschiedlich in der Belegung der Monitorstationen waren. Im Primärwald (Abb.5) sind am meisten Fallen akzeptiert worden, der Sekundärwald (Abb.6) liegt in der Mitte und die Polykulturen (Abb. 7) zeigt die geringste Termitenaktivität. Auffällig ist, daß die mittlere prozentuale Aktivität gleich zu Anfang erreicht wird und sich über die Zeit kaum ändert. Allerdings ist die Aktivität im Februar/März 1998 (Ende Regenzeit) besonders hoch und fällt im April/Mai 1999 (Beginn Trockenzeit) ab.

8.2 Ergebnisse Block II

Abb. 8: Termitenaktivität auf der Polykultur im Vergleich zur Monokultur

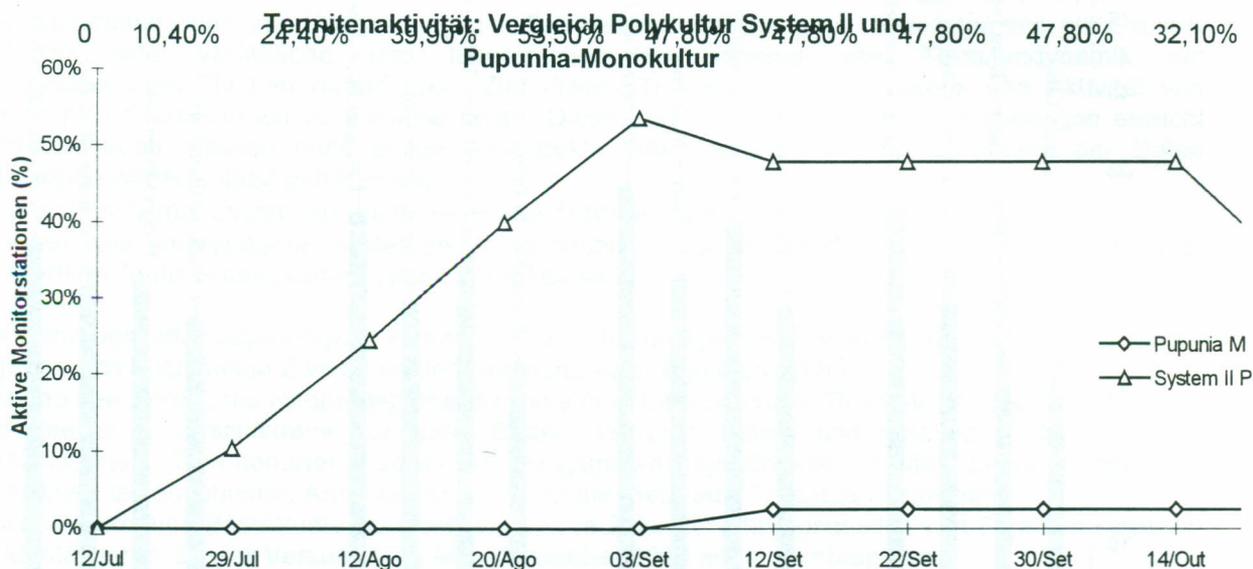


Abb. 9: Termitenaktivität unter Pueraria und Termitenaktivität unter Pupunha im System II

