



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura

“Hábitos alimentarios y preferencias de consumo de maderas en termitas de la subfamilia Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) distribuidas en el Nordeste Argentino.”

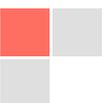


Lic. Etcheverry Clara

DIRECTORA: Dra. Liliana Diodato

CO-DIRECTORA: Dra. María Celina Godoy

Corrientes, 2016



Dedico esta Tesis a mi padre quien con el ejemplo me inculcó los valores de trabajo y estudio.

A Facundo, Delfina y Felipe por la paciencia y el apoyo constante, pero sobre todo por ser quienes me impulsan a seguir adelante.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi directora Dra. Liliana Diodato por haber aceptado dirigirme y colaborar con la redacción de este trabajo.

A mi co-directora Dra. María Celina Godoy Guglielmone porque, más allá de los aspectos formales de la dirección, me brindó todo el apoyo y constante estímulo para terminar la Tesis.

A los Dres. Enrique Rafael Laffont y el Dr. Juan Manuel Coronel, quienes no solamente compartieron mucho tiempo colaborando con la realización del trabajo, sino también por todos los momentos compartidos, aconsejando y acompañándome siempre.

A la Lic. Giovana Annoni, por la ayuda incondicional durante todas las etapas de la elaboración, pero fundamentalmente por la sincera amistad.

A todo el equipo de la cátedra Biología de los Invertebrados por la paciencia y cariño durante el día a día.

A los amigos y colegas que de alguna forma estuvieron ayudándome para realizar distintos aspectos de este trabajo.

INDICE

RESUMEN	I
ABSTRACT	IX
CAPÍTULO I: <i>Introducción</i>	1
Objetivos de la Tesis	8
CAPÍTULO II: <i>Configuración del tubo digestivo y morfología mandibular de obreras de la subfamilia Nasutitermitinae y Syntermitinae</i>	
<i>Introducción</i>	9
<i>Materiales y Métodos</i>	11
Material biológico	11
Caracteres analizados	12
Metodología	17
Análisis de datos	18
<i>Resultados</i>	18
Configuración del tubo digestivo	18
Mandíbulas	22
<i>Discusión</i>	24
<i>Tablas</i>	28
<i>Figuras</i>	31
CAPITULO III: <i>Análisis del contenido intestinal de termitas de la subfamilia Syntermitinae y Nasutitermitinae</i>	
<i>Introducción</i>	47
<i>Materiales y Métodos</i>	49
Material biológico	49
Metodología	50
Análisis de Datos	51
<i>Resultados</i>	51
Nasutitermitinae	52
Syntermitinae	53
<i>Discusión</i>	55
<i>Tablas</i>	63
<i>Figuras</i>	65

CAPITULO IV: Consumo de maderas de importancia económica en el NE argentino por las termitas *Cortaritermes fulviceps*, *Nasutitermes aquilinus* y *Nasutitermes corniger*.

<i>Introducción</i>	69
<i>Materiales y Métodos</i>	72
Material biológico	72
Bioensayos	72
Análisis de Datos	73
<i>Resultados</i>	74
<i>Discusión</i>	77
<i>Tablas</i>	84
<i>Figuras</i>	87
CAPÍTULO V: Conclusiones	91
BIBLIOGRAFÍA	94

RESUMEN

A nivel mundial, los isópteros revisten especial importancia desde el punto de vista ecológico y económico. En general, actúan como descomponedores del material vegetal y en el reciclaje de nutrientes, operando en algunos casos como especies claves y como indicadores de calidad de hábitat. Este grupo de insectos se alimenta de materiales ligno-celulósicos en diferentes grados de descomposición y su alimento determina el rol ecológico que cumplen en los ecosistemas, de allí la importancia de identificar los sustratos consumidos a fin de reconocer e interpretar los procesos en que participan. Existen varias clasificaciones de las termitas en relación sus hábitos alimentarios, en las cuales los caracteres morfológicos y aspectos ecológicos determinan grupos más o menos definidos. Una de las clasificaciones más ampliamente aceptada propone una división en cuatro grupos alimentarios (I, II, III y IV), relacionando caracteres de la morfología externa y anatomía interna de las obreras con su contenido intestinal. Por otro lado, si bien la clasificación de termitas en grupos alimentarios se considera importante para estudios ecológicos, tales grupos no alcanzarían para determinar precisamente la composición del alimento consumido por cada especie ni para establecer límites netos entre diferentes tipos de dieta. En cambio, el análisis de contenido intestinal es considerado uno de los métodos más eficientes para precisar los sustratos alimentarios consumidos.

Por otro lado, los organismos xilófagos resultan considerablemente peligrosos porque pueden producir graves daños en maderas urbanas y en particular, las actividades de las termitas sobre viviendas y otras estructuras de madera ocasionan notables impactos económicos en todas las regiones donde se hallan presentes.

Varias especies del género *Nasutitermes* son capaces de dañar madera de construcciones y en Argentina han sido reportadas como plagas de construcciones tres especies de este género. A pesar de su importancia económica, son escasos los análisis de consumos de maderas y preferencias alimentarias de las termitas perjudiciales a construcciones en nuestro país, o que podrían resultar plagas urbanas potenciales.

En este marco, el objetivo general de la Tesis fue ampliar el conocimiento de los hábitos nutricionales de termitas de las subfamilias Nasutitermitinae y Syntermitinae, con énfasis en las especies distribuidas en el NEA. Para ello, se analizaron diversos caracteres morfo- anatómicos de obreras a fin de establecer su correspondencia con los ítems alimentarios consumidos, detectados mediante el análisis del contenido intestinal, e inferir los grupos tróficos a que pertenecen estas especies. Asimismo, se analizó el consumo de maderas y las preferencias alimentarias de tres especies de Nasutitermitinae perjudiciales a edificaciones en la región.

El material biológico analizado comprendió, para los análisis de los caracteres morfo-anatómicos del tubo digestivo, caracteres mandibulares y examen de contenido intestinal, seis especies de termitas de la subfamilia Nasutitermitinae: *Nasutitermes rotundatus*, *N. corniger*, *Cortaritermes fulviceps*, *Constrictotermes cyphergaster* y *Diversitermes diversimiles* y cinco de la subfamilia Syntermitinae: *Procornitermes striatus*, *Embiratermes festivellus*, *Syntermes obtusus*, *Cornitermes cumulans* y *Labiatermes laticephalus*. Se analizaron ejemplares de la casta de obreras, debido a que es la única casta capaz de obtener alimentos crudos o inalterados, en contraposición a los soldados y reproductores que reciben alimentos parcialmente elaborados. Para evaluar las preferencias alimentarias, se trabajó con individuos vivos de tres especies de Nasutitermitinae frecuentes en el NEA y que

han sido reportada como perjudiciales a edificaciones urbanas y rurales de la región: *Nasutitermes aquilinus*, *N. corniger* y *C. fulviceps*.

Se analizaron 22 caracteres morfológicos externos e internos de obreras, considerados como significativamente asociados con las variaciones en el contenido intestinal, para lo cual se realizaron disecciones del tubo digestivo y mandíbulas de obreras de cada especie. Además, se examinó el contenido del tercer segmento proctodeal, el cual fue diluido y homogeneizado con agua destilada y colocado en una cámara cuentaglobulos o hemocitómetro. El contenido se analizó bajo microscopio binocular y se tomaron fotografías digitales, en las cuales se identificó la presencia de los diversos ítems alimentarios.

Las preferencias alimentarias sobre maderas se evaluaron mediante bioensayos de laboratorio en los que se ofrecieron simultáneamente a cada colonia seleccionada, cuatro especies de maderas de uso frecuente en construcciones urbanas y mobiliarios en la zona. Las maderas utilizadas en las experiencias fueron dos especies exóticas (*Eucalyptus grandis* y *Pinus elliottii*) y dos especies indígenas (*Prosopis alba* y *Patagonula americana*). Se cortaron bloques de 2 x 2 x 10 cm que se secaron en estufa a 105 °C durante 5 h, se pesaron con balanza de precisión, se humedecieron con un aspersor con agua destilada y se colocaron en los recipientes de experimentación. Se seleccionaron a campo nidificaciones de *N. aquilinus*, *N. corniger* y *C. fulviceps* que fueron medidas, extraídas y trasladadas al laboratorio en recipientes plásticos. En el bioterio, los nidos se colocaron en contenedores de vidrio y las colonias se mantuvieron sin suministro de alimentos durante 48 horas, antes de cada ensayo. Al cabo de 14 días de oferta de las maderas, se retiraron los bloques para su evaluación cuantitativa y cualitativa.

La dentición mandibular y los caracteres intestinales mostraron notables variaciones entre géneros y especies de Nasutitermitinae y Syntermitinae, algunas

de las cuales se relacionaron con el tipo de dieta. Se identificaron diferentes patrones morfológicos, según las afinidades en la configuración intestinal de cada género o especie. Así, se incluyeron en el patrón *Syntermes* a *P. striatus*, *E. festivellus*, *S. obtusus*, *C. cumulans* y *L. laticephalus*. Por su parte, en el patrón *Nasutitermes* quedaron reunidas *N. rotundatus*, *N. corniger*, *C. fulviceps*, *V. heteropterus*, *C. cyphergaster* y *D. diversimiles*.

Entre los principales caracteres morfo- anatómicos observados en el tubo digestivo de las termitas analizadas se destacaron el proventrículo con armadura interna bien desarrollada en todas las especies y con grado variable de esclerotización y desarrollo de los pliegues longitudinales; la unión proventrículo- mesenterón sin divertículos salvo en *P. striatus*; el segmento mixto con una prolongación mesentérica única en diez de las especies con excepción de *C. cumulans* donde fue doble; los cuatro túbulos de Malpighi ubicados en la unión mesenterón- proctodeo en nueve especies excepto en *D. diversimiles* y en *V. heteropterus* donde se insertaron proximalmente a esta unión; el primer segmento proctodeal muy largo y con dilatación variable; la ornamentación quitinosa interna de la válvula entérica con simetría bilateral y características diferenciales entre especies tanto en el número, tamaño y disposición de los pliegues como de las espinas observadas en cada caso; el tercer segmento proctodeal dilatado sin divertículos y de morfología variable y el colon tubular y largo en casi todas las especies salvo *P. striatus* donde fue relativamente corto.

El desarrollo de los dientes apicales y marginales, así como las longitudes de los bordes mandibulares y los valores del índice de la mandíbula izquierda permitieron diferenciar las especies analizadas. La morfología de las placas molares de la mandíbula derecha también varió entre las diferentes especies analizadas. *E. festivellus* y *L. laticephalus* mostraron placas cóncavas y sin crestas transversales,

en tanto que en las dos *Nasutitermes* y *C. fulviceps* se reconocieron crestas prominentes y numerosas sobre la placa molar plana. En *C. cumulans*, *P. striatus*, *S. obtusus*, *C. cyphergaster*, *V. heteropterus* y *D. diversimiles* se registraron placas molares cóncavas pero con crestas marcadas.

Las variables del tubo digestivo y de las mandíbulas permitieron, mediante el Análisis de Componentes Principales, separar a las especies de Nasutitermitinae y Syntermitinae diferenciando los dos grupos taxonómicos y ordenando a las especies según la posición que ocupan a lo largo del gradiente de humificación o degradación del alimento ingerido.

El análisis del contenido intestinal de las obreras permitió determinar con precisión los ítems alimentarios ingeridos y las frecuencias en que los mismos se hallaron en cada especie, diferenciándolas entre sí, salvo en el caso de las dos *Nasutitermes* en que los ítems y proporciones de consumo coincidieron. Otras dos termitas (*L. laticephalus* y *D. diversimiles*) consumieron los mismos ítems, pero éstos se detectaron en diferentes proporciones. El número de ítems ingeridos por cada especie varió entre solo dos categorías en *C. cumulans* hasta cinco tipos de sustratos diferentes en *S. obtusus*, *L. laticephalus* y *D. diversimiles*. Algunos ítems como el material vegetal en descomposición y los fragmentos de tejido vegetal resultaron frecuentes en la mayoría de las especies en tanto que otros como los poros germinativos e hifas de hongos, granos de polen, sílice y fibras vegetales lignificadas se hallaron restringidos a algunas de ellas. Los registros de esta Tesis confirman las observaciones previas acerca de los sustratos alimentarios consumidos por algunas de las especies analizadas pero en otros casos son nuevos aportes o plantean interrogantes por no haberse detectado los ítems esperados. Estas observaciones, sumadas a los resultados del análisis de agrupamiento, sugieren que las asignaciones de especies a diferentes grupos alimentarios no

permiten establecer precisiones sobre la dieta o los sustratos consumidos por cada una. El grupo alimentario II, tal como ha sido definido, agrupó a un conjunto heterogéneo de especies en cuanto a los sustratos consumidos. El presente estudio de contenido intestinal permitió detectar la diversidad y superposición parcial de dietas entre diferentes especies, brindando datos más certeros y detallados sobre los ítems ingeridos por cada una de ellas. Se registraron correlaciones significativas entre los ítems consumidos y algunos caracteres morfológicos como el desarrollo de las crestas de la placa molar, el sitio de unión de los túbulos de Malpighi, el ancho del segmento mixto en su punto más angosto y la longitud relativa de los pliegues columnares del proventrículo en relación al cinturón pulvilar.

Los bioensayos de laboratorio referidos a preferencias alimentarias permitieron determinar que todas las maderas ofrecidas fueron consumidas por *C. fulviceps*, *N. aquilinus* y *N. corniger*, por lo que ninguna de ellas se consideró resistente o no palatable. Se registraron diferencias significativas en el consumo total de maderas ($F= 10,1017$; $p < 0,05$) debido a que *N. corniger* presentó consumos notablemente mayores que las otras dos termitas, que no mostraron diferencias significativas entre sí. Los mayores valores de pérdida de masa correspondieron, para *C. fulviceps*, a las dos maderas autóctonas (*P. americana* y *P. alba*), en tanto que las dos maderas exóticas (*E. grandis* y *P. elliotii*) fueron las más consumidas por *N. aquilinus*. *N. corniger* se alimentó en mayor medida de piezas de *E. grandis* (exótica) y *P. alba* (nativa). En algunas piezas de *E. grandis* el porcentaje de pérdida de masa superó el 95% de su valor inicial, es decir que fueron casi totalmente consumidas por *N. corniger*. No se registraron correlaciones significativas entre los consumos y las propiedades físicas de las maderas ofrecidas, aunque sí con la humedad relativa del ambiente para *N. aquilinus*. En cuanto al análisis cualitativo de los bioensayos realizados, el 48,33% de las piezas de madera

mostraron signos evidentes de ataque de termitas, variando la intensidad de los daños de leves a fuertes. Si bien todas las maderas fueron visitadas por obreras y soldados de las tres especies, al cabo de algunos días las obreras concentraron su alimentación en las maderas de su preferencia, donde las frecuencias de daños fueron mayores. Las diferencias observadas entre las maderas ofrecidas en las frecuencias de niveles de ataque según la escala cualitativa, no fueron significativas para *C. fulviceps* ni para *N. aquilinus* pero sí para *N. corniger* con valores más elevados en *E. grandis* y *P. alba*.

De acuerdo a los resultados obtenidos en este trabajo de Tesis, pudo concluirse que los caracteres morfo- anatómicos intestinales y mandibulares analizados permitieron separar claramente las subfamilias Nasutitermitinae y Syntermitinae y confirmaron por primera vez, en base a pruebas estadísticas, la relevancia de estos caracteres para la diferenciación de grupos taxonómicos de termitas. Además, se aportaron descripciones novedosas y se detectaron características como la relación longitud de columnas/ pulvilos del proventrículo que están significativamente asociadas a los hábitos alimentarios y resultan de importancia para este tipo de estudios.

A través del análisis del contenido intestinal, se pudo comprobar que las características morfológicas mandibulares y del tubo digestivo se relacionaron con la dieta particular de cada especie, que comprendió el consumo de material vegetal en distintos grados de descomposición. Esta diferenciación les permite a las diferentes especies de termitas de una comunidad, evitar la competencia interespecífica, aprovechando al máximo los recursos disponibles.

Con respecto a las preferencias alimentarias, se concluyó que las cuatro especies de maderas regionales pueden considerarse susceptibles en distinto grado

al ataque de termitas. *C. fulviceps* y *N. aquilinus*, de acuerdo a las moderadas tasas de consumo observadas, resultarían posibles plagas urbanas ocasionales, mientras que *N. corniger* confirmó su categoría de plaga estructural severa en la región.

ABSTRACT

At the global level, termites are particularly important from the ecological and economical point of view. In general, they act as decomposers of the plant material and participate in the recycling of nutrients, operating in some cases as key species and as indicators of habitat quality. This group of insects feed on ligno-cellulosic materials in different decomposition stages and their food determines the ecological role they play in ecosystems. So, it is very important to identify the substrates consumed in order to recognize and interpret the processes in which they participate. There are several classifications of termites in relation to their feeding habits, in which the morphological characters and ecological aspects determine more or less defined groups. One of the most widely accepted classifications proposes a division into four feeding groups (I, II, III and IV), relating characteristics of the external morphology and internal anatomy of the workers with their intestinal contents. On the other hand, although the classification of termites in feeding groups is considered important for ecological studies, such groups would not reach to determine precisely the composition of the food consumed by each species or to establish net limits between different types of diet. In contrast, the analysis of intestinal content is considered one of the most efficient methods to specify the feeding substrates consumed.

On the other hand, xylophagous organisms are very dangerous because they can cause serious damages in urban woods and in particular the activities of termites on houses and other wooden structures cause remarkable economic impacts in all the regions where they are present. Several species of the genus *Nasutitermes* are capable of damaging construction wood. In Argentina, three species of this genus have been reported as building plagues. Despite their

economic importance, analyzes of wood consumption and feeding preferences of termites damaging buildings in our country or of those that could be potential urban pests are scarce.

In this context, the general objective of the thesis was to expand the knowledge of the nutritional habits of termites of the subfamilies Nasutitermitinae and Syntermitinae, with emphasis on the species distributed in the NEA. For this purpose, different morphological and anatomical characteristics of workers were analyzed in order to establish their correspondence with the food items consumed, detected by the analysis of the intestinal contents, and to infer the feeding groups to which these species belong. Also, wood consumption and feeding preferences of three Nasutitermitinae species harmful to buildings in the region were analyzed.

