

Artigo de Pesquisa

Pedogeomorphology of a Mound-building termite savanna in Roraima, Brazilian Amazonia

Pedogeomorfologia de uma savana com murundus em Roraima, Amazônia Brasileira

Meiriane Nunes de Oliveria¹, José Frutuoso do Vale Júnior², Hugo Galvão Candido³, Agno Nonato Serrão Acioli⁴, Matheus Gonçalves Matos⁵ e Carlos Ernesto Gonçalves Reynaud Schaefer⁶

¹ Universidade Federal de Roraima, Departamento PRONAT, Boa Vista, Brasil. meirianeprofissional@gmail.com.

ORCID: <https://orcid.org/0009-0003-5497-5073>

² Universidade Federal de Roraima, Departamento de Solos e Irrigação, Boa Vista, Brasil. valejr51@gmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3327-6444>

³ Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, Viçosa, Brasil. hugogalvaocandido@gmail.com.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1209-6292>

⁴ Universidade Federal do Amazonas, Faculdade de Ciências Agrárias, Manaus, Brasil. acioli@ufam.edu.br.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8482-0932>

⁵ Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, Viçosa, Brasil. matheus.g.matos@ufv.br.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4787-6814>

⁶ Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências, Rio de Janeiro, Brasil. carlosschaefer@igeo.ufrj.br.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7060-1598>

Recebido: 18/05/2026; Aceito: 03/09/2026; Publicado: 14/10/2026

Abstract: Termite mounds are key biogeomorphological structures in tropical drylands, yet their role in Amazonian savannas remains poorly documented. We assessed termite diversity, nesting habits, mound morphology, and soil attributes across Plinthosols and Acrisols in the Surumu Depression, northeastern Roraima, an extensive murundu field in a savanna-caatinga ecotone. Transect sampling recorded 16 species/morphospecies from eight genera and two families, with Termitidae representing most encounters. Frequent species were shared across soil classes, whereas rare species differed. Although *Amitermes excellens* was not numerically dominant in the assemblage, it was the main builder of the large conical and cathedral-shaped mounds that structure the local landscape. Mounds showed marked physical and chemical contrasts with adjacent soils, especially selective incorporation of fine particles and enrichment in bases, nitrogen, and organic matter. Mound density was higher on poorly drained Plinthosols, whereas larger and older mounds occurred on better-drained Acrisols, where erosion and vegetation succession were more advanced. These results show that *A. excellens* acts as a major pedobioturbation agent, redistributing subsurface materials, creating fertility islands, and maintaining pedogeomorphological heterogeneity in the northern Amazonian savanna. Their spatial pattern therefore records hydrogeomorphic controls, with first-order bioturbation estimates of 47.5-85.3 mm ka⁻¹ along the toposequence.

Keywords: Termite diversity, pedobioturbation, nutrient cycling, pedogenesis, landscape ecology, biogeomorphology, zoogeomorphology; hydrogeomorphology; termite mounds.

Resumo: Murundus de cupins constituem estruturas biogeomorfológicas relevantes em ambientes tropicais secos, mas seu papel nas savanas amazônicas ainda é pouco documentado. Avaliamos a diversidade de cupins, os hábitos de nidificação, a morfologia dos murundus e os atributos do solo em Plinthosols e Acrisols da Depressão do Surumu, nordeste de Roraima, extensa área de campos de murundus em ecótono savana-caatinga. A amostragem registrou 16 espécies/morfoespécies, distribuídas em oito gêneros e duas famílias, com predominância de Termitidae. As espécies frequentes foram semelhantes entre as classes de solo, enquanto as raras diferiram. Embora *Amitermes excellens* não tenha sido numericamente dominante,

foi a principal espécie construtora dos grandes murundus cônicos e em forma de catedral que estruturam a paisagem local. Os murundus apresentaram contrastes físicos e químicos em relação aos solos adjacentes, especialmente pela incorporação seletiva de partículas finas e pelo enriquecimento em bases, nitrogênio e matéria orgânica. A densidade foi maior em Plinthosols mal drenados, enquanto estruturas maiores e mais antigas ocorreram em Acrisols bem drenados, com maior erosão e sucessão vegetal. Os resultados indicam que *A. excellens* atua como importante agente de pedobioturbação, criando ilhas de fertilidade e mantendo a heterogeneidade pedogeomorfológica da savana amazônica setentrional. Também registram controles hidrogeomorfológicos toposequenciais.

Palavras-chave: Diversidade de cupins, pedobioturbação, ciclagem de nutrientes, pedogênese, ecologia de paisagem, biogeomorfologia, zoogeomorfologia; hidrogeomorfologia; campos de murundus.

1. Introdução

Os cupins, classificados na ordem Blattodea e na subordem Isoptera (Krishna et al., 2013), são componentes essenciais dos ecossistemas tropicais, ocorrendo em florestas tropicais, savanas e, em menor escala, em regiões áridas (Jouquet et al., 2004; Ferreira et al., 2011a). Em escala global, são representados por cerca de 295 gêneros e 2.937 espécies distribuídas em nove famílias, incluindo Mastotermitidae, Termitidae e Rhinotermitidae, ocupando diversos nichos ecológicos (Krishna et al., 2013; Chouvenec et al., 2016). O clima influencia fortemente a distribuição dos cupins, com maior diversidade em regiões tropicais e subtropicais e redução em direção às latitudes mais altas (Cancello et al., 2014). Como agentes geomórficos, os cupins são engenheiros de ecossistemas que promovem intensa reorganização de solos e formas de relevo (Bétard, 2020; Schaefer e Oliveira, 2022; Viles, 2022). Nesse sentido, os cupinzeiros podem ser interpretados dentro do arcabouço da zoogeomorfologia, no qual os animais atuam como agentes de erosão, transporte de sedimentos, mistura do solo e construção de formas de relevo (Butler, 1995; Bétard, 2021; Viles, 2022). Nos cupins construtores de montículos, o efeito geomórfico não se restringe ao corpo do murundu em si: galerias, aberturas de forrageamento, transporte seletivo de partículas e ciclos repetidos de construção e decomposição dos montículos criam microrrelevos salientes, que modificam a rugosidade da superfície e influenciam o escoamento superficial, a infiltração e a redistribuição de sedimentos em escalas de parcela e de vertente (Léonard e Rajot, 2001; Bétard, 2021; Viles, 2022). Assim, a ecologia dos cupins e a geomorfologia estão intimamente conectadas por meio de retroalimentações entre a atividade das colônias, as propriedades físicas do solo, a drenagem, o estabelecimento da vegetação e a estabilidade erosiva local.

Como detritívoros, os cupins desempenham papéis cruciais na ciclagem de nutrientes e na formação do solo, especialmente em savanas, onde afetam a dinâmica do solo e da vegetação (Gosling et al., 2012). Seus grupos tróficos, incluindo cupins geófagos, humívoros, xilófagos e ceifadores, alimentam-se de solo, material vegetal, esterco, líquens e fungos, moldando a composição do ninho (Arveti et al., 2012; Seymour et al., 2014; Rezende, 2012; Souza et al., 2012). A construção do ninho também impacta os ecossistemas, pois os cupinzeiros (murundus) alteram as propriedades do solo, a decomposição, a ciclagem de nutrientes, a hidrologia, a drenagem e a microtopografia. Construídas com material orgânico ou mineral misturado a fezes e saliva, essas estruturas biogênicas frequentemente contêm mais argila e matéria orgânica do que os solos ao redor (Arveti et al., 2012; Mujinya et al., 2013; Peres Filho et al., 2012; Abe et al., 2012).

Na Amazônia, parte da zona Neotropical, a fauna de cupins é altamente diversa, com cerca de 553 espécies descritas, embora muito ainda permaneça indocumentado (Constantino, 1999; Carrijo et al., 2015; Chouvenec et al., 2016). Termitidae, que representa 85% das espécies brasileiras, domina as regiões tropicais e subtropicais (Constantino, 1999). No entanto, a ecologia dos cupins em Roraima é pouco estudada, com poucos dados sobre riqueza e papéis ecológicos (Constantino e Cancello, 1992).

A importância pedobiogeomorfológica dos cupins é reconhecida desde os trabalhos seminais de Smeathman (1781) e Drummond (1888), sendo que este último já observava que os solos tropicais estão em constante movimento por meio da circulação da terra. Goudie (1988) e Viles (2022) destacaram o papel biogeomorfológico dos cupins na formação e denudação das paisagens tropicais. Ainda assim, poucas pesquisas sobre esse tema foram conduzidas no Brasil, como apontado por Schaefer e Oliveira (2022), e os cupins continuam sub-representados em livros-texto e sínteses de geomorfologia tropical (ex.: Thomas, 1994; Faniran e Jeje, 1983; Büdel, 1982). Tricart (1972) também enfatizou esse tema na geomorfologia tropical, e Bétard (2020) reforçou recentemente o papel dos insetos, especialmente cupins e formigas, nos processos e formas de relevo da superfície terrestre.

Estudos recentes deslocaram esse campo de descrições qualitativas das construções de cupins para uma biogeomorfologia espacialmente explícita e baseada em processos. Análises aéreas e de satélite mostraram que o espaçamento dos montículos, sua altura e as ilhas de vegetação podem revelar gradientes hidrogeomórficos e controles do subsolo em catenas de savana (Levick et al., 2010; Davies et al., 2014). Outros estudos demonstraram que a geologia do substrato e a geomorfologia local condicionam a densidade e a arquitetura dos montículos (Muvengwi et al., 2018), enquanto abordagens de LOE (luminescência opticamente estimulada) e radiocarbono quantificaram as escalas temporais da bioturbação e da persistência dos montículos em paisagens de savana e semiáridas (Kristensen et al., 2015; Freitas et al., 2021). Esses avanços fornecem a base conceitual para interpretar os murundus como formas de relevo biogênicas, e não apenas como estruturas ecológicas de nidificação.

O nordeste de Roraima abriga a mais extensa superfície de aplainamento associada à presença marcante de cupins construtores de montículos, no setor norte do pediplano do alto rio Branco: a Depressão do Surumu (Schaefer, 1994; Schaefer e Dalrymple, 1996) (Figura 1). Ali, duas morfologias de montículos são comumente observadas: montículos cônicos, com razão altura/largura tipicamente >3 e um pico saliente sobre uma base fortemente cônica; e montículos em forma de catedral, com formas complexas, paredes finas, contrafortes e múltiplos picos.

Geomorfologicamente, a Depressão do Surumu é um compartimento de baixo relevo, pediplanado, da região do alto rio Branco, desenvolvido sobre materiais vulcânicos e vulcanossedimentares e pontuado por inselbergs residuais e eixos de drenagem suavemente dissecados (Schaefer, 1994; Schaefer e Dalrymple, 1996; Vale Júnior e Schaefer, 2010). Dentro dessa superfície, pequenas diferenças de elevação relativa e drenagem separam os Plintossolos semi-hidromórficos dos Argissolos mais bem drenados, formando uma catena hidropedológica na qual a densidade dos montículos, seu tamanho, a erosão e a sucessão vegetal variam sistematicamente. O campo de murundus representa, portanto, um sistema natural adequado para testar como a atividade dos cupins interage com superfícies pediplanadas, drenagem lateral, diferenciação textural do solo e a manutenção do microrrelevo biogênico.

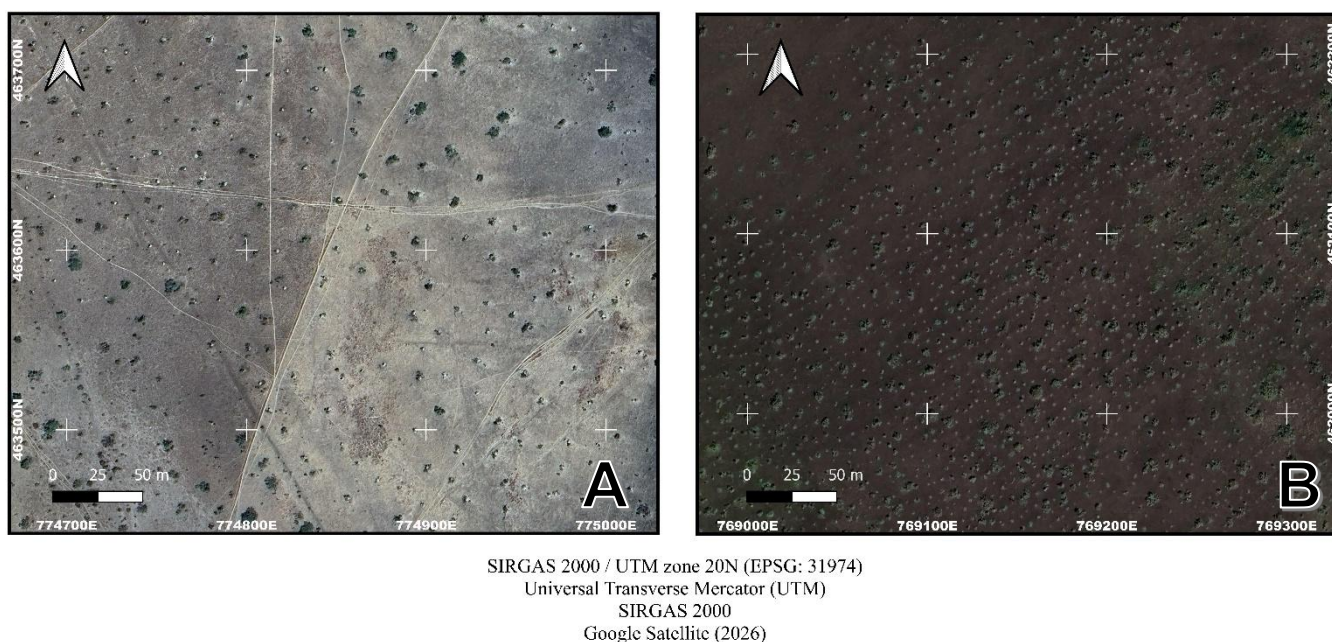


Figura 1. Imagens de satélite adjacentes aos sítios estudados (Fig 2), na Depressão do Surumu mostrando estruturas de cupins construtores de montículos (cônicas e em forma de catedral) sobre uma superfície pediplanada, com estágios contrastantes de idade dos montículos e desenvolvimento da vegetação: A) Argissolo bem drenado (sítios 1 e 2); B) Plintossolo hidromórfico (sítios 3 e 4).

Este estudo aborda essa lacuna analisando a diversidade de cupins e sua influência sobre as propriedades do solo e as formas de relevo nas savanas secas da Depressão do Surumu, Roraima. Ao estimar a diversidade e a abundância, identificar os grupos funcionais e avaliar os atributos dos montículos e do solo, buscamos esclarecer as interações entre cupins, solo e relevo e seu significado ecológico neste ambiente seco amazônico singular.

Especificamente, questionou-se se a distribuição e a morfologia dos montículos de *A. excellens* registram contrastes hidropedológicos e geomorfológicos entre Plintossolos e Argissolos, e se o volume dos montículos pode ser traduzido em estimativas de primeira ordem do retrabalhamento do solo, comparáveis a estudos zoogeomorfológicos. Ao conectar explicitamente as assembleias de cupins, a morfometria dos montículos, os atributos do solo, a drenagem e a posição na catena, o estudo contribui para a interpretação geomorfológica das paisagens de murundus na savana amazônica setentrional.

2. Área de Estudo

A pesquisa foi conduzida na planície do Surumu, nordeste de Roraima (4,186, -60,5335), em uma savana seca caracterizada por solos afetados por sódio e Plintossolos (Vale Júnior e Schaefer, 2010) (Figura 2). A paisagem consiste em uma superfície pediplanada com inselbergs (200-600 m de altitude), onde os solos afetados por sódio apresentam pavimentos de pedra sobre saprólito ácido-vulcânico (andesitos, dacitos, riolitos), formando condições de terras secas, quase desérticas (Schaefer e Dalrymple, 1996). A vegetação pertence a uma formação ecotonal Cerrado-caatinga, com cactos, sucupira-do-campo (*Bowdichia vigilioides*), pau-rainha (*Centrolobium paraense*) e aroeira (*Astronium ulei*), espécies adaptadas a climas semiáridos. Os cupinzeiros ocorrem principalmente em solos semi-hidromórficos, especialmente Plintossolos, ao longo da paisagem (Schaefer, 1997; Schaefer e Vale Júnior, 1997; Vale Júnior e Schaefer, 2010).

