



Artículo

Efecto de las características morfológicas de los árboles sobre la presencia de termiteros del género *Nasutitermes* (Blattodea: Termitidae) en Sara Ana, Alto Beni, Bolivia

Effect of tree morphological characteristics on the presence of termite mounds of the genus *Nasutitermes* (Blattodea: Termitidae) in Sara Ana, Alto Beni, Bolivia

Mariana Zelada^{1*}, Valeska De Cárdenas², Rosario Limachi² & Ana Apaza³

¹ Carrera de Biología, Facultad de Ciencias y Tecnología, Universidad Mayor de San Simón, Calle Sucre, Parque La Torre, Cochabamba, Bolivia

² Carrera de Biología, Facultad Ciencias Puras y Naturales, Universidad Mayor de San Andrés, c/27 Cota Cota s/n, La Paz, Bolivia

³ Carrera de Ingeniería Ambiental, Facultad de Ingeniería, Universidad Mayor de San Andrés, Av. Villazón 1995, La Paz, Bolivia

*Autor de correspondencia: maria.zelada@gmail.com

Resumen

En bosques tropicales, las termitas desempeñan un papel crucial en el ciclo de descomposición de la madera y funcionan como indicadores de la calidad de los ecosistemas. Los árboles proporcionan a las termitas alimento, refugio, protección contra depredadores y las variables ambientales como la lluvia y altas temperaturas, condicionando la selección de su hábitat. En este estudio, se evaluó el efecto de las características morfológicas de los árboles (diámetro a la altura del pecho, altura, rugosidad de la corteza y cobertura del dosel) y orientación, sobre la presencia de termiteros en diferentes ambientes del Centro de Investigación y Capacitación de Sara Ana. Los termiteros observados fueron construidos por termitas del género *Nasutitermes*, y su presencia estuvo principalmente asociada a árboles más altos ($p < 0.05$) y de mayor diámetro ($p = 4.05 \times 10^{-10}$), con cobertura de dosel superior al 60% y cortezas que presentaban un grado de rugosidad mayor ($p < 0.05$). Respecto a la orientación, se observó una leve tendencia en la construcción de los termiteros hacia el noreste ($p = 0.036$), en comparación con las demás orientaciones. Estos resultados sugieren que la presencia de termiteros no es aleatoria, sino que está determinada por las características morfológicas de los árboles.

Palabras clave: Hábitat, Insectos sociales, Rugosidad de corteza, Tamaño del árbol, Termitas.

Abstract

In tropical forests, termites play a crucial role in the wood decomposition cycle and serve as indicators of ecosystem quality. Trees provide termites with food, shelter, protection from predators, and environmental variables such as rain and high temperatures, conditioning their habitat selection. In this study, we evaluated the effect of tree morphological characteristics (diameter at breast height, height, bark roughness, and canopy cover) and orientation on the presence of termite mounds in different environments at the Sara Ana Research and Training Center. The termite mounds observed were built by termites of the genus *Nasutitermes*, and their presence was mainly associated with taller trees ($p < 0.05$) and trees with a larger diameter ($p = 4.05 \times 10^{-10}$), with canopy cover above 60% and bark with a high roughness index ($p < 0.05$). With regard to orientation, a slight tendency was observed in the construction of termite mounds towards the northeast ($p = 0.036$), compared to other orientations. These results suggest that the presence of termite mounds is not random, but is determined by the morphological characteristics of the trees.

Key words: Bark roughness, Habitat, Social insects, Termites, Tree size.

Recibido: 24.06.25, Aceptado: 23.08.25

Introducción

Las termitas cumplen un papel ecológico fundamental en la descomposición de la materia vegetal (Laffont *et al.* 2004, Bignell *et al.* 2011). Su aporte al reciclaje de nutrientes es crucial para incrementar la fertilidad del suelo (Wood & Sands 1978, Bignell & Eggleton 2000, Tapia-Coral *et al.* 2016), ya que su actividad repercute

directamente en el mantenimiento de la porosidad y en la aireación del sustrato (Lavelle *et al.* 1997). Además, actúan como organismos clave, debido a que en sus procesos constructivos incorporan numerosos componentes de materia en descomposición, al entorno lo que influye en las propiedades del medio donde habitan (Jones & Eggleton

2000, Mora *et al.* 2003, Yamada *et al.* 2005, Jouquet *et al.* 2011). En este sentido, este grupo se incluye dentro de una categoría de grupo funcional reciente denominada “ingenieros de los ecosistemas”, que, a diferencia de la clasificación clásica basada en hábitos alimenticios, se refiere al papel fundamental que desempeñan —junto con hormigas y lombrices— en la transformación de los ecosistemas naturales y antropizados mediante el movimiento de grandes cantidades de materia orgánica (Jones *et al.* 1997, Usman *et al.* 2016, Mekoten 2019).

En este contexto, diversos factores ambientales y estructurales influyen directamente en la distribución, comportamiento y ecología de las termitas en distintos ecosistemas. En bosques, por ejemplo, la presencia de árboles de mayor tamaño influye significativamente en la formación de termiteros, así como en la actividad y frecuencia de visitas de termitas (Jones & Gathorne-Hardy 1995, Gonçalves *et al.* 2005a, Araújo *et al.* 2010). Asimismo, tanto el tamaño del árbol como su grado de decaimiento actúan como indicadores de la abundancia y calidad de recursos disponibles para este grupo (Araújo *et al.* 2010). Además, el grosor de la corteza y su textura se muestra como un factor determinante en la presencia de termitas, ya que puede influir en el movimiento de las termitas sobre el árbol (Lee 2017, 2018, de Souza 2020).