The biological material analyzed for the morphological and anatomical characteristics of the digestive tube, mandibular characters and examination of intestinal contents included six species of termites from the Nasutitermitinae subfamily: *Nasutitermes rotundatus*, *N. corniger*, *Cortaritermes fulviceps*, *Constrictotermes cyphergaster* and *Diversitermes diversimiles* and five from the Syntermitinae subfamily: *Procornitermes striatus*, *Embiratermes festivellus*, *Syntermes obtusus*, *Cornitermes cumulans* and *Labiotermes laticephalus*. Specimens of the worker caste were analyzed, because it is the only caste capable of obtaining raw or unaltered foods, as opposed to soldiers and reproductives that receive partially processed food. To evaluate the feeding preferences, living individuals of three Nasutitermitinae species frequent in the NEA and previously reported as harmful to urban and rural buildings in the region were tested: *Nasutitermes aquilinus*, *N. corniger* and *C. fulviceps*.

Twenty two external and internal morphological characters of workers, considered as significantly associated with variations in the intestinal contents were analyzed through dissections of the digestive tube and worker mandibles of each species. In addition, the content of the third proctodeal segment was examined. It was diluted and homogenized with distilled water and placed in a hemocytometer chamber. The intestinal contents were analyzed under a binocular microscope and digital photographs were taken, in which the presence of the various food items was identified.

Feeding preferences were evaluated by laboratory bioassays in which four species of wood frequently used in urban constructions and furniture in the area were offered simultaneously to each selected colony. The woods used in the experiments were two exotic species (*Eucalyptus grandis* and *Pinus elliottii*) and two indigenous species (*Prosopis alba* and *Patagonula americana*). Blocks (2 x 2 x 10 cm) were cut and dried in an oven at 105 ° C for 5 h, weighed with precision scale, moistened with a sprinkler with distilled water and placed in the experiment vessels. Nests of *N. aquilinus*, *N. corniger* and *C. fulviceps* were selected in the field, measured, extracted and transferred to the laboratory in plastic containers. In the bioterium, the nests were placed in glass containers and the colonies were left without food for 48 hours, before each test. After 14 days of wood supply, the blocks were removed for quantitative and qualitative evaluation.

Mandibular dentition and intestinal traits showed remarkable variations between genera and species of Nasutitermitinae and Syntermitinae, some of which were related to the diet. Different morphological patterns were identified, depending on the affinities in the intestinal configuration of each genus or species. Thus, in the *Syntermes* pattern were included *P. striatus*, *E. festivellus*, *S. obtusus*,

C. cumulans and *L. laticephalus*. On the other hand, in the *Nasutitermes* pattern, *N. rotundatus*, *N. corniger*, *C. fulviceps*, *V. heteropterus*, *C. cyphergaster* and *D. diversimiles* were grouped.

Among the main morpho-anatomical characters observed in the digestive tube of the analyzed termites were the proventriculus with well developed internal armature in all the species and with variable sclerotization degree and development of the longitudinal folds; the proventriculus-mesenteric junction without diverticula except in *P. striatus*; the mixed segment with a single mesenteric extension in ten of the species except *C. cumulans* where it was double; the four Malpighian tubules located in the mesenteric- proctodeal junction in nine species except *D. diversimiles* and *V. heteropterus* where they were inserted proximally to this union; the first proctodeal segment very long and with variable dilatation; the internal chitinous ornamentation of the enteric valve with bilateral symmetry and differential characteristics between species in the number, size and arrangement of the folds as well as the spines observed in each case; the third proctodeal segment dilated without diverticula and variable morphology and the tubular and long colon in almost all species except *P. striatus* where it was relatively short.

The development of the apical and marginal teeth, as well as the length of the mandible borders and the values of the left mandible index allowed differentiating the analyzed species. The morphology of the molar plates of the right mandible also varied among the different species analyzed. *E. festivellus* and *L. laticephalus* showed concave plates and transverse ridges, whereas in the two *Nasutitermes* and *C. fulviceps* prominent and numerous ridges were recognized on the flat molar plate. In *C. cumulans*, *P. striatus*, *S. obtusus*, *C. cyphergaster*, *V.*

heteropterus and *D. diversimiles* concave molar plates with marked ridges were recorded.

The variables of the digestive tube and the mandibles allowed, through Principal Component Analysis, to separate the species of Nasutitermitinae and Syntermitinae by differentiating the two taxonomic groups and ordering the species according to the position they occupy along the humification or degradation gradient of the ingested food.

The analysis of the intestinal content of workers allowed determining with precision the food items ingested and the frequencies in which they were found in each species, differentiating them from each other, except in the case of the two *Nasutitermes* in which the items and proportions of consumption coincided. Two other termites (*L. laticephalus* and *D. diversimiles*) consumed the same items, but these were detected in different proportions. The number of items ingested by each species varied from only two categories in *C. cumulans* to five different types of substrates in *S. obtusus*, *L. laticephalus* and *D. diversimiles*. Some items such as decomposing plant material and plant tissue fragments were common in most species, while others such as germinative pores and fungal hyphae, pollen grains, silica and lignified plant fibers were found to be restricted to some of them. The records of this thesis confirm the previous observations about the feeding substrates consumed by some of the analyzed species, but in other cases they are new contributions or raise questions because the expected items have not been detected. These observations, coupled with the results of the clustering analysis, suggest that species assignments to different feeding groups do not allow for accuracy in the diet or substrates consumed by each of them. Feeding group II, as currently defined, grouped a heterogeneous set of species in terms of

the substrates consumed. The present study of intestinal contents allowed detecting the diversity and partial overlap of diets between different species, providing more accurate and detailed data on the items ingested by each of them. Significant correlations were observed between the items consumed and some morphological characters such as the development of the molar plate ridges, the attachment site of the Malpighian tubules, the width of the mixed segment at its narrowest point and the relative length of the columnar folds of the proventriculus in relation to the pulvilar belt.

The laboratory bioassays referred to feeding preferences allowed to determine that all the types of wood offered were consumed by *C. fulviceps*, *N. aquilinus* and *N. corniger*, so that none of them were considered resistant or non palatable. There were significant differences in total wood consumption ($F = 10.1017$, $p < 0.05$) because *N. corniger* showed significantly higher consumptions than the other two termites, which showed no significant differences between them. The highest values of mass loss corresponded to the two native woods (*P. americana* and *P. alba*) for *C. fulviceps*, while the two exotic woods (*E. grandis* and *P. elliottii*) were the most consumed by *N. aquilinus*. *N. corniger* fed to a greater extent on pieces of *E. grandis* (exotic) and *P. alba* (native). In some pieces of *E. grandis* the percentage of mass loss exceeded 95% of its initial value that is to say that they were almost totally consumed by *N. corniger*. There were no significant correlations between the consumptions and the physical properties of the woods offered, although with the relative humidity of the environment for *N. aquilinus*. According to the qualitative analysis of the bioassays, 48.33% of the pieces of wood showed obvious signs of termite attack, varying the intensity of the damages from light to intense. Although all the woods were visited by workers and

soldiers of the three species, after a few days the workers concentrated their feeding in the woods of their preference, where the damage frequencies were higher. The differences observed between the woods offered in the frequencies of attack levels according to the qualitative scale were not significant for *C. fulviceps* nor for *N. aquilinus* but for *N. corniger* with higher values in *E. grandis* and *P. alba*.

According to the results obtained in this thesis, it was concluded that the analyzed intestinal and mandible morpho-anatomical characters allowed to clearly separate the subfamilies Nasutitermitinae and Syntermitinae and confirmed for the first time, based on statistical tests, the relevance of these characters for the differentiation of taxonomic groups of termites. In addition, novel descriptions were provided and features such as the length ratio of proventriculus column/ pulvilli that were significantly associated with feeding habits were found to be important for this type of studies.

Through the analysis of the intestinal content, it was verified that the mandible and digestive tube morphological characteristics were related to the particular diet of each species, which included the consumption of vegetal material in different decomposition degrees. This differentiation allows the different species of termites in a community to avoid interspecific competition, taking full advantage of available resources.

With regard to feeding preferences, it was concluded that the four species of regional woods may be considered susceptible to termite attack at variable degrees. *C. fulviceps* and *N. aquilinus*, according to the moderate consumption rates observed, would be considered as occasional urban pests, while *N. corniger* confirmed its category of severe structural pest in the region.



CAPITULO I



INTRODUCCIÓN

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

Las termitas son insectos que viven en sociedades complejas formadas por cientos a millones de individuos morfo- fisiológicamente diferentes. El grupo, incluido muchos años dentro del orden Isoptera y actualmente en el orden Blattodea, cuenta con más de 3.100 especies descritas, de las cuales aproximadamente 550 fueron registradas en la región Neotropical (Krishna *et al.* 2013). De todas las familias que componen el orden, en Argentina se han citado alrededor de 100 especies pertenecientes a las familias Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Stolotermitidae y Termitidae (Torales y Fontes 2008; Torales *et al.* 2008, Godoy *et al.* 2015). En el Nordeste argentino, la familia Termitidae es la que se encuentra mejor representada. De las ocho subfamilias que la componen, Apicotermitinae, Nasutitermitinae, Syntermitinae y Termitinae, son las más frecuentes en esta región (Torales *et al.* 2008, Constantino 2011). Es de destacar que en los últimos años se generalizó la aceptación de la propuesta de subdivisión de la subfamilia Nasutitermitinae en dos grupos, por lo que varias de las especies comprendidas en el Plan de Tesis pasaron a la nueva subfamilia Syntermitinae (Engel y Krishna 2004; Bordereau *et al.* 2011; Rocha *et al.* 2012; Rocha y Constantini 2015). Considerando estas novedades taxonómicas, se incluyeron ambas subfamilias en el desarrollo de esta investigación, enriqueciendo los estudios referentes a las especies locales de Syntermitinae y las comparaciones entre ambos grupos.

La subfamilia Nasutitermitinae se caracteriza por presentar soldados “nasutis” que pueden ser monomórficos, dimórficos o trimórficos, con marcadas adaptaciones morfológicas para la defensa química de la colonia, tales como

un gran desarrollo de la glándula frontal, la cabeza alargada en un tubo frontal, rostro o naso con un orificio de abertura estrecho y la presencia de mandíbulas vestigiales (Constantino y Carvalho 2011, Rocha *et al.* 2012, Krishna *et al.* 2013). Dentro de esta subfamilia se reconocen dos grupos: el grupo *Nasutitermes* y el grupo *Subulitermes*. El primero reúne a especies que se alimentan de madera y tejidos vegetales sanos o en distintos grados de descomposición y construyen nidos arbóreos o epigeos con cartón vegetal o suelo; mientras que en el segundo se agrupan especies humívoras, con nidos subterráneos o que viven como inquilinas de otras constructoras de montículos (Krishna *et al.* 2013). En esta Tesis los géneros analizados correspondientes a esta subfamilia fueron: *Nasutitermes* (Dudley), *Constrictotermes* (Holmgren), *Cortaritermes* (Mathews), *Diversitermes* (Holmgren) y *Velocitermes* (Holmgren), todos pertenecientes al grupo *Nasutitermes*. El género *Nasutitermes* presenta obreras y soldados dimórficos, nidos arbóreos o epigeos de cartón vegetal y régimen alimentario predominantemente xilófago. *Constrictotermes* posee obreras y soldados monomórficos (Moura *et al.* 2011), con nidos arbóreos contruidos con tierra y arcilla (Cristaldo *et al.* 2012), en tanto que su régimen alimentario no ha sido del todo establecido, ya que algunos autores consideran que se alimenta de diversos sustratos vegetales en distintos grados de descomposición (Moura *et al.* 2006) mientras que otros sostienen que consume líquenes y microepífitos (Siebers *et al.* 2015). El género *Cortaritermes* posee obreras dimórficas y soldados monomórficos, construye nidos epigeos de tierra en ambientes de sabanas y pastizales, alimentándose de raíces y tallos de la vegetación herbácea (Torales 1998). Los géneros *Diversitermes* y *Velocitermes* son morfológicamente semejantes, con obreras dimórficas y soldados

trimórficos. Las especies de *Diversitermes* son inquilinas frecuentes de nidos de otras termitas constructoras de montículos o habitan galerías difusas en el suelo, sin construir nidos propios, alimentándose de madera degradada y hojarasca (Oliveira y Constantino 2016), mientras que algunas especies de *Velocitermes* pueden construir sus propios nidos epigeos, habitar nidos abandonados de otras especies o ser inquilinas, alimentándose principalmente de hojarasca (Oliveira 2013).

Por otro lado, la subfamilia Syntermitinae incluye a especies con mandíbulas funcionales bien desarrolladas usadas para la defensa de la colonia y naso de forma y longitud variable con un poro de abertura de la glándula frontal amplio (Constantino y Carvalho 2011, Rocha *et al.* 2012, Krishna *et al.* 2013). Los géneros analizados de esta subfamilia fueron *Cornitermes* (Wasmann), *Procornitermes* (Emerson), *Embiratermes* (Fontes), *Labiatermes* (Holmgren) y *Syntermes* (Holmgren). Las especies del género *Cornitermes* presentan obreras y soldados monomórficos, construyen montículos de tierra muy grandes que son elementos característicos de formaciones vegetales abiertas, como sabanas y pajonales, y en muchos casos actúan como especies clave (Redford 1984). Se alimentan de raíces y detritos vegetales gramíneos, aunque también atacan madera (Torales 1998). *Procornitermes* también posee obreras y soldados monomórficos, con nidos policálicos totalmente subterráneos. A veces se las encuentra como inquilinas de otras especies. Se alimentan de detritos vegetales muy degradados siendo frecuente hallarlas en estiércol de herbívoros. El género *Embiratermes* presenta obreras y soldados monomórficos, y la mayoría de las especies viven como inquilinas en las nidificaciones de otras Termitidae aunque algunas

construyen nidos epigeos de tierra. Pertenecen al grupo de termitas que se alimentan de suelo (Fontes 1985). *Labiotermes* es otro de los géneros que se alimentan de suelo, con obreras y soldados monomórficos y nidificación subterránea, o inquilina de otras especies constructoras de montículos (Mathews 1977). *Syntermes* incluye a las especies neotropicales de mayor tamaño, con obreras dimórficas y soldados monomórficos, algunas especies de este género construyen termiteros epigeos y otras nidos totalmente subterráneos (Constantino 1995).

A nivel mundial, los isópteros están ampliamente distribuidos en regiones tropicales, subtropicales y templadas donde revisten especial importancia desde el punto de vista ecológico y económico (Jones y Eggleton 2011, Krishna *et al.* 2013). En estos ambientes, las termitas actúan como descomponedores del material vegetal y en el reciclaje de nutrientes, operando en algunos casos como especies claves (Redford 1984, Jouquet *et al.* 2004) y como indicadores de calidad de hábitat (Alves *et al.* 2012).

Este grupo de insectos se alimenta de materiales ligno-celulósicos en diferentes grados de descomposición, de acuerdo a un gradiente de humificación. Mientras en un extremo del gradiente el recurso alimenticio madera tiene una alta calidad pero con una distribución en parches, en el extremo más humificado el recurso suelo es de baja calidad pero muy abundante (Tayasu *et al.* 1997, Donovan *et al.* 2001). El alimento consumido determina el rol ecológico que cumplen las termitas en los ecosistemas, por lo que resulta importante identificar los sustratos consumidos a fin de reconocer e interpretar el papel que desempeñan en cada ambiente, conforme a su ubicación taxonómica, nidificación, modo de vida y alimentación (Eggleton *et al.*

1995, 1996, 1997; Primanda *et al.* 2005). Entre los recursos alimentarios consumidos por las termitas se mencionan una gran variedad de materiales orgánicos como madera en diferentes estados de descomposición, plantas herbáceas, gramíneas, hojarasca, hongos, líquenes, deposiciones de herbívoros, cadáveres de animales, humus, etc. (Lima y Costa- Leonardo 2007).

Existen varias clasificaciones de las termitas en relación a sus hábitos alimentarios, en las cuales los caracteres morfológicos y aspectos ecológicos determinan grupos más o menos definidos (De Souza y Brown 1994, Jones y Eggleton 2000, Donovan *et al.* 2001). Una de las clasificaciones más ampliamente aceptada es la de Donovan *et al.* (2001), que propone una división en cuatro grupos alimentarios (I, II, III y IV) dispuestos según el gradiente de humidificación anteriormente mencionado. Esta clasificación intenta relacionar caracteres de la morfología externa y anatomía interna de las obreras con su contenido intestinal. Otras clasificaciones se basan en diferentes métodos de observación como por ejemplo los sitios de localización de los individuos que forrajean, los materiales presentes en el interior del nido, el color del abdomen de las obreras, etc. o solo toman en consideración algunos caracteres morfológicos mandibulares y del tubo digestivo, que si bien proveen información sobre el tipo de alimento ingerido, permitirían un conocimiento parcial de los mismos (Wood 1978, De Souza y Brown 1994, Bandeira *et al.* 2003, Moura *et al.* 2006, Torales *et al.* 2009). Algunos análisis de la composición del alimento en isópteros utilizando isótopos estables del nitrógeno han comprobado que en algunos casos no hay una correspondencia clara del tipo de alimento consumido con los grupos alimentarios propuestos

para termitas (Bourguignon *et al.* 2009, 2011; Symes y Woodborne 2010). En otros casos se evidenció que dentro de un mismo grupo alimentario se ubican especies que consumen sustratos diferentes (Godoy 2008).

Por otro lado, si bien la clasificación de termitas en grupos alimentarios es importante para estudios ecológicos, estas asignaciones no alcanzan a determinar precisamente la composición del alimento consumido por cada especie, ni establecer límites netos entre diferentes tipos de dieta (Sleaford *et al.* 1996). En cambio, el análisis de contenido intestinal es considerado uno de los métodos más eficientes para precisar los sustratos alimentarios consumidos y ha sido utilizado en diferentes grupos de invertebrados detritívoros (Gilmore y Raffensperger 1970, Healey y Russell-Smith 1971, Anderson y Healey 1972, Collier 1990, Juen y Traugott 2005). En termitas, el contenido intestinal ha sido analizado en unas pocas especies, principalmente de otras regiones biogeográficas como Oriental, Australiana y Paleártica (Adamson 1943, Wood 1978, Sleaford *et al.* 1996, Donovan *et al.* 2001), pero estos hallazgos no son comparables al del presente estudio por tratarse de géneros y especies diferentes. Por ello, los análisis del contenido intestinal de distintas especies de termitas en nuestro país permitirán precisar los ítems alimentarios consumidos por cada una de ellas y establecer relaciones con diversos caracteres morfo-anatómicos que muestran variaciones según el tipo de dieta (Deligne 1966; Noirot y Noirot-Timothee 1977; Fontes 1987 a y b; Noirot 1992, 1995, 2001).

