

¿Qué tipo de árboles prefiere consumir *Nasutitermes*?

Óscar M. Chaves^{1,2,3}

Recepción: 25 de Julio de 2006. Aprobación: 22 de Setiembre de 2006

Resumen.

Las termitas son uno de los grupos de insectos más importantes en el mundo, tanto por el papel que juegan en la degradación de materia vegetal, como por los daños económicos que le causan al ser humano. En las zonas tropicales, *Nasutitermes* sp. es uno de los géneros de termitas más abundantes. No obstante, hasta la fecha se desconocen muchos aspectos básicos de su ecología. Durante los meses de enero y febrero de 1999, se evaluó la preferencia de *Nasutitermes* sp. por algunas características de los árboles en un Bosque Tropical Lluvioso y en un manglar en Costa Rica. Tanto en el bosque como en el manglar se trazaron 20 transectos lineales de 50 m de longitud y se determinó la especie, el tamaño, el diámetro a la altura del pecho (DAP) y el estado de salud de todos los árboles y arbustos con un diámetro basal ≥ 3 cm. En el bosque se muestrearon 134 árboles de los cuales el 40,3% presentaron termiteros o caminos de forrajeo; mientras que en el manglar este porcentaje fue del 53,7%. En el bosque, las termitas mostraron un patrón de distribución aleatorio, mientras que en el manglar estuvieron agrupadas. La especie de árbol no afectó la presencia de termitas en ninguno de los dos ecosistemas. En el bosque y el manglar, *Nasutitermes* mostró una preferencia por los árboles con ramas secas y por árboles con fuste rugoso. El DAP y la altura estuvieron directamente relacionados con la presencia de termitas en el bosque, pero no en el manglar. Estos resultados sugieren que a pesar de que *Nasutitermes* es muy generalista en cuanto a las especies de árboles que consume, muestra cierta preferencia por algunas características estructurales de los árboles como lo son el tamaño, el grosor y la presencia de ramas secas.

Palabras clave. *Nasutitermes*, herbivoría, Bosque Tropical Húmedo, manglar, termitas.

Abstract.

The termites represent one of the insect group more common around the world. In this investigation I studied during a period of two months, the preference of *Nasutitermes* sp. for some characteristics of the trees in a Tropical Wet Forest and in a mangrove of Costa Rica. As much in the forest as in the mangrove, 20 lineal transects of 50 m of longitude was traced and I determined: the specie, the tree size, the DBH and the state of health (presence or not of dry branches) of all the trees and shrubs with a basal diameter >3 cm. In the forest, I sampled 134 trees of which 40,3% had termite nets or foraging roads; while in the mangrove this percentage was of 53,7%. In the forest, the termites showed a random distribution pattern, while in the mangrove they were aggregated. The tree specie did not affect the presence of termites in none of the two ecosystems. In both ecosystems, *Nasutitermes* showed a preference for the trees with dry branches and for trees with rough bark. In the forest trees the DBH and the height were directly related with the presence of termites but not in the mangrove. These results suggest that although *Nasutitermes* is very generalist for the species of trees that consumes, it has certain preference for some structural characteristics of the trees like the size, the DBH and the presence of dry branches.

Key words. *Nasutitermes*, herbivory, Tropical Wet Forest, Mangrove, termites.

INTRODUCCIÓN

Las termitas son probablemente los isópteros más ampliamente distribuidos en los trópicos y conocidas tanto por sus efectos negativos en la economía humana, como por su importancia ecológica (Laffont *et al.* 2004). Durante siglos, la acción de las termitas ha producido cuantiosas pérdidas económicas para la humanidad,

especialmente en condiciones tropicales y subtropicales (Mathews, 1977). En diferentes agroecosistemas tropicales se ha reportado que producen importantes daños en cultivos como maíz, arroz, algodón, eucalipto y caña de azúcar (Fowler & Forti 1990, Miranda *et al.* 2004). Además, alrededor del 10% de las especies de

1 Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Antigua carretera a Pátzcuaro 8701. Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, Michoacán, México.
2 Instituto para la Conservación y el Desarrollo Sostenible (INCODESO), San José, Costa Rica.
3 Email: ochaba@oikos.unam.mx

termitas existentes, representan una verdadera plaga para las construcciones (Constantino 2002).

Pese a lo anterior, en su hábitat natural las termitas juegan un rol ecológico muy importante. Convierten la materia vegetal muerta en humus, por lo que contribuyen al reciclaje de nutrientes y a incrementar la fertilidad del suelo (Wood & Sands 1978, Bignell & Eggleton 2000). Además, se ha comprobado que su actividad repercute directamente en el mantenimiento de la porosidad y aireamiento del suelo (Lavelle *et al.* 1997). Aparte de lo anterior, Jones & Eggleton (2000) indican que las termitas pueden funcionar como importantes bioindicadores de la degradación ambiental.