Pese a la relevancia ecológica de las termitas arbóreas, existen pocos estudios que aborden las variables que determinan su presencia (de Souza 2020, Gonçalves *et al.* 2005a, Chaves 2006). Asimismo, se conoce poco sobre las interacciones entre estas y las especies vegetales que les ofrecen hábitat o recursos (Ramírez & Lanfranco 2021). Por ello, comprender las condiciones en las que construyen sus termiteros no solo ampliará el conocimiento actual, sino que también facilitará, en el futuro, una planificación más efectiva del manejo de las áreas agroforestales, dado su importante papel en el proceso de la degradación de la materia orgánica y el ciclo de nutrientes. Aunque las termitas pueden generar conflictos en estas áreas, debido al “daño mecánico” a los árboles (Abadia *et al.* 2013, Cabrera & López 2013), está probado que son incapaces de atacar madera viva (Mathews 1977), debido a que la madera de los árboles vivos resulta tóxica o, al menos, poco palatable para las termitas (Chaves 2006).

En este contexto, el presente estudio tiene como objetivo evaluar si las características morfológicas de los árboles —como el diámetro a la altura del pecho (DAP), altura del árbol, cobertura y textura de la corteza— influyen en la presencia de termiteros. Planteamos la hipótesis de que la probabilidad de encontrar termiteros aumenta en árboles con determinadas características morfológicas, con predicciones específicas: árboles con mayor DAP y altura presentan más termiteros, al ofrecer una mayor superficie

de apoyo y estabilidad; aquellos con mayor cobertura de dosel aumentan la probabilidad de albergar termiteros, ya que la sombra y la regulación microclimática podrían favorecer el establecimiento de los nidos; y los árboles con cortezas más rugosas permitiría un mejor anclaje de los termiteros al árbol.

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Centro de Investigación y Capacitación Sara Ana, ubicado en el Municipio de Alto Beni, Provincia de Caranavi, Departamento de La Paz, Bolivia (15°27'30"S, 67°28'38"O; 390 m), con una extensión aproximada de 500 ha (Limachi *et al.* 2024). Este centro se sitúa en una zona de transición entre los Andes y las tierras bajas bolivianas (Montes de Oca 1989). Los bosques de Alto Beni son un conjunto de bosques siempreverdes estacionales del suroeste de la amazonia con influencia de la flora yungueña (Navarro 2011). Dentro del área hay una mezcla de bosques primarios y secundarios con especies de árboles como *Swartzia jorori* (Fabaceae), *Cecropia concolor* (Cecropiaceae) y bambúes gigantes del género *Guadua* (Poaceae), así como fragmentos de bosque maduro, de transición y cultivos de cacao, plátano y otros, reflejando distintos grados de conservación y regeneración natural (Schneider *et al.* 2017, Marconi *et al.* 2021, Plata *et al.* 2021). La región presenta un clima tropical con verano húmedo, una temperatura media anual de 26.9°C; julio es el mes más frío, con una media de 24.5°C, mientras que noviembre es el más cálido, alcanzando una temperatura promedio de 28.1°C y con una precipitación media anual de 1.645±249 mm al año (Ripa & Naoki 2021).

Métodos

El muestreo se realizó durante la segunda semana de julio de 2024, bajo la realización de un curso de campo, el diseño y las variables fueron elaborados, siguiendo criterios del equipo de trabajo. Se efectuaron recorridos exploratorios por distintos tipos de ambientes que forman un mosaico de vegetación propia de la zona, tales como bosque primario, bosque secundario, vegetación ribereña y áreas antrópicas (cultivos y caminos). En cada recorrido se registraron todos los árboles con termiteros encontrados (n=110) y, de forma sistemática, se registraron 330 árboles control (sin termiteros), midiendo uno de cada cinco árboles observados durante el recorrido (Fig. 1).

Para ambos tratamientos (árboles con termiteros y sin termiteros) se midieron las siguientes cuatro variables: 1) altura total de árbol (m), medida con un clinómetro; 2) diámetro a la altura del pecho (DAP), medido con una cinta métrica; 3) textura de la corteza, asignando una categoría del uno al cuatro (donde 1 corresponde a una corteza lisa y 4 muy rugosa) considerando la presencia de espinas u otras ornamentaciones (Fig. 2); 4) porcentaje de

cobertura de dosel, medido con un densiómetro; y 5) adicionalmente para los árboles con termiteros se midió orientación del termitero, registrada con una brújula,

según la dirección en que se extendía principalmente el crecimiento del termitero sobre el árbol.

