

ACUMULACIÓN DE NUTRIENTES EN NIDOS DE TERMITAS DE SABANAS. ¿HA SIDO SU PAPEL AGROECOLÓGICO SOBREDIMENSIONADO?

Danilo López-Hernández

Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad
Central de Venezuela, Apdo. 80249, Caracas, Venezuela.
danilo.lopez@ciens.ucv.ve

RESUMEN

Las termitas (comejenes) constituyen un componente importante de la pedofauna en los ecosistemas sub-tropicales y tropicales de África y Australia; aunque en las sabanas de América del Sur su papel siempre se ha considerado menor. Su principal efecto sobre los ecosistemas descansa en una actividad marcada en los procesos de construcción de túneles, montículos y nidos que afectan las propiedades físicas del suelo, a su vez a través de los procesos de descomposición de la materia orgánica (MO) y formación de estructuras biogénicas inducen fuertes cambios en las propiedades físico-químicas y biológicas del suelo. Es bien conocido que los montículos y nidos de termitas tienden a acumular nutrientes (hotspots) respecto al suelo del cual derivan, lo cual determina la importancia de estos organismos en los ciclos de elementos, en particular, en ambientes deficientes en nutrientes, tal es el caso de las sabanas y los bosques tropicales, sugiriéndose también la posibilidad del eventual uso del termitero como abono. Sin embargo, esta última situación a veces ha sido sobredimensionada. En esta contribución se analizan casos de estudio en termitas de África Central y Suramérica con diferentes hábitos en su alimentación y en la construcción de sus nidos que afectan los ciclos de elementos y la fertilidad de sus suelos.

Palabras clave: termitósfera; ciclo de nutrientes; *Nasutitermes*; *Trinervitermes*.

Accumulation of nutrients in savannas' termites nests. Has its agroecological role been overrated?

Abstract

Termites represent an important component of the pedofauna of subtropical and tropical African and Australian ecosystems; in South American savannas however, their role has been considered less important. The principal effect of termites on ecosystems is associated with the construction of tunnels, nests and mounds that, in turn, affect the physical properties of the soil. As a consequence of their involvement in organic matter decomposition and generation of biogenic structures, termites can induce strong changes in the physical, chemical, and biological properties of the soil. Termites' nests and mounds tend to accumulate nutrients (hotspots) respect the nearby soil, so these organisms are very importance in nutrient cycling, particularly in nutrient-depleted environments such as savannas and tropical forests; consequently, the possibility of using the termitaria as fertilizer has been proposed. To explore the possibility that this last suggestion may have been overestimated, in this contribution we analyze the affects of Central Africa and South America termites with different feeding habits and nest building methods in element cycles and soil fertility.

Keywords: termitosphere; nutrient cycling; *Nasutitermes*; *Trinervitermes*.

Recibido: diciembre 2013

Aceptado: enero 2015

Compilación del Centro de Ecología Aplicada del Instituto de Zoología y Ecología Tropical, UCV.

INTRODUCCIÓN

Los suelos como parte de los ecosistemas desempeñan un rol muy importante no solo en la generación de bienes o servicios sino también en la regulación de procesos globales a través de su implicación en los ciclos biogeoquímicos (C, N, P y H₂O). Esta regulación tiene lugar principalmente a través de la intermediación de procesos, en los cuales la biota terrestre se interrelaciona con los componentes físicos y químicos del suelo (Chapuis-Lardy *y col.*, 2011).

Los organismos que están involucrados en esos procesos de regulación son extremadamente variados ya que comprenden desde las bacterias hasta la macrofauna; igualmente sus funciones varían ampliamente, ya que se trata de: descomponedores, ingenieros del suelo que rearrreglan y modifican estructuras, predadores etc. (Lavelle *y col.*, 1994; López-Hernández, 2003). Esas funciones tienen influencia en el control de procesos como la dinámica de la materia orgánica, los ciclos de nutrientes y en la conformación de la estructura del suelo, lo que a su vez influencia el balance hídrico.

Los invertebrados del suelo, en especial los invertebrados mayores (lombrices de tierra y las termitas), juegan un papel de particular importancia en esas funciones ya que participan en la descomposición de la materia orgánica, en el entremezclado de porciones minerales y orgánicas del suelo. Así, cuando estos organismos construyen túneles y montículos o se generan coprolitos se crean y modifican los micros y macroagregados de la estructura del suelo.