Nasutitermes es uno de los géneros de termitas más frecuentes y estudiados en los trópicos. Pero aún se conoce muy poco sobre aspectos básicos de su ecología, como por ejemplo, los diversos factores que influyen en su patrón de forrajeo: ¿muestra *Nasutitermes* algún tipo de discriminación por ciertas características estructurales de los árboles y arbustos en los que se alimenta o hace su nido? o, ¿acaso esta elección es completamente aleatoria?. En este sentido, Mathews (1977) sugiere que la edad del árbol, el grado de lignificación y el tamaño son algunas de las características que parecen tener un efecto significativo en la actividad de las termitas. En contraste, la especie de árbol parece ser un factor irrelevante en la mayoría de los casos (Edwards & Mill 1986). Sin embargo, aún se desconoce cuál es la influencia relativa que tiene cada una de las anteriores características en su patrón de forrajeo. Este tipo de conocimientos puede tener una gran importancia práctica en sistemas agroforestales, pues permitirá predecir con cierta precisión cuáles son los árboles más vulnerables a la acción de estos isópteros y así, tomar medidas de contingencia apropiadas para prevenir posibles pérdidas económicas.

La finalidad de este trabajo fue evaluar la influencia relativa de la especie de árbol, el DAP, la altura, el tipo de fuste, y la condición estructural de los árboles de un Bosque Tropical Húmedo y de un manglar sobre la presencia de termiteros o caminos de *Nasutitermes* sp. Se predice que: (1) debido a los hábitos generalistas de *Nasutitermes*, la especie de árbol no tendrá un efecto significativo sobre los hábitos de forrajeo de las termitas; (2) las termitas mostrarán una preferencia por aquellos árboles que tengan ramas secas y evitarán los árboles sanos debido a sus múltiples defensas químicas y; (3) en ambos ecosistemas, *Nasutitermes* preferirá los árboles más grandes y gruesos.

METODOLOGÍA

Este trabajo se llevó a cabo durante los meses de enero y febrero de 1999 en el Refugio de Vida Silvestre de Golfito (RVSG), y en el manglar La Purruja (MLP), ubicados en las cercanías del puerto de Golfito, Puntarenas, al sureste de Costa Rica. El RVSG está constituido por un bosque tropical húmedo perennifolio con alta pluviosidad y con un relieve caracterizado por la presencia de pendientes muy abruptas y acantilados que pueden alcanzar hasta los 200 m de caída (INCAFO 2002). Presenta alrededor de 400 especies de árboles y arbustos. El estrato emergente está formado por árboles de gran tamaño como *Ceiba pentandra*, *Caryocar costarricense*, *Brosimum utile* y *Hyeronima alchorneoides* (Holdridge *et al.* 1997, Quesada *et al.* 1997). En el sotobosque se presentan una gran cantidad de palmas entre las que sobresale *Astrocaryum standleyanum* y una considerable cantidad de especies de platanillas del género *Heliconia*.

El manglar La Purruja se localiza 20 km al norte del puerto de Golfito. Al igual que la mayoría de manglares de la zona, se encuentra muy afectado por las actividades extractivas que realiza el ser humano. Las especies de mangle predominantes son *Avicenia germinans*, *Rhizophora mangle* y *Pelliciera rhizophorae* (obs. pers.).

Especie estudiada.

Nasutitermes (Termitidae, Nasutitermitinae) es el género de isópteros más diverso del Neotrópico, con 75 especies descritas (Araujo 1977). Sus nidos o termiteros y sus caminos de forrajeo son conspicuos, generalmente arbóreos y varían del color marrón al negro. Están hechos de un tipo de cartón que fabrican las termitas al masticar la madera y mezclarla con excremento (Lubin 1983). Debido a la alta concentración de celulosa de este material, en algunas especies éste podría ser consumido por las termitas cuando se ven en situaciones de estrés (Thorne *et al.* 1996). Además, muchas familias de aves como Galbulidae, Coraciidae, Psittasidae y Trogonidae, utilizan los termiteros abandonados para anidar (Brightsmith 2004).

La organización social de *Nasutitermes* es similar a la de las abejas y hormigas, y es posible diferenciar tres principales castas: reproductivos, obreras y soldados. Generalmente sólo se presenta una reina y un rey por colonia, aunque se han reportado nidos con varias reinas. Las feromonas juegan un rol sumamente importante en la comunicación debido a que son utilizadas en la orientación, la alarma, la defensa y el

reclutamiento a nuevas fuentes de alimento (Andara *et al.* 2004). Los soldados representan del 12 al 20% de la colonia y están altamente especializados en la defensa: a través de su cabeza puntiaguda liberan una secreción de fuerte olor que logra repeler a los depredadores (Lubin & Montgomery 1980). Su principal alimento es la madera y demás tejidos lignificados de las plantas (Edwards & Mill 1986), los cuales digieren gracias a una compleja simbiosis con una serie de bacterias y protozoarios intestinales (Brune & Friedrich 2000).