As parcelas estudadas ocupam uma superfície pediplanada suavemente ondulada, na qual os contrastes de relevo local são pequenos, mas geomorfológicamente importantes. As posições inferiores e intermediárias são sazonalmente mais úmidas e favorecem horizontes plínticos, mosqueamento e hidromorfismo superficial, enquanto as posições ligeiramente mais elevadas apresentam melhor drenagem, diferenciação textural mais acentuada e perfis de Argissolo mais profundos. Observações de campo e imagens de satélite indicam que os campos de murundus se concentram nessas superfícies transicionais, e não em encostas íngremes, sugerindo que o estabelecimento dos montículos é controlado por um equilíbrio entre encharcamento sazonal, estabilidade da superfície e acesso a material fino do subsolo. Consequentemente, o contraste Plintossolo-Argissolo é tratado aqui como um gradiente pedogeomorfológico, e não apenas como um contraste taxonômico de solos.

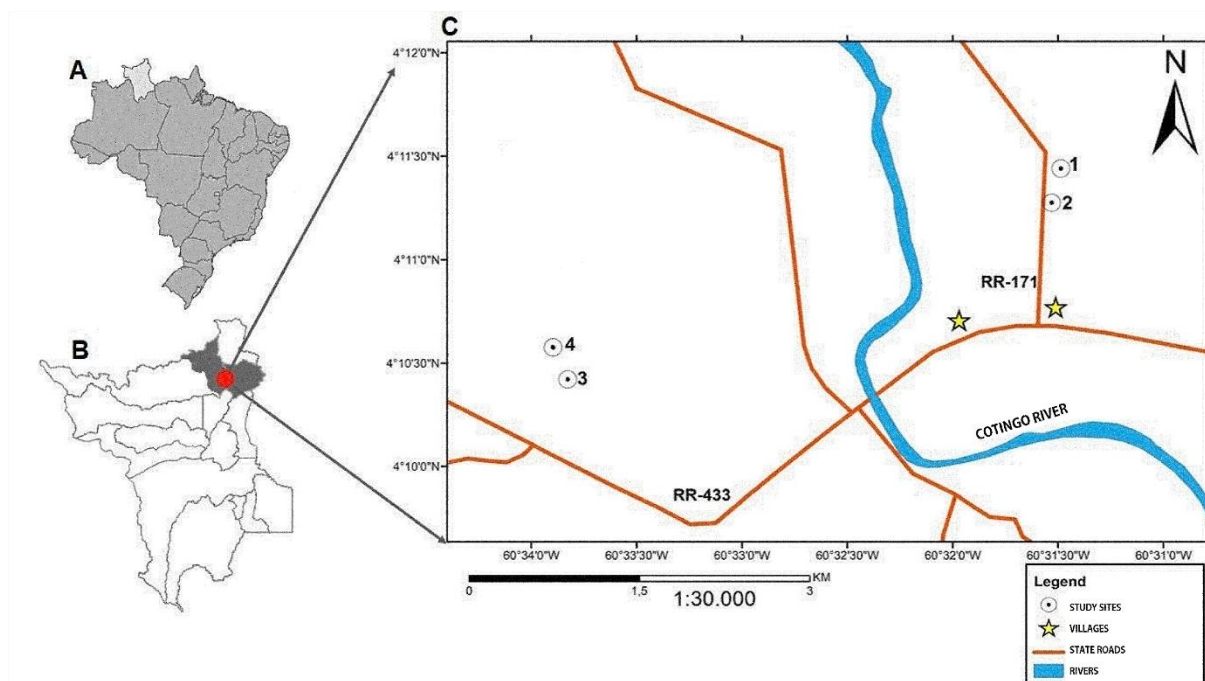


Figura 2. Mapa de localização da área de estudo com as principais classes de solo na Formação Surumu, entre os municípios de Normandia e Pacaraima, nordeste de Roraima. A) Brasil e Roraima; B) Roraima e a localização das planícies do Surumu em Pacaraima e Normandia; C) Localização dos sítios 1 a 4, próximos às rodovias RR 433 e RR 171 (Sistema de Coordenadas: WGS 1998 Web Mercator Auxiliary Sphere, Datum: WGS 1984).

3. Materiais e Métodos

3.1. Amostragem de Cupins e de Solo

Os cupins foram coletados entre setembro e outubro de 2017, utilizando um protocolo modificado de Avaliação Rápida de Biodiversidade (Jones e Eggleton, 2000). Transectos (100 × 2 m) foram estabelecidos em parcelas de 1 ha, divididas em 20 seções (5 × 2 m). Cada seção foi inspecionada quanto a microhabitats de gramíneas, cupins epígeos, ninhos e arbustos. Doze amostras de solo superficial (12 × 12 cm, 15 cm de profundidade) foram coletadas para exploração de cupins (Jones e Eggleton, 2000). Soldados, operários e espécimes férteis foram preservados em álcool a 70% (Constantino, 2016), com múltiplos indivíduos da mesma parcela armazenados como uma única amostra (Bignell et al., 2012).

3.2. Caracterização Morfológica do Solo

A planície da depressão do Surumu abriga Planossolos Nátricos, Argissolos, Plintossolos Argilúvicos, Gleissolos, Luvisolos e Neossolos Litólicos. Os Planossolos Nátricos, com horizontes Btn endurecidos, resultam de argilas dispersíveis, hidromorfismo e Na, levando a encharcamento e texturas argilosas; são endoeutróficos, com altos teores de Na e Mg, e apresentam estrutura colunar ou prismática (Schaefer et al., 1993).

Os sítios 1 e 2 contêm Plintossolos Háplicos distróficos, derivados de dacitos/riodacitos, com horizontes A erodidos e mosqueamento abaixo de 90 cm, classificados como Plintossolos Háplicos Tb distróficos no Sistema Brasileiro de Classificação de Solos e correspondendo a Plinthosols na WRB (Figura 3A) (EMBRAPA, 2025; IUSS Working Group WRB, 2022). Os sítios 3 e 4 abrigam Argissolos Amarelos distróficos, desenvolvidos a partir de saprólito pré-intemperizado, com horizontes A, E e Bt até 90 cm e perfis moderadamente profundos e drenados (Figura 3B) (EMBRAPA, 2025; IUSS Working Group WRB, 2022). Esses dois grupos de solo também representam diferentes posições e estágios evolutivos dentro da catena local. Os Plintossolos dos sítios 1 e 2 ocorrem em superfícies inferiores a intermediárias, imperfeitamente drenadas, onde a saturação sazonal e a formação de plintita restringem a drenagem vertical. Os Argissolos dos sítios 3 e 4 ocupam superfícies ligeiramente mais elevadas e mais bem drenadas, onde os processos de eluviação-iluviação, o desenvolvimento mais profundo do horizonte Bt e a erosão mais avançada de superfícies de montículos mais antigos são mais evidentes. Esse arranjo espacial fornece a base para interpretar a densidade e a morfologia dos montículos como respostas à posição hidropedológica ao longo da paisagem pediplanada.

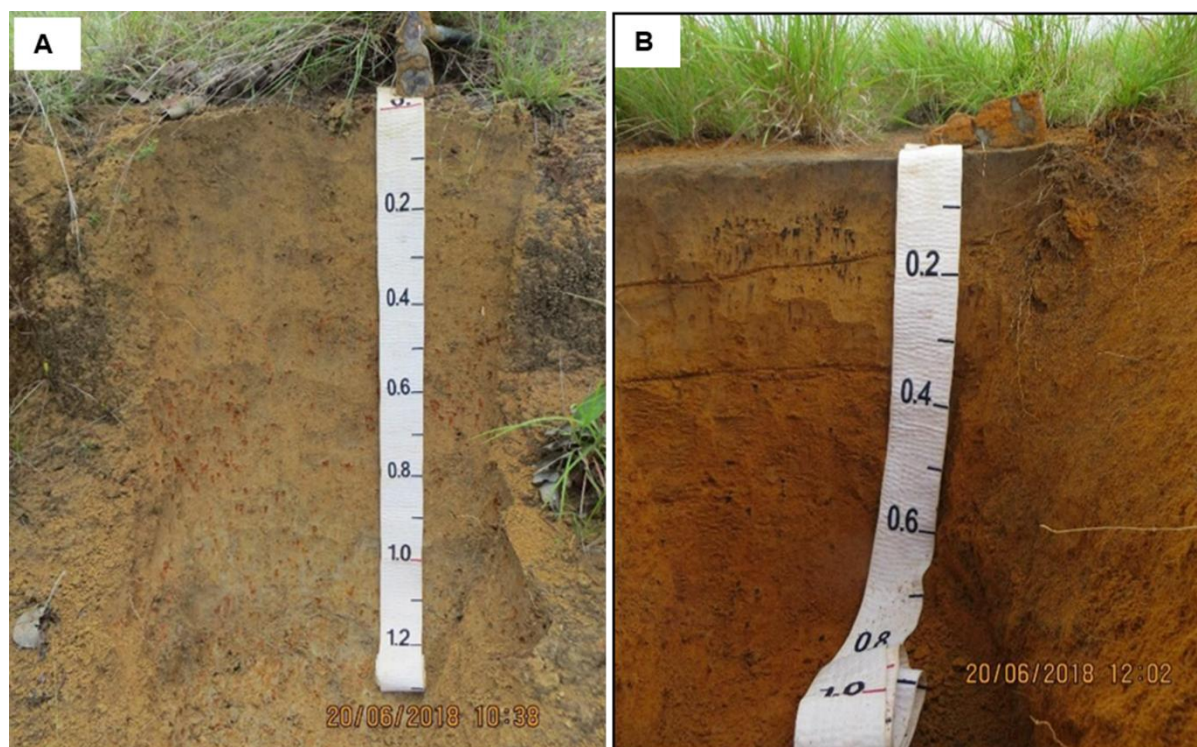


Figura 3. Perfis de solo nos sítios estudados. A) Plintossolos Háplicos distróficos nos sítios 1 e 2 (Plintossolo Háplico Tb distrófico no Sistema Brasileiro de Classificação de Solos); B) Argissolo Amarelo distrófico nos sítios 3 e 4 (Argissolo Amarelo no Sistema Brasileiro de Classificação de Solos).

3.3. Padrões de Nidificação dos Cupins e Avaliação da Diversidade

Os padrões de nidificação foram classificados como epígeos, hipógeos, arbóreos, intermediários ou difusos (Constantino, 1999; Ferreira et al., 2011a; Krishna et al., 2013). Os cupins foram agrupados em humívoros, xilófagos, ceifadores ou intermediários (Donovan et al., 2001; Rezende, 2012; Souza et al., 2012). Doze montículos ativos por sítio foram medidos (altura, circunferência; Vasconcellos et al., 2010). Amostras da base, do centro e do topo de cada montículo foram coletadas em triplicata (Sarcinelli et al., 2008). Solos-controle foram coletados a 0-10, 10-20 e 20-30 cm de profundidade, a 5 m dos montículos, também em triplicata (Seymour et al., 2014; Jouquet et al., 2016).

As análises de solo seguiram a EMBRAPA (2025), determinando pH, K, P, Na, Ca²⁺, Mg²⁺, Al³⁺, acidez potencial (H⁺ + Al³⁺), N total e matéria orgânica. A densidade e o volume dos montículos foram calculados de acordo com as fórmulas relatadas por Sarcinelli et al. (2009), comparados entre as classes de solo por meio de testes t pareados e relacionados aos atributos do solo por regressão linear (Jouquet et al., 2016).

A interpretação geomorfológica combinou descrições pedológicas de campo, morfometria dos montículos, densidade de montículos, interpretação de imagens de satélite e a posição relativa dos quatro sítios ao longo da toposequência Plintossolo-Argissolo. Como a campanha de campo original não incluiu levantamentos por GPS diferencial, valores detalhados de declividade derivados de MDE, ou distâncias entre montículos e canais de drenagem para cada montículo, a presente revisão utiliza interpretações geomorfológicas conservadoras, em nível de sítio, em vez de modelagem morfométrica em escala pontual. Para atender à necessidade de métricas zoogeomorfológicas quantitativas, o volume de montículos em pé (m³ ha⁻¹) foi convertido em estimativas de primeira ordem de retrabalhamento do solo, assumindo-se uma vida média do montículo de 30 anos, como já adotado na Tabela 5. O fluxo volumétrico anual foi estimado como $Q_v = V/L$, onde V é o volume de montículos em pé por hectare e L é a vida útil do montículo. As taxas de retrabalhamento em equivalente vertical foram então calculadas dividindo-se Q_v por 10.000 m² ha⁻¹ e convertendo o resultado para mm ka⁻¹. Essas estimativas não são taxas diretas de denudação; representam o volume potencial de material do subsolo devolvido à superfície pela construção dos montículos e devem ser interpretadas como índices comparativos mínimos de bioturbação por cupins (Bétard, 2021; Kristensen et al., 2015).

A dominância das espécies foi calculada para cada transecto e para a área total, com base em Silveira Neto et al. (1976), utilizando-se a seguinte fórmula:

$$\text{Dominância} = i / t \times 100 \quad (1)$$

i = número total de ninhos/espécie

t = total de ninhos

Uma dominância > 10% indica espécie Eudominante. As espécies Dominantes apresentaram valores entre 5 e 10%, e as Subdominantes entre 2 e 5%. As espécies Recessivas foram consideradas entre 1 e 2%. Por fim, um D < 1% foi classificado como espécie rara (Núñez et al., 2011).

Também calculamos o índice de diversidade de Shannon-Wiener (H') e o de Simpson (D) para os quatro transectos (Bignell et al., 2012).

3.4. Análises Estatísticas

Para comparar os atributos químicos e físicos, tratando os montículos de cupins, as amostras de solo superficial e as classes de solo como unidades amostrais, foi aplicada uma Análise de Componentes Principais (PCA). Essa análise teve como objetivo reduzir a dimensionalidade para uma representação mais compacta e ordenar as informações mais relevantes (Hongyu et al., 2016). Um teste F (ANOVA) para réplicas foi conduzido para o primeiro componente principal (PC1) e o segundo componente principal (PC2), utilizando o montículo como fator aleatório. Um pós-teste de Tukey foi ainda aplicado para testar diferenças entre as seções dos montículos e o solo adjacente.

Para as variáveis físicas e químicas que apresentaram diferenças significativas nos resultados da PCA, foi calculado um incremento relativo (IR), utilizando a fórmula:

$$RI = (\text{soil concentration}) / (\text{mound concentration} - \text{soil concentration}) \quad (2)$$

Após o cálculo do IR, foi aplicada uma regressão linear simples entre o IR e as variáveis químicas/físicas nas diferentes classes de solo, a fim de investigar a relação entre elas (Faria, 2012). Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa R 4.0.0 (R Development Core Team, 2020), adotando-se um nível de significância estatística de $P \leq 0,05$.

4. Resultados

4.1. Composição da Termitofauna

A investigação da termitofauna nos quatro transectos (66 amostras) revelou uma assembleia diversa, composta por 16 espécies e morfoespécies, distribuídas em 8 gêneros e duas famílias. A família Termitidae dominou, constituindo 94,12% da abundância total, e incluiu três subfamílias: Apicotermatinae (7 espécies), Nasutitermitinae (5 espécies) e Termitinae (3 espécies). A família Rhinotermitidae foi representada por uma única espécie (*Heterotermes* sp. A), correspondendo a 5,88% da abundância total (Tabela 1). *Anoplotermes* despontou como o gênero mais abundante, abrigando 5 espécies, com *Anoplotermes* sp. A, *Anoplotermes* sp. D e *Nasutitermes* sp. A classificadas como as espécies mais abundantes.

Tabela 1. Riqueza de cupins e índices de diversidade nos 4 transectos.