Como consecuencia de las actividades de la fauna del suelo se pueden encontrar en las sabanas parches con una significativa acumulación de recursos de alta calidad nutricional (en inglés se conocen como “hotspots”); los mismos son de particular importancia en los ecosistemas pobres en nutrientes, como es el caso de las sabanas del Orinoco (López-Hernández *y col.*, 2011). Los “hotspots” influyen diversos aspectos del ecosistema particularmente los ciclos de nutrientes (López-Hernández, 2001; Seymour *y col.*, 2014) y el reclutamiento y dispersión de plantas. Las concentraciones elevadas de nutrientes en sabanas pueden darse también como consecuencia de la actividad de anidamiento de aves (Ellsworth y McComb, 2003) y confinamiento de ganado en potreros o majadas (López-Hernández, 2010). En el caso específico de los nidos de termitas, por su abundancia en algunos ecosistemas (bosques y sabanas tropicales) se ha propuesto la potencial utilización de esos hotspots como enmiendas químicas para cultivos en suelos pobres (distróficos) de sabanas (Watson, 1977, López-Hernández y Febres, 1984,1989; Brossard *y col.*, 2007; Miyagawa *y col.*, 2011).

En esta contribución queremos analizar en detalles el proceso de acumulación de nutrientes en termiteros de sabanas africanas y del norte de Suramérica en relación a los suelos del cual, la colonia de termitas se apoya para construir su nido o montículo; particular énfasis se hará en el uso que se les ha dado a los termiteros como abono en huertos caseros y su posibilidad (o no) de ser utilizados a mayor escala en esquemas de producción de bajos insumos.

LA PRESENCIA DE LAS TERMITAS COMO COMPONENTE DE LA MACROFAUNA EN AMBIENTES TERRESTRES

La fauna del suelo de acuerdo a su tamaño se divide en: micro, meso y macrofauna, términos que de una manera un tanto arbitraria se corresponden con invertebrados de diámetros > 0.2 mm, $0.2-2.0$ mm y < 2.0 mm, respectivamente (Lavelle *y col.*, 1994, Hernández *y col.*, 2012). Por su tamaño la macrofauna puede ser detectada a simple vista; sin embargo, su presencia en el ambiente es más fácilmente ubicada mediante las bioestructuras o estructuras biogenas que generan a través de sus actividades. Así, son bien conocidos los nidos en forma de montículos que caracterizan a las termitas de algunas especies africanas, montículos que en algunos casos superan los 4-6 m pudiendo llegar hasta los 9 m de altura y 30 m de diámetro (López-Hernández, 1981; Seymour *y col.*, 2014).

Sin embargo, cabe destacar que muchas de las estructuras resultantes de la actividad de la pedofauna no son directamente visibles, por tratarse de estructuras en forma de galerías y caminos subterráneos que construyen tanto lombrices como termitas; de manera tal que la influencia que la pedofauna ejerce sobre los ecosistemas terrestres es mucho mayor en el radio de acción o influencia de las lombrices de tierra (drilósfera) o de las termitas (termitósfera) que la actividad directamente visible (Boyer, 1971).

PAPEL DE LAS TERMITAS DE LOS SUELOS DE SABANAS EN LAS DINÁMICAS DE LA MATERIA ORGÁNICA (MO) Y NUTRIENTES

Los invertebrados del suelo influyen la dinámica de las transformaciones de la MO en un amplio intervalo de escalas temporales y espaciales. Los hábitos alimenticios y la actividades digestivas *per se* tienen efectos importantes sobre la dinámica de la MO y en consecuencia van a afectar de manera significativa el suelo o material que se ingiere a través de tres procesos: la escogencia del sustrato alimenticio que se ingiere que depende del hábito alimentario (hojarasca, madera, suelo,

detrito); la desintegración de los materiales orgánicos (esto es, la fragmentación y modificación física sin que ocurran cambios químicos), y la asimilación y excreción de metabolitos.