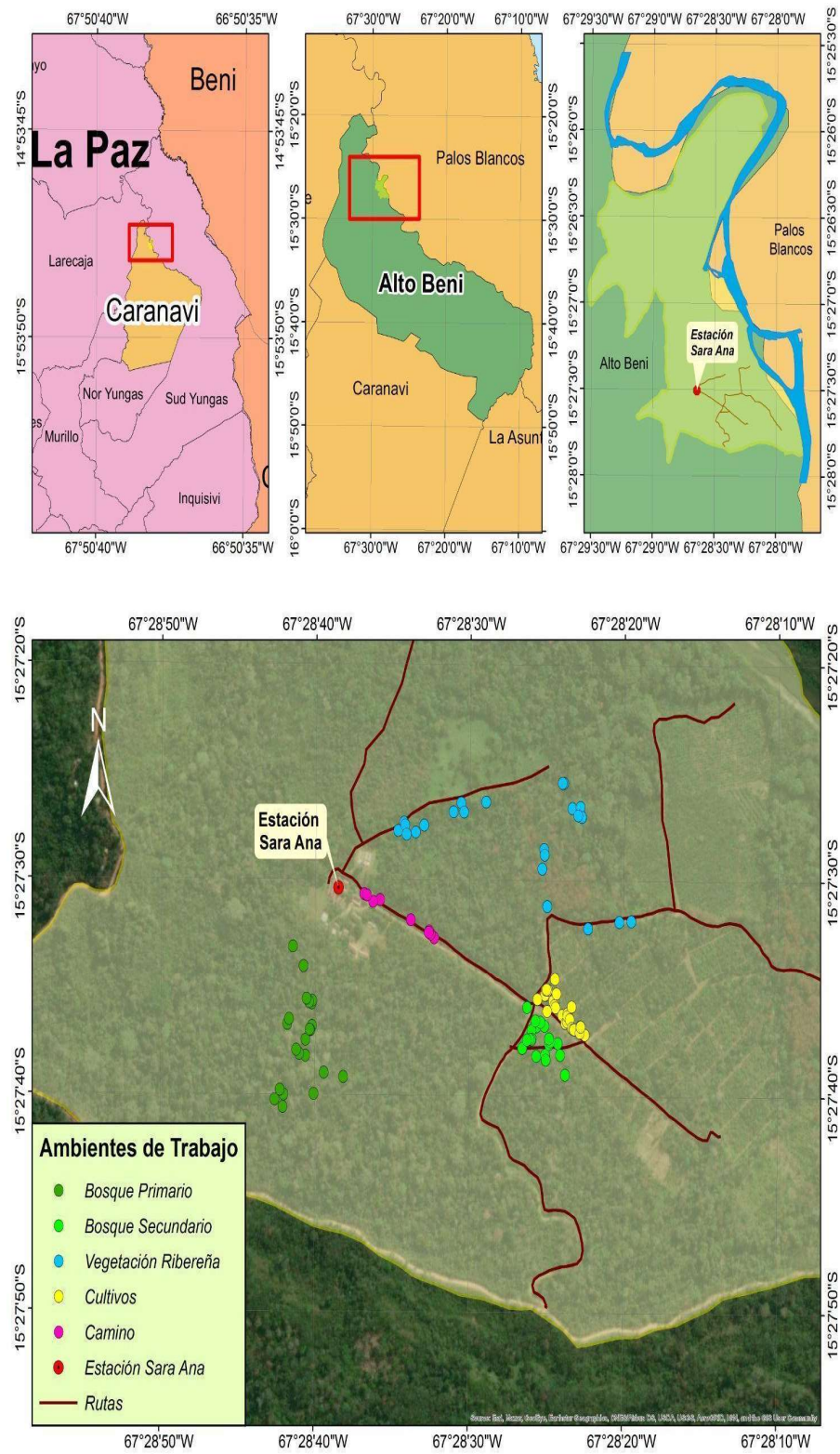


Figura 1. Ubicación de los árboles con termiteros en el área de estudio.

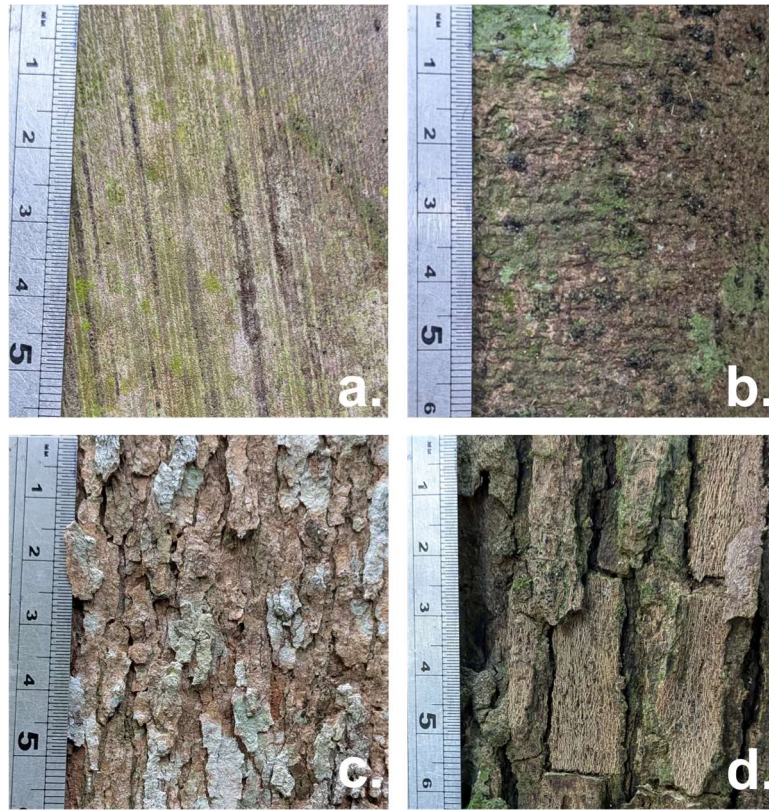


Figura 2. Niveles de textura de la corteza de los árboles. a) 1: liso b) 2: rugosidad baja c) 3: rugosidad media y d) 4: rugosidad alta.

Cada variable fue medida por la misma persona, para reducir la variabilidad entre observadores (Sutherland 2006). Se recolectaron de 1-5 termitas por termitero, las cuales se conservaron en un tubo Eppendorf con alcohol al 70%. Posteriormente, las termitas se identificaron en laboratorio hasta el nivel de género utilizando claves dicotómicas (Thompson 2011), mediante con un estereoscopio (AmScope SE306).