Espécie	Transecto 1	Transecto 2	Transecto 3	Transecto 4	Total de Registros
Família Rhinotermitidae					
<i>Heterotermes</i> sp.A	0	0	0	1	1
Família Termitidae					
Subfamília Apicitermitinae					
<i>Anoplotermes</i> spA	53	10	17	42	122
<i>Anoplotermes</i> spB	9	7	2	9	27
<i>Anoplotermes</i> spC	5	7	4	12	28
<i>Anoplotermes</i> spD	24	57	9	22	112
<i>Anoplotermes</i> spE	20	47	13	1	81
<i>Grigiotermes</i> spA	3	0	0	0	3
<i>Rupititermes franciscoi</i> (Snyder, 1946)	17	24	6	10	57
Subfamília Nasutitermitinae					
<i>Cortaritermes intermedius</i> (Banks, 1919)	25	13	18	9	65
<i>Nasutitermes</i> spA	25	17	54	34	130
<i>Nasutitermes</i> spB	5	4	9	8	26
<i>Nasutitermes</i> spC	1	0	1	2	4
<i>Velocitermes</i> spA	0	0	1	0	1
Subfamília Termitinae					
<i>Amitermes excellens</i> (Silvestre, 1923)	3	1	0	5	9
<i>Termes</i> spA	0	0	1	0	1
<i>Termes</i> spB	0	0	0	1	1
Sample (total)	190	187	135	156	668
Species (total)	12	11	12	13	-
Shannon div. ind. (H')	2.1	1.9	1.75	2.02	-
Simpson div. Ind. (D)	0.84	0.81	0.78	0.84	-

A curva de acumulação de espécies indicou esforço amostral suficiente para ambos os solos. Os transectos 1 e 2 (Plintossolo) mostraram tendência de estabilização em torno da seção 12, enquanto os transectos 3 e 4 (Argissolo) não apresentaram novos incrementos de espécies após a seção 23 (Figura 4). Essa estabilização contrasta com a expectativa de aumento contínuo da diversidade sugerida por Carrijo et al. (2009).

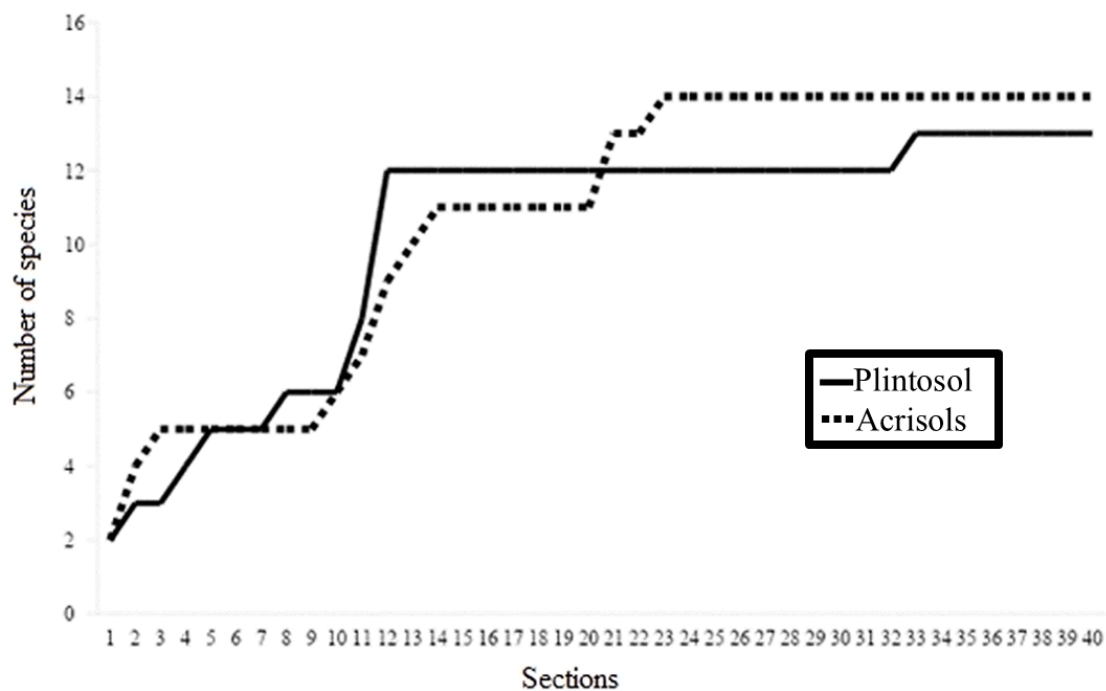


Figure 4. Curva de acumulação de espécies para as duas classes de solo amostradas nos quatro transectos.

Os padrões de ocorrência das espécies demonstraram que 56,24% das espécies foram comuns em todos os transectos, enquanto 43,75% foram raras, com menos de 4 amostras. As espécies dominantes constituíram 66,62% da abundância total, com duas espécies em 18,26%, três espécies como subdominantes (12,12%), uma como recessiva (1,35%) e seis como raras (1,80%) (Tabela 2). As espécies eudominantes também foram as mais abundantes.

Tabela 2. Dominância de cupins nos 4 transectos.

Espécies	Trans. 1 (%)	Trans. 2 (%)	Trans. 3 (%)	Trans. 4 (%)	% total	Dominância
Nasutitermes sp A	19.23	12.31	41.54	26.15	19.46	
Anoplotermes sp D	21.43	50.89	8.04	19.64	18.26	Eudominante
Anoplotermes sp E	24.69	58.02	16.05	1.23	16.77	(66.62%)
Anoplotermes sp A	43.44	8.20	13.93	34.43	12.13	
Cortaritermes intermedius	38.46	20	27.69	13.85	9.73	Dominante
Rupititermes franciscoi	29.82	42.11	10.53	17.54	8.53	(18.26%)
Anoplotermes sp C	17.86	25.00	14.29	42.86	4.19	Subdominante
Anoplotermes sp B	33.33	25.93	7.41	33.33	4.04	(12.12%)
Nasutitermes sp B	19.23	15.38	34.62	30.77	3.89	
Amitermes excellens	33.33	11.11	0	55.56	1.35	Recessivo (1.35%)
Nasutitermes sp C	25	0	25	50	0.60	
Grigiotermes sp A	100	0	0	0	0.45	Raro
Heteroterme sp A	0	0	0	100	0.15	(1.80%)
Termes sp A	0	100	0	0	0.15	

<i>Termes</i> sp B	0	0	100	0	0.15
<i>Velocitermes</i> sp A	0	0	100	0	0.15

Diversas espécies raras, incluindo *Grigiotermes* sp. A, *Heterotermes* sp. A, *Termes* sp. A, *Termes* sp. B e *Velocitermes* sp. A, foram registradas com poucos ou únicos encontros. Embora *Amitermes excellens* não esteja entre os táxons mais abundantes nas amostras dos transectos e tenha sido classificada como recessiva na análise de dominância, seus grandes montículos epígeos a tornam uma espécie desproporcionalmente importante para a estrutura da paisagem e para a pedobioturbação.

Não foram observadas diferenças significativas na composição da termitofauna entre as espécies eudominantes, dominantes e subdominantes entre os dois solos. Contudo, na categoria de espécies raras, o Plintossolo apresentou 3 espécies e o Argissolo apresentou 4 espécies, sendo *Nasutitermes* sp. C uma espécie comum a ambos. O Plintossolo exibiu maior abundância total de cupins, com 377 amostras (56,44%), em comparação ao Argissolo, com 291 amostras (43,56%).

4.2. Índices de Diversidade

The Shannon-Wiener diversity index (H') revealed greater diversity of epigeal termitofauna in transect 1 ($H' = 2.10$), followed by transects 4 ($H' = 2.02$), 2 ($H' = 1.90$), and 3 ($H' = 1.75$) (Table 1). The index's sensitivity to rare species indicated a higher percentage of rare species in transect 3, followed by transects 2, 4, and 1.

The Simpson index or species dominance (D) showcased greater diversity of epigeal termitofauna in transect 3 ($D = 0.78$), followed by transects 2 ($D = 0.81$), and equal values for transects 1 and 4 ($D = 0.84$). The index captured abundance variation, emphasizing the stabilization of sampling across the four transects, with less weight assigned to rare species.

4.3. Padrões de Nidificação

O padrão de nidificação na área de estudo revelou seis espécies construindo ninhos difusos no solo (40%), seis espécies construindo ninhos hipógeos (40%) e três espécies construindo ninhos epígeos (20%). Ninhos arbóreos estiveram ausentes nos transectos, e *Grigiotermes* sp. A foi identificada como inquilina de montículos de *A. excellens*. *A. excellens*, *Cortaritermes intermedius* e *Nasutitermes* sp. A foram as principais espécies construtoras de ninhos epígeos, caracterizados por montículos pequenos (15 a 25 cm), de coloração acinzentada (Figura 5C e D; Material Suplementar 1).

Os montículos de *A. excellens* desempenharam papel significativo na remodelação da área de estudo, atingindo alturas de até 4 m no ambiente de savana. Os montículos cônicos ou em complexa forma de catedral, de consistência rígida e coloração acinzentada, exibiram plasticidade fenotípica de acordo com as condições ambientais. A arquitetura, particularmente a forma cônica dos ninhos de *A. excellens*, atua como estratégia contra a erosão natural causada pelo vento e pela chuva (Figura 5A). A espécie também exibe plasticidade fenotípica, favorecendo a construção de ninhos epígeos em savanas abertas, em contraste com ambientes florestais (Figura 5B).

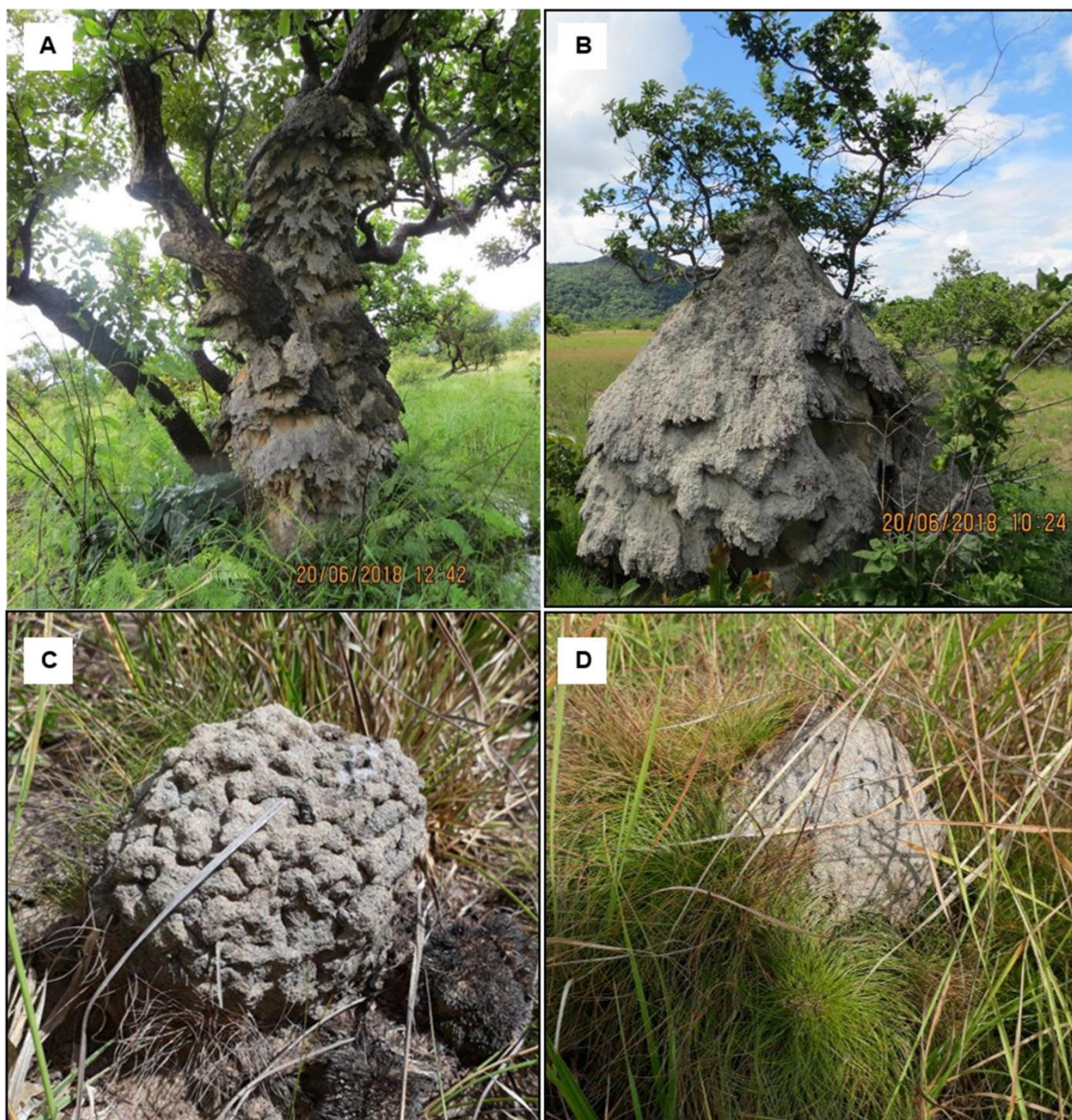


Figure 5. A) Ninhos arbóreos de *Amitermes excellens* em uma árvore de Caimbé sobre um Planossolo Nátrico; B) ninho epígeo de *Amitermes excellens* em um Plintossolo Háplico, com arbustos e árvores no topo do montículo; C) ninho epígeo de *Cortaritermes intermedius*; D) ninho epígeo de *Nasutitermes* sp. A.

4.4. Hábitos Alimentares

Os cupins exibiram quatro grupos tróficos, sendo os humívoros os mais comuns (6 espécies ou 37,5% do total), seguidos pelos xilófagos (5 espécies, 31,25%), intermediários (3 espécies, 18,75%) e ceifadores (2 espécies, 12,5%) (Tabela 1). A construção de ninhos esteve intimamente relacionada aos grupos tróficos, com montículos epígeos predominantemente construídos por espécies xilófagas ou intermediárias (Bourguignon et al., 2015).

4.5. Atributos do Solo

A Análise de Componentes Principais (PCA) elucidou 70% da variação com base em 22 variáveis físico-químicas nos dois primeiros componentes. O PC1, explicando 59,93% da variação, indicou fortes correlações positivas para P, K, N, Na, Ca²⁺, Mg²⁺, H+Al, SB, t, T, V, ISNa, MO e Prem. Correlações negativas foram observadas para pH, Al³⁺, m, areia grossa, areia fina e densidade do solo. O PC2 captou variação em atributos físicos, como areia grossa, areia fina, silte e argila (Tabela 3).

Tabela 3. Valores de score para as variáveis físico-químicas nos montículos e solos no PC1 e PC2.

Variáveis	Score Values		Variáveis	Score Values	
	PC1	PC2		PC1	PC2
pH	-0.08366571	0.07236063	T	0.26646913	-0.08026420
P	0.23414359	-0.01999062	V	0.23037824	0.29726071
K	0.26025751	0.04036531	M	-0.23734417	-0.21513837
N	0.24163206	-0.10197946	ISNa	0.21876624	0.10444109
Na	0.20577679	0.10589565	MO	0.24419871	-0.15818571
Ca²⁺	0.24882411	0.11463004	Prem	0.24419871	0.06743143
Mg²⁺	0.24684616	0.12059319	Coarse sand	-0.04170014	0.06658522
Al³⁺	-0.1583479	-0.37872683	Fine sand	-0.12225967	0.42035965
H+Al	0.23026678	-0.22302914	Silt	0.16996493	-0.35713302
SB	0.25988257	0.10586790	Clay	0.06513837	-0.42370177
T	0.24781022	0.03497137	Density	-0.23193359	0.26088314

Os resultados do pós-teste de Tukey não mostraram diferenças significativas nas variáveis físico-químicas entre as seções dos cupinzeiros nos eixos 1 e 2 da PCA. Contudo, diferenças foram observadas entre os montículos e os solos adjacentes. A representação gráfica do segundo eixo revelou maior variação física entre as classes de solo, que também afetou as amostras de montículos. As paredes dos montículos exibiram maiores concentrações de nutrientes, conforme discutido a seguir (Figura 6).