En el corto tiempo, el paso de la materia orgánica a través del tracto digestivo de la pedofauna (minutos a horas) induce cambios significativos en el contenido y composición de la MO de la deyección (coprolito), con cambios igualmente acentuados en las comunidades microbianas y en los niveles disponibles de los elementos afectados por el proceso (Barois y Lavelle, 1986; López-Hernández *y col.*, 1993). Más aún el proceso de envejecimiento (meses a años) de estos coprolitos induce mayores cambios desde el punto de vista bioquímico y microbiológico que al final tienen una gran repercusión espacial (superficie que afectan), contribuyendo como un todo a la conformación del perfil (Boyer, 1971; Lee y Wood, 1971; Lavelle *y col.*, 1994). De hecho, para algunos pedólogos la estructura final que presentan muchos suelos tropicales no es sino una expresión de la actividad de la macrofauna, en particular de las termitas (J.C. Leprun, comunicación personal).

EFFECTOS DE LA SELECCIÓN DE ALIMENTOS POR LA COMUNIDAD DE TERMITAS PREDOMINANTE EN SUELOS DE SABANAS

Examinaremos principalmente los hábitos alimentarios de las termitas en suelos de sabanas y la influencia que ésto pueda tener sobre la dinámica y flujos de nutrientes en el ecosistema. La selección de alimento va a depender mucho de la categoría ecológica del invertebrado. Las siguientes categorías han sido señaladas: Los organismos **epigeicos** son invertebrados que viven y se alimentan en la hojarasca superficial (Bouché, 1977) producen *in situ* modificaciones importantes de la hojarasca y madera en descomposición; en esta categoría se incluyen algunas pequeñas lombrices de tierra pigmentadas y los milípedos tropicales (Dangerfield, 1990). Menos asociados a los horizontes superficiales se encuentran los organismos **anécicos** que se alimentan igualmente de la hojarasca superficial pero que construyen galerías subterráneas y nidos que le sirven de habitación, estos invertebrados producen una profunda modificación del perfil ya que exportan la hojarasca de la superficie mezclándola íntimamente con los materiales del subsuelo. La mayoría de las termitas y lombrices de tierra caen en esta categoría. Finalmente, los invertebrados **endogéicos** que viven en el interior del suelo propiamente, consisten básicamente de termitas y lombrices de tierra no pigmentadas, son geófagos y se alimentan de la materia orgánica del suelo y de raíces vivas o muertas. Los organismos **endogéicos** producen coprolitos que contribuyen de manera sustancial en la génesis de los macroagregados de la estructura del suelo (Lavelle *y col.*, 1994).

En lo que concierne a sus hábitos alimentarios las termitas tienen capacidad para consumir una amplia gama de productos principalmente vegetales, en los mismos se incluyen materiales vivos y muertos, destacan las **forrajeras** que consumen pasto tanto el verde como el seco, las **lignívoras** que atacan material leñoso y raíces de plantas y las **humívoras** que consumen la materia orgánica presente en el suelo (López-Hernández *y col.*, 2005).

EFFECTOS DE LA SELECCIÓN DE PARTÍCULAS EN LA CONSTRUCCIÓN DE NIDOS Y MONTÍCULOS DE TERMITAS EN SUELOS DE SABANAS

El cambio más importante que se produce en el suelo es el transporte de material de los horizontes profundos del subsuelo a las zonas superficiales. De manera tal, que debido a la actividad de estos organismos se crean nuevos horizontes con una composición química diferente a la original. La capacidad de las termitas para tal acción depende de la abundancia de las colonias y de la capacidad de transporte de materiales por las termitas obreros (Bouillon, 1964). No todos los tamaños granulométricos pueden ser utilizados para la construcción de montículos o nidos y ello está íntimamente relacionado con el tamaño de la mandíbula de los obreros (Lee y Wood, 1971; López-Hernández, 1981).

El movimiento de materiales, no solo tiene influencia sobre la biofertilidad, al traer a la superficie materiales nuevos, menos sometido al proceso de lixiviación, sino también en las propiedades de retención de sustancias (como fosfatos y moléculas orgánicas) cuando el horizonte superficial de texturas gruesas es transformado por la introducción de arcillas (López-Hernández *y col.*, 2005).