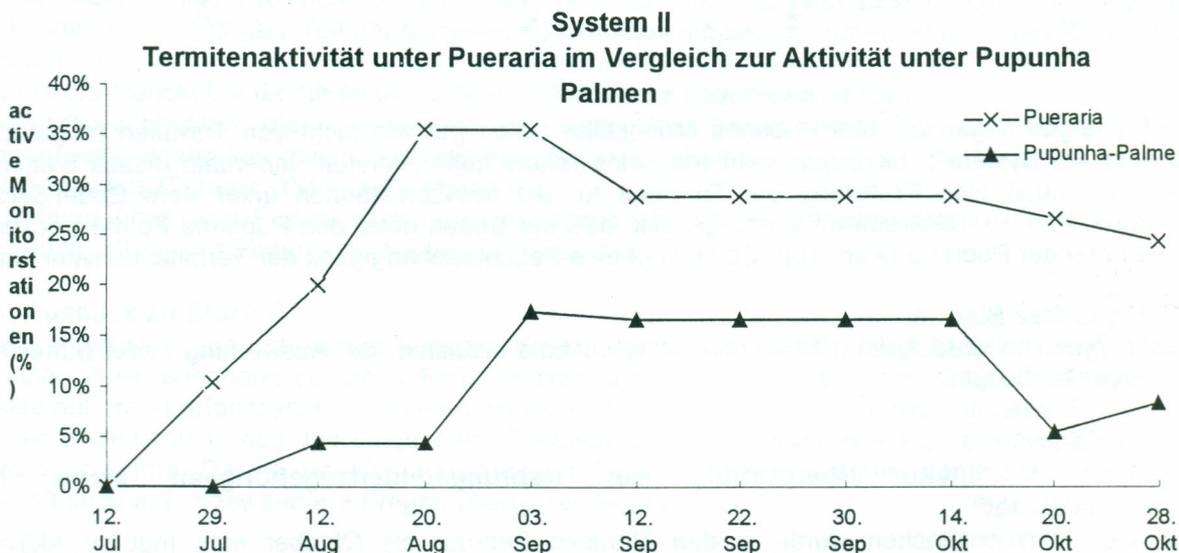
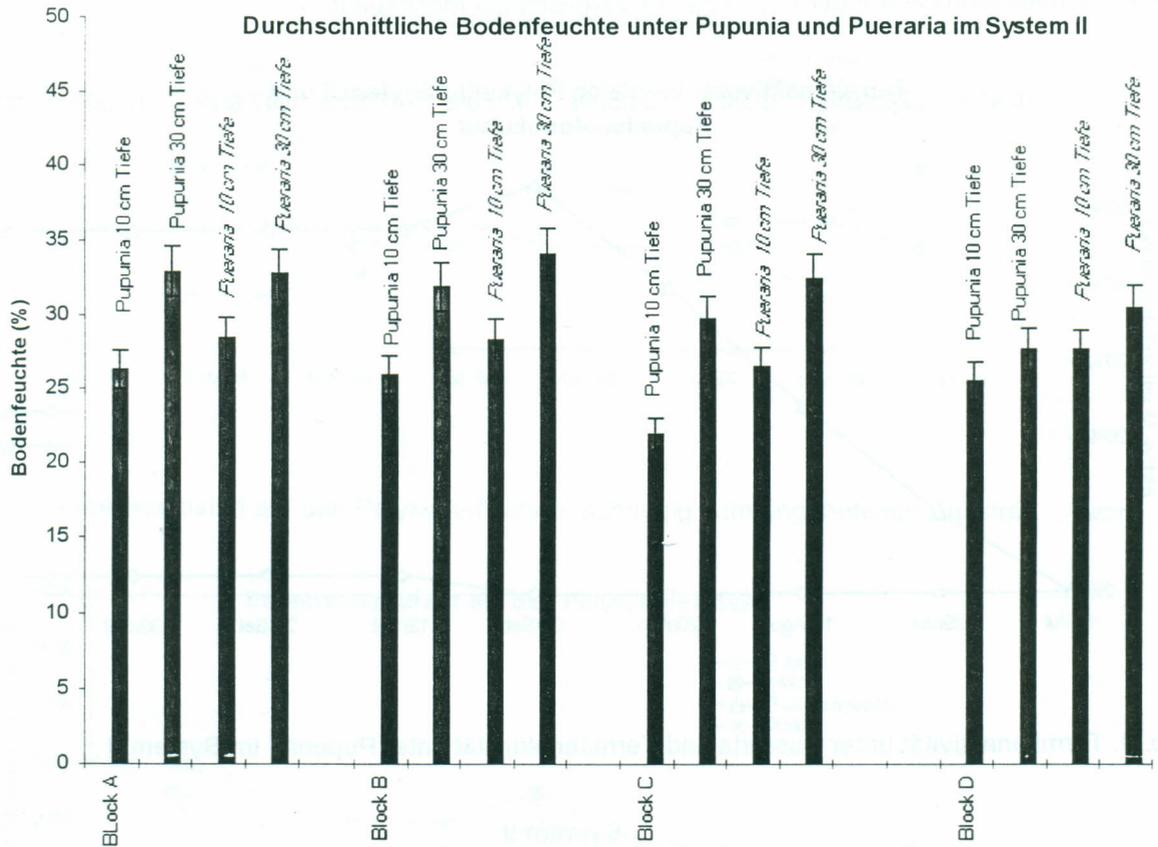