Análisis estadístico

Se evaluó el efecto de las características morfológicas de los árboles (altura total, DAP, textura de la corteza y cobertura del dosel) sobre la presencia de termiteros mediante modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial y función de enlace logit. La variable de respuesta fue la presencia o ausencia de termiteros; las variables independientes incluyeron tres continuas (altura, DAP y cobertura de dosel, escaladas para estandarizar unidades) y una variable ordinal (textura de corteza). Se construyeron modelos univariados y multivariados, comparados mediante AICc (paquete MuMIn), incluyendo el modelo completo con todas las variables, que resultó el mejor soportado por el análisis (Tabla 1). La colinealidad entre variables se evaluó con VIF, obteniéndose valores bajos (<2 ; Tabla 2). Los resultados se visualizaron con ggplot2 y la adecuación de los modelos se verificó mediante inspección

de residuos con el paquete arm. De manera separada, se analizó la orientación de los termiteros mediante un GLM binomial, evaluando las posiciones más frecuentes de los termiteros sobre los troncos. Todos los análisis se realizaron en R v4.4.1 (R Core Team 2024).

Resultados

Todas las termitas recolectadas en este estudio pertenecen al género *Nasutitermes*. Las cuatro características morfológicas evaluadas en los árboles mostraron un efecto significativo sobre la presencia de termiteros ($p < 0.05$ para todas las variables; Tabla 3). Los coeficientes corresponden al modelo completo, el mejor soportado según AICc. En particular, la probabilidad de encontrar termiteros aumentó en árboles con un DAP superior a 20 cm (Figura 3A), en aquellos con mayor cobertura de dosel, especialmente cuando ésta supera el 50% ($z = 2.094$; $p = 0.036$, Fig. 3c), en árboles que superan los 10 m de altura (Fig. 3b), y en aquellos con cortezas de rugosidad media-alta ($z = 3.544$; $p = 0.0004$, Fig. 3d).

Orientación

En cuanto a la orientación de los termiteros, se logró determinar que la única orientación que presenta un valor estadísticamente significativo fue la orientación noreste ($z=2.202$; $P=0.028$), encontrándose un mayor número de termiteros respecto a las demás orientaciones (Tabla 4).

Tabla 1. Valores de AICc, $\Delta AICc$ y pesos relativos para los modelos que explican la presencia de termiteros según variables morfológicas de los árboles.

Modelo	df	AICc	$\Delta AICc$	Peso relativo
Altura+DAP+Textura+Dosel	5	385.645	0.000	9.992e-01
Altura+DAP	3	400.055	14.410	7.424e-04
Textura+Dosel	3	435.080	49.435	1.841e-11
DAP	2	405.018	19.373	6.207e-05
Textura	2	443.259	57.614	3.083e-13
Dosel	2	466.602	80.956	2.632e-18
Altura	2	471.524	85.879	2.246e-19
Null	1	478.711	93.065	6.177e-21

Tabla 2. Factores de inflación de la varianza (VIF) para las variables morfológicas de los árboles.

Variable	VIF
Altura	1.76
DAP	1.75
Textura de corteza	1.09
Cobertura de dosel	1.01

Tabla 3. Coeficientes estimados del modelo completo de regresión logística binomial sobre la presencia de termiteros en función de las variables morfológicas de los árboles.

	Estimado	Error estándar	Valor de Z	P(> z)	R2 ajustado
(Intercepto)	-2.547	0.413	-6.160	7.28e-10	
DAP	1.109	0.177	6.252	4.05e-10	0.245
Altura	-0.448	0.170	-2.632	0.0085	0.032
Textura de corteza	0.576	0.162	3.544	0.0004	0.127
Cobertura de dosel	0.288	0.137	2.094	0.0363	0.049

Tabla 4. Parámetros estimados del modelo de regresión logística binomial sobre la variación en la orientación de los termiteros.

	Estimado	Error estándar	Valor de Z	P(> z)
(Intercepto)	-1.386	0.354	-3.921	8.82e-05
Noreste	0.997	0.453	2.202	0.028
Este	0.448	0.450	0.996	0.319
Sureste	0.167	0.474	0.352	0.725
Sur	-0.267	0.507	-0.526	0.599
Suroeste	0.511	0.468	1.090	0.276
Oeste	0.417	0.500	0.833	0.405

Discusión

Los termiteros se hallaron con mayor frecuencia en árboles de mayor tamaño, tanto en diámetro a la altura del pecho (DAP) como en altura. Este hallazgo coincide con estudios previos que demuestran una clara tendencia

de las termitas a seleccionar árboles grandes (Gonçalves *et al.* 2005a, Chaves 2006, Araújo *et al.* 2010, de Souza 2020). También se observó una mayor actividad en árboles con un número elevado de ramas, debido al soporte estructural y a la abundancia y calidad de los

recursos que estos proporcionan. Dichos factores facilitan a las colonias la construcción de termiteros de mayor envergadura (Gonçalves *et al.* 2005b, Widelmurth *et al.* 2021). Una explicación para esta selección es que las características de los árboles como el tamaño y el grado de inclinación del tronco determinan aspectos como la accesibilidad al termitero y la protección contra depredadores (DeSouza *et al.* 2009, de Souza 2020). Además, investigaciones llevadas a cabo en Brasil,

Panamá, Indonesia y Australia, abarcando diversas especies de termitas arbóreas en distintos hábitats, han concluido que el tamaño del árbol hospedero es un factor fundamental para la presencia de termiteros (Roisin *et al.* 2006, Werner *et al.* 2007, Fernandes *et al.* 2018, Fajar *et al.* 2021). Esta asociación se ha documentado en el género *Nasutitermes*, el cual destaca por construir termiteros a mayor altura en comparación con otras termitas arbóreas (Boulogne 2017).