DINÁMICA DE CARBONO, NITRÓGENO Y FÓSFORO EN TERMITEROS

La literatura sobre los contenidos de carbono, nitrógeno y fósforo en termiteros y suelos asociados es muchas veces contradictoria (Lee y Wood, 1971; López-Hernández y Febres, 1989) aunque en general se señala que los niveles de los mismos son superiores en los termiteros, tal acumulación está relacionada con la actividad de la termita y en particular con sus hábitos alimenticios o en la selección de los materiales que usan para la construcción de sus nidos (Boyer, 1971; Abbadie y Lepage, 1989; López-Hernández y Febres, 1989).

En general, los niveles de C en los termiteros son superiores a los de los suelos adyacentes (Tabla 1), lo que no es de extrañar, ya que los nidos y cavidades epigeas e hipogeas de los termiteros son construidos con saliva y material fecal (Lee y Wood, 1971; Arshad *y col.*, 1988; Garnier-Sillam *y col.*, 1989; San José *y col.*, 1989); por otra parte, las termitas en particular las de sabanas acostumbran acumular el material vegetal recolectado en el interior del termitero (López-Hernández y Febres, 1989; Brossard *y col.*, 2007). Los detritos fecales de las termitas tienen bajos contenidos nutricionales, particularmente en N, el cual es eficientemente conservado durante su tránsito a través del tracto digestivo, aunque en muchos reportes se señala un incremento en el contenido de N total en el termitero respecto al suelo adyacente (Lee y Wood, 1971; Abbadie y Lepage, 1989; López-Hernández, 2001). López-Hernández (2001) registró en nidos de *Nasutitermes ephratae*, una termita consumidora de gramíneas muy común en las sabanas del norte de Sudamérica (Colombia, Venezuela y norte-este de Brasil), niveles significativamente superiores respecto al suelo adyacente de C y nitrógeno mineral en forma principalmente amoniacal (Tabla 1); los valores de amonio encontrados en los nidos de termitas (~ 1500 µg/g) indican que por los menos el 20% del N total se encuentra como N mineral.

Tabla 1. Carbono total, nitrógeno total y pH en nidos y suelos asociados de *Nasutitermes ephratae* (n=14) y *Trinervitermes geminatus* (n=18). Promedios de nidos y suelos seguidos por diferentes letras difieren significativamente. Adaptado de López-Hernández (2001).

	C total, mg g⁻¹	N total, µg g⁻¹	C/N	pH
Nido <i>N. ephratae</i>	92.98a	7345a	11.72a	5.60a
Suelo adyacente	24.53b	2093b	12.66a	4.80b
Nido <i>T. geminatus</i>	17.37a	1004a	18.7a	6.90a
Suelo adyacente	5.05b	394b	13.9b	6.40a

Como es bien conocido, el P es un elemento limitante en los suelos meteorizados de sabanas. Estudios preliminares para termitas australianas (Lee y Wood, 1971) indicaron que los suelos afectados por termitas no diferían mayormente en cuanto a contenido de P-total de los suelos adyacentes, sin embargo Wood y colaboradores en 1983 reportaron que para termitas humívoras el contenido de P en el termitero incrementaba significativamente respecto al suelo adyacente. Resultados similares han sido obtenidos por López-Hernández *y col.* (1989) y López-Hernández (2001) en termiteros de *Nasutitermes ephratae* (Tabla 2). En esos estudios se encontró que todas las fracciones de P fueron significativamente superiores en los nidos de *Nasutitermes* que en los suelos adyacentes. Como es de esperar los niveles de P-resina son insignificantes en los suelos meteorizados de sabanas (Hernández-Valencia y Bautis, 2005; López-Contreras *y col.*, 2007); sin embargo, en los termiteros alcanzan valores solo comparables a los de suelos Mollisoles de alta fertilidad natural o en suelos fertilizados con

enmiendas orgánicas (López-Contreras *y col.*, 2007). Un resultado similar se encuentra cuando se analizan los valores de Pi (fósforo inorgánico) y Po (fósforo orgánico) solubles en agua los cuales son muy altos comparados con el suelo control (Tabla 2).

Tabla 2. Fraccionamiento de fósforo en termiteros (*Nasutitermes ephratae*) y suelos asociados ($\mu\text{g/g}$). Adaptado de López-Hernández (2001).

