



Universidad Nacional del Nordeste

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura

***“Configuración del Tubo Digestivo y Aspectos
Citogenéticos de Termitinae (Isoptera,
Termitidae) que habitan en la Provincia de
Corrientes (Argentina)”***

Tesis de Doctorado

Lic. María Celina Godoy Guglielmo

Directora de Tesis: Dra. Norma B. Díaz

Co- Director de Tesis: Dr. Vanderlei G. Martins

2007

Dedico este trabajo

a toda mi familia, que me brinda su apoyo y cariño,

y especialmente

a mis padres, que hoy como siempre me ayudan incondicionalmente,

a mi esposo, que me acompaña con amor,

y a mis hijos Martín, Mariano y Paulina, que me dan felicidad.

INDICE

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
CAPITULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL	2
1.1- Generalidades y grupos taxonómicos de la subfamilia Termitinae	3
1.2- Distribución y aspectos biológicos de los géneros analizados	6
1.3- Fundamentación y objetivos del estudio realizado	9
CAPITULO 2: DETERMINACIÓN DE GRUPOS ALIMENTARIOS	
2.1- INTRODUCCIÓN	
2.1.1- Importancia de la asignación de grupos alimentarios	12
2.1.2- Estudios previos para la identificación de hábitos nutricionales	13
2.1.3- Objetivo	16
2.2- MATERIALES Y MÉTODOS	
2.2.1- Material Biológico	17
2.2.2- Caracteres analizados	18
2.2.3- Métodos utilizados	19
2.3- RESULTADOS Y DISCUSIÓN	
2.3.1- Análisis de los caracteres morfológicos	20
2.3.2- Asignación de grupos alimentarios	22
2.3.3- Posible esquema evolutivo de los grupos alimentarios de Termitinae	26

CAPITULO 3: CONFIGURACIÓN DEL TUBO DIGESTIVO**3.1- INTRODUCCIÓN**

3.1.1- Importancia de los estudios de la anatomía intestinal de isópteros	33
3.1.2- Antecedentes	34
3.1.3- Organización general del tubo digestivo de Isoptera	37
3.1.4- Ecología nutricional de isópteros: aspectos fundamentales	44
3.1.5- Objetivos	47

3.2- MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1- Material biológico	48
3.2.2- Técnicas microscópicas y registro de observaciones	49
3.2.3- Mediciones e Índices	50
3.2.4- Nomenclatura utilizada	51

3.3- RESULTADOS

3.3.1- <i>Amitermes amifer</i>	53
3.3.2- <i>Dihoplotesmes inusitatus</i>	58
3.3.3- <i>Microcerotermes strunckii</i>	64
3.3.4- <i>Neocapritermes opacus</i>	71
3.3.5- <i>Spinitermes brevicornutus</i>	77
3.3.6- <i>Termes bolivianus</i>	82
3.3.7- <i>Termes nigrinus</i>	89
3.3.8- <i>Termes saltans</i>	93

3.4- DISCUSIÓN

3.4.1- Características comunes a las ocho especies analizadas	101
3.4.2- Características diferenciales entre las especies analizadas incluidas en los grupos <i>Amitermes</i> y <i>Termes</i>	106

3.4.3- Características comunes a las tres especies del género <i>Termes</i>	108
3.4.4- Características particulares de cada una de las ocho especies analizadas	109
3.4.5- Ampliación de las descripciones previas de los géneros analizados	114
3.4.6- Diferencias intraespecíficas entre individuos de las distintas castas	115
3.4.7- Adaptaciones de la anatomía intestinal de Termitinae de acuerdo al grupo alimentario asignado	118
ANEXO	179
CAPITULO 4: ASPECTOS CITOGENÉTICOS	
4.1- INTRODUCCIÓN	193
4.2- MATERIALES Y MÉTODOS	199
4.2.1- Material Biológico	199
4.2.2- Técnicas utilizadas	200
4.3- RESULTADOS Y DISCUSIÓN	202
CAPITULO 5: CONCLUSIONES	211
BIBLIOGRAFÍA	217

AGRADECIMIENTOS

Institucionales:

A la Universidad Nacional del Nordeste, y especialmente a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, en cuyo ámbito he realizado este trabajo.

A la Secretaría General de Ciencia y Técnica de la UNNE, por el apoyo financiero otorgado, a través de diversos Proyectos de Investigación en que he participado.

Al Comité Académico la de la Carrera del Doctorado de la UNNE, especialidad Biología y principalmente a la Directora de Carrera, Dra. Alicia Poi de Neiff, por su constante estímulo.

Al Servicio de Microscopia Electrónica de la UNNE, por su colaboración en la preparación del material y toma de fotografías de las mandíbulas de obreras.

Personales:

A la Dra. Norma Díaz y al Dr. Vanderlei G. Martins, Directora y Codirector de este Trabajo, respectivamente, por su valiosa ayuda y comprensión durante este período.

A la Lic. Gladys J. Torales, Directora de los Proyectos de Investigación referidos a Isópteros de Argentina, en el marco de los cuales he desarrollado diversos objetivos de este estudio, y con quien me inicié en el conocimiento de estos sorprendentes insectos, por su apoyo y la lectura crítica del trabajo.

Al Lic. Juan Manuel Coronel, por su colaboración en la recolección del material biológico a campo y por sus sugerencias y comentarios acerca del trabajo.

A la Lic. Alejandra Hernando por su asesoramiento acerca de la toma de fotografías con microscopio óptico, así como respecto a técnicas de citogenética.

A la Dra. María Esther Bar y a la Lic. Beatriz Alvarez por permitirme utilizar microscopio óptico con equipo de microfotografía, con el que fueron tomadas algunas de las imágenes que se presentan.

RESUMEN

La subfamilia Termitinae (Isoptera, Termitidae) comprende diversos géneros de termitas con variados hábitos de nidificación y nutrición, cuyos soldados poseen mandíbulas simétricas o asimétricas capaces de morder o producir chasquidos. La taxonomía y filogenia de la subfamilia no se encuentran aún claramente definidas a nivel mundial y el conocimiento de los géneros y especies neotropicales es limitado.

Este trabajo presenta un estudio de las ocho especies de Termitinae distribuidas en la Provincia de Corrientes (Argentina), las cuales corresponden a dos de los cinco grupos establecidos para la subfamilia (*Amitermes* y *Termes*). Comprende análisis referidos a la determinación de los grupos alimentarios y a la configuración del tubo digestivo de los individuos de las diferentes castas de cada especie, así como estudios citogenéticos clásicos, con el objetivo general de contribuir a la caracterización de este grupo taxonómico.

La determinación de grupos alimentarios incluyó el análisis de seis caracteres morfológicos externos e internos de obreras, que permitieron asignar las especies consideradas a tres de los grupos reconocidos para isópteros, evidenciando un amplio rango de sustratos alimentarios consumidos. Así, seis de las especies se incluyeron en el grupo III, posiblemente basal para Termitidae, con una alimentación basada principalmente en las capas superiores del suelo ricas en materia orgánica. Se propuso subdividir al grupo III de acuerdo a las características de su placa molar en el subgrupo III A (con crestas cóncavas) donde se incluyeron *Amitermes amifer* y *Neocapritermes opacus*, y el subgrupo III B (con crestas muy reducidas) al que pertenecen *Spinitermes brevicornutus* y las tres especies del género *Termes*. Por su parte, *Microcerotermes strunckii* habría adquirido secundariamente la capacidad de consumir madera muerta, por lo que fue asignada al grupo II, en tanto que *Dihoplotermes*

inusitatus se especializó en la ingestión de suelo mineral (grupo IV), constituyendo de esta manera el primer género neotropical incluido en este grupo alimentario.

El estudio del tubo digestivo de obreras, soldados y reproductores de cada especie incluyó la disposición “in situ” y la conformación de los diferentes órganos, así como descripciones de las ornamentaciones quitinosas internas de los mismos. Se analizaron 65 caracteres intestinales en base a los que se elaboraron las primeras descripciones detalladas del tubo digestivo de los géneros *Dihoploterme*s, *Neocapriterme*s y *Spiniterme*s y se ampliaron las de *Amiterme*s, *Microceroterme*s y *Termes*. Las configuraciones intestinales de las especies presentaron algunas características comunes a todas ellas y otras que permitieron diferenciar a los grupos *Termes* y *Amiterme*s, así como diversos rasgos particulares de cada una.

La disposición “in situ” y la morfología de los órganos del tubo digestivo, así como el desarrollo proctodeal, presentaron mayores semejanzas entre obreras y soldados de cada especie, que con reproductores y a su vez las obreras mostraron, en seis de las especies, mayores dimensiones en los órganos digestivos.

Al relacionar la morfología intestinal de cada especie con el grupo alimentario asignado, se evidenciaron posibles adaptaciones a la dieta en el diseño de algunos órganos, como la armadura proventricular, el grado de dilatación del primer y tercer segmento proctodeal, la presencia de ornamentaciones en el tercer segmento proctodeal, la esclerotización de los pliegues del segundo segmento proctodeal, entre otras. Sin embargo, dado que estas relaciones permiten explicar sólo parcialmente las notables variaciones observadas en la morfología intestinal de termitas, su interpretación acabada requerirá la consideración de otros aspectos con probable influencia en el diseño intestinal, como la composición y función de los microbios simbiotes y los mecanismos fisiológicos que se cumplen en el interior del canal alimentario.

En cuanto a los estudios citogenéticos, se utilizaron técnicas clásicas de tinción que permitieron establecer que, tanto con respecto al número y la morfología de los cromosomas, como al mecanismo de determinación del sexo, las especies consideradas mostraron uniformidad entre sí y semejanza con otras Termitidae. Con excepción de *N. opacus* ($2n=40$), el número cromosómico fue de $2n=42$ en las especies estudiadas (*D. inusitatus*, *M. strunckii*, *T. bolivianus* y *T. saltans*). La morfología predominante fue la de los cromosomas acrocéntricos y el mecanismo de determinación del sexo presente en todas las especies analizadas fue del tipo $X_1X_2Y_1Y_2$ (en machos) y $X_1X_1X_2X_2$ (en hembras), con una asociación múltiple de cromosomas en la meiosis del macho, en forma de anillo o cadena, originada posiblemente a través de translocaciones.

ABSTRACT

The subfamily Termitinae (Isoptera, Termitidae) includes several termite genera with diverse nutritional and nesting habits, whose soldiers have symmetrical or asymmetrical mandibles capable of biting or snapping. The taxonomy and phylogeny of the subfamily are not well defined yet, and most of the Neotropical genera and species are poorly known.

This work reports a study about eight Termitinae species distributed at the Province of Corrientes (Argentina). It comprises information referred to feeding group determinations and digestive tube configuration of specimens from the different castes of each species, as well as cytogenetic analyses carried out by classical techniques.

The feeding group determination was based on the analysis of six external and internal morphological characters of workers, placing the considered species into three of the groups recognized for termites, and evidencing the wide spectrum of alimentary resources consumed. Therefore, six of the species were included in the feeding group III, possibly basal for Termitidae, with a diet composed mainly by the upper layers of soil, rich in organic matter. It was proposed a subdivision of the group III according to the molar plate characteristics, in a subgroup III A (with concave ridges) where *Amitermes amifer* and *Neocapritermes opacus* were included, and the subgroup III B (with much reduced ridges) with *Spinitermes brevicornutus* and the three species of the *Termes* genus. *Microcerotermes strunckii* would have acquired secondarily the ability of dead wood consumption, so it was included in the group II. *Dihoplotermes inusitatus* ingest mineral soil (group IV), being considered as the first neotropical genus included in this feeding group.

The study of the digestive tube of workers, soldiers and alates of each species included the “in situ” configuration and the morphology of the different organs, as well as descriptions

of their inner cuticular armatures. Sixty-five intestinal characters were analyzed, allowing to elaborate the first detailed descriptions of the digestive tube of the genera *Dihoplotermes*, *Neocapritermes* and *Spinitermes* and to enlarge the ones of *Amitermes*, *Microcerotermes* and *Termes*. The intestinal configurations of the species showed some common characteristics to all of them, and others that separate the *Termes* and *Amitermes* groups, as well as particular features of each species.

The “in situ” configuration and the morphology of the digestive organs, as well as the proctodeal development, showed more similarities among workers and soldiers of each species, than to alates. The workers also had, in six species, larger dimensions of the digestive organs.

Some characters, as the proventricular armature, the degree of dilatation of the first and third proctodeal segments, the presence of ornamentations in the third proctodeal segment and the sclerotization of the second proctodeal segment folds, showed possible adaptations to diet on the design of the intestinal morphology, related to the corresponding feeding group. In spite of these observations, due to the fact that those relationships explain only partially the notable variations observed in the intestinal morphology of termites, its complete interpretation will require the consideration of other aspects that probably influence their intestinal design, as the composition and function of the microbial symbionts and the physiological processes carried out inside the alimentary canal.

With respect to the cytogenetic studies, the classical staining techniques allowed to establish that, according to the number and morphology of the chromosomes as well as to the sex determining mechanism, the considered species showed uniformity among them and with other Termitidae. With the exception of *N. opacus* ($2n=40$), the chromosomal number was $2n=42$ in four species (*D. inusitatus*, *M. strunckii*, *T. bolivianus* and *T. saltans*).

The predominant morphology was the one of the acrocentric chromosomes and the sex determining mechanism found in all analyzed species was of the $X_1X_2Y_1Y_2$ type (in males) and $X_1X_1X_2X_2$ (in females), with a multiple chromosomic association in male meiosis, in form of chain or ring, possibly originated by translocations.

Capítulo 1

Introducción General

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

El Orden Isoptera comprende un grupo de insectos exclusivamente eusociales, con características particulares por su polimorfismo, división de tareas, construcción de nidificaciones y otros aspectos biológicos y etológicos, así como por su notable importancia ecológica en ecosistemas tropicales y templados, y económica como plagas de construcciones humanas y de cultivos. Estas particularidades los convierten en interesantes objetos de estudio, aún poco conocidos en algunos aspectos.

Este Orden incluye más de 2600 especies descritas hasta el momento, distribuidas en 281 géneros, aunque se estima que, en algunas regiones geográficas, un importante porcentaje de la termitofauna es aún desconocida (Kambhampati y Eggleton 2000).

La taxonomía de Isoptera actualmente aceptada (Engel y Krishna 2004), reconoce la existencia de siete familias, separadas habitualmente en dos grupos: las no-Termitidae, tradicionalmente llamadas termitas “inferiores” (familias Mastotermitidae, Termopsidae, Hodotermitidae, Kalotermitidae, Rhinotermitidae y Serritermitidae) y las termitas de la familia Termitidae. Las no-Termitidae no constituyen un clado pero tienen varias características comunes como la estructura intestinal simple, presencia de flagelados simbióticos intestinales y realización de intercambio proctodeal de alimentos, para la transferencia de estos simbioses (Noirot 1995; Donovan *et al.* 2000).

Las Termitidae comprenden aproximadamente el 85% de los géneros descritos, con alrededor de 1900 especies que se distribuyen en siete subfamilias:

Macrotermitinae, Apicotermitinae, Termitinae, Nasutitermitinae, Sphaerotermitinae, Syntermitinae y Foraminitermitinae (Kambhampati y Eggleton 2000; Engel y Krishna 2004).

1.1- Generalidades y grupos taxonómicos de la subfamilia Termitinae.

La subfamilia Termitinae incluye algunos géneros de afinidades y posición filogenética inciertas, por lo que es considerada como posiblemente parafilética o polifilética. Su taxonomía, a nivel mundial, no se encuentra satisfactoriamente establecida, ya que algunos géneros de amplia distribución necesitan ser revisados, como *Amitermes*, *Microcerotermes* y *Termes* (Donovan *et al.* 2000; Kambhampati y Eggleton 2000; Noirot 2001; Eggleton 2001).

Tal como se halla constituida actualmente, la subfamilia Termitinae comprende especies con un régimen nutritivo muy variado (alimentadoras de suelo, de madera, de la interfase suelo- madera, de hierbas y de hojarasca), con nidos hipógeos, epígeos o arbóreos, así como especies que nidifican en la madera u ocupan secundariamente nidos de otras termitas (Kambhampati y Eggleton 2000).

En Termitinae, los individuos pertenecientes a la casta de soldados poseen mandíbulas muy desarrolladas, simétricas o asimétricas, adaptadas para morder (“bitting soldiers”) como en los géneros *Amitermes* y *Microcerotermes*, o para producir chasquidos (“snapping soldiers”), como en *Termes* y *Neocapritermes* (Deligne 1999). El desarrollo de este último tipo de mandíbulas es considerado como una de las tendencias evolutivas más conspicuas de la subfamilia. El modo en que se produjo la evolución de

estas estructuras, es uno de los puntos que aún no están aclarados, y que quizás podrían resolverse mediante un exhaustivo estudio filogenético del grupo (Donovan *et al.* 2000; Kambhampati y Eggleton 2000). Excepcionalmente, las especies de algunos géneros, de las regiones Oriental y Australiana, carecen de soldados.

Las especies de Termitinae se dividen en grupos de acuerdo a las afinidades reveladas por estudios filogenéticos basados en caracteres morfológicos y moleculares (Kambhampati *et al.* 1996; Miura *et al.* 1998; Donovan *et al.* 2000; Eggleton 2001; Noirot 2001; Bistch y Noirot 2002). Cabe aclarar que la clasificación enunciada a continuación es anterior a la separación formal de la subfamilia Foraminitermitinae (Engel y Krishna 2004), por lo que aún comprende al grupo *Foraminitermes*.

Así, se reconocen en Termitinae, los siguientes grupos:

a) Grupo *Foraminitermes*: es un clado constituido sólo por dos géneros (*Foraminitermes* y *Labritermes*) considerados como alimentadores de suelo filogenéticamente basales, que se distribuyen en las regiones biogeográficas Afrotropical y Oriental. Este grupo es considerado como posiblemente parafilético, polifilético o monofilético y actualmente forma parte de la subfamilia Foraminitermitinae (Donovan *et al.* 2000; Eggleton 2000; Noirot 2001; Engel y Krishna 2004).

b) Grupo *Cubitermes*: Comprende un clado de 26 géneros endémicos de termitas húmidas de la región Afrotropical, con nidos epígeos o hipógeos, o bien ocupantes secundarios de los nidos de otras termitas. Es uno de los grupos ecológicamente

dominantes en las selvas tropicales de esa región. Corresponde al denominado previamente grupo *Thoracotermes* (Noirot y Kovoov 1958; Eggleton 2000; Kambhampati y Eggleton 2000; Noirot 2001).

c) Grupo *Termes*: Los soldados poseen mandíbulas asimétricas (con excepción del género *Spinitermes*). Construyen nidos hipógeos, epígeos o semi- arbóreos y algunos son inquilinos comunes de los nidos de otras termitas. Tal como está constituido actualmente es un grupo considerado parafilético o polifilético, distribuido en 6 regiones biogeográficas. En la región neotropical, los 8 géneros presentes representan un rango moderadamente amplio de las formas mandibulares del grupo y de los tipos de hábitats en que se distribuyen (Kambhampati y Eggleton 2000; Eggleton 2000). Los cuatro géneros del grupo citados para Argentina son *Dihoplotes*, *Neocapritermes*, *Spinitermes* y *Termes* (Torales et al. 2005).

d) Grupo *Amitermes*: Es considerado como posiblemente parafilético, ya que comprende 22 géneros que poseen regímenes alimentarios variados, con nidos hipógeos, epígeos o semi- arbóreos, o bien ocupantes secundarios de otros termiteros. En tres géneros de las regiones Oriental y Australiana, se hallan ausentes los soldados. De los 10 géneros de distribución neotropical, tres están citados para Argentina, y dos de ellos para la Provincia de Corrientes (*Amitermes* y *Microcerotermes*) (Torales et al. 2005).

e) Grupo *Pericapritermes*: Luego del análisis de las características del tubo digestivo de Termitidae, Noirot (2001) subdivide tentativamente el grupo *Termes*, estableciendo un quinto grupo con cinco géneros distribuidos en la región Oriental y en

África: el grupo *Pericapritermes*. Esta división concuerda con el análisis del grupo *Termes- Pericapritermes* de Australia, realizado por Miller (1991) e implicaría un origen difilético de la asimetría mandibular de los soldados e incluso de las mandíbulas que producen chasquidos.

Sólo los grupos *Termes* y *Amitermes* se hallan representados en la región neotropical, con 6 géneros distribuidos en la Provincia de Corrientes. A cada uno de ellos, con excepción de *Termes*, corresponde hasta el presente una sola especie (Torales *et al.* 2005).

1.2- Distribución y aspectos biológicos de los géneros analizados.

El género *Amitermes* es de distribución pantropical, hallándose también presente en regiones subtropicales. Incluye una gran diversidad de formas (95 especies), que hacen necesaria una revisión y subdivisión del mismo. Sus representantes se localizan generalmente en ambientes abiertos, estacionalmente secos. Algunas especies construyen montículos de diversas formas y otras son totalmente subterráneas o comparten los nidos de otras termitas. *A. evuncifer*, de África, es la especie de mayor importancia económica, por ser considerada una notable plaga de raíces de diversos cultivos (Sands 1992, 1998; Eggleton 2000).

A. amifer, la especie tipo del género, es la única detectada hasta el momento en nuestro país y se distribuye en diez provincias argentinas. Se localiza tanto en montículos, sobre árboles vivos y bajo piedras o excrementos de herbívoros, como en maderas de construcciones urbanas, donde ocasionalmente produce severos daños

(Torales 2002; Torales *et al.* 2005). El nido de esta especie es subterráneo (Constantino 1999).

El género *Dihoploterme*s se ha detectado exclusivamente en Brasil y Argentina y es, hasta el momento monoespecífico, pero se estima que se encuentra subestimado por los relevamientos relativamente escasos en su área de distribución (Constantino 1999; Eggleton 2000).

D. inusitatus habita generalmente en nidos epígeos de otras Termitidae y, por sus hábitos crípticos, su biología es poco conocida (Constantino 1999; Torales *et al.* 2005).

El género *Microcerotermes* está constituido por 133 especies, que a pesar de su elevado número y distribución pantropical, presentan semejanzas consistentes entre sí, en estructura y biología. Estas especies se hallan presentes en diversos hábitats terrestres, desde selvas tropicales a desiertos. Los nidos son epigeos o arbóreos, estos últimos contruidos con grandes proporciones de cartón fecal y frecuentemente policálicos. Algunas especies son consideradas plagas de cacao, té, cocoteros, caña de azúcar y árboles frutales (Mathews 1977; Sands 1998; Constantino 1999; Eggleton 2000).

En tres provincias del nordeste argentino se halla presente la especie tipo, *M. strunckii*, que nidifica sobre árboles vivos y muertos, así como en techos, paredes y cercas de viviendas rurales. Esta especie construye delgados túneles de cartón que forman intrincadas redes sobre los árboles y otros sustratos colonizados (Torales 2002; Torales *et al.* 2005).

El género *Neocapritermes* es de distribución neotropical y sus 17 especies se encuentran en diversos tipos de ambientes como bosques y sabanas. Sus hábitos son predominantemente subterráneos (Mathews 1977; Constantino 1998, 1999).

N. opacus es la única especie de este género citada para Argentina (Misiones, Corrientes, Chaco y Formosa), donde se localiza en nidos de otras Termitidae, entre raíces de árboles vivos, dentro y debajo de troncos caídos, en paredes de adobe, bajo excrementos de ganado y en túneles sobre suelos arenosos (Torales *et al.* 2005).

El género *Spinitermes* se distribuye en América del Sur, y sus seis especies son halladas en el suelo o en el interior de nidos construidos por otras termitas, especialmente las del género *Cornitermes* (Mathews 1977; Constantino 1999).

S. brevicornutus ha sido detectada en Corrientes, en el interior de montículos de otras Termitidae (Torales *et al.* 2005).

El género *Termes* no se encuentra aún bien definido y necesita ser analizado exhaustivamente (Constantino 1999; Kambhampati y Eggleton 2000). Luego de una revisión de las especies de Australia, Miller (1991) transfiere las mismas a otros géneros y lo mismo podría ocurrir con especies de otros países (Constantino 1999). *Termes* comprende 27 especies distribuidas en todas las regiones tropicales del mundo, que construyen diferentes tipos de nidos, como algunos epigeos realizados con una mezcla de suelo y cartón fecal hasta construcciones en el interior o alrededor de troncos, con cartón de madera triturada (Mathews 1977; Sands 1998; Kambhampati y Eggleton 2000).

En Argentina, *T. bolivianus* ha sido detectada sobre árboles vivos y madera muerta parcialmente degradada, *T. nigrinus* en nidos epigeos y aberturas de madera en viviendas urbanas y *T. saltans* en montículos, dentro de construcciones realizadas por las termitas sobre postes y bajo troncos caídos (Torales 2002; Torales *et al.* 2005).

1.3- Fundamentación y objetivos del estudio realizado.

En los insectos sociales, las variaciones fenotípicas intraespecíficas, derivadas del polimorfismo social, hacen que los estudios sistemáticos clásicos, basados casi exclusivamente en caracteres morfológicos externos, resulten dificultosos y, en algunos casos, insuficientes para dilucidar distintos interrogantes (Howse y Clément 1981; Noirot 1995).

Es por ello que, cada vez con mayor frecuencia, se incorporan a los estudios de sistemática biológica otro tipo de caracteres, como los anatómicos, embriológicos, citológicos, fisiológicos, cromosómicos, moleculares, ecológicos, biogeográficos, etc. (Lanteri *et al.* 2005). Ellos adquieren importancia determinante para la resolución de los problemas existentes, utilizando diferentes técnicas de análisis que permiten reconocer y describir especies, así como inferir relaciones de parentesco entre diferentes grupos de organismos.

Son precisamente dos de estas herramientas, el análisis comparado de la anatomía intestinal de los individuos de las diferentes castas y los estudios citogenéticos, los que se aplican en el presente trabajo, con el fin de contribuir a esclarecer cuestiones biológicas, taxonómicas y filogenéticas de las especies de la

subfamilia Termitinae distribuidas en la Provincia de Corrientes, algunas de las cuales son aún pobremente conocidas.

El presente estudio abarca a obreras, soldados y reproductores de este grupo taxonómico, a través del desarrollo de los siguientes objetivos:

a) Incluir a cada especie en el grupo alimentario correspondiente de la clasificación reconocida para isópteros, en base a los caracteres morfológicos seleccionados.

b) Analizar la morfología del tubo digestivo y ornamentaciones quitinosas internas de los órganos de importancia taxonómica, en individuos de las distintas castas y especies.

c) Inferir las posibles influencias del modo de alimentación de los individuos de cada casta y del tipo de alimentos crudos consumidos por cada especie en la configuración del tubo digestivo, estableciendo semejanzas y diferencias.

d) Describir la dotación cromosómica de las especies comprendidas en esta subfamilia.

Capítulo 2

Determinación de Grupos Alimentarios

2.1- INTRODUCCIÓN.

2.1.1- Importancia de la asignación de grupos alimentarios.

El orden Isoptera constituye un grupo de gran uniformidad en su conformación externa, en comparación con otros insectos. Dicha característica es especialmente notable en la casta de obreras, donde la diferenciación de géneros o especies, en base a caracteres anatómicos externos exclusivamente, resulta a menudo dificultosa. Por ello, al quedar en evidencia su notable diversidad trófica y la variedad de formas intestinales existentes en termites, se adoptan estos caracteres como valiosos auxiliares taxonómicos. Asimismo, se propone que estas características podrían ser consideradas las diversificaciones evolutivas más importantes del orden, en correlación con la evolución de sus simbiontes intestinales (Noirot 1995; Bignell 2000; Nalepa *et al.* 2001).

Hasta el momento, no se han determinado claramente los principios que expliquen los procesos evolutivos que dieron origen a esta variedad de morfologías intestinales. El tipo de alimento ingerido, y especialmente la proporción de humus contenida en el sustrato alimentario, se consideran como posibles factores condicionantes del tamaño relativo y del desarrollo del canal alimentario de obreras de termites, especialmente del intestino posterior, para adaptarlos a operar exitosamente en los límites de la eficiencia digestiva (Noirot 1992; Bignell 1994, 2000). Ante esta notable diversidad, es importante determinar los sustratos alimentarios consumidos por cada especie para correlacionarlos posteriormente con su estructura intestinal.

Asimismo, desde el punto de vista ecológico, resulta valiosa la diferenciación de las especies de termitas en grupos funcionales, de acuerdo a sus hábitos nutricionales, a fin de reconocer e interpretar su rol en los ecosistemas tropicales y subtropicales (Eggleton y Bignell 1995). Su participación es fundamental, por lo que las termitas son consideradas “ingenieros de los ecosistemas” del suelo, ejerciendo una notable influencia en su estructura y propiedades físicas y químicas (Lavelle *et al.* 1997; Bignell y Eggleton 2000; Holt y Lepage 2000). Estos insectos intervienen activamente en la descomposición del material ligno- celulósico como consumidores primarios y descomponedores, ya que se alimentan de un amplio rango de material vegetal en diferentes estados de descomposición, desde plantas vivas a materia orgánica del suelo (Wood 1978; Sleaford *et al.* 1996; Bignell y Eggleton 2000).

De acuerdo a Primanda *et al.* (2005), en términos de roles ecológicos, es más importante la diversidad de grupos funcionales de termitas, que la riqueza específica.

2.1.2- Estudios previos sobre la identificación de hábitos nutricionales.

Los diversos intentos de determinación de regímenes alimentarios se hallan tradicionalmente basados en observaciones cualitativas referidas a los datos biológicos conocidos de cada especie o género, como los sitios de hallazgo a campo, características del nido, alimentos almacenados en los mismos, color del abdomen, etc. (Martius 1994; de Souza y Brown 1994; Eggleton *et al.* 1995, 1996, 1997). Las características de las mandíbulas de obreras son también reconocidas como adaptaciones ecológicas al tipo de nutrientes consumidos, tanto en la estructura de los dientes apicales y marginales como de la placa molar, y son utilizadas para la

diferenciación de grupos alimentarios (Sands 1965; Deligne 1966; Fontes 1987 a y b; Primanda *et al.* 2005).

Otros estudios utilizan el método de análisis de isótopos estables del C y N, para revelar los sustratos alimentarios consumidos (Boutton *et al.* 1983; Lepage *et al.* 1993; Tayasu *et al.* 1997, 1998).

El análisis del contenido intestinal es, asimismo, un método frecuentemente utilizado en diversos grupos de animales para la identificación de hábitos alimentarios. En isópteros, el análisis de Sleaford *et al.* (1996) constituye el primer intento de sistematizar y cuantificar los resultados de las observaciones del contenido intestinal, para definir claramente los grupos alimentarios a que pertenecen las distintas especies. Estos autores elaboran una clasificación jerárquica de las especies, de acuerdo a los ítems hallados en su contenido intestinal y a las proporciones en que los mismos se hallan presentes, desde las especies humívoras o alimentadoras de suelo hasta las xilófagas o alimentadoras de madera. Posteriormente comparan los datos del análisis del contenido intestinal con la clasificación funcional de grupos alimentarios existente previamente (Eggleton *et al.* 1995, 1996, 1997), y constatan una gran heterogeneidad interespecífica, aún dentro de los grupos alimentarios considerados como “bien definidos”. Tal es el caso de las especies alimentadoras de madera, grupo al cual proponen subdividir, en base a la mayor o menor proporción de fragmentos de tejidos vegetales o materia orgánica macerada hallada en el intestino, en alimentadores de madera humificada y alimentadores de madera no degradada.

El método desarrollado por Sleaford *et al.* (1996) fue modificado por Donovan *et al.* (2001), para simplificar y generalizar su uso, poniendo énfasis en los ítems más fácilmente identificables del contenido intestinal y correlacionando estos resultados con

caracteres morfológicos externos y del tubo digestivo. Como resultado de esos análisis, clasifican a las termitas en cuatro grupos alimentarios estandarizados, basados en un gradiente de humificación del recurso ingerido. En él, los diferentes alimentos consumidos por las termitas se ordenan en una secuencia que va desde las plantas vivas, un recurso de alta calidad pero distribuido en forma de parches, ubicado en un extremo de dicho gradiente, hasta la materia orgánica dispersa en el suelo, de baja calidad como alimento pero muy abundante, en el otro extremo. Estos autores elaboran finalmente una clave, basada en los caracteres analizados, para la asignación de las distintas especies de isópteros a uno de los cuatro grupos alimentarios establecidos.

El grupo alimentario I, ubicado en el extremo menos humificado del gradiente, comprende a las no- Termitidae que consumen madera muerta y hierbas; el grupo II contiene a las Termitidae con un amplio rango de hábitos alimentarios (madera muerta, hierbas, hojarasca, y microepífitos); el grupo III incluye a las Termitidae que se nutren de las capas superiores del suelo ricas en materia orgánica y el grupo IV contiene a las Termitidae consideradas como verdaderas alimentadoras de suelo, que ingieren aparentemente suelo mineral, localizadas en el punto de máxima humificación de los materiales ligno- celulósicos (Donovan *et al.* 2001).

Sin embargo, en la clasificación de grupos alimentarios de isópteros no pueden establecerse límites netos entre uno y otro tipo de dieta ya que a través del análisis de contenidos intestinales se ha podido determinar que difícilmente la alimentación de dos especies sea idéntica, ya que ocurren superposiciones y variaciones entre los ítems consumidos y las proporciones en que los mismos aparecen en el intestino de obreras (Sleaford *et al.* 1996).

2.1.3- Objetivo.

El objetivo de este capítulo es el de determinar a cuales de los grupos alimentarios establecidos para termites pertenecen las especies de Termitinae comprendidas en este trabajo, para relacionar posteriormente las características del tubo digestivo descritas en el Capítulo 3, con el tipo de alimento consumido y reconocer las posibles adaptaciones de la morfología intestinal a la dieta de cada especie.

2.2- MATERIALES Y MÉTODOS.

2.2.1- Material biológico.

Los ejemplares analizados corresponden a obreras de las ocho especies de la subfamilia Termitinae citadas para la Provincia de Corrientes (Argentina) (Torales *et. al* 2005):

- *Amitermes amifer* Silvestri, 1901
- *Dihoplotermes inusitatus* Araujo, 1961
- *Microcerotermes strunckii* (Sörensen, 1884)
- *Neocapritermes opacus* (Hagen, 1858)
- *Spinitermes brevicornutus* (Desneux, 1904)
- *Termes bolivianus* (Snyder, 1926)
- *Termes nigritus* (Silvestri, 1901)
- *Termes saltans* (Wasmann, 1897)

Los ejemplares fueron fijados en solución FAA (formol: alcohol: ácido acético) y conservados posteriormente en alcohol 80%. Las muestras de las cuales provienen estos individuos fueron determinadas taxonómicamente por la Lic. Gladys J. Torales y el Lic. Juan M. Coronel y se depositaron en la colección de Isoptera (FACENAC) de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad Nacional del Nordeste (Corrientes, Argentina).

2.2.2- Caracteres analizados.

Se analizaron diversos caracteres morfológicos externos y del tubo digestivo, que se correlacionan con los cuatro grupos alimentarios de isópteros establecidos por Donovan *et al.* (2001).

Los seis caracteres considerados, con sus diferentes estados, son:

- Forma del pronoto en vista lateral: a) con el margen frontal plano en línea con el resto, b) casi aplanado o levemente convexo pero con el margen anterior elevado como un borde, c) en forma de “silla de montar”, con el lóbulo anterior y el posterior de tamaños variables, así como el ángulo de inflexión entre las superficies de los mismos.
- Desarrollo de las crestas de la placa molar de la mandíbula derecha: a) prominentes, b) cóncavas, c) muy reducidas, d) ausentes.
- Sitio de unión de los tubos de Malpighi a la pared intestinal: a) en la interfase mesenterón- proctodeo, b) anteriormente en el mesenterón, a cierta distancia del inicio del proctodeo.
- Número de tubos de Malpighi: a) más de ocho, b) ocho, c) cuatro, d) dos.
- Pliegues del segundo segmento proctodeal o válvula entérica predominantemente ($\geq 50\%$): a) esclerotizados, b) no esclerotizados, c) reducidos, d) no desarrollados.
- Pared membranosa de la válvula entérica entre pliegues: a) sin espinas ni espículas, b) armada con diminutas espinas o espículas, c) armada con cortas espinas o espículas, d) armada con largas espinas o espículas.

2.2.3- Métodos utilizados.

Los ejemplares, cuyo número varió entre cinco y diez obreras de cada especie, fueron disecados bajo microscopio estereoscópico, a fin de extraer la mandíbula derecha y las secciones intestinales correspondientes al segmento mixto y segundo segmento proctodeal. Para la descripción y toma de fotografías de mandíbulas, se seleccionaron aquellos ejemplares en los cuales las estructuras de la placa molar no evidenciaban desgaste.

Las mandíbulas fueron montadas con su borde cortante hacia arriba y deshidratadas mediante serie progresiva de alcoholes. Luego se aplicó el método del punto crítico de desecación y metalización con oro. Las fotografías fueron realizadas con microscopio electrónico de barrido (MEB) Jeol JMS 5800 LV del Servicio de Microscopía Electrónica de la UNNE.

La forma del pronoto fue observada bajo microscopio estereoscópico.

Los segmentos correspondientes a la unión de los tubos de Malpighi fueron montados en glicerina y esquematizados con cámara clara adosada a microscopio estereoscópico.

Las válvulas entéricas fueron disecadas, montadas en preparaciones microscópicas y fotografiadas, tal como se describe en el Capítulo 3.

2.3 – RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

2.3.1- Análisis de los caracteres morfológicos.

De los seis caracteres morfológicos analizados para la asignación de grupos alimentarios, cuatro resultaron uniformes en todas las especies consideradas, y en los dos restantes se registraron variaciones interespecíficas.

La forma del pronoto en vista lateral fue, en todas las especies, similar a la de una “silla de montar”, con dos lóbulos bien definidos, siendo el anterior de mayor tamaño que el posterior.

Los tubos de Malpighi se hallaron presentes en número de cuatro, lo cual corresponde a las características de la familia Termitidae, donde la cantidad de tubos excretores presentes nunca es mayor a este número (Noirot y Noirot- Timothée 1969).

Los dos caracteres antes mencionados son los que permiten diferenciar, en la clave elaborada por Donovan *et al.* (2001), a las especies de la familia Termitidae, de las no- Termitidae, ya que corresponden a autoapomorfías de Termitidae, propuestas por estudios filogenéticos basados en caracteres morfo- anatómicos (Donovan *et al.* 2000; Bitsch y Noirot 2002).

El sitio de unión de los tubos de Malpighi a la pared intestinal se localizó en el límite entre el mesenterón y el proctodeo en todas las especies consideradas. Este carácter difiere sólo en la subfamilia Apicotermitinae, donde los tubos se unen a nivel del mesenterón (Noirot 2001; Bitsch y Noirot 2002).

El desarrollo de las crestas de la placa molar de la mandíbula derecha fue variable en las distintas especies (Tabla 1).

En *A. amifer*, la placa molar presentó una superficie cóncava y con cinco crestas transversales moderadamente desarrolladas (Fig. 1). Dentro del género *Amitermes*, Sands (1998) registra notables variaciones en las características de esta placa, con crestas prominentes a muy reducidas que varían su número entre cinco y once. Estas variaciones podrían corresponder a diferencias en su régimen nutricional (Sands 1992, 1998; Noirot 2001).

Se constató que la placa molar de *D. inusitatus* es cóncava y sin crestas desarrolladas, con rebordes laterales marcados (Fig. 2). Morfologías similares han sido descritas en géneros pertenecientes a diferentes subfamilias de Termitidae (Apicotermatinae, Termitinae y Nasutitermitinae). Corresponden a adaptaciones para la alimentación de suelo y funcionan como “cucharas” tomando pequeñas porciones de humus que son posteriormente ingeridas (Sands 1965, 1998; Deligne 1966; Fontes 1987 a y b; Donovan *et al.* 2000).

Las crestas prominentes y numerosas sobre la placa molar plana, observadas en *M. strunckii* (Fig. 3), son características de las termitas que se alimentan de madera poco alterada, y participan en la trituración de las fibras vegetales más duras (Deligne 1966; Fontes 1987 b; Donovan *et al.* 2000). En esta especie se contabilizaron siete crestas. El género *Microcerotermes* exhibe cierta uniformidad en las características de la placa molar, ya que otras especies previamente analizadas presentan estructuras similares a las de *M. strunckii*, aunque con un número variable de crestas (entre seis y ocho) (Deligne 1966; Sands 1998).

En la mandíbula derecha de *N. opacus* fue reconocida una placa molar cóncava, con seis o siete crestas poco desarrolladas, aunque nítidamente visibles (Fig. 4). Este

género es incluido por Deligne (1966) entre los que poseen crestas masticatorias fuertes, pero no nombra las especies examinadas. En la subfamilia Nasutitermitinae, estructuras semejantes a las observadas en *N. opacus* corresponden a termites que se alimentan de material vegetal blando o madera en descomposición (Fontes 1987 b).

En las tres especies del género *Termes* (Figs. 5- 7) y en *S. brevicornutus* (Fig. 8), se verificó que la placa molar es cóncava, con crestas vestigiales muy poco notables. Dentro de la subfamilia Termitinae, se describe una morfología similar para la placa molar de *T. hospes* (Deligne 1966). En la subfamilia Nasutitermitinae, se han asignado estas características, junto con la de ausencia de crestas molares, a distintos géneros geófagos y a otros que ingieren grandes cantidades de material vegetal degradado mezclado con suelo y que poseen la capacidad de explorar otras fuentes de alimento (Fontes 1987 b).

La ornamentación interna de la válvula entérica (Tabla 1), descrita detalladamente en el capítulo 3, presentó pliegues no esclerotizados, con la excepción de *D. inusitatus* donde la esclerotización fue parcial. En ninguna de las especies examinadas se diferenciaron ornamentaciones entre los pliegues de la válvula.

2.3.2- Asignación de grupos alimentarios.

En base a las características antes descriptas, las especies consideradas fueron asignadas a tres de los grupos alimentarios reconocidos para termites (Tabla 1).

En el grupo II se incluyó a *M. strunckii*. Esta asignación concuerda con datos previos referidos a esta especie, y a otras del mismo género, que les atribuyen un

régimen alimentario xilófago, consumiendo tejidos vegetales lignificados secos provenientes de raíces, ramas y troncos de árboles y arbustos, e incluso a veces de árboles vivos (Mathews 1977; Roonwal 1978, citado por Wilcken y Raetano 1998; Constantino 1991; de Souza y Brown 1994; Torales 1998; Constantino 1999; Torales *et al.* 2005).

A. amifer fue asignada al grupo III (Tabla 1), que incluye especies que se alimentan de las capas superiores del suelo, ricas en materia orgánica y poseen un volumen significativo de tejidos vegetales reconocibles en su contenido intestinal. Las referencias previas a los hábitos nutricionales de esta especie mencionan a la madera triturada, detritos vegetales y probablemente hojarasca como sustratos alimentarios (Torales *et al.* 1997; Torales 1998; Constantino 1999), es decir que concuerdan con el grupo asignado.

Sin embargo, distintas especies del género *Amitermes* han sido incluidas previamente tanto en el grupo II como en el grupo III, debido a variaciones en los caracteres considerados para la determinación de grupos alimentarios. En general, *Amitermes* se considera uno de los géneros de Termitidae que se alimentan de sustratos más humificados que la madera sana, especialmente de madera muy degradada (Donovan *et al.* 2001; Primanda *et al.* 2005).

También en el grupo III se incluyó a *N. opacus*, que consume detritos vegetales, trozos de madera degradada y deyecciones de herbívoros, contribuyendo a la transformación de la madera caída en suelo mineral, aunque en Brasil, esta especie consume raíces de árboles vivos de *Eucalyptus* sp. (Mathews 1977; Torales *et al.* 1997, 2005; Torales 1998; Wilcken y Raetano 1998). Las especies de este género han sido

señaladas como alimentadoras intermedias o de la interfase madera- suelo o de suelo (de Souza y Brown 1994; Constantino 1999; Noirot 2001; Davies 2002). *N. angusticeps* se incluye en el mismo grupo (Primanda *et al.* 2005).

El grupo alimentario asignado a *S. brevicornutus* fue asimismo el grupo III. De acuerdo a los escasos datos que se poseen sobre su ecología nutricional, esta especie consume suelo y materia orgánica (Torales *et al.* 2005). Primanda *et al.* (2005) adjudican, de igual manera, el grupo III a *S. trispinosus*.

Si bien las tres especies del género *Termes* se incluyeron también en el grupo III, los registros previos de los alimentos consumidos por cada una de ellas son diferentes. Para *T. bolivianus* se consignan árboles vivos, árboles secos en pie y madera degradada; para *T. nigrinus*, materia orgánica y madera de edificaciones y, en el caso de *T. saltans*, detritos vegetales y humus (Mathews 1977; Torales *et al.* 1997, 2005; Torales 1998). Otras especies de este amplio género son consideradas alimentadoras intermedias (*T. hospes*, *T. hispaniolae*, *Termes* spp.), o de suelo (*T. basalis*) (Mathews 1977; de Souza y Brown 1994; Sleaford *et al.* 1996; Martius *et al.* 1999; Constantino 1991, 1999; Donovan *et al.* 2000; Noirot 2001; Davies 2002). Primanda *et al.* (2005) incluyen a *T. propinquus* en el grupo alimentario III.

Se constató, al menos para el género *Termes*, que a especies con caracteres semejantes, que motivan su inclusión en un mismo grupo alimentario, pueden corresponder sustratos de alimentación diferentes.

La única especie que resultó asignada al grupo IV fue *D. inusitatus*, que consume materia orgánica del suelo y humus (Mathews 1977; Torales 1998; Davies 2002; Torales *et al.* 2005). Hasta el momento, no se había realizado una determinación del grupo alimentario de *Dihoplotermes*, por lo que este es el primer dato para el género. Si bien se reporta la inclusión de especies de los grupos *Amitermes* y *Termes* de otras regiones biogeográficas en el grupo alimentario IV, las mismas son escasas (Donovan *et al.* 2001) y, entre los géneros sudamericanos de Termitinae, *Dihoplotermes* sería el primero incluido en el mencionado grupo.

Las asignaciones realizadas se correspondieron, en su mayoría, con las referencias bibliográficas previas, aunque el grupo III, que incluye a la mayoría de las Termitinae analizadas, parece contener una agrupación bastante diversa y heterogénea de especies.

Por ello se propone realizar, dentro del grupo III, una subdivisión de acuerdo a las características de la placa molar de cada especie. Así, en un subgrupo III A se ubicarían las especies con crestas molares cóncavas (*A. amifer* y *N. opacus*), las cuales poseen espectros relativamente amplios de sustratos alimentarios, incluyendo madera poco degradada. El subgrupo III B comprendería a las especies que poseen crestas molares muy reducidas (*S. brevicornutus* y las tres especies del género *Termes*), las que consumen generalmente sustratos con mayor grado de humificación, aunque para dos de ellas (*T. bolivianus* y *T. nigrinus*) se ha consignado también el consumo de madera poco degradada.

De acuerdo a esta clasificación, se puede establecer que las especies de Termitinae presentes en la provincia de Corrientes constituyen un grupo de gran

diversidad trófica, que abarca un amplio rango en el gradiente de humificación del sustrato alimentario (Fig. 9).

2.3.3- Posible esquema evolutivo de los grupos alimentarios de Termitinae.

Con respecto a la posición evolutiva de los diferentes grupos alimentarios, en general, las termitas más derivadas filogenéticamente se ubican hacia el extremo más humificado del gradiente. Esto indica una tendencia general desde la alimentación de madera, considerada como el estado plesiomórfico para este orden, hasta la alimentación de suelo, a través del tiempo evolutivo (Noirot 1992; Bignell 1994; Donovan *et al.* 2001; Eggleton y Tayasu 2001).

La alimentación de madera (grupo I) es probablemente basal en isópteros, ya que es la que poseen los blatoideos considerados actualmente como el mejor modelo de la condición ancestral de termitas, las cucarachas alimentadoras de madera del género *Cryptocercus* (Eggleton 2001).

La alimentación de suelo es una importante adquisición surgida a partir del uso del suelo como material de nidificación. Esta innovación es considerada basal a todas las subfamilias de Termitidae (con excepción de Macrotermitinae, que desarrolló un íntimo mutualismo con basidiomicetes) (Eggleton y Tayasu 2001), aunque también ha sido postulado que la misma habría surgido independientemente, al menos en cuatro líneas evolutivas diferentes (Noirot 1992; Eggleton *et al.* 1994; Bignell 2000). Las termitas alimentadoras de suelo son organismos clave en el recambio de la biomasa en ecosistemas tropicales, principalmente en selvas, donde constituyen una gran proporción de la termitofauna (Wood 1988; Eggleton *et al.* 1995, 1997). Es precisamente en estos hábitats donde se alcanzan las dos condiciones necesarias para la

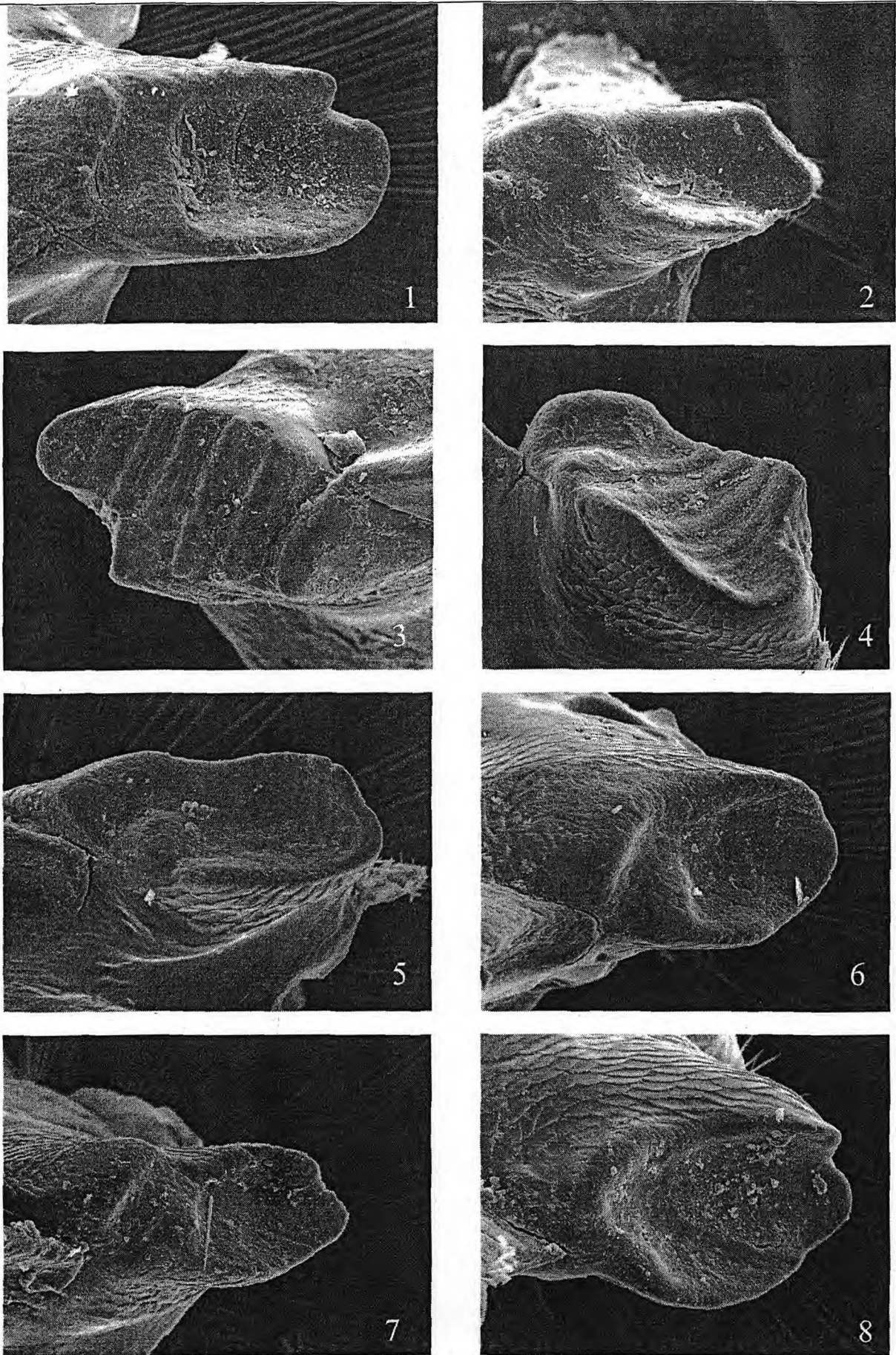
optimización de este tipo de alimentación: suelo húmedo e importantes aportes orgánicos al mismo (Bignell 1994). Aunque el material humificado es considerado de menor calidad, este hábito permitiría escapar a la competencia por los recursos alimentarios, que se manifiesta en las especies xilófagas o forrajeras (Bignell 1994; Bignell y Eggleton 2000).

Dentro de la alimentación de suelo, el estado basal correspondería al grupo III, en el que se incluyen las termitas que se alimentan sólo o predominantemente del suelo que se halla debajo o dentro de troncos caídos, o de madera muy degradada que se vuelve de textura friable y similar a la del suelo, siendo aproximadamente equivalentes a las alimentadoras intermedias o de la interfase madera- suelo (de Souza y Brown 1994; Eggleton *et al.* 1997; Donovan *et al.* 2001). Este es un grupo de termitas ampliamente distribuido y con un importante número de especies sudamericanas, la mayoría de las cuales pertenecen a la subfamilia Nasutitermitinae (Eggleton y Tayasu 2001). Seis de las especies comprendidas en este trabajo, se incluyen en esta categoría (*A. amifer*, *N. opacus*, *S. brevicornutus*, *T. bolivianus*, *T. nigrinus* y *T. saltans*), considerada basal para la familia Termitidae (Fig. 10).

Posteriormente, a partir de formas pertenecientes al grupo III, un cierto número de especies dentro de las subfamilias Termitinae y Nasutitermitinae habrían readquirido el hábito de la alimentación de madera muerta, hierbas, hojarasca y microepífitos, constituyendo el grupo II de Donovan *et al.* (2001). La única especie analizada que habría regresado a la capacidad de digestión de madera es *M. strunckii* (Fig. 10).

También a partir del grupo III, algunas especies de las subfamilias Apicotermatinae, Nasutitermitinae y Termitinae, habrían adquirido la capacidad de consumir exclusivamente suelo mineral y de asimilar los elementos del suelo de más

difícil digestión. Estas especies son las incluidas en el grupo IV de Donovan *et al.* (2001), y son más abundantes en las selvas tropicales y sabanas de África. *D. inusitatus* resultó la única Termitinae analizada que se habría especializado en la ingestión de suelo mineral (Fig. 10).



Figuras 1- 8: Placas molares de la mandíbula derecha de obreras de Termitinae. 1. *Amitermes amifer*, 2. *Dihoplotermes inusitatus*, 3. *Microcerotermes strunckii*, 4. *Neocapritermes opacus*, 5. *Termes nigritus*, 6. *Termes saltans*, 7. *Termes bolivianus*, 8. *Spinitermes brevicornutus*. Barra: 0,05 mm.

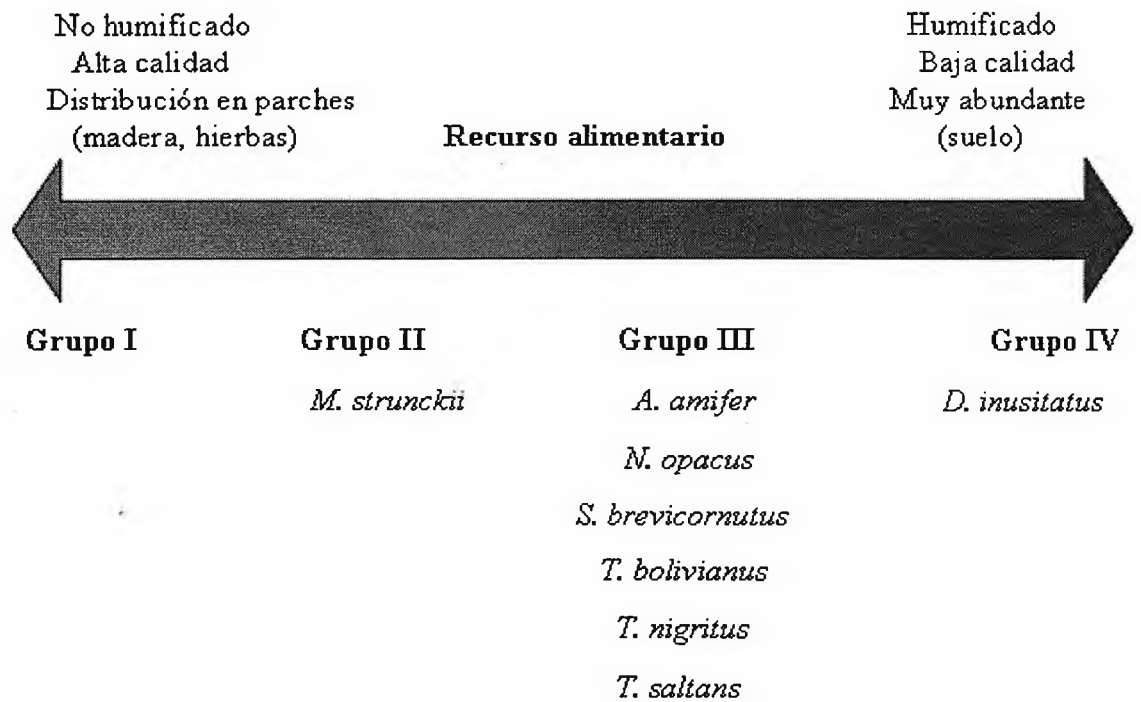


Figura 9. Asignación de grupos alimentarios de Termitinae, en relación al grado de humificación del recurso alimentario.

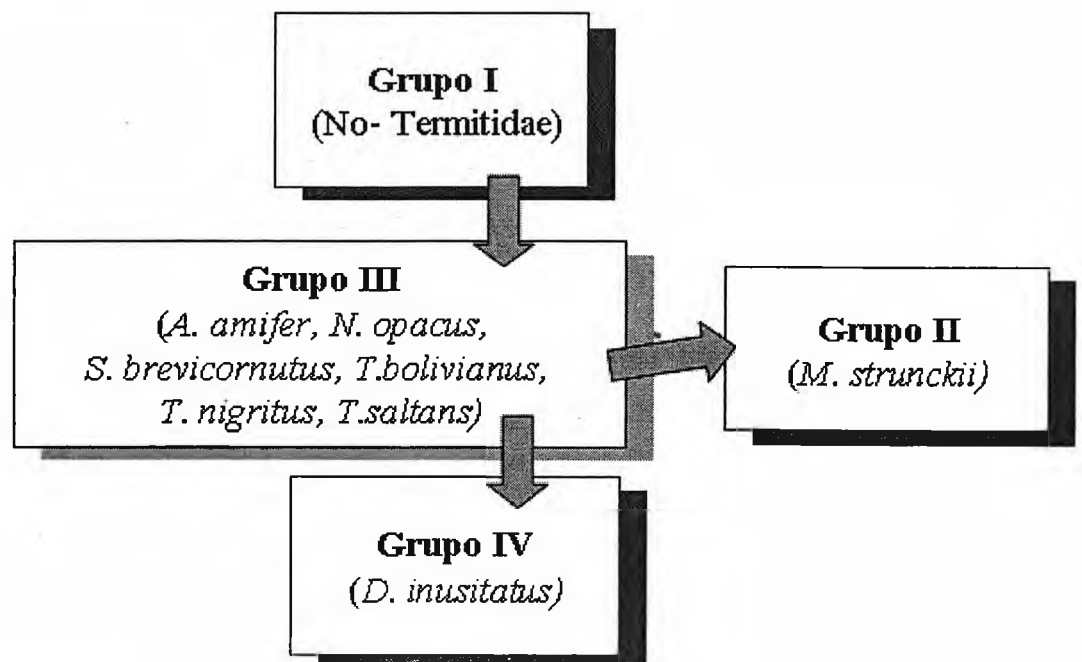


Figura 10. Posible esquema evolutivo de los grupos alimentarios asignados a las especies de Termitinae.

Tabla 1. Características de la placa molar y de la ornamentación interna de la válvula entérica de obreras de Termitinae, y grupos alimentarios asignados.

Especies	Crestas de la placa molar de la mandíbula derecha	Esclerotización de los pliegues de la válvula entérica	Grupo alimentario asignado
<i>A. amifer</i>	Cóncavas	No esclerotizados	III
<i>D. inusitatus</i>	Ausentes	Parcialmente esclerotizados	IV
<i>M. strunckii</i>	Prominentes	No esclerotizados	II
<i>N. opacus</i>	Cóncavas	No esclerotizados	III
<i>S. brevicornutus</i>	Muy reducidas	No esclerotizados	III
<i>T. bolivianus</i>	Muy reducidas	No esclerotizados	III
<i>T. nigrinus</i>	Muy reducidas	No esclerotizados	III
<i>T. saltans</i>	Muy reducidas	No esclerotizados	III

Capítulo 3

Configuración del Tubo Digestivo

3.1- INTRODUCCIÓN.

3.1.1- Importancia de los estudios de la anatomía intestinal de isópteros.

Durante la realización de estudios poblacionales o ecológicos de termitas, una de las mayores dificultades es la identificación de muestras compuestas, integradas sólo por obreras provenientes de nidos o de galerías subterráneas. Por ello, como se ha enunciado en el capítulo anterior, actualmente se reconoce la importancia de los caracteres de obreras en taxonomía.

Para la identificación de obreras se utilizan principalmente la dentición de las mandíbulas, las proporciones de piezas del exoesqueleto y su pilosidad, así como el número de espolones tibiales. Sin embargo, estos caracteres se hallan sujetos a deterioro, desgaste o pérdida por diversas circunstancias durante la vida de los individuos. Algunos de los caracteres mandibulares son además considerados convergentes en grupos no relacionados, especialmente en los que se alimentan de suelo (Sands 1965, 1998; Deligne 1966; Fontes 1987 a, 1992; Donovan *et al.* 2000).

Es por ello que la configuración del tubo digestivo de obreras, así como la disposición “in situ” de los diferentes segmentos y órganos que lo componen, la cual presenta patrones diferenciales para los distintos géneros, son considerados de gran valor en taxonomía y utilizados cada vez más frecuentemente para la definición de familias, subfamilias, géneros y especies, principalmente en la familia Termitidae (Grassé y Noirot 1954; Noirot y Kovoov 1958; Kovoov 1969, 1971; Noirot y Noirot-Timothee 1969; Sands 1972, 1992, 1998; Johnson 1979; Fontes 1985, 1986; Uys 1994 a y b; Donovan 20002).

Además, algunos de los caracteres intestinales son considerados de importancia filogenética, como la presencia de un segmento mixto en la unión mesenterón-proctodeo y de un surco entre el primer y segundo segmento proctodeal, la ubicación de la armadura del segundo segmento proctodeal en el lumen del órgano, el número y sitio de unión de los tubos de Malpighi, entre otros (Donovan *et al.* 2000; Noirot 2001; Bitsch y Noirot 2002).