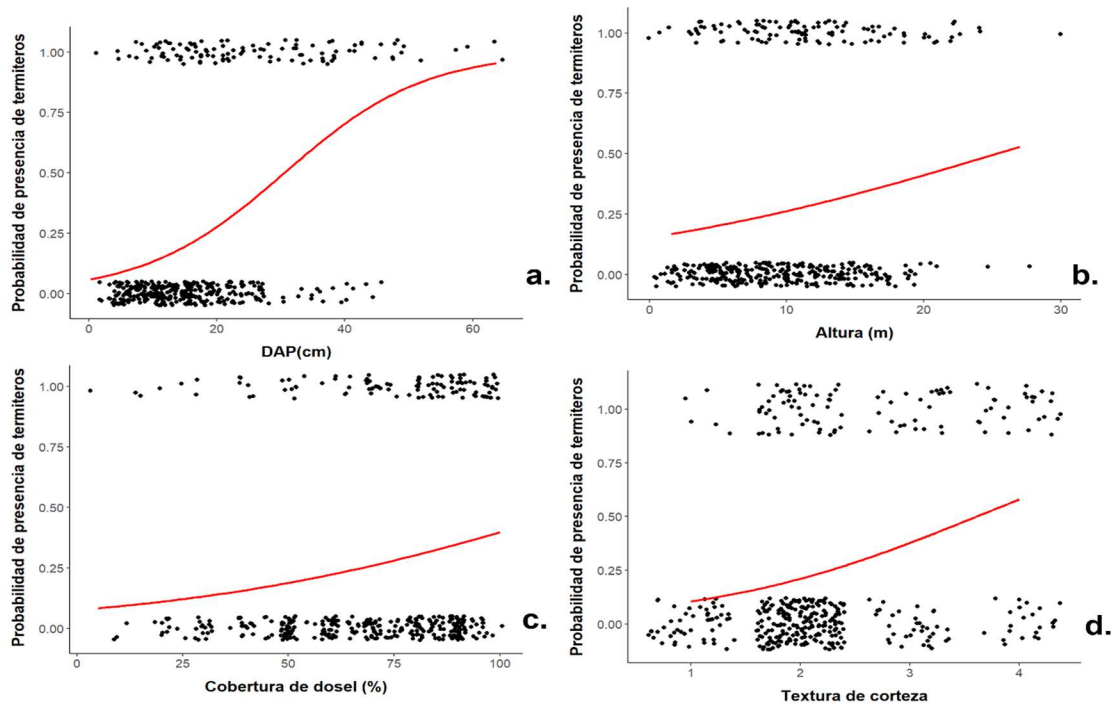


Figura 3. Probabilidad de presencia de termiteros en función de características morfológicas de los árboles. a. diámetro a la altura del pecho (cm), b. altura del árbol (m), c. cobertura de dosel (%), d. textura de corteza (1-4). Los puntos negros representan observaciones individuales y la línea roja el ajuste del modelo.

Los termiteros se encontraron predominantemente en árboles con mayor cobertura de dosel. Aunque aún no existen estudios que expliquen de forma directa la influencia de la cobertura de dosel en los nidos de termitas arbóreas, investigaciones en termitas subterráneas han demostrado una mayor abundancia y actividad en áreas con alta cobertura (Dibog *et al.* 1999, Zhou *et al.* 2020). Esto sugiere que la cobertura de dosel actúa como un protector contra la lluvia y ayuda a regular la temperatura interna de los nidos, dado que las termitas sólo pueden sobrevivir en un rango térmico estrecho (Eggleton 2010). Por ello, la mayoría de las termitas aprovechan las propiedades térmicas del sustrato y hábitat como tal en el que anidan, para mantener condiciones óptimas de todo el termitero (Jones & Oldroyd 2006). Asimismo, existe evidencia en otros insectos sociales, como abejas y hormigas arbóreas, que muestra que un dosel denso favorece la selección de hábitat (Dantas 2014) y se asocia con una mayor abundancia y diversidad (Urban-Mead 2021, Davis 2022). Por el

contrario, en ambientes donde la cobertura del dosel se reduce, la riqueza y la ocupación de nidos disminuyen (Philpott 2005), lo que refuerza la idea de que la cobertura del dosel constituye un factor importante que influye directamente en los sitios de nidificación de los insectos sociales.

También encontramos que el grado de textura tiene una relación directa con la presencia de termiteros en los árboles, siendo aquellos con mayor rugosidad los que tienen mayor probabilidad de ser colonizados por las termitas para construir su nido. Posiblemente, el grado de rugosidad y presencia de espinas podrían ser un factor persuasivo que garantice a las termitas protección contra sus depredadores (Chaves 2006). Esto también podría deberse a que las superficies rugosas ofrecen una mejor sujeción, lo que reduce la probabilidad de que los nidos se desprendan, al estar más firmemente adheridos al árbol. Además, en superficies con rugosidad media, la velocidad de las termitas

tiende a ser mayor que en superficies lisas o muy rugosas (Lee 2018). Esto puede afectar a la eficiencia y posiblemente la elección del lugar de búsqueda de alimento en los árboles (de Souza 2020, Lee 2017, 2018).

En relación con la orientación de los termiteros, se observó que la mayoría se construyó hacia el noreste, lo que evidencia un patrón en la disposición en la que son construidos. Leponce *et al.* (1995) también reportaron que el noreste era la dirección predominante en la posición de termiteros de *Nasutitermes princeps* en Papúa Nueva Guinea. Estos autores exploraron si la posición relativa al sol influía en esta tendencia, dado que en termitas terrestres se ha evidenciado una orientación que favorece la termorregulación del nido (Grigg 1973, Grigg & Underwood 1977, Bordy *et al.* 2004); sin embargo, no pudieron determinar si evitar la exposición excesiva al sol incidía en la orientación de los termiteros.