	P-Resina	Pi soluble agua	Po soluble agua	P micro-biano	Pi-NaOH	Po-NaOH	P-HCl	P Residual	P Total
Termitero	12.50±	4.59±	19.47±	26.68±	87.52±	56.93±	14.80±	288.2	484
	0.56	0.98	1.57	7.46	0.11	0.10	0.96		
Suelo adyacente	1.92±	0.72±	11.88±	7.26±	12.21±	18.50±	1.85±	167.9	215
	0.01	0.21	3.75	2.53	3.46	0.64	0.56		

Estos estudios han sido extendidos a otras especies de termitas en el África ecuatorial (López-Hernández *y col.*, 2005) y la conclusión general es que el efecto de las termitas sobre la dinámica del P está íntimamente relacionado con sus hábitos alimentarios, al igual que con la naturaleza del material con que construyen sus nidos (Tabla 3). Así, para termitas forrajeras (*Nasutitermes ephratae* abundantes en sabanas del Orinoco) y *Trinervitermes geminatus* (bien distribuidas en África Central) la disponibilidad de P en el termitero aumenta sensiblemente en relación al suelo adyacente mientras que por el contrario la capacidad de retener P medido como la cantidad de P radioactivo que permanece en solución a un tiempo t de su adición (r_1/R) disminuye en el termitero (López-Hernández *y col.*, 2005).

Tabla 3. P retenido (r_1/R), mg kg^{-1} suelo) y P soluble en agua (C_p , mg L^{-1}) en nidos y suelos adyacentes. Adaptado de López-Hernández *y col.* (2005).

Especie de termitas	Nido		Suelo adyacente	
	r_1/R	C_p	r_1/R	C_p
<i>Macrotermes bellicosus</i>	0.07	0.002	0.62	0.021
<i>Trinervitermes geminatus</i>	0.66	0.124	0.13	0.006
<i>Cubitermes severus</i>	0.48	0.016	0.45	0.006
<i>Nasutitermes ephratae</i>	1.88	0.124	0.46	0.006
<i>Ancistrotermes cavithorax</i>	0.18	0.006	0.41	0.008
<i>Microtermes toumodensis</i>	0.20	0.009	0.38	0.009

Un efecto completamente inverso se encontró en el caso de la lignívora *Macrotermes bellicosus*, en este caso en los montículos de la termita la capacidad de retención era mucho mayor respecto al suelo adyacente (Tabla 3) como consecuencia del transporte que esta termita hace del material arcilloso del subsuelo transformando el suelo superficial, así la disponibilidad de P en el termitero disminuyó en relación al suelo superficial.

ACUMULACIÓN DE BASES CAMBIABLES

Al igual que en el caso del C, N y P los termiteros, en general, tienden a acumular bases cambiables en sus nidos respecto a los suelos adyacentes. En la Tabla 4 se presenta la información publicada por Brossard *y col.* (2007) para una especie de termita forrajera abundante en las sabanas de África Central, información similar fue presentada por López-Hernández y Febres (1989) y López-Hernández *y col.* (1990) para forrajeras de Costa de Marfil y los llanos del Orinoco, respectivamente.

Tabla 4. Valores promedios de bases cambiables (cmol kg⁻¹) en nidos y suelos asociados de *Trinervitermes geminatus*. Promedios seguidos por diferentes letras difieren significativamente. Adaptado de Brossard *y col.* (2007).

	Ca	Mg	K	Na	Σ	CIC
Nido <i>T. geminatus</i>	5.66a	2.88a	0.93a	0.13a	9.59a	10.16a
Suelo adyacente	3.35b	1.23b	0.22b	0.11a	4.91b	5.93b
% peso nido/suelo	0.1-1.8	<0.1-1.5	<0.1-7.4	-	<0.1-2.1	-

MONTÍCULOS DE TERMITAS Y PRODUCCIÓN VEGETAL

Es común observar que en los termiteros son más abundantes y con mayor porte las plantas de sabanas que en el suelo asociado (Observación personal en paisajes de la Gran Sabana, Edo. Bolívar, Venezuela). Experimentos más precisos realizados por Okello-Oyola *y col.* (1986) para la región semiárida del noreste de Australia demuestran que *Stylosantes hamata* y *Digitaria ciliaris* incrementan significativamente su producción cuando se implantan en nidos de *Amitermes laurensis*. Por otro lado, en las sabanas africanas ha sido bien estudiado el papel que tienen los grandes montículos de *Macrotermes* en la distribución y variabilidad de la vegetación atrayendo herbívoros, bien sea porque actúan como refugio para la vegetación y los animales (Joseph *y col.*, 2013) o bien porque estos herbívoros pueden conseguir una mejor oferta nutricional en las plantas que habitan en los termiteros (Seymour *y col.*, 2014).