Muestreos.

Tanto en el bosque del RVSG como en el manglar se trazaron veinte transectos lineales de 50 m de longitud con la ayuda de una cuerda de nylon de 60 m marcada cada metro y una brújula manual. En el bosque, los transectos estuvieron separados entre sí por distancias que oscilaban entre los 50 y 500 m aproximadamente, según lo permitiera la topografía del terreno. En el manglar la distancia entre cada transecto fue de entre 25 y 100 m. A 3 m a ambos lados de cada transecto se marcaron todos los árboles con un diámetro basal ≥ 3 cm y, se determinaron los siguientes factores: presencia o no de termiteros o caminos de forrajeo de *Nasutitermes*, especie de árbol, Diámetro a la Altura del Pecho (DAP), altura, tipo de fuste (liso, rugoso y espinoso para el bosque; liso y rugoso para el manglar), y estado (árbol sano, árbol con ramas secas). Para evaluar la presencia de termitas en cada árbol, se establecieron tres categorías: presencia de termiteros y/o caminos de forrajeo (Sí), ausencia de los mismos (No) y, presencia de restos de caminos de forrajeo o de termiteros (Rastros). El tamaño de los árboles menores de 7 m fue medido en forma directa con una cinta métrica de 8 m. En aquellos árboles que medían más de 7 m, el tamaño se estimó de forma indirecta utilizando relaciones trigonométricas. Para medir el DAP, se usó una cinta métrica de 3 m. En los casos en que era necesario, se utilizó una podadora extensible para colectar muestras vegetativas y reproductivas de los árboles para su posterior identificación en el laboratorio. En los árboles mayores a 10 m la identificación se realizó utilizando un par de binoculares 10 X 42 (Swarovski SLC) y la guía de campo de Quesada *et al.* (1997).

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Distribución espacial

Para determinar el patrón de distribución espacial de los termiteros tanto en el bosque como en el manglar, se calcularon los respectivos índices de dispersión (I),

siguiendo el procedimiento indicado en Krebs (1999). De esta forma, se tiene que: $I = s^2/\mu$, en donde s^2 es la varianza y μ es el promedio de la muestra. Si el índice I es igual a 1, se dice que la distribución de los organismos en el espacio es aleatoria; si es menor que 1, se dice que la distribución es uniforme; y si es mayor que 1, entonces la distribución es agregada. Para probar si el valor de cada índice era significativamente distinto del valor esperado por el azar, se llevó a cabo un X^2 como prueba de bondad de ajuste.

Efecto de la especie, el tipo de fuste y el estado del árbol

Para determinar el efecto relativo de la especie, del tipo de fuste y del estado del árbol sobre la presencia de *Nasutitermes* en ambos ecosistemas, se realizó un Análisis de Varianza multifactorial (procedimiento ANDEVA, SYSTAT 1999) Previamente se realizó una transformación logarítmica de los datos para corregir las desviaciones de la normalidad. En los casos en que se presentaban diferencias, éstas fueron determinadas puntualmente a través de una prueba a posteriori de Tukey *et al.* y como recomienda Zar (1999).

Efecto del DAP y la altura del árbol

Para determinar la relación del DAP y la altura del árbol sobre la presencia de termitas en ambos ecosistemas, se utilizaron Regresiones Múltiples, para lo cual fue necesario realizar previamente la transformación logarítmica de los datos. Para controlar el error tipo I se aplicó una corrección secuencial de Bonferroni, siguiendo el procedimiento indicado por Rice (1988). Todos los análisis de las variables fueron realizados utilizando el programa SYSTAT 9.0 (1999).

RESULTADOS

Presencia de termitas y distribución espacial

En el bosque, de un total de 134 árboles (21 familias, 41 especies) sólo el 40.3% presentaron termiteros o caminos de forrajeo, de los cuales el 53.7% estaban activos. Por su parte, en el manglar, de un total de 105 (4 familias, 5 especies) árboles, el 27.6% presentaron termiteros o caminos de forrajeo, y de éstos, el 55.2% estaban activos (Cuadro 1). Si se toma en cuenta sólo las categorías Sí y No en ambos sitios, en el bosque existieron una mayor cantidad de árboles con termitas en comparación con el manglar ($X^2 = 4.18$, g.l.=1, $p=0.0410$). En el manglar, las termitas mostraron un patrón de distribución agrupado ($I = 6.2$; $X^2 = 40.1$, g.l.=7, $p=0.003$), mientras que para el bosque el patrón

fue aleatorio ($I = 1.8$; $X^2 = 16.4$, g.l.=9, $p = 0.11$).

Preferencia por el tipo de árbol.