Otro aspecto importante acerca de este grupo de insectos es que alrededor de 300 especies son consideradas plagas estructurales y agrícolas a nivel mundial, con diferentes grados de relevancia (Lima y Costa-Leonardo 2007, Evans 2010). Los organismos xilófagos resultan considerablemente

peligrosos porque pueden producir graves daños en maderas urbanas, y en particular las actividades de las termitas sobre viviendas y otras estructuras de madera ocasionan notables impactos económicos en todas las regiones en los cuales se hallan presentes (Scheffrahn 1991). Dentro de la subfamilia Nasutitermitinae, varias especies del género *Nasutitermes* son capaces de dañar madera de construcciones en países sudamericanos (Constantino 2002) y para Argentina en particular, han sido reportadas como plagas de construcciones tres especies de este género (Torales 2002, 2004). A pesar de su importancia económica, son escasos los análisis de consumos de maderas y preferencias alimentarias de las termitas perjudiciales a construcciones en nuestro país, o que podrían resultar plagas urbanas potenciales. Este tipo de estudios permiten conocer los ítems alimentarios preferidos por cada especie y establecer las maderas más susceptibles a sufrir sus ataques.

En este marco, el objetivo general de la Tesis fue ampliar el conocimiento de los hábitos nutricionales de Nasutitermitinae y Syntermitinae, con énfasis en las especies citadas para el NEA. Para ello, se analizaron diversos caracteres morfo- anatómicos de obreras (dentición mandibular, enrollamiento y estructuras particulares del tubo digestivo), a fin de establecer su correspondencia con los ítems alimentarios consumidos detectados mediante el análisis del contenido intestinal, e inferir los grupos tróficos a que pertenecen estas especies. Asimismo, se analizó el consumo de maderas y las preferencias alimentarias de tres especies de Nasutitermitinae perjudiciales a edificaciones en la región.

Hipótesis general de trabajo:

Las termitas de la subfamilia Nasutitermitinae y Syntermitinae difieren entre sí en sus hábitos y preferencias alimentarias, los cuales determinan los roles ecológicos que estas especies cumplen en los ecosistemas regionales.



CAPITULO II

Configuración del tubo digestivo y morfología mandibular de obreras de la subfamilia Nasutitermitinae y Syntermitinae.

CAPÍTULO II

Configuración del tubo digestivo y de la morfología mandibular de obreras de las subfamilias Nasutitermitinae y Syntermitinae

INTRODUCCIÓN

El análisis de la morfoanatomía intestinal de termitas, reviste importancia desde dos puntos de vista. Por un lado, resulta útil ya que es usado para la determinación de géneros y especies de isópteros, y por otro permite inferir la influencia de los hábitos nutricionales en la configuración del tubo digestivo, por el tipo de alimento consumido y la forma de alimentación de cada especie y casta. Por ello, la casta obrera, que es la encargada de la alimentación de todos los individuos de la colonia, presenta el tubo digestivo con mayor desarrollo y diferenciación (Noirot 1955, 2001). La configuración y la disposición “in situ” de los diferentes segmentos y órganos que lo componen y las características de las mandíbulas son analizadas por su valor taxonómico, por su posible relación con los hábitos alimentarios de cada especie y por su debatida relevancia filogenética (Wood 1978, Sleaford *et al.* 1996, Bignell y Eggleton 2000, Lima y Costa-Leonardo 2007).

Algunos caracteres de las mandíbulas, tanto derecha como izquierda, parecen evidenciar adaptaciones morfológicas según el tipo de alimento consumido, aunque los estudios sobre estas adaptaciones a la dieta de cada especie son escasos (Sands 1965, Deligne 1966, Fontes 1987 a y b, Primanda *et al.* 2005). Los caracteres que se consideran en estos análisis son el desarrollo y morfología del diente apical, los dos dientes marginales y la placa

molar de la mandíbula derecha, altamente variables. La trituración del alimento es llevada a cabo por la placa molar, que presenta generalmente una hendidura más o menos notable en el margen de su extremo interno, cuya función aparente es la de liberar alimento al cibario. La ausencia o reducción de dicha hendidura es considerada un estado apomórfico y aparece convergentemente en diferentes grupos de termitas (Sands 1998). Las crestas de la placa molar presentan notables variaciones en su número y prominencia que, según se ha postulado, se corresponderían a diferencias en el régimen nutricional (Sands 1998, Noirot 2001). En la mandíbula izquierda, los caracteres considerados de importancia para estos análisis son el desarrollo del diente apical en relación al primer diente marginal, la longitud del borde anterior y posterior del primer diente apical y del borde anterior del tercer diente marginal, la distancia desde el diente apical al primer diente marginal y desde el primer diente marginal al tercer diente marginal y la vista del cuarto diente marginal en vista dorsal de esta mandíbula (Donovan *et al.* 2001).

Para los géneros neotropicales de las subfamilias Syntermitinae y Nasutitermitinae se reconocen diferentes patrones morfológicos relacionados con sus hábitos alimentarios: cortante, que se caracteriza por poseer márgenes afilados apropiadas para el corte de fibras vegetales, dientes apicales pequeños, con, diente apical pequeño, una lámina cortante formado por la fusión del primero + segundo diente marginal, placas molares cóncavas y crestas moderadamente desarrolladas; triturante: dientes apicales y marginales similares al anterior pero se diferencia por tener placas molares planas con crestas muy desarrolladas, adecuadas para triturar fibras vegetales duras; geófago caracterizado por poseer dientes apicales y marginales

moderadamente desarrollados o muy grandes, una placa molar fuertemente cóncava y sin crestas, adaptadas para la ingestión de suelos mezclados con material vegetal bien degradados y el patrón intermedio intermedio que se caracteriza por tener dientes apicales, bordes cortantes menos desarrolladas que los patrones cortantes y triturantes y regiones molares fuertemente cóncavas como el patrón geófago adaptadas para la ingestión de material vegetal blando (Fontes 1987 b). Con relación al análisis mandibular, para las termitas distribuidas en Argentina, sólo existen antecedentes previos para algunas especies de la subfamilia Termitinae (Godoy 2008).

En este trabajo se presenta el análisis de la configuración del tubo digestivo y la morfología mandibular de obreras de las once especies de termitas de las subfamilias Syntermitinae y Nasutitermitinae que se encuentran bien representadas en el NEA. El objetivo de este capítulo de la Tesis es el de establecer comparaciones morfo-anatómicas entre los órganos mencionados de las distintas especies e inferir, la posible influencia de la dieta y del tipo de alimentos consumidos en la configuración del tubo digestivo y en la morfología mandibular.

Hipótesis de trabajo: Los hábitos alimentarios se correlacionan con los caracteres morfológicos del tubo digestivo y mandibular de las obreras.

MATERIALES Y METODOS

Material Biológico

Para los análisis de los caracteres morfo-anatómicos se trabajó con seis especies de termitas de la subfamilia Nasutitermitinae: *Nasutitermes rotundatus* (Holmgren), *N. corniger* (Motschulsky), *Cortaritermes fulviceps* (Silvestri),

Constrictotermes cyphergaster (Silvestri) y *Diversitermes diversimiles* (Silvestri), y cinco de la subfamilia Syntermitinae: *Procornitermes striatus* (Hagen), *Embiratermes festivellus* (Silvestri), *Syntermes obtusus* (Holmgren), *Cornitermes cumulans* (Kollar) y *Labiotermes laticephalus* (Silvestri). Todas estas especies se encuentran bien representadas en el Nordeste argentino. Se analizaron ejemplares de la casta obrera, debido a que es la única casta capaz de obtener alimentos crudos o inalterados, en contraposición a los soldados y reproductores que reciben alimentos parcialmente elaborados por las obreras.

En algunas especies (*C. fulviceps*, *N. corniger* y *C. cumulans*) el material biológico se obtuvo mediante recolección de individuos a campo y se depositó en la colección de isópteros (FACENAC) de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura (UNNE). Para el resto de las especies de termitas consideradas en este estudio, debido a que no resultó posible la obtención de especímenes a campo, se utilizaron ejemplares pertenecientes a dicha colección.

Caracteres analizados

Se analizaron 23 caracteres morfológicos externos e internos. Con excepción de los números 2 y 3 que fueron considerados por primera vez en este trabajo, los caracteres utilizados son los considerados por Donovan *et al.* (2001) como significativamente asociados con las variaciones en el contenido intestinal. Ellos corresponden a los siguientes caracteres del tubo digestivo (1 a 14) y mandibulares (15 a 23):

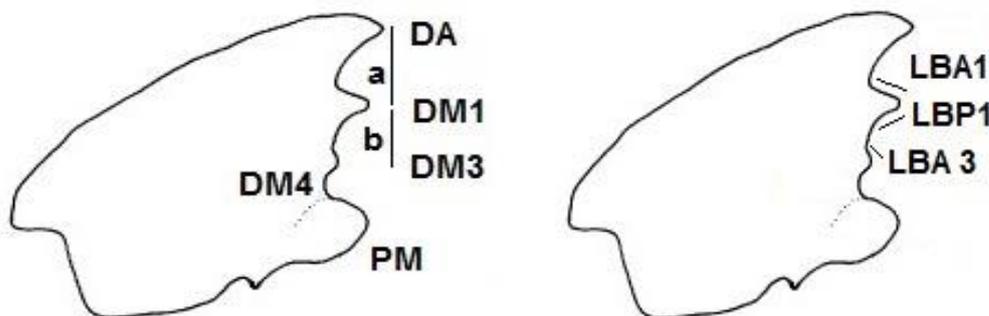
1. Proventrículo: 1) completamente armado con placas esclerotizadas dentadas, 2) armadura más reducida.

2. Grado de esclerotización de la pared del proventrículo: 1) muy esclerotizada, 2) poco esclerotizada, 3) no esclerotizada
3. Longitud de los pliegues del proventrículo con respecto a los pulvilos: 1) mayor que los pulvilos, 2) menor o igual que los pulvilos.
4. Mesenterón: Unión con el proventrículo: 1) sin divertículos proximales aunque puede ser asimétrica, 2) con un único divertículo pequeño en el extremo anterior, 3) con dos o más divertículos en el extremo anterior.
5. Porción mesentérica del segmento mixto: En su punto más delgado: 1) encerrando más de la mitad del lumen, 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 angosta, lineal o casi lineal.
6. Segmento Mixto: Extremo distal en vista ventral del abdomen sin abrir: 1) a la izquierda o justo alcanzando la cadena ganglionar ventral, 2) bien a la derecha de la cadena ganglionar ventral.
7. Mesenterón: Número de tubos de Malpighi: 1) > 8, 2) 8, 3) 4, 4) 2.
8. Tubos de Malpighi: sitio de unión a la pared intestinal: 1) en la interfase mesenterón- proctodeo, 2) anteriormente en el mesenterón, a cierta distancia del inicio del proctodeo.
9. Primer segmento proctodeal: Longitud: 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.

10. Proctodeo: Entrada (P1) y salida (P4) de P3: 1) en el extremo distal (P1) y proximal (P4) de P3. 2) ambos en el extremo proximal de P3, 3) en el extremo proximal (P1) y distal (P4) de P3.
11. Válvula entérica: Pliegues predominantemente ($\geq 50\%$): 1) esclerotizados, 2) no esclerotizados, 3) reducidos, 4) no desarrollados.
12. Válvula entérica: Armadura principal en el pliegue más desarrollado: 1) lisa o reticulada, 2) con escamas dirigidas hacia atrás, 3) con diminutas espinas en escamas dirigidas hacia atrás, 4) con diminutas espinas sin escamas dirigidas hacia atrás, 5) con grandes espinas dirigidas hacia atrás o rectas, 6) con espinas muy alargadas.
13. Válvula entérica: Pared membranosa entre y más allá de los pliegues: 1) sin espinas ni espículas, 2) armada con diminutas espinas o espículas, 3) armada con cortas espinas o espículas, 4) armada con largas espinas o espículas.
14. Tercer segmento proctodeal: Con un divertículo similar a un ciego separado de la válvula entérica: 1) ausente, 2) presente.
15. Mandíbula derecha: Número de crestas de la placa molar: 0)0, 1)1- 5, 2)6- 11, 3)12- 17, 4)18- 22, 5) mayor 24.
16. Mandíbula derecha: Desarrollo de las crestas de la placa molar: 1) prominentes, 2) cóncavas, 3) muy reducidas, 4) ausentes.
17. Mandíbula izquierda: desarrollo del diente apical: 1) claramente más largo y prominente que el primer diente marginal, 2) aproximadamente igual al primer diente marginal, 3) más corto que el primer diente marginal.

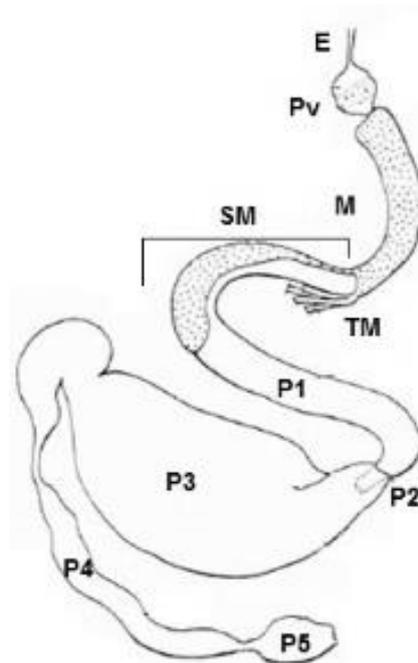
18. Mandíbula izquierda: longitud (en milímetros) del borde anterior del primer diente marginal.
19. Mandíbula izquierda: longitud (en milímetros) del borde posterior del primer diente marginal.
20. Mandíbula izquierda: longitud (en milímetros) del borde anterior del tercer diente marginal.
21. Mandíbula izquierda: Cuarto diente marginal en vista frontal: 1) con extremo proximal separado de la prominencia molar, 2) justo alcanzando el extremo de la prominencia molar, 3) justo alcanzando el lado de la prominencia molar, 4) con el extremo proximal escondido detrás de la prominencia molar.
22. Mandíbula izquierda: distancia desde el diente apical al primer diente marginal (A_M1) (en milímetros).
23. Mandíbula izquierda: distancia desde el primer diente marginal al tercer diente marginal (M1_M3) (en milímetros).

DETALLE DE LOS CARACTERES MANDIBULARES



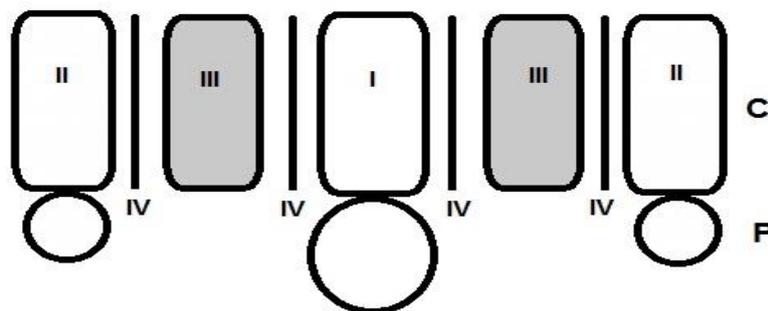
Referencias: DA: diente apical, DM1:diente marginal 1, DM3:diente marginal 3, DM4:diente marginal 4, PM: placa molar, a: distancia DA a DM1, b: distancia DM1 a DM3, LBA1: longitud del borde anterior del primer diente marginal, LBP1: longitud del borde posterior del primer diente marginal, LBA3: longitud del borde anterior del tercer diente marginal.

ESQUEMA GENERALIZADO DEL TUBO DIGESTIVO



Referencias: E: esófago, Pv: proventrículo, M: mesenterón, SM: segmento mixto, TM: túbulos de Malpighi, P1: primer segmento proctodeal, P2: segundo segmento proctodeal o válvula entérica, P3: tercer segmento proctodeal o panza, P4: cuarto segmento proctodeal, P5: quinto segmento proctodeal.

ESQUEMA GENERALIZADO DE LA ORNAMENTACIÓN INTERNA DEL PROVENTRÍCULO



Referencias: C: cinturón columnar, P: cinturón pulvilar, I: pliegues I, II: pliegues II, III: pliegues III, IV: pliegues IV.

Metodología

La disección del tubo digestivo de las obreras se realizó bajo microscopio estereoscópico binocular Olympus SZH, en cápsulas de Petri parcialmente llenas con arena fina y cubiertas con alcohol 80 % (Fontes 1987 b). Luego de retirar el tegumento abdominal, el tubo digestivo quedó expuesto para la observación de su enrollamiento "in situ" y del número de tubos de Malpighi y su sitio de unión a la pared intestinal. El proventrículo y la válvula entérica fueron disecados y montados en preparaciones microscópicas semi-permanentes con glicerina, que permitieron ver las características de su ornamentación interna y su grado de esclerotización, utilizando un microscopio binocular Motic BA210. Con una cámara fotográfica digital Canon Eos Rebel 3Ti adosada al microscopio se registraron fotografías digitales de estas estructuras en 5 obreras de cada una de las especies consideradas.

Para la descripción de mandíbulas, se seleccionaron 20 ejemplares de cada especie y se analizaron tanto las mandíbulas izquierdas como las derechas. Se realizaron observaciones del desarrollo relativo y mediciones (en milímetros) de la longitud de los bordes de los dientes mandibulares, así como de las distancias entre los mismos, utilizando una lentilla de medición adosada a microscopio estereoscópico binocular Olympus SZH. Se tomaron fotografías digitales de las mandíbulas con una cámara fotográfica digital Canon Eos Rebel 3Ti adosada a un microscopio óptico binocular Motic BA210. Para la observación al microscopio electrónico de barrido de las placas molares, se seleccionaron 5 mandíbulas de cada especie en las cuales se evidenció menor desgaste, y las mismas 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 se realizaron con microscopio electrónico de barrido (MEB) Jeol JMS 5800 LV del Servicio de Microscopia Electrónica de la UNNE.