La selección del lugar, la orientación y la arquitectura son los mecanismos principales que utilizan los insectos sociales para regular el microclima de su nido (Jones & Oldroyd 2006). Si bien las termitas y abejas pertenecen a órdenes diferentes, comparten similitudes en sus comportamientos sociales y en la organización de sus colonias, que incluyen castas especializadas (Carrijo *et al.* 2012). En tal sentido, en la abeja *Melipona subnitida*, un estudio en la costa oriental de Brasil encontró que el patrón de anidamiento predominante es hacia el noreste, y aunque aún no se ha establecido la razón exacta, una teoría sugiere que esta orientación ayuda a mantener la temperatura ideal para el desarrollo larvario (Vaz *et al.* 2021). Asimismo, en *Frieseomelitta*, *Partomona*, *Plebeia* y *Scaptotrigona*, se ha observado una tendencia similar (da Costa-Macedo *et al.* 2020). Cabe destacar que todos estos estudios incluido el nuestro, se realizaron en regiones dentro de la franja tropical, donde la trayectoria solar y la incidencia de radiación presentan patrones comparables. Pero aún se desconoce el mecanismo que determina la orientación del nido y se requieren de estudios adicionales para determinar las razones detrás de este patrón.

Además de los factores morfológicos evaluados, un aspecto relevante pero que no se abordó en este estudio es la distribución espacial de los termiteros. En áreas pequeñas y heterogéneas, donde el clima es relativamente constante, la vegetación y el tipo de suelo son determinantes para la distribución y abundancia de termitas (Tunes-Buchini 1999). Los análisis espaciales podrían revelar procesos adicionales que influyen en la construcción de los nidos y su relación con la disponibilidad de árboles. Este aspecto representa una línea de investigación importante para futuros estudios, que permitiría complementar los resultados obtenidos sobre las características morfológicas y de cobertura del dosel.

Conclusiones

Los resultados de este estudio resaltan la relación entre las características de los árboles y la presencia de termiteros, evidenciando que tanto las propiedades morfológicas como las condiciones estructurales de hábitat son determinantes para su establecimiento. La presencia de termiteros en árboles de mayor tamaño, con una mayor cobertura de dosel y una corteza de textura rugosa, sugiere que estas características no solo proporcionan refugio y un sustrato seguro, sino que también influyen en las condiciones ambientales internas de los termiteros, que son esenciales para su desarrollo y supervivencia.

Agradecimientos

Agradecemos a la organización del curso “Diseño de proyectos en ecología: de la pregunta a la publicación”, al PhD. Kazuya Naoki, PhD. Francisco Saavedra y a las asistentes de campo de campo Rhayza Cortés y Sara Morales por el apoyo en todo el proceso de diseño, muestreo y redacción de este manuscrito. Al centro de investigación y capacitación Sara Ana por brindarnos el espacio para la fase de campo y la toma de datos. Nos gustaría dar las gracias a los tres revisores anónimos por sus sugerencias y observaciones que ayudaron a enriquecer este estudio.

Referencias

- Abadía, L. J.C., A. Arcilla & P. Chacón. 2013. Incidencia y distribución de termitas (Isoptera) en cultivos de cítricos de la costa Caribe de Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 39: 1-8.
- Araújo, F.S., A.P. Albana-Araújo, W.M. da Silva-Junior, J.A.A. Meira-Neto & O. De Souza. 2010. Bottom-up effects on selection of trees by termites (Insecta: Isoptera). *Sociobiology* 55: 725-734.
- Bignell, D. & P. Eggleton. 2000. Termites in ecosystems. pp. 363-387. En: Abe, T., D.E. Bignell & M. Higashi (eds.) *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Bignell, D., Y. Roisin. & N. Lo. 2011. *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer, Dordrecht.
- Bordy, E.M., A.J. Bumby, O. Catuneanu & P.G. Eriksson. 2004. Advanced early Jurassic termite (Insecta: Isoptera) nests: evidence from the Clarens Formation in the Tuli Basin, southern Africa. *Palaios* 19(1): 68-78.
- Boulogne, I., R. Constantino, N. Amusant, M. Falkowski, A.M. Rodrigues & E. Houël. 2017. Ecology of termites from the genus *Nasutitermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) and potential for science-based development of sustainable pest management programs. *Journal of Pest Science* 90: 19-37. 10.1007/s10340-016-0796-x
- Cabrera, D.G. & B.M. López. 2013. Aspectos de la taxonomía, distribución y biología de las termitas