3.1.2- Antecedentes.

Desde los inicios del siglo XX, se pusieron en evidencia diferencias en la disposición “in situ” o enrollamiento del tubo digestivo de obreras de isópteros, pero sin que se establecieran suficientes detalles como para que estas características pudieran ser utilizadas en la identificación de géneros (Holmgren 1909). A partir de estas primeras observaciones, los conocimientos referidos al tracto digestivo de isópteros se han incrementado notablemente.

En las seis familias de no- Termitidae, la anatomía y disposición “in situ” del tubo digestivo es bastante uniforme (Platania 1938; Baccetti 1962; Noirot y Noirot-Timothee 1969; Grassé 1982; Czolij *et al.* 1984; Nel *et al.* 1987; Costa- Leonardo 1995; Barsotti y Costa-Leonardo 2000 a, b). Sin embargo, estudios más detallados establecen una serie de caracteres útiles en taxonomía y filogenia (Noirot 1995; Godoy y Torales 1996; Sands 1998).

Para Termitidae, Johnson (1979) destaca el valor taxonómico de la disposición “in situ” del tubo digestivo de obreras, particularmente en las subfamilias Termitinae y Apicotermitinae. Esta importancia queda en evidencia a través del extenso estudio de la anatomía intestinal de 122 géneros de Termitidae, realizado por Noirot (2001), quien

enfatisa las diferencias y semejanzas entre los grupos de cada subfamilia, así como también entre géneros, y su relevancia para la filogenia de la familia.

En la subfamilia Macrotermitinae, su valor taxonómico es limitado debido a la uniformidad existente (Kovoor 1971; Noirot 2001).

Dentro de las subfamilias Nasutitermitinae y Syntermitinae, un estudio comparado de la anatomía intestinal de 21 géneros procedentes de África, Australia y América del Sur establece los grupos: *Syntermes* (actualmente en Syntermitinae), *Nasutitermes* y *Postsubulitermes* (Kovoor 1969), confirmados por el análisis de Noirot (2001). Para estas mismas subfamilias, el análisis de los 31 géneros neotropicales permite agregar los grupos *Convexitermes*, *Cyranotermes* y *Angularitermes* (Fontes 1987 a y b, 1998). A estos estudios se agregan otros aportes para las especies de la región Neotropical, como los de Mathews (1977), Moraes *et al.* (1990), Martegani y Torales (1994), Constantino (1994, 1995, 1997), Roisin (1995).

Para la definición de la subfamilia Apicotermitinae, Grassé y Noirot (1954), utilizan la inserción de los tubos de Malpighi sobre el mesenterón, proximalmente al límite proctodeal. Este carácter es considerado como una autoapomorfía del grupo y la mejor manera de definir a esta subfamilia (Bitsch y Noirot 2002). Sands (1972), Mathews (1977), Fontes (1985, 1986, 1992) y Donovan (2002) asignan a las características del tubo digestivo un gran valor en la diagnosis de géneros pertenecientes a este grupo de insectos.

Con respecto a la subfamilia Termitinae, la mayoría de los estudios del tubo digestivo de obreras se hallan referidos a géneros y especies de otras regiones biogeográficas. Así, Noirot y Kovoor (1958) analizan comparativamente el tubo digestivo de 19 géneros africanos y diferencian sólo los grupos *Thoracotermes* y *Cubitermes*, dado que dicho estudio no incluye a los géneros que correspondían en ese

momento, a la subfamilia Amitermitinae (actualmente subdividida en Apicotermitinae y Termitinae). La anatomía intestinal de *Microcerotermes edentatus* y *M. parvus* es descrita por Kovoov (1959) y la del género *Tuberculitermes* por Deligne (1971).

Los trabajos de revisión de Miller (1991) para las especies australianas del grupo *Termes-Capritermes* y de Sands (1992) acerca del género *Amitermes* en África y Medio Oriente, así como las descripciones de los géneros africanos *Batillitermes* y *Lepidotermes* (Uys 1994 a y b), comprenden caracteres del tubo digestivo en la diagnosis de nuevos géneros y especies de esta subfamilia.

El extenso análisis del tubo digestivo de obreras de 129 especies de termitas que viven en suelos de África y Medio Oriente, realizado por Sands (1998), incluye no sólo a la subfamilia Termitinae, sino también a las restantes subfamilias de Termitidae y a las familias Hodotermitidae y Rhinotermitidae. En él se presenta una clave taxonómica elaborada en base a caracteres morfológicos externos e internos, 65 de los cuales corresponden al tubo digestivo.

Para las Termitinae de la región Neotropical, se registran descripciones parciales de la anatomía intestinal y de las ornamentaciones quitinosas internas de obreras pertenecientes a los géneros *Spinitermes*, *Termes* y *Orthognathotermes* (Mathews 1977; Constantino 1991) y de soldados y obreras del grupo *Neocapritermes-Planicapritermes* (Constantino 1998).

Para géneros y especies de Termitinae distribuidas en Argentina, las únicas referencias previas son los análisis del tubo digestivo de obreras y reproductores de *Termes saltans* (Godoy y Torales 1993, 1999 a) y el estudio de Constantino *et al.* (2002), quienes describen el género *Onkotermes* tomando en consideración la morfología de soldados y obreras, incluyendo caracteres intestinales.

3.1.3- Organización general del tubo digestivo de Isoptera.

En el tubo digestivo de termitas (Fig. 11) se diferencian las tres regiones características de los insectos: estomodeo, mesenterón y proctodeo. La organización general del tubo digestivo de termitas es reseñada por diversos autores, en trabajos morfo- anatómicos, taxonómicos o filogenéticos (Grassé y Noirot 1954; Noirot y Kovoov 1958; Kovoov 1969; Noirot y Noirot- Timothée 1969; Sands 1972, 1998; Fontes 1987 a, 1992; Noirot 1995, 2001; Bignell 2000; Donovan *et al.* 2000; Bitsch y Noirot 2002). Sus principales características se enuncian a continuación.

3.1.3.1- Estomodeo:

Se halla constituido por el esófago, el buche, el proventrículo o molleja y la válvula estomodeal. Su estructura histológica es simple, con una vaina muscular circular, algunas fibras musculares longitudinales y un epitelio monoestratificado cubierto por la cutícula.

a) Esófago (E): tubular, de considerable longitud y escaso diámetro, se extiende desde la región posterior de la cavidad bucal en la cabeza, alcanzando el metatórax o los primeros segmentos abdominales.

b) Bucle (B): dilatado en mayor o menor grado, según la especie y la casta a la cual pertenecen los individuos considerados. Su forma varía entre globular a bilateralmente simétrico (lado derecho de convexidad más acentuada). La cutícula se halla ornamentada con pliegues o escamas.

c) Proventrículo (P) o Molleja: cónica o en forma de copa, no presenta generalmente un límite bien definido con el buche, pero puede diferenciarse por la posesión de una musculatura más desarrollada y de una armadura cuticular interna. Esta

armadura presenta variaciones en diferentes especies, pero el tipo generalizado, considerado una condición primitiva del orden, se encuentra en no- Termitidae y en la mayoría de las Termitidae. En este tipo generalizado de proventrículo (Fig. 12), la armadura se halla compuesta por 48 pliegues longitudinales pertenecientes a cuatro tipos diferentes de acuerdo a su estructura (I, II III y IV), que alternan regularmente. Es posible reconocer 6 pliegues de tipo I y 6 de tipo II, entre los cuales se disponen 12 pliegues de tipo III. Los 24 pliegues de tipo IV se encuentran a ambos lados de los de tipo III y resultan visibles sólo en secciones histológicas transversales, debido a su escaso desarrollo y su estructura lineal con la cutícula pobremente quitinizada. En sentido ántero- posterior, estos pliegues constituyen el cinturón columnar (formado por la región anterior o columna de los pliegues) con una cutícula gruesa y esclerotizada en mayor o menor grado y el cinturón pulvilar (formado por la región posterior o pulvilo) de cutícula delgada.

La estructura y desarrollo de las columnas de los pliegues de tipo I y II son semejantes y su cutícula generalmente es lisa o con pequeñas escamas pectinadas. En Termitidae, la ausencia del notable diente esclerotizado que poseen las no- Termitidae en estas estructuras, puede ser considerada como una sinapomorfía de la familia. Las columnas de los pliegues de tipo III tienen generalmente una ornamentación cuticular compuesta por delgadas estriaciones transversales. Sólo los pliegues de tipo I y II se prolongan posteriormente en dilatados pulvilos, 12 en total, que se superponen en mayor o menor medida a las columnas. Los pulvilos de los pliegues de tipo I son generalmente de mayor tamaño que los de tipo II.

La armadura quitinosa interna presenta generalmente simetría hexa- radial, pero en algunos casos es tri- radial o bilateral por el desarrollo desigual de los pulvilos. A partir del modelo generalizado descrito, la armadura cuticular de este órgano ha sufrido

una evolución regresiva en algunos grupos de termitas, observándose variaciones en la longitud del cinturón columnar, del cinturón pulvilar o de toda la armadura en individuos de diferentes especies y castas, que llegan hasta la desaparición total de las ornamentaciones.

d) Válvula Estomodeal (VE): situada en la unión estomodeo- mesenterón, es una estructura generalmente tubular de escaso diámetro, que penetra más o menos profundamente en el intestino medio. Su longitud supera a la del proventrículo en la mayoría de las especies. En ocasiones, si los pliegues de tipo I del proventrículo son largos, resulta evidente un surco anular anterior, que separa ambos órganos. La cutícula de la válvula posee generalmente una fina estriación longitudinal. La función de este órgano, junto a los pulvilos del proventrículo, es la de controlar la entrada del alimento en el mesenterón y, principalmente, la de oponerse de manera eficiente a su retorno hacia el estomodeo.

3.1.3.2- Mesenterón:

a) Mesenterón (propiamente dicho) (M): tubular, de diámetro generalmente uniforme y longitud variable. Los ciegos anteriores, presentes en no- Termitidae, están ausentes en Termitidae aunque algunos géneros portan un pequeño divertículo redondeado. La estructura histológica del mesenterón parece ser muy uniforme en termitas, con una envoltura muscular conectiva poco desarrollada y un epitelio columnar cubierto por microvellosidades y con criptas de regeneración regularmente dispuestas, sobre una membrana basal bien diferenciada. El repliegue proctodeal que rodea toda la unión mesenterón- proctodeo, equivale a la válvula pilórica o proctodeal de otros insectos.

b) Segmento Mixto (SM): La unión mesentereo- proctodeal es transversal al eje longitudinal del tubo digestivo en no- Termitidae, constituyendo una línea transversal simple. En cambio, en la mayoría de las Termitidae aparece la notable estructura, presente solamente en este orden de insectos, denominada segmento mixto (Fig. 13). El mismo comprende una porción del tubo digestivo en la cual las paredes intestinales corresponden en parte al mesenterón y en parte al proctodeo (Sutherland 1934; Grassé y Noirot 1954). Reviste gran importancia taxonómica por las notables variaciones en su estructura de un género a otro. La porción mesentérica del segmento mixto se halla formada por una o dos prolongaciones o “lengüetas” que pueden ubicarse internamente o externamente al arco mesentérico. De acuerdo a su disposición, el segmento mixto se clasifica en: interno, externo o doble. El extremo distal de las extensiones mesentéricas puede presentar una dilatación moderada o fuerte.

Histológicamente, en el segmento mixto pueden diferenciarse un delgado epitelio de la porción proctodeal y el epitelio mesentérico columnar altamente especializado para la secreción de fluidos que irrigan el proctodeo y elevan marcadamente el pH del contenido intestinal en algunas Termitinae (Bignell *et al.* 1983; Bignell 1994).

c) Tubos de Malpighi (T): a pesar de que son los órganos excretores de los insectos, su número y disposición se considera de importancia taxonómica y filogenética en termitas, por lo que se incluyen habitualmente en los estudios del tubo digestivo de isópteros. Estos tubos son muy largos en todas las termitas y se encuentran dispuestos siguiendo un trayecto tortuoso pero bien definido. Su número puede variar entre 16 y 8 en otras familias, pero en Termitidae el número es generalmente de 4, es decir que se reconoce una tendencia a la reducción de su número. La unión de los tubos en el intestino se produce en la interfase mesenterón- proctodeo en la mayoría de las

Termitidae, excepto en la subfamilia Apicotermitinae, donde se unen proximalmente sobre el mesenterón.

3.1.3.3- Proctodeo:

Es la región intestinal más desarrollada y diversificada de las termitas y contiene en su interior una extraordinaria variedad de microorganismos simbioses (Slaytor *et al.* 1997; Brune 1998; Kudo *et al.* 1998; Breznak 2000; Brauman *et al.* 2000). Se reconocen en el proctodeo cinco segmentos (P1- P5) cuya forma, tamaño y ornamentaciones difiere en los diferentes grupos de isópteros (Holmgren 1909).

Histológicamente, el proctodeo es bastante uniforme, con una túnica muscular cuya importancia varía en las diferentes regiones y con un epitelio monoestratificado, excepto en P5, donde las papilas comprenden dos capas de células.

a) Primer Segmento Proctodeal (P1): Su forma y tamaño varían en los diferentes grupos de termitas, desde muy corto y tubular con seis pliegues internos con ornamentaciones cuticulares (simetría tri- radial) en no- Termitidae, hasta conspicuamente dilatado o muy largo y tubular en algunas Termitidae donde una simetría bilateral es más aparente, especialmente en las espinas y otras ornamentaciones cuticulares.

b) Segundo Segmento Proctodeal (P2) o Válvula Entérica: Es un corto segmento cónico o tubular, que se invagina parcialmente en el segmento siguiente. Está provisto de una fuerte musculatura circular y, en muchos casos, de una armadura cuticular de estructura altamente variable, que en el estado considerado basal presenta seis pliegues longitudinales con simetría hexa- radial. Estos pliegues pueden portar escamas, espinas o estructuras más complejas.

La función de estas ornamentaciones es poco conocida, aunque se postulan diferentes teorías, desde la regulación del pasaje unidireccional del contenido intestinal

hasta su colaboración en el mecanismo de defensa consistente en la dehiscencia abdominal, como así también su participación en la retención de colonias de bacterias intestinales simbióticas, en la inoculación del material alimenticio con estos microorganismos en su trayecto hacia el tercer segmento proctodeal y en la disrupción de la membrana peritrófica del mesenterón, facilitando el contacto del alimento con la pared intestinal (Sands, datos no publicados citados por Donovan *et al.* 2000). Una de las proposiciones más recientes para especies alimentadoras de suelo de la subfamilia Apicotermatinae, sugiere que la armadura interna de la válvula entérica participaría en la separación física o fraccionamiento del suelo, a medida que pasa a través de ella (Donovan 2002).

La posición y orientación de la válvula entérica, así como su simetría y ornamentación, constituyen importantes caracteres taxonómicos en Termitidae, donde se observa una extraordinaria variación en sus características (Godoy y Torales 1999 b). Este órgano parece haber evolucionado de modo diferente y a distinta velocidad en los diversos grupos de isópteros, por lo que podría ser utilizado también para estudios filogenéticos a diferentes niveles.

c) Tercer Segmento Proctodeal (P3): Consiste en una dilatación de mayor volumen que el resto de los órganos digestivos, conformando un compartimiento sacular único en no-Termitidae y variable en Termitidae, donde su forma puede estar, al menos en algunos géneros, relacionada con la dieta (Bignell y Eggleton 1995).

En Termitidae, la porción de P3 en la cual se inserta la válvula entérica, puede ser poco desarrollado o formar un divertículo redondeado, bi- o trilobado denominado “asentamiento de la válvula entérica” (Sands 1972) o “bolsillo bacterial” (Noirot 2001) por la gran concentración de bacterias existentes en este punto. Una constricción transversal más o menos notable en la región media de P3 permite diferenciar, en

algunas Termitidae, una porción proximal muy voluminosa (P3a) y una porción distal de tamaño variado (P3b), que puede estar subdividida a su vez, por otras constricciones menos notables.

La cutícula interna de P3 puede presentar diversas ornamentaciones como setas o espinas, filamentos cuticulares o cúpulas, generalmente con patrones semejantes para los distintos grupos (Bignell *et al.* 1980).

d) Cuarto Segmento Proctodeal (P4) o Colon: es generalmente tubular y de escaso diámetro. Su longitud es considerable, aunque varía de un grupo a otro de termitas. Una porción adelgazada que describe un giro en forma de “U” (“U- turn”) (Noirot 2001), lo subdivide en una región proximal (P4a) levemente dilatada que en ocasiones porta filamentos cuticulares conspicuos similares a los de P3, y una región distal tubular (P4b) que finaliza en la válvula rectal. Los filamentos de P3 y P4 actúan posiblemente como dispositivos para la unión de bacterias simbióticas, que de ese modo acceden al interior del contenido intestinal. A nivel de la unión P3- P4, en Termitidae, el tubo digestivo se adelgaza y constituye el ítsmo, un esfínter alargado con cutícula lisa o estriada, que se sitúa en una posición constante hacia el lado izquierdo del arco mesentérico.

e) Válvula Rectal (VR): esta válvula posee una fuerte musculatura con seis pliegues longitudinales y una armadura cuticular de desarrollado variable.

e) Quinto Segmento Proctodeal (P5) o Recto: es una ampolla ovoide, de volumen variable y organización muy uniforme en isópteros. Sus paredes presentan seis engrosamientos longitudinales o papilas que se corresponden con los pliegues de la válvula rectal, las cuales se hallan menos desarrolladas en Termitidae.

3.1.4- Ecología nutricional de isópteros: aspectos fundamentales.

La ecología nutricional y la fisiología digestiva de termitas están influenciadas en forma determinante por los fenómenos de alimentación diferencial de los individuos de las distintas castas, así como por la trofolaxis y las asociaciones simbióticas con microorganismos.

El fenómeno de alimentación diferencial es una característica fundamental en la nutrición de los isópteros, tal como ocurre en otros insectos eusociales. Las obreras son las encargadas de obtener los nutrientes crudos, procesarlos y de alimentar, mediante la trofolaxis, a los individuos de las restantes castas (soldados, reproductores e individuos inmaduros). Por ello, el tubo digestivo con mayor desarrollo y diferenciación corresponde a las obreras.

Los soldados reciben alimentos sólidos o líquidos, en tanto que las larvas, ninfas y reproductores funcionales obtienen en la mayoría de los casos saliva o una mezcla de saliva y alimentos regurgitados (Noirot 1995). Ocasionalmente, los reproductores se alimentan por sí mismos, generalmente durante el período de fundación de nuevas colonias.

Noirot y Noirot- Timothée (1969) sugieren que estas diferencias nutricionales entre miembros de la sociedad podrían implicar diferencias estructurales en el tubo digestivo, así como en los procesos de absorción y digestión.

En las no- Termitidae analizadas hasta el momento por Noirot (1995), Godoy y Torales (1996), Barsotti y Costa-Leonardo (2000 a) y Godoy (2004), las diferencias en la configuración del tubo digestivo entre castas de una misma especie son escasas, con excepción de algunos soldados de Rhinotermitidae, donde el notable desarrollo de la glándula frontal reduce el volumen del intestino.

En Termitidae, las diferencias son más frecuentes. Miller (1991) registra menores diámetros y longitudes de algunos órganos en soldados y reproductores, con respecto a obreras de las mismas especies. Asimismo, las ornamentaciones internas del proventrículo y la válvula entérica pueden presentar reducciones o hallarse ausentes (Noirot y Noirot- Timothée 1969; Noirot 1995). Incluso, al menos en un género australiano, las armaduras de la válvula entérica de obreras y reproductores son totalmente diferentes (Miller 1991).

El segundo aspecto particular de la ecología nutricional de termites es la existencia de mutualismos nutricionales obligados con microorganismos pertenecientes a los dominios Archaea, Eubacteria y Eucarya (protozoos y hongos), los cuales se alojan en sus tractos intestinales y constituyen complejas comunidades o “consorcios” microbianos (Bignell 2000). Se han registrado densidades poblacionales mayores a 10^{12} organismos ml^{-1} de contenido intestinal, las cuales son de una gran diversidad morfológica, especialmente en el proctodeo, constituyendo así el intestino de termites una rica y novedosa fuente de diversidad microbiológica, aún escasamente conocida (Brune 1998; Bignell 2000). Entre los grupos de procariotas más abundantes detectados hasta el momento, se hallan metanógenos, espiroquetas, lactobacilos, bacterioides y estafilococos, en tanto que entre los eucariotas se cuentan flagelados, amebas y, posiblemente, gregarinas (Breznak 2000; Inoue *et al.* 2000).

En muchos casos se desconoce aún la naturaleza exacta de los intercambios que se producen entre los simbioses y sus hospedadores, y, a pesar de que las evidencias experimentales provienen de un reducido número de especies, se considera que la dependencia a sus simbioses es universal en este orden de insectos (Bignell 2000). Se

han detectado, en el intestino, procesos metabólicos microbiales anaeróbicos y dependientes del oxígeno (Brune 1998; Breznak 2000).

Aparentemente, las termitas alimentadoras de madera y hojarasca no dependerían exclusivamente de sus simbioses para la degradación de celulosa y otros polisacáridos refractarios, ya que se han identificado celulasas y otras enzimas endógenas en el intestino medio en el género *Nasutitermes* (Tokuda *et al.* 1997). Los microorganismos intestinales parecen tener además otras funciones que contribuyen a cubrir los requerimientos de carbono, nitrógeno y energía de estos insectos, como fijación de nitrógeno, acetogénesis de hidrógeno y dióxido de carbono, degradación de ácido úrico, etc. (Breznak 2000).

En las no- Termitidae se registra la presencia de flagelados hipermastigidos y oximonadidos, que son transferidos intergeneracionalmente por medio de la trofolaxis proctodeal. Crecientes evidencias indican que estos microorganismos sirven asimismo como alimentos para algunas termitas, como estados inmaduros y reinas que obtienen proteínas de alta calidad a partir de los mismos (Nalepa *et al.* 2001).

La distribución de los microorganismos en el intestino no es azarosa, muchos están unidos a superficies como las propias paredes intestinales, ornamentaciones internas como espinas o depresiones circulares, o bien a otros microbios o protistas. Así, las poblaciones del intestino medio y segmento mixto parecen ser menos diversas y están ubicadas principalmente entre la membrana peritrófica y el epitelio mesentérico (Bignell *et al.* 1980), por lo que entrarían en contacto con el sustrato alimenticio al producirse la ruptura de la peritrófica por la activa peristalsis del extremo anterior del primer segmento proctodeal (Bignell *et al.* 1983). El proctodeo es el sitio de localización de las poblaciones más densas y diversas de microorganismos,

especialmente el extremo anterior del primer y tercer segmento proctodeal y las adyacencias al epitelio del cuarto segmento proctodeal (Bignell 2000).

3.1.5- Objetivos.

El presente capítulo tiene como principales objetivos: describir la morfología del tubo digestivo y ornamentaciones quitinosas internas de los órganos de importancia taxonómica, en los ejemplares de las distintas castas de las ocho especies comprendidas en este trabajo, estableciendo comparaciones intra e interespecíficas. Asimismo, se pretende relacionar la configuración del tubo digestivo con el grupo alimentario asignado a cada especie, a fin de interpretar posibles adaptaciones de acuerdo al sustrato consumido.

3.2- MATERIALES Y MÉTODOS.

3.2.1- Material biológico.

Los ejemplares analizados correspondieron a obreras y soldados de las ocho especies de la subfamilia Termitinae citadas para la Provincia de Corrientes (Argentina) (Torales *et. al* 2005). En las cinco especies en que resultó posible la obtención de especímenes, se trabajó también con los reproductores alados.

En la siguiente lista se citan las especies y castas analizadas:

- *Amitermes amifer* Silvestri, 1901: obreras y soldados.
- *Dihoplotermes inusitatus* Araujo, 1961: obreras, soldados y reproductores.
- *Microcerotermes strunckii* (Sörensen, 1884): obreras, soldados y reproductores.
- *Neocapritermes opacus* (Hagen, 1858): obreras, soldados y reproductores.
- *Spinitermes brevicornutus* (Desneux, 1904): obreras y soldados.
- *Termes bolivianus* (Snyder, 1926): obreras, soldados y reproductores.
- *Termes nigrinus* (Silvestri, 1901): obreras y soldados.
- *Termes saltans* (Wasmann, 1897): obreras, soldados y reproductores.

El material biológico fue fijado en solución FAA (formol: alcohol: ácido acético) y conservado posteriormente en alcohol 80%.

Las muestras de las cuales provienen los ejemplares analizados fueron determinadas taxonómicamente por la Lic. Gladys J. Torales y el Lic. Juan M. Coronel y se depositaron en la colección de Isoptera (FACENAC) de la Facultad de Ciencias

Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad Nacional del Nordeste (Corrientes, Argentina).

3.2.2- Técnicas microscópicas y registro de observaciones.

Los especímenes, colocados en cápsulas de Petri parcialmente llenas con arena y cubiertas con alcohol, fueron disecados con el auxilio de minucias y pinzas de punta fina. El tegumento abdominal fue removido desde la superficie dorsal a la ventral, iniciándose el proceso por una de las pleuras abdominales, hasta dejar expuesto el tubo digestivo para su observación y esquematización de la disposición “in situ” del mismo en vista dorsal, derecha, ventral e izquierda (Fontes 1987 a).

El buche, el proventrículo, la válvula estomodeal, el primer segmento proctodeal, la válvula entérica, el tercer segmento proctodeal, el colon proximal y la válvula rectal fueron disecados siguiendo la técnica de Sands (1998). Estos órganos fueron montados con líquido de Swan’s Berlese entre portaobjetos y cubreobjetos, para la confección de preparaciones microscópicas semi-permanentes.

Las principales características del contenido intestinal (estado, color) fueron analizadas mediante la apertura del tercer segmento abdominal con pinzas de punta fina, en individuos de cada casta y especie.

Los esquemas de la disposición “in situ” y detalles de órganos del tubo digestivo se efectuaron con cámara clara adosada a microscopio estereoscópico Olympus SZH 10 Stereo. Las ornamentaciones internas de estos órganos fueron fotografiadas con cámara fotográfica adosada a microscopio binocular Zeiss y película de alto contraste, y con cámara digital Samsung de 8,1 megapíxeles.

3.2.3- Mediciones e Índices.

Las mediciones correspondientes a la longitud total y diferentes órganos del tubo digestivo se realizaron con ocular micrométrico adosado al microscopio estereoscópico, en series de 30 individuos para cada casta y especie provenientes de, al menos, cinco colonias diferentes. El número de reproductores analizados de *D. inusitatus*, fue menor (5 ejemplares).

Las estructuras pertenecientes a las armaduras quitinosas internas de los órganos antes mencionados (pliegues, espinas, escamas, etc.) se midieron con ocular micrométrico adosado a microscopio binocular (10x y 40x). En cada caso se registraron las medidas de 30 estructuras de cada tipo, en un mínimo de cinco individuos para cada especie y casta.

Dado que se reconocen variaciones interindividuales en el volumen y forma de los órganos intestinales, principalmente debido a la cantidad de alimento consumido y al grado de contracción o relajación de los ejemplares fijados (Fontes 1987 a, Sands 1998), se estima que la observación y medición de un número considerable de ejemplares permite caracterizar adecuadamente la anatomía intestinal de cada grupo analizado, mediante la obtención de valores promedio y rangos de variación para cada órgano. En el caso del buche, se seleccionaron para su medición ejemplares completamente alimentados, es decir con la dilatación de este órgano cercana al máximo, en cada especie y casta.

Como la mayoría de los órganos analizados se hallan constituidos por tejidos frágiles, que pueden sufrir distorsión durante la observación y montaje, sólo fueron consideradas en las comparaciones las diferencias estadísticamente significativas entre

los valores promedio de los individuos de cada casta, obtenidas a través del test t de diferencia de medias para muestras independientes, con $\alpha = 0,05$.

Para el proventrículo de obreras de todas las especies se calcularon los índices Mo/A y C/H, que hacen referencia al desarrollo de la armadura de este órgano. El índice Mo/A establece la relación entre la longitud de la armadura del proventrículo o molleja (Mo) y la longitud del abdomen (A) (Fontes 1987 b). El índice C/H se refiere al desarrollo de la porción “masticatoria” del órgano, donde C es la longitud del cinturón columnar y H el ancho de la cabeza de la obrera (Noirot 2001).

Las medidas de las regiones y órganos del tubo digestivo se expresan en milímetros y las de las estructuras quitinosas internas, en micras.

3.2.4- Nomenclatura utilizada.

Los diferentes órganos del tubo digestivo son citados como en Noirot y Kovoort (1958), Noirot y Noirot- Timothée (1969), Sands (1972, 1998), Fontes (1987 a, b) y Noirot (1995, 2001).

Se han utilizado para las descripciones los 65 caracteres del tubo digestivo considerados por Sands (1998), que se enumeran en el Anexo.

El sistema adoptado para numerar y describir los pliegues del proventrículo de *D. inusitatus* (por las diferencias de tamaño entre los pliegues I) y para la válvula entérica de todas las especies es el de Sands (1972, 1998), en el cual el pliegue más cercano al frente del espécimen (anterior) o dispuesto internamente en la disposición “in situ” del intestino es designado con el número 1, al par de pliegues situados a ambos lados de éste se le asigna el número 2, el par de pliegues ubicados a ambos lados de los anteriores se reconocen como número 3 y el pliegue único situado en posición distal

(posterior o externo) es el número 4 (Fig. 14). Este sistema, si bien puede resultar repetitivo en aquellas especies con simetría hexa-radial permite, según Donovan *et al.* (2000), interpretar las homologías en géneros con modificaciones notables, ya que refleja las variaciones independientes de simetría, esclerotización y ornamentaciones más comúnmente observadas.

3.3- RESULTADOS.

Se presentan a continuación las descripciones detalladas de la disposición “in situ” del tubo digestivo y configuración de los órganos, así como de las ornamentaciones quitinosas internas de los mismos, para las castas de obreras, soldados y reproductores de las ocho especies de Termitinae comprendidas en este estudio. Asimismo, se establecen comparaciones entre las castas de cada especie.

3.3.1- *Amitermes amifer*

3.3.1.1- Estructura general y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo.

3.3.1.1.1- Obreras (Figs. 15- 21, Tabla 2):

Esófago (E) tubular anterior, mediodorsal o levemente desplazado hacia la izquierda.

Buche (B) normalmente dilatado .y con simetría bilateral por un mayor desarrollo de su mitad derecha, situado en el costado izquierdo del extremo anterior del abdomen.

Proventrículo (Pv) o molleja de ubicación dorso-lateral izquierda en el 1º/2º segmento abdominal.

Válvula Estomodeal (VE) más corta que el proventrículo y con el extremo posterior no dilatado.

Mesenterón (M) uniformemente tubular sin divertículos proximales y describiendo un arco mesentérico corto (menos de 2/3 de la circunferencia) que alcanza el 4º/5º segmento

abdominal, en sentido contrario a las agujas del reloj y superponiéndose al proctodeo para formar un segmento mixto.

Segmento Mixto (SM) simple externo, de mayor longitud que el mesenterón, iniciándose a la derecha del abdomen dorsal y finalizando a la derecha de la cadena ganglionar en vista ventral, próximo a la dilatación proctodeal. Prolongación mesentérica única, con leve dilatación distal (longitud de la dilatación más de tres veces su grosor), que no rodea completamente al lumen en ningún punto y cuyo ancho menor abarca menos de la mitad del ancho de la porción proctodeal.

Tubos de Malpighi (T) en número de cuatro, tubulares en toda su longitud, dispuestos en dos pares, cada uno de ellos fusionados en su porción proximal (patrón 2B) y unidos directamente a la pared del tubo digestivo en la interfase mesenterón- proctodeo. Punto de inserción de los tubos de Malpighi a la derecha del abdomen en vista dorsal.

Primer Segmento Proctodeal (P1) largo (más de cuatro a ocho veces su ancho proximal), tubular en toda su longitud, situado en el costado izquierdo. Porción distal de P1 tubular, corta (longitud de dos a cuatro veces su ancho).

Segundo Segmento Proctodeal (P2) o válvula entérica invaginado directamente en P3 y situado posteriormente a la curvatura del mesenterón, cerca de la línea media dorsal del 5^o/6^o segmento abdominal. Su eje longitudinal se dispone en un ángulo de menos de 90° con respecto al eje corporal antero- posterior.

Tercer Segmento Proctodeal (P3) o panza fuertemente dilatado, sin divertículos, y subdividido en dos secciones (P3a y P3b) por una constricción muy notable, de diámetro similar al de la porción distal de P1. P3a situado posteriormente con respecto a P3b, de mayor volumen y cuyo extremo distal se ubica en el interior del arco mesentérico.

Cuarto Segmento Proctodeal (P4) o colon relativamente corto, su porción proximal (P4a) forma, luego de la torsión dorsal y el istmo bien diferenciado, un asa con una curva adicional

en el interior del arco mesentérico. Su porción distal (P4b), luego de la torsión en U poco notable, que corre por debajo del arco mesentérico, se dispone antero-posteriormente desde el costado derecho hacia la línea media, disminuyendo su diámetro en su porción distal, donde se sitúa la válvula rectal (VR).

Quinto Segmento Proctodeal (P5) o recto ovoide y moderadamente voluminoso, situado en el extremo posterior del abdomen.

Con respecto a las mediciones registradas para las regiones y órganos del tubo digestivo, el proctodeo superó el 65% de la longitud total del mismo, en tanto que el estomodeo y el mesenterón presentaron valores más bajos. La longitud total del tubo digestivo, así como las longitudes del abdomen, proctodeo, buche, mesenterón, primer segmento proctodeal, tercer segmento proctodeal, colon y recto mostraron longitudes significativamente mayores que en soldados.

3.3.1.1.2- Soldados (Figs. 22- 28, Tabla 2):

La configuración y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron similares a obreras, aunque se registraron las diferencias cuantitativas antes mencionadas.

3.3.1.2- Ornamentaciones quitinosas internas de los órganos del tubo digestivo

3.3.1.2.1- Obreras:

Buche: La cutícula de su porción anterior es levemente estriada y en la región posterior presenta escamas que portan espinas cortas en sus bordes. Las escamas alcanzaron una longitud y ancho promedio de 12,5 μm y 17,5 μm , respectivamente.

Proventrículo (Figs. 182- 184, Tabla 3): Posee una armadura interna completa del tipo generalizado, poco esclerotizada y con escamas que portan espinas en sus bordes, en las columnas de los pliegues I y II. Los pliegues III muestran la ornamentación transversal habitualmente observada. Los pulvilos de los pliegues I y II presentan escamas dirigidas posteriormente con espinas y cerdas delgadas de mayor longitud en sus bordes.

Con respecto a las mediciones de este órgano, el cinturón columnar presentó una longitud bastante uniforme, sin diferencias significativas entre los 3 tipos de pliegues, pero los pulvilos de los pliegues I resultaron aproximadamente tres veces más largos que los de los pliegues II, por ello la longitud total de los tres tipos de pliegues fue significativamente diferente. El ancho de los pliegues I y II resultó semejante, y mayor al de los pliegues III. El valor del índice Mo/A fue de 1/20, en tanto que el del índice C/H fue de 0,07.

Válvula Estomodeal: Presenta una cutícula con finas estrias longitudinales paralelas, dispuestas regularmente.

Válvula Entérica (Figs. 185- 186, Tabla 4): Se diferencia una armadura interna con simetría aproximadamente hexa-radial, ubicada en el orificio de la válvula, con seis pliegues longitudinales no esclerotizados. Los pliegues 1 y 3 presentaron mayor longitud y ancho que los de las posiciones 2 y 4. Las pequeñas espinas cónicas dirigidas hacia atrás variaron su número entre 18 y 32. Estas espinas fueron más largas en los pliegues 1 y 3. No se observaron ornamentaciones entre los pliegues.

Tercer Segmento Proctodeal: La superficie de la cutícula carece de ornamentaciones.

Colon (Fig. 187): En P4a se diferencian filamentos cuticulares largos y delgados (longitud promedio: 25 μm , ancho promedio: 0,5 μm) dispuestos poco densamente.

Válvula Rectal (Figs. 188- 189): Armadura constituida por seis pliegues o almohadillas con una longitud de 54 μm y ancho de 27 μm (valores promedio). Estos pliegues carecen de ornamentaciones.

3.3.1.2.2- Soldados:

Las ornamentaciones internas observadas en los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron semejantes a las de obreras en el buche, la válvula estomodeal, el tercer segmento proctodeal, el colon y la válvula rectal. Las principales diferencias que pudieron reconocerse correspondieron al proventrículo y a la válvula entérica.

La armadura quitinosa del proventrículo (Fig. 190, Tabla 3), menos esclerotizada que en obreras, presentó los menores valores, con respecto a los ejemplares de esta casta, en las longitudes de los pulvilos y el ancho de los pliegues I y de columnas de los pliegues II. Los pliegues III también mostraron valores menores a los de obreras.

La válvula entérica (Fig. 191, Tabla 4) presentó pliegues 1 y 3 de menor longitud a los de obreras. También la longitud y ancho promedio de las espinas resultaron menores que en obreras.

3.3.2- *Dihoplotes inusitatus*

3.3.2.1- Estructura general y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo

3.3.2.1.1- Obreras (Figs. 24- 36, Tabla 5):

Esófago (E) tubular anterior, mediodorsal o levemente desplazado hacia la izquierda.

Buche (B) normalmente dilatado y con simetría bilateral por un mayor desarrollo de su mitad derecha, situado en el costado izquierdo del extremo anterior del abdomen.

Proventrículo (Pv) o molleja de ubicación dorso-lateral izquierda en el 2º/3º segmento abdominal.

Válvula Estomodeal (VE) más larga que el proventrículo y con el extremo posterior dilatado.

Mesenterón (M) uniformemente tubular con una pequeña protuberancia proximal, que no llega a ser un verdadero ciego, y describiendo un arco mesentérico largo (más de 2/3 de la circunferencia), en sentido contrario a las agujas del reloj y superponiéndose al proctodeo para formar un segmento mixto.

Segmento Mixto (SM) simple externo, de menor longitud que el mesenterón, iniciándose a la izquierda y finalizando a la derecha de la cadena ganglionar en vista ventral. Prolongación mesentérica única, con leve dilatación distal (longitud de la dilatación más de tres veces su grosor), que no rodea completamente al lumen en ningún punto y cuyo ancho menor es aproximadamente igual al de la porción proctodeal.

Tubos de Malpighi (T) tubulares en toda su longitud, dispuestos en dos pares fusionados en una base única (patrón 2C) y unidos en un divertículo de la pared intestinal, el nódulo malpighiano (N), de longitud menor al doble de su ancho, en la interfase mesenterón-

proctodeo. Punto de inserción de los tubos de Malpighi no visible en el tubo digestivo “in situ”, cubierto por el intestino.

Primer Segmento Proctodeal (P1) largo (más de cuatro a ocho veces su ancho proximal), tubular en toda su longitud, situado en el costado izquierdo. Porción distal de P1 cónica (longitud menor al doble de su ancho).

Segundo Segmento Proctodeal (P2) o válvula entérica formando una conexión simple con P3 y situado posteriormente a la curvatura del mesenterón, cerca de la línea media dorsal y parcialmente cubierta por el colon distal, en el 6°/7° segmento abdominal. Su eje longitudinal se dispone en un ángulo de entre 90° y 180° con respecto al eje corporal antero- posterior.

Tercer Segmento Proctodeal (P3) o panza piriforme y moderadamente dilatado, sin divertículos, situado en el costado derecho y dispuesto en sentido postero-anterior, de modo que su extremo distal se ubica en el interior del arco mesentérico, hacia la izquierda sobresaliendo moderadamente. No resulta evidente externamente una división en P3a y P3b.

Cuarto Segmento Proctodeal (P4) o colon largo. Su porción proximal (P4a) forma, luego de la torsión dorsal y el istmo bien marcados, un asa simple de dirección izquierda-derecha levemente dilatada, en el interior del arco mesentérico. Su porción distal (P4b), luego de la torsión en U claramente visible, que corre por debajo del arco mesentérico, se dispone antero-posteriormente desde el costado derecho hacia la línea media, disminuyendo su diámetro en su porción distal, donde se sitúa la válvula rectal (VR).

Quinto Segmento Proctodeal (P5) o recto ovoide y moderadamente voluminoso, situado en el extremo posterior del abdomen.

Con respecto a las mediciones registradas para las regiones y órganos del tubo digestivo, el proctodeo superó el 60% de la longitud total del mismo, en tanto que el estomodeo y el mesenterón presentaron valores inferiores a este porcentaje. La longitud

del buche y el ancho del primer segmento proctodeal resultaron significativamente mayores a los de soldados y similares a los de reproductores. El primer y el tercer segmento proctodeal presentaron longitudes significativamente mayores que las de reproductores.

3.3.2.1.2- Soldados (Figs. 37- 44, Tabla 5):

La configuración y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron similares a obreras y reproductores, aunque se registraron algunas diferencias cuantitativas. Así, el mesenterón (incluyendo el segmento mixto) fue más largo que en obreras y reproductores, constituyendo un porcentaje mayor de la longitud total del tubo digestivo que en las castas mencionadas. A diferencia de obreras, el primer segmento proctodeal fue muy largo.

3.3.2.1.3- Reproductores (Figs. 45- 51, Tabla 5):

Si bien la disposición “in situ” del tubo digestivo siguió el patrón observado en obreras y soldados, los órganos presentan una menor dilatación que en ellos, lo cual delimita espacios de separación claramente apreciables entre estos órganos.

Las principales diferencias observadas con respecto a obreras y soldados, en cuanto a la configuración de los órganos del tubo digestivo correspondieron a la unión mesenterón-proctodeo situada dorsalmente a la derecha del abdomen en reproductores y el extremo posterior del segmento mixto que finaliza a la izquierda del abdomen, ventralmente. Además, la inserción de los tubos de Malpighi resulta visible ventralmente a la izquierda del abdomen, el primer segmento proctodeal es muy largo y la válvula entérica se localiza a la izquierda del abdomen en vista dorsal.

Con respecto a las mediciones de los órganos, los reproductores se diferenciaron de los individuos de las otras castas por la mayor extensión del esófago y del colon.

La longitud del estomodeo superó a la del mesenterón y representó más del 25 % de la longitud total del tubo digestivo.

3.3.2.2- Ornamentaciones quitinosas internas de los órganos del tubo digestivo

3.3.2.2.1- Obreras:

Buche: La cutícula de su porción anterior es levemente estriada y en la región posterior, la misma presenta escamas que portan espinas cortas en sus bordes. Las escamas alcanzaron una longitud y ancho promedio de 10,0 μm y 12,5 μm , respectivamente.

Proventrículo (Figs. 192- 193, Tabla 6): Posee una armadura interna reducida totalmente al cinturón pulvilar, poco esclerotizada. Se reconocen solamente 12 pliegues correspondientes a los pulvilos de los pliegues I y II, que presentan espinas y escamas dirigidas posteriormente.

Con respecto a las mediciones de este órgano, en los pulvilos de los pliegues I se advierten diferencias de tamaño, entre los situados en las posiciones 1 y 3, de mayor longitud y ancho que los de las posiciones 2 y 4. Los pulvilos de los pliegues II resultaron significativamente menores en longitud y ancho.

El valor del índice Mo/A fue de 1/17, en tanto no fue posible calcular el índice C/H porque en obreras se halla ausente el cinturón columnar.

Válvula Estomodeal: Presenta una cutícula con finas estrias longitudinales paralelas, dispuestas regularmente.

Válvula Entérica (Figs. 194- 195, Tabla 7): Se diferencia una armadura interna con simetría aproximadamente bilateral, ubicada dentro del lumen de la válvula. Con seis pliegues longitudinales parcialmente esclerotizados, de diferentes tamaños. Los pliegues situados en posición 1 fueron más largos y delgados que los de posición 2, aunque éstos últimos presentaron mayor tamaño debido a su ancho notablemente superior. Los pliegues de posición 4 superaron en ambos parámetros a los de posición 3, que fueron los menos desarrollados.

Las pequeñas espinas cónicas dirigidas hacia atrás se presentaron en mayor número en los pliegues de posición 2, aunque su longitud y ancho resultó semejante en todos los pliegues, con excepción de los de posición 4, donde fueron más pequeñas. No se observaron ornamentaciones entre los pliegues.

Comparando esta armadura con la de soldados y reproductores, todos los tipos de pliegues resultaron más largos y anchos y con mayor número de espinas en obreras, y con espinas de mayor tamaño.

Tercer Segmento Proctodeal: La superficie de la cutícula carece de ornamentaciones.

Colon: Este órgano no presenta ornamentaciones internas.

Válvula Rectal: Armadura constituida por seis pliegues o almohadillas con una longitud de 100,0 μm y ancho de 37,5 μm (valores promedio). Sobre ellas se disponen escamas bien quitinizadas dirigidas hacia atrás de forma aproximadamente cuadrangular (longitud y ancho

promedio: 12,5 μm y 10,0 μm , respectivamente), con espinas en sus bordes, las más largas alcanzando 10,0 μm y un ancho de 2,5 μm .

3.3.2.2.2- Soldados:

Las ornamentaciones internas observadas en los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron semejantes a las de obreras en el buche, la válvula estomodeal, el tercer segmento proctodeal, el colon y la válvula rectal. Las principales diferencias que pudieron reconocerse correspondieron al proventrículo y a la válvula entérica.

La armadura quitinosa del proventrículo (Figs. 196- 197, Tabla 6), con esclerotización similar a la de obreras, presentó los menores valores, con respecto a las otras dos castas, en todas las medidas registradas.

La válvula entérica (Fig. 198, Tabla 7) presentó todos los tipos de pliegues con longitudes y anchos menores a los de las otras dos castas. Los números de espinas de los pliegues de posición 1 y 4 resultaron menores a los de obreras, en tanto que en los otros pliegues el número fue similar. La longitud y ancho de las espinas de todos los tipos de pliegues resultó menor al de las otras castas.

3.3.2.2.3- Reproductores:

Las ornamentaciones internas del buche, la válvula estomodeal, el colon y la válvula rectal (Figs. 204- 205) resultaron similares a la de obreras y soldados. Las principales diferencias correspondieron a las armaduras quitinosas del proventrículo, la válvula entérica y el tercer segmento proctodeal.

El proventrículo de los individuos de esta casta (Figs. 199- 200, Tabla 6) presentó menor esclerotización que la de obreras y soldados y cinturón columnar desarrollado con los pliegues I, II y III visibles. La longitud de las columnas y la longitud total resultaron mayores en los pliegues I de posición 1 y 3. Todas las medidas registradas para los pulvilos de los pliegues I y II resultaron significativamente mayores que en obreras y soldados, con excepción de la longitud de los pulvilos de los pliegues I de posiciones 1 y 3, que resultó similar en las tres castas.

Para la válvula entérica (Figs. 201- 202, Tabla 7), la mayoría de las medidas registradas resultaron similares a las de obreras, con excepción de las correspondientes a la longitud, ancho y número de espinas de los pliegues de posición 1 y la longitud de los pliegues de posición 4, que fueron significativamente menores.

El tercer segmento proctodeal (Fig. 203) mostró, en su tercio distal, abundantes filamentos cuticulares largos y delgados (longitud promedio: 67,5 μm , ancho promedio: 3,7 μm), de aspecto flexible y dispuestos irregularmente.

3.3.3- *Microcerotermes strunckii*

3.3.3.1- Estructura general y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo

3.3.3.1.1- Obreras (Figs. 52- 59, Tabla 8):

Esófago (E) tubular anterior, mediodorsal o levemente desplazado hacia la izquierda.

Buche (B) normalmente dilatado y con simetría bilateral por un mayor desarrollo de su mitad derecha, situado en el costado izquierdo del extremo anterior del abdomen.

Proventrículo (Pv) o molleja de ubicación dorso-lateral izquierda en el 2º/3º segmento abdominal.

Válvula Estomodeal (VE) más corta que el proventrículo y con el extremo posterior no dilatado.

Mesenterón (M) uniformemente tubular sin divertículos proximales, aunque levemente asimétrico y describiendo un arco mesentérico largo (más de 2/3 de la circunferencia), en sentido contrario a las agujas del reloj y superponiéndose al proctodeo para formar un segmento mixto.

Segmento Mixto (SM) simple externo, de menor longitud que el mesenterón, iniciándose a la derecha del abdomen dorsal y finalizando cerca de la línea media en vista ventral, próximo a la dilatación proctodeal. Prolongación mesentérica con fuerte dilatación distal doble, que no rodea completamente al lumen en ningún punto y cuyo ancho menor abarca menos de la mitad del ancho de la porción proctodeal.

Tubos de Malpighi (T) en número de cuatro, tubulares en toda su longitud, dispuestos en dos pares, cada uno de ellos fusionados en su porción proximal (patrón 2B) y unidos directamente a la pared intestinal, en la interfase mesenterón- proctodeo. Punto de inserción de los tubos de Malpighi visible ventralmente en el costado izquierdo del abdomen.

Primer Segmento Proctodeal (P1) largo (más de cuatro a ocho veces su ancho proximal), dilatado a más del doble de su ancho basal en toda su longitud, situado en el costado izquierdo. Porción distal de P1 tubular, larga (longitud de más de cuatro veces su ancho).

Segundo Segmento Proctodeal (P2) o válvula entérica invaginado directamente en P3 y situado posteriormente a la curvatura del mesenterón, dorsalmente a la izquierda del 6º segmento abdominal. Su eje longitudinal se dispone en un ángulo de menos de 90º con respecto al eje corporal antero- posterior.

Tercer Segmento Proctodeal (P3) o panza piriforme y fuertemente dilatado, sin divertículos, situado en el costado derecho y dispuesto en sentido postero-anterior, de modo que su extremo distal se ubica en el interior del arco mesentérico, hacia la izquierda aunque sin sobresalir marcadamente. No resulta evidente externamente una división en P3a y P3b.

Cuarto Segmento Proctodeal (P4) o colon largo. Su porción proximal (P4a) forma, luego de la torsión dorsal y el istmo bien marcados, un asa con una curva adicional en el interior del arco mesentérico. Su porción distal (P4b), luego de la torsión en U claramente visible, que corre por debajo del arco mesentérico, se dispone antero-posteriormente desde el costado derecho hacia la línea media, disminuyendo su diámetro en su porción distal, donde se sitúa la válvula rectal (VR).

Quinto Segmento Proctodeal (P5) o recto ovoide y moderadamente voluminoso, situado en el extremo posterior del abdomen.

Con respecto a las mediciones registradas para las regiones y órganos del tubo digestivo, el proctodeo superó el 60% de la longitud total del mismo, en tanto que el estomodeo y el mesenterón presentaron valores inferiores a este porcentaje. El tercer segmento proctodeal presentó una longitud significativamente mayor que en las otras dos castas.

3.3.3.1.2- Soldados (Figs. 60- 67, Tabla 8):

La configuración y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron similares a obreras, aunque la válvula estomodeal fue más larga que el proventrículo.

Con respecto a las longitudes de los órganos, las mismas no presentaron diferencias significativas con respecto a obreras, excepto en el tercer segmento proctodeal antes mencionado. También en los porcentajes de la longitud total del tubo digestivo, representados por cada región intestinal, los valores fueron similares a los de obreras.

3.3.3.1.3- Reproductores (Figs. 68- 75, Tabla 8):

Si bien la disposición “in situ” del tubo digestivo siguió el patrón observado en obreras y soldados, los órganos presentan una menor dilatación que en ellos, lo cual delimita espacios de separación claramente apreciables entre los mismos.

Las principales diferencias observadas con respecto a obreras y soldados, en cuanto a la configuración de los órganos del tubo digestivo, correspondieron al ancho de la porción mesentérica del segmento mixto en su punto más angosto, que abarca aproximadamente la mitad del ancho de la porción proctodeal, al primer segmento proctodeal muy largo, más de ocho veces su ancho proximal, tubular en toda su longitud y al colon que forma un asa simple en el interior del arco mesentérico. Además, la longitud del esófago fue mayor que en las otras castas, en tanto que el buche, el segmento mixto, el tercer segmento proctodeal, el colon y el recto presentaron longitudes menores en reproductores, así como el ancho del primer segmento proctodeal.

La longitud del estomodeo superó a la del mesenterón y representó más del 31 % de la longitud total del tubo digestivo.

3.3.3.2- Ornamentaciones quitinosas internas de los órganos del tubo digestivo

3.3.3.2.1- Obreras:

Buche: La cutícula de su porción anterior es levemente estriada y en la región posterior, la misma presenta escamas que portan espinas cortas en sus bordes. Las escamas alcanzaron una longitud y ancho promedio de 12,5 μm .

Proventrículo (Figs. 206- 210, Tabla 9): Posee una armadura interna completa del tipo generalizado, bien esclerotizada y con escamas con espinas en sus bordes, en las columnas de los pliegues I y II. Los pliegues III presentan la ornamentación habitualmente observada. Los pulvilos de los pliegues I y II presentan escamas dirigidas posteriormente con espinas y cerdas delgadas de mayor longitud en sus bordes.

Con respecto a las mediciones de este órgano, el cinturón columnar presentó una longitud uniforme, sin diferencias significativas entre los 3 tipos de pliegues, pero los pulvilos de los pliegues I resultaron aproximadamente cuatro veces más largos que los de los pliegues II, por ello la longitud total de los tres tipos de pliegues varió significativamente. El ancho de los pliegues I, II y III resultó semejante. El valor del índice Mo/A fue de 1/9, en tanto que el del índice C/H fue de 0,18.

El cinturón columnar de los 3 tipos de pliegues registró mayor longitud que en soldados y reproductores.

Válvula Estomodeal: Presenta una cutícula con finas estrías longitudinales paralelas, dispuestas regularmente.

Válvula Entérica (Fig. 211- 212, Tabla 10): Se diferencia una armadura interna muy leve, ubicada dentro del lumen de la válvula, con simetría aproximadamente hexa-radial, con seis

pliegues longitudinales poco desarrollados. Los pliegues 1 y 3 presentaron mayor longitud que los pliegues 2 y 4, en tanto que el ancho de todos los pliegues fue semejante. Las diminutas espinas cónicas dirigidas hacia atrás se presentaron en mayor número en los pliegues 1 y 3, aunque su tamaño fue similar en todos los pliegues. Además, las porciones proximales de los pliegues portan escamas dirigidas hacia atrás. No se observaron ornamentaciones entre los pliegues.

Comparando esta armadura con la de soldados y reproductores, los pliegues 1 y 3 resultaron más largos en tanto que los pliegues 2 y 4 presentaron longitud mayor a la de soldados y similar a la de reproductores.

Tercer Segmento Proctodeal (Fig. 213): La superficie de la cutícula presenta en su tercio distal delgadas espinas dispersas. La longitud promedio de las espinas fue de 15 μm .

Colon: Este órgano no presenta ornamentaciones internas.

Válvula Rectal: Armadura poco desarrollada constituida por seis pliegues o almohadillas con una longitud de 72,5 μm y ancho de 80,0 μm (valores promedio). Sobre ellas se disponen escamas muy leves dirigidas hacia atrás de forma aproximadamente cuadrangular (longitud y ancho promedio: 10,0 μm), con pequeñas espinas en sus bordes, las más largas alcanzando 2,5 μm .

3.3.3.2.2- Soldados:

Las ornamentaciones internas observadas en los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron semejantes a las de obreras en el buche, la válvula estomodeal, el tercer

segmento proctodeal, el colon y la válvula rectal. Las principales diferencias que pudieron reconocerse correspondieron al proventrículo y a la válvula entérica.

La armadura quitinosa del proventrículo (Figs. 214- 215, Tabla 9), con esclerotización similar a la de obreras, presentó los menores valores, con respecto a las otras dos castas, en las longitudes de pulvilos y longitud total de pliegues I y de ancho de los pliegues III. Las columnas de los pliegues I y II, así como las longitudes totales de los pliegues II y III resultaron menores a las de obreras y similares a las de reproductores.

La válvula entérica (Fig. 216, Tabla 10) presentó pliegues de longitud menor a las otras dos castas y ancho similar al de obreras. El número de espinas de los pliegues 1 y 3 resultó semejante al de reproductores y menor al de obreras, en tanto que en los pliegues 2 y 4 resultó similar al de las otras dos castas. La longitud y ancho de las espinas de los pliegues 1 y 3 resultaron semejantes a los de las otras castas, en tanto que las espinas de los pliegues 2 y 4 fueron más pequeñas que las de obreras y similares a las de reproductores.

3.3.3.2.3- Reproductores:

Las ornamentaciones internas del buche (Fig. 217), la válvula estomodeal, el colon y la válvula rectal (Fig. 223) resultaron similares a la de obreras y soldados. Las principales diferencias correspondieron a las armaduras quitinosas del proventrículo, la válvula entérica y el tercer segmento proctodeal.

El proventrículo (Figs. 218- 220, Tabla 9), con esclerotización más notable que la de obreras y soldados, presentó pulvilos más largos en los pliegues II, aunque el cinturón columnar y la longitud total de ambos tipos de pliegues fueron más cortos que el de obreras. El ancho de los pliegues II resultó menor al de obreras, así como la longitud y ancho de los pliegues III.

En la válvula entérica (Fig. 221, Tabla 10), los pliegues 1 y 3 fueron de longitud intermedia a los de obreras y soldados, pero su ancho resultó mayor al de estas dos castas. En los pliegues 1 y 3, el número de espinas fue significativamente menor al de obreras, pero su tamaño resultó similar. En los pliegues 2 y 4, la longitud, el ancho y el número de espinas resultaron semejantes a los de obreras, aunque el tamaño de las mismas fue menor.

El tercer segmento proctodeal (Fig. 222) presenta, en su tercio distal, espinas quitinosas largas y delgadas (longitud promedio: 23,7 μm , ancho promedio: 3,7 μm), dispersas irregularmente.

3.3.4- *Neocapritermes opacus*

3.3.4.1- Estructura general y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo

3.3.4.1.1- Obreras (Figs. 76- 84, Tabla 11):

Esófago (E) tubular anterior, mediodorsal o levemente desplazado hacia la izquierda.

Buche (B) normalmente dilatado y con simetría bilateral por un mayor desarrollo de su mitad derecha, situado en el costado izquierdo del extremo anterior del abdomen.

Proventrículo (Pv) o molleja de ubicación dorso-lateral izquierda en el 1^o/2^o segmento abdominal.

Válvula Estomodeal (VE) más larga que el proventrículo y con el extremo posterior no dilatado.

Mesenterón (M) uniformemente tubular con un divertículo único proximal, que no llega a ser un verdadero ciego, y describiendo un arco mesentérico corto (cerca de la mitad de la

circunferencia), en sentido contrario a las agujas del reloj y superponiéndose al proctodeo para formar un segmento mixto.

Segmento Mixto (SM) simple externo, de menor longitud que el mesenterón, iniciándose a la derecha del abdomen dorsal y finalizando a la izquierda del abdomen en vista ventral, próximo a la dilatación proctodeal. Prolongación mesentérica con fuerte dilatación distal doble, que no rodea completamente al lumen en ningún punto y cuyo ancho menor es aproximadamente igual en ancho a la porción proctodeal.

Tubos de Malpighi (T) en número de cuatro, tubulares en toda su longitud, dispuestos en dos pares, cada uno de ellos fusionados en su porción proximal (patrón 2B) y unidos sobre un pequeño pliegue de la pared intestinal, sin formar un verdadero divertículo, en la interfase mesenterón- proctodeo. Punto de inserción de los tubos de Malpighi no visible, cubierta por el tubo digestivo.

Primer Segmento Proctodeal (P1) corto (menos de cuatro veces su ancho proximal), dilatado al doble de su ancho basal en toda su longitud, situado en el costado izquierdo. Porción distal de P1 cónica (longitud menor al doble de su ancho).

Segundo Segmento Proctodeal (P2) o válvula entérica invaginado directamente en P3 y situado posteriormente a la curvatura del mesenterón, dorso- lateralmente en el costado izquierdo del 6º/7º segmento abdominal. Su eje longitudinal se dispone en un ángulo de menos de 90° con respecto al eje corporal antero- posterior.

Tercer Segmento Proctodeal (P3) o panza piriforme y fuertemente dilatado, sin divertículos, situado en el costado derecho y dispuesto en sentido postero-anterior, de modo que su extremo distal se ubica en el interior del arco mesentérico, hacia la izquierda aunque sin sobresalir marcadamente. No resulta evidente externamente una división en P3a y P3b.

Cuarto Segmento Proctodeal (P4) o colon largo. Su porción proximal (P4a) forma, luego de la torsión dorsal y el istmo bien marcados, un asa simple de dirección izquierda-derecha

levemente dilatada, en el interior del arco mesentérico. Su porción distal (P4b), luego de la torsión en U claramente visible, que corre por debajo del arco mesentérico, se dispone antero-posteriormente desde el costado derecho hacia la línea media, donde se sitúa la válvula rectal (VR).

Quinto Segmento Proctodeal (P5) o recto ovoide y moderadamente voluminoso, situado en el extremo posterior del abdomen.

Con respecto a las mediciones registradas para las regiones y órganos del tubo digestivo, el proctodeo superó el 65% de la longitud total del mismo, en tanto que el estomodeo y el mesenterón presentaron valores inferiores a este porcentaje. El esófago, el mesenterón y el segmento mixto presentaron longitudes significativamente menores que en las otras castas, el ancho del primer segmento proctodeal, en cambio, resultó mayor.

3.3.4.1.2- Soldados (Figs. 85- 93, Tabla 11):

La configuración y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron similares a obreras, aunque se registraron algunas diferencias cuantitativas. La longitud total del tubo digestivo resultó significativamente mayor que en las otras dos castas, y el estomodeo constituyó un porcentaje de la longitud total de la misma mayor que el del mesenterón. El buche notablemente dilatado, el colon y el recto fueron más largos que en obreras y reproductores.

3.3.4.1.3- Reproductores (Figs. 94- 102, Tabla 11):

En general, la disposición “in situ” del tubo digestivo siguió el patrón observado en obreras y soldados, con excepción del primer segmento proctodeal muy largo y tubular, que describe, en vista ventral, una marcada curvatura en forma de “S” invertida, y de la unión de los tubos de Malpighi, visible ventralmente a la izquierda del abdomen. Los órganos presentan una menor dilatación que en obreras y soldados, lo cual delimita espacios de separación claramente apreciables entre los mismos.

En cuanto a las medidas de los órganos, las principales diferencias observadas con respecto a obreras y soldados correspondieron a la mayor extensión del esófago, tercer segmento proctodeal, colon y recto, así como una menor longitud del buche y menor ancho del primer segmento proctodeal. La longitud del estomodeo superó a la del mesenterón y representó más del 30% de la longitud total del tubo digestivo.

3.3.4.2- Ornamentaciones quitinosas internas de los órganos del tubo digestivo

3.3.4.2.1- Obreras:

Buche: La cutícula de su porción anterior es levemente estriada y en la región posterior, la misma presenta escamas que portan espinas cortas en sus bordes. Las escamas alcanzaron una longitud y ancho promedio de 11,2 μm y 12,5 μm , respectivamente.