Análisis de datos

Se calculó el Índice de la Mandíbula Izquierda (IMI) (Emerson 1960), que corresponde a la distancia desde el extremo del diente apical al extremo del primer diente marginal, dividida por la distancia desde el extremo del primer diente marginal al extremo del tercer diente marginal (A-M1/M1-M3).

Con la finalidad de relacionar los caracteres mandibulares y del tubo digestivo se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA), eliminando las variables que presentaron los mismos valores en todas las especies. Se utilizó el software PAST 3.0 (Hammer *et al.* 2001).

RESULTADOS

Configuración del Tubo Digestivo

Todas las especies consideradas presentaron un proventrículo o molleja voluminoso con pliegues columnares notorios (Figuras 1 VII, 2 VII, 3 VII, 4 VII, 5 VIII, 6 VIII, 7 VIII, 8 VIII, 9 VII 10 VIII y 11 VII). El grado de esclerotización de estos pliegues del proventrículo varió según la especie. Así, *N. rotundatus*, *P. striatus*, *E. festivellus*, *S. obtusus*, *C. cumulans* y *L. laticephalus* presentaron el mayor grado de esclerotización (Figuras 1, 2, 3, 4, 5 y 6). En *C. cyphergaster*, *D. diversimiles* y *V. heteropterus* el grado de esclerotización fue menor (Figuras 7, 8 y 9), en tanto que en *C. fulviceps* y *N. corniger* muy leve (Figuras 10 y 11).

Al analizar con mayor detalle la estructura de los pliegues y los pulvilos, en todos los individuos se registró la presencia un patrón de ornamentaciones habitual para este órgano. Teniendo en cuenta la longitud de los pliegues columnares de la molleja con respecto a la de los pulvilos, la misma fue mayor en *N. rotundatus*, *N. corniger*, *P. striatus*, *E. festivellus*, *S. obtusus*, *C. cumulans* y *L. laticephalus*. Por otro lado, en *D. diversimiles*, *V. heteropterus*, *C. fulviceps*, y *C. cyphergaster* la longitud de los pliegues del cinturón columnar o región anterior de los pliegues fue menor o igual que la de los pulvilos o región posterior de los pliegues (Tabla 1).

En la mayoría de las especies analizadas, el sitio de unión del proventrículo con el mesenterón no registró la presencia de divertículos, siendo solamente notorio este carácter en *P. striatus*, que posee un único divertículo en el sitio de unión de estos dos segmentos del tubo digestivo (Figura 2 VI).

Teniendo en cuenta la porción mesentérica del segmento mixto, la misma presentó una sola prolongación o lengüeta en todas las especies en estudio, menos en *C. cumulans* donde se observaron dos lengüetas mesentéricas: la menor de ellas situada internamente al arco mesentérico-proctodeal y la mayor externamente al arco (Figura 5 V-VI). En la observación en vista ventral de los individuos con el abdomen sin abrir, el extremo distal del segmento mixto se encontró la izquierda de la cadena ganglionar ventral en *C. cyphergaster*, *P. striatus*, *S. obtusus*, *E. festuvellus* y *L. laticephalus* y a la derecha en *C. cumulans*, *D. diversimiles*, *V. heteropterus*, *C. fulviceps* y las dos especies de *Nasutitermes* (Tabla 1). Los túbulos de Malpighi, siempre en número de 4, se encontraron insertos en la interfase mesenterón– proctodeo, excepto en *D. diversimiles* y en *V. heteropterus* en que los mismos están

insertos proximalmente en la porción mesentérica el segmento mixto (Figura 8 V y 9 V).

La morfología del primer segmento proctodeal (P1) resultó variable, pero en todas las especies mostró una leve dilatación (Figura 4 V, 5 VI y 6 VI). La longitud de este segmento del tubo digestivo en las especies analizadas de ambas subfamilias resultó muy larga, más de ocho veces su ancho proximal. Debido al gran desarrollo del P1, la entrada del mismo al segundo segmento proctodeal (P2) se ubicó distalmente y la unión del tercer segmento proctodeal (P3) con el cuarto segmento (P4) se dispuso proximalmente (Figura 5 III y 11 I).

La ornamentación quitinosa interna de la válvula entérica o segundo segmento proctodeal (P2) resultó característica de cada una de las especies, pero en todas ellas se reconoció una simetría en orden de 3 de este órgano. En *C. cumulans*, *P. striatus*, *N. corniger*, *C. fulviceps* y *E. festivellus* se observaron solamente tres pliegues, bien diferenciados y con espinas de diferente forma y tamaño según la especie. *C. cumulans* y *E. festivellus* presentan un mayor desarrollo en el extremo distal y las espinas se hallaron fuertemente esclerotizadas en la primera especie y muy alargadas en la segunda (Figura 3 IX-X y 5 X-XI). El tamaño de los pliegues en *N. corniger* y *C. fuviceps* resultó mucho menor y las espinas fueron diferentes a las de las dos especies anteriormente mencionadas, muy cortas pero de base ancha y muy esclerotizadas (Figura 10IX-X y 11 IX-X). Además, los pliegues de P2 en *N. corniger* estuvieron subdivididos en una porción proximal de mayor tamaño y una distal menor, con una leve esclerotización de la pared en todos ellos. La válvula entérica de *P. striatus* (Figura 2 IX-X), además de portar los tres

pliegues con espinas cortas y pequeñas, presentó una hilera de espinas en toda la circunferencia del tubo digestivo a la altura del sitio de unión con P3.

La armadura interna de P2 presentó seis pliegues en *N. rotundatus*, *D. diversimiles*, *V. heteropterus*, *C. cyphergaster* y *L. laticephalus*. Las espinas presentes en los pliegues de tres de estas especies fueron cortas, de base ancha y fuertemente esclerotizadas (Figuras 1IX-X, 7 X-XI, 8X-XI y 9 IX-X), con excepción de *L. laticephalus* cuyas espinas fueron largas y levemente esclerotizadas. En esta última especie resultó claramente reconocible uno de los pliegues principales con mayor desarrollo que el resto, remarcando el plano de simetría bilateral de esta estructura (Figura 6 X-XI). *N. rotundatus*, *V. heteropterus* y *D. diversimiles* presentaron una subdivisión de los pliegues, similar a la descrita para *N. corniger*, observándose proximalmente una columna de mayor tamaño y distalmente otra de menor tamaño (Figuras 1IX-X, 8X-XI y 9 IX-X.). En *N. rotundatus* y *D. diversimiles*, tres de los pliegues distales presentaron la pared esclerotizada y se dispusieron alternadamente con los tres no esclerotizados. La válvula de *C. cyphergaster* estuvo constituida por pliegues pequeños, uno de los cuales se diferenció por contener mayor número de espinas (Figura 8X-XI).

La válvula entérica de *S. obtusus* fue la única que no presentó pliegues bien definidos, ya que estuvo integrada por pequeñas espinas alrededor de toda la zona de unión de P1 y P2 (Figura 4 IX-X).

La pared membranosa de la válvula entérica entre y más allá de los pliegues estuvo armada con espinas cortas y pequeñas solo en *S. obtusus*, *P. striatus*, *C. cumulans*, *E. festivellus* y *L. laticephalus*, ya que en el resto de las especies analizadas no se observaron tales estructuras entre los pliegues.

El tercer segmento proctodeal o panza (P3) presentó formatos variables en las distintas especies pero siempre fue dilatada y sin divertículos. El cuarto segmento proctodeal o colon (P4) fue tubular y largo en casi todas las especies analizadas (Figuras 1-11).

Mandíbulas

El desarrollo del diente apical (DA) fue aproximadamente igual al del diente marginal 1 (DM1) en siete de los géneros considerados, en tanto que en *Labiotermes* y *Embiratermes* el DA fue mayor que el DM1 (Figuras 13B y E). Solamente en *Constrictotermes*, el DA fue menor al DM1 (Tabla 2).

El promedio de la longitud del borde anterior del DM1 varió de un mínimo de 0,050 mm en *C. cyphergaster* y un máximo de 0,125 mm en *S. obtusus*. El borde posterior varió de 0,032 mm a 0,085 mm en *C. cyphergaster* y *S. obtusus*, respectivamente. El promedio de la longitud del borde anterior del tercer diente marginal (DM3) osciló entre 0,020mm en *E. festivellus* y 0,057mm en *S. obtusus*.

El cuarto diente marginal (DM 4) fue visible en vista frontal en *S. obtusus*, *L. laticephalus*, *P. striatus* y *E. festivellus* (Figura 13), y el mismo se encontró oculto en *C. fulviceps*, *V. heteropterus*, *C. cyphergaster* y *N. rotundatus* (Figura 12). En *N. corniger* (Figura 12 E), *D. diversimiles* y *C. cumulans* solamente se pudo observar una pequeña porción del mismo, considerándolo por lo tanto, apenas visible.

El IMI varió considerablemente en las diferentes especies analizadas. En *S. obtusus* resultó el valor más bajo (0,291) y *E. festivellus* el más alto (1,454). En las especies con obreras dimórficas, el IMI varió entre las obreras mayores

y menores (Tabla 2). En las especies con obreras monomórficas, el índice presentó muy poca variación entre los individuos analizados.

La morfología de las placas molares (Figuras 14 y 15) varió entre las diferentes especies analizadas. Así, se reconocieron placas cóncavas y sin crestas transversales en *E. festivellus* y *L. laticephalus*. Las crestas prominentes y numerosas sobre la placa molar plana, fueron observadas en las dos *Nasutitermes* y en *C. fulviceps* mientras que en *C. cumulans*, *P. striatus*, *S. obtusus*, *C. cyphergaster*, *V. heteropterus* y *D. diversimiles* se reconocieron placas molares cóncavas pero con crestas marcadas.

En las especies que poseen obreras dimórficas, al comparar los caracteres mandibulares analizados, no se detectaron diferencias significativas entre las mandíbulas izquierdas de obreras mayores y menores de *S. obtusus*. Por el contrario, en *L. laticephalus* se evidenciaron diferencias significativas para todos los caracteres considerados entre obreras de ambas categorías. Con respecto a *N. corniger*, se registraron diferencias significativas para la longitud de los bordes anterior y posterior del DM1 y para la distancia DM1-DM3 entre obreras mayores y menores.

En el Análisis de Componentes Principales (PCA) realizado con las variables mandibulares y del tubo digestivo (Tabla 3), se observó que el primer factor extraído representó el 69% de la varianza total y se relacionó de manera positiva y significativa con el ancho de la porción mesentérica del segmento mixto (SM-AN) y el desarrollo de las crestas de la placa molar. El factor 2 explicó el 11,6% de la varianza total y se relacionó de manera positiva con la armadura de la válvula entérica (VE-ARM) y negativa con SM-AN. El gráfico de

biplot obtenido con estos dos factores muestra que el factor uno separa de un lado a todas las especies pertenecientes a la subfamilia Nasutitermitinae, mientras que en el otro lado se disponen las de la subfamilia Syntermitinae, diferenciando claramente los dos grupos taxonómicos en base a los caracteres morfo- anatómicos del tubo digestivo. También ordena a las especies según la posición que ocupan a lo largo del gradiente de humificación de los sustratos alimentarios consumidos, desde las que ingieren mayor porcentaje de suelo (*L. laticephalus*, *E. festivellus*, *S. obtusus*, *P. striatus*, *C. cumulans*, *D. diversimiles*, *V. heteropterus*), a las xilófagas (*N. corniger*, *N. rotundatus*, *C. cyphergaster*, *C. fulviceps*) (Figura 16).

DISCUSIÓN

La dentición mandibular y los caracteres intestinales muestran notables diferencias entre géneros y especies de Nasutitermitinae y Syntermitinae, algunas de las cuales se han relacionado con el tipo de dieta (Deligne 1966; Kovoov 1969; Noirot y Noirot- Timothée 1977; Fontes 1987 a y b; Noirot 1992, 1995, 2001). Se destaca el aporte de esta tesis en cuanto al estudio comparativo entre géneros de estas subfamilias, debido a que este tipo de trabajos, como los de Kovoov (1969) y Fontes (1987 a y b) son escasos. Estos autores determinan diferentes patrones morfológicos según las afinidades en la configuración intestinal de cada género o especie. Por un lado incluyen en el patrón *Syntermes* a obreras con molleja voluminosa y armadura bien esclerotizada, mesenterón corto, segmento mixto dilatado o tubular, con una o dos lengüetas mesentéricas, válvula entérica débil o fuertemente armada, túbulos de Malpighi no dilatados proximalmente e insertos en dos pares. *P.*

striatus, *E. festivellus*, *S. obtusus*, *C. cumulans* y *L. laticephalus* analizadas en este trabajo, presentan tales características, y por lo tanto se concuerda con la inclusión de las mismas en este patrón, como lo postulan Kovoov (1969) y Fontes (1987 a y b).

Por otro lado, el patrón *Nasutitermes* descrito por estos autores, incluye a obreras con la molleja relativamente voluminosa y con armadura bien esclerotizada (pero en menor medida que el patrón *Syntermes*), segmento mixto tubular con una lengüeta mesentérica (eventualmente reducida), túbulos de Malpighi dilatados proximalmente, primer segmento proctodeal tubular corto o largo, válvula entérica débilmente armada y panza no dividida. Las restantes especies analizadas en este estudio (*N. rotundatus*, *N. corniger*, *C. fulviceps*, *V. heteropterus*, *C. cyphergaster* y *D. diversimiles*) quedan reunidas en este patrón, coincidiendo con Kovoov (1969) y Fontes (1987 a y b).

La morfología de las placas molares se correspondió a los patrones mandibulares descritos por Fontes (1987 b). El patrón *cortante* estuvo representado por los géneros *Syntermes*, *Cornitermes*, *Procornitermes*, *Velocitermes* y *Diversitermes* en donde se reconocieron placas molares correspondientes a termitas que se alimentan de material vegetal blando o madera en descomposición (Fontes 1987 b). El patrón *trituyente*, adaptado para el consumo de madera poco alterada y trituración de las fibras vegetales más duras fue observado en los géneros *Nasutitermes*, *Constrictotermes* y *Cortaritermes* (Deligne 1966, Fontes 1987 b, Donovan *et al.* 2000), mientras que *E. festivellus* y *L. laticephalus* se ubicaron en el patrón *geófago* presentando adaptaciones para la alimentación de suelo (Sands 1965, 1998; Deligne 1966; Fontes 1987 a y b; Donovan *et al.* 2000).

Las diferencias significativas registradas en algunas obreras dimórficas (*L. laticephalus* y *N. corniger*) al comparar los caracteres mandibulares podrían deberse a que durante el desarrollo de estas especies hay bifurcación en dos líneas después de la primera muda donde los machos originan a las obreras menores y posteriormente a los soldados, mientras que las hembras se desarrollan como obreras mayores (Noirot 1955, McMahan y Watson 1975). De esta manera, las diferencias observadas no se deberían a cambios en la dieta entre ambos tipos de obreras sino a los patrones de desarrollo de estas especies.

Esta tesis presenta por primera vez las descripciones completas del tubo digestivo y de los caracteres mandibulares de obreras de las especies *C. cyphergaster*, *N. rotundatus* y *E. festivellus*. Para las otras especies incluidas en este estudio se registran en la literatura descripciones completas o parciales de estos caracteres (Emerson y Banks 1965, Canello 1982, Fontes 1987 a y b, Constantino 1995, Constantino *et al.* 2006, Barbosa 2012, Canello y Rocha 2013, Oliveira 2013, Oliveira y Constantino 2016). Sin embargo, resultan valiosos los aportes logrados en esta tesis ya que permiten completar y corroborar los datos obtenidos con los de estos autores, y fundamentalmente aplicar luego la novedosa la inclusión de los análisis del contenido intestinal, a fin de correlacionarlos con los caracteres morfológicos y aportar de esta manera nueva información sobre los hábitos alimentarios de estas especies.

Por otro lado, en este trabajo se consideraron algunos caracteres intestinales novedosos, como el grado de esclerotización de la pared del proventrículo y la relación entre la longitud de los pliegues de proventrículo y la de los pulvilos, de los cuales el segundo ha mostrado estar significativamente

asociados a los hábitos alimentarios. Ellos se agregan a las estructuras del tubo digestivos previamente mencionadas por Donovan *et al.* (2001) como significativamente asociadas a la dieta, entre las que se mencionan la armadura del proventrículo y su sitio de unión con el mesenterón, la proporción que ocupa la porción mesentérica en el segmento mixto, la posición del segmento mixto en relación a la cadena ganglionar ventral, el número de túbulos de Malpighi y su sitio de unión a la pared intestinal, la longitud del primer segmento proctodeal, la armadura de la válvula entérica y de sus paredes entre los pliegues y la presencia de divertículos en el tercer segmento proctodeal.

Los caracteres morfo- anatómicos del tubo digestivo analizados en este trabajo han permitido, mediante el Análisis de Componentes principales, separar claramente las dos subfamilias analizadas, lo que enfatiza la importancia de la configuración intestinal en la diferenciación de grupos taxonómicos de termitas. Esta relevancia ha sido considerada, entre otros caracteres, al separar la subfamilia Nasutitermitinae en dos grupos y crear la subfamilia Syntermitinae (Engel y Krishna 2004). Los resultados de este trabajo confirman por primera vez, sobre la base de pruebas estadísticas, la relevancia de estos caracteres para la diferenciación de grupos taxonómicos de termitas y para la descripción de nuevos géneros y especies.

TABLAS

TABLA 1. Características del tubo digestivo de obreras de termitas de las subfamilias Nasutitermitinae y Syntermitinae. Referencias: TM: número de túbulos de Malpighi, UTM: unión de los túbulos de Malpighi, EP1SP4: Entrada y salida del tercer segmento proctodeal, VE-IP: pared entre los pliegues de la válvula entérica, VE-GE: grado de esclerotización, VE-ARM: armadura de la válvula entérica, SM-EXT: posición del segmento mixto en relación a la CGV, SM-AN: ancho de la porción mesentérica del segmento mixto, P3-DIV: divertículos del tercer segmento proctodeal, P1-Long: longitud del primer segmento proctodeal, PROV-ARM: armadura de la válvula entérica, PROV-PL-PU: relación pulvilo-longitud de los pliegues, PROV-ESC: grado de esclerotización del proventrículo, PROV-MES: unión del proventrículo con mesenterón.