Abb. 10: Durchschnittliche Bodenfeuchte unter Pupunha und Pueraria im System II



Block II ergab folgendes: Die Pupunha Monokultur ist so gut wie nicht von Termiten frequentiert (Abb. 8). Im System II hingegen sieht man eine relativ hohe Aktivität. Innerhalb dieses System, zeigt sich auch eine Präferenz der Termiten für die Monitorstationen unter dem Bodendecker (Pueraria; Abb. 9). Desweiteren wurde gezeigt, daß der Boden unter den Pupunha Palme trockener ist als unter der Pueraria (Abb. 10). Somit liegt eine Feuchteabhängigkeit der Termitenaktivität nahe.

8.3 Ergebnisse Block III

Dieser Versuch wurde Anfang November 1999 im Feld installiert, die Auswertung findet frühestens ab Januar 2000 statt.

9 Diskussion

9.1 Block I "Insitu Überprüfung der Nahrungsgildenzugehörigkeit sowie der Termitenaktivität"

Auf allen Versuchsflächen wurde in den Monaten Februar bis Oktober eine mäßige Aktivität beobachtet (siehe Abb. 5 - 7). Die Stationen wurden monatlich überprüft, Substrate, die sich in der Regenzeit als ungeeignet herausstellen, ausgetauscht. Ungeeignete Substrate sind Toilettenpapier sowie Pappe. Schon z.T. 2 Wochen nach deren Auswechslung wurde Schimmel oder Pilzbefall registriert. Dies bedeutet im Endeffekt, daß diese Substrate für ein längerfristiges Monitoring nicht geeignet sind. Das Palmsubstrat Xaxim hat sich als relativ unattraktiv herauskristallisiert (siehe Abb. 5 - 7). Im Primärwald wurde erwartungsgemäß die höchste Termitenaktivität beobachtet (vgl. Tab. 3 und Abb. 5 - 7). Die Aktivität der Termiten nimmt im Sekundärwald ab, und auf den Polyholzkulturen sind kaum Termiten zu finden.

Die Nahrungsgildendifferenzierung mit Hilfe der unterschiedlichen Substrate ließ sich nicht absichern, da es mehrere Termitenarten gab, die sowohl an Pappe, Holz und Toilettenpapier gefunden wurden. Eine weitere Schwierigkeit dieser Differenzierung lag darin, daß häufig keine Soldaten gefunden wurden, ohne die eine taxonomische Bestimmung oft nicht möglich ist.

9.2 Ausblick zu Block I

Durch die Fraßaktivität der Termiten an den Ködersubstraten kann ihre An- bzw. Abwesenheit auf den Flächen festgestellt werden. Daraus ergibt sich ein Monitoring von Termitenpräsenz in

unterschiedlichen Waldökosystemen. Da Termiten eine wichtige Rolle im Streuabbau spielen und gleichzeitig Schädlinge für bestimmte Kulturpflanzen sind, kann diese Methode in tropischen Agroforstsystemen zum Monitoring von Termiten angewandt werden. Die hier verwendeten Monitorstationen sind zur Überprüfung der Termitenaktivität geeignet. Man kann mit Hilfe dieser Methode eine verlässliche und längerfristige Beobachtung von Termitendynamik auf unterschiedlichen Flächen durchführen. Ziel dieses Teil war es, die Dynamik und Aktivität von Termiten in Ökosystemen zu dokumentieren. Diese Ziel ist nach vorgestellter Datenlagen erreicht worden, jedoch müssen noch einige Teilaspekte einer weitergehenden Auswertung der Daten unterzogen werden; dazu gehören u.a.:

- Welchem Verteilungsmuster unterliegen die Termiten (geklumpt oder zufällig)?
- Kann eine anthropogene Systemänderung nachteilig auf die Termitenaktivität wirken, und z.B. Stoffkreisläufe verlangsamen (siehe auch Teil A)?