- (Insecta: Isóptera) del centro histórico de la Habana, Cuba. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa 53: 253-258.
- Carrijo, T.F., R.B. Gonçalves & R.G. Santos. 2012. Review of bees as guests in termite nests, with a new record of the communal bee, *Gaesochira obscura* (Smith, 1879) (Hymenoptera, Apidae), in nests of *Anoplotermes banksi* Emerson, 1925 (Isoptera, Termitidae, Apicotermatinae). Insectes Sociaux 59:141-149. 10.1007/s00040-012-0218-x.
- Chaves, O. 2006. ¿Qué tipo de árboles prefiere consumir *Nasutitermes*? Revista Pensamiento Actual, Universidad de Costa Rica 6(7): 14-26.
- da Costa-Macedo, C.R., I. de Souza-Aquino, P. de Farias-Borges, A. da Silva-Barbosa & G.R. de Medeiros. 2020. Comportamento da nidificação de abelhas melíponas. Ciência Animal Brasileira/Brazilian Animal Science 21: 10.1590/1809-6891v21e-58736.
- Dantas, M. & M. Ramalho. 2014. Tree species used for nesting by stingless bees (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in the Atlantic Rain Forest (Brazil): availability or selectivity. Sociobiology 61: 10.13102/sociobiology.v61i4.415-422.
- Davis, T.S. & N. Comai. 2022. Canopy cover and seasonality are associated with variation in native bee assemblages across a mixed pine-juniper woodland. Agricultural and Forest Entomology 24(4): 497-505. <https://doi.org/10.1111/afe.12511>
- DeSouza, O., A.P.A. Araújo & R. Reis Jr. 2009. Trophic controls delaying foraging by termites: reasons for the ground being brown? Bulletin of Entomological Research 99(66): 603-609. <https://doi.org/10.1017/S000748530900666X>.
- de Souza, E.B. 2020. Habitat selection by arboreal termites in forest islands of a Neotropical floodplain. Acta Oecologica 108: 103648. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103648>
- Dibog, L., P. Eggleton, L. Norgrove & D.E. Bignell. 1999. Impacts of canopy cover on soil termite assemblages in an agrosilvicultural system in southern Cameroon. Bulletin of Entomological Research 89 (2): 125-132. 10.1017/S0007485399000206
- Eggleton, P. 2010. An introduction to termites: biology, taxonomy and functional morphology. pp. 1-26. En: Bignell, D., Y. Roisin & N. Lo. (eds.) Biology of Termites: A Modern Synthesis. Springer, Dordrecht.
- Fajar, A., S.K. Himmi, A. Latif, D. Tarmadi, T. Kartika, I. Guswenrivo & T. Yoshimura. 2021. Termite assemblage and damage on tree trunks in fast-growing teak plantations of different age: A case study in West Java, Indonesia. Insects 12(4): 295. 10.3390/insects12040295
- Fernandes, G.W., S.L. Murcia, J.C. Santos, O. DeSouza, R. Constantino & I. Haifig. 2018. Termite foraging on plants of a Brazilian savanna: the effects of tree height. Sociobiology 65(1): 48-58. 10.13102/sociobiology.v65i1.1802
- Gonçalves, T.T., O. DeSouza, R. Reis-Júnior & S.P. Ribeiro. 2005a. Effect of tree size and growth form on the presence and activity of arboreal termites (Insecta: isoptera) in the Atlantic rain forest. Sociobiology 46: 1-12.
- Gonçalves, T.T., R. Reis-Júnior, O.F.F.D. Souza & S.P. Ribeiro. 2005b. Predation and interference competition between ants (Hymenoptera: Formicidae) and arboreal termites (Isoptera: Termitidae). Sociobiology 46: 409-419.
- Grigg, G.C. 1973. Some consequences of the shape and orientation of "magnetic" termite mounds. Australian Journal of Zoology 21(2): 231-237. 10.1071/ZO9730231.
- Grigg, G.C. & A.J. Underwood. 1977. An analysis of the orientation of "magnetic" termite mounds. Australian Journal of Zoology 25(1): 87-94.
- Jones, D.T. & P. Eggleton. 2000. Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol. Journal of Applied Ecology 37(1): 191-203. 10.1046/j.1365-2664.2000.00464.x
- Jones, D.T., & F. Gathorne-Hardy. 1995. Foraging activity of the processional termite *Hospitalitermes hospitalis* (Termitidae: Nasutitermitinae) in the rain forest of Brunei, north-west Borneo. Insectes Sociaux 42: 359-369.
- Jones, C.G., J.H. Lawton, & M. Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. Ecology 78(7): 1946-1957.
- Jones, J., & B. Oldroyd. 2006. Nest thermoregulation in social insects. Advances in Insect Physiology 33: 153-191. 10.1016/S0065-2806(06)33003-2
- Jouquet, P., S.Traore, C. Choosai, C. Hartmann & D. Bignell. 2011. Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. European Journal Soil and Biology 47(4): 215-222.
- Laffont, E.R, G.J. Torales, J.M. Coronel, M.O. Arbino & M.C. Godoy. 2004. Termite (Insecta, Isoptera) Fauna from National Parks of The Northeast Region of Argentina. Scientia Agricola 61(6): 665-670.
- Lavelle, P., D. Bignell, M. Lepage, V. Wolters, P. Roger, P. Inesi, O.W. Heal & S. Dhillon. 1997. Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystems engineers. European Journal of Soil Biology 33: 159-193.
- Lee, S.H. 2017. Effects of tunnel slopes on movement efficiency and behavior of termites. Orient. Insects 51: 370-379. <https://doi.org/10.1080/00305316.2017.1314986>