	TM	UTM	EP1S P4	VE-IP	VE-GE	VE- ARM	SM-EXT	SM- AN	P3- DIV	P1- Long	PROV- ARM	PROV-PL- PU	PROV- ESC	PROV- MES
<i>S.obtusus</i>	3	1	1	2	2	4	1	5	1	3	1	1	1	1
<i>L.laticephalus</i>	3	1	1	3	2	6	1	5	1	3	1	1	1	1
<i>C.cumulans</i>	3	1	1	3	2	6	2	3	1	3	1	1	1	1
<i>P.striatus</i>	3	1	1	2	2	5	1	3	1	3	1	1	1	2
<i>E.festivellus</i>	3	1	1	3	2	6	1	3	1	3	1	1	1	1
<i>D.diversimiles</i>	3	2	1	1	2	4	2	1	1	3	1	2	1	1
<i>N.corniger</i>	3	1	1	1	2	3	2	2	1	3	2	1	3	1
<i>C.fulviceps</i>	3	1	1	1	2	3	2	1	1	3	2	2	3	2
<i>V.heteropterus</i>	3	2	1	1	2	5	2	1	1	3	1	2	2	1
<i>C.cyphergaster</i>	3	1	1	1	2	3	1	2	1	3	1	2	2	1
<i>N.rotundatus</i>	3	1	1	1	2	3	2	2	1	3	1	1	1	1

TABLA 2. Características de las mandíbulas de obreras de termitas de las subfamilias Nasutitermitinae y Syntermitinae. Referencias: LBANT1: longitud del borde anterior del primer diente marginal, LBPOST1: longitud del borde posterior del primer diente marginal, LBANT3: longitud del borde anterior del tercer diente marginal, A_M1: distancia desde el diente apical al primer diente marginal, M1_M3: distancia desde primer diente marginal al tercer diente marginal, INDIC_MI: Índice Mandibular, DApMI: Diente apical de la mandíbula izquierda, desarCrest: desarrollo de las crestas, crestasPMMD: número de crestas de la placa molar de la mandíbula derecha, M4: cuarto diente marginal.

	LBANT1	LBPOST1	LBANT3	A_M1	M1_M3	INDIC_MI	DApMI	desarCrest	crestasPMMD	M4
<i>S.obtusus</i>	0,12	0,09	0,06	0,15	0,54	0,29	2	3	1	1
<i>L.laticephalus</i>	0,08	0,05	0,03	0,13	0,20	0,78	1	4	0	1
<i>C.cumulans</i>	0,09	0,06	0,05	0,1	0,17	0,58	2	3	2	2
<i>P.striatus</i>	0,06	0,04	0,03	0,08	0,17	0,48	2	3	1	1
<i>E.festivellus</i>	0,07	0,04	0,02	0,15	0,10	1,46	1	4	0	1
<i>D.diversimiles</i>	0,07	0,05	0,04	0,07	0,17	0,42	3	2	2	2
<i>N.corniger</i>	0,06	0,04	0,03	0,08	0,15	0,51	2	1	2	2
<i>C.fulviceps</i>	0,07	0,03	0,03	0,08	0,17	0,45	2	1	2	4
<i>V.heteropterus</i>	0,08	0,05	0,03	0,08	0,20	0,39	2	2	2	4
<i>C.cyphergaster</i>	0,05	0,03	0,03	0,05	0,16	0,33	3	1	2	4
<i>N.rotundatus</i>	0,08	0,05	0,05	0,09	0,20	0,43	2	1	2	4

TABLA 3. Análisis de componentes principales realizado con las variables mandibulares y del tubo digestivo de obreras de termitas de las subfamilias Nasutitermitinae y Syntermitinae. Referencias: UTM: unión de los túbulos de Malpighi, VE-IP: pared entre los pliegues de la válvula entérica, VE-ARM: armadura de la válvula entérica, SM-EXT: posición del segmento mixto en relación a la CGV, SM-AN: ancho de la porción mesentérica del segmento mixto, PROV-ARM: armadura de la válvula entérica, PROV-PL-PU: relación pulvilo-longitud de los pliegues, PROV-ESC: grado de esclerotización del proventrículo, PROV-MES: unión del proventrículo con mesenterón, LBANT1: longitud del borde anterior del primer diente marginal, LBPOST1: longitud del borde posterior del primer diente marginal, LBANT3: longitud del borde anterior del tercer diente marginal, A_M1: distancia desde el diente apical al primer diente marginal, M1_M3: distancia desde primer diente marginal al tercer diente marginal, INDIC_MI: Índice Mandibular, DApMI: Diente apical de la mandíbula izquierda, desarCrest: desarrollo de las crestas, crestasPMMD: número de crestas de la placa molar de la mandíbula derecha, M4: cuarto diente marginal.

	PC 1	PC 2
UTM	-0,044	0,220
VE-IP	0,309	0,121
VE-ARM	0,390	0,625
SM-EXT	-0,123	0,162
SM-AN	0,450	-0,595
PROV-ARM	-0,071	-0,107
PROV-PL-PU	-0,126	0,161
PROV-ESC	-0,204	-0,117
PROV-MES	-0,021	-0,015
LBANT1	0,003	-0,003
LBPOST1	0,002	-0,004
LBANT3	0,000	-0,005
A_M1	0,010	-0,005
M1_M3	0,009	-0,058
INDIC_MI	0,070	0,097
DApMI	-0,159	-0,036
desarCrest	0,424	0,232
crestasPMMD	-0,264	0,055
M4	-0,436	0,209

FIGURAS

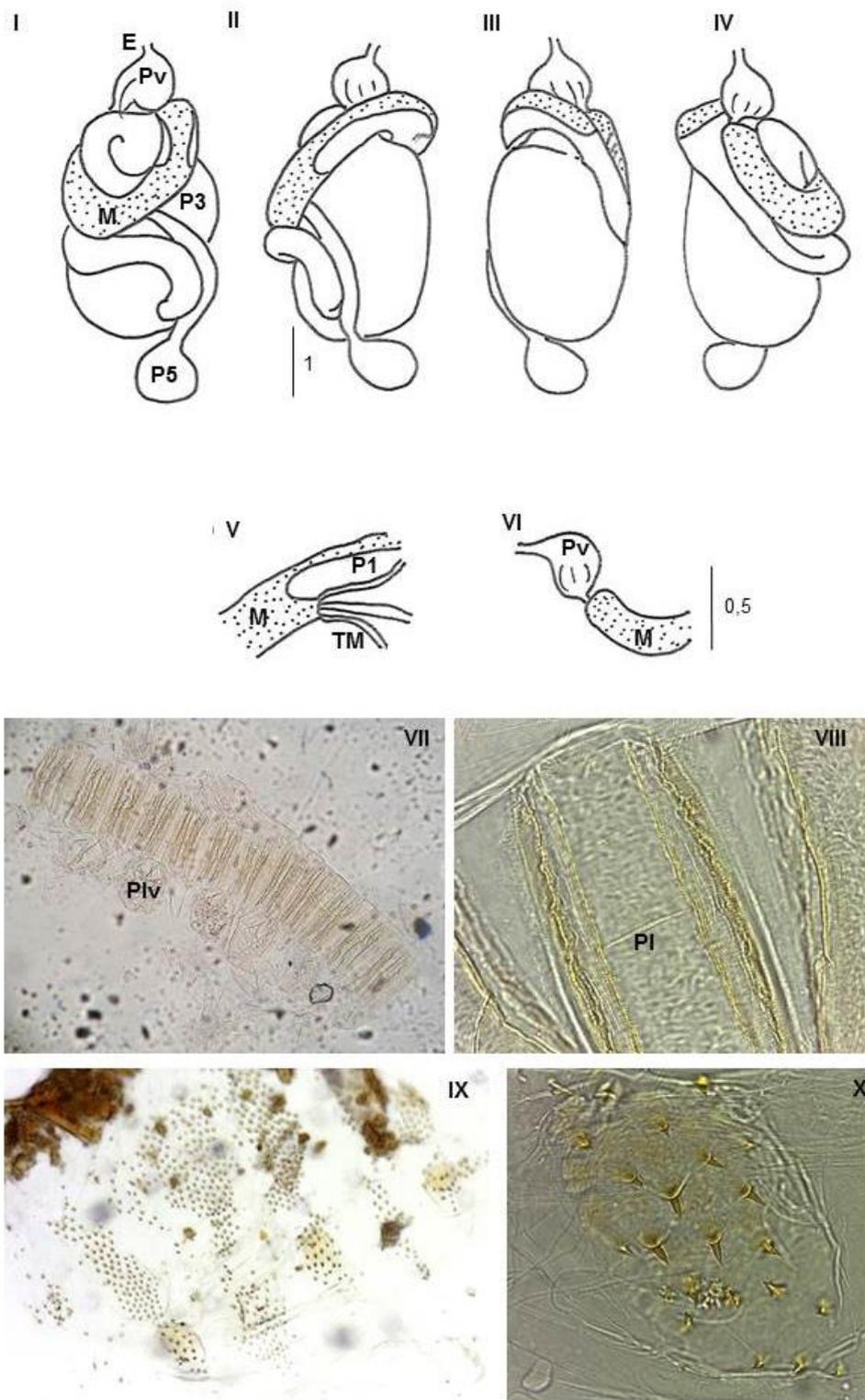


FIGURA 1. Tubo digestivo de obreras de *N. rotundatus*. I-IV: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, V: segmento mixto, VI: estomodeo, VII-VIII: proventrículo, IX-X: válvula entérica. Referencias: E: esófago, Pv: proventrículo, M: mesenterón, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: recto, TM: túbulos de Malpighi, Pl: pliegues del proventrículo, Piv: pulvilo.

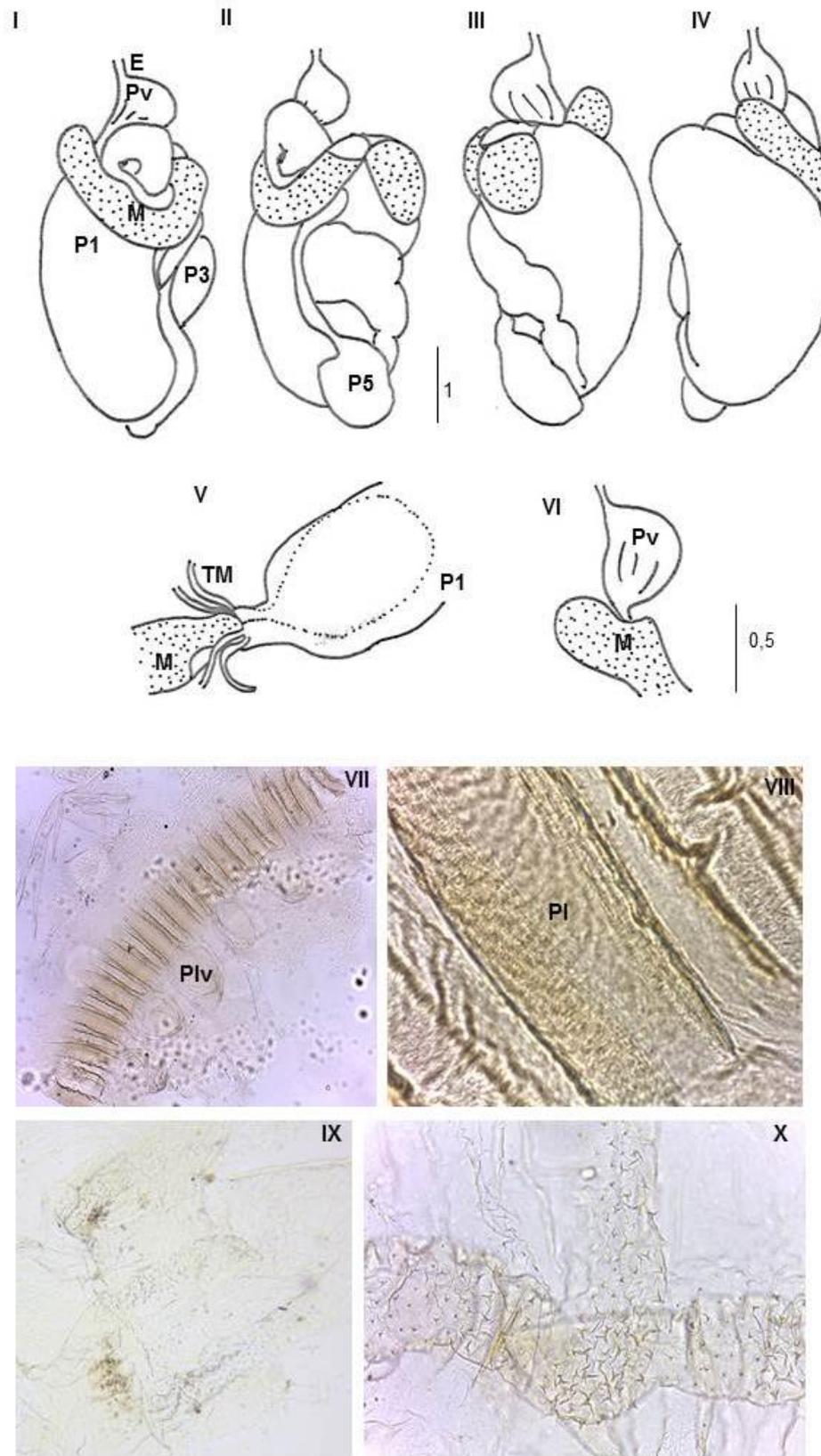


FIGURA 2. Tubo digestivo de obreras de *P.striatus*. I-IV: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, V: segmento mixto, VI: estomodeo, VII-VIII: proventriculo, IX-X: válvula entérica. Referencias: E: esófago, Pv: proventriculo, M: mesenterón, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: recto, TM: túbulos de Malpighi, Pl: pliegues del proventriculo, Plv: pulvilo.

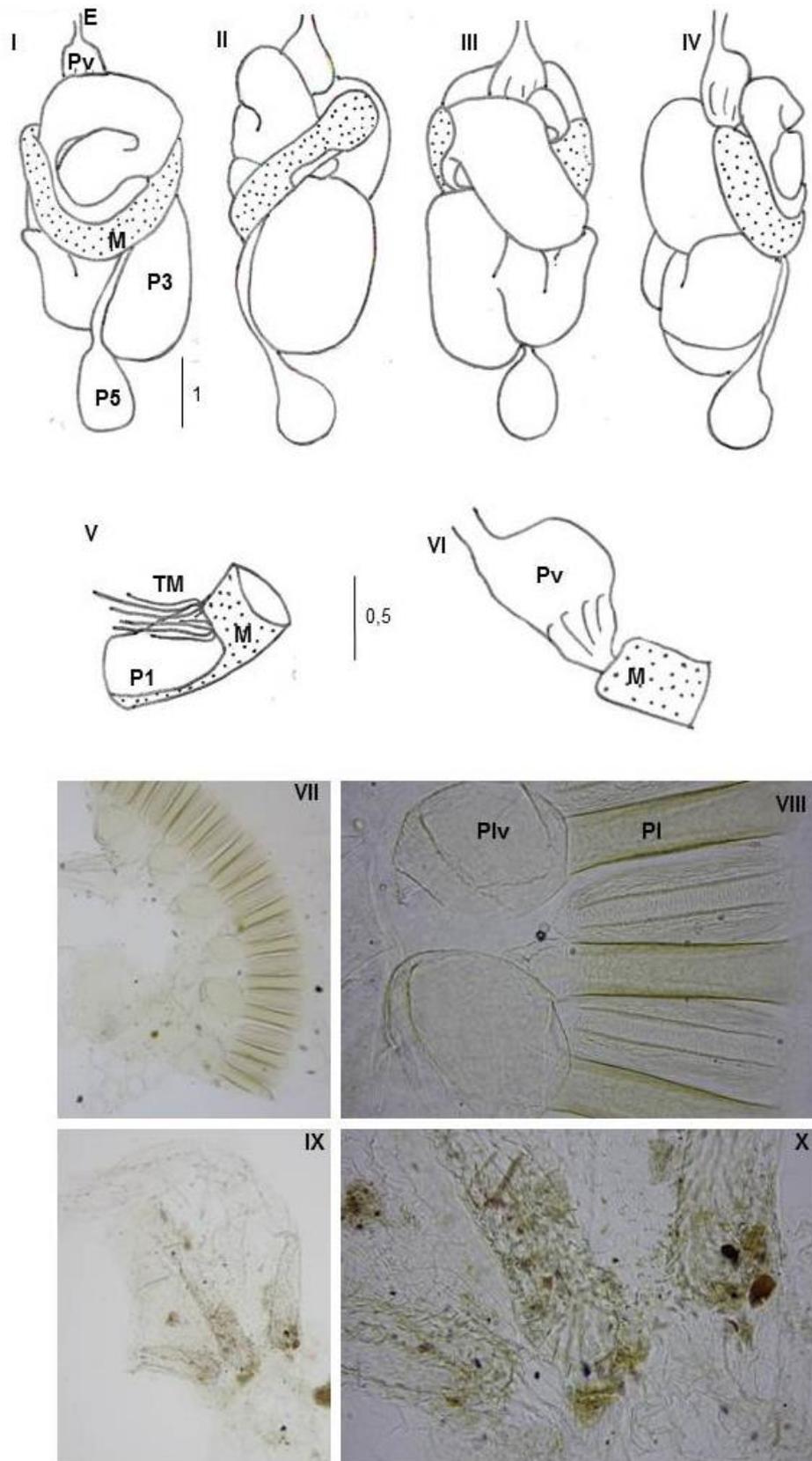


FIGURA 3. Tubo digestivo de obreras de *E.festivellus*. I-IV: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, V: segmento mixto, VI: estomodeo, VII-VIII: proventrículo, IX-X: válvula entérica. Referencias: E: esófago, Pv: proventrículo, M: mesenterón, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: recto, TM: túbulos de Malpighi, Pl: pliegues del proventrículo, Plv: pulvilo.