Proventrículo (Figs. 224- 225, Tabla 12): Posee una armadura interna completa del tipo generalizado, moderadamente esclerotizada y con escamas con espinas en sus bordes, en las columnas de los pliegues I y II. Los pliegues III presentan la ornamentación habitualmente

observada. Los pulvilos de los pliegues I y II presentan escamas dirigidas posteriormente con espinas y cerdas delgadas de mayor longitud.

Con respecto a las mediciones de este órgano, los cinturones columnares de los pliegues I y II presentaron longitudes similares, pero la longitud de los pulvilos de los pliegues I resultó ser de más del doble de la de los pliegues II, por ello la longitud total de los tres tipos de pliegues fue significativamente diferente. El ancho de los pliegues I, II y III resultó semejante. El valor del índice Mo/A fue de 1/13, en tanto que el del índice C/H fue de 0,09.

El cinturón columnar de los pliegues I, la longitud total de los pliegues II y la longitud y ancho de los pliegues III registraron mayor longitud que en las otras castas.

Válvula Estomodeal: Presenta una cutícula con finas estrías longitudinales paralelas, dispuestas regularmente.

Válvula Entérica (Figs. 226- 227, Tabla 13): Se diferencia una armadura interna con simetría aproximadamente tri-radial, ubicada dentro del lumen de la válvula. Los seis pliegues longitudinales no esclerotizados, muestran una disposición alterna entre los de mayor y menor desarrollo. Los pliegues 1 y 3 se proyectan hacia el lumen intestinal en su extremo distal redondeado, donde se disponen las espinas de mayor longitud. Estos pliegues presentaron mayor longitud que los de posición 2 y 4, los cuales fueron más anchos pero no sobresalen hacia la luz del proctodeo. Las cortas espinas cónicas dirigidas hacia atrás se presentaron en mayor número en los pliegues 1 y 3, donde fueron más largas y anchas que en los pliegues 2 y 4. No se observaron ornamentaciones entre los pliegues.

Tercer Segmento Proctodeal (Figs. 228- 229): La porción anterior de la superficie interna presenta espinas cortas y anchas irregularmente dispersas (longitud: 1,8 μm , ancho: 2,1 μm ,

valores promedio), y en la pronunciada curvatura del órgano dispuesta hacia el extremo posterior del abdomen se diferencian espinas largas cónicas con el extremo distal curvado. Sus longitudes variaron entre 55 μm y 70 μm y el ancho promedio fue de 6,8 μm .

Colon: Este órgano no presenta ornamentaciones internas.

Válvula Rectal: Armadura constituida por seis pliegues o almohadillas con una longitud de 92,0 μm y ancho de 37,5 μm (valores promedio). Sobre ellas se disponen escamas dirigidas hacia atrás de forma aproximadamente cuadrangular (longitud y ancho promedio: 12,5 μm), con espinas en sus bordes, las más largas alcanzando 5 μm .

3.3.4.2.2- Soldados:

Las ornamentaciones internas observadas en los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron semejantes a las de obreras en el buche, la válvula estomodeal, el tercer segmento proctodeal (Fig. 234), el colon y la válvula rectal. Las principales diferencias que pudieron reconocerse correspondieron al proventrículo y a la válvula entérica.

La armadura quitinosa del proventrículo (Figs. 230- 231, Tabla 12), de similar esclerotización que en obreras, presentó menores valores, con respecto a las otras dos castas, en las longitudes de columnas, pulvilos y longitud total de pliegues I y de la longitud total de los pliegues II y III.

La válvula entérica (Fig. 232- 233, Tabla 13) presentó pliegues de longitud y ancho mayor al de las otras dos castas. También las espinas fueron más numerosas. La longitud y ancho de las espinas resultaron similares a los de obreras y mayores a los de reproductores.

3.3.4.2.3- Reproductores:

Las ornamentaciones internas del buche, la válvula estomodeal, el colon y la válvula rectal resultaron similares a la de obreras y soldados. Las principales diferencias correspondieron a las armaduras quitinosas del proventrículo, la válvula entérica y el tercer segmento proctodeal.

El proventrículo de los individuos de esta casta (Fig. 235, Tabla 12), con esclerotización semejante a la de obreras y soldados, presentó un mayor ancho de los pliegues I y II que el de estos dos grupos.

Los pliegues 1 y 3 de la válvula entérica (Fig. 236, Tabla 13) resultaron de menor longitud y los pliegues 2 y 4 de menor ancho que en las otras castas. El número de espinas de los pliegues, así como la longitud y ancho de las mismas, resultaron menores a los de obreras y soldados.

El tercer segmento proctodeal (Fig. 237) presenta, en toda su superficie, espinas largas y delgadas (longitud promedio: 37,5 μm , ancho promedio: 3,1 μm) con el extremo curvo, dispersas irregularmente. Estas espinas son más cortas que las de obreras y soldados.

3.3.5- *Spinitermes brevicornutus*

3.3.5.1- Estructura general y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo

3.3.5.1.1- Obreras (Figs. 103- 110, Tabla 14):

Esófago (E) tubular anterior, mediodorsal o levemente desplazado hacia la izquierda.

Buche (B) ampliamente dilatado y con simetría bilateral por un mayor desarrollo de su mitad derecha, situado en el costado izquierdo del extremo anterior del abdomen.

Proventrículo (Pv) o molleja de ubicación dorso-lateral izquierda en el 2º segmento abdominal.

Válvula Estomodeal (VE) más larga que el proventrículo y con el extremo posterior dilatado.

Mesenterón (M) uniformemente tubular con una pequeña protuberancia proximal, que no llega a ser un verdadero ciego, y describiendo un arco mesentérico largo (más de 2/3 de la circunferencia), en sentido contrario a las agujas del reloj y superponiéndose al proctodeo para formar un segmento mixto.

Segmento Mixto (SM) simple externo, de longitud aproximadamente igual que la del mesenterón, iniciándose a la izquierda del abdomen ventral y finalizando a la derecha de la cadena ganglionar en vista ventral, próximo a la dilatación proctodeal. Prolongación mesentérica con leve dilatación distal (longitud de la dilatación más de tres veces su grosor), que no rodea completamente al lumen en ningún punto y cuyo ancho menor abarca aproximadamente la mitad del ancho de la porción proctodeal.

Tubos de Malpighi (T) en número de cuatro, tubulares en toda su longitud, dispuestos en dos pares fusionados en una base única (patrón 2C) y unidos en un divertículo de la pared intestinal, el nódulo malpighiano (N), de longitud menor al doble de su ancho, en la interfase mesenterón- proctodeo. Punto de inserción de los tubos de Malpighi no visible, cubierto por los órganos del tubo digestivo.

Primer Segmento Proctodeal (P1) largo (más de cuatro a ocho veces su ancho proximal), tubular en toda su longitud, situado en el costado izquierdo. Porción distal de P1 no diferenciada del resto del órgano.

Segundo Segmento Proctodeal (P2) o válvula entérica invaginado directamente en P3 y situado posteriormente a la curvatura del mesenterón, dorsalmente cerca de la línea media del

5º/6º segmento abdominal. Su eje longitudinal se dispone en un ángulo de menos de 90º con respecto al eje corporal antero- posterior.

Tercer Segmento Proctodeal (P3) o panza fuertemente dilatado, sin divertículos, situado en el costado derecho y dispuesto en sentido postero-anterior, de modo que su extremo distal se ubica en el interior del arco mesentérico, hacia la izquierda aunque sin sobresalir marcadamente. Externamente resulta evidente una división entre P3a, moderadamente dilatada y P3b, más voluminosa.

Cuarto Segmento Proctodeal (P4) o colon largo. Su porción proximal (P4a) forma, luego de la torsión dorsal y el istmo bien marcados, un asa simple de dirección izquierda-derecha levemente dilatada, en el interior del arco mesentérico. Su porción distal (P4b), luego de la torsión en U claramente visible, que corre por debajo del arco mesentérico, se dispone antero-posteriormente desde el costado derecho hacia la línea media, disminuyendo su diámetro en su porción distal, donde se sitúa la válvula rectal (VR).

Quinto Segmento Proctodeal (P5) o recto ovoide y voluminoso, situado en el extremo posterior del abdomen.

Con respecto a las mediciones registradas para las regiones y órganos del tubo digestivo, el proctodeo superó el 60% de la longitud total del mismo, en tanto que el estomodeo y el mesenterón presentaron valores inferiores a este porcentaje. El ancho del primer segmento proctodeal y la longitud del recto fueron significativamente mayores que en soldados.

5.1.2) Soldados (Figs. 111- 118, Tabla 14):

La configuración y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron similares a obreras, aunque la válvula entérica se sitúa en el 6º/7º segmento abdominal.

Además, se registraron otras diferencias cuantitativas. Así, buche, el proventrículo y el primer segmento proctodeal fueron más largos que en obreras. A pesar de que la longitud del abdomen fue menor en esta casta, la longitud total del tubo digestivo superó a la de obreras.

3.3.5.2- Ornamentaciones quitinosas internas de los órganos del tubo digestivo

3.3.5.2.1- Obreras:

Buche: La cutícula de su porción anterior es levemente estriada y en la región posterior, la misma presenta escamas que portan espinas cortas en sus bordes. Las escamas alcanzaron una longitud y ancho promedio de 17,5 μm y 20,0 μm , respectivamente.

Proventrículo (Figs. 238- 239, Tabla 15): Posee una armadura interna completa del tipo generalizado, poco esclerotizada y con tubérculos cónicos y escamas triangulares, en las columnas de los pliegues I y II. Los pliegues III presentan la ornamentación habitualmente observada. Los pulvilos de los pliegues I y II presentan escamas dirigidas posteriormente con espinas y cerdas delgadas de mayor longitud.

Con respecto a las mediciones de este órgano, el cinturón columnar presentó una longitud uniforme, sin diferencias significativas entre los 3 tipos de pliegues, pero los pulvilos de los pliegues I resultaron más de dos veces más largos que los de los pliegues II, por ello la longitud total de los tres tipos de pliegues varió significativamente. El ancho de los pliegues I

y II resultó semejante, y mayor al de los pliegues III. El valor del índice Mo/A fue de 1/19, en tanto que el del índice C/H fue de 0,05.

Válvula Estomodeal: Presenta una cutícula con finas estrías longitudinales paralelas, dispuestas regularmente.

Válvula Entérica (Figs. 240- 241, Tabla 16): Se diferencia una armadura interna con simetría aproximadamente hexa-radial, ubicada dentro del lumen de la válvula. Con seis pliegues longitudinales no esclerotizados, de longitudes y anchos semejantes. Las pequeñas espinas curvas y cónicas dirigidas hacia atrás se presentaron en número y tamaño similar en todos los pliegues. No se observaron ornamentaciones entre los pliegues.

Tercer Segmento Proctodeal: La superficie de la cutícula carece de ornamentaciones.

Colon: Este órgano no presenta ornamentaciones internas.

Válvula Rectal: Armadura constituida por seis pliegues o almohadillas con una longitud de 67,5 μm y ancho de 62,5 μm (valores promedio). Sobre ellas se disponen escamas dirigidas hacia atrás de forma aproximadamente cuadrangular (longitud y ancho promedio: 12,5 μm), con espinas en sus bordes, las más largas alcanzando 15,0 μm .

3.3.5.2.2- Soldados:

Las ornamentaciones internas observadas en los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron semejantes a las de obreras en el buche, la válvula estomodeal, el tercer

segmento proctodeal, el colon y la válvula rectal. Las principales diferencias que pudieron reconocerse correspondieron al proventrículo y a la válvula entérica.

La armadura quitinosa del proventrículo (Figs. 242- 243, Tabla 15), más esclerotizada que en obreras, presentó valores semejantes a los de obreras en la mayoría de los caracteres medidos, excepto en el ancho de los pliegues I y II, en las columnas de los pliegues II y en la longitud de los pliegues III, que fueron significativamente mayores.

La válvula entérica (Figs. 244- 245, Tabla 16) presentó medidas similares a las de obreras en los caracteres medidos, con excepción de la longitud de los pliegues 1 y 3 y de las espinas que ellos portan, que resultaron significativamente menores en soldados.

3.3.6- *Termes bolivianus*

3.3.6.1- Estructura general y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo

3.3.6.1.1- Obreras (Figs. 119- 126, Tabla 17):

Esófago (E) tubular anterior, mediodorsal o levemente desplazado hacia la izquierda.

Buche (B) normalmente dilatado y con simetría bilateral por un mayor desarrollo de su mitad derecha, situado en el costado izquierdo del extremo anterior del abdomen.

Proventrículo (Pv) o molleja de ubicación dorso-lateral izquierda en el 2°/3° segmento abdominal.

Válvula Estomodeal (VE) más larga que el proventrículo y con el extremo posterior no dilatado.

Mesenterón (M) uniformemente tubular con una pequeña protuberancia proximal, que no llega a ser un verdadero ciego, y describiendo un arco mesentérico largo (más de 2/3 de la circunferencia), en sentido contrario a las agujas del reloj y superponiéndose al proctodeo para formar un segmento mixto.

Segmento Mixto (SM) simple externo, de mayor longitud que el mesenterón, iniciándose a la derecha del abdomen dorsal y finalizando a la derecha de la cadena ganglionar en vista ventral, próximo a la dilatación proctodeal. Prolongación mesentérica con leve dilatación distal (longitud de la dilatación más de tres veces su grosor), que no rodea completamente al lumen en ningún punto y cuyo ancho menor abarca aproximadamente la mitad del ancho de la porción proctodeal.

Tubos de Malpighi (T) en número de cuatro, tubulares en toda su longitud, dispuestos en dos pares fusionados en una base única (patrón 2C) y unidos en un divertículo de la pared intestinal, el nódulo malpighiano (N), de longitud menor al doble de su ancho, en la interfase mesenterón- proctodeo. Punto de inserción de los tubos de Malpighi no visible, cubierto por los órganos del tubo digestivo.

Primer Segmento Proctodeal (P1) largo (más de cuatro a ocho veces su ancho proximal), dilatado al doble de su ancho basal en toda su longitud, situado en el costado izquierdo. Porción distal de P1 tubular, corta (longitud de dos a cuatro veces su ancho).

Segundo Segmento Proctodeal (P2) o válvula entérica invaginado directamente en P3 y situado posteriormente a la curvatura del mesenterón, dorsalmente cerca de la línea media del costado izquierdo del 6°/7° segmento abdominal. Su eje longitudinal se dispone en un ángulo de menos de 90° con respecto al eje corporal antero- posterior.

Tercer Segmento Abdominal (P3) o panza piriforme y fuertemente dilatado, sin divertículos, situado en el costado derecho y dispuesto en sentido postero-anterior, de modo

que su extremo distal se ubica en el interior del arco mesentérico, hacia la izquierda aunque sin sobresalir marcadamente. No resulta evidente externamente una división en P3a y P3b.

Cuarto Segmento Proctodeal (P4) o colon largo. Su porción proximal (P4a) forma, luego de la torsión dorsal y el istmo bien marcados, un asa simple de dirección izquierda-derecha levemente dilatada, en el interior del arco mesentérico. Su porción distal (P4b), luego de la torsión en U claramente visible, que corre por debajo del arco mesentérico, se dispone antero-posteriormente desde el costado derecho hacia la línea media, disminuyendo su diámetro en su porción distal, donde se sitúa la válvula rectal (VR).

Quinto Segmento Proctodeal (P5) o recto ovoide y moderadamente voluminoso, situado en el extremo posterior del abdomen.

Con respecto a las mediciones registradas para las regiones y órganos del tubo digestivo, el proctodeo superó el 60% de la longitud total del mismo, en tanto que el estomodeo y el mesenterón presentaron valores más bajos. El segmento mixto, el tercer segmento proctodeal, el colon y el recto presentaron longitudes significativamente mayores que en las otras castas.

3.3.6.1.2- Soldados (Figs. 127- 134, Tabla 17):

La configuración y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron similares a obreras, aunque se registraron algunas diferencias cuantitativas. Así, el proventrículo presentó mayor longitud que en las otras dos castas en tanto que el mesenterón fue más corto que en obreras y reproductores. Las longitudes del segmento mixto, el tercer y el cuarto segmento proctodeal fueron intermedias a las de las otras dos castas.

3.3.6.1.3- Reproductores (Figs. 135- 141, Tabla 17):

Si bien la disposición “in situ” del tubo digestivo siguió, en general, el patrón observado en obreras y soldados, los órganos presentan una menor dilatación, lo cual delimita espacios de separación claramente apreciables entre los mismos. Algunas de las diferencias observadas, con respecto a las otras dos castas, corresponden a la inserción de los tubos de Malpighi, visible en vista ventral en el costado izquierdo del abdomen; a la forma del primer segmento proctodeal, tubular en toda su longitud y a la ubicación de la válvula entérica, situada a la izquierda del abdomen en vista dorsal.

En cuanto a las medidas de los órganos, las principales diferencias con respecto a obreras y soldados, correspondieron a la mayor extensión del esófago y del mesenterón y menor longitud del buche, del segmento mixto, del primer y tercer segmento proctodeal, así como del colon y del recto. También el ancho del primer segmento proctodeal presentó menores valores en esta casta.

La longitud del estomodeo resultó similar a la del mesenterón.

3.3.6.2- Ornamentaciones quitinosas internas de los órganos del tubo digestivo

3.3.6.2.1- Obreras:

Buche: La cutícula de su porción anterior es levemente estriada y en la región posterior, la misma presenta escamas que portan espinas cortas en sus bordes. Las escamas alcanzaron una longitud y ancho promedio de 12,5 μm y 15,0 μm , respectivamente.

Proventrículo (Tabla 18): Posee una armadura interna completa del tipo generalizado, poco esclerotizada y con tubérculos cónicos y escamas con espinas en sus bordes, en las columnas de los pliegues I y II. Los pliegues III presentan la ornamentación habitualmente observada. Los pulvilos de los pliegues I y II presentan escamas dirigidas posteriormente con espinas y cerdas delgadas de mayor longitud.

Con respecto a las mediciones de este órgano, el cinturón columnar de los pliegues I y II presentó una longitud semejante, pero los pulvilos de los pliegues I resultaron aproximadamente dos veces más largos que los de los pliegues II, por ello la longitud total de los tres tipos de pliegues fue significativamente diferente. El ancho de los pliegues I y II resultó semejante, y mayor al de los pliegues III. El valor del índice Mo/A fue de 1/14, en tanto que el del índice C/H fue de 0,07.

Válvula Estomodeal: Presenta una cutícula con finas estrías longitudinales paralelas, dispuestas regularmente.

Válvula Entérica (Figs. 246- 247, Tabla 19): Se diferencia una armadura interna con simetría aproximadamente hexa-radial, ubicada dentro del lumen de la válvula, con seis pliegues longitudinales no esclerotizados. Los pliegues 1 y 3 presentaron mayor longitud y ancho que los de las posiciones 2 y 4. Las pequeñas espinas cónicas dirigidas hacia atrás se presentaron en mayor número en los pliegues 1 y 3, donde fueron más largas y anchas que en los restantes pliegues. No se observaron ornamentaciones entre los pliegues.

Comparando esta armadura con la de soldados y reproductores, los pliegues resultaron más largos y con menor número de espinas. La longitud de las espinas resultó similar a la de reproductores y mayor a la de soldados en los pliegues 1 y 3, y mayor a las otras dos castas en

los pliegues 2 y 4. El ancho de las espinas fue mayor al de soldados y reproductores en todos los pliegues.

Tercer Segmento Proctodeal: La superficie de la cutícula carece de ornamentaciones.

Colon: Este órgano no presenta ornamentaciones internas.

Válvula Rectal (Fig. 248): Armadura constituida por seis pliegues o almohadillas con una longitud de 50,0 μm y ancho de 27,5 μm (valores promedio). Sobre ellas se disponen escamas dirigidas hacia atrás (longitud y ancho promedio: 7,5 μm y 12,5 μm , respectivamente), con espinas en sus bordes, las más largas alcanzando 7,5 μm .

3.3.6.2.2- Soldados:

Las ornamentaciones internas observadas en los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron semejantes a las de obreras en el buche (Fig. 249), la válvula estomodeal, el tercer segmento proctodeal, el colon y la válvula rectal. Las principales diferencias que pudieron reconocerse correspondieron al proventrículo y a la válvula entérica.

La armadura quitinosa del proventrículo (Figs. 250- 251, Tabla 18), más esclerotizada que en obreras, presentó los menores valores, con respecto a las otras dos castas, en las longitudes de pulvilos de los pliegues I y II y en la longitud total de los pliegues II y III. El ancho de los tres tipos de pliegues fue similar al de obreras.

La válvula entérica (Figs. 252- 253, Tabla 19) presentó menores valores que en obreras y reproductores en todos los caracteres medidos, con excepción del ancho de los pliegues 2 y 4 y el ancho de las espinas de los pliegues 1 y 3, similares a los de reproductores.

3.3.6.2.3- Reproductores:

Las ornamentaciones internas del buche, la válvula estomodeal y la válvula rectal resultaron similares a la de obreras y soldados. Las principales diferencias correspondieron a las armaduras quitinosas del proventrículo, la válvula entérica, el tercer segmento proctodeal y el colon.

El proventrículo de los individuos de esta casta (Figs. 254- 255, Tabla 18), con esclerotización más notable que la de obreras y soldados, presentó pliegues I y II de mayor longitud total y pulvilos de los pliegues II de mayor longitud que en estas castas. El ancho de los pliegues I y II fue menor en relación a las otras dos castas, pero el de los pliegues I superó al de los pliegues II. Esta característica se observa solamente en esta especie.

La longitud de los pliegues III fue menor que en obreras y similar a la de soldados, aunque el ancho de estos pliegues no registró diferencias entre las castas.

Para la válvula entérica (Figs. 256- 257, Tabla 19), la longitud de los pliegues resultó intermedia a la de las otras castas, así como el ancho de los pliegues 1 y 3. El número de espinas de los pliegues resultó mayor al de obreras y soldados. Las espinas fueron de longitud similar, aunque de ancho menor a las de obreras.

El tercer segmento proctodeal (Fig. 258) presenta, en su tercio distal, espinas quitinosas largas y delgadas (longitud promedio: 55 μm , ancho promedio: 0,5 μm) dispersas irregularmente.

El colon (Fig. 259) presenta en su porción proximal levemente dilatada (P4a), espinas cuticulares similares a las de P3, aunque de menor longitud (25 μm , valor promedio) y ancho mayor (1,0 μm , valor promedio).

3.3.7- *Termes nigrinus*

3.3.7.1- Estructura general y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo

3.3.7.1.1- Obreras (Figs. 142- 149, Tabla 20):

Esófago (E) tubular anterior, mediodorsal o levemente desplazado hacia la izquierda.

Buche (B) normalmente dilatado y con simetría bilateral por un mayor desarrollo de su mitad derecha, situado en el costado izquierdo del extremo anterior del abdomen.

Proventrículo (Pv) o molleja de ubicación dorso-lateral izquierda en el 2º segmento abdominal.

Válvula Estomodeal (VE) más larga que el proventrículo y con el extremo posterior no dilatado.

Mesenterón (M) uniformemente tubular con una pequeña protuberancia proximal, que no llega a ser un verdadero ciego, y describiendo un arco mesentérico largo (más de 2/3 de la circunferencia), en sentido contrario a las agujas del reloj y superponiéndose al proctodeo para formar un segmento mixto.

Segmento Mixto (SM) simple externo, de longitud aproximadamente igual a la del mesenterón, iniciándose a la derecha del abdomen dorsal y finalizando a la derecha de la cadena ganglionar en vista ventral, próximo a la dilatación proctodeal. Prolongación mesentérica con leve dilatación distal (longitud de la dilatación más de tres veces su grosor), que no rodea completamente al lumen en ningún punto y cuyo ancho menor abarca aproximadamente la mitad del ancho de la porción proctodeal.

Tubos de Malpighi (T) en número de cuatro, tubulares en toda su longitud, dispuestos en dos pares fusionados en una base única (patrón 2C) y unidos en un divertículo de la pared

intestinal, el nódulo malpighiano (N), de longitud menor al doble de su ancho, en la interfase mesenterón- proctodeo. Punto de inserción de los tubos de Malpighi no visible, cubierto por los órganos del tubo digestivo.

Primer Segmento Proctodeal (P1) corto (menos de cuatro veces su ancho proximal), dilatado al doble de su ancho basal en toda su longitud, situado en el costado izquierdo. Porción distal de P1 tubular, corta (longitud de dos a cuatro veces su ancho).

Segundo Segmento Proctodeal (P2) o válvula entérica invaginado directamente en P3 y situado posteriormente a la curvatura del mesenterón, dorsalmente cerca de la línea media del costado izquierdo del 6°/7° segmento abdominal. Su eje longitudinal se dispone en un ángulo de menos de 90° con respecto al eje corporal antero- posterior.

Tercer Segmento Proctodeal (P3) o panza piriforme y fuertemente dilatado, sin divertículos, situado en el costado derecho y dispuesto en sentido postero-anterior, de modo que su extremo distal se ubica en el interior del arco mesentérico, hacia la izquierda aunque sin sobresalir marcadamente. No resulta evidente externamente una división en P3a y P3b.

Cuarto Segmento Proctodeal (P4) o colon largo. Su porción proximal (P4a) forma, luego de la torsión dorsal y el istmo bien marcados, un asa simple de dirección izquierda-derecha levemente dilatada, en el interior del arco mesentérico. Su porción distal (P4b), luego de la torsión en U claramente visible, que corre por debajo del arco mesentérico, se dispone antero-posteriormente desde el costado derecho hacia la línea media, disminuyendo su diámetro en su porción distal, donde se sitúa la válvula rectal (VR).

Quinto Segmento Proctodeal (P5) o recto ovoide y moderadamente voluminoso, situado en el extremo posterior del abdomen.

Con respecto a las mediciones registradas para las regiones y órganos del tubo digestivo, el proctodeo superó el 60% de la longitud total del mismo, en tanto que el

estomodeo y el mesenterón presentaron valores inferiores a este porcentaje. El segmento mixto, el colon y el recto presentaron longitudes significativamente mayores que en soldados.

3.3.7.1.2- Soldados (Figs. 150- 157, Tabla 20):

La configuración y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron similares a obreras, aunque se registraron algunas diferencias cuantitativas. Además de las ya señaladas, el esófago fue más largo que en obreras, por lo cual el estomodeo constituyó un porcentaje mayor de la longitud total del tubo digestivo que en la otra casta analizada, en tanto que el proctodeo no superó el 60% de esta longitud.

3.3.7.2- Ornamentaciones quitinosas internas de los órganos del tubo digestivo

3.3.7.2.1- Obreras:

Buche: La cutícula de su porción anterior es levemente estriada y en la región posterior, la misma presenta escamas que portan espinas cortas en sus bordes. Las escamas alcanzaron una longitud y ancho promedio de 17,5 μm y 12,5 μm , respectivamente.

Proventrículo (Figs. 260- 261, Tabla 21): Posee una armadura interna completa del tipo generalizado, poco esclerotizada y con tubérculos cónicos y escamas con espinas en sus bordes, en las columnas de los pliegues I y II. Los pliegues III presentan la ornamentación habitualmente observada. Los pulvilos de los pliegues I y II presentan escamas dirigidas posteriormente con espinas y cerdas delgadas de mayor longitud.

Con respecto a las mediciones de este órgano, el cinturón columnar no presentó diferencias significativas entre los 3 tipos de pliegues, pero los pulvilos de los pliegues I resultaron más

largos que los de los pliegues II, por ello la longitud total de los tres tipos de pliegues fue significativamente diferente. El ancho de los pliegues I y II resultó semejante, y mayor al de los pliegues III. El valor del índice Mo/A fue de 1/15, en tanto que el del índice C/H fue de 0,07.

Válvula Estomodeal: Presenta una cutícula con finas estrías longitudinales paralelas, dispuestas regularmente.

Válvula Entérica (Figs. 262- 263, Tabla 22): Se diferencia una armadura interna con simetría aproximadamente hexa-radial, ubicada dentro del lumen de la válvula, con seis pliegues longitudinales no esclerotizados. Los pliegues 1 y 3 presentaron mayor longitud y ancho que los de posición 2 y 4. Las pequeñas espinas cónicas dirigidas hacia atrás se presentaron en mayor número y con mayor tamaño en los pliegues 1 y 3. No se observaron ornamentaciones entre los pliegues.

Tercer Segmento Proctodeal: La superficie de la cutícula carece de ornamentaciones.

Colon: Este órgano no presenta ornamentaciones internas.

Válvula Rectal (Fig. 264): Armadura constituida por seis pliegues o almohadillas con una longitud de 52,5 μm y ancho de 35,0 μm (valores promedio). Sobre ellas se disponen escamas dirigidas hacia atrás de forma aproximadamente cuadrangular (longitud y ancho promedio: 8,75 μm), con espinas en sus bordes, las más largas alcanzando 5,0 μm .

3.3.7.2.2- Soldados:

Las ornamentaciones internas observadas en los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron semejantes a las de obreras en el buche, la válvula estomodeal, el tercer segmento proctodeal, el colon y la válvula rectal. Las principales diferencias que pudieron reconocerse correspondieron al proventrículo y a la válvula entérica.

La armadura quitinosa del proventrículo (Fig. 265, Tabla 21), menos esclerotizada que en obreras, presentó los menores valores en las longitudes de pulvilos y longitud total de pliegues I. El cinturón columnar de los 3 tipos de pliegues registró longitudes similares a las de obreras. La longitud total y de los pulvilos de los pliegues II fueron mayores, así como el ancho de ambos tipos de pliegues.

La válvula entérica (Fig. 266, Tabla 22) no presentó diferencias significativas con respecto a obreras en la longitud de los pliegues 1 y 3, pero ellos fueron más anchos. Los pliegues 2 y 4 resultaron más cortos que en obreras. El número de espinas fue semejante en ambas castas, aunque las mismas fueron de mayor longitud y ancho en obreras.

3.3.8- *Termes saltans*

3.3.8.1- Estructura general y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo

3.3.8.1.1- Obreras (Figs. 158- 165, Tabla 23):

Esófago (E) tubular anterior, mediodorsal o levemente desplazado hacia la izquierda.

Buche (B) normalmente dilatado y con simetría bilateral por un mayor desarrollo de su mitad derecha, situado en el costado izquierdo del extremo anterior del abdomen.

Proventrículo (Pv) o molleja de ubicación dorso-lateral izquierda en el 2º/3º segmento abdominal.

Válvula Estomodeal (VE) más larga que el proventrículo y con el extremo posterior no dilatado.

Mesenterón (M) uniformemente tubular con una pequeña protuberancia proximal, que no llega a ser un verdadero ciego, y describiendo un arco mesentérico largo (más de 2/3 de la circunferencia), en sentido contrario a las agujas del reloj y superponiéndose al proctodeo para formar un segmento mixto.

Segmento Mixto (SM) simple externo, de longitud aproximadamente igual que la del mesenterón, iniciándose a la derecha del abdomen dorsal y finalizando a la derecha de la cadena ganglionar en vista ventral, próximo a la dilatación proctodeal. Prolongación mesentérica con leve dilatación distal (longitud de la dilatación más de tres veces su grosor), que no rodea completamente al lumen en ningún punto y cuyo ancho menor abarca aproximadamente la mitad del ancho de la porción proctodeal.

Tubos de Malpighi (T) en número de cuatro, tubulares en toda su longitud, dispuestos en dos pares fusionados en una base única (patrón 2C) y unidos en un divertículo de la pared intestinal, el nódulo malpighiano (N), de longitud menor al doble de su ancho, en la interfase mesenterón- proctodeo. Punto de inserción de los tubos de Malpighi no visible, cubierto por los órganos del tubo digestivo.

Primer Segmento Proctodeal (P1) largo (más de cuatro a ocho veces su ancho proximal), dilatado al doble de su ancho basal en toda su longitud, situado en el costado izquierdo. Porción distal de P1 tubular, corta (longitud de dos a cuatro veces su ancho).

Segundo Segmento Proctodeal (P2) o válvula entérica invaginado directamente en P3 y situado posteriormente a la curvatura del mesenterón, dorsalmente cerca de la línea media del 6º/7º segmento abdominal. Su eje longitudinal se dispone en un ángulo de menos de 90º con respecto al eje corporal antero- posterior.

Tercer Segmento Proctodeal (P3) o panza piriforme y fuertemente dilatado, sin divertículos, situado en el costado derecho y dispuesto en sentido postero-anterior, de modo que su extremo distal se ubica en el interior del arco mesentérico, hacia la izquierda aunque sin sobresalir marcadamente. No resulta evidente externamente una división en P3a y P3b.

Cuarto Segmento Proctodeal (P4) o colon largo. Su porción proximal (P4a) forma, luego de la torsión dorsal y el istmo bien marcados, un asa simple de dirección izquierda-derecha levemente dilatada, en el interior del arco mesentérico. Su porción distal (P4b), luego de la torsión en U claramente visible, que corre por debajo del arco mesentérico, se dispone antero-posteriormente desde el costado derecho hacia la línea media, disminuyendo su diámetro en su porción distal, donde se sitúa la válvula rectal (VR).

Quinto Segmento Proctodeal (P5) o recto ovoide y moderadamente voluminoso, situado en el extremo posterior del abdomen.

Con respecto a las mediciones registradas para las regiones y órganos del tubo digestivo, el proctodeo superó el 60% de la longitud total del mismo, en tanto que el estomodeo y el mesenterón presentaron valores inferiores a este porcentaje. El buche, el primer segmento proctodeal, el tercer segmento proctodeal y el colon presentaron longitudes significativamente mayores que en las otras dos castas.

3.3.8.1.2- Soldados (Figs. 166- 173, Tabla 23):

La configuración y disposición “in situ” de los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron similares a obreras, aunque el primer segmento proctodeal es corto, de longitud menor a cuatro veces su ancho proximal.

Además, se registraron otras diferencias cuantitativas. Así, el mesenterón fue más corto que en obreras y reproductores, a pesar de lo cual constituyó un porcentaje mayor de la longitud total del tubo digestivo que en las castas mencionadas. El segmento mixto y el primer segmento proctodeal resultaron de longitud similar a la de obreras, y el tercer segmento proctodeal de longitud intermedia a la de obreras y reproductores.

3.3.8.1.3- Reproductores (Figs. 174- 181, Tabla 23):

Si bien la disposición “in situ” del tubo digestivo siguió el patrón observado en obreras y soldados, los órganos presentan una menor dilatación que en estas castas, lo cual delimita espacios de separación claramente apreciables entre los mismos.

Las principales diferencias observadas con respecto a obreras y soldados, en cuanto a la configuración de los órganos del tubo digestivo, correspondieron a la mayor longitud del mesenterón con respecto al segmento mixto, a la inserción de los tubos de Malpighi visible en vista ventral en el costado izquierdo del abdomen, al primer segmento proctodeal tubular en toda su longitud y a la ubicación de la válvula entérica a la izquierda del abdomen en vista dorsal.

Asimismo, se reconoció la mayor extensión del esófago, y menor longitud del buche, del segmento mixto y del tercer segmento proctodeal. También el primer segmento proctodeal, tanto en longitud como en ancho, presentó menores valores en esta casta.

La longitud del estomodeo superó a la del mesenterón y representó más del 26% de la longitud total del tubo digestivo.

3.3.8.2- Ornamentaciones quitinosas internas de los órganos del tubo digestivo

3.3.8.2.1- Obreras:

Buche: La cutícula de su porción anterior es levemente estriada y en la región posterior, la misma presenta escamas que portan espinas cortas en sus bordes. Las escamas alcanzaron una longitud y ancho promedio de 17,5 μm y 15,0 μm , respectivamente.

Proventrículo (Figs. 267- 268, Tabla 24): Posee una armadura interna completa del tipo generalizado, poco esclerotizada y con tubérculos cónicos y escamas con espinas en sus bordes, en las columnas de los pliegues I y II. Los pliegues III presentan la ornamentación habitualmente observada. Los pulvilos de los pliegues I y II presentan escamas dirigidas posteriormente con espinas y cerdas delgadas de mayor longitud.

Con respecto a las mediciones de este órgano, el cinturón columnar presentó una longitud uniforme, sin diferencias significativas entre los 3 tipos de pliegues, pero los pulvilos de los pliegues I resultaron aproximadamente tres veces más largos que los de los pliegues II, por ello la longitud total de los tres tipos de pliegues varió significativamente. El ancho de los pliegues I y II resultó semejante, y mayor al de los pliegues III. El valor del índice Mo/A fue de 1/17, en tanto que el del índice C/H fue de 0,07.

El cinturón columnar de los 3 tipos de pliegues registró mayor longitud que en soldados y reproductores.

Válvula Estomodeal: Presenta una cutícula con finas estrías longitudinales paralelas, dispuestas regularmente.

Válvula Entérica (Figs. 269- 270, Tabla 25): Se diferencia una armadura interna con simetría aproximadamente hexa-radial, ubicada dentro del lumen de la válvula, con seis pliegues longitudinales no esclerotizados. Los pliegues 1 y 3 presentaron mayor longitud y ancho que los de posición 2 y 4. Las pequeñas espinas cónicas dirigidas hacia atrás se presentaron en mayor número en los pliegues 1 y 3, donde además fueron más largas y anchas. No se observaron ornamentaciones entre los pliegues.

Comparando esta armadura con la de soldados y reproductores, los pliegues resultaron más largos y con menor número de espinas.

Tercer Segmento Proctodeal: La superficie de la cutícula carece de ornamentaciones.

Colon: Este órgano no presenta ornamentaciones internas.

Válvula Rectal: Armadura constituida por seis pliegues o almohadillas con una longitud de 75,0 μm y ancho de 52,5 μm (valores promedio). Sobre ellas se disponen escamas dirigidas hacia atrás de forma aproximadamente cuadrangular (longitud y ancho promedio: 10,0 μm), con espinas en sus bordes, las más largas alcanzando 7,5 μm .

3.3.8.2.2- Soldados:

Las ornamentaciones internas observadas en los órganos del tubo digestivo de soldados resultaron semejantes a las de obreras en el buche, la válvula estomodeal, el tercer

segmento proctodeal, el colon y la válvula rectal. Las principales diferencias que pudieron reconocerse correspondieron al proventrículo y a la válvula entérica.

La armadura quitinosa del proventrículo (Figs. 271- 272, Tabla 24), menos esclerotizada que en obreras, presentó los menores valores, con respecto a las otras dos castas en las longitudes de columnas, pulvilos y longitud total de pliegues I y de columnas de los pliegues II. Los pliegues III mostraron valores intermedios a los de obreras y reproductores.

La válvula entérica (Figs. 273- 274, Tabla 25) presentó pliegues de longitud intermedia a las otras dos castas y ancho similar al de obreras. El número de espinas de los pliegues 1 y 3 resultó semejante al de reproductores y mayor al de obreras, en tanto que en los pliegues 2 y 4 resultó menor al de reproductores y similar al de obreras. La longitud de las espinas resultó menor a la de las otras castas.

3.3.8.2.3- Reproductores:

Las ornamentaciones internas del buche, la válvula estomodeal y la válvula rectal (Fig. 283) resultaron similares a la de obreras y soldados. Las principales diferencias correspondieron a las armaduras quitinosas del proventrículo, la válvula entérica, el tercer segmento proctodeal y el colon.

El proventrículo de esta casta (Figs. 275- 278, Tabla 24), con esclerotización más notable que la de obreras y soldados, presentó pulvilos más largos en los pliegues I, que determinaron que la longitud total de estos pliegues resulte también mayor que en las otras castas, aunque el cinturón columnar fue más corto que el de obreras. El ancho de los pliegues I y II superó al de los otros dos grupos. Los pliegues III fueron de menor longitud y ancho que en obreras y soldados.

Los pliegues de la válvula entérica (Figs. 279- 280, Tabla 25) resultaron de menor longitud y ancho que en las otras castas. El número de espinas resultó semejante o mayor al de obreras y soldados, pero en ningún caso menor. Las espinas de los pliegues 2 y 4 fueron más largas que en las restantes castas.

El tercer segmento proctodeal (Fig. 281) presenta, en su tercio distal, espinas quitinosas largas y delgadas (longitud promedio: 35 μm , ancho promedio: 3,7 μm), dispersas irregularmente.

El colon (Fig. 282) presenta en su porción proximal levemente dilatada (P4a), numerosas espinas largas y delgadas, similares a las de P3, con una longitud de 30 μm y un ancho de 3,9 μm (valores promedio).

En la Tabla 26 se presenta el resumen de los 65 caracteres del tubo digestivo y sus diferentes estados, para todas las especies y castas de Termitinae analizadas.

3.4- DISCUSIÓN.

En esta sección se discuten algunos aspectos fundamentales, a partir de las asignaciones de grupos alimentarios y descripciones morfológicas previamente realizadas.

Entre los principales tópicos a considerar se destacan los caracteres comunes a todas las especies analizadas y a las del género *Termes*, así como los que permiten diferenciar los grupos *Amitermes* y *Termes*. Se resaltan también las características particulares de cada una de las especies analizadas. Además, se amplían las descripciones previas de algunos de los géneros y se establecen las diferencias intraespecíficas existentes entre individuos de las distintas castas y las adaptaciones de la anatomía intestinal de cada especie, de acuerdo a los grupos alimentarios asignados.

3.4.1- Características comunes a las ocho especies analizadas.

Algunas de las características consideradas en las descripciones del tubo digestivo resultaron similares para todas las especies de Termitinae comprendidas en este trabajo. A continuación se discute su presencia en diversos grupos de Isoptera.

La estructura y ubicación del esófago, tubular medio dorsal o levemente hacia la izquierda del extremo anterior del abdomen, resultan semejantes en casi todos los isópteros, tanto en Termitidae como en no- Termitidae (Noirot 1995, 2001).

El buche normalmente dilatado y con simetría bilateral, se reconoce en la mayoría de las especies de la familia Termitidae. Este órgano se halla ampliamente dilatado sólo en algunos géneros de Termitinae (*Euchilotermes*, *Ophiotermes*, etc.), pero no ha podido reconocerse una estrecha relación de esta característica con la

posición sistemática o con la dieta (Miller 1991; Sands 1998; Noirot 2001). La simetría bilateral se reconoce también en las familias Termopsidae y Rhinotermitidae (Noirot 1995).

La ornamentación interna del buche, consistente en estrías y escamas, es considerada un carácter plesiomórfico de termitas, compartida incluso con algunos géneros de blatodeos (Noirot 1995).

La válvula estomodeal, ornamentada internamente con estrías longitudinales, es común a todas las Termitidae, Rhinotermitidae y Serritermitidae, constituyendo una probable sinapomorfía de un clado que comprende a estas tres familias (Noirot 1995, 2001).

La presencia de un segmento mixto, se verifica en casi todas las subfamilias de Termitidae, excepto Macrotermitinae, Foraminitermitinae y algunos géneros de Apicotermitinae (grupo *Apicotermes*), Nasutitermitinae (grupo *Subulitermes*) y Termitinae (Fontes 1987 b; Noirot 1995, 2001). Existen opiniones divergentes acerca del origen de este segmento, ya que ha sido propuesta su monofilia para Termitidae (Fontes 1987 b), o su polifilia por aparición independiente en, al menos, dos grupos de esta familia (Noirot 2001; Bitsch y Noirot 2002). Si bien la ausencia del segmento mixto es considerada plesiomórfica en no- Termitidae, Macrotermitinae y Foraminitermitinae, la hipótesis más aceptada para el grupo *Subulitermes*, es la de una evolución regresiva (Noirot 2001). En Apicotermitinae, en cambio, la hipótesis de regresión no sería la más parsimoniosa (Noirot 2001). Uno de los pocos géneros de Termitinae que carece de segmento mixto es *Pseudomicrotermes*, cuyas relaciones filogenéticas son poco claras por la configuración particular de su tubo digestivo, de modo que no ha podido establecerse si esa ausencia es una característica basal o si el

segmento mixto ha sufrido una regresión. Dentro de Termitinae, también en *Procapritermes* se halla ausente esta estructura (Sands 1998; Donovan *et al.* 2000).

El segmento mixto constituido por una extensión única del mesenterón, externa a la curvatura intestinal en vista ventral, se diferencia, en las subfamilias Nasutitermitinae (grupos *Nasutitermes* y *Subulitermes*) y Termitinae (grupos *Cubitermes*, *Termes*, *Pericapritermes* y *Amitermes*). Dentro de la hipótesis polifilética del origen de este órgano, se considera que este tipo de segmento mixto habría surgido una vez, dando origen a un clado que incluiría los seis grupos mencionados (Noirot 2001; Bitsch y Noirot 2002).

En casi todas las especies de Termitidae, la prolongación mesentérica del segmento mixto no rodea completamente el lumen en ningún punto. Dentro de la subfamilia Termitinae, esta prolongación mesentérica se halla fuertemente dilatada, rodeando totalmente el lumen intestinal, sólo en el género *Promirotermes* (Sands 1998; Noirot 2001).

Los tubos de Malpighi se hallan presentes en número de cuatro en casi todas las Termitidae (se cuentan sólo dos tubos en unas pocas especies). Esta característica es considerada como una de las sinapomorfias de la familia (Noirot y Noirot-Timotheé 1969; Noirot 2001; Bitsch y Noirot 2002).

Los tubos de Malpighi, luego de un adelgazamiento basal, son tubulares en toda su longitud en la mayoría de las especies de Termitidae. Sin embargo, en algunos géneros se diferencian bases anchas acintadas (*Pseudomicrotermes*, *Rhadinotermes*, *Fulleritermes*, *Nasutitermes*, etc.) o en forma de ampollas (*Sphaerotermes*, *Eburnitermes*, *Tuberculitermes*, *Angulitermes*, etc.) (Sands 1998).

Los tubos de Malpighi se hallan unidos en la interfase mesenterón- proctodeo en todas las especies de Isoptera, con excepción de la subfamilia Apicotermitinae.

Los tubos de Malpighi se extienden directamente desde su punto de inserción en la mayoría de los géneros de Termitidae, aunque en algunos de ellos, pertenecientes a las subfamilias Macrotermitinae, Foraminitermitinae y Nasutitermitinae se hallan brevemente replegados sobre el mesenterón a partir de este punto (Sands 1998).

El primer segmento proctodeal está ubicado en el costado izquierdo del abdomen en todas las Termitinae aquí analizadas, aunque su forma y ubicación es altamente variable en Termitidae, ya que en algunos géneros de las subfamilias Macrotermitinae, Apicotermitinae (grupo *Apicotermes*) y Nasutitermitinae se dispone ventralmente o formando un arco posterior al arco mesentérico, de izquierda a derecha del abdomen (Donovan *et al.* 2000; Noirot 2001).

La ubicación longitudinal de la válvula entérica, posteriormente a la curvatura del mesenterón, es una característica común a muchas Termitidae, aunque varía en los grupos antes mencionados, donde este órgano se ubica ventralmente y, dentro de Termitinae, cuando se halla oculta por el arco mesentérico (algunas especies de *Amitermes*) o es visible únicamente en vista ventral (*Cephalotermes*, *Promirotermes*, *Angulitermes*, etc.) (Sands 1998; Noirot 2001). La válvula entérica se introduce directamente al tercer segmento proctodeal en las especies comprendidas en este trabajo, aunque en algunos géneros de otras subfamilias puede hacerlo mediante un divertículo de tamaño variable, como en *Coxotermes* (Apicotermitinae) y *Postsubulitermes* (Nasutitermitinae) (Donovan *et al.* 2000).

La armadura de la válvula entérica se ubica predominantemente en el lumen de este segmento en la mayoría de los géneros de la familia Termitidae, pero en algunas Apicotermitinae, su ornamentación, más o menos elaborada, se halla evertida hacia el tercer segmento proctodeal (Donovan *et al.* 2000; Donovan 2002). La estructura

observada en las especies aquí descritas, es considerada como el probable estado basal de la familia (Noirot 2001).

Las espinas de mayor longitud que componen la armadura interna de la válvula entérica, se hallan presentes en el tercio distal de los pliegues en las ocho especies analizadas, pero sólo en algunas de ellas se localizan también en los tercios proximal y medio. La disposición mencionada en primer término es la más frecuentemente observada en las especies con ornamentaciones quitinosas en este órgano, ya que las espinas distales, dirigidas hacia atrás, tendrían como algunas de sus probables funciones, las de impedir el desplazamiento antiperistáltico y participar en el fraccionamiento del material ingerido (Sands 1998; Donovan 2002).

La existencia de una pared membranosa desprovista de espinas o espículas entre los pliegues de la válvula entérica y más allá de ellos, se reconoce en la mayoría de los géneros de Termitidae. Sin embargo, en el grupo *Cubitermes* se identifican, además de los seis principales, otros tantos pliegues subsidiarios armados con espinas. Esta característica es considerada como una de las dos autoapomorfias del mencionado grupo (Sands 1998; Noirot 2001; Bitsch y Noirot 2002).

El tercer segmento proctodeal carece de divertículos en casi todas las Termitidae, pero en el grupo *Cubitermes* se halla presente un divertículo que puede tomar distintas formas (tubular, lobulado o espiral) y constituye la segunda autoapomorfia del grupo, junto a la antes mencionada para la válvula entérica (Sands 1998; Donovan 2000; Noirot 2001; Bitsch y Noirot 2002).

Las características del recto, ovoide y moderadamente voluminoso, son uniformes en las Termitidae, aunque el desarrollo de las seis papilas es menor que en las otras familias (Noirot 1995, 2001).

Con respecto a las mediciones de regiones y órganos del tubo digestivo, en todas las especies e individuos de las distintas castas analizadas, el proctodeo fue la región que constituyó el mayor porcentaje de la longitud total del tubo digestivo. Las diferencias entre obreras, soldados y reproductores se discuten en la sección 3.4.6.

3.4.2- Características diferenciales entre las especies analizadas incluidas en los grupos *Amitermes* y *Termes*.

Algunos de los caracteres analizados resultaron uniformes en todas las especies de cada grupo comprendidas en este trabajo, pero diferentes entre ambos grupos. Sin embargo, considerando el total de géneros y especies de Termitinae incluidos en los grupos *Amitermes* y *Termes*, los siguientes caracteres no pueden considerarse diagnósticos para cada grupo, porque varían en algunos taxa analizados por Noirot (2001).

La ausencia (grupo *Amitermes*) o presencia (grupo *Termes*) de un divertículo pequeño en el extremo proximal del mesenterón, fue una de las características que resultaron diferenciales entre las especies examinadas de ambos grupos, aunque esta estructura se halla también presente en otros grupos de Termitinae y en otras subfamilias (Noirot 2001).

Además, se observó que la porción mesentérica del segmento mixto finaliza poco antes de la dilatación proctodeal en las especies aquí consideradas del grupo *Termes*, o alcanzando la misma en las del grupo *Amitermes*.

Otra característica diferencial de las especies analizadas de ambos grupos fue la unión de los tubos de Malpighi, directamente a la pared intestinal en pares, cada uno con las bases unidas en el grupo *Amitermes*, o en una base única en el grupo *Termes*. El

patrón de unión presente en el grupo *Amitermes* (2B) se observa también en el grupo *Pericapritermes* de Termitinae, y en grupos de otras subfamilias, como en el grupo *Syntermes* (Syntermitinae) y en parte del grupo *Subulitermes* (Nasutitermitinae). El patrón 2C, registrado en los grupos *Termes* y *Cubitermes*, se halla presente sólo en Termitinae (Noirot 2001). El nódulo malpighiano, presente en las especies consideradas del grupo *Termes*, excepto *N. opacus*, es muy frecuente en el patrón 2C y en algunas especies neotropicales del grupo *Subulitermes* (Noirot 2001; Bitsch y Noirot 2002).

El colon asumió la disposición de un asa simple (especies del grupo *Termes*) o con curvas adicionales (especies del grupo *Amitermes*) en el interior del arco mesentérico. Sin embargo, este carácter es variable dentro del género *Amitermes*, donde algunas especies forman una curvatura única (Noirot 2001).

Se comprobó que la válvula rectal es armada, con seis pliegues que portan escamas y espinas, en las especies analizadas del grupo *Termes*. La presencia de una armadura es considerada un carácter plesiomórfico en isópteros, que habría sufrido regresiones en varios grupos (Noirot 2001). Por el contrario, estas ornamentaciones se hallan reducidas en las dos especies aquí descritas del grupo *Amitermes*. De modo similar a lo observado en este trabajo, Noirot (2001) indica que la válvula rectal es siempre armada en el grupo *Termes*, en tanto que para el grupo *Amitermes* registra generalmente una armadura reducida o ausente. Sin embargo, Bitsch y Noirot (2002) indican la existencia de válvulas rectales no armadas para los géneros *Termes* y *Microcerotermes* y armadas en el género *Amitermes*, sin establecer cuales fueron las especies analizadas.

Para las dos especies analizadas del grupo *Amitermes*, también resultó constante el ancho menor a la mitad del de la faz proctodeal, en la porción mesentérica del

segmento mixto en su punto más angosto. A pesar de que también en otras especies de los géneros *Amitermes* y *Microcerotermes*, se reconocen estructuras similares, ésta no parece ser una característica común a todas las especies del grupo *Amitermes*, ya que otros géneros del mismo presentan una prolongación mesentérica más ancha (*Cephalotermes*) o interrumpida en su porción central y continuándose posteriormente (*Synhamitermes*, *Gnathamitermes*, *Prohamitermes*) (Noirot 2001).

Algunos caracteres observados en la válvula entérica de *A. amifer* y *M. strunckii*, como la presencia de 20- 30 espinas en los pliegues II y de una armadura subsidiaria compuesta de escamas dirigidas hacia atrás, corresponden a las características generales de este órgano para el grupo *Amitermes* enunciadas por Noirot (2001).

Se constató además que las especies consideradas del grupo *Termes*, presentaron como características comunes el sitio de inserción de los tubos de Malpighi y la ubicación de la válvula entérica. También la simetría hexa-radial de la válvula entérica y la estructura de este órgano, con pliegues retraídos y armadura principal con pequeñas espinas dirigidas hacia atrás, corresponden a la conformación general de este órgano en el grupo, señalada por Noirot (2001).

3.4.3- Características comunes a las tres especies del género *Termes*.

Del estudio realizado surge que las tres especies del género *Termes* se diferencian de las restantes Termitinae analizadas, por la presencia de tubérculos cónicos en las columnas de los pliegues del proventrículo de las tres castas. Este tipo de ornamentaciones conspicuas de las columnas proventriculares, son caracteres diagnósticos también en otros géneros de Termitidae (Noirot 2001).

3.4.4- Características particulares de cada una de las ocho especies analizadas.

Cinco de las especies (*A. amifer*, *D. inusitatus*, *M. strunckii*, *N. opacus* y *S. brevicornutus*) presentaron caracteres que permiten su diferenciación de las otras Termitinae aquí descriptas.

En *A. amifer*, el índice Mo/A fue el menor entre las especies analizadas, con un valor de 1/20, lo cual corresponde a un proventrículo poco voluminoso, según lo establecido por Fontes para especies de Nasutitermitinae (1987 b).

Los pliegues de la válvula entérica de esta especie se ubicaron en el orificio de la misma, aunque sin llegar a evertirse hacia el tercer segmento proctodeal y el número de espinas fue similar en todos los pliegues. Una disposición similar se reconoce en los pliegues del género *Cephalotermes*, perteneciente también al grupo *Amitermes* (Noirot 2001).

El tercer segmento proctodeal se halló netamente subdividido en *A. amifer*, característica poco común para este género, ya que, de las veinte especies africanas y asiáticas de *Amitermes* previamente analizadas, sólo dos poseen esta característica. Este órgano es globular o piriforme en las especies restantes (Sands 1992, 1998; Bitsch y Noirot 2002). Para las Termitinae, esta extensión del tercer segmento proctodeal en dos secciones distintas representa una característica morfológica derivada (Miller 1991).

A pesar de que el colon fue relativamente corto en esta especie, el proctodeo representó los mayores porcentajes de la longitud total del tubo digestivo, hallándose constituido en gran parte por ambas secciones del tercer segmento proctodeal.

La presencia de largas espinas cuticulares en el colon proximal de obreras y soldados, tal como se reconoció en *A. amifer*, no había sido registrada previamente para el género *Amitermes*.

En *D. inusitatus*, la armadura proventricular reducida al cinturón pulvilar en obreras y soldados y con un corto cinturón columnar levemente ornamentado en reproductores, representó un carácter distintivo para el género dentro del grupo *Termes*. El género *Dihoplotes* resultó el primero del grupo *Termes* en evidenciar una notable reducción de este órgano, registrada hasta el momento sólo para especies del grupo *Cubitermes* y de la subfamilia Apicotermitinae (Noirot 2001; Bitsch y Noirot 2002).

Se verificó que la dilatación anterior observada en el mesenterón de reproductores de esta especie, si bien es notable, no llegó a constituir un ciego proximal, y que la válvula entérica se dispone en un ángulo mayor, con respecto al eje del cuerpo, que en las restantes especies, debido a la gran longitud del primer segmento proctodeal.

La esclerotización parcial de los pliegues de la válvula entérica y la presencia de espinas mayores en los tercios medios de los pliegues 1 y 3, fueron otros caracteres propios de esta especie. Además, la simetría bilateral observada en la armadura de la válvula entérica, también presente en otros géneros del grupo *Termes*, representa un carácter derivado para el género *Dihoplotes*, con respecto a la simetría radial basal para el grupo (Miller 1991; Noirot 2001).

El tercer segmento proctodeal de las tres castas de *D. inusitatus* mostró menor dilatación que el resto de las Termitinae descritas.

En *M. strunckii*, los pulvilos de los pliegues I del proventrículo resultaron más largos que en las otras especies, en relación con las columnas (3 a 4 veces su longitud),

a pesar de que el cinturón columnar fue de longitud importante. En obreras se registraron los mayores valores para los índices Mo/A (1/9) y C/H (0,18), que ponen de manifiesto la notable ornamentación del proventrículo, alcanzando valores similares a los del grupo *Syntermes* (Syntermitinae), donde se encuentra muy bien desarrollada (Fontes 1987 b; Noirot 2001).

Se confirmó que la conformación del segmento mixto, cuya prolongación mesentérica presenta una constricción proximal y se halla fuertemente dilatado en forma de corazón en su extremo distal, resulta un carácter diagnóstico del género *Microcerotermes*, aunque el grado de constricción y dilatación varía en las diferentes especies (Kovoor 1959; Sands 1998; Noirot 2001).

La dilatación del primer segmento proctodeal de obreras y soldados resultó mayor a la de las restantes especies analizadas y podría ser considerada, tal como se ha establecido para otros géneros de Termitinae, un buen carácter para la diferenciación del género (Miller 1991).

La armadura de la válvula entérica con espinas diminutas, fue la más leve del conjunto de especies aquí descritas. Su organización simple y pobremente esclerotizada, corresponde a las características generales de este órgano en el grupo *Amitermes* (Noirot 2001).

El tercer segmento proctodeal presentó ornamentaciones internas en los individuos de las tres castas, pero aunque estructuras similares han sido registradas en otras especies del mismo grupo (*Drepanotermes*, *Cylindrotermes* y algunas *Amitermes*), en la mayoría de los géneros éstas se hallan ausentes (Noirot 2001).

En *N. opacus*, se visualizó que el mesenterón forma, a diferencia de las otras especies, un arco mesentérico corto que representa el menor porcentaje registrado, en las tres castas.

La fuerte dilatación distal bilobada del segmento mixto, más notable y voluminosa que la observada en *M. strunckii*, pudo permitir un rápido reconocimiento de los individuos de este género. Esta característica ha sido previamente notada en otras especies de *Neocapritermes* (*N. araguaia*, *N. braziliensis* y *N. talpa*) y es considerada una sinapomorfía del género (Constantino 1998).

Si bien estos dos lóbulos son denominados “nódulos malpighianos” por el autor antes mencionado, Noirot (2001) indica para el grupo *Termes*, la existencia de un solo módulo malpighiano generalmente conspicuo, pero que a veces puede hallarse reducido o ausente, como es el caso de *N. opacus*, que de acuerdo a lo observado en este trabajo, posee sólo un pequeño pliegue de la pared intestinal, donde se unen los tubos de Malpighi.

La válvula entérica de *N. opacus* es la única de las descritas en este trabajo, que posee simetría tri-radial con los pliegues 2 y 4 reducidos, pero con más de 30 espinas por pliegue. Este tipo de simetría se reconoce también en otros géneros de Termitinae (Miller 1991; Sands 1998; Noirot 2001).

La presencia de largas espinas en el tercer segmento proctodeal de obreras y soldados de *N. opacus*, fue similar a lo registrado para otras dos especies de *Neocapritermes* y de otros géneros cuyos soldados poseen mandíbulas asimétricas por Noirot (2001). Estas ornamentaciones resultan de importancia en taxonomía y filogenia en algunos grupos de Termitinae como *Pericapritermes*, donde se observan estructuras quitinosas complejas. En reproductores de *N. opacus* esta ornamentación resultó más leve.

En *S. brevicornutus*, se comprobó que la presencia de espinas triangulares en las columnas de los pliegues I y II del proventrículo, y la incipiente división del tercer segmento proctodeal en una porción anterior moderadamente dilatada y una porción posterior más voluminosa, constituyen caracteres diagnósticos para diferenciar esta especie de otras Termitinae distribuidas en la provincia de Corrientes. Una compartimentalización similar del tercer segmento proctodeal ha sido registrada por Noirot (2001) para *Spinitermes* sp.

El índice C/H obtenido en esta especie representó el menor valor del grupo analizado (0,05), el que corresponde, de acuerdo a Noirot (2001) a una armadura proventricular poco desarrollada.

La válvula entérica presentó el menor número de espinas entre las Termitinae incluidas en este trabajo. Esta ornamentación resultó similar a la de otras especies de *Spinitermes*, salvo en el caso de *S. nigrostomus* (con simetría bilateral) y *S. allognathus* (con ornamentación semejante a la del género *Termes*) (Mathews 1977; Godoy y Torales 1993).

Con respecto a *T. saltans*, en individuos de las tres castas el proctodeo constituyó los menores valores porcentuales de la longitud total del tubo digestivo registrados en este estudio. Para obreras, estos valores guardan correspondencia con los informados para la especie por Godoy y Torales (1993).

3.4.5- Ampliación de las descripciones previas de los géneros analizados.

Los géneros *Amitermes*, *Microcerotermes* y *Termes* son los únicos, de los comprendidos en este análisis, que cuentan hasta el momento con descripciones detalladas de su anatomía intestinal, incluyendo las ornamentaciones internas de los diferentes órganos. En obreras de las especies de estos tres géneros, analizadas en el presente trabajo, la mayoría de las características observadas correspondieron las descripciones previas. Sin embargo, se han reconocido variaciones en algunos caracteres dado que los datos previos fueron obtenidos, en su mayoría, de especies distribuidas en otras regiones biogeográficas. Las características enunciadas a continuación permiten, por lo tanto, ampliar las descripciones genéricas existentes.