Nasutitermes no mostró preferencia por ninguna de las 41 especies de árboles y arbustos muestreadas en el bosque ni por ninguna de las 5 especies de mangle muestreadas en el manglar (Cuadro 1; $F = 20.3$, g.l. = 43, $p = 0.09$). Tanto en el bosque como en el manglar, las termitas prefirieron hacer sus nidos y caminos de forrajeo en los árboles con ramas secas (Fig. 1 A, B; $F = 48.2$, g.l. = 1, $p = 0.023$ y $F = 53.1$, g.l.=1, $p = 0.01$ respectivamente). En ambos ecosistemas, el tipo fuste predominante fue el liso, seguido por el rugoso (Fig. 1 C, D; $X^2 = 24.4$, g.l.=2, $p = 0.01$). El fuste espinoso sólo estuvo representado por una minoría de especies del bosque (Cuadro 1). Sin embargo, tanto en el bosque como en el manglar, *Nasutitermes* prefirió los árboles de fuste rugoso (Fig. 1 C, D; $F = 37.2$, g.l. = 2, $p = 0.042$ y $F = 63.3$, g.l. = 3, $p = 0.01$ respectivamente).

Efecto de las dimensiones del árbol.

El rango de DAP en el bosque fue de 3 a 115 cm, mientras que en el manglar fue de 3 a 31 cm. En el bosque el DAP y la altura de los árboles estuvieron directamente relacionados con la presencia de *Nasutitermes* ($r^2 = 0.78$, $n = 100$, $p = 0.001$ y $r^2 = 0.78$, $n = 100$, $p = 0.02$ respectivamente); en contraste con el manglar, en donde no se encontró ninguna relación significativa.

DISCUSIÓN

Distribución espacial de termiteros y caminos de forrajeo.

Alrededor de la mitad del total de árboles muestreados en el manglar y en el bosque presentaron termiteros o caminos de forrajeo, de los cuales sólo una minoría estaban activos. Un resultado muy semejante obtuvo Espinosa (1990), en un estudio sobre la orientación de termiteros en una plantación de palma africana en Parrita, Costa Rica. Este fenómeno podría deberse al comportamiento de *Nasutitermes* ante ciertas situaciones de estrés. Por ejemplo, podría ocurrir que al agotarse el recurso alimenticio que las termitas estaban explotando, los reproductivos y la colonia entera decidan abandonar el termitero y marcharse a otros sitios en los que tengan un mejor acceso a fuente de alimento. Otro importante factor de estrés es la acción de los depredadores. Así, se sabe que entre los principales depredadores de las *Nasutitermes* se encuentran varias especies de aves, insectos, lagartijas y mamíferos como *Tamandua mexicana* (Lubin 1983, Oyarzun *et al.* 1996). Probablemente

en ciertos microhábitats en donde la presión de los depredadores es muy grande, los reproductivos de *Nasutitermes* opten por volar y formar una nueva colonia lejos de allí (Fuller *et al.* 2003). Sin embargo, para determinar la validez de estas hipótesis es indispensable realizar estudios más elaborados que evalúen el efecto de la disponibilidad de alimento y la presión de los depredadores sobre el comportamiento de las termitas.

Por otro lado, las diferentes especies animales y vegetales pueden presentar distribuciones espaciales aleatorias, uniformes o agregadas (Krebs 1999). El tipo de distribución dependerá en gran medida de los diferentes aspectos de la historia natural de la especie y de la disponibilidad de recursos en el medio. No obstante, se sabe que en condiciones naturales la gran mayoría de las plantas tropicales tienden a distribuirse de forma agregada (Condit *et al.* 2000, 2002). Una situación similar cabría esperarse de sus herbívoros vertebrados e invertebrados (Janzen 1970, Connell 1971, Hammon & Brown 1998). Esto en parte es consistente con el patrón encontrado en *Nasutitermes*, pues al menos para el manglar mostró una distribución agrupada. La discrepancia en cuanto al patrón de distribución de las termitas en el manglar y en el bosque, podría estar más relacionada con diversas deficiencias del diseño experimental utilizado que con factores ecológicos. Por ejemplo, debido a las condiciones topográficas existentes en el bosque, los transectos estuvieron mucho más espaciados que en el manglar, por lo cual el área muestreada en el primer sitio fue mucho mayor que en el segundo. Esto produce un efecto área-dependiente análogo al que predice la biogeografía de islas (McArthur & Wilson 1967). Así, es de esperarse que al aumentar el área estudiada, también aumente la probabilidad de encontrar termiteros o caminos de forrajeo de *Nasutitermes*.

Especificidad de *Nasutitermes*.

En concordancia con la primera predicción, en ninguno de los dos ecosistemas estudiados se encontró una especificidad por parte de las termitas, lo cual corrobora que *Nasutitermes* es un herbívoro generalista, como muchos otros insectos existentes en las zonas tropicales (Coley & Barone 1996). Por ejemplo, en Costa Rica y otros países de Latinoamérica, se ha encontrado que estas termitas atacan ramas secas de *Bursera simaruba* (Francis 1990a), *Guazuma ulmifolia* (Francis 1991a), *Hura crepitans* (Francis 1990b), *Hymenea courbaril* (Francis 1990c), *Ochroma pyramidale* (Francis 1991b) y *Ficus citrifolia* (Francis 1994), entre muchos otros.