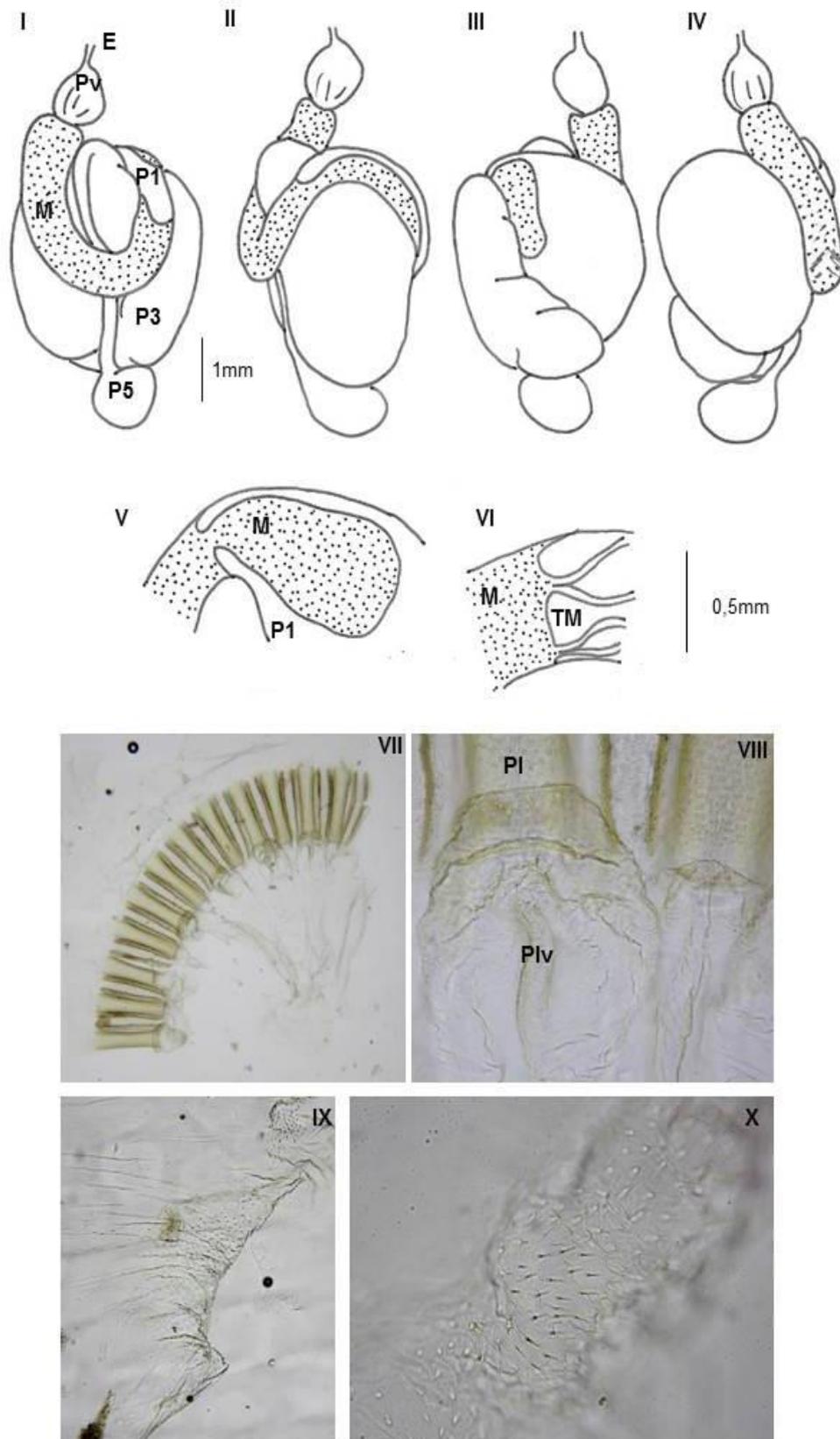


FIGURA 4. Tubo digestivo de obreras de *S.obtusus*. I-IV: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, V-VI: segmento mixto, VII-VIII: proventrículo, IX-X: válvula entérica. Referencias: E: esófago, Pv: proventrículo, M: mesenterón, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: recto, TM: túbulos de Malpighi, Pl: pliegues del proventrículo, Plv: pulvilo.

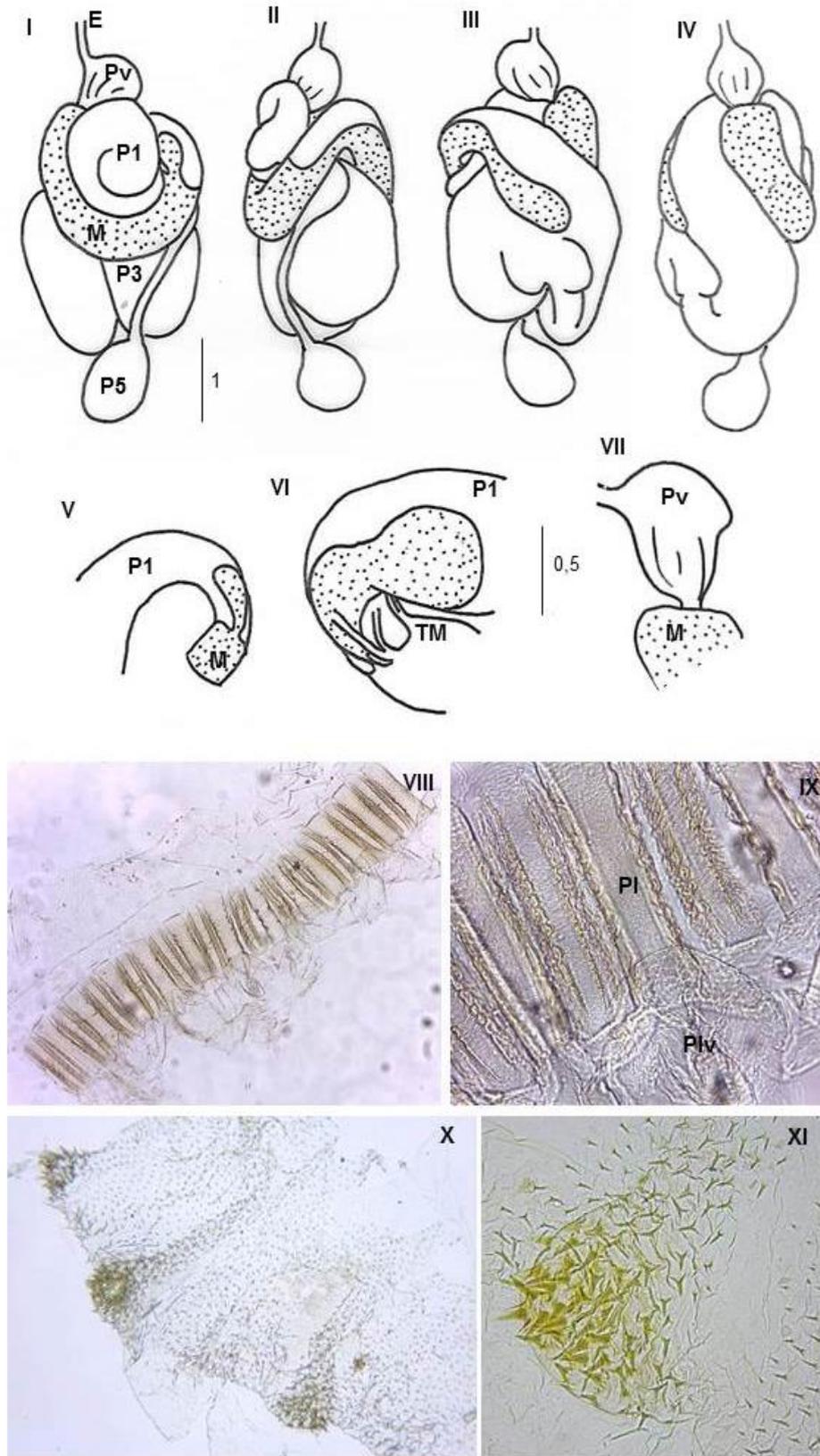


FIGURA 5. Tubo digestivo de obreras de *C. cumulans*. I-IV: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, V-VI: segmento mixto, VII: estomodeo, VIII-IX: proventrículo, X-XI: válvula entérica. Referencias: E: esófago, Pv: proventrículo, M: mesenterón, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: recto, TM: túbulos de Malpighi, Pl: pliegues del proventrículo, Plv: pulvilo.

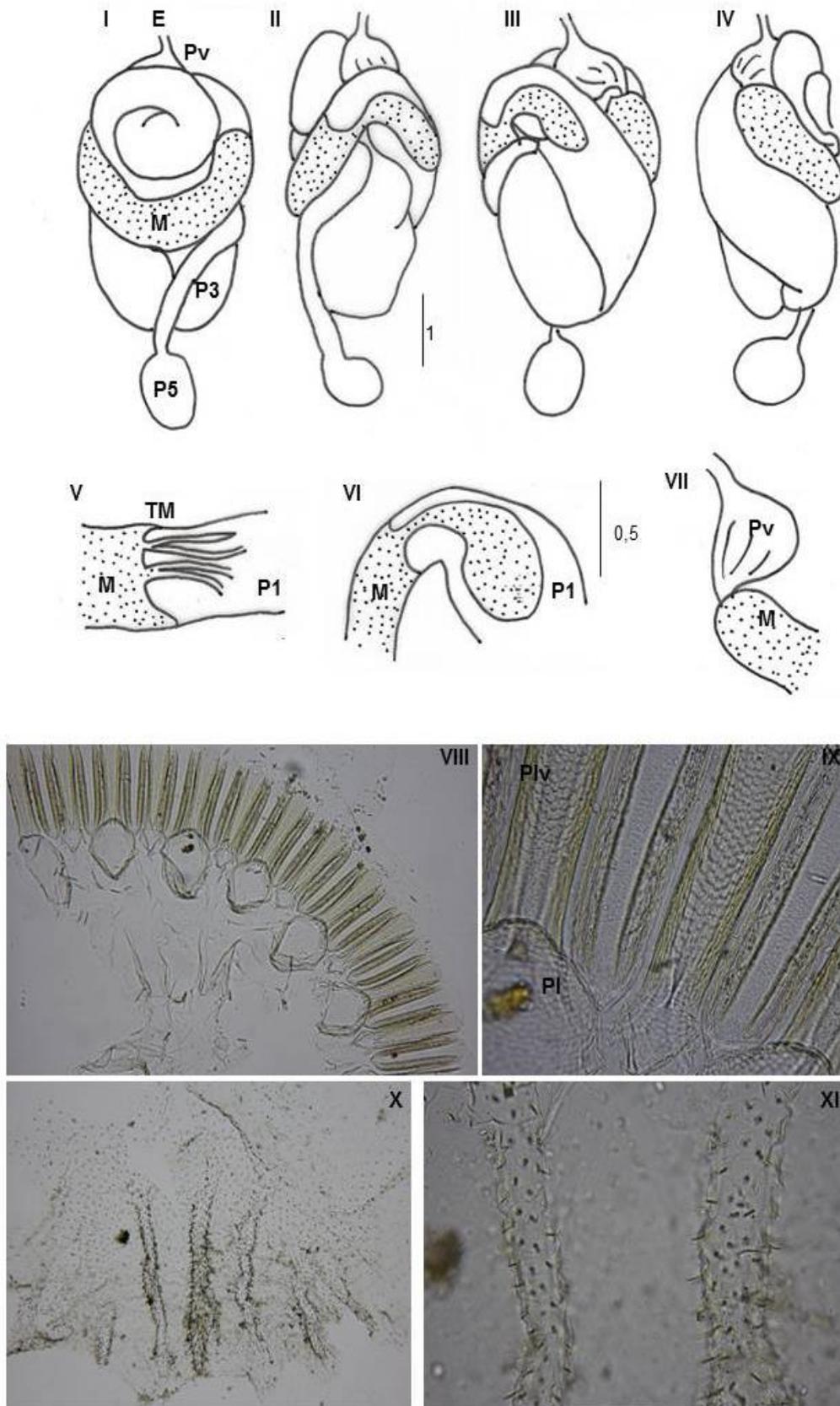


FIGURA 6. Tubo digestivo de obreras de *L. laticephalus*. I-IV: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, V-VI: segmento mixto, VII: estomodeo, VIII-IX: proventriculo, X-XI: válvula entérica. Referencias: E: esófago, Pv: proventriculo, M: mesenterón, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: recto, TM: túbulos de Malpighi, Pl: pliegues del proventriculo, Plv: pulvilo

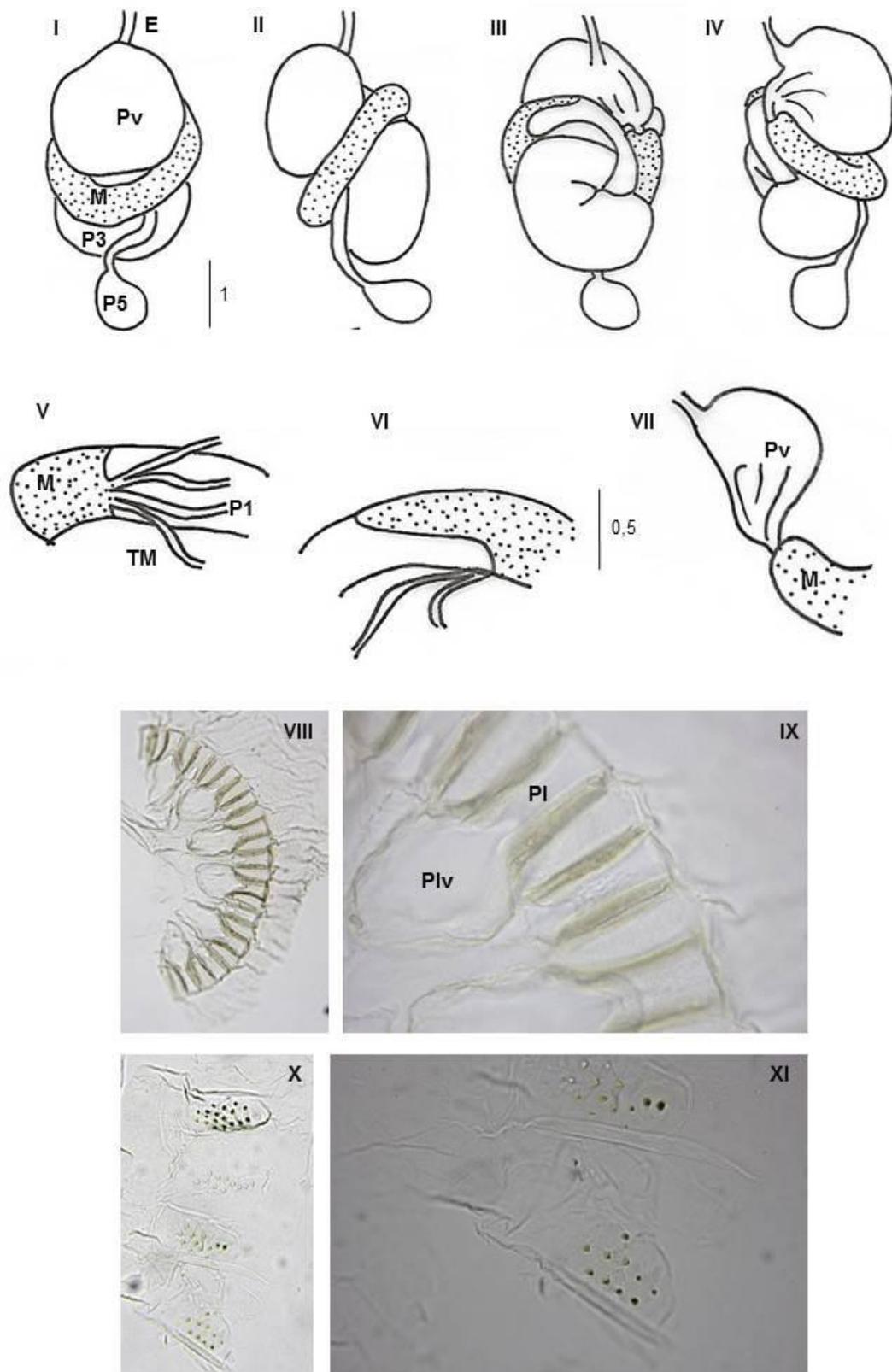


FIGURA 7. Tubo digestivo de obreras de *C. cyphergaster*. I-IV: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, V-VI: segmento mixto, VII: estomodeo, VIII-IX: proventriculo, X-XI: válvula entérica. Referencias: E: esófago, Pv: proventriculo, M: mesenterón, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: recto, TM: túbulos de Malpighi, Pl: pliegues del proventriculo, Plv: pulvilo.