Las obreras de *A. amifer* difirieron de la descripción de Sands (1998) para este género en la ubicación de la válvula entérica, localizada cerca de la línea media dorsal del abdomen, a veces parcialmente oculta por el recto.

En obreras de *M. strunckii*, el reconocimiento de una armadura en la válvula entérica, con pliegues reducidos y diminutas espinas, además de una armadura secundaria compuesta por escamas, permitió adicionar otros caracteres genéricos a los enunciados previamente, que consignaban a la válvula entérica del género como no armada (Kovoor 1959; Noirot y Noirot- Timothée 1969; Sands 1998).

Para obreras de las tres especies analizadas de *Termes*, la prolongación mesentérica del segmento mixto presentó una dilatación leve, en tanto que de acuerdo a Sands (1998), la misma no está dilatada. Además, el primer segmento proctodeal de

obreras y soldados de *T. nigrinus* y soldados de *T. saltans* fue corto, a diferencia de lo registrado por el mencionado autor, quien define a este órgano como largo en *Termes*. En cuanto a la ornamentación de la válvula entérica, el número de espinas de los pliegues 2 y 4 resultó menor al de los pliegues 1 y 3 y no similar, como describe Sands (1998).

3.4.6- Diferencias intraespecíficas entre individuos de las distintas castas.

Las observaciones realizadas en este estudio han permitido establecer que en las especies analizadas de Termitinae se evidencia un notable efecto del polimorfismo social en la estructura intestinal de los individuos, permitiendo reconocer diferencias entre castas de una misma especie, como en otros géneros de Termitidae (Noirot 2001).

Tanto la disposición “in situ” del tubo digestivo como la configuración de los órganos presentaron mayores semejanzas entre obreras y soldados de todas las especies analizadas, que con los reproductores. De acuerdo a Noirot y Noirot- Timothée (1969), el tubo digestivo de obreras y soldados sigue, en Termitidae, un “plan” similar, aunque en obreras, es generalmente mayor el desarrollo y la diferenciación de mismo. También en las especies aquí analizadas, en general, se observó que las medidas de los órganos fueron mayores en obreras, con la excepción de *N. opacus* y *S. brevicornutus*, donde la mayoría de los órganos del tubo digestivo de soldados, así como la longitud total del mismo superaron a los de obreras.

La similitud general evidenciada entre las características del tubo digestivo de obreras y soldados se debe probablemente a que los soldados de todas las especies

involucradas reciben alimentos sólidos, poco alterados con respecto a los nutrientes crudos tomados por las obreras. En los casos en que fueron reportadas notables diferencias en la anatomía intestinal de individuos de ambas castas, se observó que los soldados reciben alimentos líquidos, como en los géneros *Odontotermes*, *Pericapritermes* y *Paracapritermes* (Noirot y Noirot- Timothée 1969; Miller 1991).

El grado de quitinización del proventrículo resultó mayor en obreras o similar entre obreras y soldados. Sólo en dos especies (*S. brevicornutus* y *T. bolivianus*), la esclerotización fue mayor en soldados.

Por otra parte, el tamaño de las ornamentaciones del proventrículo y la válvula entérica resultó, salvo escasas excepciones, mayor en obreras. Sólo en *N. opacus* la válvula entérica presentó pliegues más largos y espinas más numerosas en soldados.

Los porcentajes de longitud proctodeal registrados fueron similares entre obreras y soldados de cada especie analizada, y mayores a los valores de estomodeo y mesenterón.

En reproductores alados de las cinco especies descritas en este trabajo, el tubo digestivo mostró menor desarrollo y variaciones en la disposición "in situ" de los órganos con respecto a obreras y soldados. Sin embargo, algunas características fundamentales como la configuración del segmento mixto, fueron semejantes, tal como reconoce en otras Termitidae (Noirot y Noirot- Timothée 1969; Moraes *et al.* 1990; Miller 1991; Godoy y Torales 1999).

El porcentaje de la longitud total del tubo digestivo constituida por el estomodeo fue, en reproductores, mayor que en obreras y soldados, superando al del mesenterón. Esta magnitud fue debida a la gran longitud del esófago, por el mayor tamaño del tórax en individuos de esta casta. En reproductores de otras Termitidae neotropicales se han

registrado porcentajes similares (*C. cumulans* y *T. saltans*) o menores (*C. fulviceps*) (Godoy y Torales 1999 a). El proctodeo representó, por el contrario, un porcentaje menor que en las castas estériles.

Algunos de los órganos mostraron, en reproductores de cada especie, menor longitud que en obreras y soldados, tal como el buche (con la excepción de *D. inusitatus*) y el tercer segmento proctodeal. Por su parte, el primer segmento proctodeal evidenció menor dilatación en reproductores.

La esclerotización de los pliegues del proventrículo fue mayor en los reproductores de cuatro de las especies, que en las obreras y los soldados. En *D. inusitatus*, en cambio, la esclerotización fue menor en reproductores, pero este órgano presentó el cinturón columnar desarrollado, que se halló ausente en las otras dos castas. En otros géneros de Termitinae (*Cubitermes*, *Ophiotermes*) se han registrado diferencias similares (Noirot y Noirot- Timothée 1969; Noirot 2001).

La gran mayoría de las descripciones de ornamentaciones de la válvula entérica se refieren a obreras. Excepcionalmente se han señalado algunas diferencias entre individuos de distintas castas en Termitinae, donde la armadura de este órgano se halla generalmente reducida en reproductores y soldados, y puede incluso llegar a desaparecer, como en el género *Pericapritermes* (Noirot y Noirot- Timothée 1969; Miller 1991). De acuerdo a las mediciones efectuadas en este trabajo, esta reducción se evidenció sólo en reproductores de *N. opacus*. En las restantes especies analizadas, la ornamentación presentó un desarrollo similar al de obreras.

El tercer segmento proctodeal posee una ornamentación interna compuesta por largas y delgadas espinas cuticulares en reproductores de las cinco Termitinae descritas, aunque estas estructuras no resultaron exclusivas de esta casta y se hallaron también presentes en obreras y soldados *M. strunckii* y *N. opacus*. En reproductores del

género *Termes* se han reconocido delgadas espinas cuticulares similares, en la primera porción del cuarto segmento proctodeal.

3.4.7- Adaptaciones de la anatomía intestinal de Termitinae de acuerdo al grupo alimentario asignado.

La interpretación de los patrones y variaciones morfológicas del intestino en relación con los hábitos alimentarios en los diferentes grupos de termitas es, como señalan Fontes (1987 b), Noirot (1992) y Bignell (1994, 2000), dificultosa por la escasez de datos para algunos taxa y por la disparidad observada en las características del tubo digestivo dentro de cada grupo alimentario, así como dentro de cada familia o subfamilia.

Se ha establecido, en general, que las no-Termitidae, principalmente xilófagas, poseen un canal alimentario relativamente simple (Noirot y Noirot- Timothée 1969; Wood 1978; Noirot 1995). En cambio, en Termitidae, el tubo digestivo de obreras presenta generalmente mayor longitud y diferenciación estructural y fisiológica en comparación con el grupo anterior (Bignell 1994; Noirot 2001).

Las características de algunos órganos del tubo digestivo pueden presentar, en diversas especies de Termitidae, modificaciones relacionadas con los hábitos alimentarios, como el volumen del buche, la armadura del proventrículo, la longitud y volumen del primer segmento proctodeal, la ornamentación interna de la válvula entérica, el desarrollo y compartimentalización del tercer segmento proctodeal, la longitud del colon, la armadura cuticular de la válvula rectal, etc. Además de las modificaciones en uno o varios de estos órganos, se ha reconocido un desarrollo

diferencial de toda la región proctodeal en algunos géneros de las subfamilias Nasutitermitinae y Termitinae (Noirot y Noirot- Timothée 1969; Kovoov 1969; Bignell *et al.* 1980, 1983; Lebrun y Lequet 1985; Fontes 1987 a y b; Noirot 1992, 2001; Bignell 1994).

A continuación, se presentan las principales relaciones establecidas hasta el momento entre la configuración intestinal y el tipo de alimento consumido, en diversos grupos de isópteros, y posteriormente se indica, para cada una de las Termitinae analizadas, cuales de las características previamente enunciadas se han reconocido, relacionándolas con el grupo alimentario asignado y el sustrato consumido.

Con respecto a las modificaciones que pueden reconocerse en los distintos órganos, el buche está generalmente más desarrollado en especies alimentadoras de suelo o de material vegetal degradado en las subfamilias Termitinae, Nasutitermitinae y Syntermitinae, y al menos en un género forrajero (*Constrictotermes*) (Fontes 1987 b; Miller 1991).

A pesar de que las relaciones de la estructura del proventrículo con la dieta no son claras, las variaciones observadas en algunos grupos, consideradas homoplásicas, han sido correlacionadas con el tipo de alimento consumido. La reducción del órgano, tanto en volumen como en esclerotización, se reconoce en numerosos géneros alimentadores de suelo y de alimentos blandos, de las subfamilias Apicotermitinae, Nasutitermitinae y Termitinae (Kovoov 1969; Fontes 1987 a y b; Noirot 2001). En Termitinae, se reconoce una menor esclerotización en géneros del grupo *Termes* y una reducción del cinturón columnar en algunos del grupo *Cubitermes* (Noirot y Noirot

Timothée 1969). Sin embargo, existen variaciones dentro de cada grupo taxonómico, a pesar de compartir el mismo grupo alimentario (Noirot 2001).

El primer segmento proctodeal muestra forma, longitud y volumen variable, aunque no se evidencia una clara correlación con la dieta (Noirot 2001). En distintos géneros de Nasutitermitinae alimentadores de suelo y material blando, el primer segmento proctodeal es siempre tubular. En otros géneros de esa misma subfamilia este órgano es de gran longitud, pero esta característica no ha podido ser asociada a un régimen alimentario en particular (Fontes 1987 b). En Termitinae, es tubular o moderadamente dilatado en alimentadoras de suelo, pero también presenta tales características o una dilatación mayor en alimentadoras de madera (Noirot 2001).

Con respecto a la ornamentación interna de la válvula entérica, si bien las ornamentaciones más desarrolladas y evertidas hacia el tercer segmento proctodeal observadas en las Apicotermitinae africanas del grupo alimentario IV, parecen ser una adaptación a la verdadera alimentación de suelo (Donovan 2002), no se reconoce una clara relación de estas notables estructuras con este tipo de alimentación, ya que en algunos géneros neotropicales del grupo *Anoplotermes*, con la misma dieta, la armadura está muy reducida (*Aparatermes*) o ausente (*Anoplotermes*) (Sands 1972; Fontes 1986; Godoy *obs. no publicadas*).

En las Termitinae que presentan estos mismos hábitos alimentarios, las ornamentaciones son mucho más leves y se disponen en el lumen del primer segmento proctodeal (Donovan 2002). Por otra parte, entre los géneros alimentadores de suelo de Nasutitermitinae neotropicales se diferencian tres tipos de ornamentaciones en la válvula entérica, con espinas de tamaño variable, a menudo fuertes (Fontes 1987 a).

Con respecto al tercer segmento proctodeal, su forma parece correlacionada con la dieta, ya que se reconoce un compartimiento único, globular o piriforme, en alimentadoras de madera y hierbas, pudiendo observarse a veces un asentamiento para la válvula entérica. En las Nasutitermitinae y Termitinae alimentadoras de suelo, este segmento constituye el órgano intestinal más voluminoso, complejo y compartimentalizado (Bignell y Eggleton 1995; Noirot 2001). En los géneros con soldados mandibulados ubicados actualmente en Syntermitinae, el primer y el tercer segmento proctodeal son igualmente importantes para la hipertrofia proctodeal, siendo el desarrollo del tercer segmento proctodeal relativamente menor en los géneros forrajeros (Fontes 1987 b). Otras características de este segmento no han podido ser asociadas a un régimen alimentario en particular, como la gran longitud de su porción anterior en algunos géneros de Nasutitermitinae (*Nasutitermes*, *Cortaritermes*, etc.) o el menor desarrollo de la porción distal de este órgano (Fontes 1987 b).

La longitud del colon es menor en los géneros forrajeros de Nasutitermitinae y en otros géneros (*Nasutitermes*, *Cortaritermes*, etc.), en los cuales esta característica no ha podido ser asociada a un régimen alimentario en particular (Fontes 1987 b). En Termitinae alimentadoras de suelo de los grupos *Cubitermes* y *Pericapritermes* y en algunas Apicotermitinae el colon es más largo (Noirot 1992, 2001; Bignell 1994; Donovan *et al.* 2000). Para el grupo *Amitermes* (principalmente alimentadores de madera) se reconoce generalmente la presencia de un colon corto (Noirot 2001), aunque Sands (1998) y Donovan *et al.* (2000), establecen que el colon es largo en el género *Microcerotermes*.

La presencia de una armadura cuticular en la válvula rectal, es considerada un carácter plesiomórfico, ya que se observa en la mayoría de las no- Termitidae (Noirot 1995). Dentro de Termitidae, ha sufrido una regresión convergente en varios grupos, como Macrotermitinae, Apicotermitinae y el grupo *Nasutitermes*. En el resto de los grupos su desarrollo varía en las diferentes especies, aunque sin una relación evidente con el tipo de alimento consumido (Noirot 2001).

Se ha propuesto que la complejidad intestinal, tanto en longitud como en compartimentalización, sería inversamente proporcional a la calidad del alimento ingerido y, al menos en Termitinae, un elevado pH intestinal se hallaría asociado con la tendencia hacia un consumo no selectivo de suelo mineral conteniendo material celulósico fragmentado y materia orgánica del suelo (Bignell y Eggleton 1995; Bignell 2000). Así, entre los géneros que ingieren alimentos blandos (suelo y material vegetal descompuesta), el desarrollo proctodeal alcanza su máxima complejidad las Termitinae alimentadoras de suelo del grupo *Cubitermes* (Bignell 1994, 2000) y en diversos géneros de Nasutitermitinae y Syntermitinae (Kovoor 1969; Fontes 1987 a y b). Este diseño intestinal tiene como objetivo mejorar la eficiencia en la degradación de compuestos lignocelulósicos mediante procesos de fermentación, en compartimentos proctodeales aproximadamente esféricos (Bignell 2000).

En las ocho especies comprendidas en este estudio, han podido reconocerse algunas de las características anteriormente mencionadas, que en algunos casos concordaron con el grupo alimentario asignado y el tipo de alimento consumido.

De este modo, con respecto a la especie incluida en el grupo alimentario II, *M. strunckii*, se evidenciaron posibles adaptaciones hacia el consumo de alimentos escasamente humificados. Así, se reconoció en esta especie un gran desarrollo de la armadura del proventrículo, una notable dilatación del primer segmento proctodeal y el tercer segmento proctodeal piriforme. La longitud del proctodeo, por otra parte, resultó menor a la de otras Termitinae alimentadoras de madera analizadas por Bignell (1994). Tales características han sido relacionadas con el consumo de alimentos de gran dureza como madera no degradada (Lebrun 1985; Lebrun y Lequet 1985; Noirot 1992).

Con respecto a las especies incluidas en el grupo alimentario III (*A. amifer*, *N. opacus*, *S. brevicornutus*, *T. bolivianus*, *T. nigritus* y *T. saltans*), se reconocieron características intestinales altamente variables, pese a pertenecer todas a un mismo grupo alimentario.

En el Capítulo 2 se propone, para las especies comprendidas en este trabajo, la subdivisión del grupo III en III A y III B, en base al desarrollo de las crestas de la placa molar derecha. Así, en el subgrupo III A se incluyen *N. opacus* y *A. amifer*, en tanto que las restantes especies corresponden a III B.

En *N. opacus*, algunas de las características reconocidas, como la armadura proventricular bien desarrollada y con el mayor valor del índice C/H para el grupo, el primer segmento proctodeal dilatado y el tercer segmento proctodeal piriforme, corresponderían, según Noirot (1992) a rasgos presentes en especies que consumen sustratos de mayor dureza. Sin embargo, la presencia de ornamentaciones quitinosas internas en el tercer segmento proctodeal, tal como se reconoció en esta especie, se observa principalmente en alimentadoras de suelo (Noirot 2001). Las características mencionadas, que pueden ser consideradas como adaptaciones a diferentes regímenes

alimentarios, se hallan en relación con la notable variedad de sustratos ingeridos por esta especie.

Por otra parte, en *A. amifer*, el proventrículo presentó un desarrollo menor al de *N. opacus* y similar al de *S. brevicornutus*. También se evidenciaron una subdivisión del tercer segmento proctodeal (carácter derivado), el colon con largas espinas y la válvula rectal no armada. Estas características, junto al porcentaje proctodeal, que registró el mayor valor dentro de las especies analizadas y fue similar al obtenido para otras Termitinae alimentadoras de suelo, se relacionan, de acuerdo a Bignell (1994), con el consumo de sustratos humificados.

No se observaron, salvo la presencia de espinas internas proctodeales, semejanzas entre las características del tubo digestivo de las dos especies del subgrupo III A.

En el subgrupo IIIB, *S. brevicornutus* presentó el buche ampliamente dilatado, la armadura del proventrículo con el menor valor del índice C/H para el grupo III y el tercer segmento proctodeal con una subdivisión incipiente, características que relacionan esta especie con una alimentación de sustratos en avanzado estado de humificación (Miller 1991; Noirot 1992, 2001).

Las especies analizadas del género *Termes* presentaron configuraciones intestinales similares entre sí, con armadura proventricular moderadamente desarrollada y valores intermedios del índice C/H para el grupo III. También el primer segmento proctodeal dilatado y el tercer segmento proctodeal piriforme resultaron semejantes en las tres especies. A pesar de las diferencias previamente reportadas en los sustratos consumidos por estas tres especies, no se han evidenciado diferencias significativas en su configuración intestinal.

La única especie incluida en el grupo alimentario IV, *D. inusitatus*, presentó armadura proventricular reducida, primer segmento proctodeal muy largo, válvula entérica ubicada en mayor ángulo respecto al eje corporal y con pliegues esclerotizados y simetría bilateral, así como tercer segmento proctodeal sólo moderadamente dilatado, aunque no subdividido. Tales características derivadas evidencian las adaptaciones de esta especie al consumo de sustratos blandos, principalmente suelo (Noirot 1994, 2001; Donovan 2002).

En las Termitinae analizadas no se evidenció una tendencia al alargamiento proctodeal de acuerdo a la creciente humificación del sustrato consumido y, por lo tanto, de acuerdo al grupo alimentario asignado. Los porcentajes proctodeales resultaron similares en las ocho especies, con el mayor valor porcentual incluido en el grupo III (*A. amifer*) y con porcentajes similares entre especies del grupo II (*M. strunckii*) y del grupo IV (*D. inusitatus*). Estas observaciones resultan similares a las de Bignell (1994), para Termitinae afrotropicales del grupo *Cubitermes*, que no mostraron diferencias significativas entre los valores promedio de longitud proctodeal de alimentadoras de suelo y los de especies xilófagas. Sin embargo, este autor registra una notable tendencia al aumento del porcentaje proctodeal al comparar las termitas xilófagas no-Termitidae y Macrotermitinae con las restantes Termitidae o, sin distinciones taxonómicas, al comparar todas las especies xilófagas y forrajeras con las alimentadoras de suelo.

Los valores de porcentajes proctodeales obtenidos en este trabajo se hallaron comprendidos en el rango asignado para la subfamilia por Bignell (1994), en el mencionado estudio.

La presencia de un mayor número de divertículos proctodeales no siempre determinó que el porcentaje de la longitud proctodeal fuera mayor. Si bien esto se cumplió para *A. amifer*, la otra especie con cinco segmentos diferenciados (*S. brevicornutus*), mostró porcentajes similares a las otras Termitinae del grupo III, que poseían sólo cuatro divertículos.

Finalmente, dado que las relaciones entre los sustratos consumidos y los grupos alimentarios asignados con las configuraciones del tubo digestivo observadas, permiten explicar sólo parcialmente las notables variaciones en la morfología intestinal de termites, su interpretación acabada requerirá la consideración conjunta de otros aspectos que han sido previamente considerados como relacionados con el diseño intestinal, como por ejemplo la caracterización detallada de la flora intestinal simbiótica y su función y los mecanismos fisiológicos desarrollados en cada segmento intestinal.

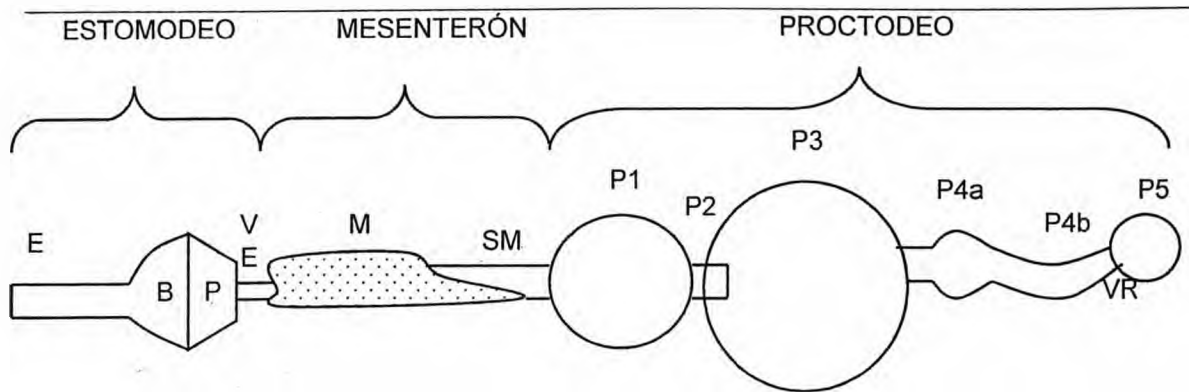


Fig. 11. Esquema generalizado de la estructura, regiones y disposición de los órganos del tubo digestivo de Termitidae. Referencias: E: esófago, B: buche, P: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto; P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal; P3: tercer segmento proctodeal, P4a: cuarto segmento proctodeal proximal, P4b: cuarto segmento proctodeal distal, VR: válvula rectal, P5: quinto segmento proctodeal.

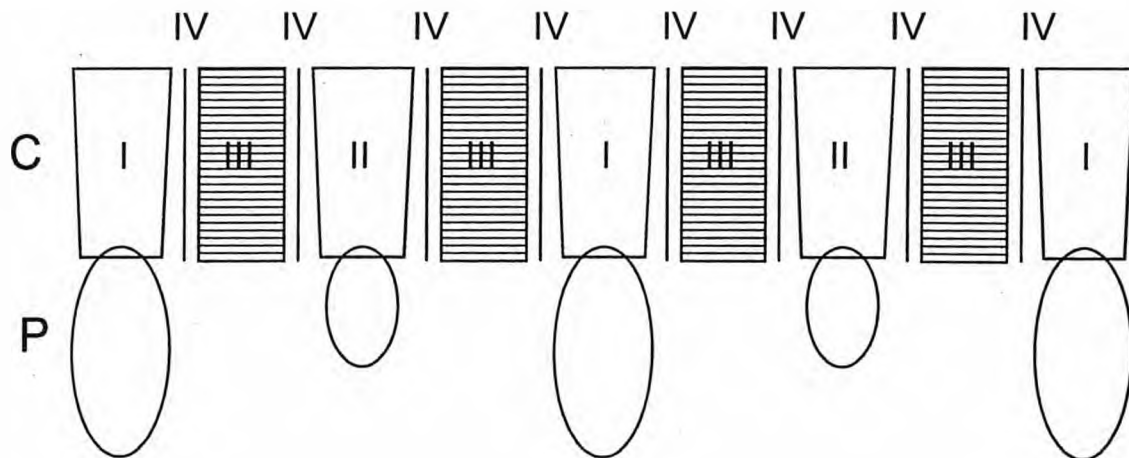


Fig. 12. Esquema generalizado de la ornamentación interna del proventrículo de Isoptera. Referencias: C: cinturón columnar, P: cinturón pulvilar, I: pliegues I, II: pliegues II, III: pliegues III, IV: pliegues IV.

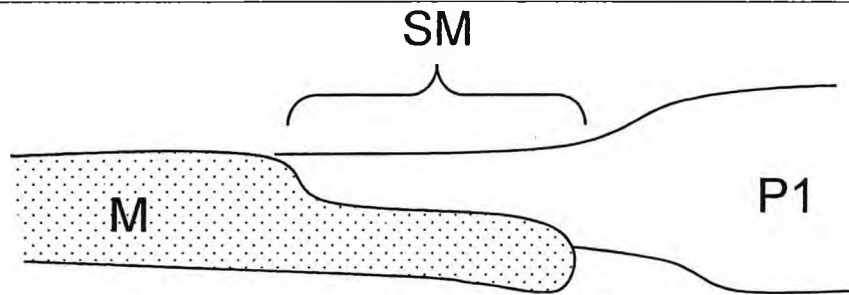


Fig. 13. Esquema generalizado del segmento mixto de Termitidae. Referencias: SM: segmento mixto, M: mesenterón, P1: primer segmento proctodeal.

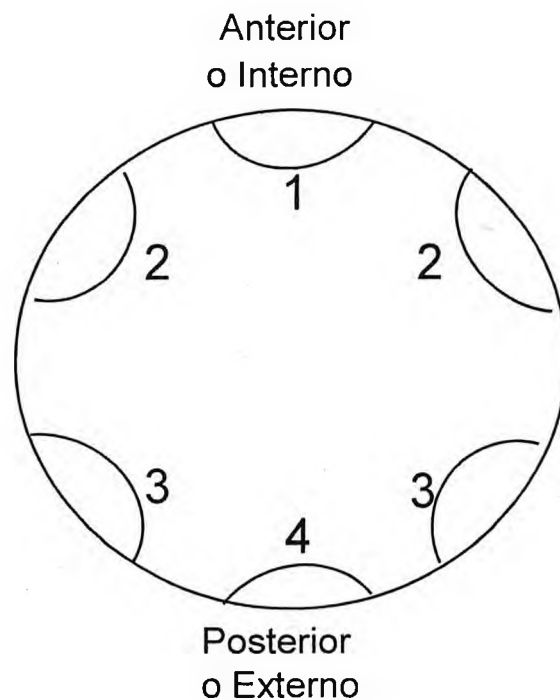
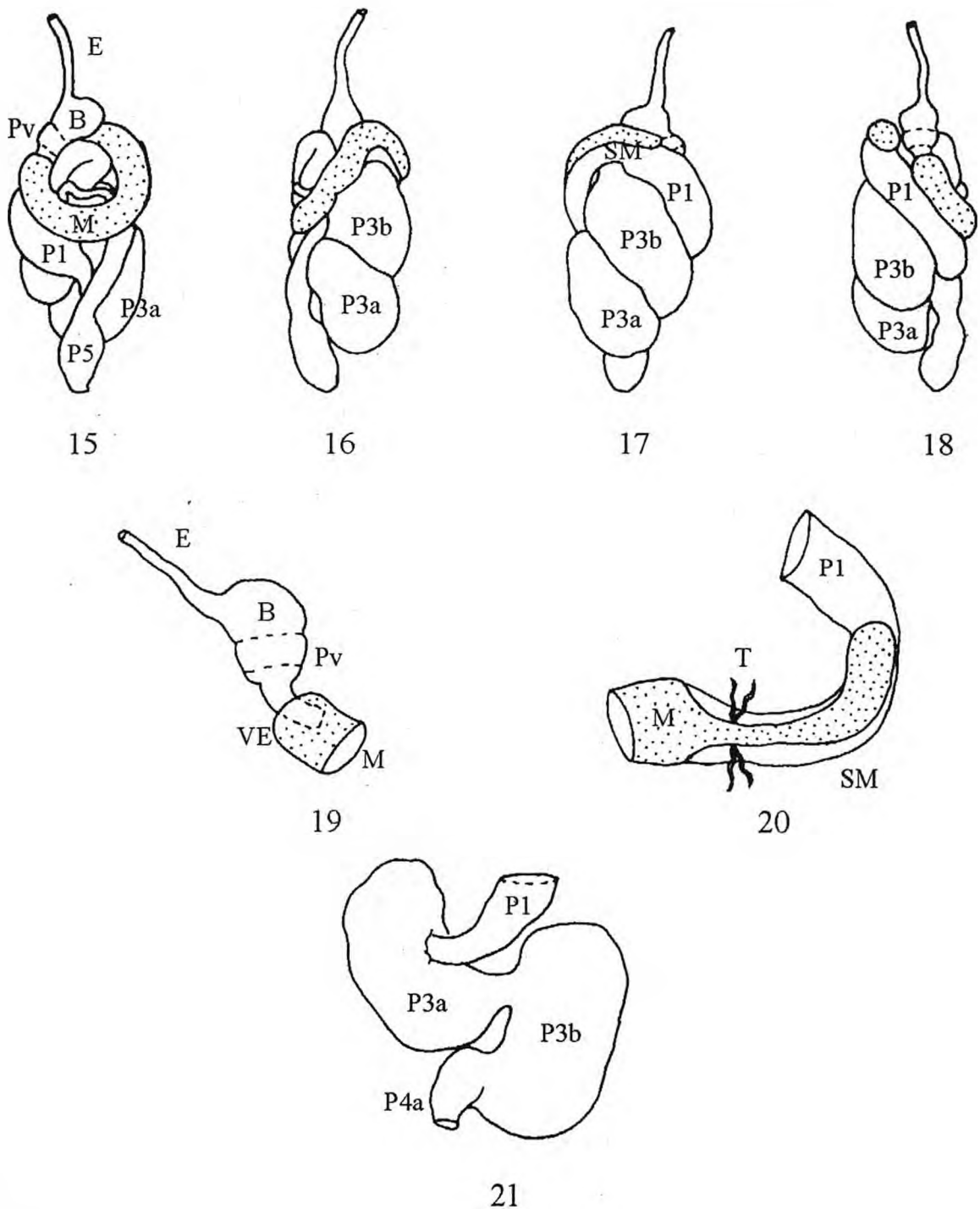
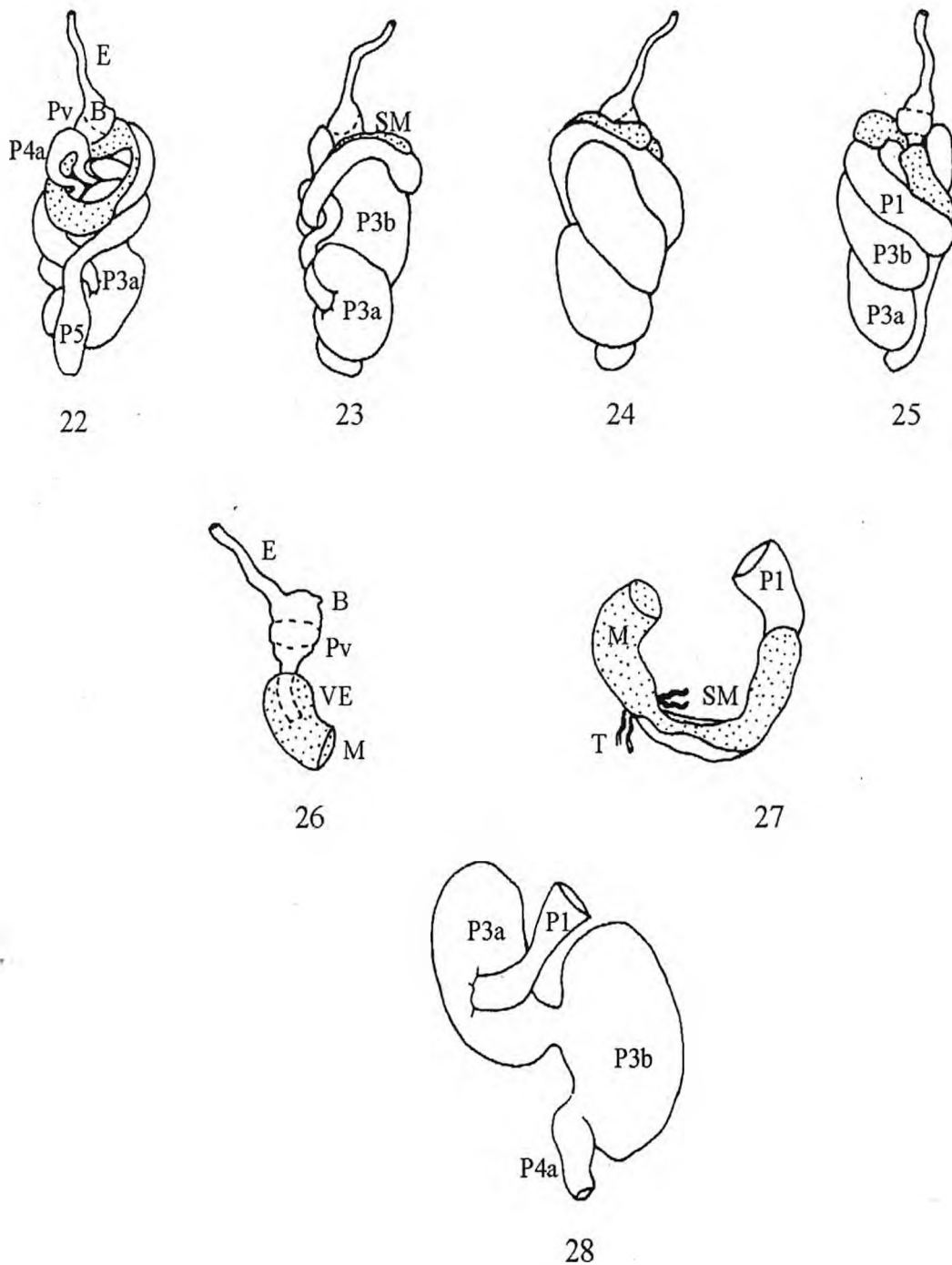


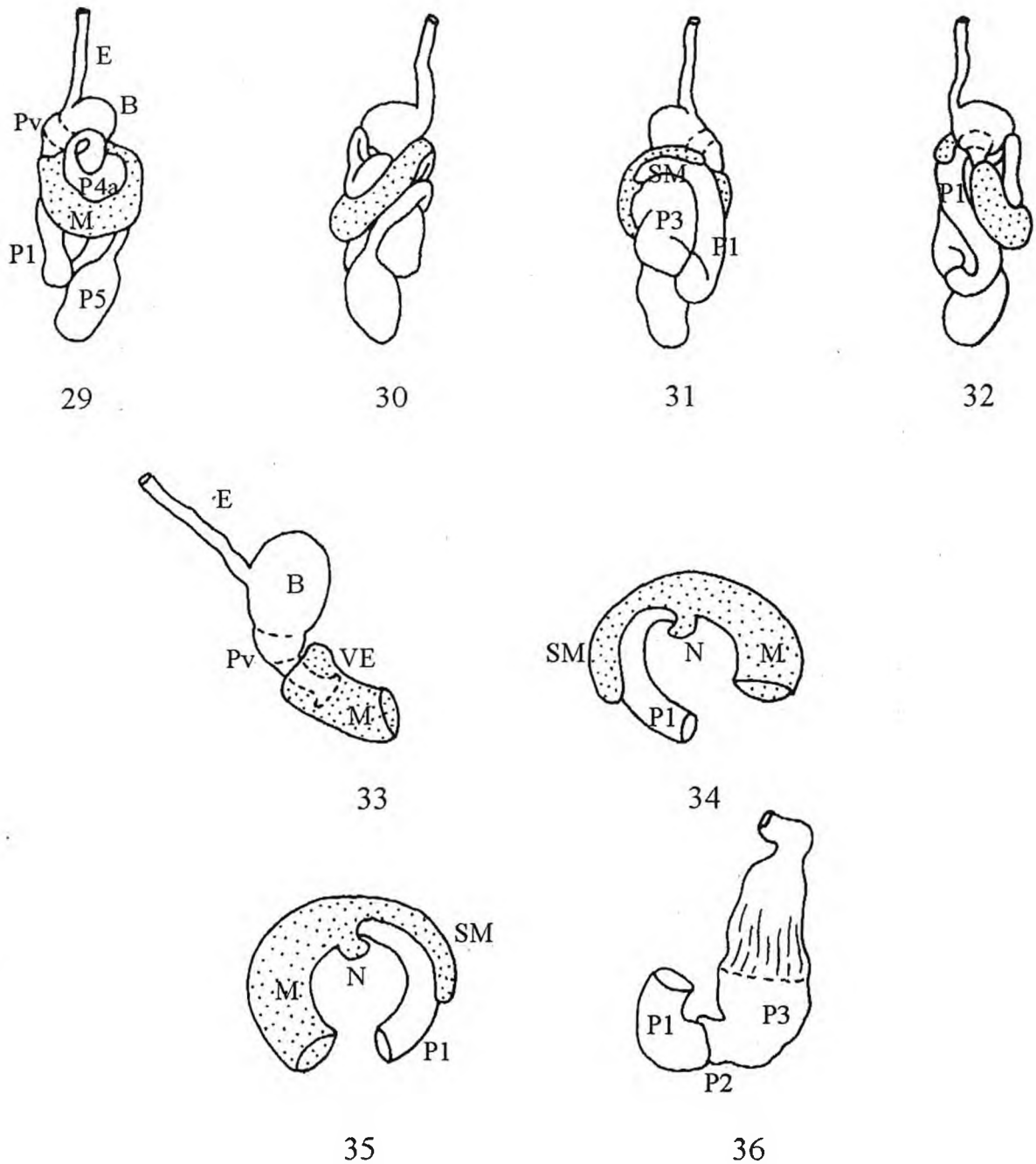
Fig. 14. Esquema generalizado de un corte transversal de la válvula entérica para indicar el sistema de numeración utilizado en las descripciones (Sands 1972, 1998). Referencias: 1: pliegue anterior o interno situado en posición 1, 2: pliegues situados en posición 2, laterales al pliegue 1, 3: pliegues situados en posición 3, laterales al pliegue 4, 4: pliegue posterior o externo situado en posición 4.



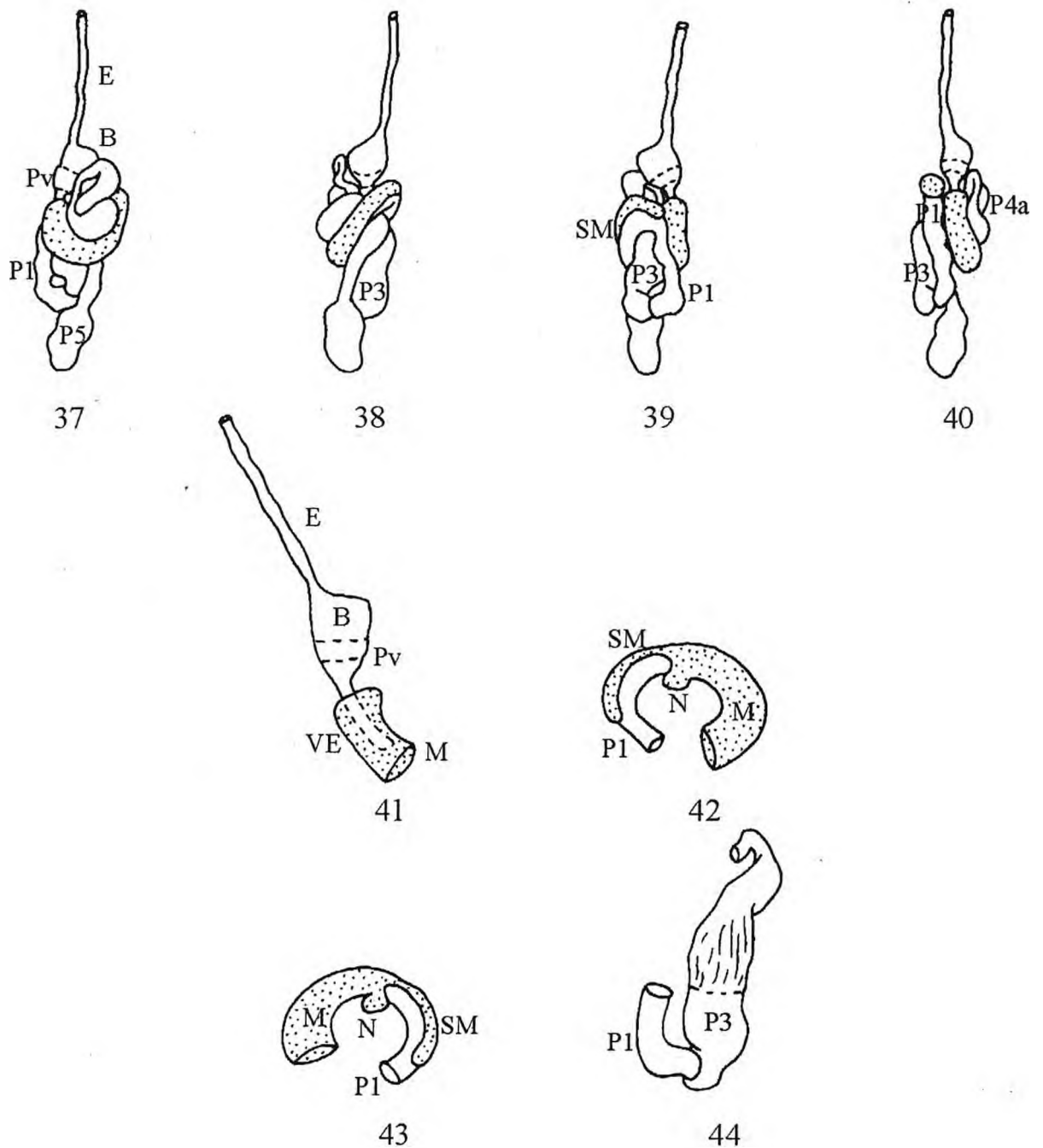
Figs. 15- 21: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de obreras de *A. amifer*. 15-18: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 19: estomodeo, 20: segmento mixto, 21: tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P3a: porción proximal del tercer segmento proctodeal, P3b: porción distal del tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P4b: porción distal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



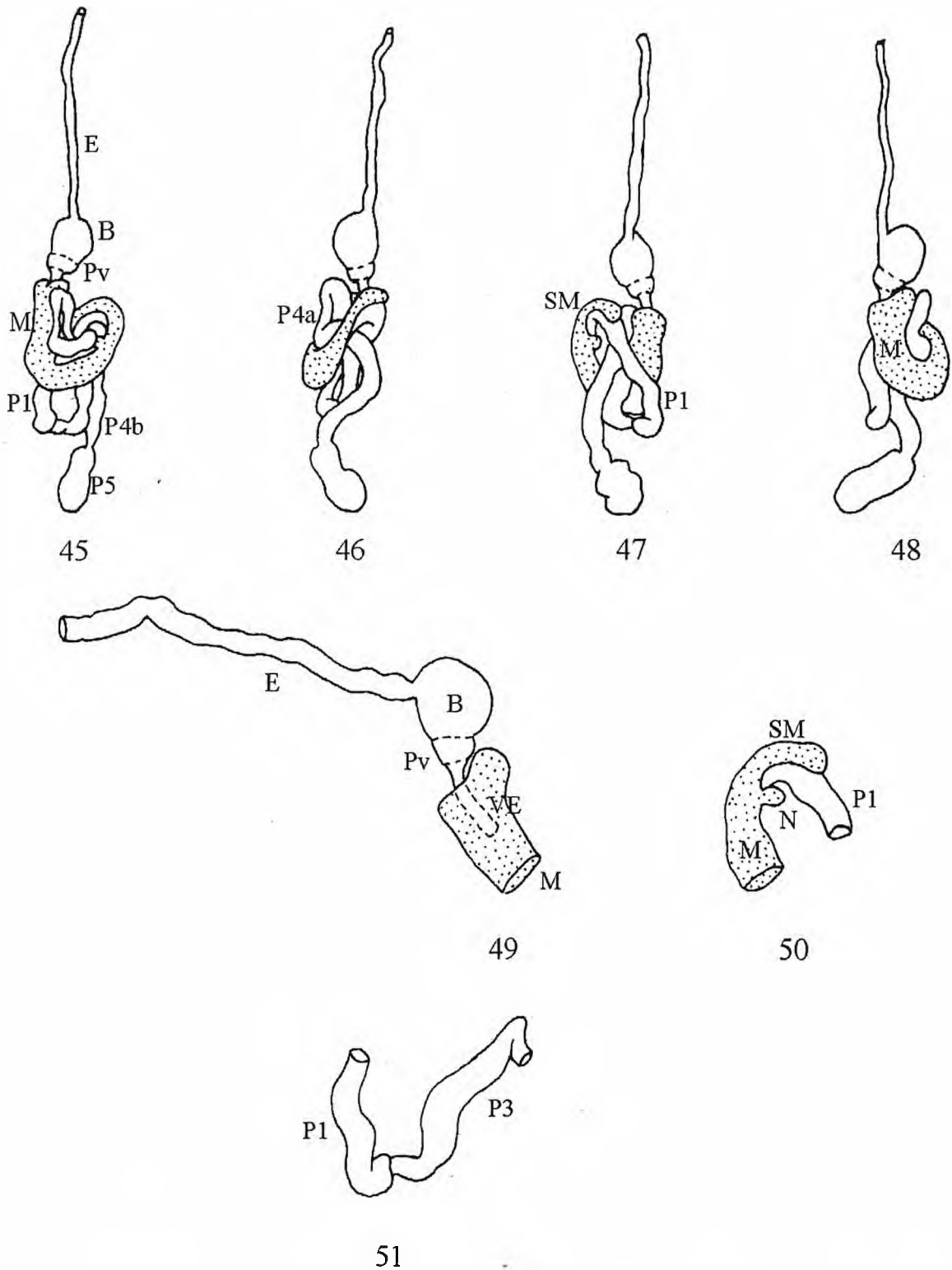
Figs. 22- 28: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de soldados de *A. amifer*. 22-25: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 26: estomodeo, 27: segmento mixto, 28: tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P3a: porción proximal del tercer segmento proctodeal, P3b: porción distal del tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P4b: porción distal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



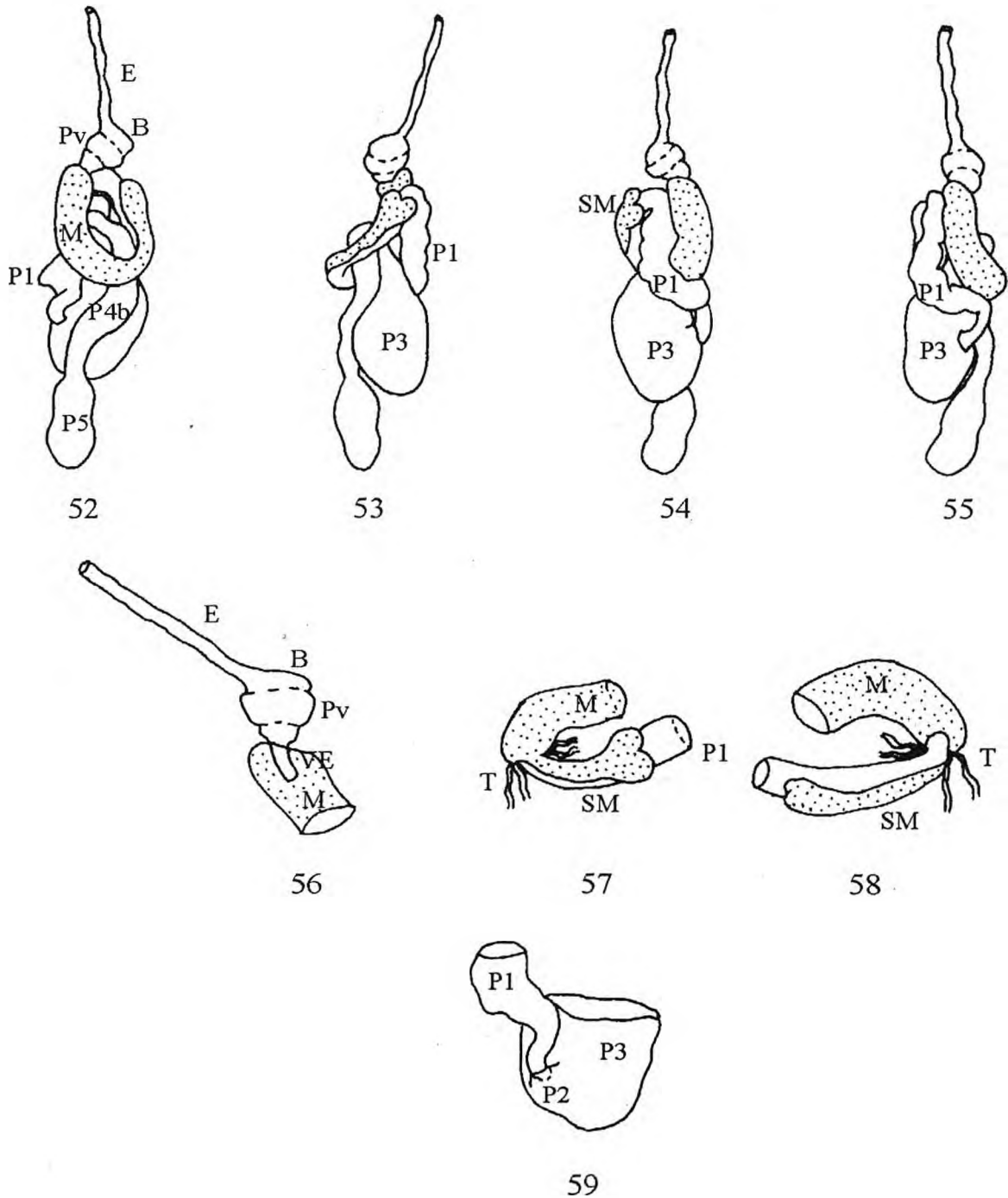
Figs. 29- 36: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de obreras de *D. inusitatus*. 29- 32: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 33: estomodeo, 34- 35: segmento mixto, 36: tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, N: nódulo malpighiano, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



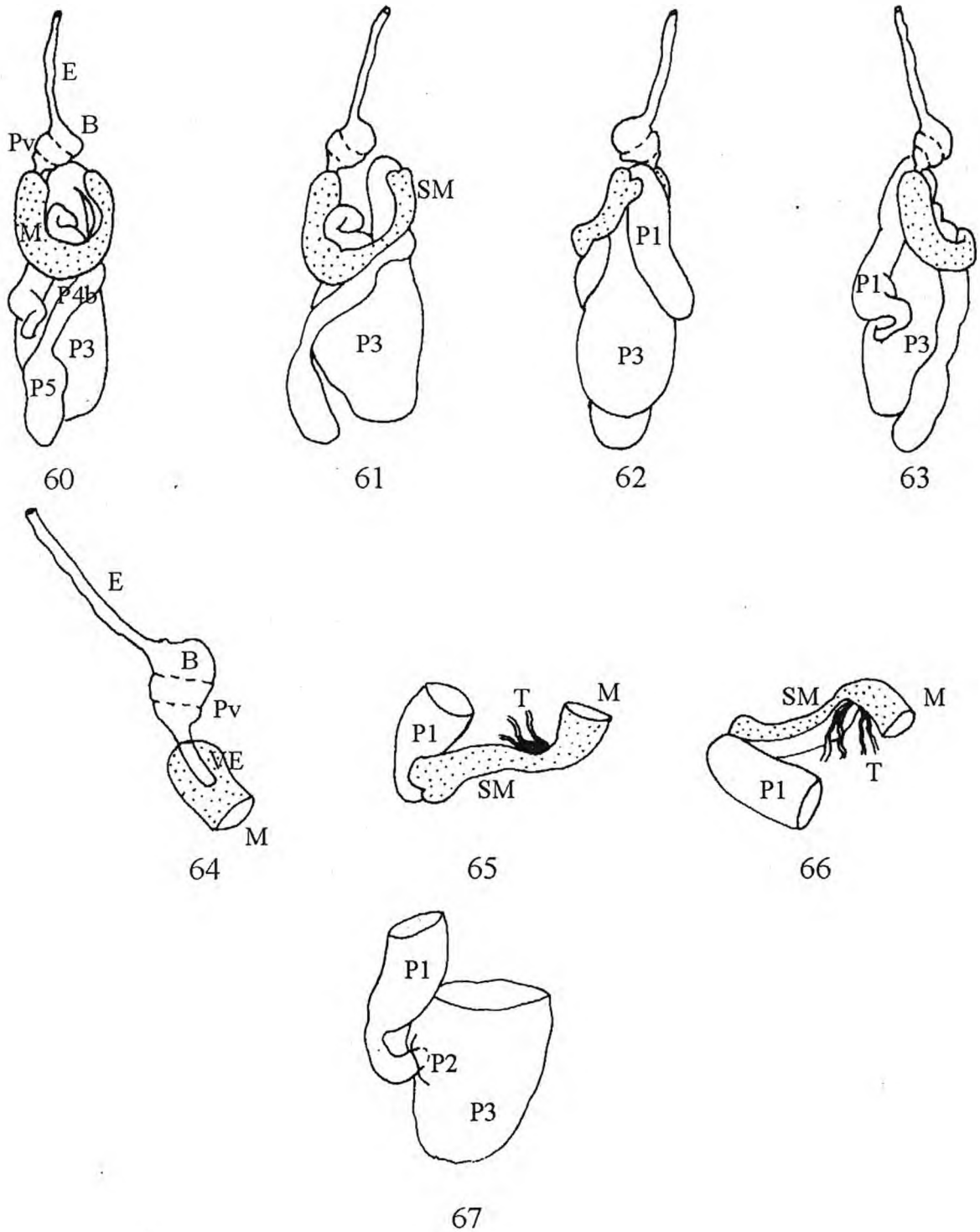
Figs. 37- 44: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de obreras de *D. inusitatus*. 37- 40: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 41: estomodeo, 42- 43: segmento mixto, 44: tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventriculo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, N: nódulo malpighiano, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



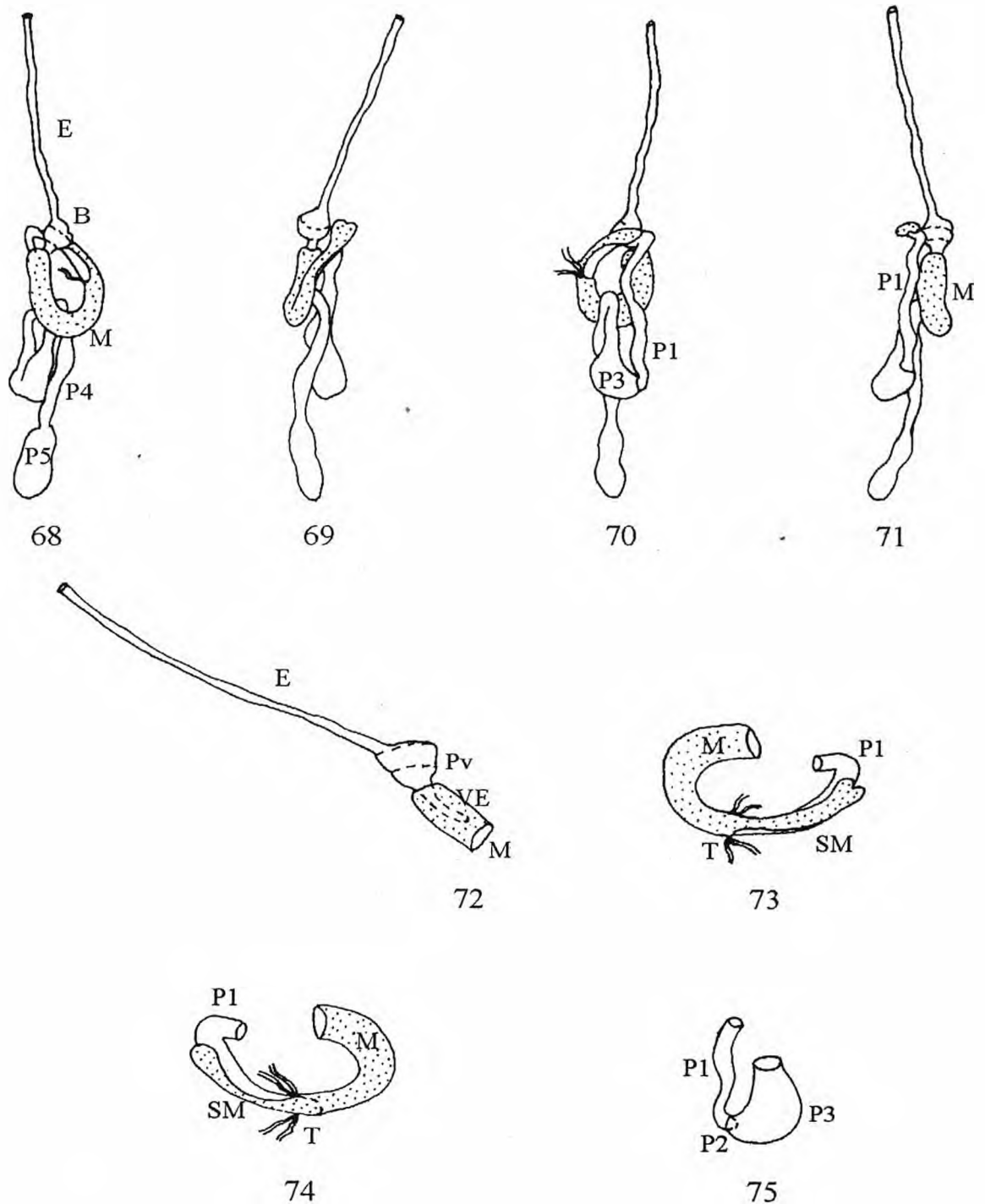
Figs. 45- 51: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de reproductores de *D. inusitatus*. 45- 48: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 49: estomodeo, 50: segmento mixto, 51: tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventriculo, VE: válvula estomodeal, M: mesenteron, SM: segmento mixto, N: nódulo malpighiano, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



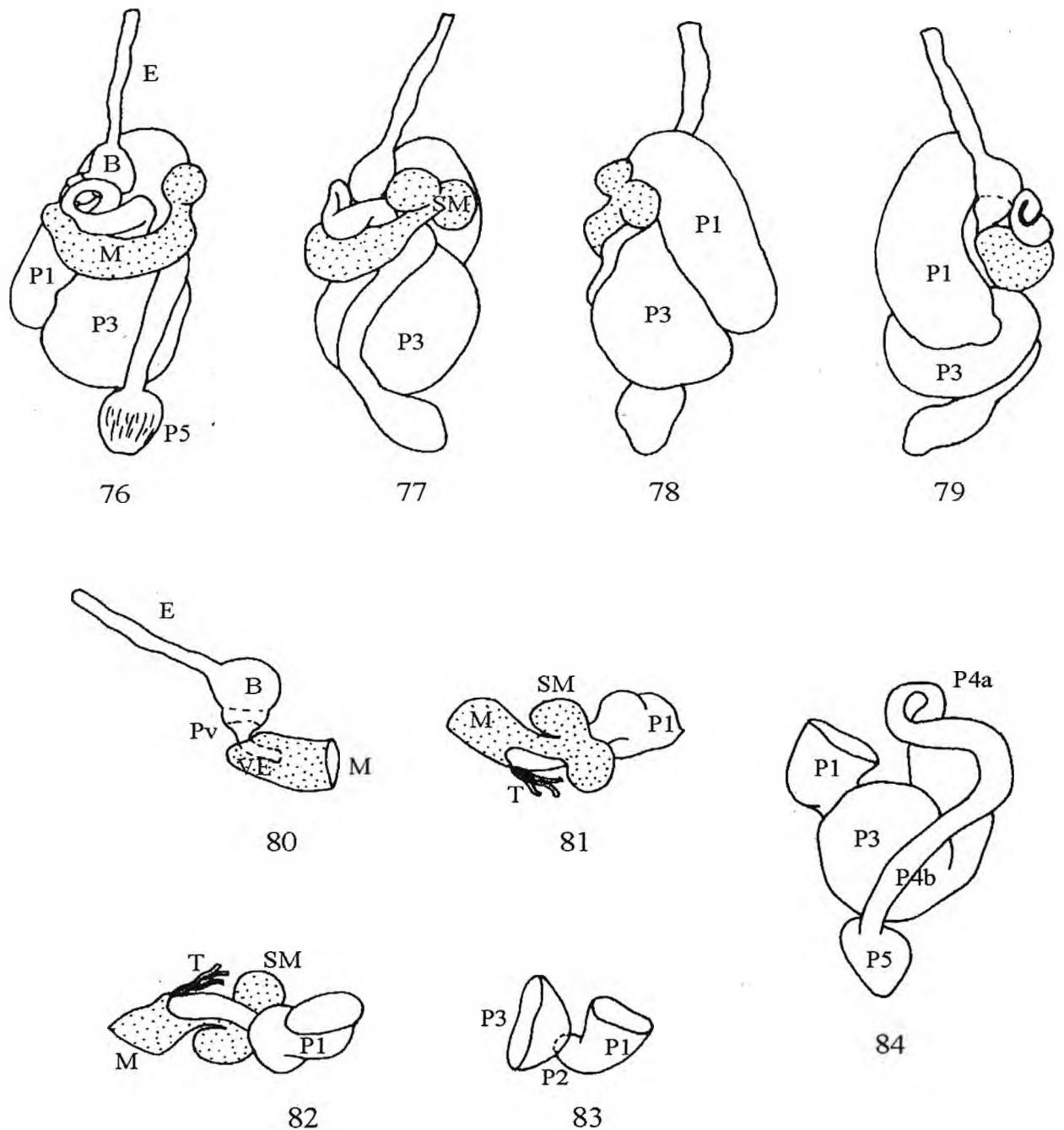
Figs. 52- 59: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de obreras de *M. strunckii*. 52- 55: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 56: estomodeo, 57- 58: segmento mixto, 59: tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