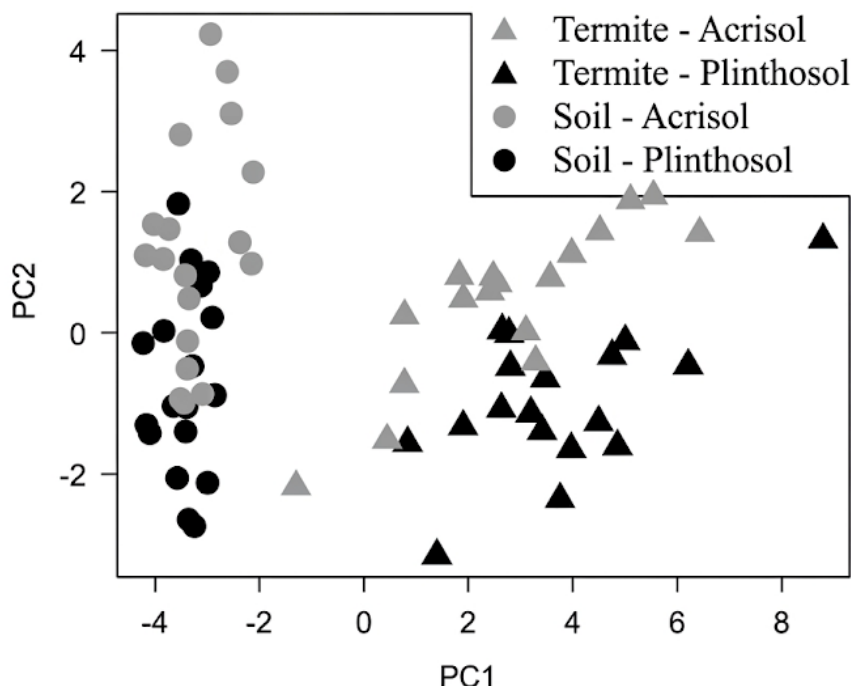


Figura 6. Ordenação da PCA de atributos físicos e químicos em cupinzeiros e solos adjacentes, de acordo com a classe de solo. Triângulos representam amostras de cupinzeiros e círculos representam amostras de solo adjacente; símbolos cinza representam Argissolos e símbolos pretos representam Plintossolos.

As concentrações de nutrientes nos cupinzeiros em todas as seções (topo, meio e base) foram muito superiores às dos solos-controle, sem diferenças significativas entre as três seções geomórficas (Figura 7). Contudo, foi observada diferença significativa no PC1 entre as seções dos montículos e as três profundidades dos solos-controle. Valores de escore mais altos indicaram maiores diferenças entre montículo e solo. Os escores até a primeira metade representaram os teores do solo (1-3), enquanto a segunda metade ilustrou os teores do montículo (4-6).

Pedogeneticamente, a incorporação seletiva de partículas finas no material do montículo relaciona a bioturbação com a argiluviação e o desenvolvimento de horizontes subsuperficiais. Ao transportar material rico em argila e enriquecido em bases para a superfície, os cupins revertem parcialmente a redistribuição descendente das frações finas, expondo materiais do subsolo à ciclagem biológica e à erosão superficial. Nos Plintossolos, esse transporte ascendente interage com a dinâmica redox sazonal e a drenagem impedida; nos Argissolos, interage com a eluviação-iluviação e o desenvolvimento progressivo dos horizontes Bt. Assim, a atividade dos cupins contribui para um mosaico pedogeomorfológico lateral, no qual a horizontalização do solo, o microrrelevo, as ilhas de fertilidade e a suscetibilidade erosiva são co-produzidos ao longo de repetidos ciclos de construção dos montículos.

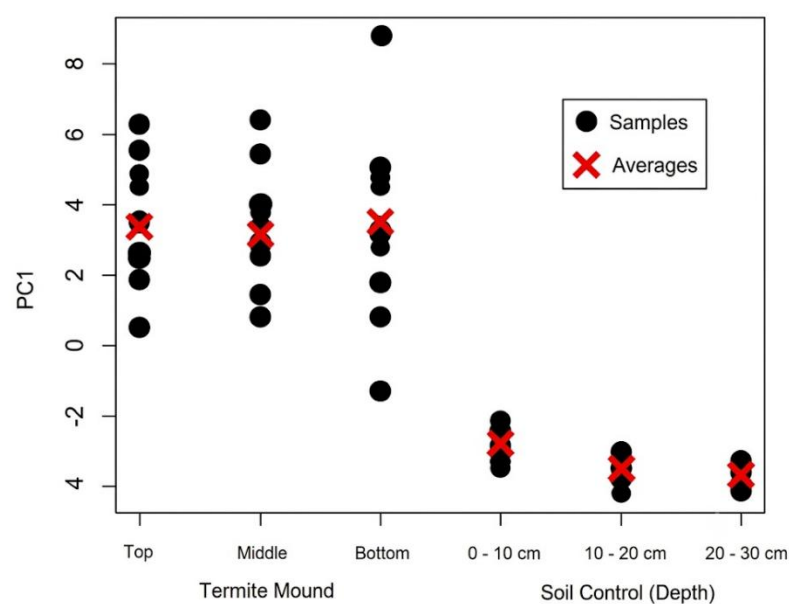


Figura 7. Resultado dos escores do primeiro eixo da PCA para as variáveis físico-químicas em função das diferentes.

4.6. Análise de Regressão Linear entre Atributos do Solo

Embora Mg^{2+} , P, pH e Al^{3+} tenham apresentado maiores teores nos cupinzeiros, não foram observadas regressões lineares significativas entre o Incremento Relativo (IR) e os teores no solo. No entanto, a regressão linear simples para o IR do teor do montículo em relação aos teores do solo foi significativa para potássio ($R^2 = 76\%$, $P < 0,001$), cálcio ($R^2 = 78\%$, $P < 0,001$) e nitrogênio total ($R^2 = 48\%$, $P < 0,001$). Esses resultados indicaram que maiores valores de IR corresponderam a menor concentração no solo-controle, indicando forte correlação negativa. O enriquecimento dos cupinzeiros por cátions (Ca^{2+} e Mg^{2+}) resultou em maiores valores de soma de bases ($R^2 = 53\%$, $P < 0,001$). A regressão linear para o IR da capacidade de troca catiônica efetiva ($R^2 = 26\%$, $P < 0,001$) apresentou valor baixo, porém significativo. A regressão linear do IR da matéria orgânica ($R^2 = 44\%$, $P < 0,001$) apresentou correlações negativas, ainda que com valor de R^2 baixo (Figura 8).

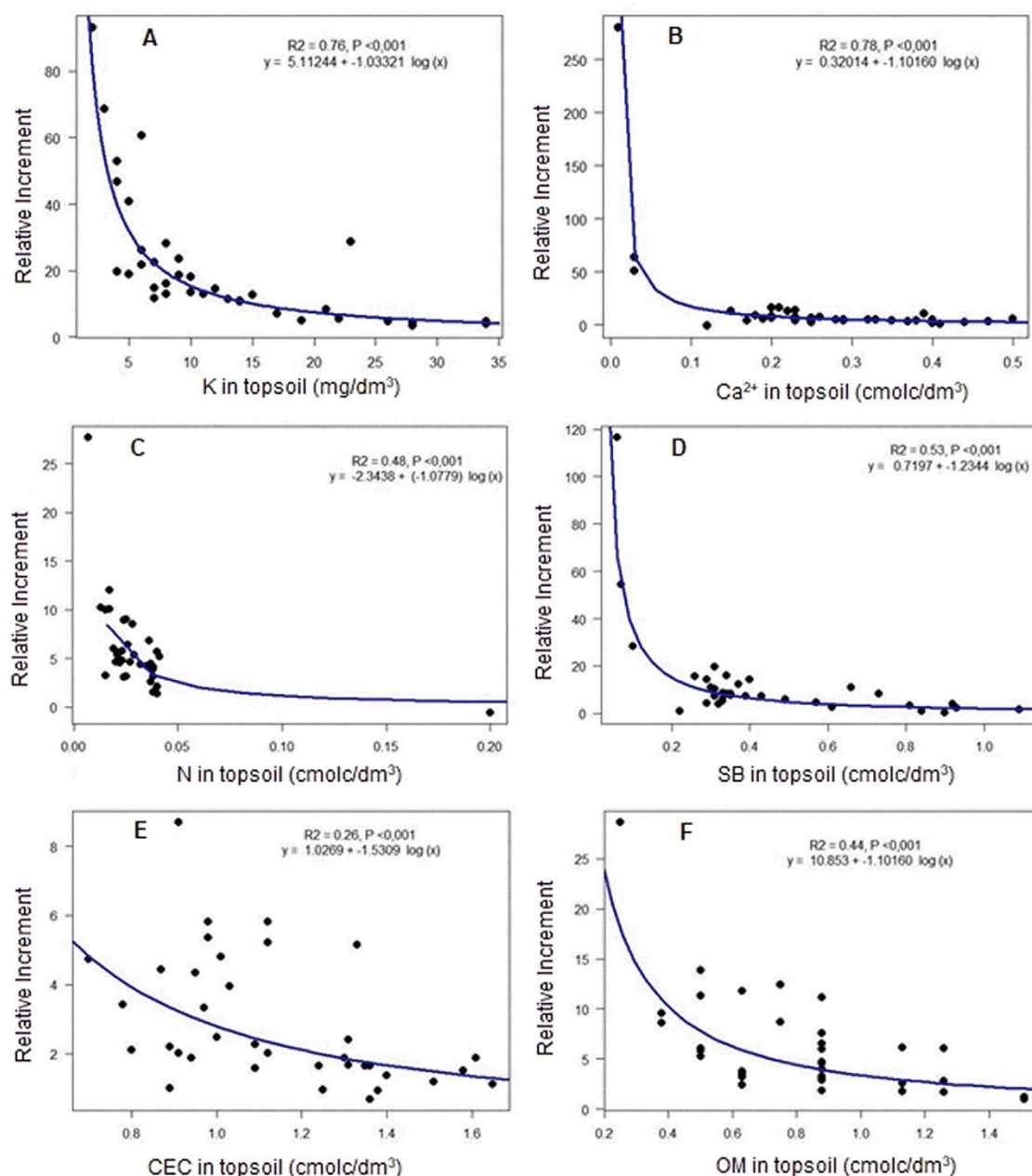


Figura 8. Regressão linear simples entre o IR (%) de atributos químicos nos montículos e solos. A) K; B) Ca; C) N; D) soma de bases; E) CTC; F) matéria orgânica.

Ao contrário dos achados de Sarcinelli et al. (2009) e Faria (2012), que estudaram solos com maior distrofia e diferentes fitofisionomias, não encontramos concentração significativa de alguns nutrientes (P, K, Ca²⁺ e Mg²⁺) e de matéria orgânica pelos cupins epígeos, quando comparados aos solos adjacentes. Essa discrepância evidencia a influência de condições ambientais e pedológicas específicas sobre as modificações do solo mediadas por cupins.

Além disso, as regressões entre os teores de argila e silte e o incremento relativo, para ambos os solos, indicaram que as seções basais dos montículos apresentaram tendência decrescente com maiores teores de silte e argila, enquanto os topos dos montículos mostraram o padrão oposto (Figura 9).

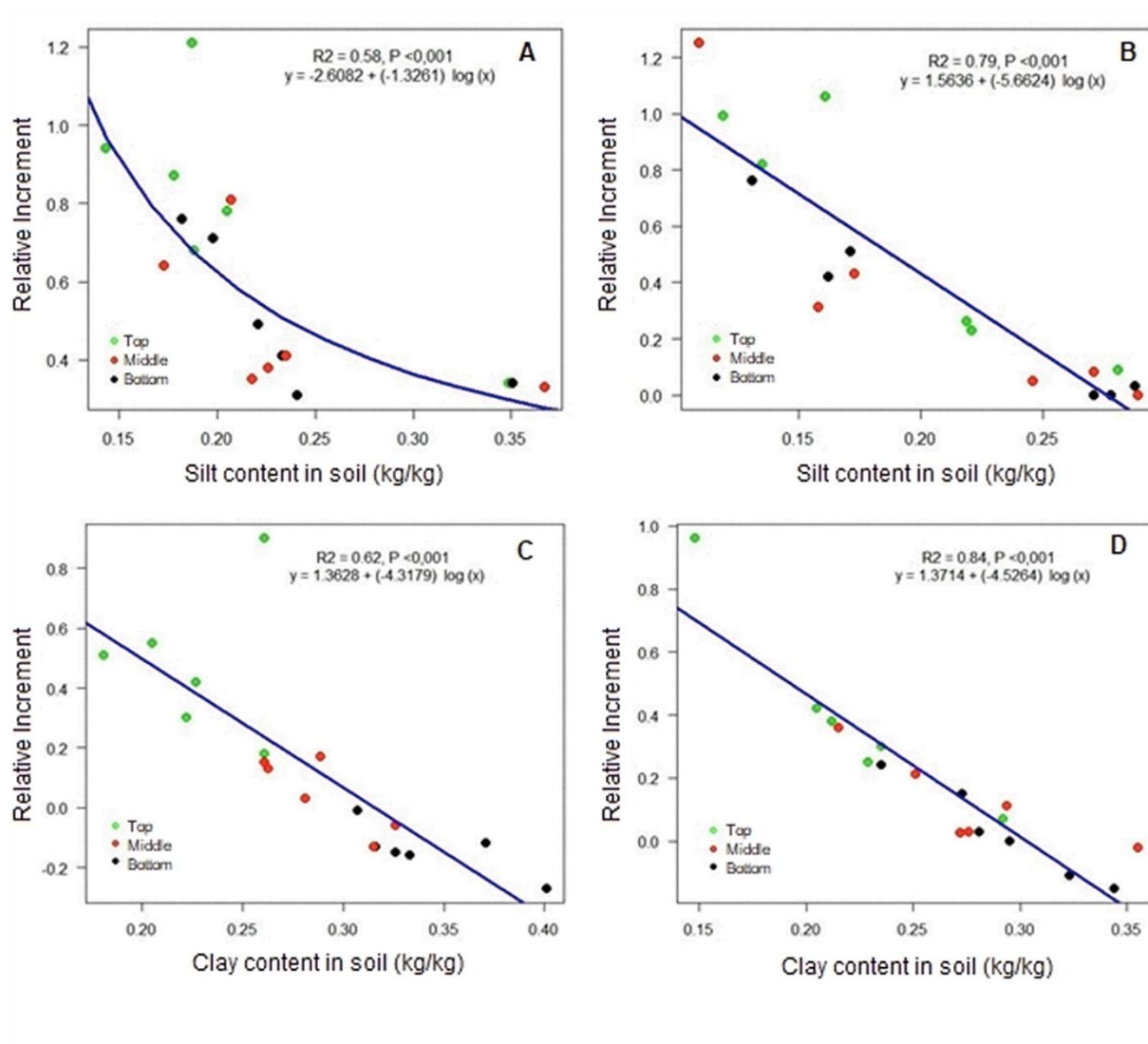


Figura 9. Regressão linear simples entre o IR (%) de atributos físicos nos montículos e solos. A) Teores de silte no Plintossolo; B) teores de silte no Argissolo; C) teores de argila no Plintossolo; D) teores de argila no Argissolo.

4.7. Atributos Pedológicos e Densidade de Termiteiros

Os solos dominantes na região estudada incluíram Planossolo Nátrico, Plintossolo Háplico, Argissolos Amarelos e Latossolos Amarelos, com outras inclusões (Figura 10). O procedimento amostral revelou de forma nítida paisagens com abundantes cupinzeiros, apresentando densidade variável de montículos de *A. excellens* (Tabela 5). No Plintossolo Háplico mal drenado, a densidade média de montículos foi de 40 montículos ha^{-1} , enquanto no Argissolo foi de 13,5 montículos ha^{-1} , indicando diferenças significativas na densidade de montículos entre os dois tipos de solo, com diferentes condições de drenagem ($t = -23,702$; $P < 0,001$).