Die Nahrungsgildenzugehörigkeit konnte in situ nicht nachgewiesen werden. Im Laufe dieser Arbeit ergaben sich auch einige Zweifel an der Einteilung nach Eggleton (1995).

Das gab den Anreiz, die Nahrungspräferenz mit einem Laborversuch (Block IV) zu überprüfen.

Die Idee ist, 4 verschiedene Substrate (Boden, Wurzeln, Blätter und Holz) mit ^{15}N markiert 3 verschiedenen Termitenarten, deren Nahrungsgilden-zugehörigkeit in der Literatur eindeutig identifiziert ist, anzubieten. Anschließend werden die Tiere auf ^{15}N spuren analysiert.

Block IV wäre eine Basisstudie, die helfen kann, in Zukunft Nahrungsquellen von Termiten eindeutig zu identifizieren. Dieser Versuch läuft Mitte Dezember 1999 an der Embrapa an.

9.3 Block II : Überprüfung der Rolle der Bestandesstruktur

Die Daten dieses Teils zeigen sehr interessante Aspekte der Ökologie von Termiten: Es wurde gezeigt, daß Termiten die Polykultur gegenüber der Monokultur bevorzugen (Abb. 8) sowie innerhalb des Systems II die Standorte unter dem Bodendecker bevorzugen (Abb. 9).

Da die Bodenfeuchte offensichtlich ausschlaggebend ist (Abb. 10), sind diese Informationen wertvoll, da Termiten als ein großer Teil der Bodenfauna eventuell Indikatoren für einen gesunden Boden sein könnten.

Warum die Monokultur für sie so unattraktiv ist, kann kurz angerissen werden:

Einerseits verdichten die Pupunha-Palmen sehr den Boden, was ihn sehr kompakt und "Bodenfauna"-unattraktiv macht. Andererseits trocknen die Palmen über ihre hohe Evapotranspiration den Boden aus (Schroth, 1999, pers. Mitteilung).

Das Klima über dem Boden ist zwar sehr ähnlich dem im Primärwald (Martius, Schroth, pers. Mitteilung, 1999), im Boden selbst scheint dies nicht der Fall zu sein.

9.4 Ausblick zu Block II

Dieser Versuch suggeriert weitere Untersuchungen auf diesem Gebiet. Die Ergebnisse zeigen, daß es einen Zusammenhang zwischen Bodenfeuchte und Termitenpräsenz gibt. Ob Termiten generell positiv auf ein Agroforstsystem reagieren, ist nicht entschieden. Sie wirken sich auf jeden Fall positiv auf die Bodenstruktur aus und umgekehrt. Dadurch haben sie einen indirekten positiven Effekt auf Agroforstsysteme. Da sie eine Feuchte und Systempräferenz zeigten, kann dieses Wissen in Zukunft auch auf angewandtere Fragen übertragen werden.

Die Ergebnisse dieses Versuches führten zur Durchführung von Blocks III, der zum Zeitpunkt dieses Reports in der Feldphase ist. Die Beobachtung, daß Termiten im System II wesentlich aktiver sind, ließ vermuten, daß diese Eigenschaft eventuell mit der Systembiodiversität zusammenhängt.