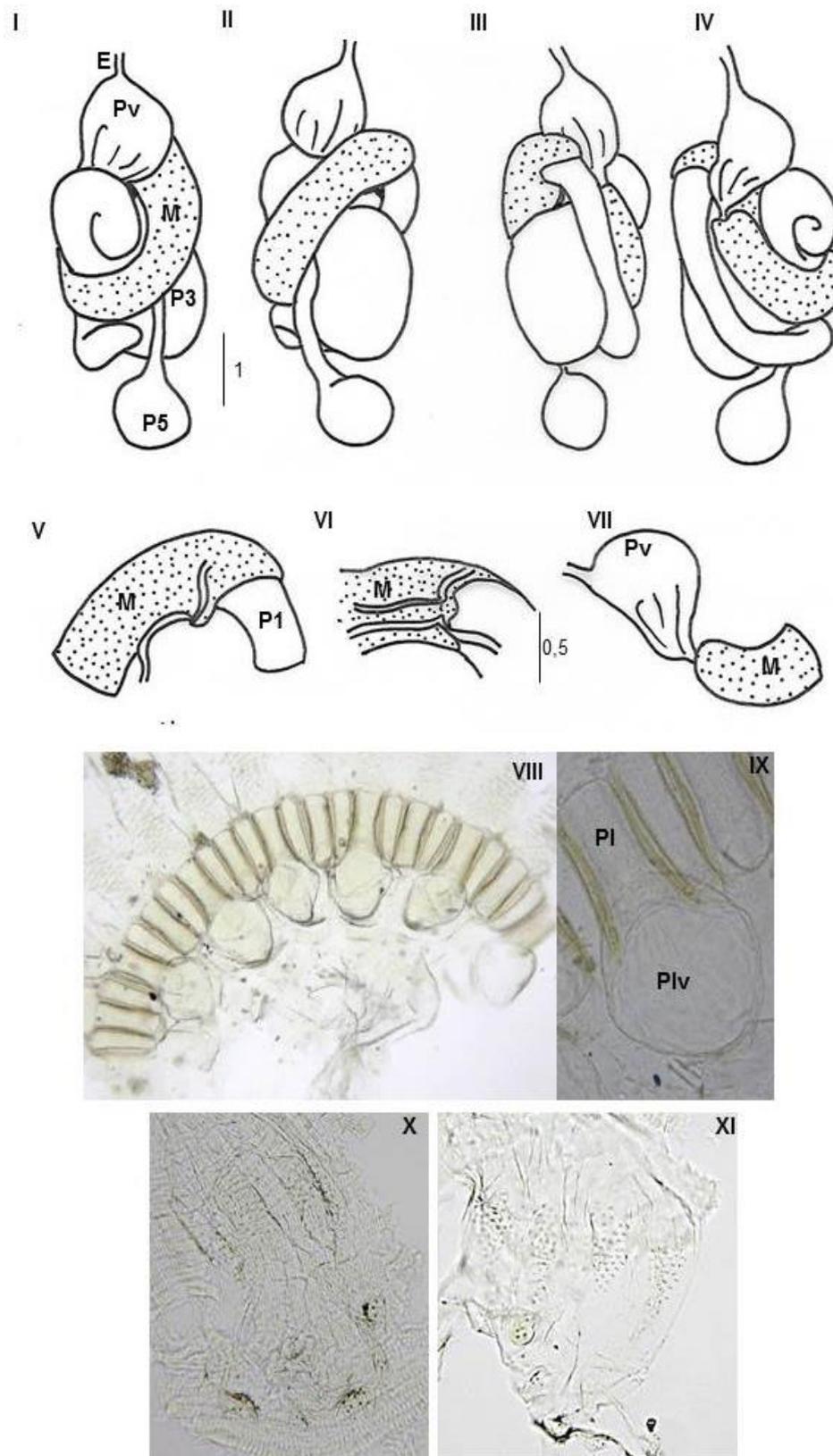


FIGURA 8. Tubo digestivo de obreras de *D. diversimiles*. I-IV: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, V-VI: segmento mixto, VII: estomodeo, VIII-IX: proventriculo, X-XI: válvula entérica. Referencias: E: esófago, Pv: proventriculo, M: mesenterón, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: recto, TM: túbulos de Malpighi, Pl: pliegues del proventriculo, Plv: pulvilo

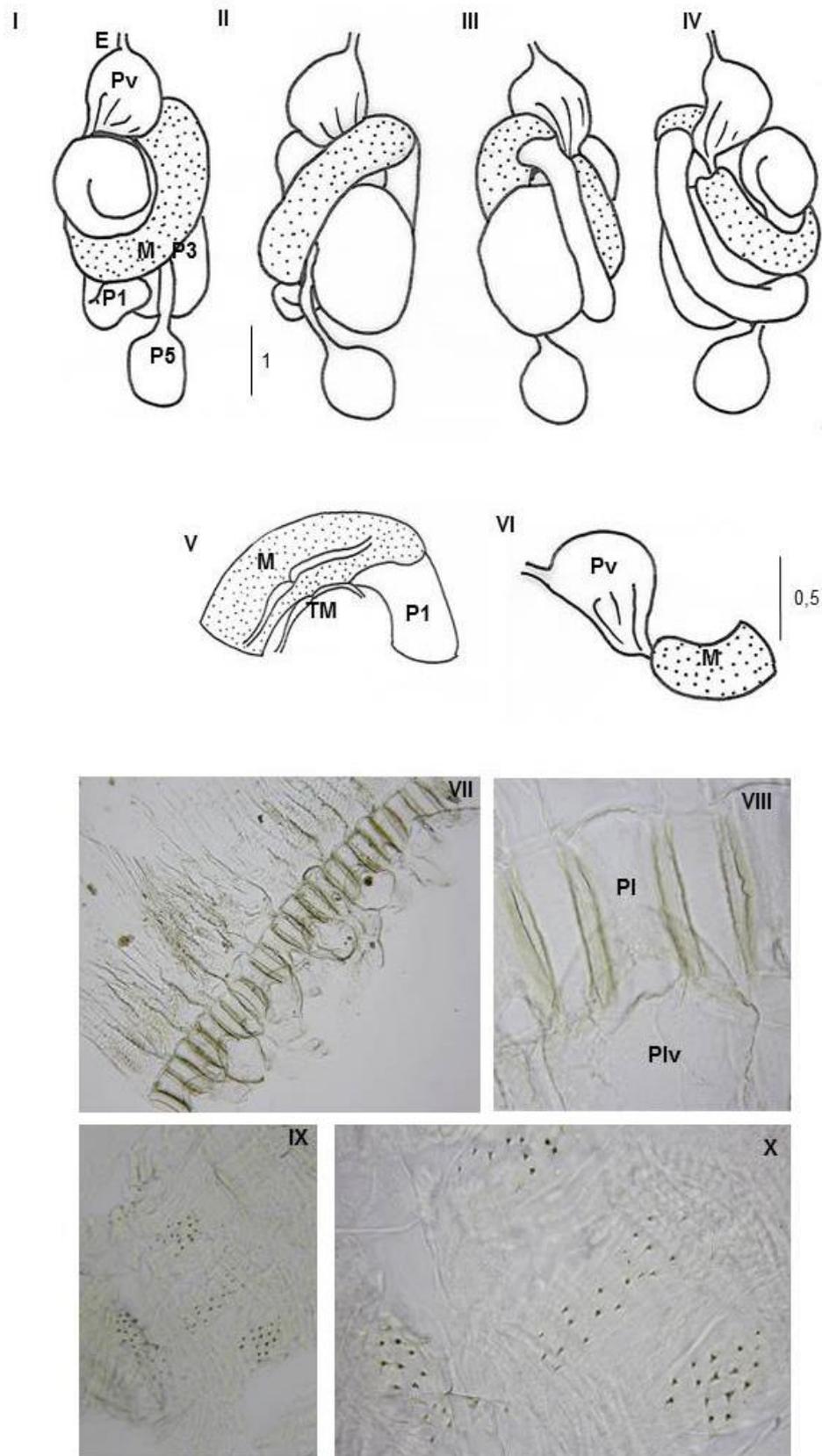


FIGURA 9. Tubo digestivo de obreras de *V. heteropterus*. I-IV: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, V: segmento mixto, VI: estomodeo, VII-VIII: proventrículo, IX-X: válvula entérica. Referencias: E: esófago, Pv: proventrículo, M: mesenterón, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: recto, TM: túbulos de Malpighi, Pl: pliegues del proventrículo, Plv: pulvilo

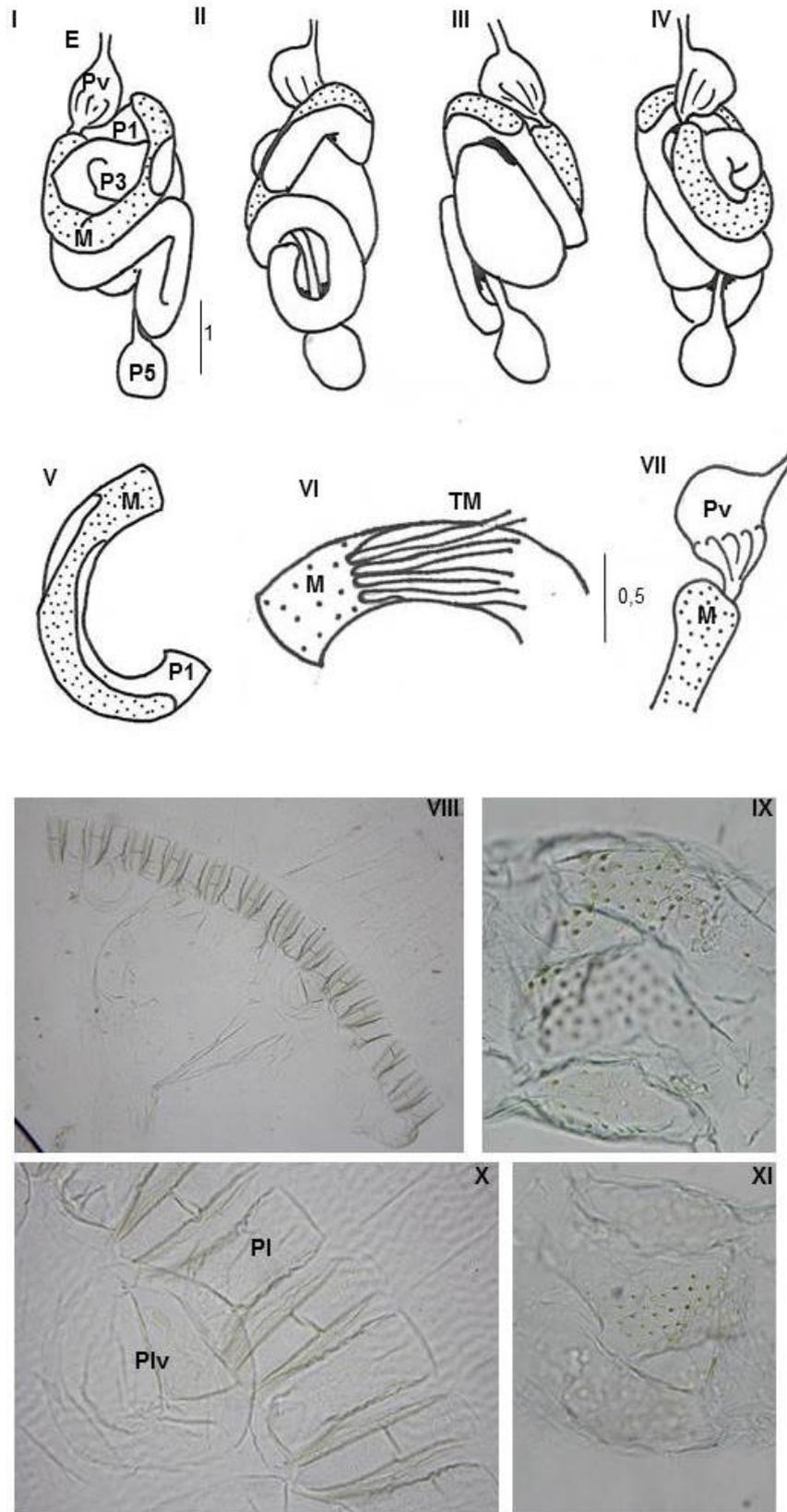


FIGURA 10. Tubo digestivo de obreras de *C. fulviceps*. I-IV: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, V-VI: segmento mixto, VII: estomodeo, VIII, X: proventrículo, IX, XI: válvula entérica. Referencias: E: esófago, Pv: proventrículo, M: mesenterón, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: recto, TM: túbulos de Malpighi, Pl: pliegues del proventrículo, Plv: pulvilo.

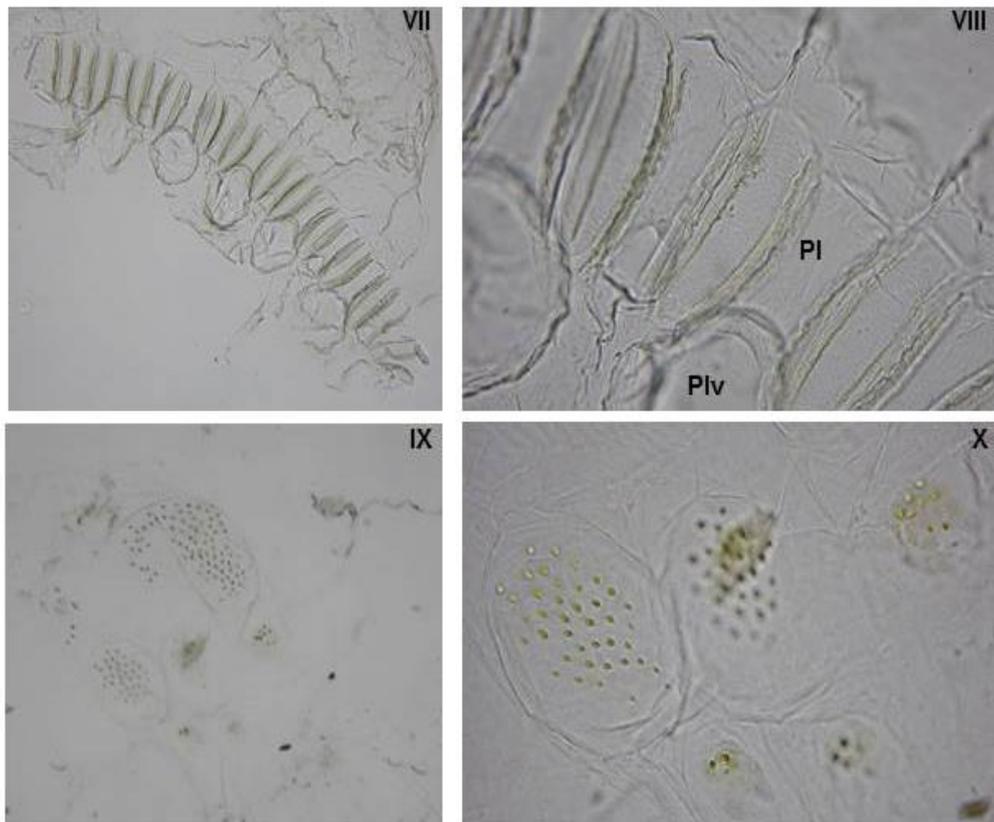
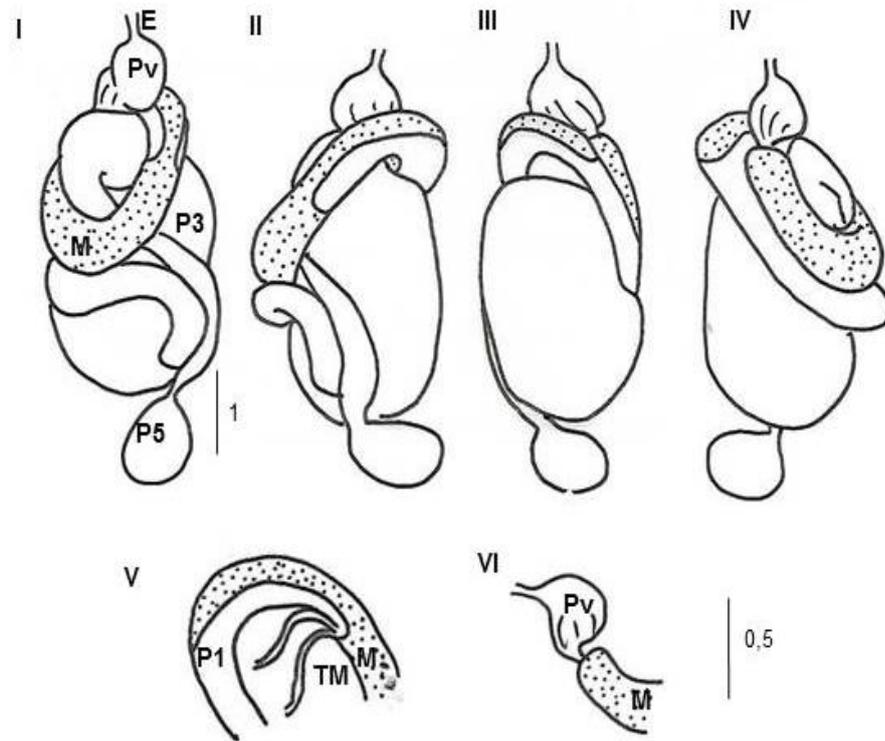


FIGURA 11. Tubo digestivo de obreras de *N. corniger*. I-IV: vistas dorsal, derecha, ventral e izquierda, V: segmento mixto, VI: estomodeo, VII-VIII: proventrículo, IX-X: válvula entérica. Referencias: E: esófago, Pv: proventrículo, M: mesenterón, P1: primer segmento proctodeal, P3: tercer segmento proctodeal, P5: recto, TM: túbulos de Malpighi, Pl: pliegues del proventrículo, Plv: pulvilo

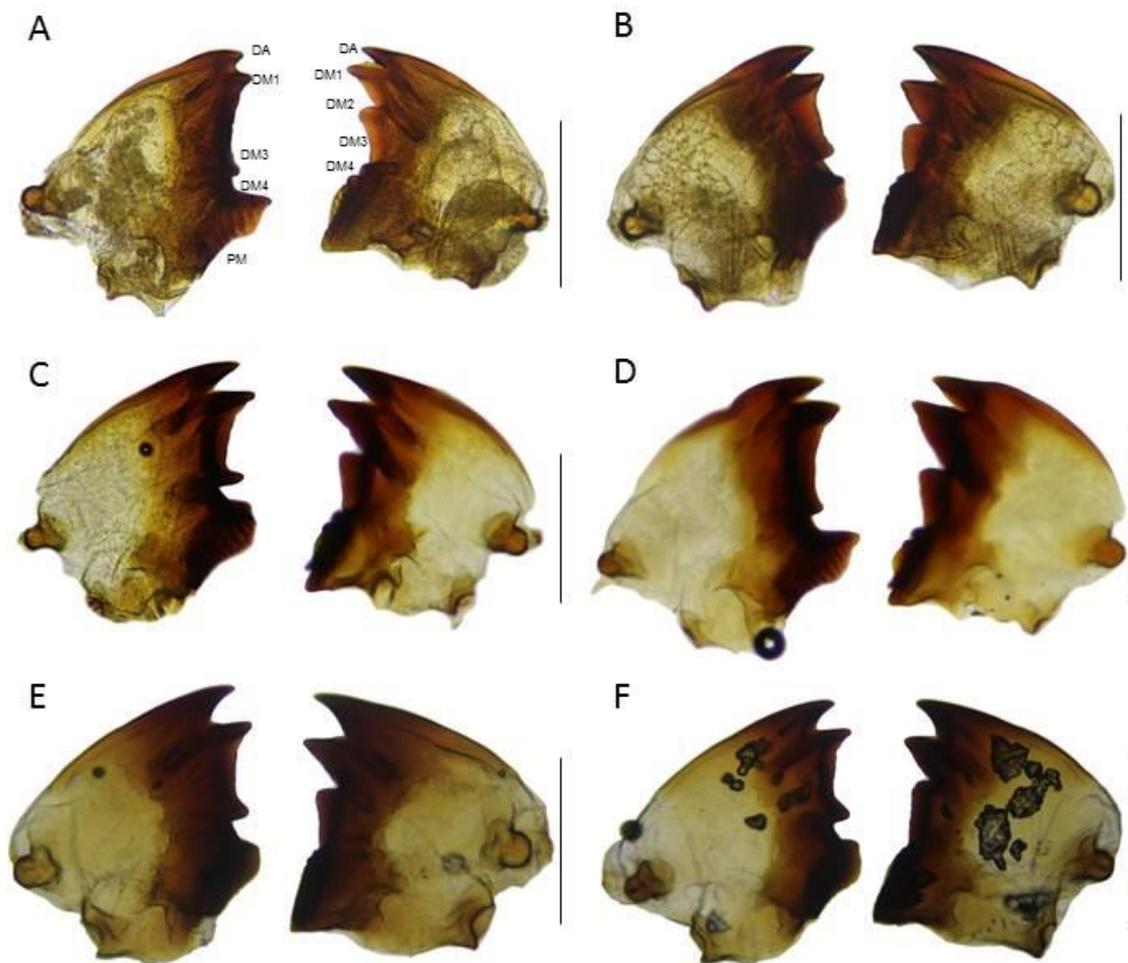


FIGURA 12. Mandíbulas derecha e izquierdas de obreras de la subfamilia Nasutitermitinae: A. *C. cyphergaster*, B. *C. fulviceps*, C. *D. diversimiles*, D. *V. heteropterus*, E. *N. corniger*, F. *N. rotundatus*. Referencias: DA: diente apical, DM1:diente marginal 1, DM2:diente marginal 2, DM3:diente marginal 3, DM4:diente marginal 4, PM: placa molar. Escala: 0.5mm.