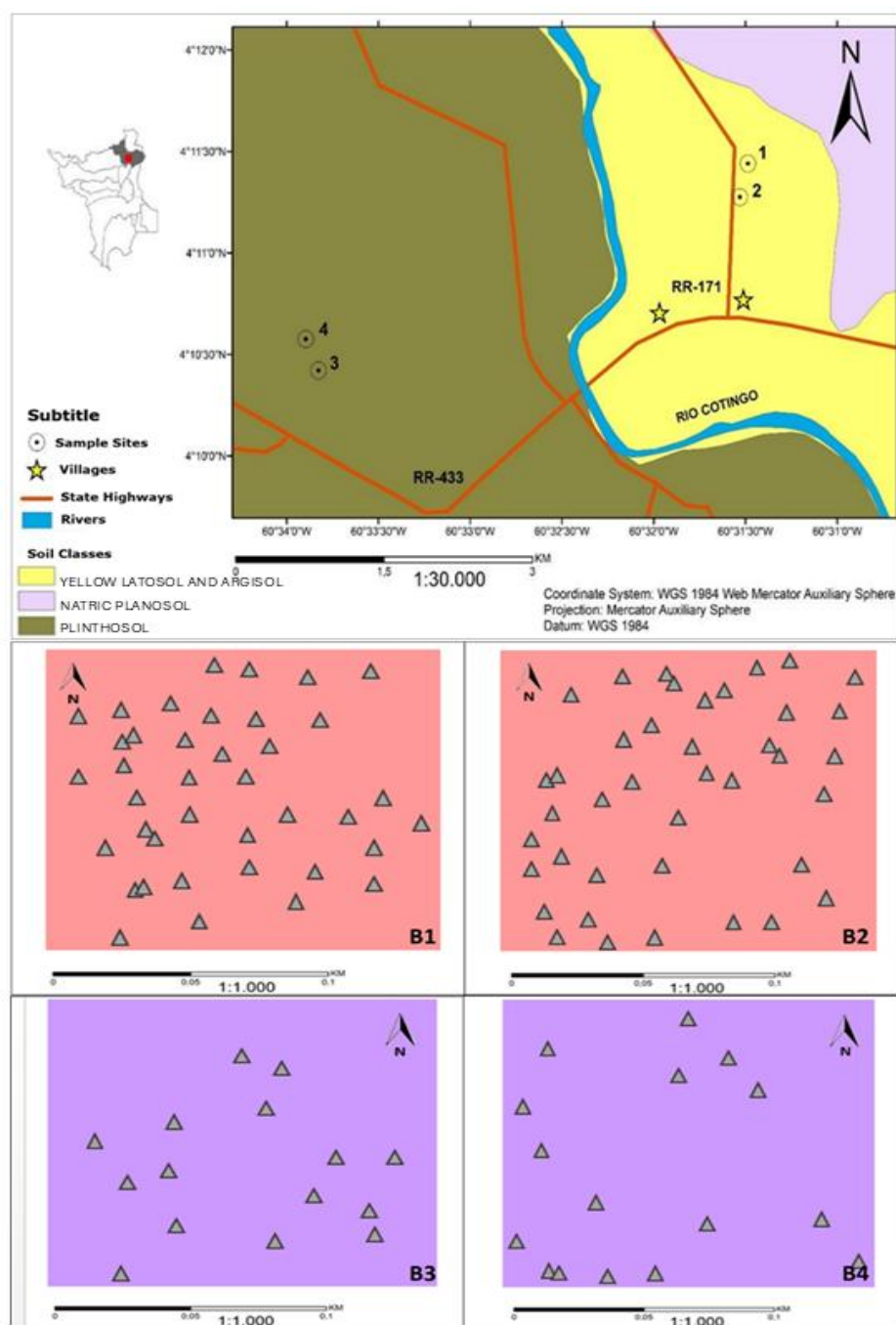


Figure 10. Principais solos das áreas estudadas; B.1 e B.2 - Distribuição de montículos no Plintossolo Háplico nos sítios 1 e 2, respectivamente; B.3 e B.4 - Distribuição de montículos nos Argissolos Vermelho-Amarelos nos sítios 3 e 4, respectivamente.

Table 5. Estimativas de densidade e volume de montículos para os diferentes solos.

Solo	Densidade (ha ⁻¹)	Volume (m ³ ha ⁻¹)	Volume médio de solo (m ³ ha ⁻¹) ^{1/}	Camada de solo (cm) ^{2/}
Plintossolo (Site 1)	39	12	0.31	15.61
Plintossolo (Site 2)	41	16.5	0.40	22.56
Médias (Sites 1 and 2)	40	14.25	0.35	18.89
Argissolo (Site 3)	13	28.3	2.17	12.25
Argissolo (Site 4)	14	22.9	1.63	10.68
Médias (Sites 3 and 4)	13.5	25.6	1.89	11.46

^{1/} Volume médio de solo do cupinzeiro, estimado pelo volume dividido pela densidade; ^{2/} camada de solo que retorna à superfície em um período de 10.000 anos, considerando vida média de 30 anos para os cupinzeiros.

Na superfície de terreno intermediária, 1,5-2,0 m acima da planície inferior, observou-se a maior densidade de montículos, representando a maior atividade de pedobioturbação em Plintossolo sem sodicidade. A superfície plana mais elevada, com melhor drenagem, apresentou Argissolos com montículos decaídos e menos frequentes, acompanhados de maior erosão e redistribuição do material dos montículos (Figura 11), bem como maior sucessão vegetal sobre os montículos.

Esse contraste indica dois padrões geomórficos complementares. Nos Plintossolos, a maior densidade de montículos menores sugere o estabelecimento mais frequente de colônias em superfícies sazonalmente úmidas e relativamente estáveis, onde a construção epígea pode ajudar as colônias a escapar do encharcamento. Nos Argissolos, a menor densidade, porém maior altura e volume dos montículos, sugere maior persistência das estruturas individuais, erosão mais avançada nos flancos dos montículos e maior sucessão vegetal sobre formas de relevo biogênicas mais antigas. Assim, a drenagem e a posição relativa na catena parecem regular não apenas onde os montículos são construídos, mas também seu ciclo de vida, sua exposição erosiva e sua contribuição para a rugosidade microtopográfica.

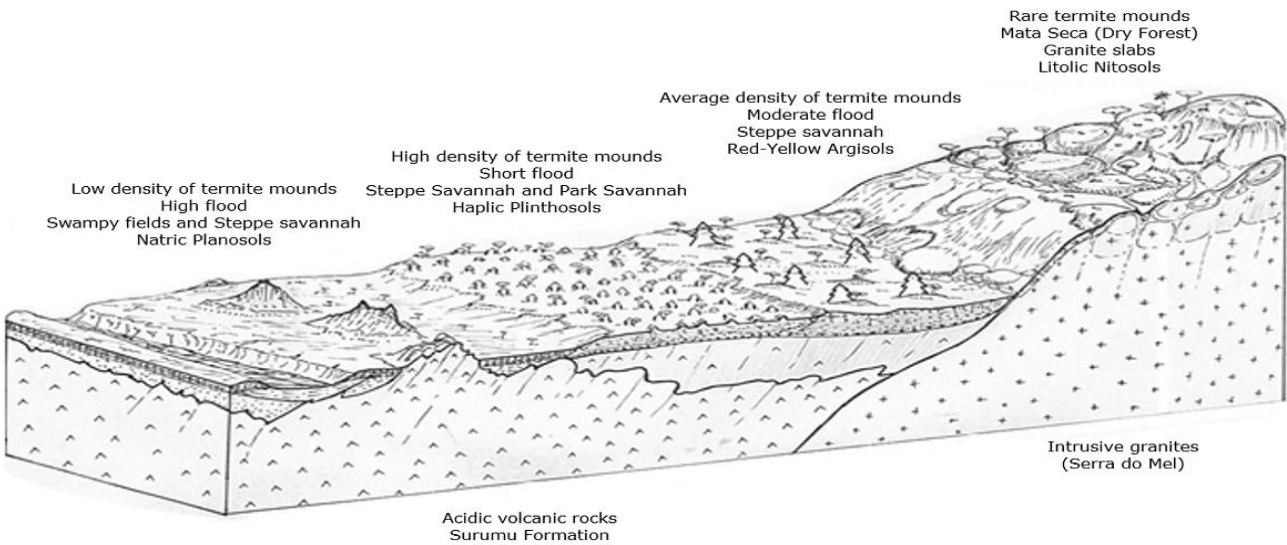


Figura 11. Diagrama esquemático ilustrando os montículos de *A. excellens* na área estudada, NE de Roraima. Trata-se de uma ilustração conceitual baseada em observações de campo e não representa um perfil topográfico real ou indicadores de erosão derivados de MDE. Desenho de C. Schaefer.

A altura dos cupinzeiros de *A. excellens* diferiu significativamente entre as classes de solo, com altura média de 2,08 m nos Argissolos e 1,57 m nos Plintossolos ($t = 5,0822$, $P < 0,001$). O volume médio dos montículos nos Argissolos foi de 25,48 m³ ha⁻¹, enquanto nos Plintossolos foi de 14,31 m³ ha⁻¹ ($t = 6,6005$, $df = 105$, $P < 0,001$), conforme representado na Figura 12. Isso está provavelmente relacionado a cupinzeiros mais jovens nos Plintossolos e a maior maturidade e redistribuição erosiva com o avanço da idade dos montículos nos Argissolos. A planície aluvial recente possui pouquíssimos cupinzeiros, de menor tamanho e sujeitos a extensa inundação e erosão.

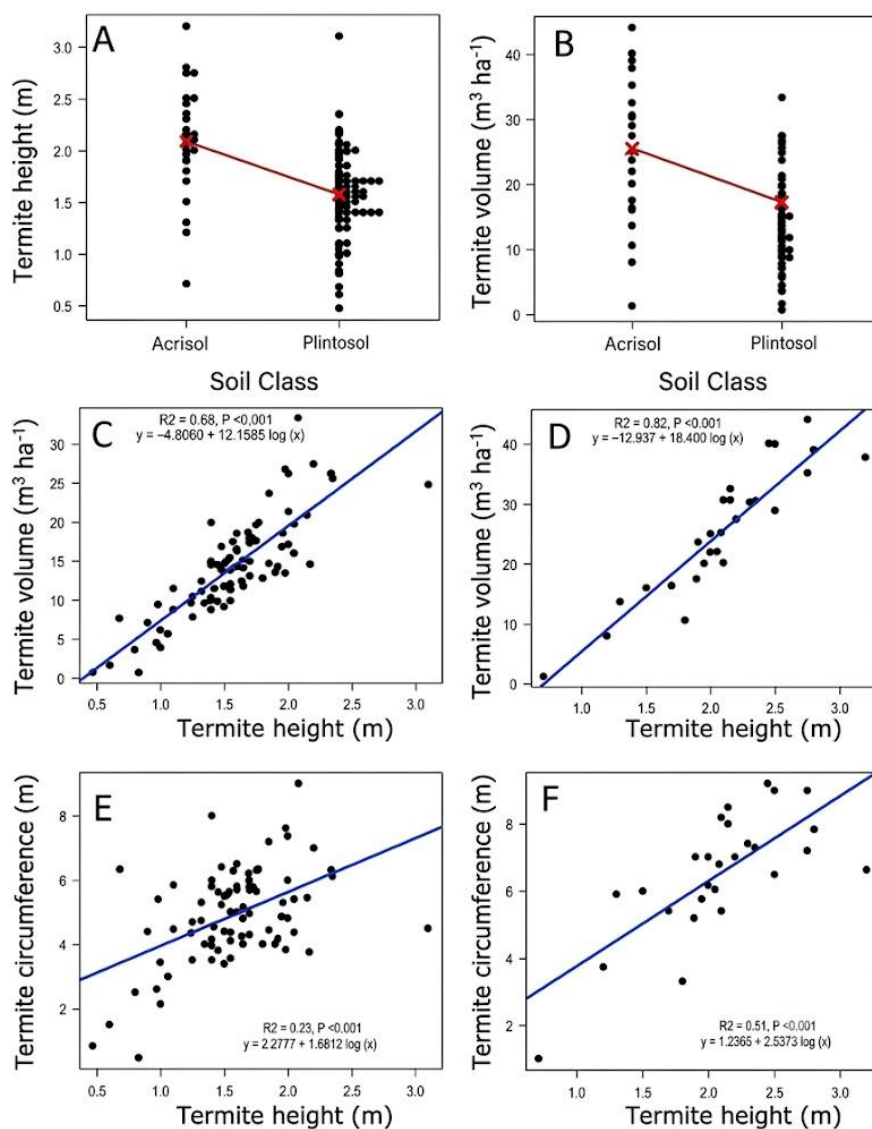


Figura 12. Médias e representações gráficas: A) altura dos montículos nos solos estudados; B) volume dos montículos nos solos estudados; C e D) regressão linear simples entre volume e altura do montículo no Plintossolo Háplico e no Argissolo Amarelo, respectivamente; E e F) regressão linear simples entre circunferência e altura do montículo no Plintossolo Háplico e no Argissolo Amarelo, respectivamente.

Utilizando a abordagem de volume em pé, o volume médio de montículos registrado para os Plintossolos (14,25 m³ ha⁻¹) corresponde a um fluxo estimado de retrabalhamento do solo de 0,48 m³ ha⁻¹ ano⁻¹, equivalente a 47,5 mm ka⁻¹ quando expresso como camada vertical sobre um hectare. Para os Argissolos, o maior volume médio em pé (25,6 m³ ha⁻¹) corresponde a 0,85 m³ ha⁻¹ ano⁻¹, ou 85,3 mm ka⁻¹. Esses valores são índices de bioturbação de primeira ordem, derivados do volume de montículos em pé e de uma vida média assumida para o montículo, e não taxas de transporte ou denudação diretamente observadas. Eles mostram que os Plintossolos

concentram mais eventos de construção de montículos por unidade de área, enquanto os Argissolos armazenam e reciclam mais material de montículo em estruturas menos numerosas, maiores e aparentemente mais antigas.

Os valores conservadores de camada de solo já apresentados na Tabela 5, 18,89 cm para Plintossolos e 11,46 cm para Argissolos ao longo de 10.000 anos, correspondem a 18,9 e 11,5 mm ka⁻¹, respectivamente, e evidenciam a sensibilidade das estimativas de longo prazo às premissas sobre vida útil do montículo, abandono, erosão e reocupação.

Montículos cônicos semelhantes foram relatados por Funch (2014) em Argissolos distróficos de Syntermes dirus, na Bahia, caracterizados por grandes estruturas biogênicas (9 metros de diâmetro na base e 2 a 4 metros de altura), com volumes médios de 24 m³ ha⁻¹. Ambas as áreas de alta densidade de montículos estão situadas em uma zona semiárida de transição, exibindo condições ambientais convergentes com a Depressão do Surumu, em termos de vegetação e clima.

5. Discussão

De modo geral, os índices de Shannon-Wiener (H') e de Simpson (D) exibem notável semelhança entre os quatro transectos e os dois tipos de solo, sugerindo variações mínimas na diversidade de cupins entre os solos. Contrariamente ao esperado, as diferenças de diversidade são mais pronunciadas quando se comparam fitofisionomias, paisagens ou áreas com diferentes graus de degradação e preservação.

A presença pouco frequente da família Rhinotermitidae está de acordo com o esperado, devido à sua natureza predominantemente subterrânea. Por outro lado, a maior ocorrência da família Termitidae é consistente com seu status de família de cupins mais diversa no Brasil, amplamente distribuída em regiões tropicais e subtropicais (Constantino, 1999; Bourguignon et al., 2011; Rezende, 2012; Azevedo et al., 2013). A esquiva família Kalotermitidae, com ninhos ocultos em madeira seca e dura, mostra-se de difícil detecção no solo, evidenciando a necessidade de investigações mais abrangentes (Constantino e Cancellato, 1992; Donovan et al., 2001; Viana-Júnior et al., 2014).

Este estudo sobre a termitofauna epígea nas savanas secas de Roraima é pioneiro. Constantino e Cancellato (1992) já apontavam, com razão, que a compreensão precisa dos padrões de biodiversidade amazônica requer investigações minuciosas sobre as preferências de hábitat e os fatores que determinam as comunidades de cupins. A área de estudo está inserida na maior extensão isolada de savanas amazônicas, uma área sub-representada em estudos sobre cupins em comparação ao bioma de savana central do Brasil, mais explorado.

Por exemplo, em pastagens de Cerrado, Cunha e Orlando (2011) identificaram 17 gêneros, com 19 espécies de Kalotermitidae, Rhinotermitidae e Termitidae. De modo semelhante, Carrijo et al. (2009) relataram 21 e 17 espécies de cupins em Cerrado nativo e em áreas de pastagem convertidas, respectivamente, com um conjunto compartilhado de nove espécies. Na Caatinga de Pernambuco, Vasconcellos et al. (2010) identificaram 26 espécies de cupins em áreas sob conservação. A riqueza registrada em nosso estudo está de acordo com os achados de Viana-Júnior et al. (2014), que enfatizam a influência da profundidade do solo, do clima e da vegetação sobre a diversidade de cupins (Arveti et al., 2012; Cunha et al., 2006; Dambros et al., 2012; Araújo et al., 2015; Couto et al., 2015).