¿SE PUEDE MANIPULAR LA MACROFAUNA DEL SUELO PARA MEJORAR LA FERTILIDAD DE LOS SUELOS DE SABANAS?

Experimentos con Nidos de Termitas. Si se comparan los valores de los principales nutrientes (N, P y bases cambiables) en los suelos altamente meteorizados de sabanas y bosques tropicales con los

valores de los nidos y montículos de termitas adyacentes al nido, es obvio que la alta concentración de esos elementos biogenos en los termiteros los hacen apropiados para ser usados como fertilizantes (Watson, 1977; Miyagawa *y col.*, 2011); de hecho, los termiteros son utilizados como enmienda en algunos sistemas de cultivos tropicales en África y Asia (Swift *y col.*, 1989, Miyagawa *y col.*, 2011). Así, se ha señalado que partes de los termiteros pueden ser utilizados como fertilizante, particularmente en suelos muy infértiles de África en aquellos sitios donde hay abundancia de termiteros (alta densidad de nidos).

López-Hernández y Febres (1989) y posteriormente Brossard *y col.* (2007) discutieron el papel agroecológico de las termitas y señalan que las evidencias experimentales son aun incompletas y contradictorias y que tal estudio requiere de un conocimiento profundo de la biología de las especies, así como de las tasas de transferencias tanto energéticas como nutricionales entre la termita y el medio ambiente.

La posibilidad de usar los termiteros como enmienda es un hecho en las comunidades africanas y asiáticas rurales, en donde en algunos casos el paisaje está dominado por la presencia de nidos de estos insectos, la ponderación en peso por hectárea de los termiteros es por tanto elevada; Watson (1977) señala un valor tan alto como 620 Mg/ha para montículos de *Macrotermes falciger* en un sitio con abundancia de esta especie. Si tomamos en consideración los altos niveles de nutrimentos, no solo biogénicos (C, N, P) sino también de K, Ca y Mg acumulados en los termiteros de sabanas australianas (Lee y Wood, 1971); africanas (Boyer, 1971; López-Hernández y Febres, 1984; 1989; Brossard *y col.*, 2007); suramericanas (López-Hernández *y col.*, 1990) el uso de los termiteros como abono se podría justificar dentro de una política de bajos insumos, pero en todo caso, la posibilidad de usar ese material como recurso sostenible estaría limitada, en algunas sabanas africanas (Costa de Marfil y Burkina-Faso) por la relativa escasez y poco porte de nidos en el medio y su respectiva tasa de renovación una vez que desaparezcan (Brossard *y col.*, 2007). En el caso específico de las sabanas del norte de Sudamérica, con una menor densidad (San José *y col.*, 1989; Camacaro *y col.*, 2008) y nidos de menor porte, el potencial uso de termiteros en esquemas de manejo agroecológico es aún más limitado. Si bien es cierto que en experimentos de invernaderos y para huertos caseros es posible demostrar las bondades de tales tratamientos, la implementación de prácticas de esa naturaleza a una mayor escala se ve impedida por la baja relación (en peso) de los nidos de termitas respecto al peso total del suelo (Tabla 4), al igual que por la relativamente larga tasa de renovación de los termiteros una vez destruidos (López-Hernández, 1981, Brossard *y col.*, 2007).

CONCLUSIONES

Si bien es innegable la importancia que tiene la actividad de las termitas en los procesos biogeoquímicos en los suelos de sabanas y bosques tropicales, la potencial utilización de sus nidos y construcciones relacionadas como fuentes de nutrientes se ve limitada solo a experimentos ligados a agricultura de bajo insumos, como es el caso de su utilización en huertos caseros, pudiéndose afirmar que ha habido una tendencia a sobreestimar el potencial uso de los termiteros como enmiendas en sistemas agrícolas de mayor extensión aun tratándose de sistemas agrícolas de bajos insumos.