10 Literatur

- Ackermann, I. L. (1999): The Effekt of Fungus-Growing ants and termites on soil carbon pools in tropical ecosystems, Masters-Thesis, Cornell-University
- Apolinário, F.B. (1993): Composicao faunistica e hábitos de nidificacao de Termitas (Insecta: Isoptera) em Floresta de Terra Firme da Amazônia central, Diplomarbeit, Universidade do Amazonas, Manaus.
- Braumann A., Kane, M.D., Labat, M. & Breznak, J.A. (1992): Genesis of acetate and methane by gut bacteria of nutritionally different termites. *Science*, 257, 1384-1387
- Constantino, R. (1997): Chave ilustrada para IdentificaÇao dos gêneros de cupins (Insecta; Isoptera) que ocorrem no Brasil, Departamento de Biologia, UNESP
- Dangerfield, J.M., MacCarthy, T.S. & Ellery, W.N (1998): The mound-building termite *Macrotermes michaeliseni* as an ecosystem engeneer, *Journal of Tropical Ecology*, 14, pp.507
- Dunger & Fiedler, (1989): Methoden der Bodenbiologie, Fischer Verlag Stuttgart, 423 Seiten.
- Edwards, C.A. (1974): Macroarthropods In: Biology of Plant Litter Decomposition eds. CH. Dickinson & G.J.F. Pugh, Vol 2, Academic Press, New York, pp.533-554
- Eggleton, P., Bignell, D.E., Sands, W.A., Waite, B. Wood, T.G. & Lawton, J.H (1995): The species richness of termites (Isoptera) under differing levels of forest disturbance in the Mbalmayo forest Reserve, southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 11, 85-98
- Eggleton, P., Davies, R.G., Bignell, D.E. (1998): Body size and energy use in Termites (Isoptera) - The responses of soil feeders and wood feeders differ in a tropical forest Assemblage. *Oikos*, 81 (3): 523-530, 1998
- Hölldobler B. & Wilson, E.O.: Journey of the Ants The Belknap Press of Havard University, Press, Cambridge, Massachusetts
- Jones, J.A. (1990): Termites, soil fertility and carbon cycling in dry tropical Africa - a hypothesis, *Journal of tropical Ecology*, 6, 291
- Krishna, K (1970): Taxonomy, phylogeny and distribution of termites In: Biology of Termites eds.: K.Krishna & F.M. Weesner Vol 2 Academic Press, N.Y. pp. 127-153
- Nunes, L., Bignell, D.E., Lo, N., Eggleton, P. (1997): On the respiratory quotient of Termites (Insecta: Isoptera), *Journal of Insect Physiology*, 43 (8):749-758
- Maldague, M.E. (1964): Importance des population des termite dans des sol équatorieux. *Transactions of the 8th international Congress of Soil Science, Bucherest*. 743-751
- Martius, C. (1994): Diversitiy and Ecology of termites in Amazon forests, *Pedobiologia*, 38, (5), 407-428
- Martius, C. (1998): Occurrence, body mass and biomass of *Syntermes* spp. (Isoptera: Termitidae) in Reserva Ducke, Central Amazonia. *Acta Amazonica* 28(3), 319-324
- Molina, M. (1998): Modelling C and N processes in soils, *Advances in Agronomy*, 62, pp. 253-290
- Paustian, K. (1994): Modelling soil biology and biochemical processes for sustainable agriculture research In: Soil-Biota Management in sustainable Farming Systems eds: C.E. Pankhurst, B. M. Doube. V.V.S.R. Gupta and P.R. Grace, CSRIO Information Services, Melbourne, pp. 182-193
- Sanderson, M.G. (1996): Biomass of Termites and their Emissions of Methane and Carbon Dioxide: A Global Database, *Global Biogeochemical Cycles*, 10 (4), 543-557
- Seasted, T.R. (1995): Soil fauna and the biogeochemistry of tropical ecosystems In: Soil Organisms and litter decomposition in the tropics, ed. M.V. Reddy, Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 274
- Tayasu, I., T. Abe, P. Eggleton, D.E. Bignell (1996 in press): Nitrogen and carbon isotope ratios in termites (Isoptera): an indicator of trophic habit from wood-feeding to soil-feeding. *Ecological Entomology*
- Willams, C.M., Veivers, P.C., Slaytor, M & Cleland S.V. (1994): Atmospheric carbon dioxide and acetogenesis in the termite *Nasutitermes walkeri* (Hill) *Comp. Biochem. Physiol. A*, 107, pp.113-118
- Whitford, W.G., Steinberger, Y. & Ettershank, G. (1982): Contribution of subterrenean termites to the economy of Chihuahuan desert ecosystems, *Oecologia* (Berlin), 55, pp. 298-302
- Wood, T.G & Sands, W.A. (1978): The role of termites in ecosystems. In: M.V. Brian Ed.: Production ecology of ants and termites, International Biological Programme 13. Cambridge University Press, 245-292