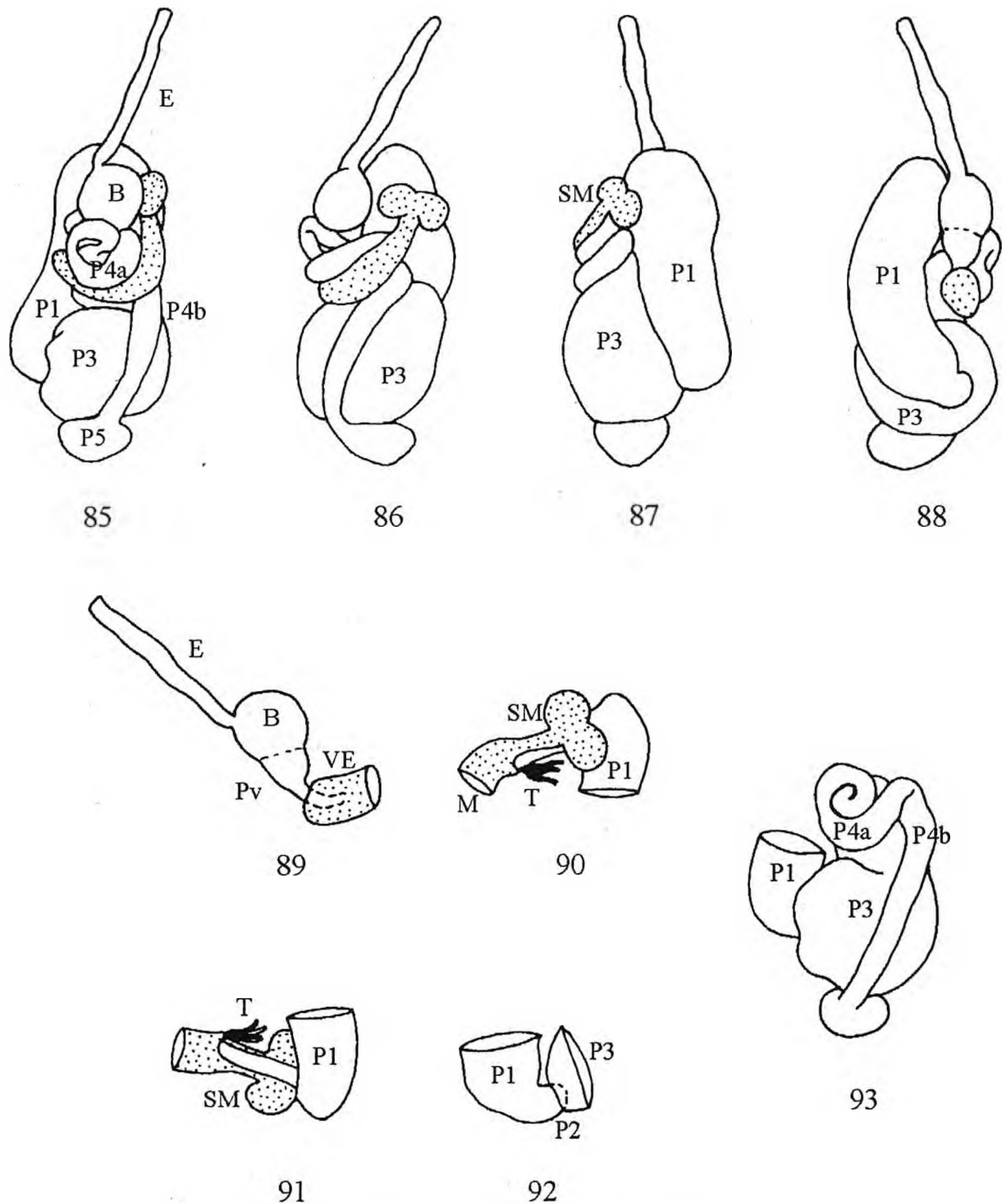
Figs. 60- 67: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de soldados de *M. strunckii*. 60- 63: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 64: estomodeo, 65- 66: segmento mixto, 67: tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



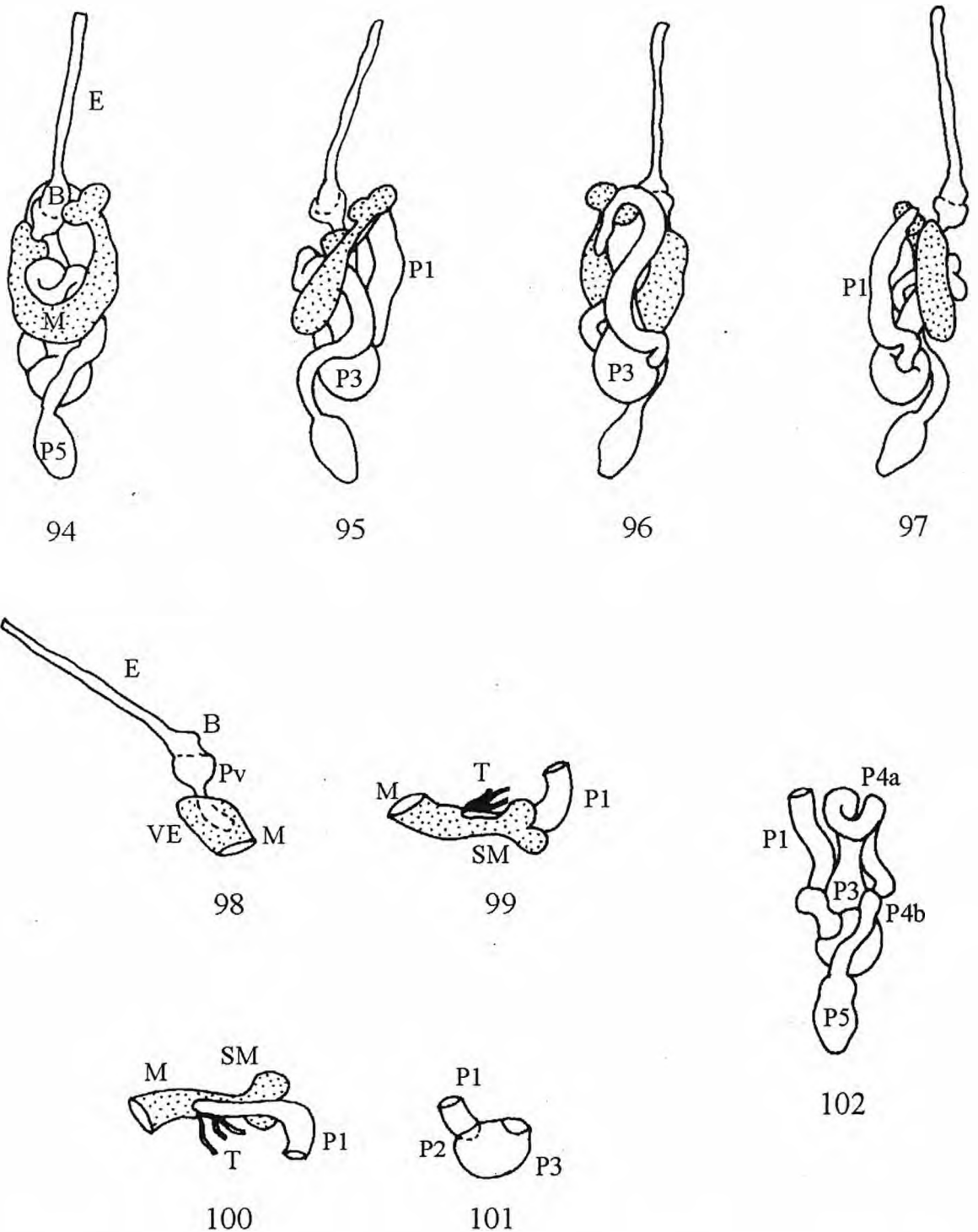
Figs. 68- 75: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de reproductores de *M. strunckii*. 68- 71: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 72: estomodeo, 73- 74: segmento mixto, 75: tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



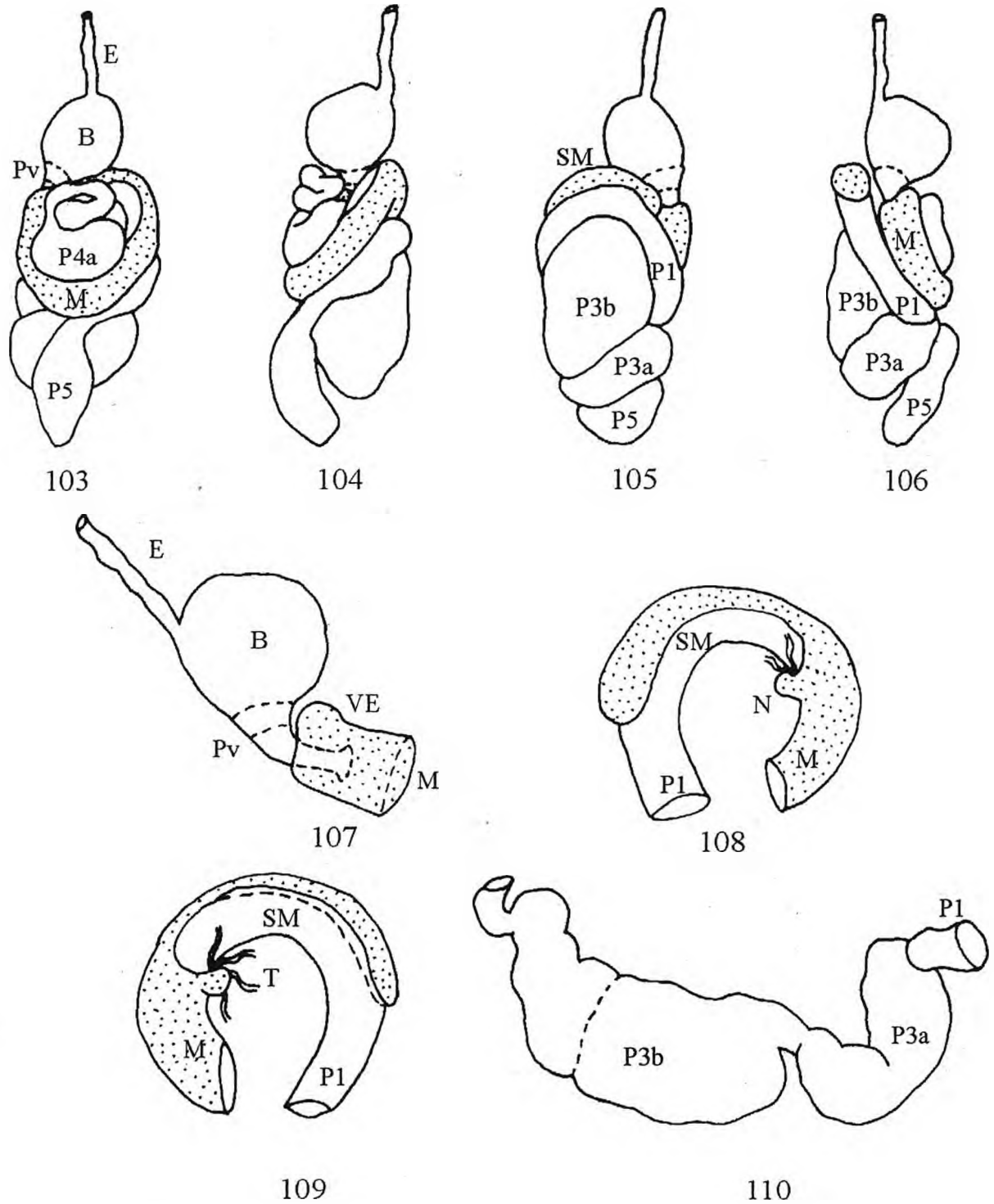
Figs. 76- 84: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de obreras de *N. opacus*. 76-79: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 80: estomodeo, 81- 82: segmento mixto, 83: segundo segmento proctodeal, 84: tercer y cuarto segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventriculo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P4b: porción distal del cuarto segmento proctodeal, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



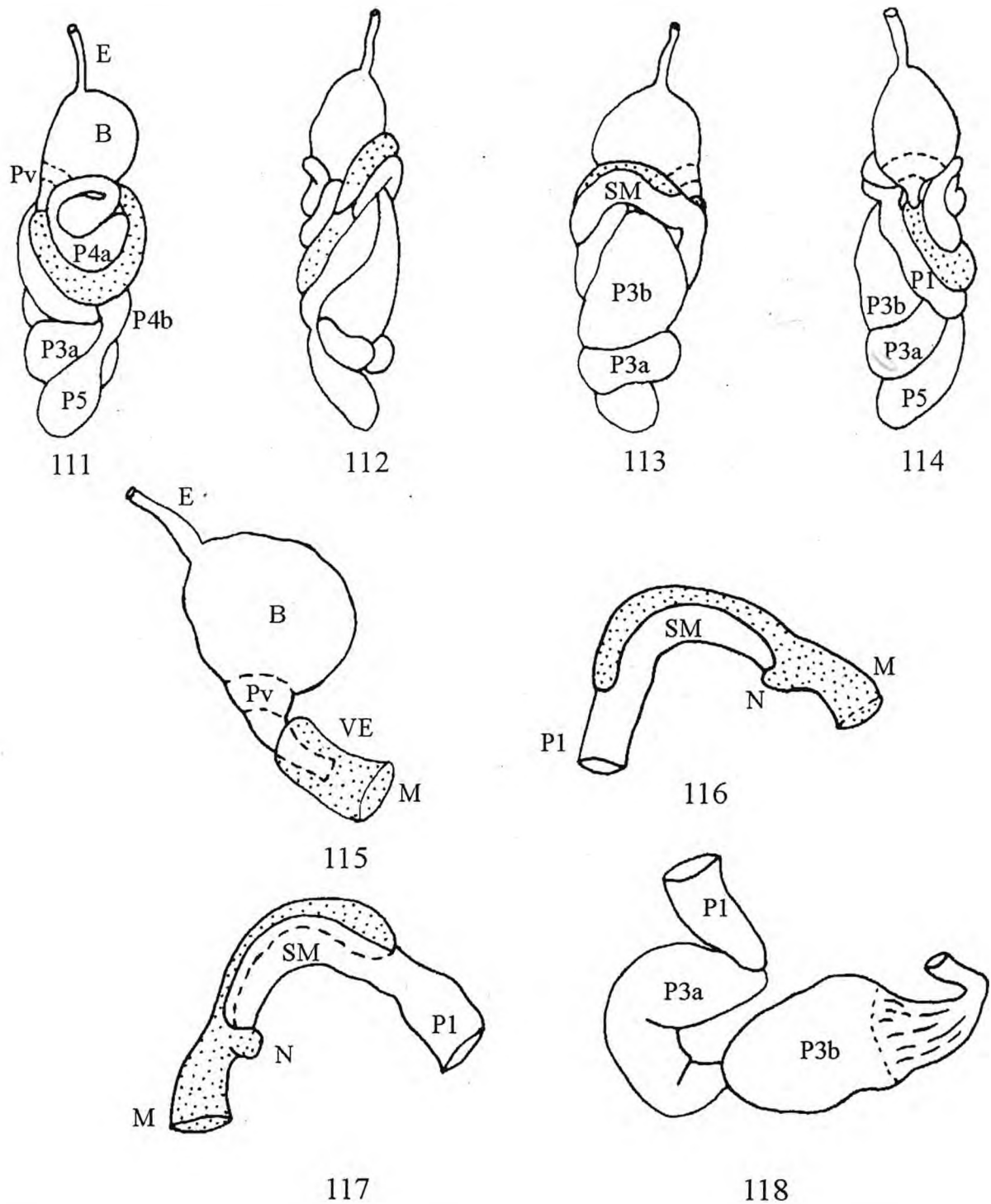
Figs. 85- 93: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de soldados de *N. opacus*. 85- 88: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 89: estomodeo, 90- 91: segmento mixto, 92: segundo segmento proctodeal, 93: tercer y cuarto segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P4b: porción distal del cuarto segmento proctodeal, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



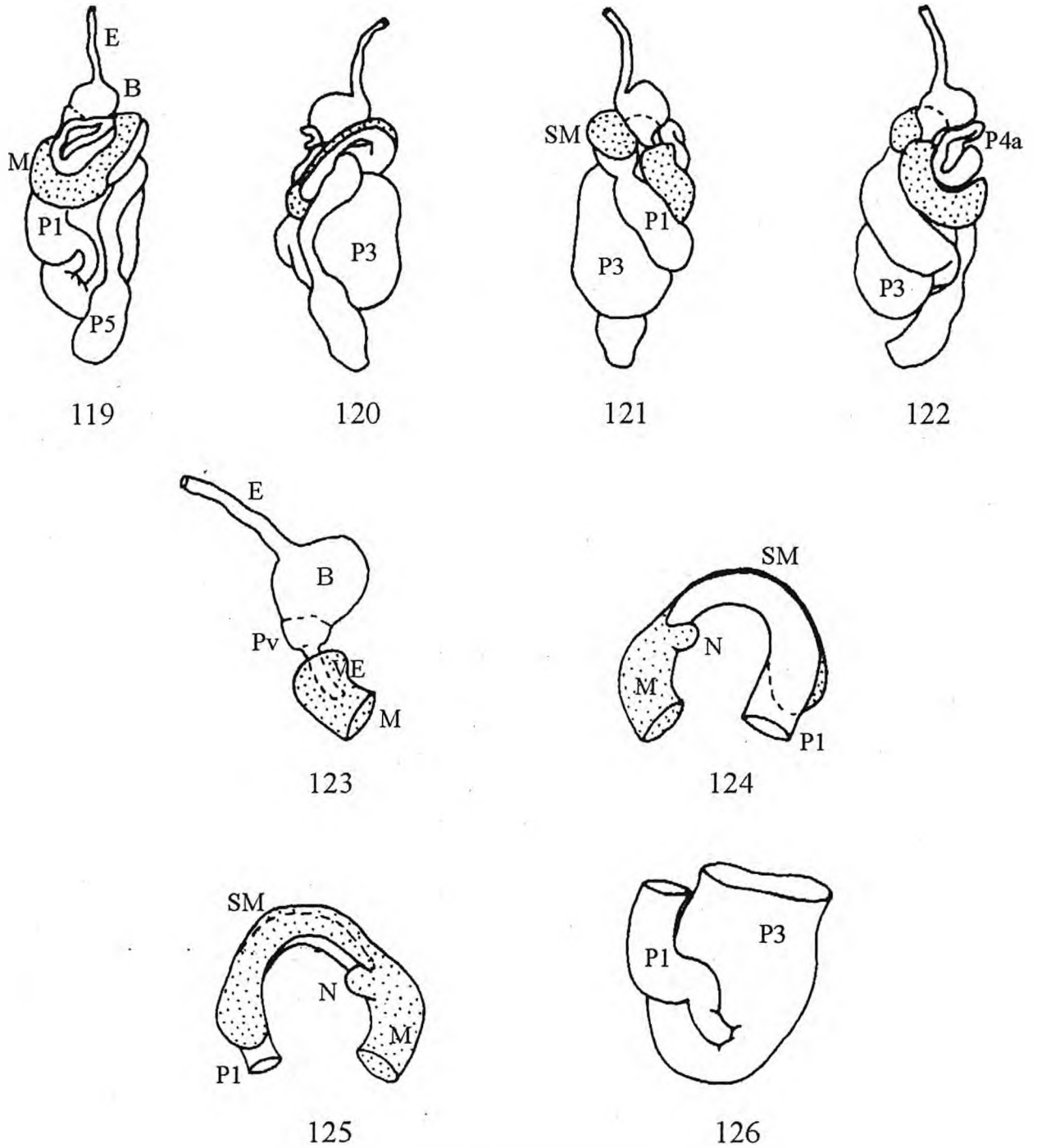
Figs. 94- 102: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de reproductores de *N. opacus*. 94- 97: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 98: estomodeo, 99- 100: segmento mixto, 101: segundo segmento proctodeal, 102: tercer y cuarto segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventriculo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P4b: porción distal del cuarto segmento proctodeal, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



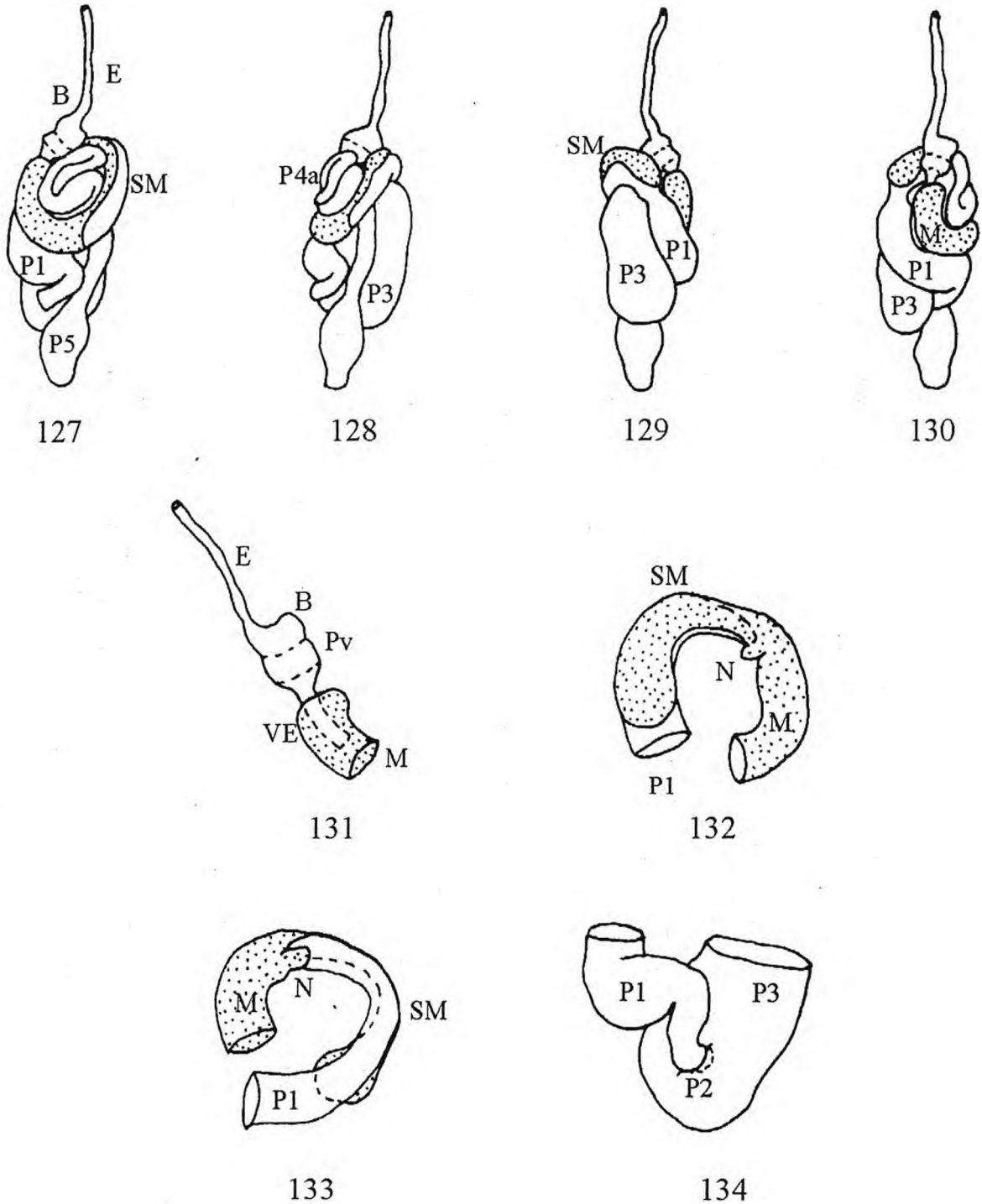
Figs. 103- 110: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de obreras de *S. brevicornutus*. 103- 106: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 107: estomodeo, 108- 109: segmento mixto, 110: tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventriculo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P3a: porción proximal del tercer segmento proctodeal, P3b: porción distal del tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



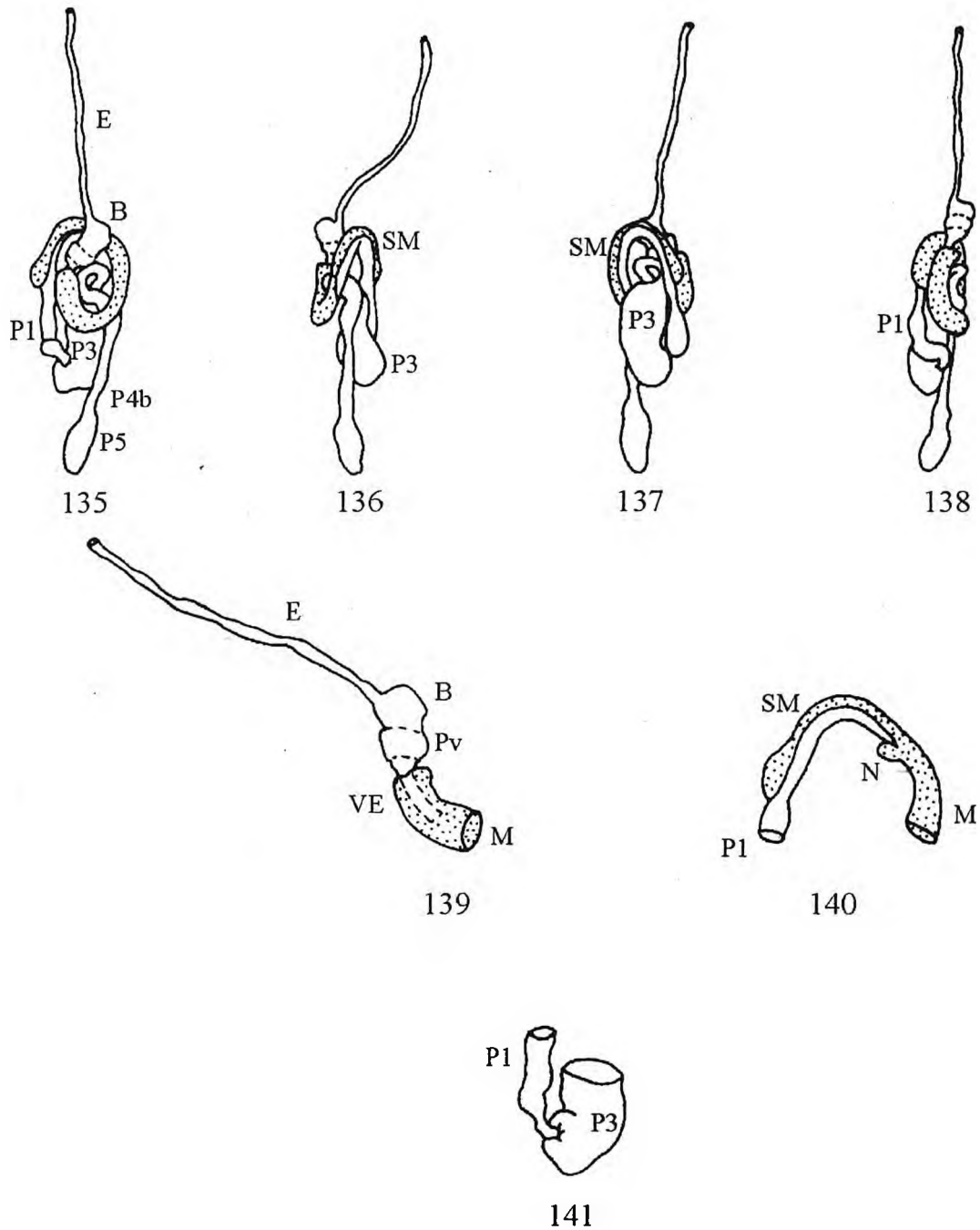
Figs. 111- 118: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de soldados de *S. brevicornutus*. 111- 114: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 115: estomodeo, 116- 117: segmento mixto, 118: tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventriculo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P3a: porción proximal del tercer segmento proctodeal, P3b: porción distal del tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P4b: porción distal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



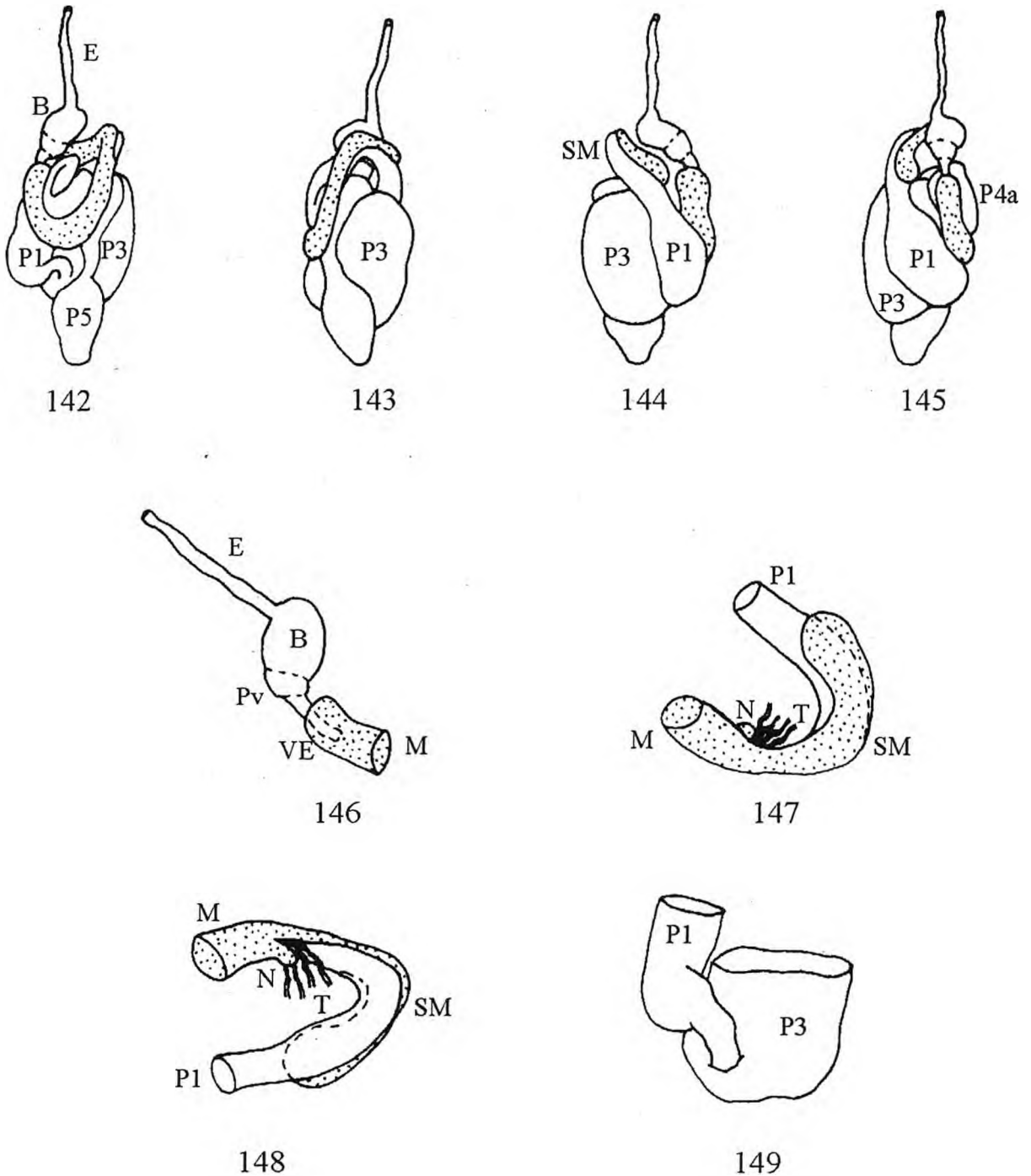
Figs. 119- 126: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de obreras de *T. bolivianus*. 119- 122: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 123: estomodeo, 124- 125: segmento mixto, 126: primer y tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventriculo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, N: nódulo malpighiano, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



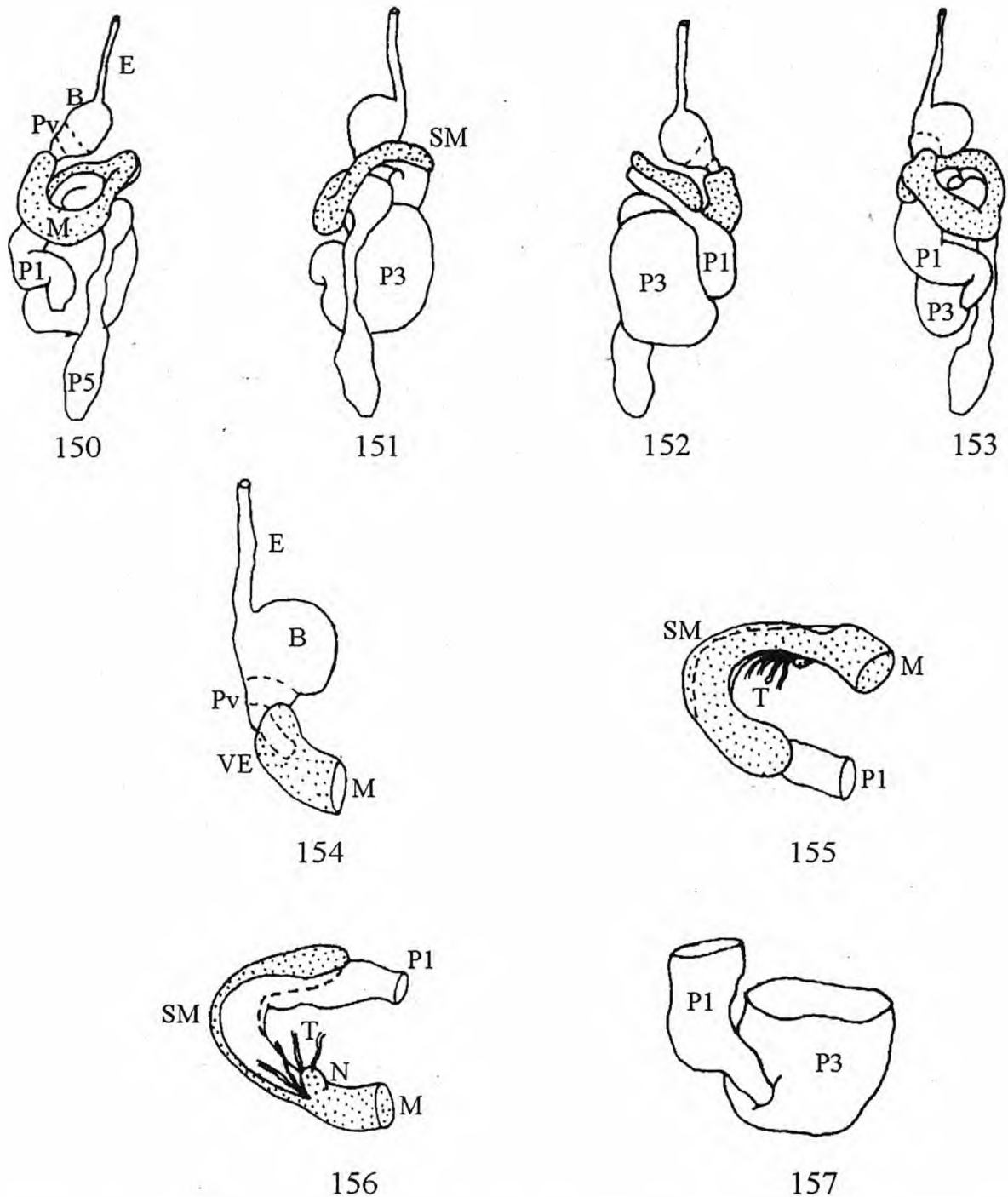
Figs. 127- 134: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de soldados de *T. bolivianus*. 127- 130: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 131: estomodeo, 132- 133: segmento mixto, 134: primero, segundo y tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, N: nódulo malpighiano, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



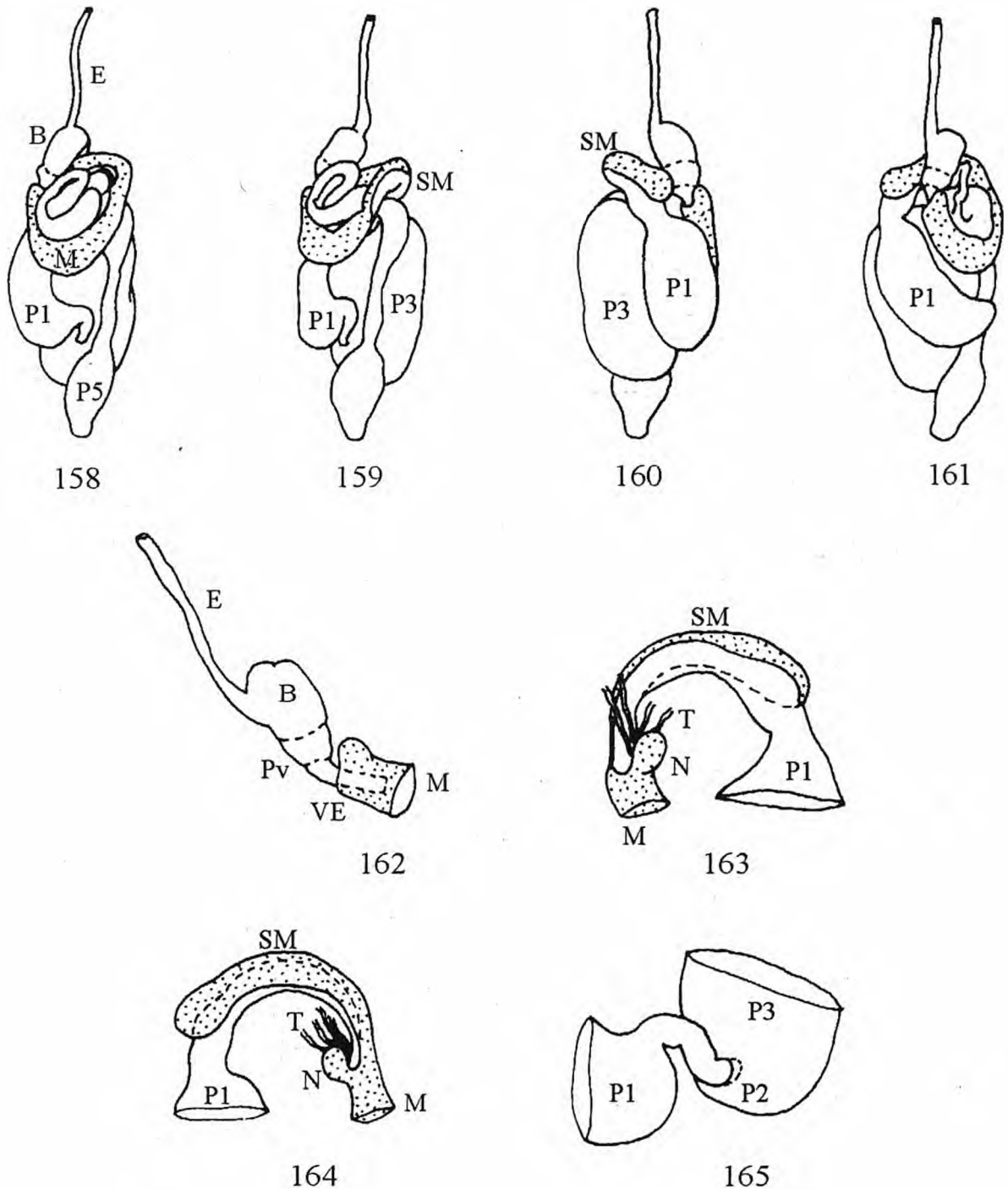
Figs. 135- 141: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de reproductores de *T. bolivianus*. 135- 138: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 139: estomodeo, 140: segmento mixto, 141: primer y tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventriculo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, N: nódulo malpighiano, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4b: porción distal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



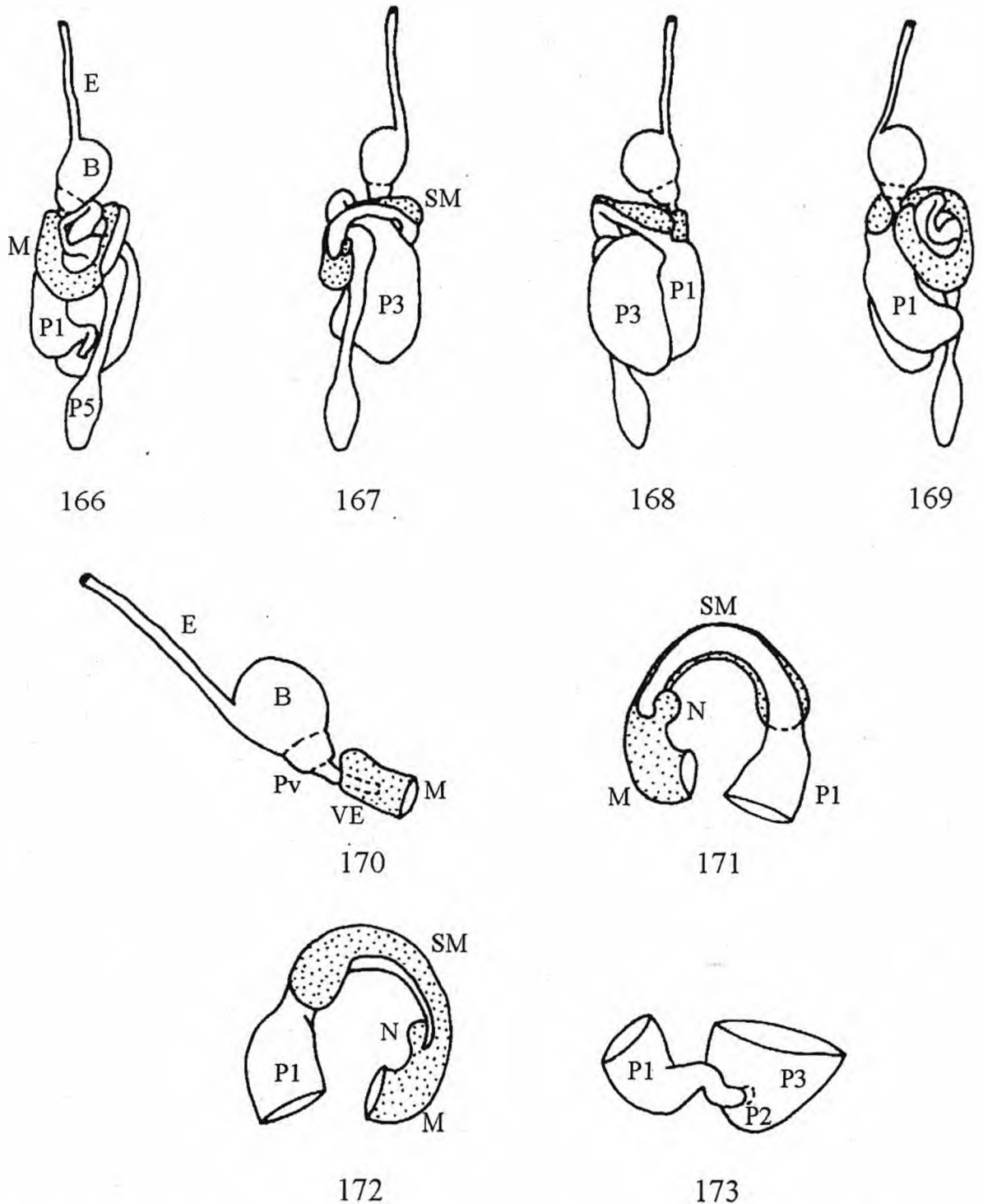
Figs. 142- 149: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de obreras de *T.nigrilus*. 142- 145: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 146: estomodeo, 147- 148: segmento mixto, 149: primer y tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, N: nódulo malpighiano, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P4a: porción proximal del cuarto segmento proctodeal o colon, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



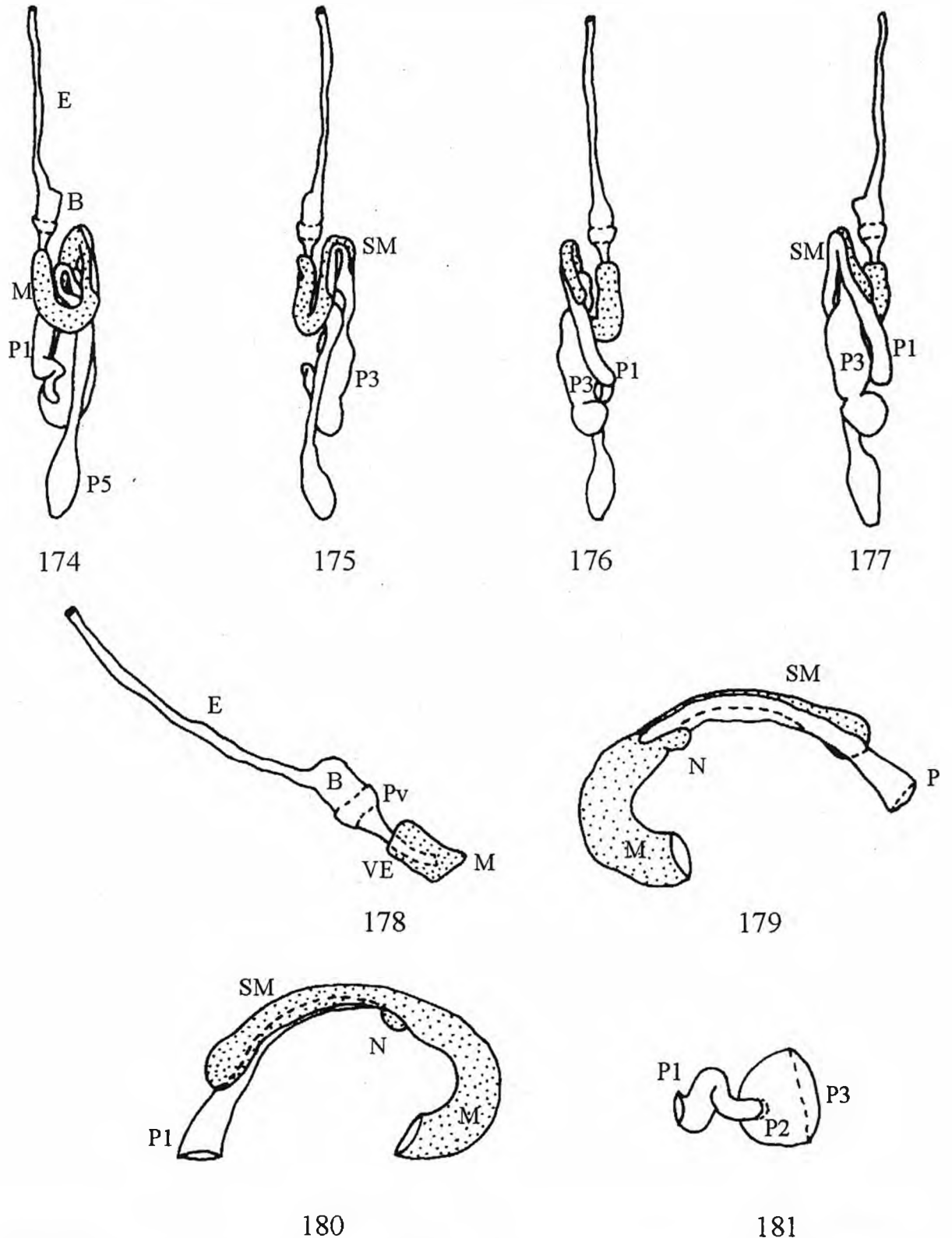
Figs. 150- 157: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de soldados de *T.nigratus*. 150- 153: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 154: estomodeo, 155- 156: segmento mixto, 157: primer y tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, N: nódulo malpighiano, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



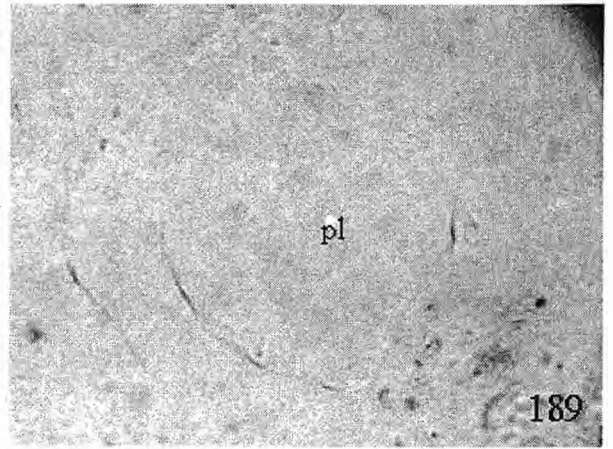
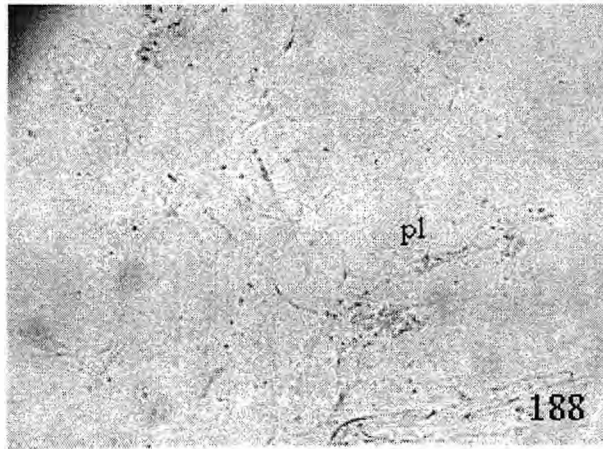
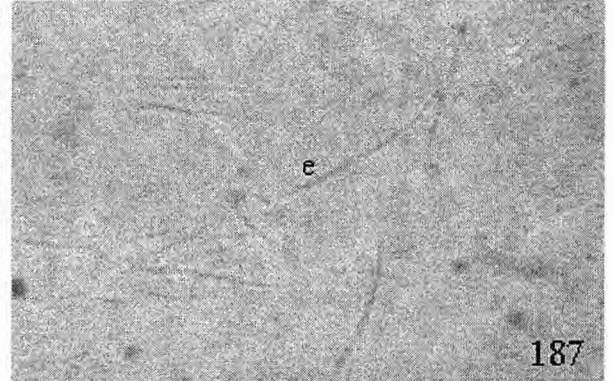
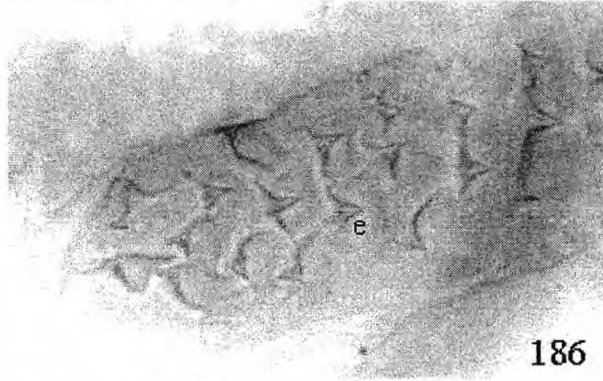
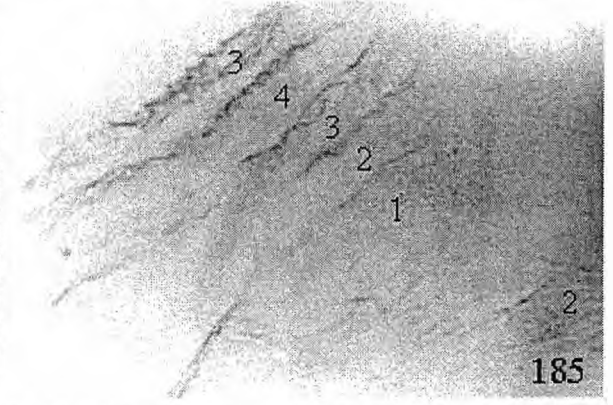
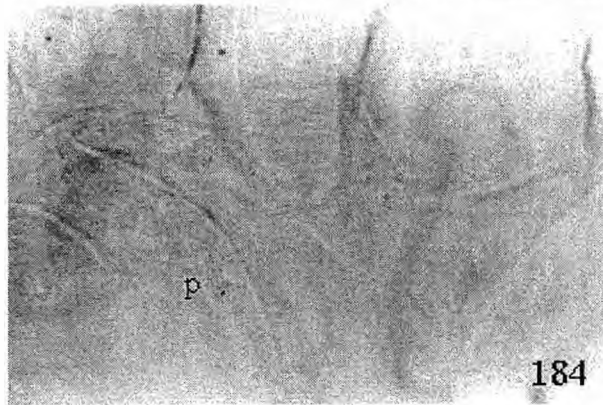
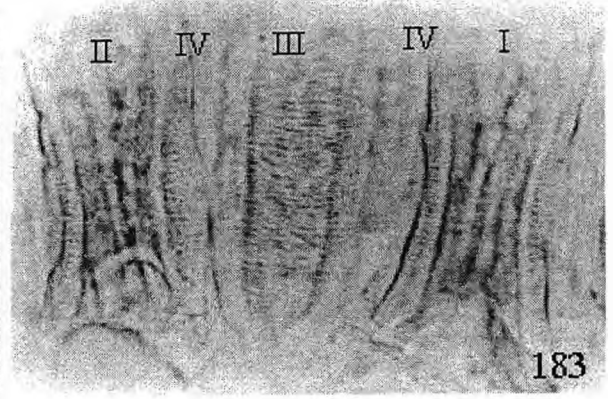
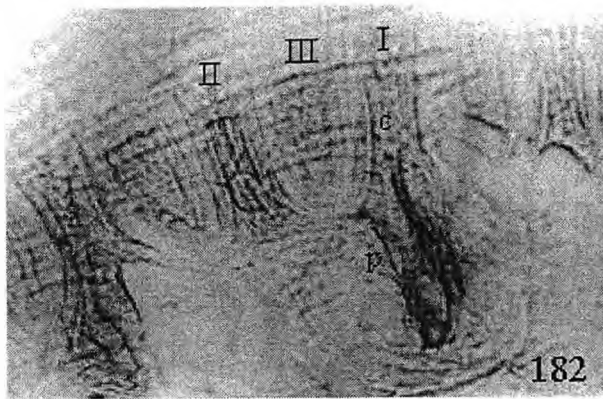
Figs. 158- 165: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de obreras de *T. saltans*. 158- 161: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 162: estomodeo, 163- 164: segmento mixto, 165: primer, segundo y tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, N: nódulo malpighiano, T: tubos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



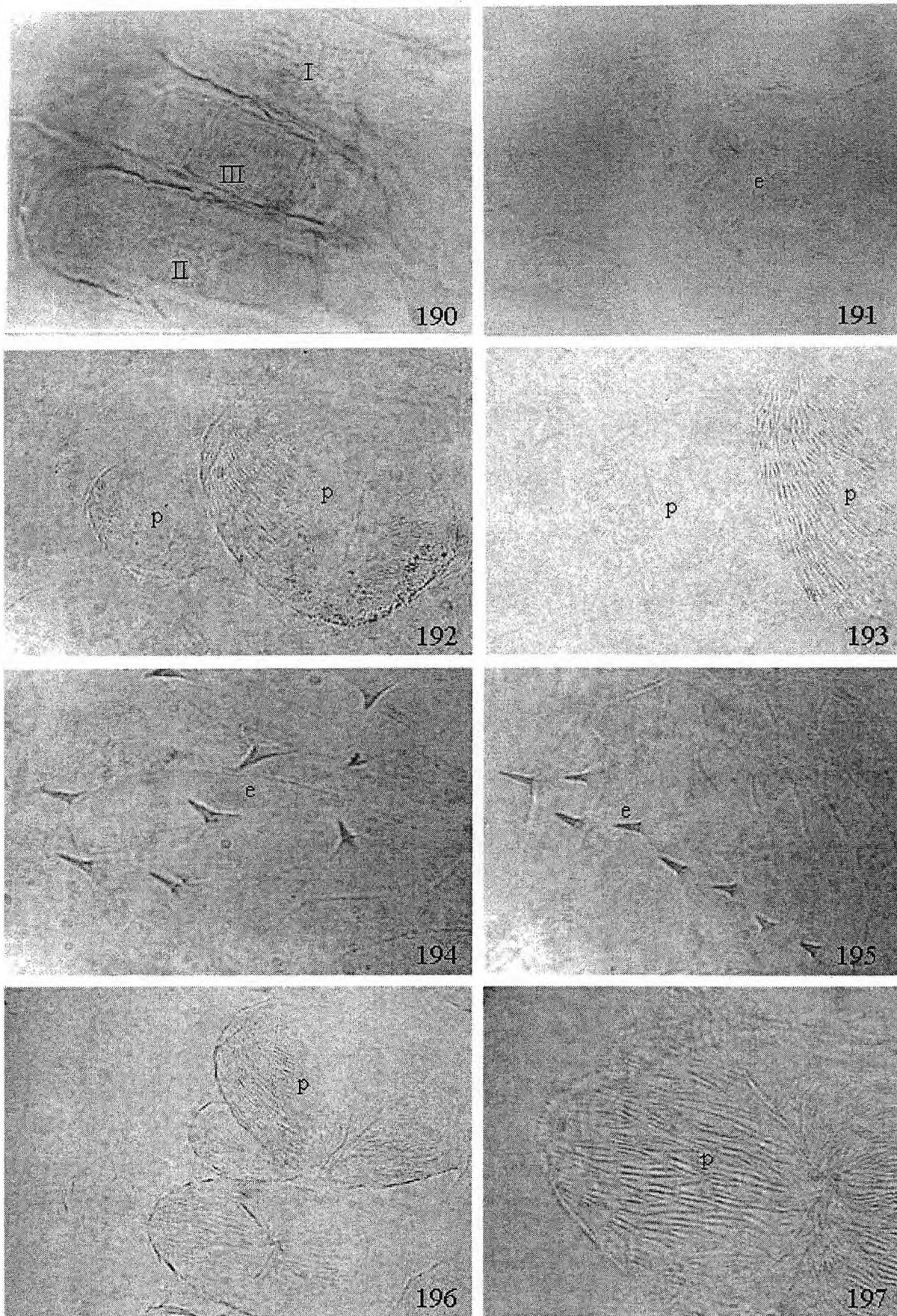
Figs. 166- 173: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de soldados de *T. saltans*. 166- 169: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 170: estomodeo, 171- 172: segmento mixto, 173: primer, segundo y tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, N: nódulo malpighiano, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



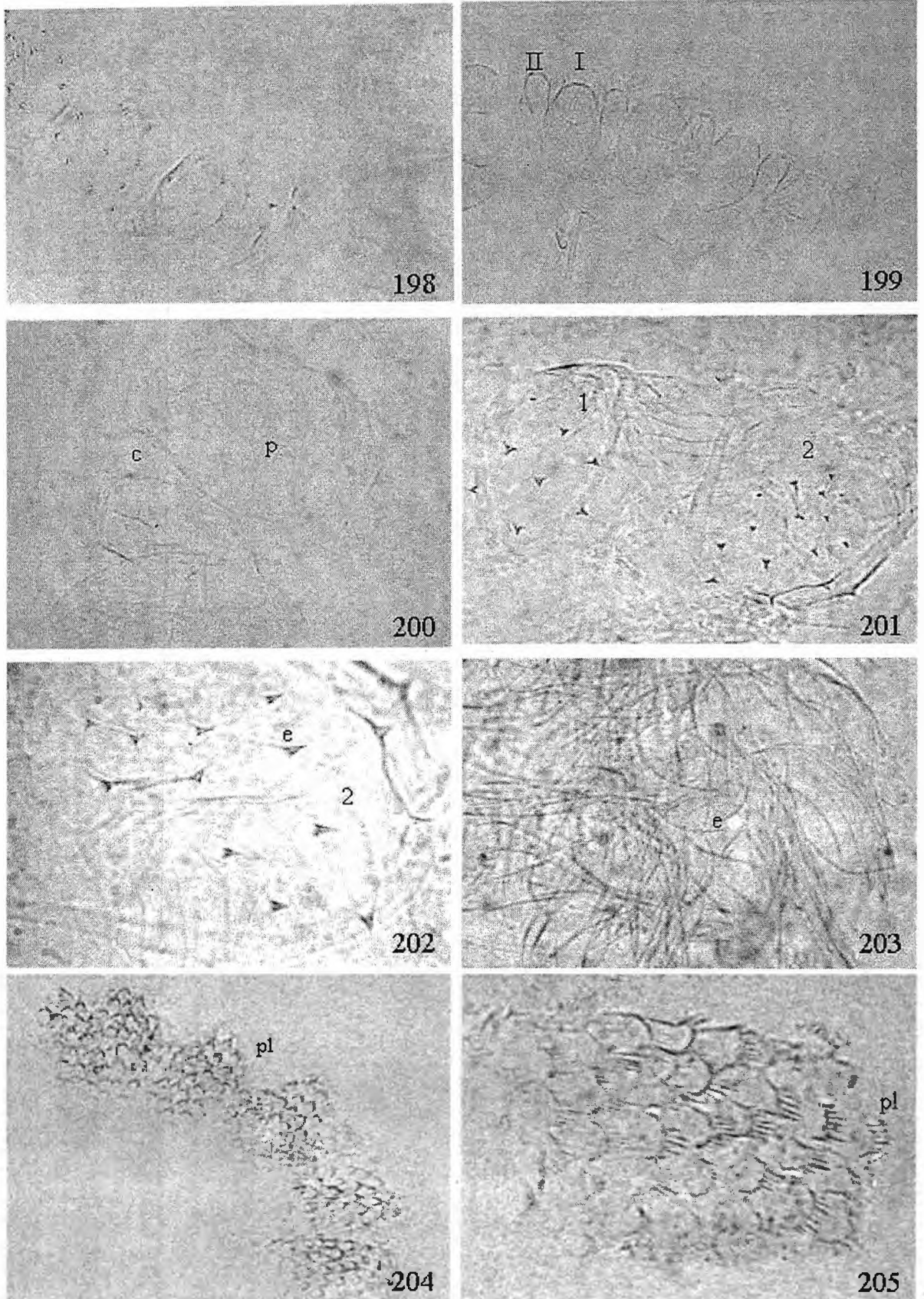
Figs. 174- 181: Disposición "in situ" y detalles del tubo digestivo de reproductores de *T. saltans*. 174- 177: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, 178: estomodeo, 179- 180: segmento mixto, 181: primer, segundo y tercer segmento proctodeal. Referencias: E: esófago, B: buche, Pv: proventrículo, VE: válvula estomodeal, M: mesenterón, SM: segmento mixto, N: nódulo malpighiano, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: quinto segmento proctodeal o recto.