LITERATURA CITADA

- Abbadie, L. y M Lepage. 1989. The role of subterranean fungus comb chamber (Isoptera Macrotermitinae) in soil nitrogen cycling in a preforest savanna (Cote d'Ivoire). *Soil Biol. Biochem.* 21:1067-1071.
- Arshad, M. A., M. Schnitzer y C.M. Preston. 1988. Characterization of humic acids from termite mounds and surrounding soils, Kenya. *Geoderma* 42:213-225.
- Barois, I. y P. Lavelle. 1986. Change in respiration rate and some physicochemical properties during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae: Oligochaeta). *Soil Biol. Biochem.* 18:539-541.
- Bouché, M.B. 1977. Strategies lombriciennes. En: *Soil organisms as components of ecosystems* (Lohm, U. y T. Persson, Eds). *Ecol. Bull.* Cap. 25:122.
- Bouillon, A. 1964. Préférences en matière de sol chez *Cubitermes exiguus* Mathot et role de guide joue par un *Microcerotermes* associé. En: *Etudes sur les termites Africaines* (Bouillon, A., Ed), Leopoldville Univ. Leopoldville pp. 285-294.
- Boyer, P. 1971. Les différents aspects de l'action des termites sur les sols tropicaux. En: *La vie dans les Sols*. (Persson, P., Ed.). Paris, France:Gauthier-Villars, pp. 279-334.
- Brossard, M., D. López-Hernández, M. Lepage y J.C. Leprun. 2007. Nutrient storage in soils and nests of mound-building *Trinervitermes* termites in Central Burkina Faso: consequences for soil fertility. *Biol. Fertil. Soil* 43:437-447.
- Camacaro, J., D. López-Hernández y A. Ojeda. 2008. Abundancia y distribución de termiteros del género *Cortaritermes* en sabanas localizadas al noroeste del estado Bolívar, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 28:85-91
- Chapuis-Lardy L., R.C. Le Bayon, M. Brossard, D. Lopez-Hernandez y E. Blanchart. 2011. Role of soil macrofauna in P cycling. En: *Phosphorus in Action - Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling* (Bünemann E.K., Oberson A. y Frossard E., Eds). Springer Soil Biology Series 26, Springer, NY, USA, pp. 199-213.
- Dangerfield, J.M. 1990. Abundance, biomass and diversity of soil macrofauna in savanna woodland and associated managed habitats. *Pedobiologia* 34:141-150.
- Ellsworth, J.W. y B.C. McComb. 2003. Potential effects of Passenger Pigeon flocks on the structure and composition of presettlement forest of eastern North America. *Conservation and Biology* 17:1548-1568.
- Garnier-Sillam E, J. Renoux y F. Toutain. 1989. Les composés humiques des termitières de *Thoracotermes macrothorax* (humivore) et de *Macrotermes mulleri* (champignoniste). *Soil Biol. and Biochem.* 21:499-505.