De uma perspectiva geomorfológica, *A. excellens* funciona como um engenheiro zoogeomórfico, cuja atividade converte material disperso do subsolo em formas de relevo persistentes, de escala métrica. Embora a espécie tenha sido recessiva nos dados de abundância faunística, sua dominância geomórfica resulta do tamanho, do volume e da durabilidade de suas construções. Essa discrepância entre abundância ecológica e efeito geomórfico é importante, pois a espécie que mais modifica o relevo, o armazenamento de sedimentos e a hidrologia superficial não é necessariamente a espécie mais frequente nos transectos de biodiversidade.

O nordeste de Roraima apresenta clima de transição, contribuindo para habitats singulares para diversos cupins. A interação entre clima e vegetação de savana molda os habitats dos cupins, especialmente para *A. excellens*, que constrói ninhos epígeos devido à escassez de árvores. A baixa produtividade primária nas savanas abertas influencia a riqueza, a densidade e a composição de cupins, na qual os atributos do solo desempenham papel crucial (Alves et al., 2011; Viana-Júnior et al., 2014). Os atributos químicos, particularmente em solos quimicamente pobres, influenciam as espécies de cupins, sendo que as mais exigentes requerem nichos específicos (Araújo et al., 2015; Bourguignon et al., 2015; Silva et al., 2015).

Embora *A. excellens* não tenha sido o táxon numericamente dominante na assembleia de cupins amostrada, seus grandes montículos epígeos conferem influência desproporcional sobre a pedogeomorfologia local. Ao ocupar

espaço, modificar a estrutura do solo e criar feições biogênicas duradouras, essa espécie pode afetar a distribuição de recursos e a disponibilidade de microhabitats para outros cupins e organismos associados (Davies et al., 2014; Araújo et al., 2015).

Grandes ninhos de *A. excellens* estão associados a espécies arbóreas específicas na savana seca. Esses ninhos, documentados como estruturas de engenharia de ecossistemas, sustentam uma ampla gama de organismos, incluindo musgos e líquens em montículos mais antigos (Bonachela et al., 2015; Gosling et al., 2012; Davies et al., 2014). Embora estudos anteriores tenham observado diversos inquilinos em grandes ninhos de cupins, as limitações de nossa amostragem sugerem a possibilidade de mais organismos cohabitantes em ninhos abandonados ou ativos (Junqueira et al., 2015). Isso inclui formigas, dois escorpiões e uma cascavel (*Crotalus durissus ruraima*), reforçando o papel dos cupinzeiros como habitats para diversas espécies de vertebrados e invertebrados (Moreira et al., 2009; Leitner et al., 2020). A sucessão vegetal sobre os montículos é fortemente influenciada pela idade dessas estruturas biogênicas: campos de murundus mais elevados em áreas bem drenadas apresentam maior diversidade vegetal.

A dominância de cupins humívoros nas savanas de Roraima está de acordo com achados de outros habitats abertos no Brasil, influenciando a distribuição dos cupins com base em gradientes de humificação (Cunha et al., 2006; Carrijo et al., 2009; Oliveira et al., 2013). Os cupins de hábito edáfico exibem preferências relacionadas à composição química do solo, com os Apicotermittinae mostrando padrões variados de forrageamento independentemente dos atributos do solo, enquanto algumas espécies selecionam substratos específicos, como solos ricos em matéria orgânica (Bourguignon et al., 2015).

Em ambientes de baixa densidade de vegetação, como as savanas de Roraima, a abundância de cupins xilófagos e sua representação limitada refletem a disponibilidade de madeira para alimentação (Viana-Júnior et al., 2014). Isso contrasta com ambientes de floresta densa, onde os cupins xilófagos são mais diversos (Oliveira et al., 2013). A escassez de cupins humívoros na área de estudo é atribuída à baixa disponibilidade de matéria orgânica, reforçando a prevalência desse grupo em regiões florestadas (Souza et al., 2012; Azevedo et al., 2013).

Embora a maioria das espécies de cupins nas savanas estudadas apresente ampla distribuição, *A. excellens* epígeo é endêmico da região amazônica. Sua alta densidade nas savanas amazônicas o torna um componente ecológico crucial (Constantino, 1999). Outras espécies exclusivas de ambientes abertos incluem *Cortaritermes intermedius*, *Grigiotermes* sp. e *Velocitermes* sp., com restrições regionais no Brasil (Constantino, 1999). Apesar dos avanços nos estudos da termitofauna neotropical, há necessidade persistente de pesquisas mais abrangentes para aprimorar nossa compreensão da diversidade de cupins (Carrijo et al., 2015; Chouvenec et al., 2016). A relevância de nossos resultados reforça a necessidade de novas investigações na região ecotonal Caatinga/Savana/Floresta do nordeste de Roraima. Esse mosaico de solos e vegetação oferece uma oportunidade singular para desvendar processos biológicos e evolutivos em uma das regiões mais secas da Amazônia brasileira.

As concentrações de nutrientes nos cupinzeiros em todas as seções (topo, meio e base) foram muito superiores às dos solos-controle, sem diferenças significativas entre as três seções geomórficas (Figura 7). Contudo, foi observada diferença significativa no PC1 entre as seções dos montículos e as três profundidades dos solos-controle. Valores de escore mais altos indicaram maiores diferenças entre montículo e solo. Os escores até a primeira metade representaram os teores do solo (1-3), enquanto a segunda metade ilustrou os teores do montículo (4-6).

Assim como em outros estudos brasileiros, os montículos de *A. excellens* contêm mais C orgânico e N do que os solos adjacentes (Sarcinelli et al., 2009; Rückamp et al., 2012). Sua capacidade de armazenamento de carbono evidencia seu papel nos ciclos das savanas (Alves et al., 2011; Bezerra-Gusmão et al., 2011). Diferentes espécies de cupins selecionam materiais do solo para a construção dos ninhos, afetando a matéria orgânica, a atividade microbiana e a estabilidade do montículo (Jouquet et al., 2007; Arveti et al., 2012; Pinheiro et al., 2013). A granulometria dos montículos em Argissolo favorece a capacidade de troca catiônica (CTC) e reduz a lixiviação (Abe et al., 2009). O transporte de solo pelos cupins molda a composição mineral, a hidrologia e a topografia (Peres Filho et al., 2012; Schaefer e Oliveira, 2022).

A densidade de montículos é maior em Plintossolos do que em Planossolos, influenciada pela idade da nidificação, pela espécie dominante, pelo tamanho da colônia (Krishna et al., 2013) e pela necessidade de escapar de inundações e encharcamento em extensas planícies de inundação, conforme relatado por Goudie (1988). Ninhos maiores intensificam a renovação do solo e a ciclagem de nutrientes (Ferreira et al., 2011b). Maiores teores de argila nos Argissolos contribuem para montículos maiores e mais robustos, em concordância com Jouquet et al. (2004) e Pequeno et al. (2015). A erosão dos montículos pode criar um manto de solo profundo, influenciando a gênese do

solo e a fertilidade (Goudie, 1988; Mujinya et al., 2013). Assim, os montículos de *A. excellens* funcionam como ilhas de fertilidade, amortecendo os ecossistemas de savana e promovendo a recuperação da vegetação após distúrbios de fogo ou inundação (Bonachela et al., 2015; Van der Plas et al., 2013; Joseph et al., 2014).

A atividade diferencial dos cupins sob condições variáveis de drenagem está de acordo com Goudie (1988) e Viles (2022), que revisaram os efeitos da drenagem do solo e da hidrologia sobre a densidade de montículos, destacando que algumas espécies constroem montículos abundantes em áreas baixas e mal drenadas para escapar do encharcamento (Grigg, 1973). Goudie (1988) também ressaltou que a reação de pH do material do montículo depende da camada subsuperficial de onde é retirado, de modo que resultados variáveis podem ser esperados entre diferentes solos e condições de drenagem. Cupinzeiros mais antigos também apresentam maior sucessão vegetal e biomassa, formando um tipo especial de savana-parque seca.

Os montículos também têm implicações para o escoamento superficial, a infiltração e a erosão. Os macroporos e galerias dos cupins podem aumentar a infiltração e interceptar o escoamento em solos secos crostosos (Léonard e Rajot, 2001), enquanto manchas de vegetação associadas aos montículos podem intensificar ainda mais o fluxo preferencial e a infiltração do solo em savanas semiáridas (Bargués Tobella et al., 2014). No Surumu, esse efeito é provavelmente variável no espaço: as áreas de Plintossolo são sazonalmente saturadas e favorecem a construção de montículos como refúgio ao hidromorfismo, enquanto as superfícies de Argissolo, melhor drenadas, permitem que os montículos persistam por mais tempo, mas os expõem à erosão de flancos, ao rebaixamento superficial e à colonização vegetal progressiva. Sistemas comparáveis de murundus brasileiros mostram que a origem e a persistência dos montículos comumente envolvem interações entre hidropedologia, ocupação por cupins, erosão e micromorfologia do solo, em vez de uma origem puramente biológica ou puramente geomórfica (Oliveira Junior et al., 2017; Freitas et al., 2021; Sales et al., 2021).

O campo de murundus do Surumu também se enquadra no modelo hidrogeomorfológico mais amplo proposto para paisagens de savana com cupins. Em savanas africanas, a distribuição e a morfologia dos montículos estão fortemente associadas à posição na catena, à drenagem e aos gradientes de recursos do subsolo (Levick et al., 2010; Davies et al., 2014). Na Depressão do Surumu, a maior densidade de montículos menores nos Plintossolos e a ocorrência de montículos maiores, mais antigos e mais erodidos nos Argissolos indicam controle comparável exercido pela elevação relativa e pela drenagem. No entanto, os fatores controladores se expressam por meio de solos de savana amazônica desenvolvidos sobre substratos vulcânicos pediplanados, e não por meio dos ambientes graníticos ou aluviais descritos em grande parte da literatura africana. Essa comparação reforça que os campos de murundus são indicadores geomórficos cujos padrões espaciais devem ser interpretados em relação ao substrato local, à hidrologia e à estabilidade da superfície (Muvengwi et al., 2018; Hosseinzadeh et al., 2023).

5. Conclusão

Este estudo demonstra que a Depressão do Surumu, no nordeste de Roraima, constitui uma paisagem amazônica de murundus singular, na qual a atividade dos cupins conecta a formação do solo, a morfologia dos montículos, as condições de drenagem e a sucessão vegetal. A assembleia de cupins compreendeu 16 espécies/morfoespécies de oito gêneros e duas famílias, com espécies frequentes compartilhadas entre Plintossolos e Argissolos e diferenças mais claras entre as espécies raras.

Embora *Amitermes excellens* não tenha sido numericamente dominante nas amostras dos transectos, foi a principal espécie construtora de montículos, responsável pelas conspícuas estruturas cônicas e em forma de catedral que organizam a paisagem local. Seus montículos se diferenciam dos solos adjacentes pela incorporação seletiva de partículas finas e pelo enriquecimento em bases, nitrogênio, matéria orgânica e propriedades de troca, criando assim ilhas de fertilidade e favorecendo o estabelecimento de vegetação sobre estruturas mais antigas.

A distribuição e a morfologia dos montículos variaram ao longo do gradiente topográfico e hidropedológico. Os Plintossolos mal drenados sustentaram maiores densidades de montículos, enquanto os Argissolos melhor drenados apresentaram montículos menos numerosos, porém maiores e mais antigos, com erosão, redistribuição do solo e sucessão vegetal mais evidentes. Esses padrões indicam que a densidade dos montículos, seu volume, a textura do solo, a drenagem, a idade da colônia e o histórico de distúrbios controlam conjuntamente a pedobioturbação mediada pelos cupins.

Em conjunto, os resultados corroboram a interpretação de *A. excellens* como agente biogeomorfológico-chave nas savanas amazônicas setentrionais. Ao transportar material do subsolo para a superfície e modificar a fertilidade local do solo e a microtopografia, essa espécie contribui para a heterogeneidade pedogeomorfológica, a resiliência

dos ecossistemas e a manutenção da biodiversidade em um dos setores ecotonais mais secos da Amazônia brasileira.

As estimativas de primeira ordem de retrabalhamento do solo, 47,5 mm ka⁻¹ para os Plintossolos e 85,3 mm ka⁻¹ para os Argissolos, obtidas a partir do volume de montículos em pé e de uma vida útil de 30 anos para o montículo, indicam que a contribuição geomórfica de *A. excellens* é mensurável em escalas de forma de relevo e de pedon. Esses valores devem ser interpretados como índices potenciais de bioturbação, e não como taxas diretas de erosão ou denudação, mas demonstram que a atividade dos cupins contribui para o balanço sedimentar de médio e longo prazo da superfície pediplanada do Surumu.

Direções Futuras

Pesquisas futuras devem priorizar: o monitoramento de longo prazo do crescimento, da decomposição e da redistribuição do solo dos montículos, e da sucessão vegetal; estudos microbianos e biogeoquímicos de montículos ativos e abandonados; a avaliação dos efeitos dos montículos sobre as assembleias de plantas e animais e sobre a resiliência da savana ao fogo e à variabilidade climática; estudos cronológicos utilizando datação por ¹⁴C ou luminescência para estimar a idade dos montículos e as taxas de pedobioturbação; e estudos comparativos entre savanas amazônicas, de Cerrado e de Caatinga, para distinguir padrões gerais de controles locais. Trabalhos futuros também devem incluir MDEs de alta resolução, mapas de sombreamento de relevo, perfis topográficos, distâncias entre montículos e canais de drenagem, medições de declividade local e levantamentos repetidos de montículos ativos, abandonados e erodidos. Esses dados permitiriam testar o modelo qualitativo de catena aqui proposto por meio de geomorfometria quantitativa, além de abordar diretamente os controles espaciais do estabelecimento, da persistência e da decomposição dos montículos.

Conflito de Interesse: Os autores declaram não haver conflito de interesse.

Uso de Inteligência Artificial: OpenAI Codex foi utilizado para edição da linguagem, formatação e verificação das referências bibliográficas.

Referências

1. ABBADIE, L.; LEPAGE, M.; ROUX, X. L. Soil fauna at the forest-savanna boundary: role of the termite mounds in nutrient cycling. In: FURLEY, P. A.; PROCTOR, J.; RATTER, J. A. (Ed.). *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. 1ª Ed. Londres: Chapman & Hall, 1992. p. 473-482.
2. ABE, S. S.; KOTEGAWA, T.; ONISHI, T.; WATANABE, Y.; WAKATSUKI, T. Soil particle accumulation in termite (*Macrotermes bellicosus*) mounds and the implications for soil particle dynamics in a tropical savanna Ultisol. *Ecological Research*, v. 27, n. 1, p. 219-227, 2012. DOI: 10.1007/s11284-011-0893-5
3. ABE, S. S.; YAMAMOTO, S.; WAKATSUKI, T. Physicochemical and morphological properties of termite (*Macrotermes bellicosus*) mounds and surrounding pedons on a toposequence of an inland valley in the southern Guinea savanna zone of Nigeria. *Soil Science and Plant Nutrition*, v. 55, n. 4, p. 514-522, 2009. DOI: 10.1111/j.1747-0765.2009.00396.x
4. ACKERMAN, I. L.; CONSTANTINO, R.; GAUCH, H. G.; LEHMANN, J.; RIHA, S. J.; FERNANDES, E. C. M. Termite (Insecta: Isoptera) species composition in a primary rain forest and agroforests in central Amazonia. *Biotropica*, v. 41, n. 2, p. 226-233, 2009. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2008.00479.x
5. ALVES, W. F.; MOTA, A. S.; LIMA, R. A. A.; BELLEZONI, R.; VASCONCELLOS, A. Termites as Bioindicators of Habitat Quality in the Caatinga, Brazil: Is There Agreement Between Structural Habitat Variables and the Sampled Assemblages? *Neotropical Entomology*, v. 40, n. 1, p. 39-46, 2011. DOI: 10.1590/S1519-566X2011000100006
6. ARAÚJO, V.; SILVA, M. P.; VASCONCELLOS, A. Soil-sampled termites in Two Contrasting Ecosystems within the Semiarid Domain in Northeastern Brazil: Abundance, Biomass, and Seasonal Influences. *Sociobiology*, v. 62, n. 1, p. 70-75, 2015. DOI: 10.13102/sociobiology.v62i1.70-75
7. ARVETI, N.; REGINALD, S.; KUMAR, K. S.; HARINATH, V.; SREEDHAR, Y. Biogeochemical study of termite mounds: A case study from Tummalapalle area of Andhra Pradesh, India. *Environmental Monitoring and Assessment*, v. 184, n. 4, p. 2295-2306, 2012. DOI: 10.1007/s10661-011-2118-3
8. AZEVEDO, R. A.; MORAES, J. W.; DAMBROS, C. S. Diversidade de cupins (Insecta: Isoptera) e sua associação com fatores bióticos e abióticos no Parque Nacional do Viruá, Roraima. In: II CONGRESSO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA PIBIC/CNPQ - PAIC/FAPEAM, 2., 2013, Manaus. Anais... Manaus: INPA, 2013. p. 1-4.
9. BANDEIRA, A. G. Térmites (Insecta: Isoptera) consumidores de liteira na Ilha de Maracá, Roraima. *Acta Amazonica*, v. 21, n. 1, p. 15-23, 1991. DOI: 10.1590/1809-43921991211023