- Lee, S.H. 2018. Traveling behavior of a termite in tunnels with different curvatures and base surface roughness. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 21: 258–260. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2018.01.001>.
- Leponce, M., Y. Roisin & J.M. Pasteels. 1995. Environmental influences on the arboreal nesting termite community in New Guinean coconut plantations. *Environmental Entomology* 24(6): 1442-1452.
- Limachi, M., K. Naoki, J. Rüegg, T. Flores, & N. Perez. 2024. Efecto de un gradiente de complejidad de cultivos de cacao sobre la diversidad, composición y abundancia de la mesofauna degradadora de hojarasca en un ensayo a largo plazo en la localidad de Sara Ana, La Paz, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 59(1): 4-19.
- Marconi, L., R. Seidel & S. Beck. 2021. Unidades de vegetación de Sara Ana. pp. 53-64. En: L.M. Ripa & K. Naoki (eds.) *Historia Natural de Sara Ana: Estación Experimental Agroecológica de Alto Beni*, Bolivia. Instituto de Ecología, Universidad Mayor da San Andrés y SysCom-Bolivia, Plural editores, La Paz.
- Mathews, A. 1977. Studies on termites from Mato Grosso State, Brazil. Río de Janeiro. *Academia Brasileira de Ciencias*, Rio de Janeiro.
- Mekonen, S. 2019. Soil fauna as webmasters, engineers and bioindicators in ecosystems: implications for conservation ecology and sustainable agriculture. *American Journal of Life Sciences* 7(1): 17-26.
- Montes de Oca, I. 1989. *Geografía y recursos naturales de Bolivia*. Auflage, La Paz.
- Mora, P., C. Seugé, J.L. Chotte & C. Rouland. 2003. Physico-chemical typology of the biogenic structures of termites and earthworms: a comparative analysis. *Biology and Fertility of Soils* 37: 245-249.
- Navarro, G. 2011. Clasificación de la vegetación de Bolivia. Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz de la Sierra.
- Philpott, S.M. & P.F. Foster. 2005. Nest-Site limitation in coffee agroecosystems: Artificial nests maintain diversity of arboreal ants. *Ecological applications* 15: 1478-1485. <https://doi.org/10.1890/04-1496>
- Plata, O., R. Seidel & S. Beck. 2021. Árboles en el Bosque de Sara Ana. pp. 103-135. En: Ripa, L.M. & K. Naoki (eds.) *Historia Natural de Sara Ana: Estación Experimental Agroecológica de Alto Beni*, Bolivia. Instituto de Ecología, Universidad Mayor da San Andrés y SysCom-Bolivia, Plural editores, La Paz.
- Ramírez, C. & D. Lanfranco. 2001. Descripción de la biología, daño y control de las termitas: especies existentes en Chile. *Bosque* 22(2): 77-84.
- Ripa L., M. & K. Naoki (eds.). 2021. *Historia Natural de Sara Ana: Estación Experimental Agroecológica de Alto Beni*, Bolivia. Instituto de Ecología, Universidad Mayor da San Andrés y SysCom-Bolivia, Plural editores, La Paz.
- Roisin, Y., A. Dejean, B. Corbara, J. Orivel, M. Samaniego & M. Leponce. 2006. Vertical stratification of the termite assemblage in a neotropical rainforest. *Oecologia* 149: 301-311.
- Schneider, M., C. Andres, G. Trujillo, F. Alcon, P. Amurrio, E. Perez. F. Weibel & J. Milz. 2017. Cocoa and total system yields of organic and conventional agroforestry vs. monoculture systems in a long-term field trial in Bolivia. *Experimental Agriculture* 53(3): 351-374.
- Sutherland, W.J. 2006. *Ecological census techniques: a handbook*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Tapia-Coral, S.C, L.A. Teixeira, E. Velásquez & F. Waldez. 2016. Macroinvertebrados del suelo y servicios ecosistémicos de las termitas: sus aportes a los servicios ecosistémicos, una visión de su importancia y comportamiento. *Revista Colombiana de Ciencia Animal* 8: 260-267.
- Thompson, G.J. 2011. Taxonomic notes on *Nasutitermes* and *Bulbitermes* (Termitidae, Nasutitermitinae) from the Sunda region of Southeast Asia based on morphological and molecular characters. *ZooKeys* 148: 135-160.
- Tunes-Buschini, M.S. 1999. Spatial distribution of nests of *Nasutitermes* sp. (Isoptera: Termitidae) in a Cerrado area in Southeastern Brazil. *Environmental Entomology* 28(4): 618-621.
- Urban-Mead, K., P. Muñiz, J. Gillung, A. Espinoza, M. Fordyce, M. van Dyke, S. McArt & B. Danforth. 2021. Bees in the trees: diverse spring fauna in temperate forest edge canopies. *Forest ecology and Management* 482: 118903. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118903>
- Usman, S., Y. Muhammad & A. Chiroman. 2016. Roles of soil biota and biodiversity in soil environment—A concise communication. *Eurasian Journal of Soil Science* 5(4): 255-265.
- Vaz, M. A., I. de Souza-Aquino, G.R.B. da Cruz, A. da Silva-Barbosa, G.R. Medeiros & P. de Farias Borges. 2021. Comportamento de nidificação de *Melipona subnitida* (Ducke, 1910) e *Frieseomelitta* sp. no Seridó oriental do Rio Grande do Norte, Brasil. *Research, Society and Development* 10(8): 1-9.
- Werner, P.A. & L.D. Prior. 2007. Tree-piping termites and growth and survival of host trees in savanna woodland of north Australia. *Journal of Tropical Ecology* 23(6): 611-622. <http://dx.doi.org/10.33448/rsd-v10i8.17725>
- Wildermuth, B., J. Oldeland & N. Juergens. 2021. A beneficial relationship: associated trees facilitate termite colonies (*Macrotermes michaelsoni*) in

- Namibia. *Ecosphere*: 12(7): e03671.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.3671>
- Wood, T.G. & W.A Sands. 1978. The role of termites in ecosystems. pp. 245-292. En: M.V. Brian (ed.) *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Yamada, A., T. Inoue, D. Wiwatwitaya, M. Ohkuma & T. Kudo. 2005. Carbon mineralization by termites in tropical forests, with emphasis on fungus combs. *Ecological Research* 20: 453-460.
- Zhou, W.H., S.Y. He, A. Garg & Z.Y. Yin. 2020. Field monitoring of suction in the vicinity of an urban tree: exploring termite infestation and the shading effects of tree canopy. *Acta Geotechnica* 15:1341-1361.