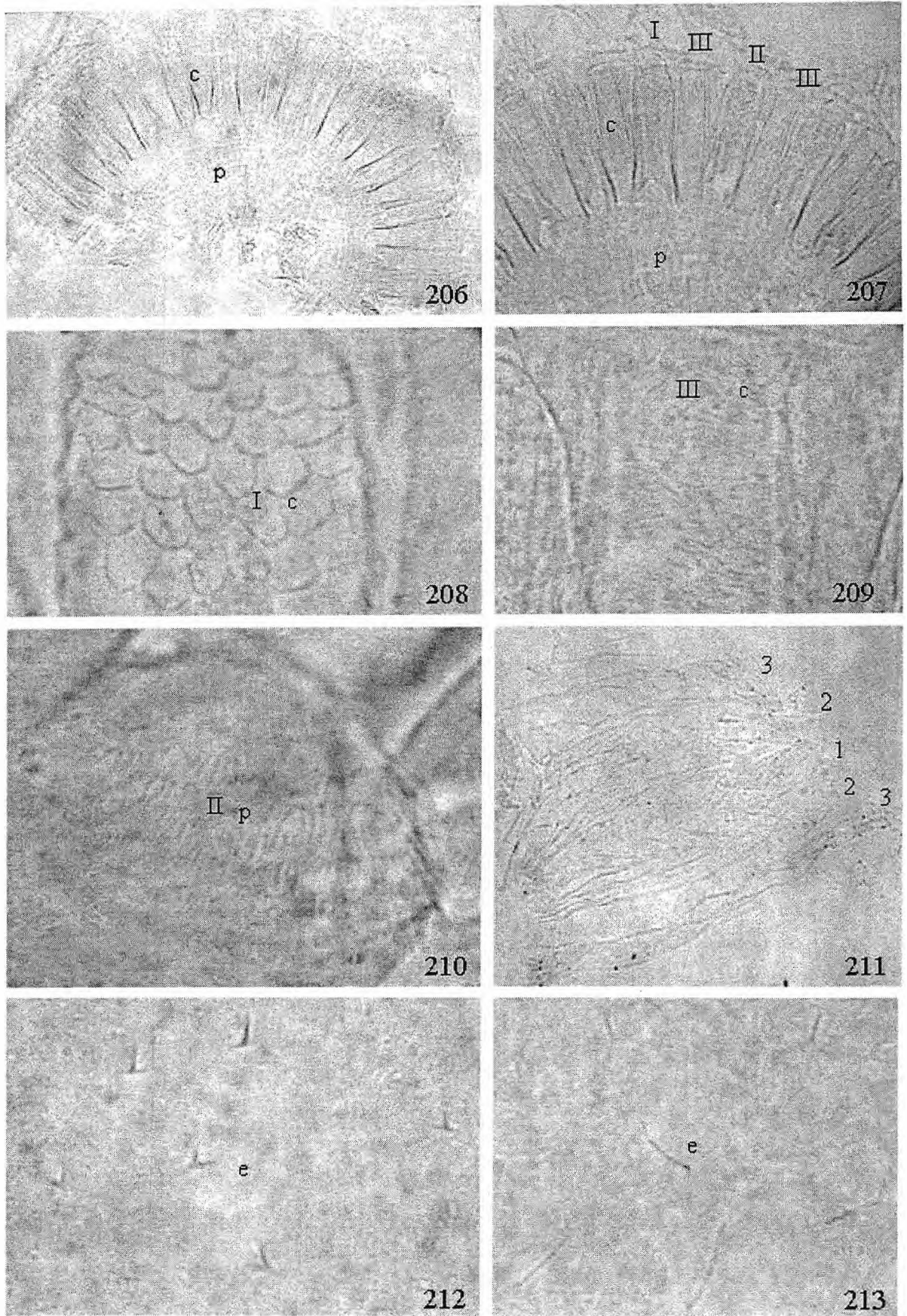
Figs. 182- 189: Ornamentaciones internas de los órganos de obreras de *A. amifer*. 182- 184: proventriculo, 182: vista general, 183: cinturón columnar, 184: cinturón pulvilar; 185- 186: válvula entérica, 185: vista general, 186: detalle de un pliegue; 187: espinas del colon proximal; 188- 189: válvula rectal, 188: vista general, 189: detalle de un pliegue. Referencias: I, II, III y IV: pliegues del proventriculo, c: columna, p: pulvilo, 1,2,3 y 4: pliegues de la válvula entérica, e: espinas; pl: pliegues de la válvula rectal, s: escamas. Barra = 25 μ m.



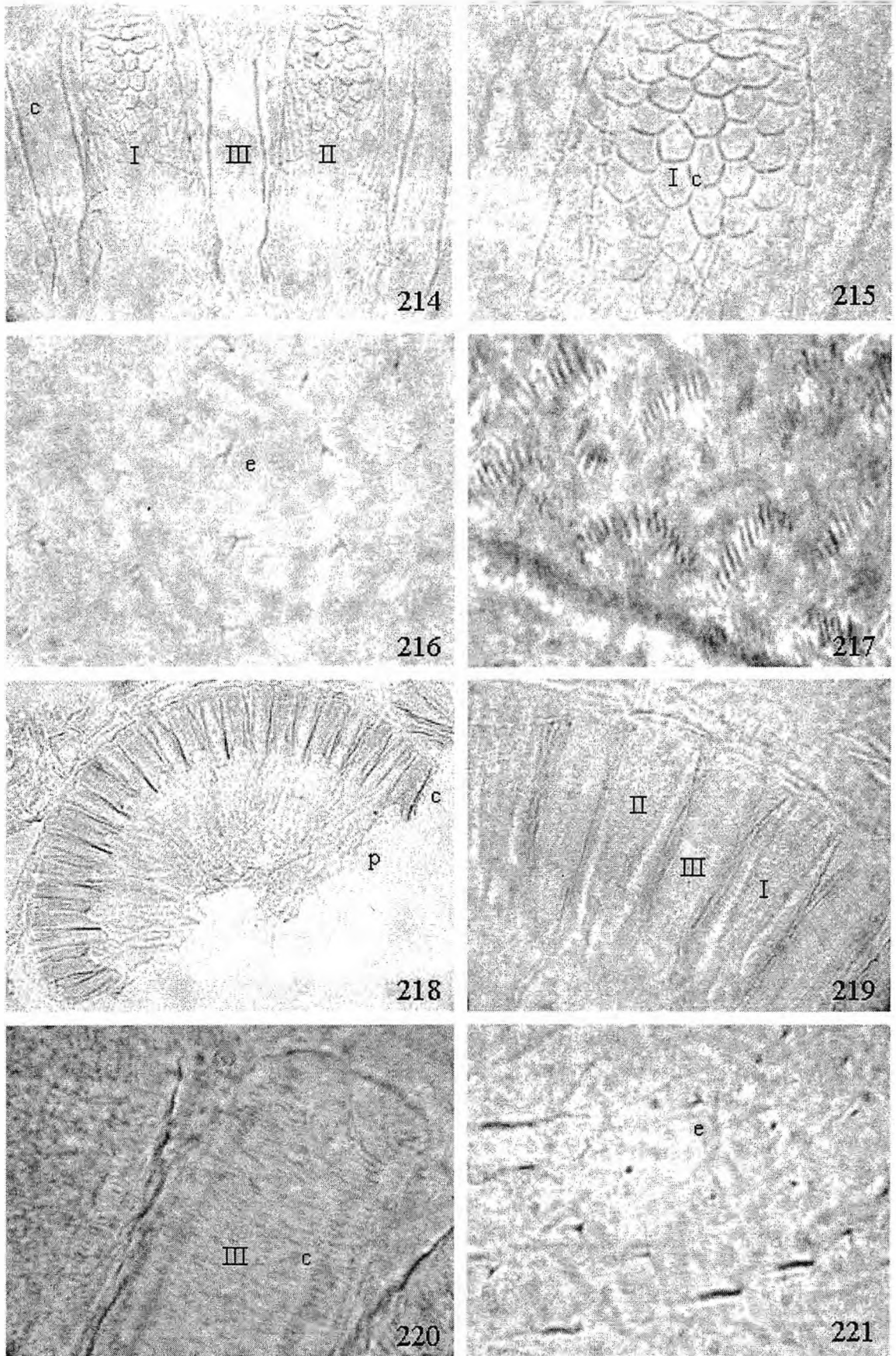
Figs. 190- 191: Ornamentaciones internas de los órganos de soldados de *A. amifer*, 190: proventriculo, 191: válvula entérica. 192- 195: Ornamentaciones internas de los órganos de obreras de *D. inusitatus*, 192- 193: proventriculo, 194- 195: válvula entérica. 196- 197: Ornamentaciones internas del proventriculo de soldados de *D. inusitatus*, 196: vista general, 197: detalle de un pliegue. Barra = 25 μ m.



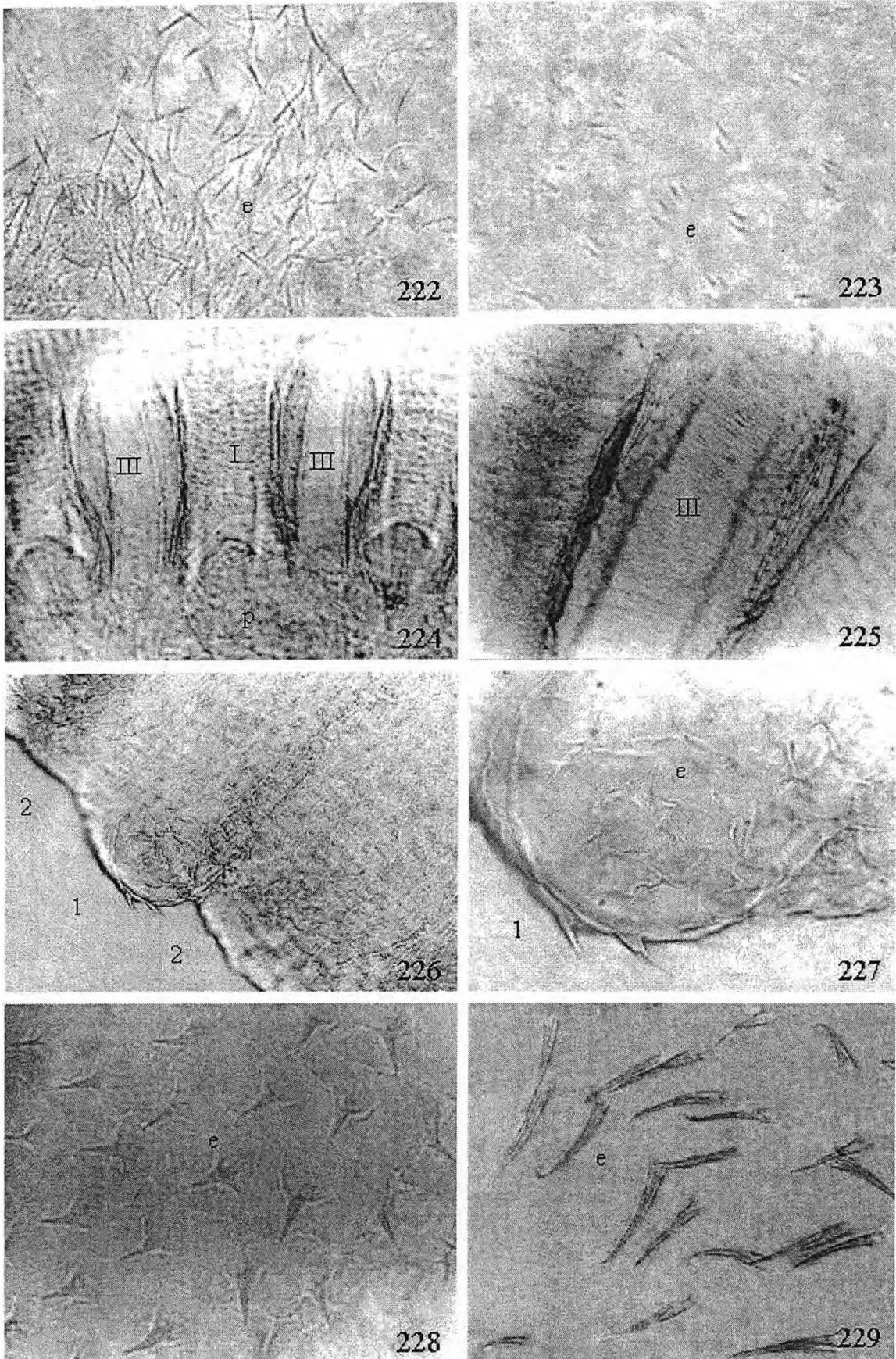
Figs. 198- 205: Ornamentaciones internas de los órganos de soldados y reproductores de *D. inusitatus*. 198: válvula entérica de soldados. 199- 205: reproductores de *D. inusitatus*, 199- 200: proventriculo, 201- 202: válvula entérica, 203: tercer segmento proctodeal, 204: vista general de la válvula rectal, 205: detalle de un pliegue de la válvula rectal. Barra = 25 μ m.



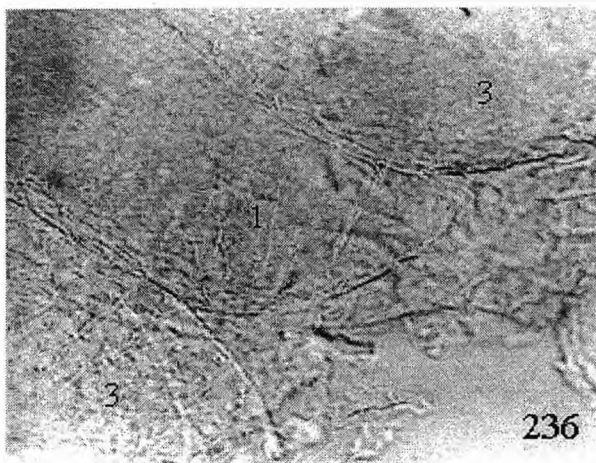
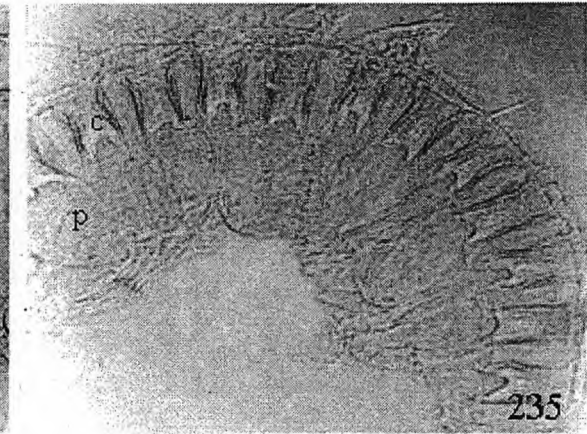
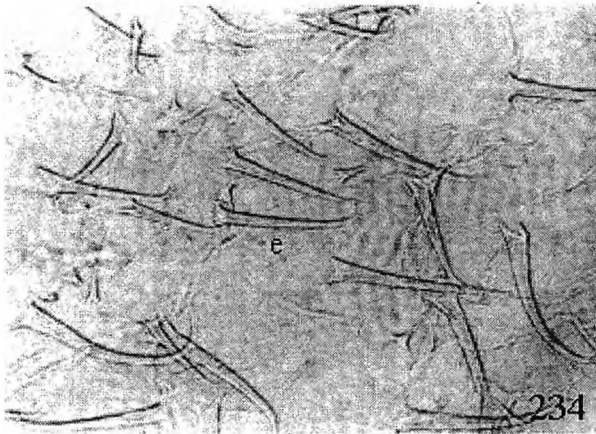
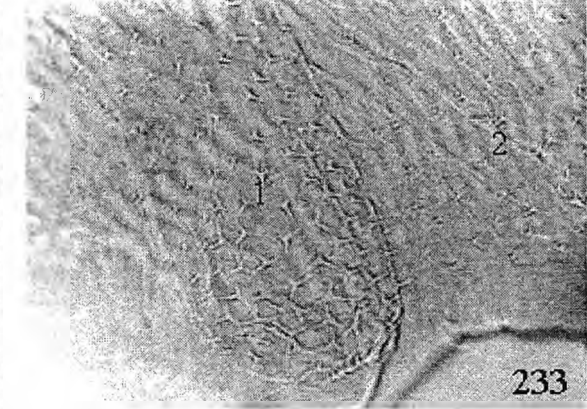
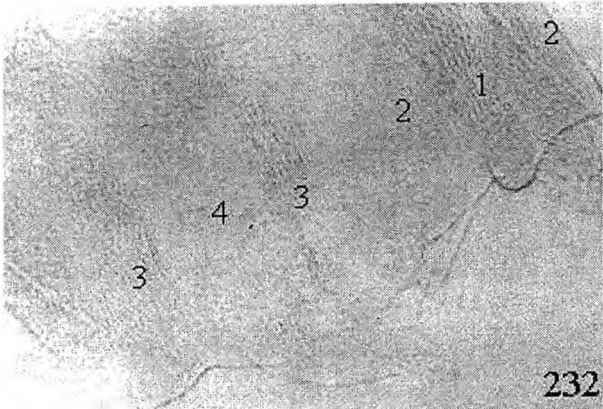
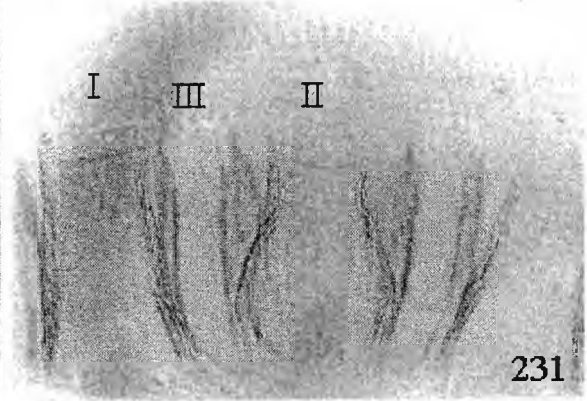
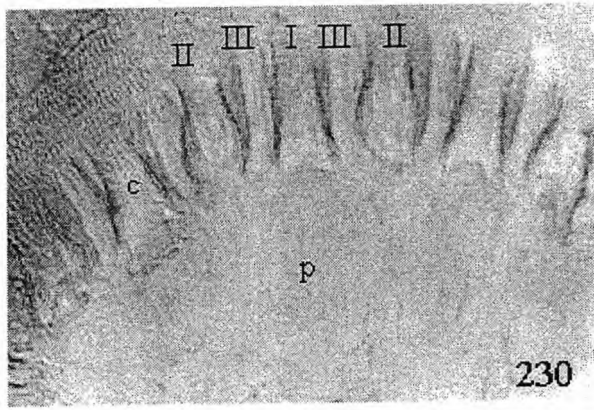
Figs. 206- 213: Ornamentaciones internas de los órganos de obreras de *M. struickii*. 206- 210: proventrículo, 211- 212: válvula entérica, 213: tercer segmento proctodeal. Barra = 100 μ m. en Figs. 206, 207 y 211; Barra = 25 μ m. en Figs. 208, 209, 210, 213; Barra = 10 μ m. en Fig. 212.



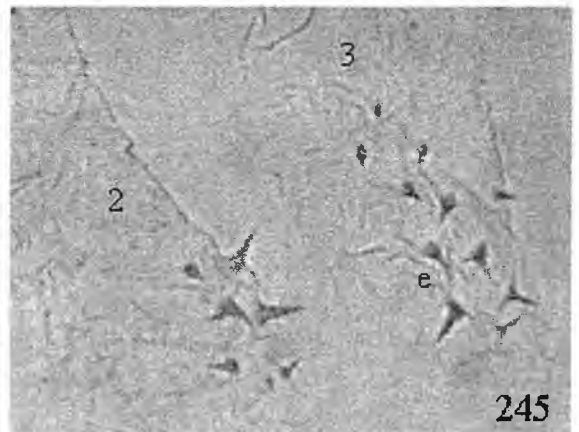
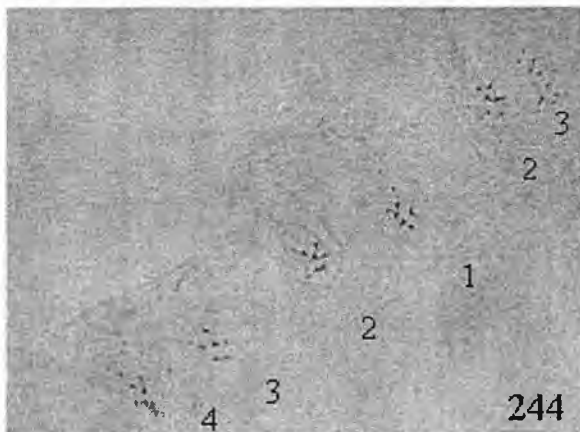
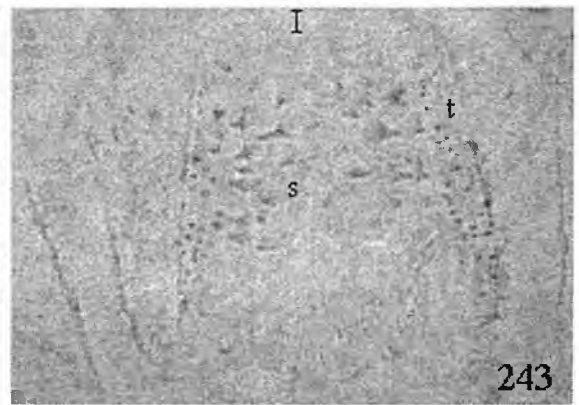
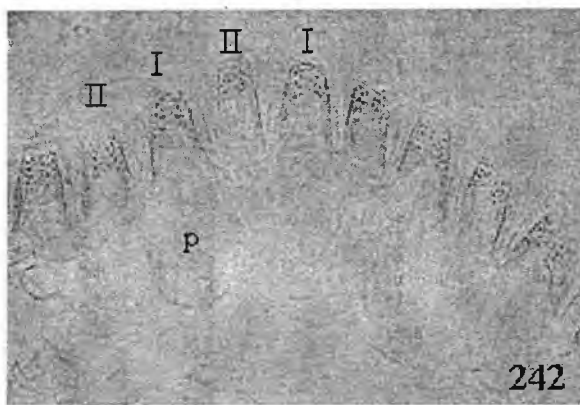
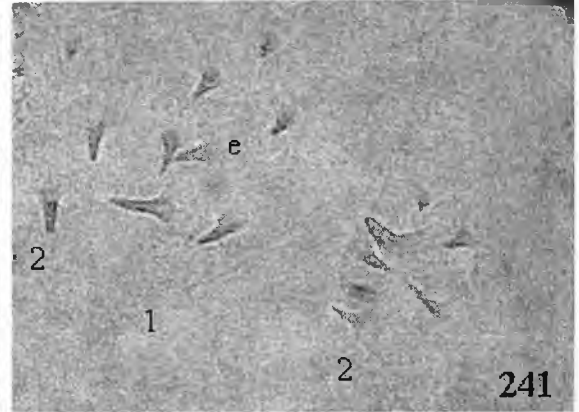
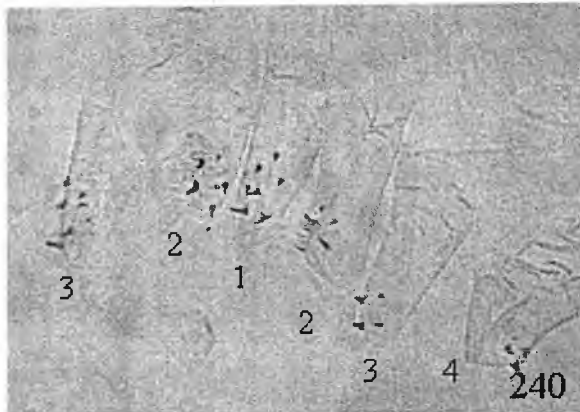
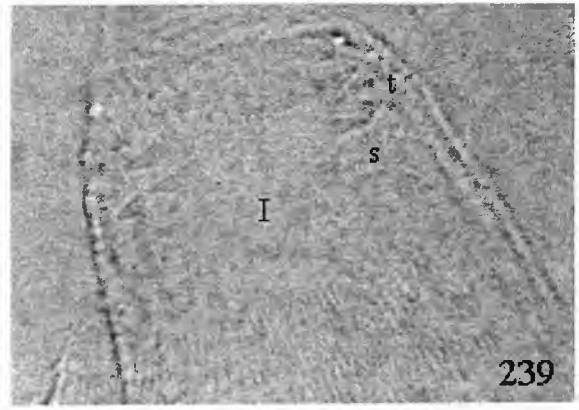
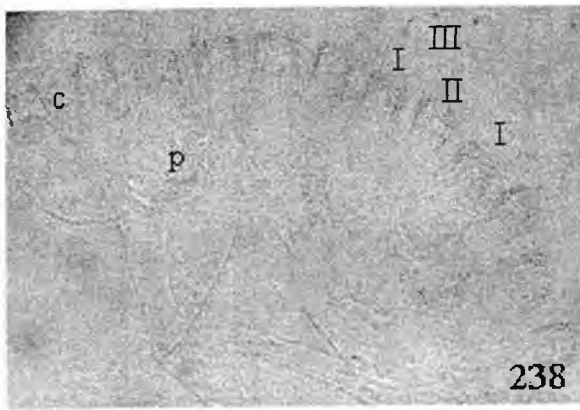
Figs. 214- 216: Ornamentaciones internas de los órganos de soldados de *M. strunckii*, 214- 215: proventrículo, 216: válvula entérica. Figs. 217- 221: Ornamentaciones internas de los órganos de reproductores de *M. strunckii*, 217: buche, 218- 220: proventrículo, 221: válvula entérica. Barra = 50 μ m. en Figs. 214, 215, 218 y 219. Barra = 10 μ m. en Figs. 216, 217, 220, 221.



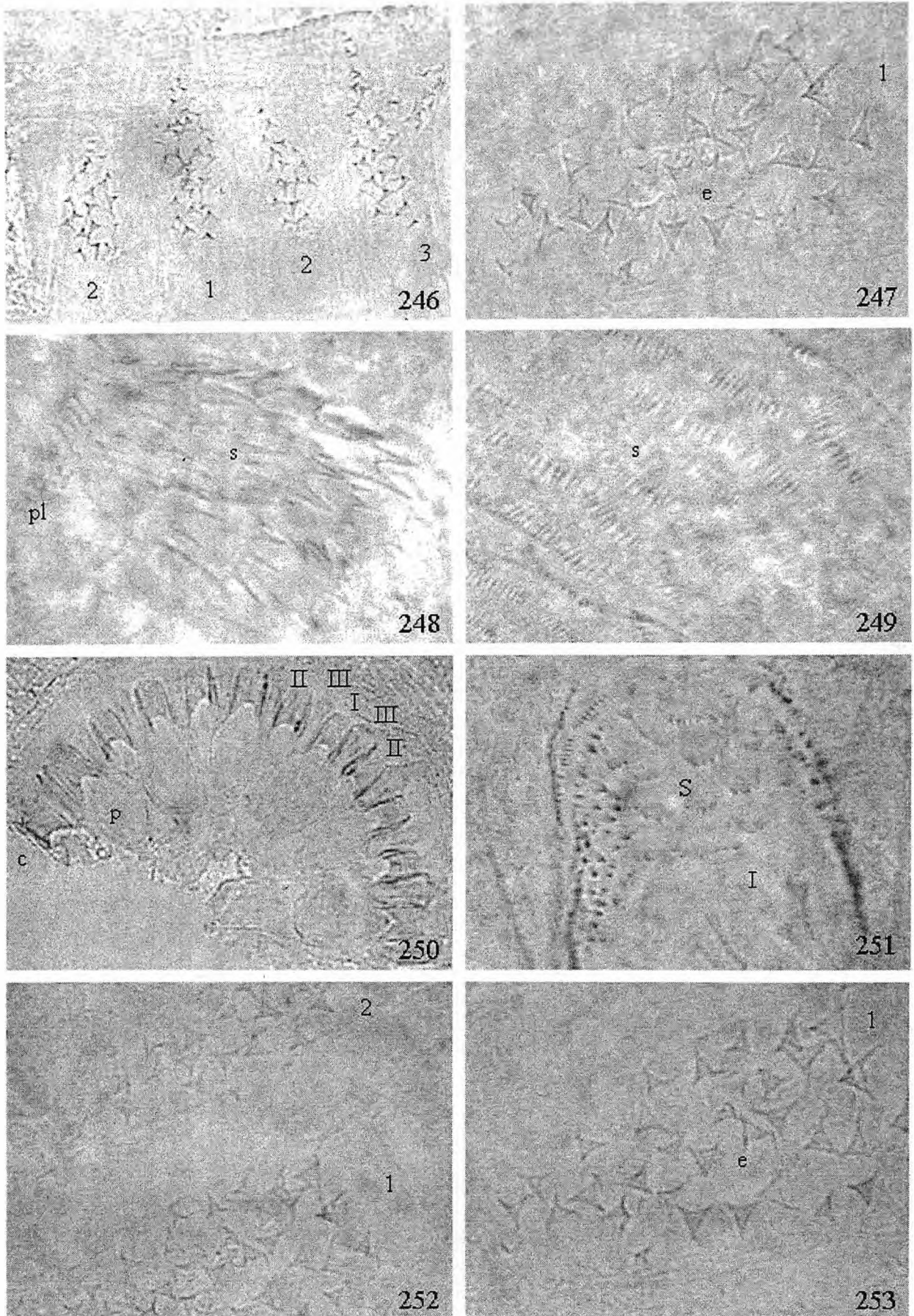
Figs. 222- 223: Ornamentaciones internas de los órganos de reproductores de *M. strumckii*, 222: tercer segmento proctodeal, 223: válvula rectal. Figs. 224- 229: Ornamentaciones internas de los órganos de obreras de *N. opacus*, 224- 225: proventrículo, 226- 227: válvula entérica, 228- 229: tercer segmento proctodeal. Barra = 25 μm ., excepto Fig. 223 donde Barra = 10 μm . y Fig. 228 donde Barra = 5 μm .



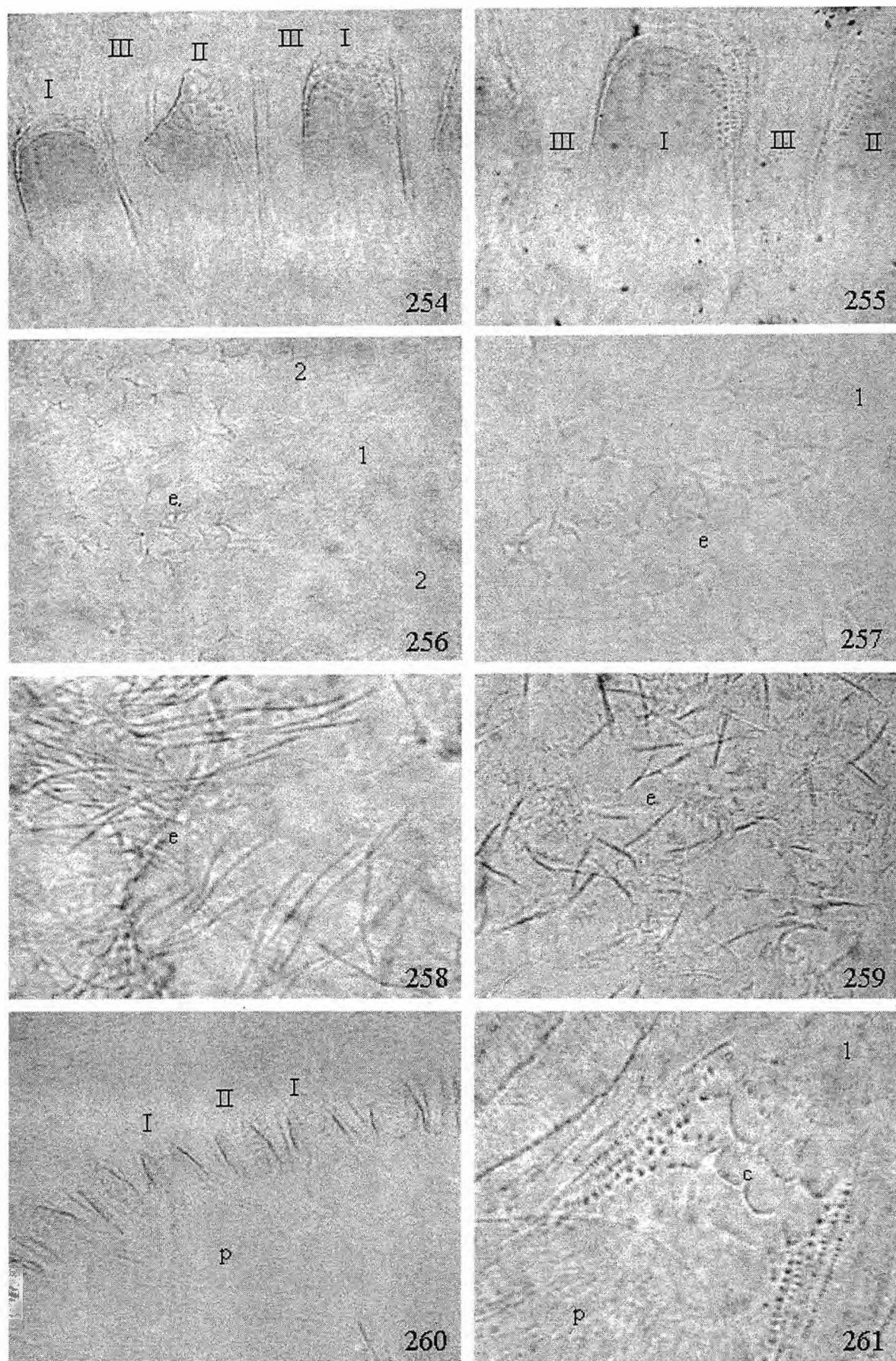
Figs. 230- 234: Ornamentaciones internas de los órganos de soldados de *N. opacus*, 230- 231: proventriculo, 232- 233: válvula entérica, 234: tercer segmento proctodeal. Figs. 235- 237: Ornamentaciones internas de los órganos de reproductores de *N. opacus*, 235: proventriculo, 236: válvula entérica, 237: tercer segmento proctodeal. Barra = 50 μm ., excepto en Fig. 235 donde Barra = 100 μm .



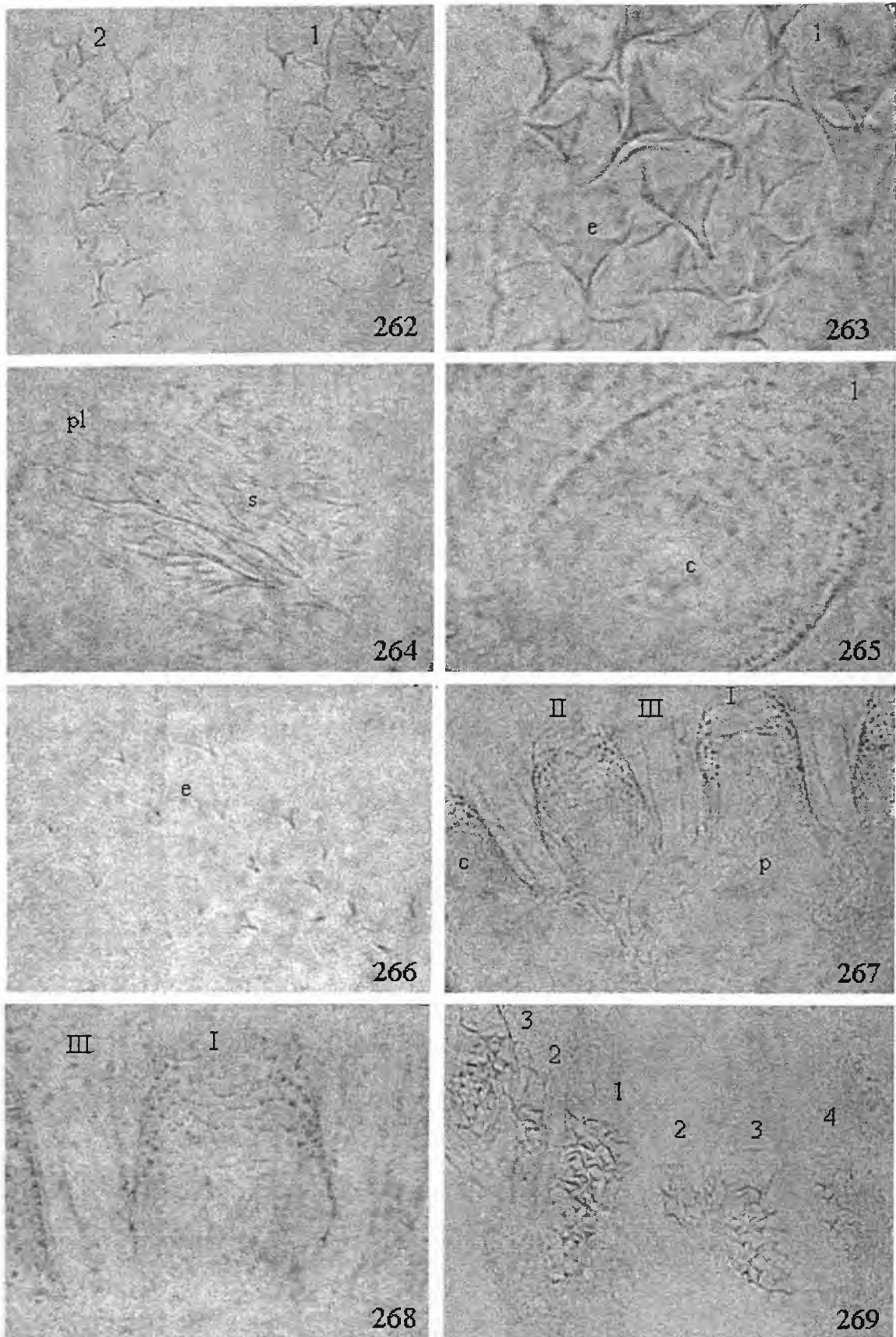
Figs. 238- 241: Ornamentaciones internas de los órganos de obreras de *S. brevicornatus*, 238- 239: proventriculo, 240- 241: válvula entérica. Figs. 242- 245: Ornamentaciones internas de los órganos de soldados de *S. brevicornatus*, 242- 243: proventriculo, 244- 245: válvula entérica. Barra = 50 μm . en Figs. 238, 240, 242 y 244. Barra = 10 μm . en Figs. 239, 241, 243 y 245.



Figs. 246- 248: Ornamentaciones internas de los órganos de obreras de *T. bolivianus*, 246- 247: válvula entérica, 248: válvula rectal. Figs. 249- 253: Ornamentaciones internas de los órganos de soldados de *T. bolivianus*, 249: buche, 250- 251: proventriculo, 252- 253: válvula entérica. Barra = 10 μm ., excepto en Figs. 246 y 250, donde Barra = 50 μm .



Figs. 254-259: Ornamentaciones internas de los órganos de reproductores de *T. bolivianus*, 254-255: proventriculo, 256-257: válvula entérica, 258: tercer segmento proctodeal, 259: cuarto segmento proctodeal. Figs. 260-261: Ornamentaciones internas del proventriculo de obreras de *T. nigritus*. Barra = 50 μm ., excepto en figs. 255, 257 y 261, donde Barra = 10 μm .



Figs. 262- 264: Ornamentaciones internas de los órganos de obreras de *T. nigrifus*, 262- 263: válvula entérica, 264: válvula rectal. Figs. 265- 266: Ornamentaciones internas de los órganos de soldados de *T. nigrifus*, 265: proventriculo, 266: válvula entérica. Figs. 267- 269: Ornamentaciones internas de los órganos de obreras de *T. saltans*, 267- 268: proventriculo, 269: válvula entérica. Barra = 10 μ m., excepto en Figs. 262, 267 y 269, donde Barra = 50 μ m.

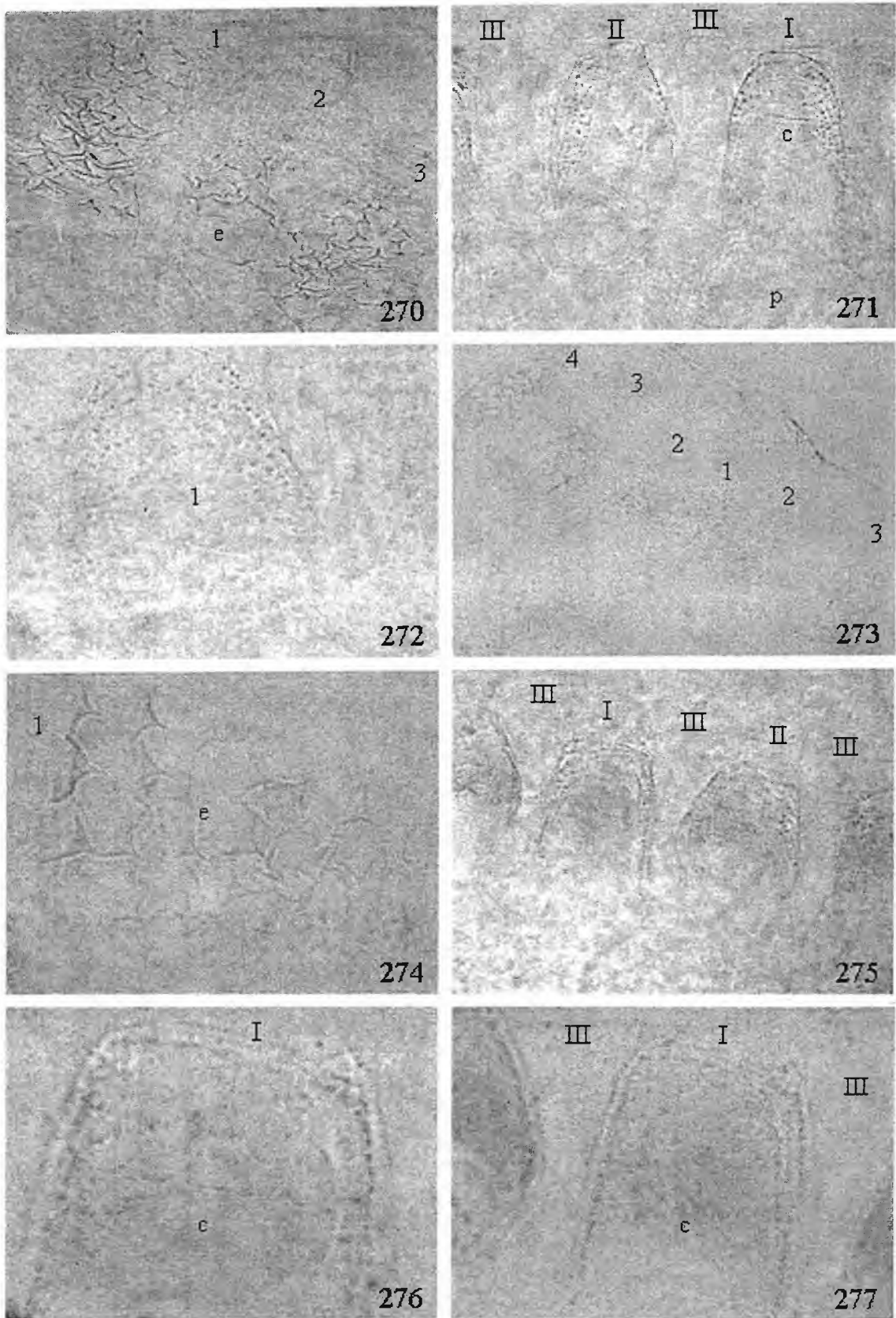
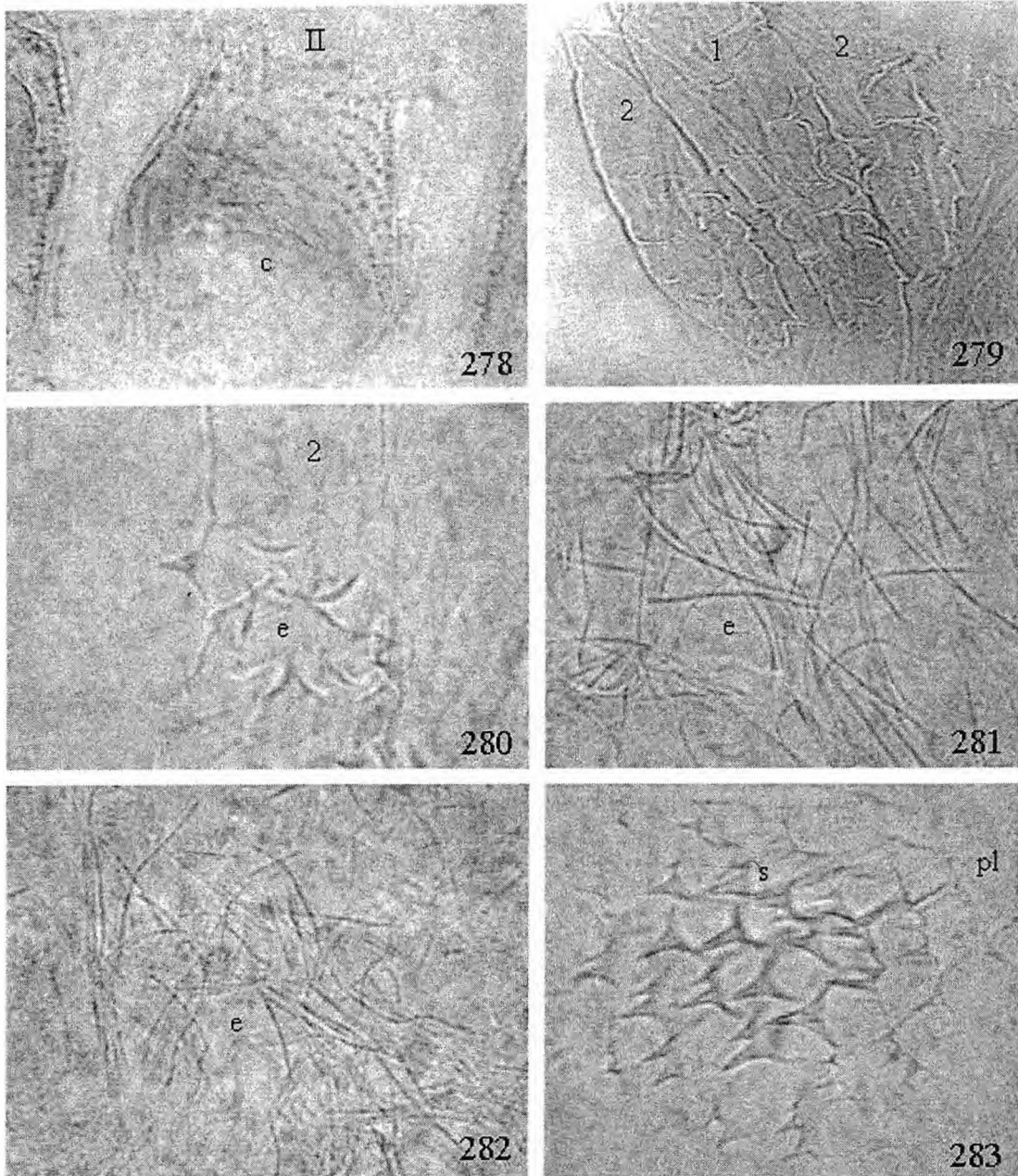


Fig. 270: Ornamentaciones internas de la válvula entérica de obreras de *T. saltans*. Figs. 271-274: Ornamentaciones internas de los órganos de soldados de *T. saltans*, 271- 272: proventriculo, 273- 274: válvula entérica. Figs. 275- 277: Ornamentaciones internas del proventriculo de reproductores de *T. saltans*. Barra = 50 μm . en Figs. 270, 271, 273 y 275. Barra = 10 μm . en Figs. 272, 274, 276 y 277.



Figs. 278- 283: Ornamentaciones internas de los órganos de reproductores de *T. salfans*, 278: proventrículo, 279- 280: válvula entérica, 281: tercer segmento proctodeal, 282: cuarto segmento proctodeal, 283: válvula rectal. Barra = 10 μm ., excepto Figs. 279 y 282 donde Barra = 50 μm .

Tabla 2: Medidas (mm) de las regiones y órganos del tubo digestivo de obreras y soldados de *A. amifer*. En la columna derecha se indican las diferencias significativas entre ambas castas (test t de diferencia de medias para dos muestras independientes). Referencias: LTC: longitud total del cuerpo, LA: longitud del abdomen, E: longitud del esófago, B: longitud del buche, P: longitud del proventrículo, ME: Longitud del mesenterón propiamente dicho, SM: longitud del segmento mixto, 1SP: longitud del primer segmento proctodeal, 1SP (a): ancho del primer segmento proctodeal, 3SP: longitud del tercer segmento proctodeal, 4SP: longitud del cuarto segmento proctodeal, R: longitud del recto, LE: longitud del estomodeo, LM: longitud del mesenterón (ME + SM), LP: longitud del proctodeo, LTTD: longitud total del tubo digestivo, %E: porcentaje de LTTD constituido por el estomodeo, %M: porcentaje de LTTD constituido por el mesenterón, %P: porcentaje de LTTD constituido por el proctodeo.

	Obreras			Soldados			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
LTC	4,6	(4,4- 4,8)	0,16	4,8	(4,3- 5,8)	0,48	
LA	2,9	(2,7- 2,9)	0,07	2,1	(1,7 2,7)	0,35	os
E	0,9	(0,7- 1,2)	0,18	0,9	(0,6- 1,2)	0,17	
B	0,3	(0,2- 0,4)	0,06	0,2	(0,1- 0,2)	0,05	os
P	0,3	(0,2- 0,3)	0,02	0,3	(0,2- 0,3)	0,03	
ME	1,3	(1,1- 1,4)	0,09	1,0	(0,8- 1,2)	0,12	os
SM	1,3	(1,2- 1,5)	0,08	1,3	(1,1 1,6)	0,17	
1SP	1,7	(1,5- 1,9)	0,13	1,5	(1,2- 1,9)	0,17	os
1SP (a)	0,3	(0,2- 0,4)	0,04	0,3	(0,3 0,4)	0,03	
3SP	2,4	(2,2- 2,7)	0,14	2,2	(1,9- 2,4)	0,14	os
4SP	3,6	(3,1- 4,1)	0,32	3,2	(2,9- 3,4)	0,16	os
R	0,8	(0,5- 1,0)	0,16	0,7	(0,4- 0,9)	0,15	os
LE	1,4	(1,2- 1,8)	0,20	1,3	(1,1- 1,6)	0,16	
LM	2,6	(2,4- 2,8)	0,11	2,4	(1,9- 2,7)	0,20	os
LP	8,6	(8,3- 9,2)	0,32	7,5	(6,9- 8,1)	0,37	os
LTTD	12,7	(12,0- 13,2)	0,38	11,2	(10,4- 11,8)	0,50	os
% E	11,2	(9,8- 13,7)	1,49	11,6	(10,1-13,6)	1,20	
% M	20,7	(19,9- 22,2)	0,79	21,2	(19,0- 23,2)	1,39	
% P	68,1	(65,7- 69,7)	1,49	67,1	(63,7- 70,3)	2,03	

Tabla 3: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas del proventrículo de obreras y soldados de *A. amifer*. En la columna derecha se indican las diferencias significativas entre ambas castas (test t de diferencia de medias para dos muestras independientes). Referencias: PI c: longitud de las columnas de los pliegues I, PI p: longitud de los pulvilos de los pliegues I, PI LT: longitud total de los pliegues I, PI A: ancho de las columnas de los pliegues I, PII c: longitud de las columnas de los pliegues II, PII p: longitud de los pulvilos de los pliegues II, PII LT: longitud total de los pliegues II, PII A: ancho de las columnas de los pliegues II, PIII LT: longitud total de los pliegues III, PIII A: ancho de las columnas de los pliegues III.

	Obreras			Soldados			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
PI c	69,2	(62,5- 75,0)	3,78	68,0	(65,0- 75,0)	3,29	
PI p	106,4	(98,0- 115,0)	6,43	82,7	(67,5- 90,0)	6,40	os
PI LT	143,5	(125,0- 157,5)	11,25	146,5	(132,5- 155,0)	6,51	
PI A	33,5	(32,0- 35,0)	1,01	30,9	(28,0- 35,0)	2,33	os
PII c	73,8	(70,0- 77,5)	2,08	69,15	(66,5- 73,0)	1,94	os
PII p	45,8	(42,5- 50,0)	2,31	47,60	(43,0- 52,0)	2,91	
PII LT	97,4	(95,0- 100,0)	1,42	96,25	(93,0- 98,5)	1,93	
PII A	34,5	(32,5- 37,5)	1,53	29,0	(26,0- 30,0)	1,47	os
PIII LT	77,5	(70,0- 85,0)	4,25	67,5	(64,0- 72,0)	2,36	os
PIII A	29,2	(27,5- 31,0)	1,38	27,20	(24,0- 30,0)	1,97	os

Tabla 4: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas de la válvula entérica de obreras y soldados de *A. amifer*. En la columna derecha se indican las diferencias significativas entre ambas castas (test t de diferencia de medias para dos muestras independientes). Referencias: P1 y 3 L: longitud de los pliegues 1 y 3, P1 y 3 A: ancho de los pliegues 1 y 3, P1 y 3 NE: número de espinas de los pliegues 1 y 3, P1 y 3 EL: longitud de las espinas de los pliegues 1 y 3, P1 y 3 EA: ancho de las espinas de los pliegues 1 y 3, P2 y 4 L: longitud de los pliegues 2 y 4, P2 y 4 A: ancho de los pliegues 2 y 4, P2 y 4 NE: número de espinas de los pliegues 2 y 4, P2 y 4 EL: longitud de las espinas de los pliegues 2 y 4, P2 y 4 EA: ancho de las espinas de los pliegues 2 y 4.

	Obreras			Soldados			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
P1 y 3 L	198,0	(170,0- 220,0)	19,24	134,0	(110,0- 160,0)	20,74	os
P1 y 3 A	40,0	(30,0- 50,0)	7,07	35,0	(30,0- 40,0)	5,00	
P1 y 3 NE	26	(21- 32)	4,27	23	(19- 29)	3,64	
P1 y 3 EL	5,8	(5,0- 7,5)	1,12	2,4	(1,3- 3,8)	0,95	os
P1 y 3 EA	3,8	(2,5- 5,0)	0,88	2,3	(1,3- 3,8)	1,05	os
P2 y 4 L	112,0	(90,0- 160,0)	27,75	106,0	(100,0- 120,0)	8,94	
P2 y 4 A	34,8	(24,0- 40,0)	7,43	36,0	(30,0- 40,0)	5,48	
P2 y 4 NE	22	(18- 24)	2,30	21	(19- 24)	1,92	
P2 y 4 EL	4,0	(2,5- 5,0)	1,05	2,3	(1,3- 3,8)	1,05	os
P2 y 4 EA	3,8	(2,5- 5,0)	0,88	2,0	(1,3- 2,5)	0,68	os

Tabla 5: Medidas (mm) de las regiones y órganos del tubo digestivo de obreras, soldados y reproductores de *D. inusitatus*. Referencias como en Tabla 2.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
LTC	3,8	(3,3- 4,6)	0,63	5,9	(5,7- 6,1)	0,15	5,2	(5,1- 5,3)	0,10	*
LA	2,1	(1,8- 2,7)	0,35	2,4	(2,4- 2,6)	0,09	3,0	(2,8- 3,1)	0,09	*
E	0,8	(0,8- 0,9)	0,06	1,1	(0,9- 1,2)	0,11	1,7	(1,6- 1,8)	0,09	*
B	0,5	(0,4- 0,6)	0,08	0,3	(0,2- 0,4)	0,08	0,5	(0,4- 0,5)	0,05	os, sa
P	0,2	(0,2- 0,3)	0,04	0,2	(0,2- 0,2)	0,02	0,2	(0,2- 0,3)	0,03	
ME	1,3	(1,2- 1,5)	0,13	1,4	(1,2- 1,6)	0,13	1,5	(1,4- 1,6)	0,08	
SM	0,7	(0,6- 0,7)	0,02	0,7	(0,6- 0,7)	0,03	0,4	(0,4- 0,5)	0,03	oa, sa
1SP	1,3	(1,1- 1,5)	0,19	1,1	(0,9- 1,4)	0,23	1,0	(1,0- 1,1)	0,03	oa
1SP (a)	0,2	(0,1- 0,2)	0,05	0,1	(0,1- 0,1)	0,01	0,1	(0,1- 0,2)	0,03	os, sa
3SP	1,4	(1,2- 1,6)	0,16	1,3	(1,0- 1,5)	0,21	1,1	(1,1- 1,1)	0,04	oa
4SP	2,1	(2,0- 2,3)	0,13	2,1	(2,0- 2,3)	0,10	2,3	(2,2- 2,3)	0,03	oa, sa
R	0,8	(0,7- 0,8)	0,06	0,9	(0,6- 1,2)	0,21	0,7	(0,7- 0,8)	0,05	
LE	1,6	(1,4- 1,8)	0,16	1,7	(1,4- 1,8)	0,15	2,4	(2,3- 2,6)	0,10	oa, sa
LM	2,0	(1,8- 2,2)	0,15	2,1	(1,9- 2,2)	0,13	1,9	(1,8- 2,1)	0,10	sa
LP	5,8	(5,2- 6,3)	0,42	5,6	(5,3- 5,9)	0,23	5,3	(5,3- 5,4)	0,06	sa
LTTD	9,4	(9,0- 10,0)	0,43	9,5	(9,2- 9,8)	0,28	9,7	(9,6- 9,8)	0,11	
% E	17,2	(15,2- 20,3)	2,09	17,7	(15,4- 19,0)	1,55	25,1	(23,8- 26,6)	1,03	oa, sa
% M	21,5	(20,0- 23,0)	1,29	22,6	(20,7- 23,6)	1,15	19,8	(18,6- 21,0)	0,95	oa, sa
% P	61,2	(57,2- 63,0)	2,33	59,7	(57,5- 61,5)	1,82	55,0	(54,4- 56,0)	0,62	oa, sa

Tabla 6: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas del proventrículo de obreras, soldados y reproductores de *D. inusitatus*. En la columna derecha se indican las diferencias significativas entre ambas castas (test t de diferencia de medias para dos muestras independientes). Referencias: PI 1 y 3c: longitud de las columnas de los pliegues I en las posiciones 1 y 3, PI 1 y 3p: longitud de los pulvilos de los pliegues I en las posiciones 1 y 3, PI 1 y 3LT: longitud total de los pliegues I en posiciones 1 y 3, PI 1 y 3A: ancho de las columnas de los pliegues I en posiciones 1 y 3, PI 2 y 4c: longitud de las columnas de los pliegues I en las posiciones 2 y 4, PI 2 y 4p: longitud de los pulvilos de los pliegues I en las posiciones 2 y 4, PI 2 y 4LT: longitud total de los pliegues I en posiciones 2 y 4, PI 2 y 4A: ancho de las columnas de los pliegues I en posiciones 2 y 4, PII c: longitud de las columnas de los pliegues II, PII p: longitud de los pulvilos de los pliegues II, PII LT: longitud total de los pliegues II, PII A: ancho de las columnas de los pliegues II, PIII LT: longitud total de los pliegues III, PIII A: ancho de las columnas de los pliegues III.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
PI 1 y 3c							48,8	(45,0- 52,5)	2,62	
PI 1 y 3p	121,2	(107,5- 132,5)	10,92	120,4	(112,5- 132,5)	9,28	135,4	(115,0- 157,5)	17,64	
PI 1 y 3LT							156,3	(150,0- 160,0)	4,11	
PI 1 y 3A	86,2	(82,5- 90,0)	2,62	76,3	(67,5- 87,5)	8,91	86,7	(82,5- 90,0)	2,58	os, sr
PI 2 y 4c							42,5	(40,0- 45,0)	2,24	
PI 2 y 4p	100,4	(90,0- 110,0)	7,97	100,4	(90,0- 107,5)	6,97	122,9	(100,0- 137,5)	13, 55	or, sr
PI 2 y 4LT							126,3	(122,5- 132,5)	3,45	
PI 2 y 4 A	66,2	(45,0- 77,5)	12,91	62,1	(50,0- 72,5)	9,14	80,8	(75,0- 87,5)	5,16	or, sr
PII c							39,7	(38,0- 42,0)	1,51	
PII p	45,5	(40,0- 55,0)	5,20	42,3	(38,0- 48,0)	3,88	63,3	(56,0- 68,0)	4,68	or, sr
PII LT							69,7	(68,0- 72,0)	1,51	
PII A	27,0	(24,0- 32,0)	3,03	25,0	(22,0- 30,0)	3,03	32,3	(28,0- 36,0)	3,20	or, sr
PIII LT	25,8	(15,0- 30,0)	5,62	23,8	(22,5- 25,0)	1,37	40,8	(35,0- 47,5)	4,65	or, sr
PIII A	15,4	(12,5- 17,5)	2,45	11,3	(10,0- 12,5)	1,37	23,8	(20,0- 27,5)	2,62	*

Tabla 7: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas de la válvula entérica de obreras, soldados y reproductores de *D. inusitatus*. En la columna derecha se indican las diferencias significativas entre ambas castas (test t de diferencia de medias para dos muestras independientes). Referencias: P1L: longitud de los pliegues 1, P1A: ancho de los pliegues 1, P1NE: número de espinas de los pliegues 1, P1EL: longitud de las espinas de los pliegues 1, P1EA: ancho de las espinas de los pliegues 1, P2L: longitud de los pliegues 2, P2A: ancho de los pliegues 2, P2NE: número de espinas de los pliegues 2, P2EL: longitud de las espinas de los pliegues 2, P2EA: ancho de las espinas de los pliegues 2, P3L: longitud de los pliegues 3, P3A: ancho de los pliegues 3, P3NE: número de espinas de los pliegues 3, P3EL: longitud de las espinas de los pliegues 3, P3EA: ancho de las espinas de los pliegues 3, P4L: longitud de los pliegues 4, P4A: ancho de los pliegues 4, P4NE: número de espinas de los pliegues 4, P4EL: longitud de las espinas de los pliegues 4, P4EA: ancho de las espinas de los pliegues 4.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
P1L	137,5	(125,0- 150,0)	9,01	62,5	(55,0- 67,5)	4,68	72,5	(70,0- 75,0)	3,54	*
P1A	23,0	(21,0- 27,0)	2,35	18,0	(16,0- 20,0)	1,58	17,5	(16,0- 19,0)	2,12	os, or
P1NE	18	(16- 20)	1,58	12	(10- 14)	1,58	13	(12- 15)	2,12	os, or
P1EL	6,5	(5,0- 7,5)	1,37	3,3	(2,5- 3,8)	0,68	6,0	(5,0- 7,0)	1,41	os, sr
P1EA	5,5	(5,0- 7,5)	1,12	3,3	(2,5- 3,8)	0,68	6,0	(5,0- 7,0)	1,41	os, sr
P2L	93,0	(80,0- 107,5)	10,37	61,5	(50,0- 70,0)	7,42	78,8	(75,0- 82,5)	5,30	os, sr
P2A	75,5	(60,0- 97,5)	14,08	61,5	(60,0- 62,5)	1,37	70,0	(67,5- 72,5)	3,54	sr
P2NE	20	(15- 25)	3,81	17	(15- 19)	1,48	17	(16- 18)	1,41	
P2EL	6,5	(5,0- 8,8)	1,63	3,8	(2,5- 5,0)	1,25	6,0	(5,0- 7,0)	1,41	os
P2EA	6,5	(5,0- 10,0)	2,24	3,5	(2,5- 3,8)	0,56	6,0	(5,0- 7,0)	1,41	os, sr
P3L	49,5	(42,5- 55,0)	4,81	39,0	(32,5- 42,5)	4,18	42,5	(40,0- 45,0)	3,54	os
P3A	37,0	(27,5- 47,5)	7,98	23,0	(15,0- 27,5)	4,81	26,3	(25,0- 27,5)	1,77	os
P3NE	4	(4- 5)	0,55	5	(4- 6)	0,89	4	(4- 5)	0,71	
P3EL	6,0	(5,0- 7,5)	1,37	2,0	(1,3- 2,5)	0,68	4,4	(3,8- 5,0)	0,88	os, sr
P3EA	5,5	(5,0- 7,5)	1,12	1,8	(1,3- 2,5)	0,68	6,0	(5,0- 7,0)	1,41	os, sr
P4L	75,0	(72,5- 77,5)	1,77	52,0	(47,5- 57,5)	3,71	62,5	(60,0- 65,0)	3,54	*
P4A	72,5	(62,5- 87,5)	9,52	53,5	(47,5- 60,0)	5,18	60,0	(57,5- 62,5)	3,54	os
P4NE	10	(9- 11)	0,84	8	(6- 10)	1,52	8	(8- 9)	0,71	os
P4EL	5,0	(3,8- 7,5)	1,53	3,0	(2,5- 3,8)	0,68	4,4	(3,8- 5,0)	0,88	os
P4EA	4,8	(3,8- 5,0)	0,56	2,8	(2,5- 3,8)	0,56	4,4	(3,8- 5,0)	0,88	os, sr