- Hernández, L., A. Ojeda y D. López-Hernández. 2012. Características bio-ecológicas en poblaciones de lombrices (Oligochaeta: Glossoscolecidae) de una sabana natural y una protegida en los llanos centrales de Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 60:1217-1229.
- Hernández-Valencia, I. y M. Bautis. 2005. Cambios en el contenido de fósforo en el suelo superficial por la conversión de sabanas en pinares. *Bioagro* 17:69-78.
- Joseph, G.S., C.L. Seymour, G.S. Cumming, Z. Mahlangu y D.H.M. Cumming. 2013. Escaping the flames: large termitaria as refugia from fire in miombo Woodland. *Landscape Ecology* 28:1505-1516.
- Lavelle P, M. Dangerfield, C. Fragoso, V. Eschenbrenner, D. López-Hernández, B. Pashanashi y L. Brussard. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. En: *The Biology Management of Tropical Soil Fertility* (Woomer O.L. y M.J. Swift, Eds.). TSBF: A Wiley-Sayca Publication, pp.137-169.
- Lee, K. E. y T.G. Wood. 1971. Physical and chemical effects of Australian termites and their pedological significance. *Pedobiologia* 11:376-409.
- López-Contreras, A. Y., I. Hernández-Valencia y D. López-Hernández. 2007. Fractionation of soil phosphorus in organic amended farms located on sandy soils of Venezuelan Amazonian. *Biol. Fertil. Soils* 43:771-777.
- López-Hernández, D. 1981. Los comejenes y el suelo, Tema III. En: *Tópicos sobre procesos biológicos en suelos*. Trabajo de Ascenso a Titular. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, pp.75-109.
- López-Hernández, D. 2001 Nutrient dynamics (C, N and P) in termite mounds of *Nasutitermes ephratae* from savannas of the Orinoco llanos (Venezuela). *Soil Biol. Biochem.* 33:747-753.
- López-Hernández, D. 2003 La actividad de la macrofauna (termitas y oligoquetos) en los suelos de sabana. *Venesuelos* 11(1-2):15-25.
- López-Hernández, D. 2010. Agricultural systems in the savanna-forest ecotone of Venezuelan Amazonian. Evaluation of soil quality indicators. En: *Amazon Basin: Plant Life, Wildlife and Environment. Environmental Research Advances Series* (Rojas, N. y Prieto, R., Eds). NovaScience Publishers Inc., Cap. 1 :1-45.
- López-Hernández, D. y A. Febres. 1984. Changements chimiques et granulométriques produits dans le sols de Cote d'Ivoire par la présence de trois espèces de termites. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 21:477-489.
- López-Hernández, D. y A. Febres. 1989. Cambios químicos en suelos de sabana de Costa de Marfil introducidos por la presencia de tres especies de termitas. *Acta Biol. Venez.* 12:64-71.
- López-Hernández D., M. Niño, J.C. Fardeau, P. Nannipieri y P. Chacón. 1989. Phosphorus accumulation in savanna termite mound in Venezuela. *J. Soil Sci.* 40:635-640.
- López-Hernández, D., M. Niño y J.C. Fardeau. 1990. Phosphorus accumulation in savanna soil as induced by termite activity. *Sociobiology* 17:103-113.
- López-Hernández, D., P. Lavelle, J.C. Fardeau y M. Niño.1993. Phosphorus transformations in two P-sorption contrasting tropical soils during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae: Oligochaeta). *Soil Biol. Biochem.* 25:789-792.
- López-Hernández D, M. Brossard, J.C. Fardeau y M. Lepage. 2005. Effect of different termite feeding groups on P sorption and P availability in African and South American savannas. *Biol. Fertil. Soil* 42:207-214.
- López-Hernández, D., M. Toro y J.C. López-Gutiérrez. 2011. Role of microbial, enzymatic and pedofauna activities in making good the adaptation of *Trachypogon* to phosphorus depleted environments. En: *Soil Nutrients* (M. Miransari, Ed.). Nova Science Publishers Inc. Cap. 5:93-126.

- Miyagawa, S.Y. Koyama, M. Kokubo, Y. Matsushita, Y. Adachi, S. Sivilay, N. Kawakubo y S. Oba. 2011. Indigenous utilization of termite mounds and their sustainability in a rice growing village of the central plain of Laos. *J. Ethnobiology and Ethnomedicine* 7:24-29.
- Okello-Oloya, T y A.V. Spain. 1986. Comparative growth of two pasture plants from northeastern Australia on the mound materials of grass and litter feeding termites (Isoptera, Termitidae) and on their associated surface soils. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 23:381-392.
- Pomeroy, D.E. 1977. The distribution and abundance of large termite mounds in Uganda. *J. Appl. Ecol.* 14:465-475.
- San José, J., R. Montes, P.A. Stansly y B. Bentley. 1989. Environmental factors related to the occurrence of mound-building Nasute termites in *Trachypogon* savannas of the Orinoco Llanos. *Biotropica* 21:353-358.
- Seymour, C.L., A. V. Milewski, A.J. Mills, G.S. Joseph, G.S. Cumming y D.H.M. Cumming. 2014. Do the large termite mounds of *Macrotermes* dominate landscape-level distribution of macro- and micronutrients in dystrophic African savannas? *Soil Biol. Biochem.* 68:95-105.
- Wood, T. G., R.A. Johnson y J.M. Anderson. 1983. Modification of soils in Nigerian savanna by soil-feeding Cubitermes, Termitidae. *Soil Biol. and Biochem.* 15: 575-579.
- Watson, J.P. 1977. The use of mounds of the termite *Macrotermes falciger* (GERSTÄCKER) as a soil amendment. *J. Soil Sci.* 28:664-672.