Pese a que las termitas ocupan invariablemente cualquier tipo de madera muerta, son incapaces de atacar madera viva (Mathews 1977, Edwards & Mill 1986), lo cual explica el hecho de que en el presente estudio *Nasutitermes* prefiriera forrajear en árboles con ramas secas, tal y como indicaba la segunda predicción. La amplia gama de metabolitos secundarios producidos por la mayoría de las plantas vasculares (Coley & Barone 1996, Barone & Coley 2002), podría hacer que la madera de los árboles vivos resulte tóxica o al menos, poco palatables para las termitas. De modo que *Nasutitermes* es capaz de digerir la celulosa gracias a la simbiosis con un numeroso grupo de microorganismos intestinales (Brune & Friedrich 2000), pero no ha desarrollado adaptaciones que le permitan metabolizar el arsenal de sustancias tóxicas que contiene la madera viva. En el caso de los árboles que aparentemente estaban sanos y que presentaban termitas, es posible que éstas no los estén utilizando como alimento, sino que representan un simple obstáculo en el camino o un puente para llegar a alguna rama seca u otra estructura muerta de algún árbol vecino. Esto se evidencia con claridad en el manglar La Purruja, en donde un mismo camino de forrajeo puede conectar hasta cuatro o más individuos de *Rhizophora mangle* o *Avicenia germinans* sanos hasta llegar a otro individuo que esté seco o con alguna rama seca (obs. pers). También hay que considerar que algunos de estos árboles aparentemente sanos, en el pasado pudieron haber tenido ramas secas que sirvieron de alimento a las termitas, pero actualmente son utilizados sólo como una ruta de tránsito.

Por otro lado, generalmente a ciertas características estructurales del fuste, como el grado de rugosidad y la presencia de espinas o zarcillos se les ha atribuido funciones defensivas; algo similar a las defensas mecánicas contra los herbívoros que mencionan Coley & Barone (1996). Según esta hipótesis, ese tipo de estructuras representaría un importante medio persuasivo contra los depredadores. Sin embargo, ese no parece ser el caso en *Nasutitermes*.

Pese a que la mayoría de árboles muestreados en ambos ecosistemas presentaban fuste liso, las termitas prefirieron hacer sus termiteros y caminos de forrajeo sobre los árboles con fuste rugoso. Ni siquiera los árboles con fuste espinoso encontrados en el bosque parecieron representar un obstáculo para el movimiento de las termitas (Fig. 1C). Incluso, en plantas con fustes tan espinosos e irregulares como los de *Elaeis guianensis* son frecuentes los termiteros de *Nasutitermes* (Espinosa 1990). Quizás, construir los nidos y caminos de forrajeo sobre árboles con fuste rugoso o espinoso, les garantiza a las termitas cierta protección contra algunos de sus depredadores (p.ej., iguanas, lagartijas, osos hormigueros y primates). No obstante, estos resultados hay que interpretarlos con cautela, puesto que se analizó un número desigual de especies arbóreas con cada uno de los tipos de fusto.

Efecto del diámetro y longitud del árbol.

La tercera predicción de este estudio se cumplió parcialmente, puesto que la presencia de termitas estuvo directamente relacionada con el DAP y la altura de los árboles en el bosque, aunque en el manglar no hubo ninguna relación. Al aumentar el DAP y la altura de los árboles es más factible encontrar termitas ya que normalmente estos parámetros están relacionados con un mayor grado de lignificación (Raven *et al.* 1999). Además, en los árboles grandes y viejos es más probable encontrar ramas secas que pueden ser aprovechadas por las termitas. Pese a esto, en el manglar ninguno de estos dos parámetros parece estar afectando la presencia de termitas. Debido a las diversas adaptaciones estructurales y fisiológicas de los mangles (McKee 2002), el crecimiento radial no es tan buen indicador de la edad del árbol como en los árboles de un bosque (Hazlett 1987, Clark & Clark 1994). Además, en el manglar tanto el rango de DAP como el de altura fue considerablemente menor que en el bosque, lo que reduce la posibilidad de que exista algún tipo de relación significativa entre esos parámetros y la presencia de *Nasutitermes*.

CUADRO I.
Presencia o ausencia de termitas según especie de árbol en el bosque y el manglar. Los datos provienen de
muestreos realizados en el RVSG y el manglar La Purruja durante enero y febrero de 1999.