Tabla 8: Medidas (mm) de las regiones y órganos del tubo digestivo de obreras, soldados y reproductores de *M. strunckii*. Referencias como en Tabla 2.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
LTC	4,6	(4,1- 4,7)	0,26	5,8	(5,6- 6,2)	0,27	6,0	(4,9- 7,3)	0,87	os, oa
LA	2,8	(2,3- 3,1)	0,34	2,5	(2,4- 2,7)	0,13	3,4	(2,8- 4,1)	0,50	sa
E	0,9	(0,7- 1,2)	0,17	0,9	(0,8- 1,2)	0,15	2,5	(2,3- 2,6)	0,12	oa, sa
B	0,2	(0,1- 0,3)	0,08	0,1	(0,1- 0,2)	0,05	0,1	(0,1- 0,1)	0,02	oa, sa
P	0,3	(0,3- 0,4)	0,02	0,3	(0,2- 0,3)	0,02	0,3	(0,2- 0,3)	0,03	oa
ME	1,1	(1,0- 1,2)	0,09	1,0	(1,0- 1,2)	0,06	1,1	(1,0- 1,2)	0,08	
SM	0,7	(0,7- 0,8)	0,04	0,7	(0,6- 0,7)	0,05	0,6	(0,6- 0,7)	0,04	oa
1SP	1,5	(1,4- 1,5)	0,05	1,5	(1,4- 1,6)	0,08	1,5	(1,4- 1,6)	0,09	
1SP (a)	0,2	(0,2- 0,3)	0,03	0,3	(0,2- 0,3)	0,03	0,1	(0,1- 0,1)	0,01	oa, sa
3SP	1,4	(1,3- 1,6)	0,11	1,2	(1,0- 1,4)	0,13	1,0	(0,9- 1,0)	0,05	*
4SP	1,6	(1,4- 1,7)	0,08	1,5	(1,2- 1,9)	0,24	1,3	(1,1- 1,4)	0,12	oa, sa
R	0,8	(0,7- 0,9)	0,07	0,9	(0,7- 1,1)	0,16	0,7	(0,7- 0,7)	0,05	oa, sa
LE	1,5	(1,2- 1,7)	0,22	1,3	(1,2- 1,5)	0,14	2,8	(2,6- 2,9)	0,12	oa, sa
LM	1,8	(1,7- 1,9)	0,10	1,7	(1,6- 1,9)	0,11	1,8	(1,6- 1,9)	0,10	
LP	5,3	(5,0- 5,5)	0,18	5,1	(4,7- 5,9)	0,49	4,4	(4,2- 4,8)	0,22	oa, sa
LTTD	8,6	(8,3- 8,8)	0,22	8,1	(7,5- 9,2)	0,61	9,0	(8,8- 9,3)	0,19	oa, sa
% E	17,1	(14,0- 19,5)	2,21	16,5	(14,9- 19,4)	1,85	31,2	(29,4- 32,6)	1,40	oa, sa
% M	21,6	(20,2- 23,0)	1,25	21,0	(20,2- 22,3)	0,80	19,7	(18,0- 21,5)	1,30	oa
% P	61,31	(58,10- 63,61)	2,53	62,5	(60,4- 64,5)	1,62	49,1	(46,7- 51,6)	1,70	oa, sa

Tabla 9: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas del proventrículo de obreras, soldados y reproductores de *M. strunckii*. Referencias como en Tabla 3.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
PI c	153,0	(150,0- 160,0)	4,83	123,0	(110,0- 140,0)	8,23	117,5	(110,0- 130,0)	6,34	os, or
PI p	182,0	(160,0- 250,0)	26,16	144,0	(120,0- 160,0)	14,30	174	(160,0- 210,0)	16,46	os, sr
PI LT	299,0	(280,0- 330,0)	15,24	250,0	(220,0- 280,0)	17,00	278	(250,0- 320,0)	24,85	*
PI A	46,0	(40,0- 50,0)	3,94	44,0	(40,0- 50,0)	5,16	43,5	(40,0- 50,0)	3,37	
PII c	150,0	(140,0- 160,0)	6,67	119,0	(110,0- 130,0)	5,68	115	(100,0- 130,0)	8,49	os, or
PII p	38,5	(25,0- 50,0)	9,44	43,5	(30,0- 55,0)	7,47	62	(50,0- 80,0)	11,59	or, sr
PII LT	172,0	(170,0- 180,0)	4,22	145,0	(130,0- 170,0)	12,69	154	(130,0- 180,0)	14,29	os, or
PII A	47,5	(45,0- 50,0)	2,64	45,5	(40,0- 50,0)	4,97	43,5	(40,0- 50,0)	4,114	or
PIII LT	156,0	(150,0- 160,0)	4,59	117,0	(100,0- 130,0)	8,23	121	(100,0- 130,0)	9,94	os, or
PIII A	43,0	(40,0- 50,0)	3,50	26,0	(20,0- 35,0)	5,68	32	(20,0- 40,0)	5,86	*

Tabla 10: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas de la válvula entérica de obreras, soldados y reproductores de *M. strunckii*. Referencias como en Tabla 4.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
P1 y 3 L	188,5	(175,0- 210,0)	13,06	100,5	(87,5- 112,5)	9,25	140,0	(112,5- 175,0)	24,75	*
P1 y 3 A	39,0	(30,0- 45,0)	5,76	38,0	(35,0- 42,5)	3,26	47,0	(37,5- 57,5)	7,58	sa
P1 y 3 NE	35	(28- 43)	5,61	23	(15- 33)	6,79	28	(25- 32)	2,88	os, oa
P1 y 3 EL	1,8	(1,3- 2,5)	0,68	2,0	(1,3- 2,5)	0,68	1,4	(0,8- 2,5)	0,68	
P1 y 3 EA	1,2	(1,0- 1,3)	0,11	1,2	(1,0- 1,3)	0,14	1,8	(1,3- 2,5)	0,68	
P2 y 4 L	115,5	(92,5- 145,0)	21,17	80,0	(75,0- 87,5)	5,30	116,0	(107,5- 125,0)	6,75	os, sa
P2 y 4 A	36,0	(25,0- 42,5)	6,75	28,5	(25,0- 32,5)	2,85	33,5	(27,5- 37,5)	4,54	
P2 y 4 NE	15	(12- 18)	2,24	16	(11- 20)	3,39	17	(12- 21)	3,70	
P2 y 4 EL	1,8	(1,3- 2,5)	0,68	1,0	(0,8- 1,3)	0,25	0,9	(0,8- 1,0)	0,14	oa
P2 y 4 EA	1,2	(1,0- 1,3)	0,14	0,9	(0,5- 1,3)	0,29	0,8	(0,8- 1,0)	0,11	oa

Tabla 11: Medidas (mm) de las regiones y órganos del tubo digestivo de obreras, soldados y reproductores de *N. opacus*. Referencias como en Tabla 2.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
LTC	6,0	(5,5- 6,5)	0,24	12,6	(10,3- 14,8)	1,09	10,1	(8,7- 11,6)	1,23	*
LA	3,6	(3,0- 4,0)	0,29	3,9	(3,3- 5,0)	0,46	5,6	(4,5- 6,5)	0,74	*
E	1,4	(1,0- 1,6)	0,14	2,0	(1,4- 2,7)	0,32	4,3	(3,3- 5,6)	0,67	*
B	0,5	(0,3- 0,7)	0,11	1,6	(0,4- 2,5)	0,72	0,4	(0,2- 0,6)	0,14	*
P	0,4	(0,3- 0,5)	0,03	0,4	(0,3- 0,5)	0,04	0,4	(0,4- 0,5)	0,02	os, oa
ME	1,9	(1,6- 2,1)	0,11	2,2	(1,8- 2,4)	0,13	2,2	(1,9- 2,6)	0,21	os, oa
SM	0,8	(0,7- 1,0)	0,09	0,9	(0,8- 1,0)	0,06	0,9	(0,7- 1,0)	0,06	*
ISP	2,4	(2,1- 2,7)	0,16	2,9	(2,7- 3,1)	0,12	2,4	(2,2- 2,6)	0,12	os, sa
ISP (a)	0,9	(0,6- 1,3)	0,17	0,8	(0,7- 0,9)	0,08	0,2	(0,2- 0,3)	0,03	*
3SP	2,6	(2,2- 2,9)	0,21	2,5	(2,1- 2,9)	0,23	1,7	(1,4- 1,9)	0,11	oa, sa
4SP	3,8	(3,2- 4,7)	0,43	4,4	(3,7- 5,2)	0,41	3,6	(3,4- 3,8)	0,13	*
R	0,9	(0,7- 1,1)	0,10	1,0	(0,8- 1,2)	0,12	0,8	(0,5- 1,0)	0,09	*
LE	2,3	(1,9- 2,6)	0,16	4,0	(2,5- 5,4)	0,87	5,1	(4,0- 6,6)	0,79	*
LM	2,7	(2,4- 2,9)	0,15	3,1	(2,7- 3,4)	0,16	3,1	(2,7- 3,5)	0,24	os, oa
LP	9,8	(8,5- 11,1)	0,70	10,8	(9,7- 11,9)	0,55	8,5	(8,0- 8,9)	0,20	*
LTTD	14,7	(13,1- 16,2)	0,83	17,9	(15,3- 20,2)	1,22	16,7	(15,2- 18,8)	1,13	*
% E	15,4	(13,0- 17,5)	1,08	22,0	(15,4- 27,7)	3,63	30,5	(25,9- 35,3)	2,68	*
% M	18,3	(15,9- 20,5)	0,93	17,3	(14,8- 20,5)	1,37	18,4	(17,2- 20,8)	0,65	os, sa
% P	66,4	(62,3- 70,2)	1,62	60,6	(55,0- 66,9)	2,88	51,2	(46,3- 55,0)	2,69	*

Tabla 12: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas del proventrículo de obreras, soldados y reproductores de *N. opacus*. Referencias como en Tabla 3.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
PI c	137,1	(127,5- 150,0)	6,40	122,3	(115,0- 135,0)	5,04	122,4	(115,0- 130,0)	3,86	os, oa
PI p	200,5	(150,0- 257,5)	27,69	182,1	(162,5- 205,0)	11,89	209,9	(167,5- 250,0)	22,00	os, sa
PI LT	279,5	(230,0- 347,5)	29,29	264,9	(237,5- 307,5)	18,77	292,1	(232,5- 337,5)	31,77	os, sa
PI A	49,8	(47,5- 52,5)	1,78	50,2	(47,5- 52,5)	1,96	53,5	(50,0- 57,5)	2,67	oa, sa
PII c	133,6	(125,0- 142,5)	5,20	135,4	(125,0- 147,5)	6,83	121,3	(115,0- 125,0)	3,33	oa, sa
PII p	80,7	(67,5- 95,0)	8,07	85,2	(55,0- 120,0)	17,48	81,7	(57,5- 100,0)	10,67	
PII LT	182,3	(152,5- 202,5)	12,74	158,6	(130,0- 195,0)	18,19	171,6	(157,5- 187,5)	7,86	*
PII A	52,5	(50,0- 55,0)	1,97	50,3	(47,5- 52,5)	1,90	52,6	(50,0- 55,0)	2,13	os, sa
PIII LT	151,6	(142,5- 160,0)	4,98	135,8	(125,0- 147,5)	6,47	137,9	(122,5- 150,0)	6,63	os, oa
PIII A	45,7	(40,0- 52,5)	3,65	44,0	(40,0- 47,5)	2,59	42,5	(37,5- 47,5)	3,35	os, oa

Tabla 13: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas de la válvula entérica de obreras, soldados y reproductores de *N. opacus*. Referencias como en Tabla 4.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	Ds	
P1 y 3 L	408,3	(350,0- 470,0)	33,54	532,3	(450,0- 600,0)	37,11	328,0	(300,0- 360,0)	18,83	*
P1 y 3 A	71,0	(60,0- 80,0)	8,03	91,7	(70,0- 120,0)	14,64	79,3	(70,0- 90,0)	7,40	*
P1 y 3 NE	162	(133- 200)	20,78	215	(186- 240)	24,19	141	(122- 153)	13,42	os, sa
P1 y 3 EL	9,7	(5,0- 13,8)	2,51	7,9	(5,0- 10,0)	1,87	6,9	(6,3- 7,5)	0,63	*
P1 y 3 EA	7,5	(3,8- 12,5)	2,33	7,1	(3,8- 10,0)	1,81	5,5	(5,0- 6,3)	0,63	oa, sa
P2 y 4 L	238,7	(210,0- 260,0)	17,17	407,3	(350,0- 450,0)	26,12	303,3	(270,0- 330,0)	17,68	*
P2 y 4 A	109,3	(80,0- 130,0)	14,84	193,0	(170,0- 220,0)	14,89	85,7	(60,0- 120,0)	17,16	*
P2 y 4 NE	127	(98- 164)	28,21	183	(153- 207)	18,98	40	(30- 50)	14,14	*
P2 y 4 EL	6,1	(3,8- 7,5)	1,44	6,0	(5,0- 10,0)	1,41	4,4	(3,8- 5,0)	0,63	oa, sa
P2 y 4 EA	5,6	(2,5- 7,5)	1,70	5,3	(3,8- 10,0)	1,62	3,6	(2,5- 5,0)	1,00	oa, sa

Tabla 14: Medidas (mm) de las regiones y órganos del tubo digestivo de obreras y soldados de *S. brevicornutus*. Referencias como en Tabla 2.

	Obreras			Soldados			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
ETC	4,5	(4,1- 5,0)	0,30	5,8	(5,7- 6,0)	0,11	os
LA	2,9	(2,6- 3,2)	0,19	2,5	(2,4- 2,7)	0,11	os
E	0,9	(0,8- 0,9)	0,06	0,9	(0,7- 1,0)	0,10	
B	0,6	(0,4- 0,8)	0,14	0,7	(0,6- 0,7)	0,05	os
P	0,3	(0,3- 0,4)	0,02	0,4	(0,4- 0,5)	0,03	os
ME	1,3	(1,2- 1,4)	0,09	1,3	(1,2- 1,4)	0,07	
SM	1,5	(1,5- 1,6)	0,03	1,5	(1,4- 1,6)	0,04	
ISP	1,3	(1,0- 1,4)	0,11	1,4	(1,4- 1,5)	0,04	os
ISP (a)	0,3	(0,2- 0,3)	0,02	0,2	(0,2- 0,2)	0,02	os
3SP	2,9	(2,7- 3,2)	0,15	2,9	(2,8- 3,1)	0,11	
4SP	2,5	(2,3- 2,7)	0,11	2,5	(2,3- 2,6)	0,09	
R	1,2	(1,0- 1,3)	0,10	1,1	(0,9- 1,2)	0,09	os
LE	1,8	(1,5- 2,0)	0,15	2,0	(1,8- 2,1)	0,11	os
LM	2,8	(2,6- 3,0)	0,10	2,8	(2,7- 2,9)	0,09	
LP	7,8	(7,5- 8,1)	0,21	7,9	(7,6- 8,2)	0,17	
LTTD	12,3	(11,7- 12,7)	0,30	12,7	(12,4- 12,9)	0,16	os
% E	14,6	(13,1- 16,5)	1,09	15,7	(14,4- 16,7)	0,75	os
% M	22,4	(21,6- 23,6)	0,63	22,2	(21,1- 23,4)	0,82	
% P	63,0	(60,8- 64,3)	1,00	62,2	(60,4- 63,4)	0,89	

Tabla 15: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas del proventrículo de obreras y soldados de *S. brevicornutus*. Referencias como en Tabla 3.

	Obreras			Soldados			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
PI c	51,5	(50,0- 55,0)	2,42	54,0	(50,0- 60,0)	4,59	
PI p	120,5	(110,0-130,0)	7,62	111,0	(90,0- 130,0)	13,70	
PI LT	149,5	(140,0- 160,0)	6,85	153,0	(130,0- 170,0)	14,18	
PI A	41,5	(40,0- 45,0)	2,42	48,0	(40,0- 55,0)	4,22	os
PII c	50,0	(50,0- 50,0)	0,00	55,5	(50,0- 65,0)	4,97	os
PII p	48,0	(40,0- 60,0)	7,89	48,0	(30,0- 60,0)	8,56	
PII LT	81,5	(80,0- 90,0)	3,37	82,0	(75,0- 90,0)	5,37	
PII A	39,5	(35,0- 40,0)	1,58	44,0	(35,0- 55,0)	6,15	os
PIII LT	48,5	(45,0- 50,0)	2,42	56,0	(50,0- 60,0)	4,59	os
PIII A	25,0	(20,0- 30,0)	4,08	28,0	(25,0- 30,0)	2,58	

Tabla 16: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas de la válvula entérica de obreras y soldados de *S. brevicornutus*. Referencias como en Tabla 4.

	Obreras			Soldados			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
P1 y 3 L	106,0	(92,5- 117,5)	7,84	98,0	(90,0- 112,5)	6,21	os
P1 y 3 A	38,5	(30,0- 45,0)	4,44	42,8	(30,0- 50,0)	5,95	
P1 y 3 NE	7	(4- 12)	2,45	8	(5- 11)	2,18	
P1 y 3 EL	8,8	(3,8- 12,5)	2,70	6,3	(3,8- 10,0)	1,86	os
P1 y 3 EA	6,4	(5,0- 10,0)	1,61	5,0	(2,5- 7,5)	1,56	
P2 y 4 L	98,0	(90,0- 107,5)	5,37	95,0	(87,5- 100,0)	5,00	
P2 y 4 A	40,5	(32,5- 50,0)	5,87	40,0	(32,5- 47,5)	4,41	
P2 y 4 NE	6	(3- 11)	2,34	8	(5- 10)	1,54	
P2 y 4 EL	7,6	(5,0- 10,0)	1,71	8,0	(5,0- 15,0)	2,90	
P2 y 4 EA	6,5	(5,0- 10,0)	1,84	5,3	(3,8- 7,5)	0,99	

Tabla 17: Medidas (mm) de las regiones y órganos del tubo digestivo de obreras, soldados y reproductores de *T. bolivianus*. Referencias como en Tabla 2.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
LTC	3,7	(3,4- 4,2)	0,22	5,5	(5,2- 5,7)	0,13	4,6	(4,1- 5,0)	0,28	*
LA	2,3	(2,1- 2,6)	0,16	2,0	(1,7- 2,3)	0,12	2,5	(2,1- 2,9)	0,24	*
E	0,7	(0,5- 0,8)	0,09	0,8	(0,6- 1,0)	0,11	1,4	(1,1- 1,7)	0,14	oa, sa
B	0,3	(0,2- 0,5)	0,07	0,3	(0,1- 0,4)	0,09	0,2	(0,1- 0,3)	0,0	oa, sa
P	0,2	(0,2- 0,2)	0,03	0,3	(0,2- 0,3)	0,03	0,2	(0,1- 0,3)	0,03	sa
ME	0,9	(0,7- 1,1)	0,09	0,7	(0,6- 0,8)	0,04	1,1	(0,9- 1,2)	0,06	*
SM	1,2	(1,1- 1,3)	0,07	1,2	(1,0- 1,3)	0,07	0,8	(0,7- 0,9)	0,06	*
1SP	1,4	(1,1- 1,5)	0,10	1,4	(1,1- 1,5)	0,13	0,7	(0,6- 0,8)	0,08	oa, sa
1SP(a)	0,3	(0,2- 0,4)	0,05	0,2	(0,1- 0,3)	0,05	0,1	(0,1- 0,2)	0,02	*
3SP	1,5	(1,2- 1,7)	0,16	1,3	(1,1- 1,4)	0,07	0,8	(0,7- 0,9)	0,07	*
4SP	2,3	(1,9- 2,6)	0,2	2,0	(1,7- 2,4)	0,19	1,6	(1,4- 1,7)	0,07	*
R	0,7	(0,6- 1,0)	0,11	0,6	(0,4- 0,7)	0,1	0,6	(0,5- 0,6)	0,05	os, oa
LE	1,4	(1,0- 1,5)	0,13	1,4	(1,1- 1,6)	0,14	1,9	(1,4- 2,2)	0,19	oa, sa
LM	2,2	(1,9- 2,4)	0,15	1,9	(1,8- 2,0)	0,06	1,9	(1,7- 2,1)	0,11	os,oa
LP	6,4	(5,9- 6,7)	0,26	5,6	(5,1- 6,1)	0,27	3,9	(3,7- 4,1)	0,15	*
LTTD	9,9	(9,3- 10,4)	0,37	9,0	(8,3- 9,7)	0,37	7,7	(7,0- 8,2)	0,30	*
% E	13,7	(11,1- 15,3)	1,18	15,7	(13,2- 17,4)	1,22	24,7	(20,6- 27,7)	1,69	*
% M	21,8	(19,2- 23,8)	1,26	21,4	(20,4- 23,3)	0,76	24,4	(21,5- 27,6)	1,48	oa, sa
% P	64,4	(62,1- 65,8)	1,02	62,8	(60,7- 64,8)	1,09	50,9	(48,3- 53,6)	1,41	*

Tabla 18: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas del proventrículo de obreras, soldados y reproductores de *T. bolivianus*. Referencias como en Tabla 3.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
PI c	61,5	(57,5- 67,5)	3,11	59,8	(55,0- 65,0)	3,72	59,6	(50,0- 70,0)	4,62	
PI p	128,2	(115,0- 140,0)	8,63	120,0	(102,5- 137,5)	10,69	133,5	(125,0- 147,5)	7,25	os, sa
PI LT	160,0	(145,0- 175,0)	9,77	160,3	(142,5- 175,0)	10,73	171,3	(150,0- 192,5)	11,41	oa, sa
PI A	38,2	(35,0- 40,0)	1,48	38,9	(35,0- 43,7)	2,40	35,6	(32,5- 40,0)	2,40	oa, sa
PII c	62,6	(60,0- 67,5)	2,21	59,6	(55,0- 65,0)	2,65	60,3	(50,0- 67,5)	4,32	os
PII p	59,6	(50,0- 75,0)	7,00	47,6	(37,5- 52,5)	4,58	80,0	(62,5- 100,0)	9,82	*
PII LT	99,6	(87,5- 110,0)	5,25	93,5	(87,5- 102,5)	4,80	111,3	(100,0- 125,0)	8,07	*
PII A	36,6	(35,0- 40,0)	1,54	37,5	(35,0- 40,0)	1,64	28,2	(20,0- 40,0)	5,38	oa, sa
PIII LT	74,2	(67,5- 80,0)	4,08	67,8	(62,5- 75,0)	4,62	68,3	(57,5- 77,5)	6,73	os, oa
PIII A	23,6	(20,0- 27,5)	2,08	23,0	(20,0- 27,5)	2,54	22,2	(17,5- 25,0)	2,08	

Tabla 19: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas de la válvula entérica de obreras, soldados y reproductores de *T. bolivianus*. Referencias como en Tabla 4.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
P1 y 3 L	165,6	(145,0- 182,5)	9,70	121,3	(112,5- 137,5)	7,25	151,6	(137,5- 162,5)	7,30	*
P1 y 3 A	54,3	(50,0- 62,5)	4,17	41,2	(32,5- 45,0)	3,99	48,2	(37,5- 60,0)	6,78	*
P1 y 3 NE	33	(27- 41)	3,90	27	(21- 35)	4,13	40	(34- 48)	3,95	*
P1 y 3 EL	9,1	(7,5- 13,7)	2,08	7,6	(5,0- 10,0)	1,53	8,0	(6,2- 10,0)	1,04	os
P1 y 3 EA	12,1	(7,5- 15,0)	2,20	10,3	(7,5- 12,5)	1,53	9,9	(6,2- 12,5)	2,03	os, oa
P2 y 4 L	138,8	(125,0- 152,5)	7,73	93,5	(87,5- 100,0)	4,61	126,5	(112,5- 137,5)	6,60	*
P2 y 4 A	41,6	(37,5- 45,0)	2,44	34,2	(32,5- 37,5)	1,81	33,2	(25,0- 42,5)	4,58	os, oa
P2 y 4 NE	20	(18- 23)	1,50	17	(15- 20)	1,64	21	(16- 27)	3,25	os, sa
P2 y 4 EL	8,4	(5,0- 12,5)	2,34	6,5	(5,0- 7,5)	1,18	6,9	(5,0- 8,7)	1,14	os, oa
P2 y 4 EA	10,5	(7,5- 12,5)	1,99	7,3	(5,0- 10,0)	2,00	8,6	(5,0- 12,5)	2,49	os, oa

Tabla 20: Medidas (mm) de las regiones y órganos del tubo digestivo de obreras y soldados de *T. nigrinus*. Referencias como en Tabla 2.

	Obreras			Soldados			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
LTC	3,6	(3,3- 3,8)	0,21	5,2	(4,9- 5,4)	0,15	os
LA	2,2	(2,1- 2,5)	0,17	1,6	(1,3- 2,1)	0,29	os
E	0,7	(0,6- 0,8)	0,08	0,9	(0,8- 1,0)	0,08	os
B	0,3	(0,2- 0,4)	0,09	0,3	(0,3- 0,3)	0	
P	0,2	(0,2- 0,3)	0,04	0,2	(0,2- 0,2)	0	
ME	1,1	(0,9- 1,2)	0,12	1,1	(1,1- 1,2)	0,04	
SM	1,1	(1,1- 1,2)	0,03	1,0	(1,0- 1,1)	0,04	os
1SP	1,4	(1,2- 1,4)	0,09	1,4	(1,2- 1,4)	0,08	
1SP (a)	0,3	(0,3- 0,4)	0,03	0,4	(0,3- 0,4)	0,02	
3SP	1,5	(1,3- 1,8)	0,20	1,4	(1,3- 1,4)	0,05	
4SP	2,2	(2,1- 2,4)	0,09	2,0	(1,9- 2,1)	0,05	os
R	0,8	(0,6- 0,9)	0,13	0,6	(0,5- 0,7)	0,1	os
LE	1,3	(1,2- 1,3)	0,04	1,5	(1,4- 1,6)	0,08	os
LM	2,2	(2,0- 2,4)	0,12	2,1	(2,1- 2,2)	0,02	
LP	5,9	(5,7- 6,4)	0,30	5,4	(5,2- 5,5)	0,16	os
LTTD	9,4	(9,1- 9,7)	0,24	9,0	(8,8- 9,2)	0,22	os
% E	13,4	(13,1- 14,0)	0,35	16,2	(15,6- 17,0)	0,53	os
% M	23,5	(21,0- 25,1)	1,58	23,9	(22,9- 24,7)	0,76	
% P	63,09	(61,31- 65,87)	1,81	59,8	(59,3- 60,4)	0,44	os

Tabla 21: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas del proventrículo de obreras y soldados de *T. nigrinus*. Referencias como en Tabla 3.

	Obreras			Soldados			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
PI c	52,5	(45,0- 57,5)	3,73	51,5	(47,5- 55,0)	2,1	
PI p	120,0	(100,0- 147,5)	12,13	81,5	(67,5- 107,5)	13,45	os
PI LT	148,8	(132,5- 170,0)	13,29	112,5	(100,0- 125,0)	8,42	os
PI A	35,3	(30,0- 42,5)	4,78	42,3	(37,5- 50,0)	4,92	os
PII c	55,3	(50,0- 60,0)	2,75	52,5	(50,0- 55,0)	2,04	os
PII p	49,8	(42,5- 60,0)	5,58	58,5	(50,0- 67,5)	5,16	os
PII LT	79,0	(75,0- 90,0)	5,03	85,8	(80,0- 92,5)	3,74	os
PII A	32,5	(30,0- 37,5)	2,36	44,0	(40,0- 50,0)	2,69	os
PIII LT	59,3	(50,0- 65,0)	4,42	60,0	(57,5- 65,0)	2,64	
PIII A	21,8	(17,5- 25,0)	2,90	21,0	(20,0- 22,5)	1,29	

Tabla 22: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas de la válvula entérica de obreras y soldados de *T. nigrilus*. Referencias como en Tabla 4.

	Obreras			Soldados			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
P1 y 3 L	142,3	(112,5- 175,0)	20,76	133,0	(115,0- 157,5)	13,48	
P1 y 3 A	46,0	(32,5- 60,0)	9,44	53,8	(45,0- 60,0)	4,12	os
P1 y 3 NE	34	(22- 40)	5,56	34	(24- 42)	5,89	
P1 y 3 EL	9,4	(7,5- 12,5)	1,47	7,0	(5,0- 7,5)	0,87	os
P1 y 3 EA	10,5	(7,5- 12,5)	2,30	7,5	(5,0- 10,0)	1,56	os
P2 y 4 L	111,8	(92,5- 127,5)	11,55	92,3	(75,0- 110,0)	11,27	os
P2 y 4 A	35,5	(27,5- 45,0)	5,87	34,8	(30,0- 42,5)	3,62	
P2 y 4 NE	20	(14- 23)	2,91	17	(14- 21)	2,21	
P2 y 4 EL	8,5	(7,5- 10,0)	1,15	5,4	(3,8- 7,5)	1,03	os
P2 y 4 EA	9,8	(7,5- 12,5)	2,11	5,8	(3,8- 7,5)	1,21	os

Tabla 23: Medidas (mm) de las regiones y órganos del tubo digestivo de obreras, soldados y reproductores de *T. saltans*. Referencias como en Tabla 2.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
LTC	4,1	(3,3- 4,6)	0,38	6,1	(5,4 - 6,7)	0,35	5,7	(4,7- 6,7)	0,45	*
LA	2,6	(2,0- 2,8)	0,23	2,3	(2,0- 2,7)	0,19	3,2	(2,1- 4,0)	0,43	*
E	0,9	(0,5- 1,2)	0,14	0,9	(0,6- 1,2)	0,16	2,1	(1,9- 2,8)	0,19	oa, sa
B	0,4	(0,2- 0,6)	0,10	0,4	(0,2- 0,6)	0,12	0,2	(0,1- 0,4)	0,07	*
P	0,2	(0,2- 0,3)	0,04	0,2	(0,1- 0,3)	0,03	0,2	(0,1- 0,2)	0,04	
ME	1,3	(1,0- 1,6)	0,18	1,2	(0,9- 1,4)	0,11	1,3	(1,0- 1,6)	0,18	os, sa
SM	1,3	(1,1- 1,4)	0,09	1,2	(1,0- 1,5)	0,12	1,0	(0,8- 1,3)	0,12	oa, sa
ISP	1,6	(1,3- 1,9)	0,14	1,3	(0,9- 1,7)	0,19	0,8	(0,7- 1,0)	0,11	*
ISP (a)	0,4	(0,3- 0,5)	0,05	0,4	(0,3- 0,8)	0,09	0,1	(0,1- 0,2)	0,05	oa, sa
3SP	1,6	(1,4- 1,8)	0,11	1,4	(1,1- 1,6)	0,11	1,0	(0,8- 1,5)	0,17	*
4SP	2,5	(2,1- 3,0)	0,23	2,3	(0,7- 2,8)	0,38	2,3	(1,8- 2,6)	0,21	os, oa
R	0,7	(0,5- 0,9)	0,12	0,6	(0,4- 2,3)	0,34	0,6	(0,5- 0,9)	0,10	oa, sa
LE	1,6	(1,0- 2,1)	0,20	1,5	(1,2- 1,7)	0,14	2,6	(2,2- 3,3)	0,23	oa, sa
LM	2,6	(2,3- 3,1)	0,20	2,4	(2,0- 2,8)	0,19	2,4	(1,8- 2,8)	0,23	os, oa
LP	6,5	(5,9- 7,2)	0,34	5,7	(5,0- 6,2)	0,33	4,9	(4,1- 5,8)	0,48	*
LTTD	10,8	(9,8- 11,7)	0,51	9,7	(8,8- 10,6)	0,41	10,0	(9,0- 11,3)	0,72	os, oa
% E	14,8	(10,8- 18,4)	1,58	15,9	(13,3- 19,3)	1,38	26,4	(22,9- 30,9)	1,72	*
% M	24,4	(21,8- 27,5)	1,29	25,4	(22,0- 28,2)	1,72	24,4	(19,7- 27,8)	1,83	os, sa
% P	60,7	(54,0- 63,9)	2,01	58,6	(54,0- 62,3)	2,16	49,0	(42,9- 54,3)	2,48	*

Tabla 24: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas del proventriculo de obreras, soldados y reproductores de *T. saltans*. Referencias como en Tabla 3.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
PI c	63,2	(52,5- 72,5)	4,36	56,3	(47,5- 62,5)	3,58	58,9	(50,0- 65,0)	3,81	*
PI p	120,9	(92,5- 162,5)	14,76	94,0	(65,0- 122,5)	17,21	136,4	(107,5- 160,0)	15,11	*
PI LT	154,0	(117,5-187,5)	17,99	130,5	(102,5- 155,0)	14,43	169,5	(142,5- 200,0)	16,47	*
PI A	39,3	(30,0- 50,0)	4,64	42,4	(30,0- 50,0)	5,31	46,0	(40,0- 50,0)	3,19	*
PII c	61,5	(50,0- 70,0)	5,43	55,0	(45,0- 65,0)	4,71	60,0	(50,0- 72,5)	4,50	os, sa
PII p	44,8	(25,0- 65,0)	9,31	43,0	(25,0- 62,5)	8,99	38,1	(17,5- 100,0)	22,23	
PII LT	83,8	(67,5- 100,0)	8,38	78,9	(57,5- 102,5)	10,10	70,2	(32,5- 150,0)	23,71	oa, os
PII A	40,0	(30,0- 50,0)	5,15	43,6	(32,5- 57,5)	6,04	47,5	(40,0- 55,0)	4,23	*
PIII LT	62,4	(55,0- 72,5)	4,62	60,5	(50,0- 82,5)	8,05	57,0	(45,0- 65,0)	5,23	oa
PIII A	24,5	(20,0- 30,0)	2,97	22,6	(17,5- 30,0)	3,71	21,8	(15,0- 25,0)	3,14	oa, os

Tabla 25: Medidas (μm) de las ornamentaciones internas de la válvula entérica de obreras, soldados y reproductores de *T. saltans*. Referencias como en Tabla 4.

	Obreras			Soldados			Reproductores			Dif. Sig.
	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	\bar{x}	(rango)	ds	
P1 y 3 L	211,7	(170,0- 270,0)	34,05	167,3	(130,0- 220,0)	22,12	148,0	(120,0- 180,0)	16,06	*
P1 y 3 A	56,4	(35,0- 80,0)	9,77	56,7	(50,0- 70,0)	6,34	45,3	(25,0- 60,0)	9,91	oa, sa
P1 y 3 NE	27	(20- 39)	4,95	30	(25- 38)	4,12	30	(21- 39)	4,49	os, oa
P1 y 3 EL	7,3	(3,8- 12,5)	1,96	6,3	(2,5- 10,0)	1,54	6,8	(3,8- 10,0)	1,63	os
P1 y 3 EA	12,2	(3,8- 20,0)	4,15	7,8	(2,5- 12,5)	2,64	8,5	(3,8- 15,0)	3,15	os, oa
P2 y 4 L	157,0	(120,0- 260,0)	33,85	137,3	(80,0- 190,0)	22,58	125,7	(100,0- 160,0)	16,95	*
P2 y 4 A	38,7	(30,0- 50,0)	6,94	41,0	(30,0- 60,0)	7,00	36,2	(30,0- 45,0)	5,03	sa
P2 y 4 NE	12	(7- 25)	3,92	14	(9- 23)	3,49	16	(12- 21)	2,04	oa, sa
P2 y 4 EL	6,8	(3,8- 12,5)	1,80	5,4	(2,5- 8,8)	1,86	7,0	(3,8- 10,0)	1,34	os, sa
P2 y 4 EA	11,1	(3,8- 20,0)	3,99	6,4	(2,5- 12,5)	2,70	7,6	(2,5- 15,0)	2,92	os, oa

Tabla 26: Caracteres del tubo digestivo de las especies de Termitinae distribuidas en la provincia de Corrientes. Los números y estados de los caracteres se presentan en el Anexo. Referencias: O: obreras, S: soldados, R: reproductores.

	A. <i>amifer</i>		D. <i>inusitatus</i>			<i>M. strunckii</i>			<i>N. opacus</i>			S. <i>brevicornutus</i>		<i>T. bolivianus</i>			<i>T. nigrinus</i>		<i>T. saltans</i>			
	O	S	O	S	R	O	S	R	O	S	R	O	S	O	S	R	O	S	O	S	R	
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
3	1	1	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
7	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	3	3	1	2	2	2	2	2	1
8	3	3	4	4	3	3	3	3	3	3	3	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3
9	4	4	2	2	2	4	4	3	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
11	2	2	2	2	2	4	4	4	4	4	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
12	2	2	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
13	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
14	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
15	1	1	3	3	3	1	1	1	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
16	3	3	4	4	4	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
18	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
19	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
20	2	2	6	6	4	4	4	4	6	6	4	6	6	6	6	4	6	6	6	6	6	6
21	2	2	2	3	3	2	2	3	1	1	3	2	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2
22	1	1	1	1	1	4	4	1	3	3	1	1	1	3	3	1	3	3	3	3	3	3
23	3	3	2	2	2	4	4	4	2	2	2	1	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3
24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
25	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2
26	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
27	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
28	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
29	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
30	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
31	2	2	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
32	2	2	1	1	1	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
33	2	2	1	1	1	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
34	2	2	1	1	1	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
35	2	2	1	1	1	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
36	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
37	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
38	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
39	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
40	4	4	4	4	4	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4

Tabla 26 (Continuación): Caracteres del tubo digestivo de las especies de Termitinae distribuidas en la provincia de Corrientes.

	A. <i>amifer</i>		D. <i>inusitatus</i>			<i>M. strunckii</i>			<i>N. opacus</i>			S. <i>brevicornutus</i>		<i>T. bolivianus</i>			<i>T. nigrus</i>		<i>T. saltans</i>			
	O	S	O	S	R	O	S	R	O	S	R	O	S	O	S	R	O	S	O	S	R	
41	4	4	4	4	4	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
42	4	4	4	4	4	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
43	4	4	4	4	4	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
44	3	3	2	2	2	4	4	4	4	4	4	1	1	4	3	4	3	3	3	3	3	3
45	3	3	2	2	2	3	3	3	4	4	4	1	1	2	2	3	2	2	2	2	2	2
46	3	3	1	1	1	4	4	4	4	4	4	1	1	4	3	4	3	3	3	3	3	3
47	3	3	1	1	1	3	3	3	4	4	4	1	1	2	2	3	2	2	2	2	2	2
48	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
49	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
50	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
51	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
52	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
53	1	1	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
54	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
55	1	1	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
56	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
57	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
58	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
59	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
60	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
61	2	2	1	1	1	2	2	2	3	3	3	1	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3
62	1	1	3	3	3	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
63	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
64	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
65	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D

ANEXO

Caracteres considerados en las descripciones del tubo digestivo (Sands 1998):

1. Desarrollo del buche en individuos completamente alimentados:
 - 1- Normalmente dilatado en la parte frontal del abdomen.
 - 2- Mucho más extendido y dilatado, proventrículo por detrás del cuarto segmento abdominal o posteriormente.

2. Armadura del proventrículo:
 - 1- Completamente armado, con placas esclerotizadas.
 - 2- Armadura más reducida.

3. Extremo proximal del mesenterón, unión con el proventrículo:
 - 1- Sin divertículos proximales, aunque puede ser asimétrico.
 - 2- Con un divertículo único pequeño en el extremo anterior.
 - 3- Con dos o más divertículos en el extremo anterior.

4. Mesenterón:
 - 1- Superponiéndose con el proctodeo para formar un segmento mixto.
 - 2- Superponiéndose al proctodeo en, aproximadamente, el doble del ancho del mesenterón, unión sinuosa.
 - 3- Uniéndose al proctodeo en una unión simple o sinuosa oblicua.
 - 4- Uniéndose al proctodeo en una unión simple transversa.
 - 5- Uniéndose al proctodeo en una unión transversa con cuatro lóbulos.

5. Segmento Mixto:
 - 1- Formado por una extensión única del mesenterón.
 - 2- Formado por dos extensiones separadas del mesenterón.

6. Porción mesentérica del segmento Mixto o unión oblicua:

- 1- Externa a la curvatura del intestino en vista ventral.
 - 2- Interna a la curvatura del intestino en vista ventral.
7. Intestino con porción anterior del mesenterón:
- 1- Más larga que el segmento mixto.
 - 2- Aproximadamente igual que el segmento mixto.
 - 3- Más corta que el segmento mixto.
8. Unión mesenterón- proctodeo:
- 1- Iniciándose notablemente a la izquierda en vista dorsal del abdomen.
 - 2- Iniciándose levemente a la izquierda o en la línea media dorsal del abdomen.
 - 3- Iniciándose notablemente a la derecha en vista dorsal del abdomen.
 - 4- Iniciándose a la izquierda del abdomen en vista ventral.
 - 5- Iniciándose en la línea media del abdomen en vista ventral.
 - 6- Iniciándose a la derecha del abdomen en vista ventral.
9. Porción mesentérica del segmento mixto en su punto más angosto:
- 1- Abarcando más de la mitad del contorno, porción proctodeal más angosta.
 - 2- Aproximadamente igual en ancho a la porción proctodeal.
 - 3- Aproximadamente la mitad del ancho de la porción proctodeal.
 - 4- Menos de la mitad del ancho de la porción proctodeal.
 - 5- Muy delgada, lineal o casi lineal.
10. Porción mesentérica del segmento mixto en su punto más ancho:
- 1- No rodea completamente el lumen en ningún punto.
 - 2- Rodea el lumen para ocluir el proctodeo en parte de su longitud.
11. Dilatación de la porción mesentérica del segmento mixto:
- 1- No dilatada distalmente.
 - 2- Levemente dilatada distalmente, la longitud de la dilatación más de tres veces su grosor.

- 3- Fuertemente dilatada distalmente, la longitud de la dilatación no más de tres veces su grosor.
 - 4- Fuertemente dilatada distalmente, dilatación doble o con forma de corazón.
 - 5- Con fuerte dilatación distal ampliamente bilobada, en forma de media luna.
12. Longitud relativa de la porción mesentérica del segmento mixto:
- 1- Terminando poco antes de la dilatación proctodeal.
 - 2- Alcanzando la dilatación proctodeal.
13. Extremo posterior del segmento mixto en vista ventral del abdomen sin abrir:
- 1- A la izquierda o en la línea media ventral.
 - 2- Notablemente a la derecha del cordón nervioso ventral.
14. Posición de la unión de los tubos de Malpighi:
- 1- En la interfase mesentereo- proctodeal.
 - 2- Proximalmente en el mesenterón, a cierta distancia de la unión con el proctodeo.
15. Modo de unión de los tubos de Malpighi:
- 1- Directamente a la pared del tubo digestivo.
 - 2- Sobre un pequeño pliegue de la pared del tubo digestivo, sin formar un verdadero divertículo.
 - 3- Sobre un divertículo único de la pared del tubo digestivo, de longitud menor al doble del ancho.
 - 4- Sobre un divertículo único de la pared del tubo digestivo, de longitud igual a dos o tres veces su ancho.
 - 5- Sobre un divertículo único de la pared del tubo digestivo, de longitud igual a cuatro o más veces su ancho.
16. Disposición de los tubos de Malpighi en su punto de unión con el intestino:
- 1- Individualmente y con una separación más o menos amplia.
 - 2- Individualmente, pero en pares adyacentes.

- 3- En pares, cada uno con la base unida.
- 4- Juntos, en un racimo con las bases unidas.
- 5- Individualmente, pero todos adyacentes.

17. Condición basal de los tubos de Malpighi:

- 1- Tubulares en toda su longitud.
- 2- Dilatados formando una ampolla en la base.
- 3- Afinándose desde una base ancha acintada.

18. Porción proximal de los tubos de Malpighi:

- 1- Extendiéndose directamente desde el punto de inserción.
- 2- Brevemente replegados sobre el mesenterón desde el punto de inserción.

19. Número de tubos de Malpighi:

- 1- Más de ocho.
- 2- Ocho.
- 3- Cuatro.
- 4- Dos.

20. Posición de la unión de los tubos de Malpighi:

- 1- En o cerca de la línea media dorsal.
- 2- Notablemente a la derecha de la línea media dorsal.
- 3- Visible sólo en vista lateral derecha.
- 4- Visible sólo en vista ventral, notablemente a la izquierda.
- 5- Visible sólo en vista ventral, notablemente a la derecha.
- 6- No visible, oculta por la disposición "in situ" del tubo digestivo.

21. Longitud del primer segmento proctodeal:

- 1- Corto, menos de cuatro veces su ancho proximal.
- 2- Largo, más de cuatro a ocho veces su ancho proximal.
- 3- Muy largo, más de ocho veces su ancho proximal.

22. Dilatación del primer segmento proctodeal:

- 1- Tubular o cónico en toda su longitud.
- 2- Con una pequeña dilatación redondeada en su mitad distal.
- 3- Dilatado al doble de su ancho basal en toda su longitud.
- 4- Dilatado a más del doble de su ancho basal en toda su longitud.
- 5- Tubular por al menos el doble de su ancho basal y luego ampliamente dilatado.
- 6- Con una constricción media, situada entre una corta dilatación proximal y un bolsillo más ancho.

23. Finalización del primer segmento proctodeal en la válvula entérica:

- 1- No diferenciada del resto del segmento.
- 2- Cónica, longitud menor al doble de su ancho.
- 3- Tubular corta, longitud de dos a cuatro veces su ancho.
- 4- Tubular larga, longitud de más de cuatro veces su ancho.

24. Inserción de la válvula entérica en el tercer segmento proctodeal:

- 1- Entrando directamente al tercer segmento.
- 2- Entrando en un corto divertículo del tercer segmento.
- 3- Entrando en un divertículo de largo cuello del tercer segmento.

25. Ubicación lateral de la válvula entérica:

- 1- A la derecha en vista ventral o a la izquierda en vista dorsal.
- 2- En la línea media dorsal o cerca de ella, puede estar oculta por el recto.
- 3- Notablemente a la derecha de la línea media dorsal.
- 4- A la izquierda o en la línea media ventral.

26. Conexión de la válvula entérica con el tercer segmento proctodeal:

- 1- Invaginada en este último.
- 2- Formando una conexión simple o un asentamiento con un borde regular.
- 3- Formando un asentamiento con pequeños lóbulos laterales pares opuestos.

- 4- Formando un asentamiento con pronunciados lóbulos laterales pares opuestos.
- 5- Formando un asentamiento con tres lóbulos pronunciados.

27. Tamaño del tercer lóbulo del asentamiento de la válvula entérica:

- 1- Más pequeño que el par externo.
- 2- De aproximadamente el mismo tamaño que el par externo.

28. Posición longitudinal de la válvula entérica:

- 1- Posterior al arco mesentérico.
- 2- Oculta por el arco mesentérico.

29. Posición de la armadura de la válvula entérica:

- 1- Predominantemente en el interior del lumen de la válvula.
- 2- Mayormente evertida a través de la válvula en el bolsillo del tercer segmento proctodeal.

30. Divertículo similar a un ciego del bolsillo del tercer segmento proctodeal, separado de la válvula entérica:

- 1- Ausente.
- 2- Simple y pequeño, tan largo como ancho o elíptico.
- 3- Delgado, digitiforme o con forma de Y o T.
- 4- Grande o muy grande, a veces con varios lóbulos.
- 5- Alargado, marcadamente curvado o espiral.

31. Colon en el interior del arco mesentérico en vista dorsal:

- 1- Formando una única asa simple.
- 2- Con una o más curvas adicionales al asa principal, generalmente a la izquierda.
- 3- Formando un asa doble simple.
- 4- Formando un asa única en el interior del arco mesentérico, pero con una curva extra por fuera de él.
- 5- Con una curva reversa profunda, adicional al asa principal.

- 6- No visible, oculto por otros órganos intestinales (ej.: tercer segmento proctodeal dilatado).

32. Pliegue de la válvula entérica en posición 1:

- 1- Esclerotizado.
- 2- No esclerotizado.
- 3- Reducido.
- 4- No desarrollado.

33. Pliegue de la válvula entérica en posición 2:

- 1- Esclerotizado.
- 2- No esclerotizado.
- 3- Reducido.
- 4- No desarrollado.

34. Pliegue de la válvula entérica en posición 3:

- 1- Esclerotizado.
- 2- No esclerotizado.
- 3- Reducido.
- 4- No desarrollado.

35. Pliegue de la válvula entérica en posición 4:

- 1- Esclerotizado.
- 2- No esclerotizado.
- 3- Reducido.
- 4- No desarrollado.

36. Pliegue de la válvula entérica en posición número 1:

- 1- Retraído en el lumen de la válvula.
- 2- Ubicado en el orificio de la válvula.
- 3- Extendido a través del orificio de la válvula.

- 4- Extendido más allá del orificio de la válvula.
- 5- Dilatado distalmente más allá del orificio de la válvula.

37. Pliegues de la válvula entérica en posición número 2:

- 1- Retraídos en el lumen de la válvula.
- 2- Ubicados en el orificio de la válvula.
- 3- Extendidos a través del orificio de la válvula.
- 4- Extendidos más allá del orificio de la válvula.
- 5- Dilatados distalmente más allá del orificio de la válvula.

38. Pliegues de la válvula entérica en posición número 3:

- 1- Retraídos en el lumen de la válvula.
- 2- Ubicados dentro del orificio de la válvula.
- 3- Extendidos a través del orificio de la válvula.
- 4- Extendidos más allá del orificio de la válvula.
- 5- Dilatados distalmente más allá del orificio de la válvula.

39. Pliegue de la válvula entérica en posición número 4:

- 1- Retraído en el lumen de la válvula.
- 2- Ubicado dentro del orificio de la válvula.
- 3- Extendido a través del orificio de la válvula.
- 4- Extendido más allá del orificio de la válvula.
- 5- Dilatado distalmente más allá del orificio de la válvula.

40. Armadura principal del pliegue de la válvula entérica en posición 1:

- 1- Liso o reticulado.
- 2- Con escamas dirigidas hacia atrás.
- 3- Con diminutas espinas en escamas dirigidas hacia atrás.
- 4- Con pequeñas espinas en escamas dirigidas hacia atrás.
- 5- Con grandes espinas dirigidas hacia atrás o erectas.
- 6- Con espinas muy alargadas.

41. Armadura principal de los pliegues de la válvula entérica en posición 2:

- 1- Lisos o reticulados.
- 2- Con escamas dirigidas hacia atrás.
- 3- Con diminutas espinas en escamas dirigidas hacia atrás.
- 4- Con pequeñas espinas en escamas dirigidas hacia atrás.
- 5- Con grandes espinas dirigidas hacia atrás o erectas.
- 6- Con espinas muy alargadas.

42. Armadura principal de los pliegues de la válvula entérica en posición 3:

- 1- Lisos o reticulados.
- 2- Con escamas dirigidas hacia atrás.
- 3- Con diminutas espinas en escamas dirigidas hacia atrás.
- 4- Con pequeñas espinas en escamas dirigidas hacia atrás.
- 5- Con grandes espinas dirigidas hacia atrás o erectas.
- 6- Con espinas muy alargadas.

43. Armadura Principal del pliegue de la válvula entérica en posición 4:

- 1- Liso o reticulado.
- 2- Con escamas dirigidas hacia atrás.
- 3- Con diminutas espinas en escamas dirigidas hacia atrás.
- 4- Con pequeñas espinas en escamas dirigidas hacia atrás.
- 5- Con grandes espinas dirigidas hacia atrás o erectas.
- 6- Con espinas muy alargadas.

44. Número de espinas mayores de la armadura principal del pliegue en posición 1:

- 1- En número de 1-9.
- 2- En número de 10- 20.
- 3- En número de 20- 30.
- 4- En número mayor a 30.

45. Número de espinas mayores de la armadura principal de los pliegues en posición 2:

- 1- En número de 1-9.
- 2- En número de 10- 20.
- 3- En número de 20- 30.
- 4- En número mayor a 30.

46. Número de espinas mayores de la armadura principal de los pliegues en posición 3:

- 1- En número de 1-9.
- 2- En número de 10- 20.
- 3- En número de 20- 30.
- 5- En número mayor a 30.

47. Número de espinas mayores de la armadura principal del pliegue en posición 4:

- 1- En número de 1-9.
- 2- En número de 10- 20.
- 3- En número de 20- 30.
- 4- En número mayor a 30.

48. Posición de espinas mayores de la armadura principal del pliegue en posición 1:

- 1- Presentes en el tercio proximal.
- 2- Ausentes en el tercio proximal.

49. Posición de espinas mayores de la armadura principal de los pliegues en posición 2:

- 1- Presentes en el tercio proximal.
- 2- Ausentes en el tercio proximal.

50. Posición de espinas mayores de la armadura principal de los pliegues en posición 3:

- 1- Presentes en el tercio proximal.
- 2- Ausentes en el tercio proximal.

51. Posición de espinas mayores de la armadura principal del pliegue en posición 4:

- 1- Presentes en el tercio proximal.
 - 2- Ausentes en el tercio proximal.
52. Posición de espinas mayores de la armadura principal del pliegue en posición 1:
- 1- Presentes en el tercio medio.
 - 2- Ausentes en el tercio medio.
53. Posición de espinas mayores de la armadura principal de los pliegues en posición 2:
- 1- Presentes en el tercio medio.
 - 2- Ausentes en el tercio medio.
54. Posición de espinas mayores de la armadura principal de los pliegues en posición 3:
- 1- Presentes en el tercio medio.
 - 2- Ausentes en el tercio medio.
55. Posición de espinas mayores de la armadura principal del pliegue en posición 4:
- 1- Presentes en el tercio medio.
 - 2- Ausentes en el tercio medio.
56. Posición de espinas mayores de la armadura principal del pliegue en posición 1:
- 1- Presentes en el tercio distal.
 - 2- Ausentes en el tercio distal.
57. Posición de espinas mayores de la armadura principal de los pliegues en posición 2:
- 1- Presentes en el tercio distal.
 - 2- Ausentes en el tercio distal.
58. Posición de espinas mayores de la armadura principal de los pliegues en posición 3:
- 1- Presentes en el tercio distal.
 - 2- Ausentes en el tercio distal.

59. Posición de espinas mayores de la armadura principal del pliegue en posición 4:

- 1- Presentes en el tercio distal.
- 2- Ausentes en el tercio distal.

60. Tipo de espinas más largas de la armadura principal de la válvula entérica:

- 1- Rectas y a veces cónicas (afinadas).
- 2- Curvadas o ganchudas, pero aún continuamente cónicas (afinadas).
- 3- Dilatadas hacia el extremo, no afinadas en toda su longitud.
- 4- Pectinadas.

61. Armadura subsidiaria en uno o más de los pliegues de la válvula entérica:

- 1- Reticulada.
- 2- Con escamas dirigidas hacia atrás.
- 3- Con pequeñas espinas únicas sobre escamas dirigidas hacia atrás.
- 4- Con escamas dirigidas hacia atrás orladas con pequeñas espinas o espículas.
- 5- Con espinas prominentes diferentes o más pequeñas que en la armadura principal.

62. Simetría de la armadura de la válvula entérica.

- 1- Más o menos hexaradial aparte de pequeñas diferencias en el tamaño de los pliegues.
- 2- Más o menos triradial, pliegues alternantes reducidos.
- 3- Bilateral, debido a diferencias marcadas en el tamaño de los pliegues y espinas.
- 4- Completamente perdida, todos los pliegues diferentes en mayor o menor grado.
- 5- Rota por el desarrollo desigual de uno de los pliegues normalmente pareados.
- 6- Rota por el agrandamiento de uno de los espacios inter- pliegues, normalmente pareados.

63. Pared membranosa de la válvula entérica entre y más allá de los pliegues.

- 1- Lisa.
- 2- Carunculada.

- 3- Escamada.
- 4- Formada por pliegues subsidiarios.

64. Pared membranosa de la válvula entérica entre y más allá de los pliegues.

- 1- Sin espinas ni espículas.
- 2- Armada con diminutas espinas o espículas.
- 3- Armada con espinas y espículas cortas.
- 4- Armada con espinas y espículas grandes.
- 5- Armada con espinas o espículas agrandadas.

65. Espinas o espículas sobre la pared membranosa o pliegues subsidiarios.

- 1- Pocas, estrechamente agrupadas.
- 2- Pocas, ampliamente esparcidas.
- 3- Numerosas en un grupo único.
- 4- Numerosas en grupos proximales y distales más o menos separados.
- 5- Numerosas en tres o cuatro grupos lateralmente o distalmente separados.
- 6- Numerosas sobre la superficie completa.

Capítulo 4

Aspectos citogenéticos

4.1- INTRODUCCIÓN.

La citogenética, a través del análisis de las características estructurales y cuantitativas de los cromosomas, ha permitido realizar valiosos aportes en investigaciones taxonómicas y evolutivas básicas y aplicadas de diferentes grupos de seres vivos.

Los estudios citogenéticos referidos a isópteros han sido escasos con anterioridad a 1980, posiblemente debido a las dificultades para la obtención del material biológico necesario (generalmente reproductores) y al elevado número de cromosomas de pequeño tamaño que poseen los insectos de este orden. Los trabajos publicados hasta ese momento, en general, aportaban datos esporádicos referentes al número cromosómico de diferentes especies (Stevens 1905; Benkert 1930, 1933; Light 1938; Banerjee 1957; Vincke 1974). Posteriormente, con el descubrimiento de asociaciones múltiples en algunas especies, se produjo un aumento del interés de los investigadores en la citogenética de termites.

En el Orden Isoptera, tanto las hembras como los machos son diploides. En Termitidae, las castas de obreras y soldados son generalmente estériles y sus gónadas se hallan muy poco desarrolladas (Weesner 1969), por lo que los individuos utilizados preferentemente para análisis cromosómicos son los reproductores alados machos y hembras, sexualmente maduros, así como los integrantes de la pareja real (reina y rey) o reproductores secundarios (ninfoides o ergatoides).

En reproductores, los testículos presentan células mitóticas y meióticas en diferentes estados y los ovarios generalmente permiten observar células mitóticas en varias etapas del proceso (Martins y Mesa 1995). En obreras y soldados, el tejido que ha

brindado mejores resultados para estudios citogenéticos es el intestino medio, en cuyas criptas de regeneración se producen continuamente células epiteliales (Noirot y Noirot-Timotheé 1969; Martins 1989).

Los datos conocidos hasta el momento con respecto al número de cromosomas de termitas indican que el mismo es variable en no- Termitidae (Mastotermitidae, Kalotermitidae, Hodotermitidae y Termopsidae).

El mayor número diploide registrado en isópteros corresponde a *Mastotermes darwiniensis* ($2n= 98$) (Mastotermitidae), considerada la especie basal del orden (Bedo 1987; Luykx 1990).

En la familia Kalotermitidae, el número diploide varía entre $2n= 22$ en *Eucryptotermes wheeleri* (Martins y Mesa 1995) y $2n= 68$ en hembras de *Kalotermes flavicollis* (Fontana 1982).

Entre las Hodotermitidae, dos de las especies analizadas presentan $2n= 52$ y en Termopsidae el número diploide varía entre $2n= 31$ (σ de *Stolotermes victoriensis*) y $2n= 52$ (*Zootermopsis angusticollis* y *Z. nevadensis*) (Stevens 1905; Light 1938).

En Rhinotermitidae, se observa un número diploide de $2n= 42$, para cuatro especies analizadas, de los géneros *Reticulitermes* y *Schedorhinotermes* (Benkert 1930, 1933; Clément 1977).

En las Termitidae, el número diploide, en la mayoría de las especies analizadas hasta el momento, es igual a $2n= 42$, con pocas excepciones que varían entre $2n= 38$ (*Noditermes lamanianus* y *Procubitermes* sp.) y $2n= 48$ (*Odontotermes redemanni*) (Banerjee 1957; Vincke 1974; Vincke y Tilquin 1978; Martins 1989, 1999).

El número cromosómico presenta, algunas veces, variaciones entre diferentes poblaciones de una misma especie de isópteros. Esta característica ha sido constatada en

Kalotermitidae, para *Kaloterme flavicollis* ($2n= 58- 63 \text{ ♂, ♀; } \acute{o} 35 \text{ ♂- } 36 \text{ ♀; } \acute{o} 67 \text{ ♂- } 68 \text{ ♀}$) y *K. approximatus* ($2n= 32 \text{ ♂, ♀; } \acute{o} 33 \text{ ♂- } 34 \text{ ♀}$) (Fontana y Amorelli 1975; Fontana 1982).

El elevado número de cromosomas en insectos eusociales ha sido relacionado con la evolución de la eusocialidad (Sherman 1979), sugiriendo que un aumento en el número de cromosomas podría reducir la variación entre los individuos de la colonia, favoreciendo el comportamiento altruista de las obreras.

Con respecto a la morfología de los cromosomas, se considera como la condición basal a un cariotipo constituido por cromosomas acrocéntricos, este tipo es el más comúnmente hallado en Kalotermitidae (Luykx y Syren 1979; Luykx 1990; Luykx *et al.* 1990). Sin embargo, en otras especies de esta familia, los cariotipos presentan cromosomas acrocéntricos junto a otros metacéntricos o submetacéntricos. Se estima que estos últimos fueron originados por fusiones y/ o fisiones céntricas, lo cual es apoyado por el hecho de que estos metacéntricos son, en general, del doble del tamaño de los acrocéntricos, y el número haploide es menor (Luykx *et al.* 1990).

Con respecto a los mecanismos de determinación del sexo en isópteros, en una especie de la familia Termopsidae (*Stolotermes victoriensis*) ha sido hallado excepcionalmente, un mecanismo de determinación del sexo de tipo XX/ X0, siendo el cromosoma X, univalente en el macho, el de mayor tamaño del cariotipo y submetacéntrico (Luykx 1990). Un sistema de este tipo es el que posee también *Cryptocercus punctulatus*, blatario presocial considerado como posible antecesor evolutivo de las termitas (Luykx 1983).

El mecanismo de determinación del sexo presente en la mayoría de las termitas es del tipo XX/ XY, donde generalmente no es posible distinguir los cromosomas sexuales por su morfología, tinción o apareamiento en la meiosis del macho.

Sin embargo, se han producido en este grupo de insectos diversos rearrreglos cromosómicos tales como fusiones céntricas y translocaciones recíprocas entre autosomas y cromosomas sexuales (principalmente el cromosoma Y), que dieron origen a complejos cromosómicos en forma de anillo o cadena linear restringidos a los machos, siendo éste el sexo heterogamético (Syren y Luykx 1977; Vincke y Tilquin 1978; Luykx y Syren 1979; Luykx 1990; Fontana 1990; Martins y Mesa 1995; Martins 1999).

Estas configuraciones restringidas a machos han sido interpretadas como el resultado de un mecanismo múltiple de cromosomas para la determinación del sexo, que se originó por una serie de translocaciones recíprocas o fusiones céntricas entre un sistema original X0 ó XY de machos y varios autosomas portando genes que determinan algunas características sexuales. Todos los cromosomas translocados forman un grupo ligado que es pasado, en disyunción alternativa, junto con el Y en el esperma determinante de machos. Los cromosomas homólogos sin las translocaciones son transmitidos con el X al esperma determinante de hembras (Fontana 1991). Con cada intercambio o fusión entre un cromosoma sexual y un autosoma, es creado un cromosoma neo- sexual (neo-Y o neo-X), los cuales han sido detectados hasta el momento en numerosas plantas y animales (Charlesworth *et al.* 2005).