10. BARBOSA, R. I. Distribuição das chuvas em Roraima. In: BARBOSA, R. I.; FERREIRA, E. J. G.; CASTELLÓN, E. G. (Ed.). Homem, ambiente e ecologia no estado de Roraima. 1ª Ed. Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, 1997. p. 325-335.
11. BARGUÉS TOBELLA, A.; REESE, H.; ALMAW, A.; BAYALA, J.; MALMER, A.; LAUDON, H.; ILSTEDT, U. The effect of trees on preferential flow and soil infiltrability in an agroforestry parkland in semiarid Burkina Faso. *Water Resources Research*, v. 50, n. 4, p. 3342–3354, 2014. DOI: 10.1002/2013WR015197
12. BÉTARD, F. Insects as zoogeomorphic agents: an extended review. *Earth Surface Processes and Landforms*, v. 46, n. 1, p. 89–109, 2021. DOI: 10.1002/esp.4944
13. BEZERRA-GUSMÃO, M. A.; BARBOSA, J. R. C.; BARBOSA, M. R. V.; BANDEIRA, A. G.; SAMPAIO, E. V. S. B. Are nests of *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae) important in the C cycle in the driest area of semiarid caatinga in northeast Brazil? *Applied Soil Ecology*, v. 47, n. 1, p. 1–5, 2011. DOI: 10.1016/j.apsoil.2010.11.003
14. BIGNELL, D. E.; CONSTANTINO, R.; CZUSDI, C.; KARYANTO, A.; KONATÉ, S.; LOUZADA, J.; SUSILO, F.; TONDOHM, J.; ZANETTI, R. Macrofauna. In: MOREIRA, F.; HUISING, E.; BIGNELL, D. E. (Ed.). Manual de biología de suelos tropicales: Muestreo y caracterización de la biodiversidad bajo suelo. 1ª Ed. México: Instituto Nacional de Ecología, 2012. p. 91-148.
15. BONACHELA, J. A.; PRINGLE, R. M.; SHEFFER, E.; COVERDALE, T. C.; GUYTON, J. A.; CAYLOR, K. K.; LEVIN, S. A.; TARNITA, C. E. Termite mounds can increase the robustness of dryland ecosystems to climatic change. *Science*, v. 347, n. 6222, p. 651–655, 2015. DOI: 10.1126/science.1261487
16. BOURGUIGNON, T.; DROUET, T.; ŠOBOTNÍK, J.; HANUS, R.; ROISIN, Y. Influence of Soil Properties on Soldierless Termite Distribution. *PLOS ONE*, v. 10, n. 8, e0135341, p. 1–15, 2015. DOI: 10.1371/journal.pone.0135341
17. BOURGUIGNON, T.; LEPONCE, M.; ROISIN, Y. Are the spatio-temporal dynamics of soil-feeding termite colonies shaped by intra-specific competition? *Ecological Entomology*, v. 36, n. 6, p. 776–785, 2011. DOI: 10.1111/j.1365-2311.2011.01328.x
18. BÜDEL, J. Climatic Geomorphology. Princeton: Princeton University Press, 1982. 443p.
19. BUTLER, D. R. Zoogeomorphology: Animals as Geomorphic Agents. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 231p.
20. BUSCHINI, M. L. T. Spatial distribution of nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera: Termitidae) in a pasture in the municipality of Rio Claro (SP), Brazil. *Ambiência*, v. 2, n. 1, p. 65–72, 2006.
21. CANCELLO, E. M.; SILVA, R. R.; VASCONCELLOS, A.; REIS, Y. T.; OLIVEIRA, L. M. Latitudinal variation in termite species richness and abundance along the Brazilian atlantic forest hotspot. *Biotropica*, v. 46, n. 4, p. 441–450, 2014. DOI: 10.1111/btp.12120
22. CARRIJO, T. F.; BRANDÃO, D.; OLIVEIRA, D. E.; COSTA, D. A.; SANTOS, T. Effects of pasture implantation on the termite (Isoptera) fauna in the Central Brazilian Savanna (Cerrado). *Journal of Insect Conservation*, v. 13, n. 6, p. 575–581, 2009. DOI: 10.1007/s10841-008-9205-y
23. CARRIJO, T. F.; CUEZZO, C.; SANTOS, R. G. *Tiunatermes mariuzani* gen. nov. et sp. nov., a new nasute termite from the Brazilian savannah (Isoptera: Termitidae). *Austral Entomology*, v. 54, n. 4, p. 358–365, 2015. DOI: 10.1111/aen.12137
24. CARRIJO, T. F.; ROCHA, M. M.; CUEZZO, C.; CANCELLO, E. M. Key to the soldiers of *Angularitermes* Emerson with a new species from Brazilian Amazonia (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). *Zootaxa*, v. 2967, n. 1, p. 61–68, 2011. DOI: 10.11646/zootaxa.2967.1.6
25. CARVALHO, S. H. C.; CONSTANTINO, R. Taxonomic revision of the neotropical termite genus *Curvitermes* Holmgren (Isoptera: Termitidae: Syntermitinae). *Sociobiology*, v. 57, n. 3, p. 643–658, 2011.
26. CHOUVENC, T.; LI, H. F.; AUSTIN, J.; BORDEREAU, C.; BOURGUIGNON, T.; CAMERON, S. L.; CANCELLO, E. M.; CONSTANTINO, R.; COSTA-LEONARDO, A. M.; EGGLETON, P.; EVANS, T. A.; FORSCHLER, B.; GRACE, J. K.; HUSSENER, C.; KŘEČEK, J.; LEE, C. Y.; LEE, T.; LO, N.; MESSENGER, M.; MULLINS, A.; ROBERT, A.; ROISIN, Y.; SCHEFFRAHN, R. H.; SILLAM-DUSSÈS, D.; ŠOBOTNÍK, J.; SZALANSKI, A.; TAKEMATSU, Y.; VARGO, E. L.; YAMADA, A.; YOSHIMURA, T.; SU, N. Y. Revisiting *Coptotermes* (Isoptera: Rhinotermitidae): a global taxonomic road map for species validity and distribution of an economically important subterranean termite genus. *Systematic Entomology*, v. 41, n. 2, p. 299–306, 2016. DOI: 10.1111/syen.12157
27. CONSTANTINO, R. Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, v. 40, n. 25, p. 387–448, 1999.
28. CONSTANTINO, R. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. *Journal of Applied Entomology*, v. 126, n. 7-8, p. 355–365, 2002. DOI: 10.1046/j.1439-0418.2002.00670.x
29. CONSTANTINO, R. Manual de coleta e identificação de cupins. Brasília: Universidade de Brasília, 2016. 9p. Publicação UnB/DZ n. 01.

30. CONSTANTINO, R.; ACIOLI, A. N. S. Termite diversity in Brazil (Insecta: Isoptera). In: MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O.; BRUSSAARD, L. (Ed.). Soil Biodiversity in Amazonian and Other Brazilian Ecosystems. 1ª Ed. Trowbridge: CABI Publishing, 2006. p. 117-128.
31. CONSTANTINO, R.; ACIOLI, A. N. S.; SCHMIDT, K.; CUEZZO, C.; CARVALHO, S. H. C.; VASCONCELLOS, A. A taxonomic revision of the Neotropical termite genera *Labiotermes* Holmgren and *Paracornitermes* Emerson (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). Zootaxa, v. 1340, n. 1, p. 1–44, 2006. DOI: 10.11646/zootaxa.1340.1.1
32. CONSTANTINO, R.; CANCELO, E. M. Cupins (Insecta, Isoptera) da Amazônia Brasileira: Distribuição Geográfica e Esforço de Coleta. Revista Brasileira de Biologia, v. 52, n. 3, p. 401–413, 1992.
33. COUTO, A. A. V. O.; ALBUQUERQUE, A. C.; VASCONCELLOS, A.; CASTRO, C. C. Termite assemblages (Blattodea: Isoptera) in a habitat humidity gradient in the semiarid region of northeastern Brazil. Zoologia, v. 32, n. 4, p. 281–288, 2015. DOI: 10.1590/S1984-46702015000400003
34. CUNHA, H. F.; COSTA, D. A.; BRANDÃO, D. Termite (Isoptera) assemblages in some regions of the Goiás State, Brazil. Sociobiology, v. 47, n. 2, p. 505–518, 2006. CUNHA, H. F.; ORLANDO, T. S. Functional composition of termite species in areas of abandoned pasture and in secondary succession of the Parque Estadual Altamiro de Moura Pacheco, Goiás, Brazil. Bioscience Journal, v. 27, n. 4, p. 636–645, 2011.
35. DAMBROS, C. S.; MENDONÇA, D. R. M.; REBELO, T. G.; MORAIS, J. W. Termite species list in a terra firme and ghost forest associated with a hydroelectric plant in Presidente Figueiredo, Amazonas, Brazil. Check List, v. 8, n. 4, p. 718–721, 2012. DOI: 10.15560/8.4.718
36. DAVIES, A. B.; LEVICK, S. R.; ASNER, G. P.; ROBERTSON, M. P.; VAN RENSBURG, B. J.; PARR, C. L. Spatial variability and abiotic determinants of termite mounds throughout a savanna catchment. Ecography, v. 37, n. 9, p. 852–862, 2014. DOI: 10.1111/ecog.00532
37. DONOVAN, S. E.; EGGLETON, P.; BIGNELL, D. E. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. Ecological Entomology, v. 26, n. 4, p. 356–366, 2001. DOI: 10.1046/j.1365-2311.2001.00342.x
38. DRUMMOND, H. Tropical Africa. Londres: Hodder and Stoughton, 1888. 201p.
39. EMBRAPA. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. 6ª Ed. Brasília: Embrapa, 2025. 356p.
40. ERENS, H.; MUJINYA, B. B.; MEES, F.; BAERT, G.; BOECKX, P.; MALAISSE, F.; VAN RANST, E. The origin and implications of variations in soil-related properties within *Macrotermes falciger* mounds. Geoderma, v. 249–250, p. 40–50, 2015. DOI: 10.1016/j.geoderma.2015.03.003
41. FANIRAN, A.; JEJE, L. K. Humid Tropical Geomorphology. Londres: Longman, 1983. 414p.
42. FARIA, M. M. Candeias (*Eremanthus* sp.): Espacialização e Interações Ambientais no município de Mariana (MG). Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2012. 104p.
43. FERREIRA, E. V. O.; MARTINS, V.; JUNIOR, A. V. I.; GIASSON, E.; NASCIMENTO, P. C. Ação dos térmitas no solo. Ciência Rural, v. 41, n. 5, p. 804–811, 2011. DOI: 10.1590/S0103-84782011005000044
44. FREITAS, D. F.; KER, J. C.; SILVA FILHO, L. A.; PEREIRA, T. T. C.; SOUZA, O. F. F.; SCHAEFER, C. E. G. R. Pedogeomorphology and paleoenvironmental implications of large termite mounds at the Brazilian semiarid landscape. Geomorphology, v. 387, 107762, p. 1–14, 2021. DOI: 10.1016/j.geomorph.2021.107762
45. FUNCH, R. R. Termite mounds as dominant land forms in semiarid northeastern Brazil. Journal of Arid Environments, v. 122, p. 27–29, 2015. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2015.05.010
46. GOSLING, C. M.; CROMSIGT, J. P. G. M.; MPANZA, N.; OLFF, H. Effects of Erosion from Mounds of Different Termite Genera on Distinct Functional Grassland Types in an African Savannah. Ecosystems, v. 15, n. 1, p. 128–139, 2012. DOI: 10.1007/s10021-011-9497-8
47. GOUDIE, A. S. The geomorphological role of termites and earthworms in the tropics. In: VILES, H. A. (Ed.). Biogeomorphology. 1ª Ed. Oxford: Blackwell, 1988. p. 166–192.
48. GRIGG, G. C. Some consequences of the shape and orientation of 'magnetic' termite mounds. Australian Journal of Zoology, v. 21, n. 2, p. 231–237, 1973. DOI: 10.1071/ZO9730231
49. HONGYU, K.; LÚCIA, V.; SANDANIELO, M.; OLIVEIRA JUNIOR, G. J. Análise de Componentes Principais: Resumo Teórico, Aplicação e Interpretação. Engineering and Science, v. 5, n. 1, p. 83–90, 2016. DOI: 10.18607/ES201653398
50. HOSSEINZADEH, S. R.; MOHSENI, N.; WU, G. L.; SHABANI, F. Response of termite mounds to changes of geomorphic forms and processes and associated edaphic variations. Catena, v. 225, 107021, p. 1–12, 2023. DOI: 10.1016/j.catena.2023.107021
51. IBGE. Estado de Roraima - Geologia. Rio de Janeiro: IBGE, 2005. Escala 1:250.000.
52. IUSS Working Group WRB. Base de Referência Mundial para Recursos do Solo: sistema internacional de classificação de solos para nomear solos e criar legendas para mapas de solos. 4ª Ed. Viena: União Internacional de Ciências do Solo (IUSS), 2022. 230p.