Lugar	Familia	Especie	Presencia		
			Sí	No	Rastros
Bosque	Anonaceae	<i>Rollinia pittieri</i>	3		1
	Apocinaceae	<i>Lacmellea pamnamensis</i>	1	1	2
		Msp 1		1	
	Arecaceae	<i>Iriartea deltoidea</i>	9		1
	Bombacaceae	<i>Quararibea asterolepis</i>	2	1	1
	Cecropiaceae	<i>Cecropia sp</i>	1		1
	Chrysobalanaceae	<i>Maranthes panamensis</i>	1		
		Msp 1	1		
	Clusiaceae	<i>Clusia sp.</i>	1		
	Euphorbiaceae	<i>Hyeronima sp</i>	5		
		<i>Pausandra trianae</i>	1		2
	Fabaceae	<i>Albizia sp</i>	1		
		<i>Dussia sp</i>	1		
		<i>Erythrina</i>	2		1
		<i>Inga sp 1</i>	1	1	
		<i>Lonchocarpus sp</i>			1
		<i>Paramachaerium gruberi</i>	1		1
		<i>Phyllocarpus riedelii</i>	1		1
		<i>Inga sp 2</i>	2	1	1
	Flacourtiaceae	<i>Casearia arborea</i>	1	1	
		<i>Hasseltia floribunda</i>	2	1	2
		<i>Tetrahyaluim macrophyllum</i>	3		
		sp 3	5	3	
	Lauraceae	<i>Ocotea sp</i>	6		
	Lecythidaceae	<i>Gustavia sp</i>	2	1	1
	Melastomataceae	sp 1	1		
	Meliaceae	<i>Trichilia sp</i>			1
	Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i>	1		1
		<i>Brosimum utile</i>	2		
		<i>Ficus tonduzii</i>		1	
	sp 4	1		1	
Myristicaceae	sp 1	1			
	<i>Virola koschnyi</i>	1			
Myrtaceae	sp 1	2	8	2	
Piperaceae	<i>Piper sp</i>		1		
Rubiaceae	<i>Borojoa patinoi</i>	1		1	
	<i>Chimarrhis latifolia</i>	1			
	<i>Psychotria grandis</i>	1	2	2	
	sp 4	3	1	2	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum sp</i>	1	1		
Urticaceae	sp 1	7	1		
No Identificadas	Msp 1	2			
	Msp 2	1	1		
	Msp 3	1			
Manglar	Aviceniaceae	<i>Avicenia germinans</i>	18	3	1
	Combretaceae	<i>Laguncularia racemosa</i>	1		1
	Pelliceraceae	<i>Pelliciera rhizophorae</i>	5	1	
	Rhizophoraceae	<i>Rhizophora mangle</i>	10	2	4
	<i>R. racemosa</i>	42	10	7	