La familia Kalotermitidae presenta las mayores variaciones en estos multivalentes sexuales, encontrándose trivalentes en algunas especies como *Cryptotermes brevis* (XYY), *C. cynocephalus* y *Bifiditermes improbus* (XXY) (Luykx 1990) y *Reticulitermes lucifugus* (XXX) (Fontana 1990).

Entre las especies que presentan los casos más complejos se halla *Neotermes fulvescens* ($2n= 40 \text{ ♂}$, 42 ♀), donde en la meiosis I del macho se observan 12 bivalentes autosómicos y dos cadenas lineares (A y B), con 9 y 7 cromosomas, respectivamente (Martins y Mesa 1995).

Dentro de Kalotermitidae, algunas especies analizadas presentan variaciones en la disposición de los cromosomas sexuales y en el número de translocaciones halladas, entre poblaciones con diferentes localizaciones geográficas, tal es el caso de *Incisitermes schwarzi* (Syren y Luykx 1977; Luykx y Syren 1979, 1981a; Luykx 1987), *Kalotermes approximatus* (Luykx y Syren 1979; Syren y Luykx 1981), *Reticulitermes lucifugus* (Fontana y Amorelli 1978; Fontana 1980; Fontana y Goldoni 1985) y *Kalotermes flavicollis* (Fontana 1982).

Se han realizado además hibridaciones experimentales entre diferentes razas cromosómicas de *K. approximatus*, obteniéndose descendientes híbridos con una cadena intermedia entre las dos colonias parentales, originada por translocaciones entre los cromosomas X, Y y autosomas (Luykx y Syren 1981 b).

En la familia Termitidae, la mayoría de las especies estudiadas hasta el momento, presentan un sistema múltiple de cromosomas sexuales $X_1X_2Y_1Y_2$ en machos y $X_1X_1X_2X_2$ en hembras, con formación de un anillo o cadena de cuatro cromosomas sexuales en la meiosis I del macho (Vincke y Tilquin 1978; Martins 1989, 1999).

A pesar de ser frecuentes entre los isópteros, estos multivalentes sexuales no se hallan presentes en todas las especies, y no parece existir relación entre la posición sistemática y la presencia o ausencia de los mismos. Así, dentro de un mismo género (*Cryptotermes*, *Incisitermes*, *Kalotermes*) existen especies que los poseen y otras que no (Luykx 1990).

Con respecto a la aplicación de técnicas de tinción diferencial, resultan aún escasas las especies de isópteros analizadas por estos métodos, que permiten una caracterización más detallada del cariotipo. La detección de los centrómeros y posibles bloques de heterocromatina (bandeo C), ha sido realizada en *R. lucifugus* y otras especies de no- Termitidae de Australia (Fontana y Goldoni 1985; Luykx 1990). La identificación de la región organizadora del nucleolo (banda NOR) ha sido aplicada también en *R. lucifugus* (Fontana y Goldoni 1986), así como en *K. flavicollis* (Fontana y Goldoni 1989; Goldoni y Fontana 1991), *Armitermes euamignathus* y *Embiratermes festivellus* (Martins 1989).

Los trabajos citados precedentemente se refieren principalmente a otras regiones zoogeográficas, pero acerca de especies sudamericanas, los únicos datos, hasta el momento, son los de Martins (1989, 1999) y Martins y Mesa (1995), para especies de Brasil.

Con respecto a las especies de isópteros citadas para Argentina (Torales *et al.* 2005), el único aporte corresponde a la comunicación de Godoy (2003) sobre los géneros *Aparatermes*, *Grigiotermes*, *Cornitermes* y *Procornitermes*.

El objetivo de este capítulo es el de aportar datos citogenéticos de las especies de Termitinae distribuidas en la Provincia de Corrientes y establecer comparaciones con datos provenientes de otras poblaciones previamente analizadas y de otras especies del grupo.

4.2- MATERIALES Y MÉTODOS.

4.2.1- Material Biológico.

Los ejemplares analizados correspondieron a cinco de las ocho especies de la subfamilia Termitinae citadas para la Provincia de Corrientes (Argentina) (Torales *et. al* 2005).

En la siguiente lista se detallan las especies y castas analizadas en cada caso:

- *Dihoplotermes inusitatus* Araujo, 1961: reproductores secundarios (ninfoides).
- *Microcerotermes strunckii* (Sørensen, 1884): reproductores alados.
- *Neocapritermes opacus* (Hagen, 1858): obreras.
- *Termes bolivianus* (Snyder, 1926): reproductores alados.
- *Termes saltans* (Wasmann, 1897): reproductores alados.

Las muestras se coleccionaron en diversas localidades de la Provincia de Corrientes, Argentina.

Los ejemplares fueron obtenidos de nidos epigeos o arbóreos o galerías subterráneas. Los reproductores alados sexualmente maduros, machos y hembras, se capturaron poco antes de la época de enjambamiento.

Los especímenes, vivos, fueron trasladados al laboratorio, donde se mantuvieron en cápsulas de Petri con sustrato de papel de filtro húmedo, a temperatura ambiente. Dentro de los 10 días posteriores al traslado, los ejemplares fueron disecados y se realizaron las preparaciones microscópicas.

El número de ejemplares analizados para cada especie varió entre 5 y 10. Luego de las disecciones, los ejemplares fueron fijados en solución FAA y conservados posteriormente en alcohol 80%.

Las muestras de las cuales procedían los isópteros disecados fueron determinadas taxonómicamente por la Lic. Gladis J. Torales y el Lic. Juan M. Coronel y depositadas en la colección de termitas (FACENAC) de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste.

4.2.2- Técnicas utilizadas.

Las preparaciones de reproductores, para estudios citológicos, fueron realizadas de acuerdo a la técnica de Luykx (1990), adaptación de la utilizada por Imai *et al.* (1977) para hormigas, que comprende las siguientes etapas:

- a) Disección de ejemplares vivos en citrato de sodio 0,45% para extracción de las gónadas, las cuales deben ser transferidas a un portaobjetos y mantenidas en esta solución por 10- 20'.
- b) Ecurrimiento lateral del exceso de citrato de sodio, adición de 10- 15 gotas de fijador 1 (ácido acético glacial: etanol absoluto: agua destilada, 3: 3: 4) y disociación del tejido con el auxilio de minucias.
- c) Agregado de 10- 15 gotas del fijador 2 (ácido acético glacial: etanol absoluto, 1: 1) durante 5- 15" y escurrimiento lateral.
- d) Inmediata inmersión del preparado en una jarra de Coplin con el fijador 3 (ácido acético glacial: etanol absoluto, 1: 3), por 10- 20'.
- e) Extracción de la preparación y agregado de 1- 2 gotas del fijador 4 (ácido acético glacial puro) sobre el material.
- f) Secado al aire.

La tinción de los preparados se realizó con Giemsa 3% en agua destilada, durante 20- 30', con posterior enjuague con agua de grifo y secado al aire.

En el caso de las obreras de *N. opacus*, dado que los individuos de esta casta poseen gónadas muy poco desarrolladas, se utilizaron para las preparaciones porciones de tejido provenientes del intestino medio, aplicándose la técnica de Martins (1989). El material fue obtenido disecando los ejemplares vivos en solución de citrato de sodio 0,45%, donde se mantuvo por 10- 15'. Sobre un portaobjetos, se adicionó al tejido orceína lacto- acética 1,5% y se colocó un cubreobjetos. Mediante la presión del preparado se logró la separación de las células. Luego de 15 horas se obtuvo el contraste adecuado para la toma de fotografías

Las preparaciones microscópicas fueron analizadas mediante observaciones con microscopio binocular, determinándose para cada especie analizada el número diploide (2n), el número de bivalentes (II) en la meiosis y el número y tipo de cromosomas sexuales, así como el mecanismo de determinación del sexo.

Las fotografías fueron tomadas con microscopio óptico Zeiss con equipo de microfotografía y película fotográfica de alto contraste (ASA 25 ó 50) y con cámara digital Samsung (8.1 megapíxeles).

4.3- RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

Los resultados obtenidos representan los primeros aportes a la caracterización citogenética de especies de Termitinae de Argentina. Se determinó por primera vez el número cromosómico del género *Dihoplotermes* (*D. inusitatus*) y de las especies *M. strunckii*, *T. bolivianus* y *T. saltans*, así como el mecanismo de determinación del sexo de estos taxa.

Para *D. inusitatus*, el número cromosómico registrado correspondió a $2n = 42$, observándose 19 bivalentes y la formación de un anillo de cuatro cromosomas sexuales (19 II + A IV) en la etapa de diacinesis en meiosis I de machos (Figs. 284- 285).

En la especie *M. strunckii* se verificó un número diploide de $2n = 42$, con formación de 19 bivalentes y un cuadrivalente en forma de anillo o cadena (19 II + A ó C IV) en la profase meiótica de machos (Figs. 286- 287). Estos resultados corresponden a los obtenidos para tres especies etiópicas del mismo género (*M. fuscotibialis*, *M. parvulus* y *Microcerotermes* sp. 2) por Vincke (1974). Este mismo autor, sin embargo, hace notar que existe heterogeneidad en el número cromosómico dentro de este género, ya que una de las especies por él analizadas (*Microcerotermes* sp. 1) registra un número diploide de $2n = 44$, poco frecuente en Termitidae .

El número cromosómico observado en *N. opacus* fue de $2n = 40$, en metafases mitóticas de células mesentéricas de obreras (Figs. 288- 289). En esta especie se reconocieron cromosomas acrocéntricos (en su mayoría), metacéntricos y submetacéntricos. En poblaciones de *N. opacus* procedentes del Estado de San Pablo (Brasil), fue detectado el mismo número cromosómico y la presencia de un cuadrivalente en forma de anillo o cadena en la meiosis I de machos (Martins 1999). Esta especie es otra de las pocas Termitidae analizadas hasta el momento, cuyo número

cromosómico difiere de $2n=42$.

Para las dos especies analizadas del género *Termes* (*T. bolivianus* y *T. saltans*), se ha establecido un número diploide de $2n=42$ y se ha comprobado la presencia de 19 bivalentes y un cuadrivalente sexual en la meiosis I del macho, que se dispone en forma de cadena o anillo (19 II + A ó C IV) (Figs. 290- 293). El análisis de la morfología cromosómica, ha permitido determinar la existencia de cromosomas submetacéntricos y acrocéntricos, pequeños en *T. saltans*. Estos resultados, en lo que a número cromosómico se refiere, coinciden con los obtenidos por Martins (1999), para la especie *T. nigrinus*, en material procedente del Estado de San Pablo, Brasil.

El número cromosómico de las especies analizadas resultó constante ($2n=42$), con excepción de *N. opacus*, lo cual evidencia uniformidad dentro del grupo analizado y semejanza con la mayoría de las Termitinae previamente analizadas (Vincke y Tilquin 1978; Martins 1999).

La morfología de los cromosomas corresponde, en general, a las características registradas previamente para Termitidae, aunque las observaciones realizadas no han permitido reconocer diferencias notables entre géneros y especies, como se ha evidenciado en otras especies neotropicales de esta familia (Martins 1999).

El mecanismo de determinación del sexo observado en todas las especies analizadas es del tipo $X_1X_2Y_1Y_2$ (en machos) y $X_1X_1X_2X_2$ (en hembras), con una asociación múltiple de cromosomas en la meiosis del macho, que forma un anillo cuadrivalente. En ocasiones, debido a una falla en la formación de los quiasmas o a una terminalización temprana entre X_1 e Y_1 , se observa una cadena lineal de cuatro cromosomas, en lugar del anillo.

Este mecanismo se habría originado a partir de translocaciones que modificaron el mecanismo primitivo de determinación del sexo del tipo XY, involucrando al cromosoma Y (Luykx y Syren 1979).

A pesar de las dificultades meióticas ocasionadas por las translocaciones heterocigóticas, en muchas especies de plantas e invertebrados se observan estos multivalentes meióticos estables. Estos sistemas de cromosomas neo- sexuales muestran, en todos los grupos en que se hallan presentes, algunas notables características comunes como la falta de recombinación en el sexo heterogamético y la degeneración genética del cromosoma, la cual comprende la desactivación o pérdida de la mayoría de los genes ligados a Y. Los cromosomas sexuales son frecuentemente heteromórficos, con el Y a menudo más pequeño que el X y constituido principalmente por heterocromatina (Charlesworth y Charlesworth 2005).

En termitas, casi la mitad de las especies analizadas poseen estos complejos de intercambio en los machos (Luykx 1987, 1990). En algunas especies, la longitud de las cadenas varía entre poblaciones, lo cual indicaría, sumado a su distribución taxonómica, que ellas no son el resultado de uno o algunos pocos rearrreglos en antecesores comunes, sino probablemente un proceso en marcha en la evolución del grupo (Gruetzner *et al.* 2006).

En el caso de Termitidae, el esquema hipotético propuesto por Martins (1999), indica que probablemente se produjo una translocación Y- autosoma en una especie basal de la familia (Fig. 294). Como resultado, por la distribución alternada X- Y de los cromosomas del cuadrivalente en anafase I, las gametas determinantes de machos portan todos los cromosomas Y con translocaciones.

La mayoría de las especies africanas y neotropicales de la familia Termitidae analizadas citogenéticamente presentan el mencionado mecanismo de determinación del sexo, así como el mismo número cariotípico básico, lo cual indicaría una antigua relación entre ambos grupos, previa a la división continental del Gondwana (Vincke y Tilquin 1978; Martins 1999).

La presencia de cadenas en especies relacionadas y la variación intraespecífica puede ser el resultado de procesos de variación o selección, o ambos. Podría inferirse que la tasa de rearrreglos cromosómicos ha sido acelerada en comparación con las especies que no los poseen, o que la habilidad de segregar cadenas exitosamente implica que los nuevos rearrreglos que incorporan cromosomas adicionales en la cadena son tolerados, en lugar de ser seleccionados en contra, como lo serían en otras especies (Gruetzner *et al.* 2006). En termitas, parecería haber evidencia de que operan ambos procesos, al menos en no- Termitidae (Luykx 1987).

También ha sido postulado que los cromosomas meióticos múltiples en animales podrían ser ligados al sexo, pero no estar directamente involucrados en la determinación del sexo, salvo en algunos grupos como mamíferos monotremas. La mayoría de los animales son ya heterocigotos para los cromosomas sexuales en el sexo heterogamético, de modo que la translocación de material genético en los cromosomas sexuales lleva a la formación de heterocigotas complejos. Sin embargo, las especies con cadenas ligadas al sexo generalmente tienen otras relacionadas sin cadenas, lo que sugiere fuertemente que los cromosomas neo- X y neo- Y, son incorporados a la cadena simplemente por azar, y no tendrían un rol primario en la determinación del sexo (Gruetzner *et al.* 2006).

Las razones que explican la múltiple aparición de este fenómeno, raro en otros casos, en un mismo orden de insectos, no son claras. Entre las posibilidades propuestas se incluyen posibles ventajas en los procesos de especiación y en la evolución de la eusocialidad de termitas.

El rol de estos multivalentes cromosómicos en los procesos de especiación animal ha sido considerado como fundamental por algunos autores, principalmente White (1978), para quienes la recombinación entre cromosomas con rearrreglos originaría gametas con duplicaciones o deficiencias, que impactan negativamente en el fitness de los heterocigotas y producen híbridos estériles. Sin embargo, este mecanismo no ha sido ampliamente aceptado por diversas dificultades, como su posible fijación sólo en poblaciones aisladas pequeñas y la creciente evidencia de que el aislamiento post- cigótico en animales es causado por genes, no por grandes rearrreglos cromosómicos (Coyne y Orr 1998).

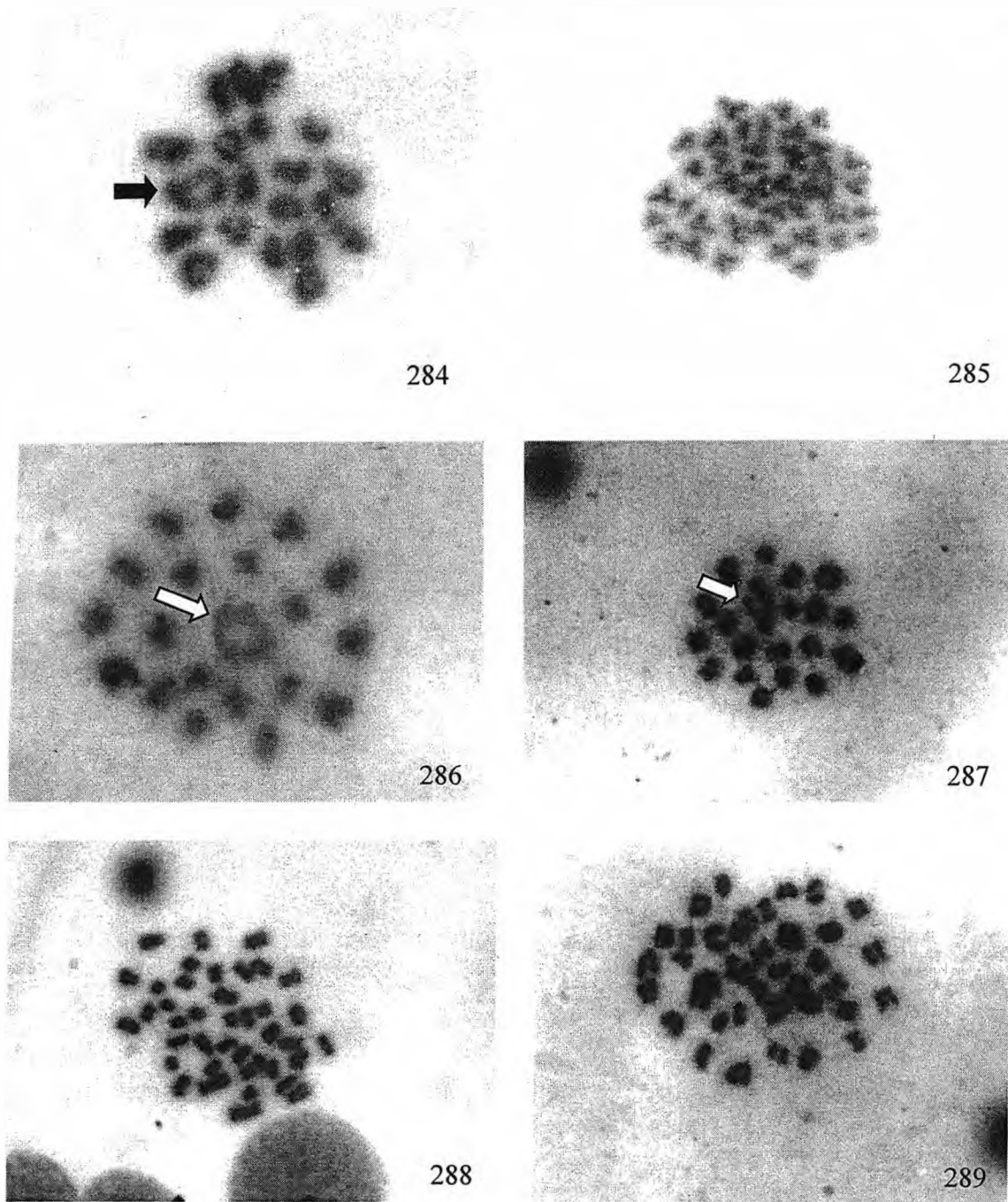
En los últimos años se ha dado nueva importancia al rol de estos rearrreglos en la especiación, pero a través de un mecanismo de reducción de la recombinación dentro y cerca de las regiones cromosómicas que sufrieron transposición. El nuevo modelo de especiación cromosómica (Rieseberg 2001; Navarro y Barton 2003), propone que los rearrreglos crean una barrera reproductiva semipermeable donde el flujo de genes está reducido para los cromosomas translocados pero no para colineares. De acuerdo a este modelo, el mecanismo por el cual estos rearrreglos participan en la especiación sería a través de la supresión de la recombinación y la extensión de los efectos de los genes de aislamiento ligados a regiones cromosómicas mucho mayores (Rieseberg 2001).

El posible rol del fenómeno de heterocigosis permanente de translocaciones ligadas al sexo, en la evolución de la eusocialidad de termites ha sido discutido por diversos autores y es aún incierto.

Se ha argumentado que la situación originada por estas translocaciones sería comparable al sistema haplodiploide de Hymenoptera (Luykx y Syren 1979; Lacy 1980, 1984). Sin embargo, debido a que se observan notables variaciones en el número de cromosomas involucrados en los multivalentes y una correlación genética, entre hermanos del mismo sexo, similar a la que existe en animales solitarios (Fontana 1980; Leinaas 1983), la validez de esta hipótesis no ha sido reconocida.

Por otra parte, se ha considerado que este sistema aumenta la uniformidad genética de la colonia reduciendo la recombinación en general, ya que muchos alelos y combinaciones de alelos pueden ser conservados a diferentes frecuencias entre miembros del mismo sexo, favoreciendo el reconocimiento y cooperación en la colonia (Rowell 1986).

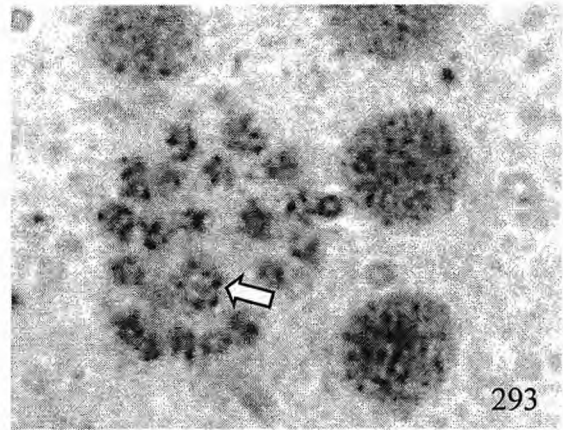
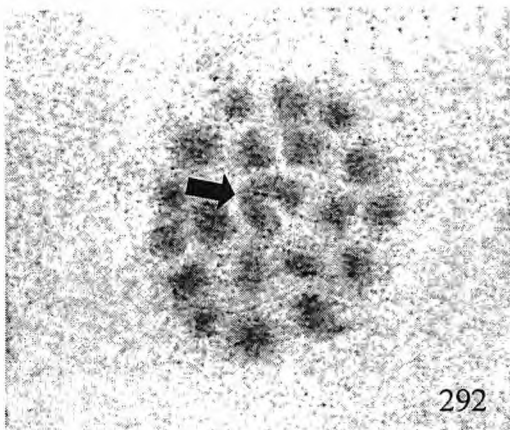
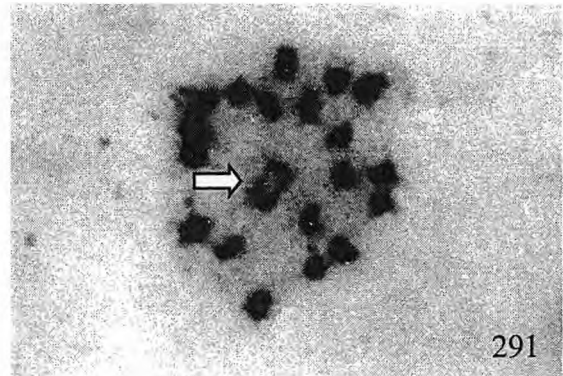
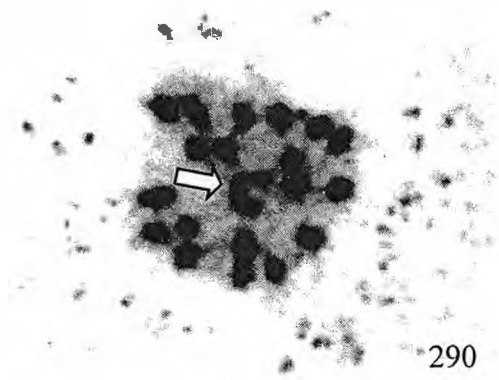
También se ha alegado que estas translocaciones servirían para el mantenimiento de heterocigosis estructural dentro de la colonia, ante la homocigosis genética producida por el sistema de reproducción endogámica que predomina en numerosas poblaciones, especialmente de no- Termitidae (Fontana 1991; Charlesworth y Wall 1999).



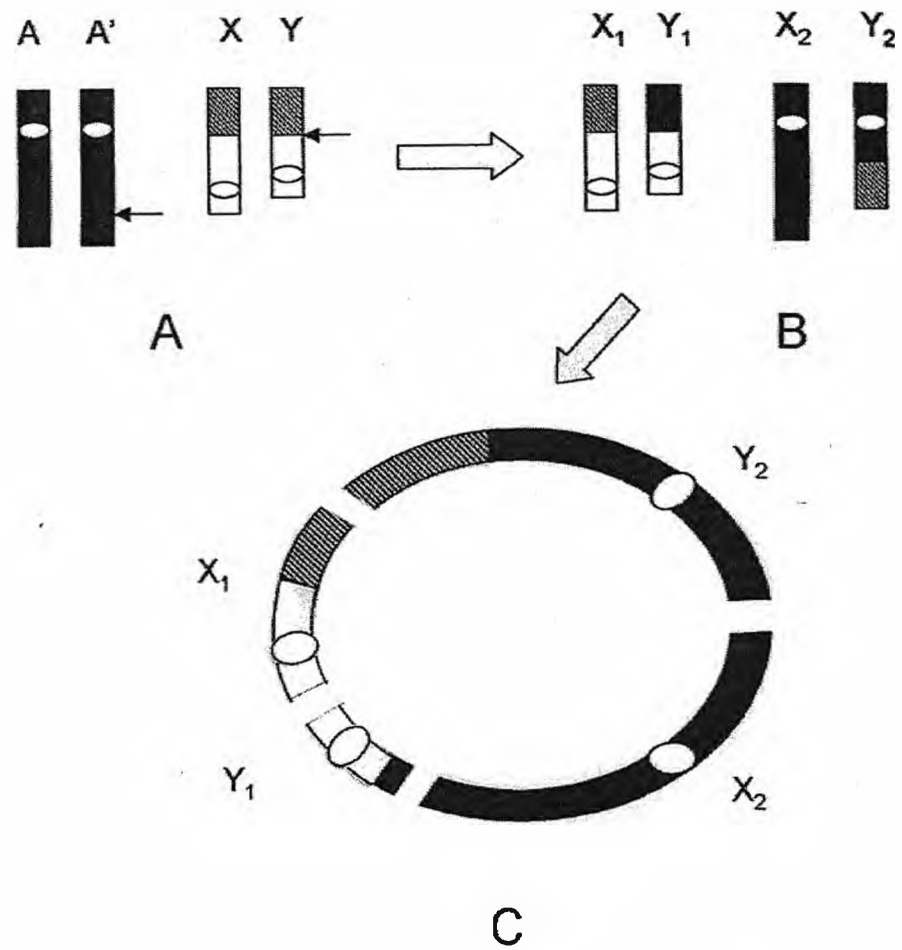
Figs. 284- 285: *D. inusitatus*, 284: diacinesis con $2n= 42$ y anillo de 4 cromosomas sexuales (flecha), 285: metafase II con $2n= 42$.

Figs. 286- 287: *M. strunckii*, 286: metafase I con 19 bivalentes y un anillo de 4 cromosomas sexuales (flecha), 287: metafase I con 19 bivalentes y una cadena lineal de 4 cromosomas sexuales (flecha).

Figs. 288- 289: *N. opacus*, metafases de células mesentéricas de obreras con $2n= 40$. Barra= 10 μm .



Figs. 290- 291: *T. bolivianus*, 290: diacinesis con $2n= 42$ y cadena de 4 cromosomas sexuales dispuestos en forma lineal (flecha), 291: diacinesis con $2n= 42$ y anillo de 4 cromosomas sexuales (flecha).
 Figs. 292- 293: *T. saltans*, 292: metafase I con 19 bivalentes y una cadena de 4 cromosomas sexuales (flecha), 293: metafase I con 19 bivalentes y un anillo de 4 cromosomas sexuales (flecha). Barra= 10 μm .



294

Fig. 294: Diagrama hipotético del posible mecanismo de evolución del sistema sexual XY/XX (A) al sistema X₁X₂Y₁Y₂/X₁X₂X₁X₂ (B) en Termitidae. C: Esquema del anillo cuadrivalente que se observa en la meiosis I de machos (modificado de Martins 1999).

Capítulo 5

Conclusiones

5- CONCLUSIONES.

- Las especies de Termitinae analizadas fueron asignadas a tres de los grupos alimentarios establecidos para isópteros (grupos II, III y IV), lo que evidencia el amplio rango de sustratos que consumen, con diversos grados de humificación.
- La clasificación de grupos alimentarios utilizada permitió, sólo en algunos casos, una adecuada diferenciación de las especies de Termitinae. Por ello, se propuso la subdivisión del grupo alimentario III, considerado basal para la familia, en base a las características de la placa molar, en un subgrupo III A con crestas molares cóncavas (*A. amifer* y *N. opacus*) y un subgrupo III B (*S. brevicornutus* y las tres especies del género *Termes*) con crestas molares muy reducidas.
- Entre las Termitinae analizadas, *M. strunckii* ha adquirido secundariamente la capacidad de digerir madera y *D. inusitatus* se ha especializado en el consumo de suelo mineral.
- Se estableció a *Dihoplotermes* como el primer género de Termitinae de la región neotropical incluido en el grupo alimentario IV, que comprende las verdaderas alimentadoras de suelo, con adaptaciones a la ingestión de sustratos altamente humificados.
- Se realizaron las primeras descripciones detalladas del tubo digestivo de obreras, soldados y reproductores para los géneros *Dihoplotermes*, *Neocapritermes* y

Spinitermes y se ampliaron las características de los géneros *Amitermes*, *Microcerotermes* y *Termes*.

- Se han detectado características comunes al tubo digestivo de todas las especies analizadas, como la estructura y ubicación del esófago; dilatación, simetría y ornamentación interna del buche; ornamentación interna de la válvula estomodeal; presencia y configuración del segmento mixto; número y disposición de los tubos de Malpighi; ubicación del tercer segmento proctodeal; ubicación longitudinal y modo de inserción de la válvula entérica; armadura interna con espinas mayores en el tercio distal y membrana entre pliegues sin espinas en la válvula entérica; tercer segmento proctodeal sin divertículos y estructura del recto.
- Las características diferenciales entre los grupos *Termes* y *Amitermes* correspondieron al divertículo proximal del mesenterón, al punto de finalización de la porción mesentérica del segmento mixto, al modo de unión de los tubos de Malpighi, al número de asas del colon y a la armadura de la válvula rectal.
- La característica diferencial de las tres especies del género *Termes* residió en la ornamentación del proventrículo, que presentó tubérculos cónicos en las columnas de los pliegues.
- Se establecieron además las siguientes características particulares para cada especie:
 - *A. amifer*: menor índice Mo/A, ubicación de la ornamentaciones y número similar de espinas en todos los pliegues de la válvula entérica, tercer segmento

-
- proctodeal subdividido, mayor porcentaje proctodeal, espinas largas en el colon.
- *D. inusitatus*: armadura proventricular reducida, válvula entérica en ángulo mayor con respecto al eje del cuerpo, simetría bilateral y pliegues parcialmente esclerotizados en la válvula entérica, tercer segmento proctodeal menos dilatado.
 - *M. strunckii*: pulvilos proventriculares más largos, mayores valores de los índices Mo/A y C/H, estructura de la porción mesentérica del segmento mixto, mayor dilatación del primer segmento proctodeal, válvula entérica con armadura muy leve, tercer segmento proctodeal con ornamentaciones internas.
 - *N. opacus*: mesenterón corto, porción mesentérica del segmento mixto fuertemente bilobada, válvula entérica con simetría tri- radial, largas espinas en el tercer segmento proctodeal.
 - *S. brevicornutus*: espinas triangulares en los pliegues del proventrículo, menor valor del índice C/H, menor número de espinas en la válvula entérica, división del tercer segmento proctodeal.
 - *T. saltans*: menores valores porcentuales del proctodeo en individuos de las tres castas.
- La disposición “in situ” del tubo digestivo y la configuración de los órganos presentaron mayores semejanzas entre obreras y soldados, que con reproductores de cada especie, probablemente debido a que los individuos de las dos primeras castas ingieren alimentos sólidos.

- El proctodeo representó el mayor porcentaje de la longitud total del tubo digestivo en obreras y soldados de todas las especies pero, en reproductores, el mayor valor correspondió al estomodeo.
- Las medidas de la mayoría de los órganos fueron mayores en obreras que en soldados, en seis de las ocho especies analizadas.
- En reproductores, algunos órganos presentaron menor longitud (buche, tercer segmento proctodeal) o dilatación (primer segmento proctodeal) con respecto a las obreras de cada especie. Por el contrario, la esclerotización de la armadura proventricular fue mayor y se registró además la presencia de largas espinas en la ornamentación interna del tercer segmento proctodeal en reproductores de todas las especies.
- En *M. strunckii* (grupo alimentario II), el gran desarrollo de la armadura proventricular, la dilatación del primer y tercer segmento proctodeal y el proctodeo poco desarrollado se han reconocido como características relacionadas con el consumo de alimentos duros como madera no degradada.
- En *N. opacus* (grupo III A) se observaron características intestinales variables, algunas relacionadas con el consumo de sustratos poco humificados y otras con la ingestión de suelo, lo cual se debe probablemente a la variedad de sustratos alimentarios consumidos por esta especie.

- Tanto en *A. amifer* (grupo III A) como en *S. brevicornutus* (grupo III B), se han consignado algunas características relacionadas a la alimentación de sustratos blandos como un valor bajo del índice C/H, la subdivisión del tercer segmento proctodeal, entre otras.
- La configuración intestinal mostró, en algunas de las especies analizadas, características relacionadas con los sustratos consumidos, pero en otras, como las tres del género *Termes*, las configuraciones intestinales resultaron similares pese a que los alimentos ingeridos son diferentes en cada una de ellas.
- Los porcentajes de la longitud del proctodeo con respecto a la longitud total del tubo digestivo y el número de divertículos proctodeales, no se hallaron en relación con los grupos alimentarios asignados.
- Las Termitinae analizadas constituyen, en base a los resultados de los estudios citogenéticos realizados, un grupo relativamente uniforme en cuanto su número cromosómico y mecanismo de determinación del sexo. La morfología cromosómica concuerda en general con otros autores, pero no se han podido reconocer diferencias notables entre géneros y especies.
- El fenómeno de translocaciones permanentes ligadas al sexo, ha sido y continúa siendo debatido, tanto por su origen y mecanismos en que se produce, como por su rol en la determinación del sexo y su posible influencia en la evolución de la eusocialidad de termites.

Bibliografía

BIBLIOGRAFIA

- Baccetti, B. 1962. Ricerche sull'ultrastruttura dell'intestino degli insetti. III. Il mesentero ed il colon nell'operaio di *Reticulitermes lucifugus* Rossi. *Symposia Genet. Biol. Ital.* 11: 230- 255.
- Banerjee, B. 1957. Haploid chromosome numbers in the testis of the termite king *Odontotermes redemanni*. *Current Science* 26: 288- 289.
- Barsotti, R. y A. Costa Leonardo. 2000 a. Morfologia do tubo digestivo nos cupins *Heterotermes tenuis* (Hagen) e *Coptotermes havilandi* Holmgren (Isoptera, Rhinotermitidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 17 (1): 205- 212.
- Barsotti, R. y A. Costa Leonardo. 2000 b. Ultramorphology of the gizzard in *Heterotermes tenuis* (Hagen) and *Coptotermes havilandi* Holmgren (Isoptera, Rhinotermitidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 44 (3-4): 85- 90.
- Bedo, D.G. 1987. Undifferentiated sex chromosomes in *Mastotermes darwiniensis* Froggat (Isoptera; Mastotermitidae) and the evolution of eusociality in termites. *Genome* 29: 76- 79.
- Benkert, J.M. 1930. Chromosome number in the male of the first form reproductive caste of *Reticulitermes flavipes* Kollar. *Journal of the Pennsylvania Academy of Science* 4: 97- 99.
- Benkert, J.M. 1933. Comparison of the chromosomes of the soldier and the king of *Reticulitermes flavipes* Kollar. *Journal of the Pennsylvania Academy of Science* 7: 121- 122.

-
- Bignell, D. 1994. Soil- feeding and gut morphology in higher termites (pp. 131- 157). *En:* Hunt, J. y C. Nalepa (eds.), *Nourishment and Evolution in Insect Societies*. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Bignell, D. 2000. Introduction to Symbiosis (pp.189 – 208). *En:* Abe, T.; D. Bignell y M. Higashi (eds.), *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Bignell, D.; H. Oskarsson y J. Anderson. 1980. Specialization of the hindgut wall for the attachment of symbiotic micro- organisms in a termite *Procupitermes aburiensis* (Isoptera, Termitidae, Termitinae). *Zoomorphology* 96: 103- 112.
- Bignell, D.; H. Oskarsson; J. Anderson y P. Ineson. 1983. Structure, microbial associations and function of the so- called “mixed segment” of the gut in two soil- feeding termites, *Procupitermes aburiensis* and *Cubitermes severus* (Termitidae, Termitinae). *Journal of Zoology* 201: 445- 480.
- Bignell, D. y P. Eggleton. 1995. On the elevated intestinal pH of higher termites (Isoptera: Termitidae). *Insectes Sociaux* 42, 57- 69.
- Bignell, D. y P. Eggleton. 2000. Termites in ecosystems (pp. 363- 388). *En:* Abe, T.; D. Bignell y M. Higashi (eds.), *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Bitsch, C. y C. Noirot. 2002. Gut characters and phylogeny of the higher termites (Isoptera: Termitidae). A cladistic analysis. *Annales de la Société Entomologique de France* 38 (3): 201- 210.
- Boutton, T.; M. Arshad y L. Tieszen. 1983. Stable isotope analysis of termite food habits in East African grasslands. *Oecologia* 59:1-6.

-
- Brauman, A.; D. Bignell e I. Tayasu. 2000. Soil- feeding termites: biology, microbial associations and digestive mechanisms (pp. 233- 260). *En: Abe, T.; D. Bignell y M. Higashi (eds.), Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Breznak, J. A. 2000. Ecology of prokaryotic microbes in the guts of wood- and litter- feeding termites (pp. 209- 232). *En: Abe, T.; D. Bignell y M. Higashi (eds.), Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Brune, A. 1998. Termite guts: the world's smallest bioreactors. *TIBTECH* 16: 16- 21.
- Charlesworth, D. y B. Charlesworth. 2005. Sex chromosomes: Evolution of the weird and wonderful. *Current Biology* 15 (4): 129- 131.
- Charlesworth, B. y J. Wall. 1999. Inbreeding, heterozygote advantage and the evolution of neo-X and neo-Y sex chromosomes. *Proceedings of the Royal Society B Biological Science* 266: 51- 56.
- Charlesworth, D.; B. Charlesworth y G. Marais. 2005. Steps in the evolution of heteromorphic sex chromosomes. *Heredity* 95: 118- 128.
- Clément, J. L. 1977. Caryotypes des *Reticulitermes* français. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 284: 2355- 2357.
- Constantino, R. 1991. Termites (Insecta, Isoptera) from the lower Japurá River, Amazonas State, Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia* 7(2):189- 224.
- Constantino, R. 1994. A new genus of Nasutitermitinae with mandibulate soldiers from tropical North America (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology* 25 (2): 285-294.

-
- Constantino, R. 1995. Revision of the Neotropical termite genus *Syntermes* Holmgren (Isoptera: Termitidae). *The University of Kansas Science Bulletin* 55 (13): 455-518.
- Constantino, R. 1997. Morphology of the digestive tube of *Macuxitermes triceratops* and its phylogenetic implications (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). *Sociobiology* 30 (2): 225- 230.
- Constantino, R. 1998. Description of a new *Planicapritermes* from Central Amazonia, with notes on the morphology of the digestive tube of the *Neocapritermes-Planicapritermes* group (Isoptera: Termitidae: Termitinae). *Sociobiology* 32 (1): 109- 118.
- Constantino, R. 1999. Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 40 (25): 387- 448.
- Constantino, R.; J. Liotta y B. Giacosa. 2002. A reexamination of the systematic position of *Amitermes brevicorniger*, with the description of a new genus (Isoptera, Termitidae, Termitinae). *Sociobiology* 39 (3): 453- 463.
- Costa- Leonardo, A. 1995. Morphology of the digestive tube in the termite *Serritermes serrifer* (Isoptera, Serritermitidae). *Naturalia* 20: 31- 44.
- Coyne, J.A. y H. A. Orr. 1998. The evolutionary genetics of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 353: 287- 305.
- Czolij, R.; M. Slaytor; P. Veivers y R. O'Brien. 1984. Gut morphology of *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae). *International Journal of Insect Morphology and Embriology* 13: 337- 355.
- Davies, R. G. 2002. Feeding group responses of a Neotropical termite assemblage to rain forest fragmentation. *Oecologia* 133: 233- 242.

- Deligne, J. 1966. Caractères adaptatifs au régime alimentaire dans la mandibule des termites (Insectes, Isoptères). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 263: 1323- 1325.
- Deligne, J. 1971. Morphologie du tube digestif et affinités systematiques du genre *Tuberculitermes* (Isopteres, Termitinae). *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines* 84: 184-190.
- Deligne, J. 1999. Functional morphology and evolution of a carpenter's plane-like tool in the mandibles of termite workers (Insecta, Isoptera). *Belgian Journal of Zoology* 129 (1): 201- 218.
- de Souza, O. y V. K. Brown. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology* 10: 197- 206.
- Donovan, S. 2002. A morphological study of the enteric valves of the Afrotropical Apicotermitinae (Isoptera: Termitidae). *Journal of Natural History* 36: 1823- 1840.
- Donovan, S.; D. Jones; W. Sands y P.Eggleton. 2000. Morphological phylogenetics of termites (Isoptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 467- 513.
- Donovan, S.; P.Eggleton y D. Bignell. 2001. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecological Entomology* 26: 356- 366.
- Eggleton, P. 2000. Global patterns of termite diversity (pp. 25- 52). En: Abe, T.; D. Bignell y M. Higashi (eds.), *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Eggleton, P. 2001. Termites and trees: a review of recent advances in termite phylogenetics. *Insectes Sociaux* 48: 187- 193.

-
- Eggleton, P. y D. Bignell. 1995. Monitoring the response of tropical insects to changes in the environment: troubles with termites (pp. 473- 497). *En*: Harrington, R. y N.E. Stork (eds.), *Insects in a Changing Environment*. Academic Press, London.
- Eggleton, P. y I. Tayasu. 2001. Feeding groups, lifetypes and the global ecology of termites. *Ecological Research* 16 (5): 941–960.
- Eggleton, P.; P. Williams y K. Gaston. 1994. Explaining termite global richness: productivity or history? *Biodiversity and Conservation* 3: 318- 330.
- Eggleton, P.; D. Bignell; W. Sands; B. Waite; T. Wood y J. Lawton. 1995. The species richness of termites (Isoptera) under differing levels of forest disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 11: 85-98.
- Eggleton, P.; D. Bignell; W. Sands; N. Mawdsley; J. Lawton; T. Wood y N. Bignell. 1996. The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 351:51– 68.
- Eggleton, P.; R. Homathevi; D. Jeeva ; D. Jones ; R. Davies y M. Maryati. 1997. The species richness and composition of termites (Isoptera) in primary and regenerating lowland dipterocarp forest in Sabah, east Malaysia. *Ecotropica* 3: 119- 128.
- Engel, M.S. y K. Krishna. 2004. Family-Group Names for Termites. *American Museum Novitates* 3432: 1- 9.
- Fontana, F. 1980. Interchange complexes in Italian populations of *Reticulitermes lucifugus* Rossi (Isoptera: Rhinotermitidae). *Chromosoma* (Berl.), 81: 169 - 175.

-
- Fontana, F. 1982. Cytological analysis of the chromosome complement of *Kaloterme flavicollis* Fabr. (Isoptera: Kalotermitidae). The sex determining mechanism. *Cytologia*, 47: 147- 152.
- Fontana, F. 1990. Restriction of chromosome interchanges to males of *Reticulitermes lucifugus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Cytobios* 63: 91- 94.
- Fontana, F. 1991. Multiple reciprocal chromosomal translocations and their role in the evolution of sociality in termites. *Ethology, Ecology and Evolution, Special Issue* 1: 15- 19.
- Fontana, F. y M. Amorelli. 1975. Chromosome complement of *Kaloterme flavicollis* Fabr. (Isoptera: Kalotermitidae). *Bollettino di Zoologia* 42: 99- 100.
- Fontana, F. y M. Amorelli. 1978. Chromosomal translocation in 2 Italian populations of *Reticulitermes lucifugus* (Rossi) (Insecta, Isoptera: Rhinotermitidae). *Experientia* 34: 708- 709.
- Fontana, F. y D. Goldoni. 1985. The structure of an interchange chain of four chromosomes in *Reticulitermes lucifugus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Genetica* 66: 89- 91.
- Fontana, F. y D. Goldoni. 1986. Actinomycin D effects on termite chromosomes: induction of high resolution banding patterns with silver staining in mitotic stages. *Stain Technology* 61 (6): 361- 366.
- Fontana, F. y D. Goldoni. 1989. Silver staining patterns in mitotic and meiotic chromosomes of *Kaloterme flavicollis* Fabr. (Insecta: Kalotermitidae). *Cytobios* 58: 19- 23.
- Fontes, L.R. 1985. Potentialities of the appearance of the worker gut *in situ* for the identification of Neotropical genera of Apicotermitinae (Isoptera, Termitidae). *Annals of Entomology* 3 (2): 1- 6.

-
- Fontes, L.R. 1986. Two new genera of soldierless Apicotermatinae from the Neotropical region (Isoptera, Termitidae). *Sociobiology* 12: 285- 297.
- Fontes, L.R. 1987 a. Morphology of the alate and worker mandibles of the soil- feeding nasute termites (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) from the Neotropical Region. *Revista Brasileira de Zoologia* 3: 503- 532.
- Fontes, L.R. 1987 b. *Cupins Neotropicais da subfamilia Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae). Morfologia do soldado e das mandibulas do alado e operario, Anatomia do tubo digestivo do operario e Filogenia dos generos.* Tese de Doutoramento, Universidade de Sao Paulo. Sao Paulo, Brasil. 141 pp.
- Fontes, L.R. 1992. Key to the genera of New World Apicotermatinae (Isoptera: Termitidae) (pp. 242- 248). *En: Quintero, D. y A. Aiello (eds.), Insects of Panama and Mesoamerica. Selected studies.* Oxford University Press.
- Fontes, L.R. 1998. Novos aditamentos ao “Catálogo dos Isoptera do Novo Mundo”, e uma filogenia para os gêneros neotropicais de Nasutitermitinae (pp. 309- 412). *En: Fontes, L.R. y E. Berti- Filho (eds), Cupins: O desafio do conhecimento.* FEALQ. Piracicaba, Brasil.
- Godoy, M.C. 2003. Número cromosómico y mecanismo de determinación del sexo en cuatro especies de Termitidae (Insecta, Isoptera) de la provincia de Corrientes (Argentina). *FACENA* 19: 143- 147.
- Godoy, M.C. 2004. Gut Structure of Two Species of the Neotropical Genus *Tauritermes* Krishna (Isoptera, Kalotermitidae). *Neotropical Entomology* 33 (2): 163- 167.
- Godoy, M.C. y G.J. Torales. 1993. Morfología del tubo digestivo de obreras del género *Termes* (Isoptera: Termitidae) de la Región Neotropical. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 52 (1- 4): 123- 132.

- Godoy, M.C. y G.J. Torales. 1996. Morfología del tubo digestivo de obreras de *Heterotermes longiceps* (Isoptera: Rhinotermitidae, Heterotermitinae). *Biociencias* 4 (2): 31- 40.
- Godoy, M. y G. Torales. 1999 a. Modificaciones del sistema digestivo y de la cadena ganglionar de tres Termitidae (Isoptera) neotropicales. Estudio comparado de hembras jóvenes y reinas fisogástricas. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 58 (3- 4): 181- 188.
- Godoy, M.C. y Torales G.J. 1999 b. Importancia taxonómica de la válvula entérica del género *Grigiotermes* (Isoptera: Termitidae, Apicotermatinae). *FACENA* 15: 19– 23.
- Goldoni, D. y F. Fontana. 1991. Localization of silver positive structures in mitotic and meiotic chromosomes of *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) (Isoptera, Kalothermitidae), *Ethology, Ecology and Evolution Special Issue* 1: 25–27.
- Grassé, P. P. 1982. L'appareil digestif (pp. 177- 225). En: Grassé, P. P. (ed.) *Termitologia*. Vol. I. Masson, Paris.
- Grassé, P. y C. Noirot. 1954. *Apicotermes arquieri*: ses constructions, sa biologie. Considerations generales sur la sous famille des Apicotermatinae nov. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Biologie Animale* 16 (11): 345- 388.
- Gruetzner, F.; T. Ashley; D. Rowell y J. Marshall Graves. 2006. How did the platypus get its sex chromosome chain? A comparison of meiotic multiples and sex chromosomes in plants and animals. *Chromosoma* 115: 75- 88.
- Holmgren, N. 1909. Termitenstudien, 1. Anatomische Untersuchungen. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 44: 1- 215.

- Holt, J.A. y M. Lepage. 2000. Termites and soil properties (pp. 389 – 408). *En: Abe, T.; D. Bignell y M. Higashi (eds.), Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology.* Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Howse, P.E. y J.-L. Clément. 1981. *Biosystematics of social insects.* Academic Press, London.
- Imai, H.T.; R.H. Crozier y R.W. Taylor. 1977. Karyotype evolution in Australian ants. *Chromosoma* 59: 341- 393.
- Inoue, T.; O. Kitade; T. Yoshimura e I. Yamaoka. 2000. Symbiotic associations with protists (pp. 275- 288). *En: Abe, T.; D. Bignell y M. Higashi (eds.), Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology.* Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Johnson, R.A. 1979. Configuration of the digestive tube as an aid to identification of worker Termitidae (Isoptera). *Systematic Entomology* 4: 31- 38.
- Kambhampati, S.; K.M. Kjer y B.L. Thorne. 1996. Phylogenetic relationship among termite families based on DNA sequence of mitochondrial 16S rRNA gene. *Insect Molecular Biology* 5: 229- 238.
- Kambhampati, S. y P. Eggleton. 2000. Taxonomy and phylogeny of termites (pp. 1- 24). *En: Abe T., D.E. Bignell y M. Higashi (eds), Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology,* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Kovoor, J. 1959. Anatomie du tractus intestinal dans le genre *Microcerotermes* (Silvestri) (Isoptera, Termitidae). *Bulletin de la Societe Zoologique de France* 84: 445- 457.
- Kovoor, J. 1969. Anatomie comparée du tube digestif des Termites. II- Sous- famille des Nasutitermitinae. *Insectes Sociaux* 16: 195- 233.

- Kovoor, J. 1971. Anatomie comparée du tube digestif des Termites. III- Sous- famille des Macrotermitinae. *Insectes Sociaux* 18: 49- 70.
- Kudo, T.; M. Ohkuma; S. Moriya y K. Ohtoko. 1998. Molecular phylogenetic identification of the intestinal anaerobic microbial community in the hindgut of the termite, *Reticulitermes speratus*, without cultivation. *Extremophiles* 2: 155-161.
- Lacy, R. 1980. The evolution of eusociality in termites: a haplodiploid analogy? *The American Naturalist* 116 : 449- 451.
- Lacy, R.C. 1984. The evolution of termite sociality: Reply to Leinaas. *The American Naturalist* 123 (6): 876-879.
- Lanteri, A. A. y M. M. Cigliano (eds.). 2005. *Sistemática Biológica: Fundamentos Teóricos y Ejercitaciones*. EDULP, Colección Naturales, La Plata.
- Lavelle, P. ; D. Bignell y M. Lepage. 1997. Soil function in a changing world : the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33: 159- 193.
- Lebrun, D. 1985. Structures digestives et regimes alimentaires des termites. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 2: 43- 44.
- Lebrun, D. y A. Lequet. 1985. Relations entre le régime alimentaire et la structure du gésier des termites. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* 7 (3): 126- 139.
- Leinaas, H.P. 1983. A haplodiploide analogy in the evolution of termite sociality? Reply to Lacy. *The American Naturalist* 116: 449- 451.
- Lepage, M.; L. Abbadie y A. Mariotti. 1993. Food habits of sympatric termite species (Isoptera, Macrotermitinae) as determined by stable carbon isotope analysis in a Guinean savanna (Lamto, Côte d'Ivoire). *Journal of Tropical Ecology* 9:303– 311.
- Light, S.F. 1938. Parthenogenesis in termites. *Anatomical Record Supplement* 72: 102.

-
- Luykx, P. 1983. X0:XX sex chromosomes and Robertsonian variation in the autosomas of the wood-roach *Cryptocercus punctulatus* (Dyctyoptera: Blattaria: Cryptocercidae). *Annals of the Entomological Society of America* 76 (3): 518- 522.
- Luykx, P. 1987. Variation in sex- linked interchange heterozygosity in the termite *Incisitermes schwarzi* Banks (Insecta: Isoptera) on the island of Jamaica. *Genome* 29: 319- 325.
- Luykx, P. 1990. A cytogenetic survey of 25 species of lower termites from Australia. *Genome* 33: 80- 88.
- Luykx, P. y R. Syren. 1979. The cytogenetics of *Incisitermes schwarzi* and other Florida termites. *Sociobiology* 4: 191- 210.
- Luykx, P. y R. Syren. 1981 a. Multiple sex- linked reciprocal translocations in a termite from Jamaica. *Experientia* 37: 819- 820.
- Luykx, P. y R. Syren. 1981 b. Experimental hybridization between chromosomal races in *Kaloterme approximat*us, a termite with extensive sex- linked translocation heterozygosity. *Chromosoma* 83: 563- 573.
- Luykx, P.; D. Nickle y B. Crother. 1990. A morphological, allozymic and karyotypic assessment of the phylogeny of some lower termites (Isoptera: Kalotermitidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 92 (3): 385- 399.
- Martegani, M. y G. Torales. 1994. Aportes al conocimiento del tubo digestivo de obreras del *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 53 (1-4): 9-20.
- Martins, V.G. 1989. *Citogenética e evolução cromossômica de espécies neotropicais de termitas (Isoptera, Insecta)*. Tese de Doutorado em Ciências Biológicas

-
- (Zoologia). Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, UNESP, Brasil. 95 p.
- Martins, V.G. 1999. Karyotype evolution in the Termitidae (Isoptera). *Sociobiology* 34: 395- 405.
- Martins, V.G. y A. Mesa. 1995. Two permanent linear chains of sex chromosomes in *Neotermes fulvescens* and karyotypes of two other neotropical Kalotermitidae species (Insecta, Isoptera). *Genome* 38: 958- 967.
- Martius, C. 1994. Diversity and ecology of termites in Amazonian forests. *Pedobiologia* 38: 407- 428.
- Martius, C.; W. Tabosa; A.G. Bandeira; W. Amelung. 1999. Richness of termite genera in a semi-arid region (Sertão) in NE Brazil (Isoptera). *Sociobiology* 33(3): 357- 365.
- Mathews, A.G. 1977. *Studies on Termites from the Mato Grosso State, Brazil*. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, Brasil.
- Miller, L. 1991. A revision of the *Termes-Capritermes* branch of the Termitidae in Australia (Isoptera: Termitidae). *Invertebrate Taxonomy* 4: 1147- 1282.
- Miura, T.; K. Maekawa; O. Kitade; T. Abe y T. Matsumoto. 1998. Phylogenetic relationships among subfamilies in higher termites (Isoptera: Termitidae) based on Mitochondrial COII gene sequences. *Annals of the Entomological Society of America* 91 (5): 515- 523.
- Moraes, L., R. Camargo y A. Costa-Leonardo. 1990. Anatomy of the digestive tube of imagoes of *Cornitermes cumulans* and *Ruptitermes* sp. (Isoptera, Termitidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 19(1): 95- 99.
- Nalepa, C.; D. Bignell y C. Bandi. 2001. Detritivory, coprophagy, and the evolution of digestive mutualisms in Dictyoptera. *Insectes Sociaux* 48: 194- 201.

-
- Navarro, A. y N. Barton. 2003. Chromosomal speciation and molecular divergence – accelerated evolution in rearranged chromosomes. *Science* 300: 321- 324.
- Nel, A.; T. de K. Van Der Linde y H. Hewitt. 1987. Anatomy and histology of the alimentary canal of the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen) (Isoptera: Hodotermitidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 50 (2): 493- 511.
- Noirot, C. 1992. From wood- to humus- feeding: an important trend in termite evolution (pp. 107- 119). En: Billen, J. (ed.), *Biology and Evolution of Social Insects*. Leuven University Press, Leuven (Belgium).
- Noirot, C. 1995. The gut of termites (Isoptera). Comparative anatomy, systematics, phylogeny. I. Lower termites. *Annales de la Société Entomologique de France* 31: 197- 226.
- Noirot, C. 2001. The gut of termites (Isoptera). Comparative anatomy, systematics, phylogeny. II- Higher termites (Termitidae). *Annales de la Société Entomologique de France* 37 (4): 431- 471.
- Noirot, C. y J. Kovoov. 1958. Anatomie comparée du tube digestif des termites. I.Sous - famille des Termitinae. *Insectes Sociaux* 5: 439 - 471.
- Noirot C. y C. Noirot-Timothee. 1969. The digestive system (pp. 49- 88). En: Krishna, K. y F.M. Weesner (eds.), *Biology of Termites*. Academic Press, New York.
- Platania, E. 1938. Ricerche sulla struttura del tubo digerente di *Reticulitermes lucifugus* (Rossi) con particular riguardo alla natura, origine, et funzione della peritrofica. *Archivio Zoologico Italiano* 25: 297- 328.

-
- Primanda, A.; P. Eggleton y N. MacLeod. 2005. Worker mandible shape and feeding groups in termites. *Seminar Nasional MIPA 2005*, S3B- 33. FMIPA Universitas Indonesia Depok.
- Rieseberg, L. 2001. Chromosomal rearrangements and speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (7): 351- 358.
- Roisin, Y. 1995. Humivorous nasute termites (Isoptera: Nasutitermitinae) from the Panama Canal area. *Belgian Journal of Zoology* 125: 283- 300.
- Rowell, D. 1986. Complex sex- linked fusion heterozygosity and its role in the evolution of social behaviour. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 28: 168- 170.
- Sands, W. 1965. A revision of the termite subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) from the Ethiopian Region. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology Supplement* 4, 172 pp.
- Sands, W. 1972. The soldierless termites of Africa (Isoptera, Termitidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology Supplement* 18, 244 pp.
- Sands, W. 1992. The termite genus *Amitermes* in Africa and the Middle East. *NRI Bulletin* 51: 1 - 140.
- Sands, W.A. 1998. *The Identification of Worker Castes of Termite Genera from Soils of Africa and the Middle East*. CAB International, Oxford, UK.
- Sherman, P. 1979. Insect chromosome number and eusociality. *Am. Nat.* 113 (6): 925- 935.
- Slaytor, M.; P. Veivers y N. Lo. 1997. Aerobic and anaerobic metabolism in the higher termite *Nasutitermes walkeri* (Hill). *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 27 (4): 291-303.

-
- Sleaford, F.; D. Bignell y P. Eggleton. 1996. A pilot analysis of gut contents in termites from the Mbalmayo Forest Reserve, Cameroon. *Ecological Entomology* 21: 279-288.
- Stevens, N. 1905. Studies in spermatogenesis. *Carnegie Institution of Washington Monograph Series* 36: 1- 33.
- Sutherland, J. 1934. Notes on the histology of the alimentary canal in some Australian termites. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 47: 1- 13.
- Syren, R. y P. Luykx. 1977. Permanent Segmental Interchange Complex in the Termite *Incisitermes schwarzi*. *Nature* 226: 167- 168.
- Syren, R. y P. Luykx. 1981. Geografic Variation of Sex-linked Translocation Heterozygosity in the Termite *Kaloterme approximat* Snyder (Insecta: Isoptera). *Chromosoma* (Berl.) 82: 65- 88.
- Tayasu, I.; T. Abe; P. Eggleton y D. Bignell. 1997. Nitrogen and carbon isotope ratios in termites: an indicator of trophic habit along the gradient from wood-feeding to soil-feeding. *Ecological Entomology* 22 (3): 343–351.
- Tayasu, I.; T. Inoue; L.R. Miller; A. Sugimoto; S. Takeichi y T. Abe. 1998. Confirmation of soil-feeding termites (Isoptera; Termitidae; Termitinae) in Australia using stable isotope ratios. *Functional Ecology* 12 (4): 536– 542.
- Tokuda, G.; H. Watanabe; T. Matsumoto y H. Noda. 1997. Cellulose digestion in the wood-eating higher termite, *Nasutitermes takasagoensis* (Shiraki): distribution of cellulases and properties of endo-beta-1,4-glucanase. *Zoological Science* 14(1): 83-93.

- Torales, G.J. 1998. Isoptera (pp. 48-66). *En*: Coscarón, S. y J.J. Morrone (Dir.), *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos, una Perspectiva Biotaxonómica*. Ediciones Sur, La Plata, Argentina.
- Torales, G.J. 2002. Termites as Structural Pests in Argentina. *Sociobiology* 40 (1): 191 – 206.
- Torales, G.J.; E. R. Laffont; M.O. Arbino y M.C. Godoy. 1997. Primera lista faunística de los isópteros de la Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 56 (1-4): 47- 53.
- Torales, G.J.; E.R. Laffont; M.C. Godoy y J.M. Coronel. 2005. Update on taxonomy and distribution of Isoptera from Argentina. *Sociobiology* 45 (3): 853- 886.
- Uys, V. 1994 a. A systematic revision of the genus *Lepidotermes* Sjoestedt (Isoptera: Termitidae). *Entomology Memoir* 90: 1 - 53.
- Uys, V. 1994 b. *Batillitermes monachus* (Isoptera, Termitidae, Termitinae), a new genus and species from southern Africa. *African Entomology* 2: 53- 56.
- Vincke, P. 1974. Chromosome Numbers in Termitidae (Isoptera). *Current Science* 43 (21): 698- 699.
- Vincke, P. y J. Tilquin. 1978. A sex- linked ring quadrivalent in Termitidae (Isoptera). *Chromosoma* 67: 151- 158.
- Weesner, F.M. 1969. The reproductive system (pp. 125- 160). *En*: Krishna, K. y F.M. Weesner (eds.), *Biology of Termites*. Academic Press, New York.
- White, M. J. 1978. *Modes of Speciation*. W.H. Freeman & Co., San Francisco, CA.
- Wilcken, C.F. y C. Raetano. 1998. Atualidades no controle de cupins em florestas de eucalipto (pp. 173- 186). *En*: Fontes, L. y Berti Filho, E. (eds.). *Cupins. O desafio do conhecimento*. FEALQ, Piracicaba.

Wood, T.G. 1978. Food and feeding habits of termites (pp.55- 80). *En: Brian, M. (ed.), Production ecology of ants and termites*. Cambridge University Press, New York & London.

Wood, T.G. 1988. Termites and the soil environment. *Biology and fertility of Soils* 6: 228-236.