53. JONES, D. T.; EGGLETON, P. Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol. *Journal of Applied Ecology*, v. 37, n. 1, p. 191–203, 2000. DOI: 10.1046/j.1365-2664.2000.00464.x
54. JOSEPH, G. S.; SEYMOUR, C. L.; CUMMING, G. S.; CUMMING, D. H. M.; MAHLANGU, Z. Termite Mounds Increase Functional Diversity of Woody Plants in African Savannas. *Ecosystems*, v. 17, n. 5, p. 808–819, 2014. DOI: 10.1007/s10021-014-9761-9
55. JOUQUET, P.; BOTTINELLI, N.; LATA, J. C.; MORA, P.; CAQUINEAU, S. Role of the fungus-growing termite *Pseudacanthotermes spiniger* (Isoptera, Macrotermitinae) in the dynamic of clay and soil organic matter content: An experimental analysis. *Geoderma*, v. 139, n. 1-2, p. 127–133, 2007. DOI: 10.1016/j.geoderma.2007.01.011
56. JOUQUET, P.; GUILLEUX, N.; CANER, L.; CHINTAKUNTA, S.; AMELINE, M.; SHANBHAG, R. R. Influence of soil pedological properties on termite mound stability. *Geoderma*, v. 262, p. 45–51, 2016. DOI: 10.1016/j.geoderma.2015.08.020
57. JOUQUET, P.; MAMOU, L.; LEPAGE, M.; VELDE, B. Effect of termites on clay minerals in tropical soils: fungus-growing termites as weathering agents. *European Journal of Soil Science*, v. 53, n. 4, p. 521–528, 2002. DOI: 10.1046/j.1365-2389.2002.00492.x
58. JOUQUET, P.; TESSIER, D.; LEPAGE, M. The soil structural stability of termite nests: role of clays in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mound soils. *European Journal of Soil Biology*, v. 40, n. 1, p. 23–29, 2004. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2004.01.006
59. JUNQUEIRA, L. K.; GONÇALVES, E. R.; TEIXEIRA, L. M. C. Termite Communities in Sugarcane Plantations in Southeastern Brazil: an Ecological Approach. *EntomoBrasilis*, v. 8, n. 2, p. 105–116, 2015. DOI: 10.12741/ebrazilis.v8i2.502
60. KASPARI, M.; YANOVIK, S. P.; DUDLEY, R.; YUAN, M.; CLAY, N. A. Sodium shortage as a constraint on the carbon cycle in an inland tropical rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 106, n. 46, p. 19405–19409, 2009. DOI: 10.1073/pnas.0906448106
61. KRISHNA, K.; GRIMALDI, D. A.; KRISHNA, V.; ENGEL, M. S. Treatise on the Isoptera of the World. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 377, p. 1–2704, 2013.
62. KRISTENSEN, J. A.; THOMSEN, K. J.; MURRAY, A. S.; BUYLAERT, J. P.; JAIN, M.; BREUNING-MADSEN, H. Quantification of termite bioturbation in a savannah ecosystem: Application of OSL dating. *Quaternary Geochronology*, v. 30, p. 334–341, 2015. DOI: 10.1016/j.quageo.2015.02.026
63. LEITNER, M.; DAVIES, A. B.; ROBERTSON, M. P.; PARR, C. L.; VAN RENSBERG, B. J. Termite mounds create heterogeneity in invertebrate communities across a savanna rainfall gradient. *Biodiversity and Conservation*, v. 29, n. 5, p. 1427–1441, 2020. DOI: 10.1007/s10531-020-01943-5
64. LÉONARD, J.; RAJOT, J. L. Influence of termites on runoff and infiltration: quantification and analysis. *Geoderma*, v. 104, n. 1-2, p. 17–40, 2001. DOI: 10.1016/S0016-7061(01)00054-4
65. LEVICK, S. R.; ASNER, G. P.; CHADWICK, O. A.; KHOMO, L. M.; ROGERS, K. H.; HARTSHORN, A. S.; KENNEDY-BOWDOIN, T.; KNAPP, D. E. Regional insight into savanna hydrogeomorphology from termite mounds. *Nature Communications*, v. 1, n. 65, p. 1–7, 2010. DOI: 10.1038/ncomms1066
66. MELO, V. F. Aspectos pedológicos e de manejo de Roraima. In: BARBOSA, R. I.; MELO, V. F. (Ed.). *Roraima: Homem, Ambiente e Ecologia*. 1ª Ed. Manaus: FEMACT, 2010. p. 391–407.
67. MORAIS, J. W.; OLIVEIRA, V. S.; DAMBROS, C. S.; TAPIA-CORAL, S. C.; ACIOLI, A. N. S. Mesofauna do solo em diferentes sistemas de uso da terra no Alto Rio Solimões, AM. *Neotropical Entomology*, v. 39, n. 2, p. 145–152, 2010. DOI: 10.1590/S1519-566X2010000200001
68. MOREIRA, L. A.; FENOLIO, D. B.; SILVA, H. L. R.; SILVA, N. J. A preliminary list of the herpetofauna from termite mounds of the Cerrado in the Upper Tocantins river valley. *Papéis Avulsos de Zoologia*, v. 49, n. 15, p. 183–189, 2009. DOI: 10.1590/S0031-104920090001500001
69. MUJINYA, B. B.; MEES, F.; BOECKX, P.; BODÉ, S.; BAERT, G.; ERENS, H.; DELEFORTRIE, S.; VERDOODT, A.; NGONGO, M.; VAN RANST, E. The origin of carbonates in termite mounds of the Lubumbashi area, D.R. Congo. *Geoderma*, v. 165, n. 1, p. 95–105, 2011. DOI: 10.1016/j.geoderma.2011.07.009
70. MUJINYA, B. B.; MEES, F.; ERENS, H.; DUMON, M.; BAERT, G.; BOECKX, P.; NGONGO, M.; VAN RANST, E. Clay composition and properties in termite mounds of the Lubumbashi area, D.R. Congo. *Geoderma*, v. 192, p. 304–315, 2013. DOI: 10.1016/j.geoderma.2012.08.010
71. MUVENGWI, J.; DAVIES, A. B.; PARRINI, F.; WITKOWSKI, E. T. F. Geology drives the spatial patterning and structure of termite mounds in an African savanna. *Ecosphere*, v. 9, n. 3, e02148, p. 1–15, 2018. DOI: 10.1002/ecs2.2148
72. NÚÑEZ, B. N. C.; SERGIO, M.; SOUZA, C.; MENEZES, E. B.; PEDERASSI, J. Ocupação de ninhos de cupins epígeos e arbóreos em fragmento de caatinga hipoxerófila em Bom Jesus-PI. *Comunicata Scientiae*, v. 2, n. 3, p. 164–169, 2011.
73. OLIVEIRA, D. E.; CARRIJO, T. F.; BRANDÃO, D. Species Composition of Termites (Isoptera) in Different Cerrado Vegetation Physiognomies. *Sociobiology*, v. 60, n. 2, p. 190–197, 2013. DOI: 10.13102/sociobiology.v60i2.190-197

74. OLIVEIRA JUNIOR, J. C.; BEIRIGO, R. M.; CHIAPINI, M.; NASCIMENTO, A. F.; COUTO, E. G.; VIDAL-TORRADO, P. Origin of mounds in the Pantanal wetlands: an integrated approach between geomorphology, pedogenesis, ecology and soil micromorphology. *PLOS ONE*, v. 12, n. 7, e0179197, p. 1–28, 2017. DOI: 10.1371/journal.pone.0179197
75. PEQUENO, P. A. C. L.; FRANKLIN, E.; VENTICINQUE, E. M.; ACIOLI, A. N. S. Linking functional trade-offs, population limitation and size structure: Termites under soil heterogeneity. *Basic and Applied Ecology*, v. 16, n. 4, p. 365–374, 2015. DOI: 10.1016/j.baae.2015.03.001
76. PERES FILHO, O.; OLIVEIRA, K. S.; SOUZA, M. D.; DORVAL, A. Diversidade de cupins em áreas de savana, submetidas a diferentes regimes de fogo. *Floresta e Ambiente*, v. 19, n. 1, p. 91–100, 2012. DOI: 10.4322/foram.2012.010
77. PINHEIRO, L. B. A.; PEREIRA, M. G.; LIMA, E.; CORREIA, M. E. F.; SILVA, C. F.; EBELING, A. G. Atributos edáficos e de termiteiros de cupim-de-montículo (Isoptera: Termitidae) em Pinheiral-RJ. *Floresta e Ambiente*, v. 20, n. 4, p. 510–520, 2013. DOI: 10.4322/foram.2013.047
78. PRAXEDES, C.; MOURÃO JÚNIOR, M. Fauna do solo em ecossistemas naturais e antropizados de Roraima. In: BARBOSA, R. I.; MELO, V. F. (Ed.). *Homem, ambiente e ecologia no estado de Roraima*. 1ª Ed. Manaus: FEMACT, 2010. p. 485–489.
79. R CORE TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Áustria, 2020. Disponível em: <http://www.R-project.org/>.
80. REZENDE, P. B. Hábitos alimentares de cupins sul-americanos da família Termitidae (Insecta: Isoptera). Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília. 2012. 85p.
81. ROCHA, M. M.; CANCELLO, E. M. Revision of the Neotropical termite genus *Orthognathotermes* Holmgren (Isoptera: Termitidae: Termitinae). *Zootaxa*, v. 2280, n. 1, p. 1–26, 2009. DOI: 10.11646/zootaxa.2280.1.1
82. ROCHA, M. M.; CANCELLO, E. M. Estudo taxonômico de *Cylindrotermes* Holmgren (Isoptera, Termitidae, Termitinae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, v. 47, n. 10, p. 137–152, 2007. DOI: 10.1590/S0031-10492007001000001
83. ROCHA, M. M.; CANCELLO, E. M.; CARRIJO, T. F. Neotropical termites: revision of *Armitermes* Wasmann (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae) and phylogeny of the Syntermitinae. *Systematic Entomology*, v. 37, n. 4, p. 793–827, 2012. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2012.00645.x
84. ROCHA, M. M.; CARRIJO, T. F.; CANCELLO, E. M. An illustrated key to the soldiers of *Cyranotermes* Araujo with a new species from Amazonia (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). *Zootaxa*, v. 3196, n. 1, p. 50–57, 2012. DOI: 10.11646/zootaxa.3196.1.2
85. RÜCKAMP, D.; MARTIUS, C.; BORNEMANN, L.; KURZATKOWSKI, D.; NAVAL, L. P.; AMELUNG, W. Soil genesis and heterogeneity of phosphorus forms and carbon below mounds inhabited by primary and secondary termites. *Geoderma*, v. 170, p. 239–250, 2012. DOI: 10.1016/j.geoderma.2011.10.004
86. SALES, J. C.; BUENO, G. T.; ROSOLEN, V.; FERREIRA, M. E.; FURLAN, L. M. The structure of an earth-mound field of the Brazilian Savanna. *Geomorphology*, v. 386, 107752, p. 1–13, 2021. DOI: 10.1016/j.geomorph.2021.107752
87. SANTOS, H. G.; JACOMINE, P. K. T.; ANJOS, L. H. C.; OLIVEIRA, V. A.; LUMBRERAS, J. F.; COELHO, M. R.; ALMEIDA, J. A.; ARAÚJO FILHO, J. C.; OLIVEIRA, J. B.; CUNHA, T. J. F. *Sistema Brasileiro de Classificação de Solos*. 5ª Ed. Brasília: Embrapa Solos, 2018. 356p.
88. SARCINELLI, T. S. Muçunungas: enclaves de vegetação arenícola na Floresta Atlântica de Tabuleiro. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2010. 142p.
89. SARCINELLI, T. S.; SCHAEFER, C. E. G. R.; COSTA, L. M.; DIAS, L. E. Abundância e volume de cupinzeiros em solos da Zona da Mata de Minas Gerais. *Revista Árvore*, v. 32, n. 4, p. 781–790, 2008.
90. SARCINELLI, T. S.; SCHAEFER, C. E. G. R.; LYNCH, L. S.; ARATO, H. D.; VIANA, J. H. M.; FILHO, M. R. A.; GONÇALVES, T. T. Chemical, physical and micromorphological properties of termite mounds and adjacent soils along a toposequence in Zona da Mata, Minas Gerais State, Brazil. *Catena*, v. 76, n. 2, p. 107–113, 2009. DOI: 10.1016/j.catena.2008.10.001
91. SCHAEFER, C. E. G. R. Ecogeography and human scenario in northeast Roraima, Brazil. *Ciência e Cultura*, v. 49, n. 4, p. 252–262, 1997.
92. SCHAEFER, C. E. G. R. Brazilian latosols and their B horizon microstructure as long-term biotic constructs. *Australian Journal of Soil Research*, v. 39, n. 5, p. 909–926, 2001.
93. SCHAEFER, C. E. G. R.; DALRYMPLE, J. Pedogenesis and relict properties of soils with columnar structure from Roraima, north Amazonia. *Geoderma*, v. 71, n. 1-2, p. 1–17, 1996. DOI: 10.1016/0016-7061(95)00073-9
94. SCHAEFER, C. E. G. R.; OLIVEIRA, F. S. Live Subsoils: Tropical Regolith and Biota Interactions. In: OLIVEIRA, T. S.; BELL, R. W. (Ed.). *Subsoil Constraints for Crop Production*. 1ª Ed. Suíça: Springer, 2022. p. 373–396. DOI: 10.1007/978-3-031-00317-2_15

95. SCHAEFER, C. E. G. R.; REZENDE, S. B.; CORRÊA, G. F.; LANI, J. L. Características químicas e pedogênese de solos afetados por sódio do nordeste de Roraima. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, v. 17, n. 3, p. 431–438, 1993.
96. SCHAEFER, C. E. G. R.; VALE JÚNIOR, J. F. Mudanças climáticas e evolução da paisagem em Roraima: uma resenha do Cretáceo ao Recente. In: BARBOSA, R. I.; FERREIRA, E. J. G.; CASTELLÓN, E. G. (Ed.). *Homem, ambiente e ecologia no Estado de Roraima*. 1ª Ed. Manaus: INPA, 1997. p. 231–293.
97. SCHEFFRAHN, R. H. *Parvitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) in Central America: Two new termite species and reassignment of *Nasutitermes mexicanus*. *ZooKeys*, v. 617, p. 47–63, 2016. DOI: 10.3897/zookeys.617.10040
98. SEYMOUR, C. L.; MILEWSKI, A. V.; MILLS, A. J.; JOSEPH, G. S.; CUMMING, G. S.; CUMMING, D. H. M.; MAHLANGU, Z. Do the large termite mounds of *Macrotermes* concentrate micronutrients in addition to macronutrients in nutrient-poor African savannas? *Soil Biology and Biochemistry*, v. 68, p. 95–105, 2014. DOI: 10.1016/j.soilbio.2013.09.022
99. SILVA, A. P. T.; CUNHA, H. F.; RICARDO, J. A. D.; ABOT, A. R. Termite Species (Isoptera) In Eucalyptus Culture Under Different Irrigation Management Systems, In A Region Of Transition From Cerrado To Pantanal In Mato Grosso Do Sul, Brazil. *Revista Árvore*, v. 39, n. 1, p. 137–146, 2015. DOI: 10.1590/0100-67622015000100013
100. SILVEIRA NETO, S.; NAKANO, O.; BARBIN, D.; VILA NOVA, N. A. *Manual de Ecologia dos Insetos*. 1ª Ed. Piracicaba: Ceres, 1976. 419p.
101. SMEATHMAN, H. Some account of the termites which are found in Africa and other hot climates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, v. 71, p. 139–192, 1781.
102. SOUZA, H. B. A.; ALVES, W. F.; VASCONCELLOS, A. Termite assemblages in five semideciduous Atlantic Forest fragments in the northern coastland limit of the biome. *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 56, n. 1, p. 67–72, 2012. DOI: 10.1590/S0085-56262012005000013
103. SOUZA, J. A. C.; COMINOTE, M.; MORETTI, M. S. Distribuição espacial de cupinzeiros em uma Floresta de Tabuleiro, norte do Espírito Santo. *Natureza on line*, v. 12, n. 5, p. 256–258, 2014.
104. THOMAS, M. F. *Tropical Geomorphology: A study of weathering and landform development in warm climates*. 2ª Ed. Chichester: Wiley, 1994. 432p.
105. TRICART, J. *The Landforms of the Humid Tropics, Forests and Savannas*. 1ª Ed. Londres: Longman, 1972. 306p.
106. VALE JÚNIOR, J. F.; SCHAEFER, C. E. G. R. Solos sob Savanas de Roraima: Gênese, Classificação e Relações Ambientais. 1ª Ed. Boa Vista: Gráfica Ioris, 2010. 232p.
107. VALE JÚNIOR, J. F.; SCHAEFER, C. E. G. R.; SOUSA, M. I. L.; PEREIRA, M. G.; CAMPOS, M. C. C.; BRITO FILHO, E. G. Solos policíclicos com Bt e Bw desenvolvidos sobre rochas máficas em ambiente de transição floresta-cerrado em Roraima, norte da Amazônia, Brasil. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, v. 17, n. 3, e505, p. 1–11, 2022. DOI: 10.5039/agraria.v17i3a505
108. VAN DER PLAS, F.; HOWISON, R.; REINDERS, J.; FOKKEMA, W.; OLFF, H. Functional traits of trees on and off termite mounds: understanding the origin of biotically-driven heterogeneity in savannas. *Journal of Vegetation Science*, v. 24, n. 2, p. 227–238, 2013. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2012.01459.x
109. VASCONCELLOS, A.; BANDEIRA, A. G.; MOURA, F. M. S.; ARAÚJO, V. F. P.; GUSMÃO, M. A. B.; CONSTANTINO, R. Termite assemblages in three habitats under different disturbance regimes in the semi-arid Caatinga of NE Brazil. *Journal of Arid Environments*, v. 74, n. 2, p. 298–302, 2010. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2009.07.007
110. VIANA-JÚNIOR, A. B.; REIS, Y. T.; COSTA, A. P. M.; SOUZA, V. B. Termite assemblages in dry tropical forests of Northeastern Brazil: Are termites bioindicators of environmental disturbances? *Sociobiology*, v. 61, n. 3, p. 324–331, 2014. DOI: 10.13102/sociobiology.v61i3.324-331
111. VILES, H. A. Biogeomorphology. In: BURT, T. P.; GOUDIE, A. S.; VILES, H. A. (Ed.). *The History of the Study of Landforms or the Development of Geomorphology: Volume 5: Geomorphology in the Second Half of the Twentieth Century*. 1ª Ed. Londres: Geological Society, 2022. p. 205–212. DOI: 10.1144/M58-2022-6



Esta obra está licenciada com uma Licença Creative Commons Atribuição 4.0 Internacional (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>) – CC BY. Esta licença permite que outros distribuam, remixem, adaptem e criem a partir do seu trabalho, mesmo para fins comerciais, desde que lhe atribuam o devido crédito pela criação original.