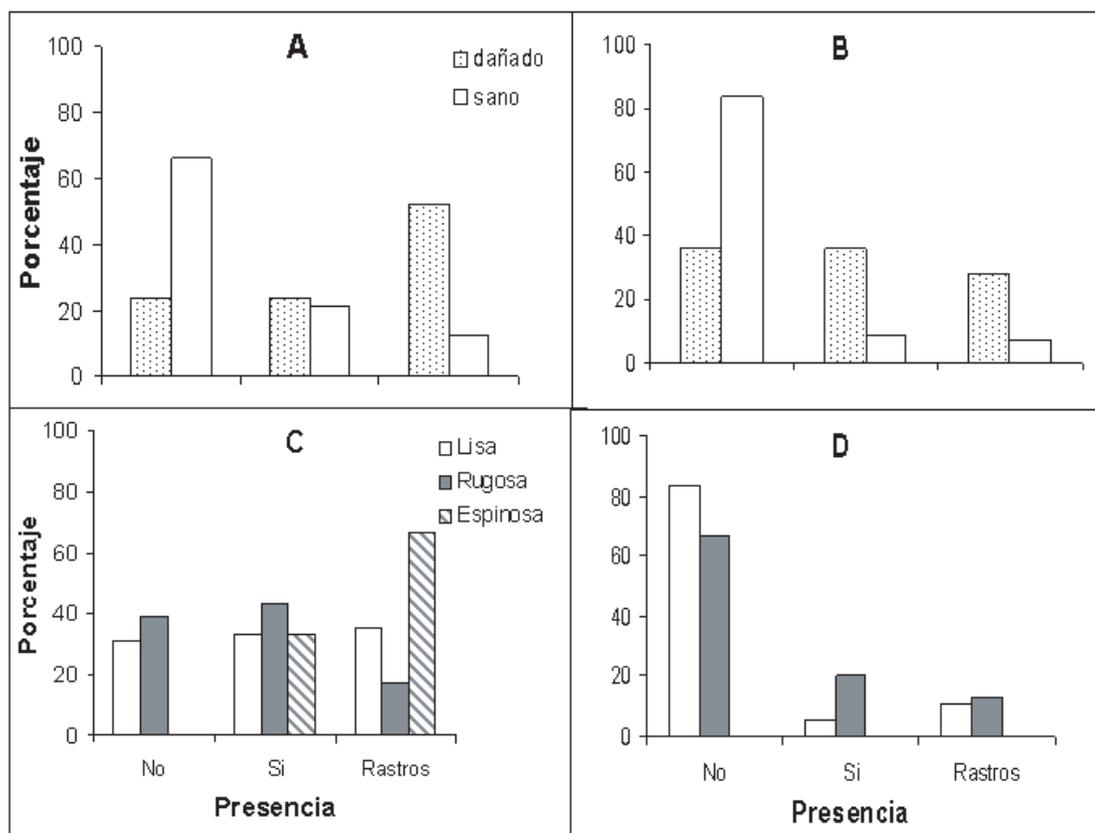


Fig. 1. Porcentaje de árboles que presentaron *Nasutitermes* en el bosque y en el manglar. A y B muestran la presencia de termitas de acuerdo con el estado del árbol, mientras que en C y D se muestra la presencia de termitas de acuerdo con el tipo de corteza. Los gráficos de la izquierda corresponden al bosque (n=134) y los de la derecha al manglar (n= 105).

AGRADECIMIENTOS

Mi gratitud a Federico Bolaños por las valiosas recomendaciones que me hizo durante el trabajo de campo. A la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica por el apoyo logístico brindado. A Jorge Gómez por su colaboración durante la identificación de las plantas. A Minor Barboza por su ayuda durante los muestreos en el manglar La Purruja.

BIBLIOGRAFÍA

- Andara, C., S. Issa, & K. Jaffé. 2004. "Decision-making Systems in Recruitment to food for two *Nasutitermitinae* (Isoptera: Termitidae)". *Sociobiology* 44:1-13.
- Araujo, R. L. 1977. *Catálogo dos Isoptera do Novo Mundo*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 92 p.
- Barone, J.A. & P.D. Coley. 2002. "Herbivorismo y las defensas de las plantas". In: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (Eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Costa Rica. Pp. 464-492.
- Bignell, D. & P. Eggleton. 2000. "Termites in ecosystems". In: T. Abe, D.E. Bignell & M. Higashi (Eds.). *Termites: Evolution, sociality, symbioses, ecology*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. Pp.363-387
- Brightsmith, D.J. 2004. "Nest sites of Termitarium Nesting Birds in SE Peru". *Ornitología Neotropical* 15:1-12.
- Brune, A. & M. Friedrich. 2000. "Microecology of the termite gut: structure and function on a microscale". *Current Opinion in Microbiology* 3:263-269.
- Clark, D.A. & D.B. Clark. 1994. "Climate-induced annual

- variation in canopy grown in a Costa Rican tropical rain forest". *J. Ecol.* 82:865-872.
- Coley PD & Barone JA. 1996. "Herbivory and plant defenses in tropical forest". *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-35.
- Condit, R., N. Pitman, E.G. Leigh Jr., J. Chave, J. Terborgh, R.B. Foster, P. Núñez, S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H.C. Muller-Landau, E. Losos & S.P. Hubbell. 2002. "Beta-Diversity in Tropical Forest Trees". *Science* 295:666-668.
- Condit, R., P.S. Ashton, P. Baker, S. Bunyavejchewin, S. Gunatilleke, N. Gunatilleke, S. P. Hubbell, R. B. Foster, A. Itoh, J.V. LaFrankie, H.S. Lee, E. Losos, N. Manokaran, R. Sukumar, & T. Yamakura. 2000. "Spatial Patterns in the Distribution of Tropical Tree Species". *Science* 228:1414-1418.
- Connell, J.H. 1971. "On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animal and in rain forest trees". In: P.J. Den Bour, P.R. Gradwell (Eds.). *Dynamics of populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. Pp. 298-312.
- Constantino, R. 2002. "The pest termites of South America: Taxonomy, distribution and status". *J. Appl. Entomol.* 126: 355-365.
- Edwards, R. & A. Mill. 1986. *Termites in buildings*. Rentokil Ltd., Felcourt, East Grinstead. Pp. 109-112.
- Espinosa, A. 1990. Orientación de termiteros en una plantación de palma africana (*Elaeis guinensis*), y algunas observaciones de historia natural. En: *Curso de Ecología de Poblaciones, Parrita, Puntarenas*. Universidad de Costa Rica. Escuela de Biología, Costa Rica. Pp. 169-171.
- Fowler, H.G. & L.C. Forti. 1990. "Status and prospects of termite problems and control in Brazil". *Sociobiology* 17: 45-56.
- Francis, J.K.. 1990 a. "*Bursera simaruba* (L.) Sarg. Almácigo, gumbo limbo". SO-ITF-SM-35. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 5 p.
- _____. 1990 b. "*Hura crepitans* L. Sandbox, molinillo, jabillo". SO-ITF-SM-38. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 5 p.
- _____. 1990 c. "*Hymenaea courbaril* L. Algarrobo, locust". SO-ITF-SM-27. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 5 p.
- _____. 1991 a. "*Guazuma ulmifolia* Lam. Guácima". SO-ITF-SM-47. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 5 p.
- _____. 1991 b. "*Ochroma pyramidale* Cav. Balsa". SO-ITF-SM-41. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 6 p.
- _____. 1994. "*Ficus citrifolia* P. Miller. Jagüey blanco". SO-ITF-SM-75. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 4 p.
- Fuller, C.A., P. Rock & T. Philips. 2003. "Behavior, Color Changes, and Predation Risk Induced by Acanthocephalan Parasitism in the Caribbean Termite *Nasutitermes acajutlae*". *Caribbean Journal of Science.* 39:128-135.
- Hammond, D.S. & V.K. Brown. 1998. "Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing frequency-dependent attack on tropical seeds and seedlings". In: D.M. Newbery, N. Brown & H.H.T. Prins (Eds.). *Dynamics of Tropical Communities*. Blackwell Science, Oxford. Pp. 51-78.
- Hazlett, D.L. 1987. "Seasonal Cambial Activity for *Pentaclethra*, *Goelthalsia*, and *Carapa* Trees in a Costa Rica Lowland Forest". *Biotropica* 19:357-360.
- Holdridge, L., L. Poveda & Q. Jiménez. 1997. *Árboles de Costa Rica*. 2a. ed. San José, Costa Rica. Centro Científico Tropical. 522 p.
- INCAFO. 2002. *Guía de los Parques Nacionales de Costa Rica*. INCAFO, Costa Rica. 225 p.
- Janzen, D.H. 1970. "Herbivores and the number of tree species in tropical forest". *Am. Nat.* 104:501-28.
- Jones, D.T. & P. Eggleton. 2000. "Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol". *J. Appl. Ecol.* 37: 191-203.
- Krebs, J.C. 1999. *Ecological Methodology*. 2ª ed. Addison Wesley Longman, Inc. New York.
- 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". *Sci. Agric.* 61:665-670.
- Lavelle, P., D. Bignell, M. Lepage, V. Wolters, P. Roger, P.

- Inesi, O.W. Heal & S. Dhillion. 1997. "Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystems engineers". *Eur. J. Soil Biol.* 33: 159-193.
- Lubin, Y.D. & G.G. Montgomery. 1980. "Defenses of *Nasutitermes termites* (Isoptera, Termitidae) against *Tamandua* anteaters (Edentata, Myrmecophagidae)". *Biotropica* 13:66-76.
- Lubin, Y.D. 1983. "*Nasutitermes* (Comején, Hormiga Blanca, Nasute Termite, Arboreal Termite)". In: D.H. Janzen (Ed.). *Costa Rica Natural History*. University of Chicago. Pp. 743-745.
- Mathews, A. 1977. *Studies on Termites from Mato Grosso State, Brazil*. Río de Janeiro. Academia Brasileira de Ciencias. Pp. 14-17, 159-168.
- MacArthur, R.H. & O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princenton University Press, Princenton, USA.
- McKee, K. 2002. "Biological Adaptations to Environmental Extremes in Mangrove Flora". In: I.C. Sèller & M. Sitnik (Eds.). *Mangrove Ecology Workshop Manual*. Smithsonian Institution, Washington. Pp. 35-38.
- Miranda, C.S., A. Vasconcellos & A.G. Bandeira. 2004. "Termites in sugar cane in Northeast Brazil: ecological aspects and pest status". *Neotrop. Entomol.* 33: 115-120. Pp. 139-159.
- Oyarzun, S.E., G.J. Crawshaw & E.V. Valdes. 1996. "Nutrition of the Tamandua: I. Nutrient Composition of Termites (*Nasutitermes* spp.) and Stomach Contents From Wild Tamanduas (*Tamandua tetradactyla*)". *Zoo Biology* 15:509-524.
- Quesada, F. et al. 1997. *Árboles de la Península de Osa*. INBIO: Heredia. 412 p.
- Raven, P.H., R.F. Evert & S.E. Eichhorn. 1999. *Biology of Plants*. 6ª ed. New York. W.H. Freeman and Company. 944 p.
- Rice, W.R. 1988. "Analysing tables of statistical test". *Evolution* 43: 223-225.
- SYSTAT. 1999. *SYSTAT version 9.0 for Windows*. SPSS, Chicago.
- Thorne, B.L., M.S. Collins & K.A. Bjørndal. 1996. "Architecture and Nutrient Analysis of Arboreal Carton Nests of Two Neotropical *Nasutitermes* Species (Isoptera: Termitidae), with Notes on Embedded Nodules". *Florida Entomologist* 79:27-37.
- Wood, T.G. & W.A. Sands. 1978. "The role of termites in ecosystems". In: M.V. Brian (Ed.). *Production ecology of ants and termites*. Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 245 -292.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. New Jersey. Prentice-Hall, Upper Saddle River.