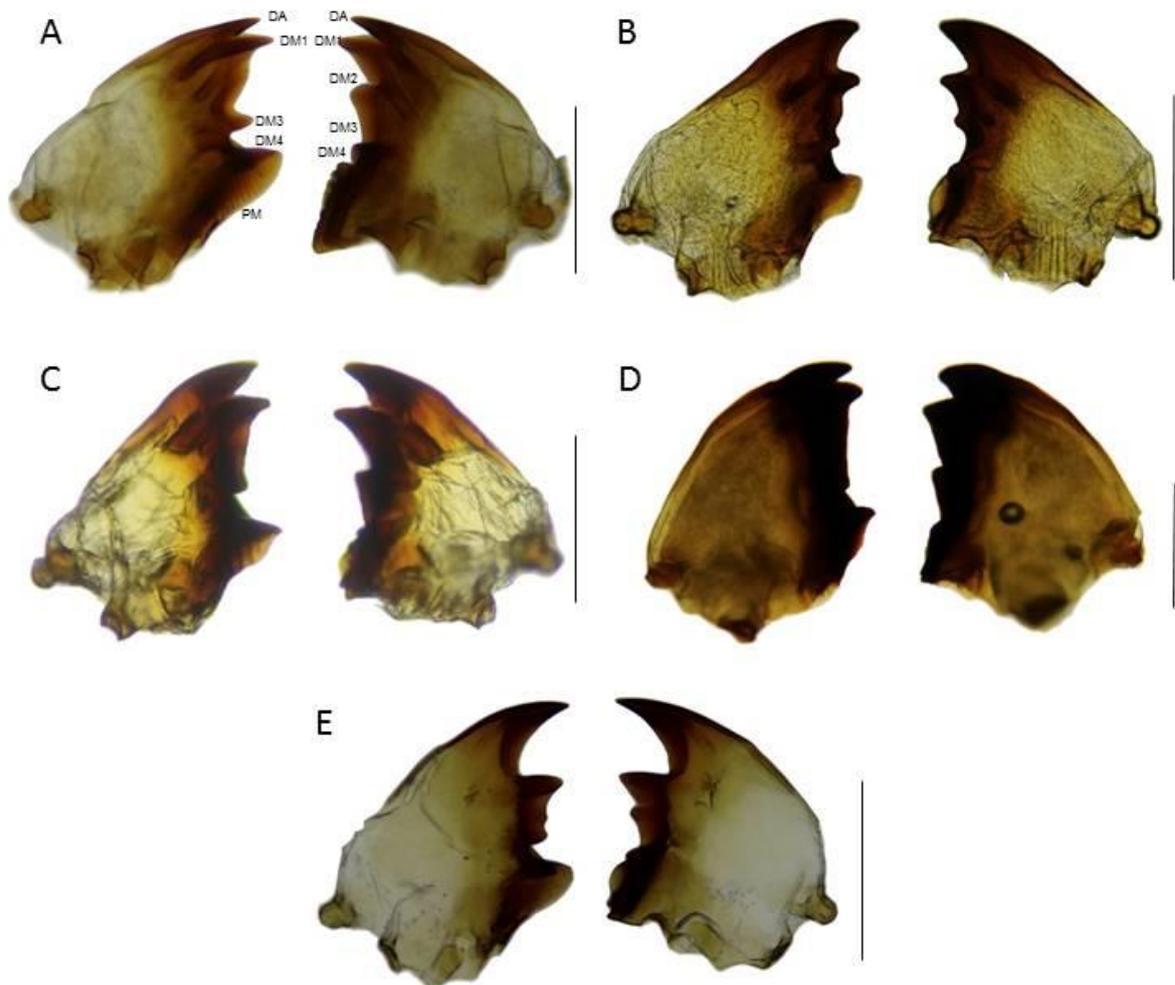


FIGURA 13. Mandíbulas derecha e izquierdas de obreras de la subfamilia Syntermitinae: A. *C. cumulans*, B. *L. laticephalus*, C. *P. striatus*, D. *S. obtusus* E. *E. festivellus*. Referencias: DA: diente apical, DM1: diente marginal 1, DM2:diente marginal 2, DM3:diente marginal 3, DM4:diente marginal 4, PM: placa molar. Escala: 0.5mm.

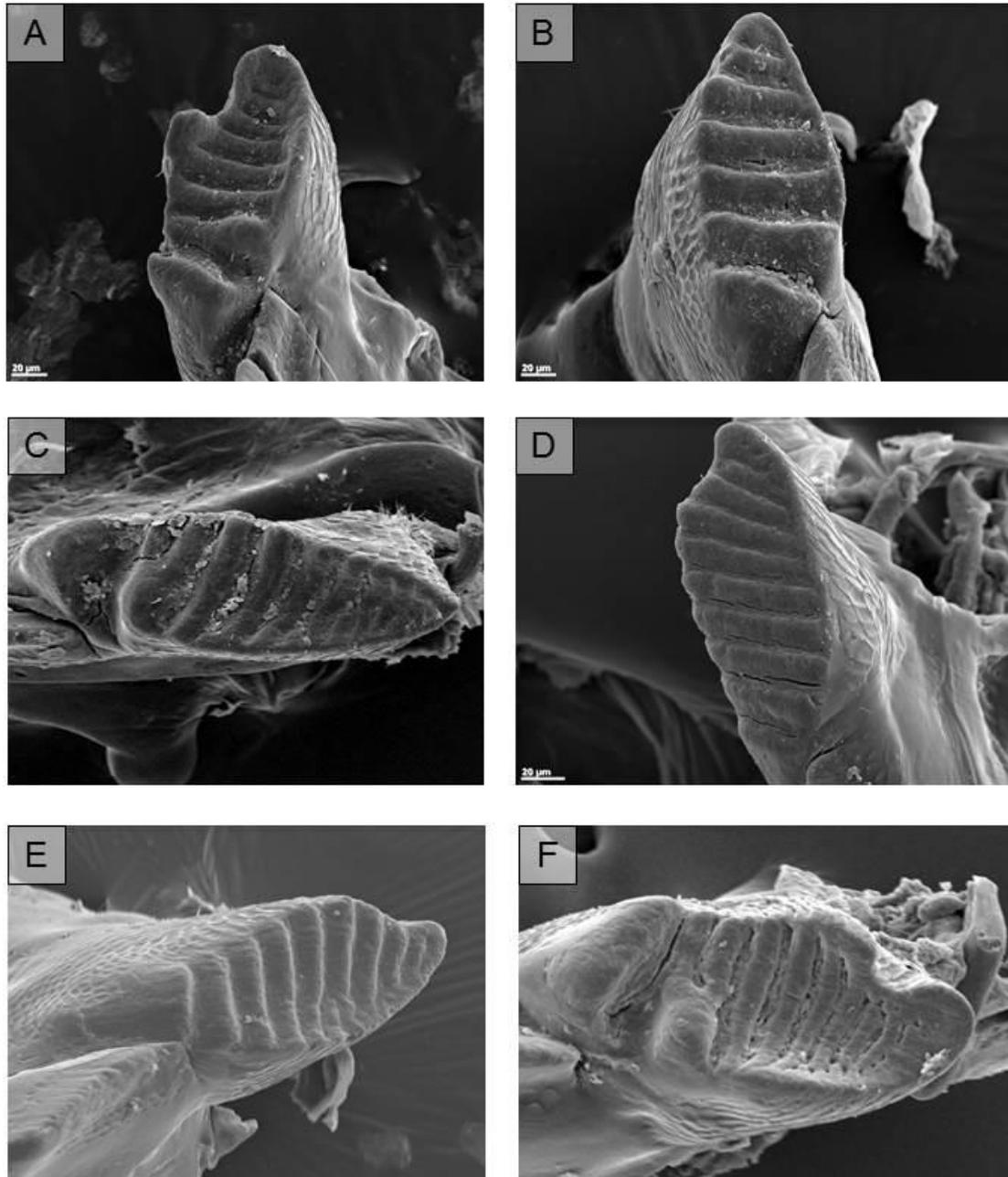


FIGURA 14. Placa molar de la mandíbula derecha de obreras de la subfamilia Nasutitermitinae: A. *D. diversimiles*, B. *C. fulviceps*, C. *C. cyphergaster*, D. *N. corniger*, E. *N. rotundatus*, F. *V. heteropterus*.

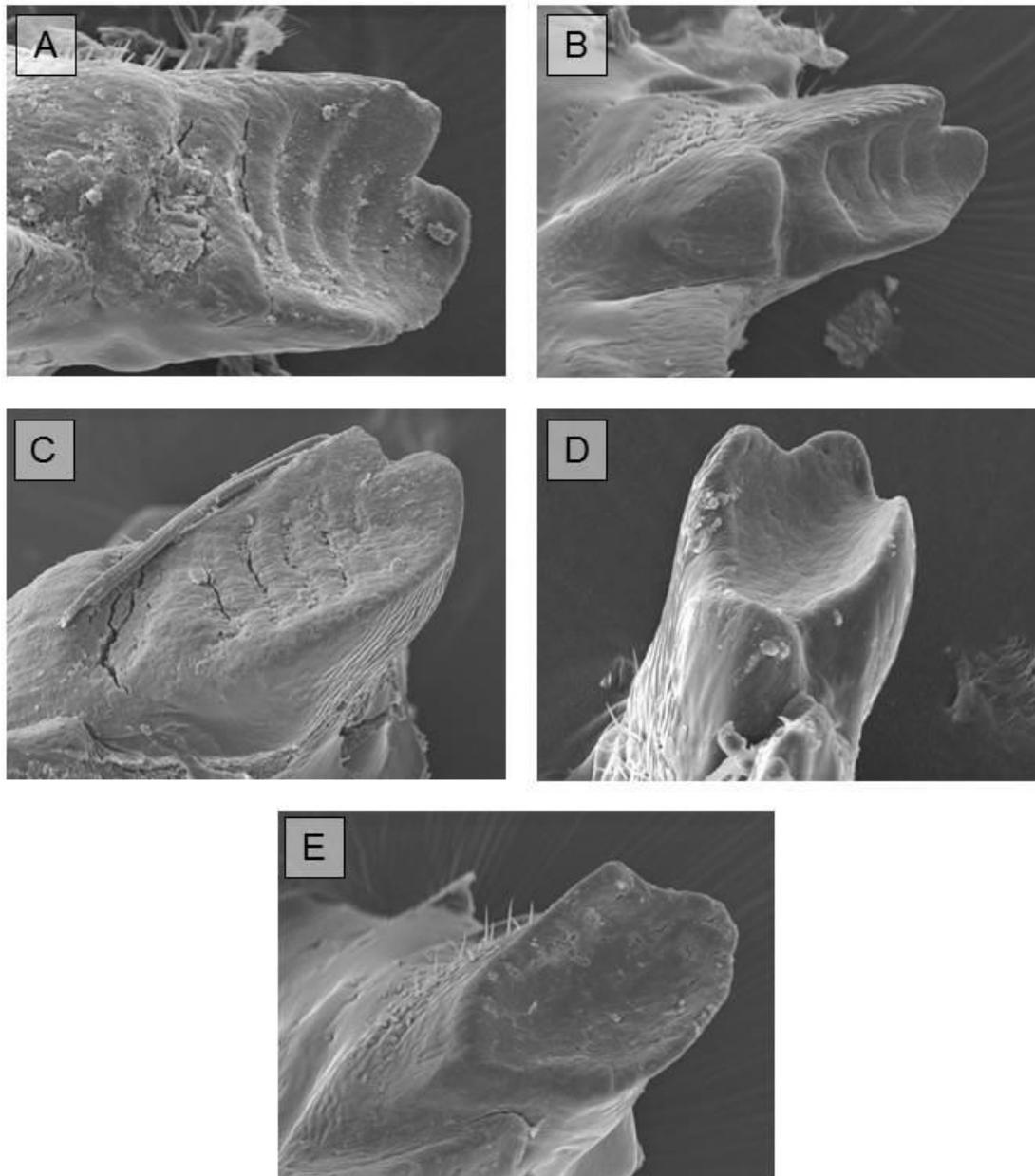


FIGURA 15. Placa molar de la mandíbula derecha de obreras de la subfamilia Syntermitinae: A. *C. cumulans*, B. *P. striatus*, C. *S. obtusus*, D. *E. festivellus* E. *L. laticephalus*.

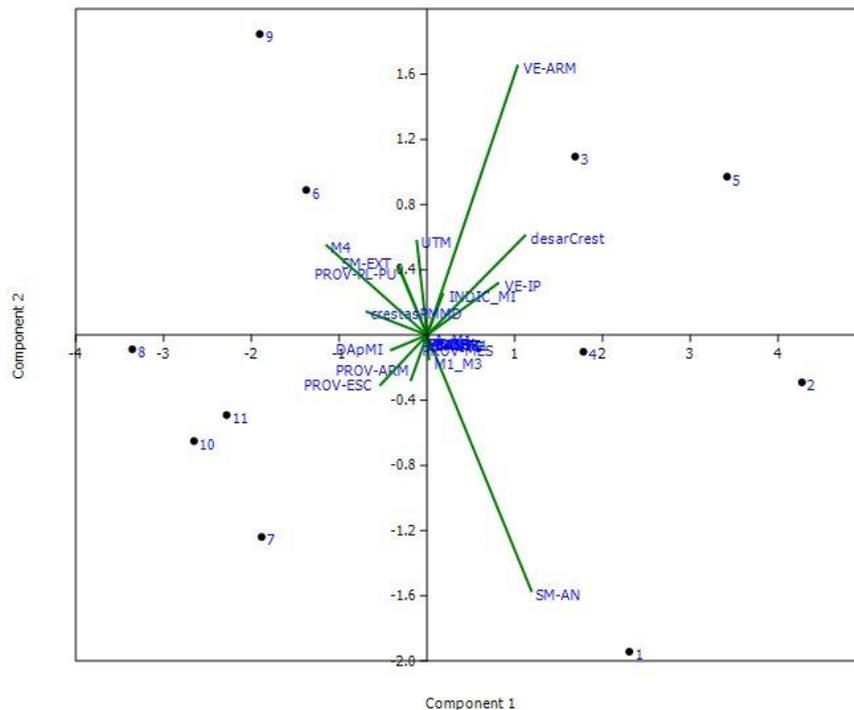


FIGURA 16. Gráfico biplot del Análisis de Componentes Principales: posición de las especies en los dos factores extraídos y su relación con los caracteres morfológicos del tubo digestivo. Referencias: 1. *S. obtusus*, 2. *L. laticephalus*, 3. *C. cumulans*, 4. *P. striatus*, 5. *E. festivellus*, 6. *D. diversimiles*, 7. *N. corniger*, 8. *C. fulviceps*, 9. *V. heteropterus*, 10. *C. cyphergaster*, 11. *N. rotundatus*, UTM: unión de los túbulos de Malpighi, VE-IP: pared entre los pliegues de la válvula entérica, VE-ARM: armadura de la válvula entérica, SM-EXT: posición del segmento mixto en relación a la CGV, SM-AN: ancho de la porción mesentérica del segmento mixto, PROV-ARM: armadura de la válvula entérica, PROV-PL-PU: relación pulvilo- longitud de los pliegues, PROV-ESC: grado de esclerotización del proventrículo, PROV-MES: unión del proventrículo con mesenterón, LBANT1: longitud del borde anterior del primer diente marginal, LBPOST1: longitud del borde posterior del primer diente marginal, LBANT3: longitud del borde anterior del tercer diente marginal, A_M1: distancia desde el diente apical al primer diente marginal, M1_M3: distancia desde primer diente marginal al tercer diente marginal, INDIC_MI: Índice Mandibular, DApMI: Diente apical de la mandíbula izquierda, desarCrest: desarrollo de las crestas, crestas PMMD: número de crestas de la placa molar de la mandíbula derecha, M4: cuarto diente marginal.



CAPITULO III

***Análisis del contenido intestinal de
termitas de la subfamilia Syntermitinae
y Nasutitermitinae.***

CAPÍTULO III

Análisis del contenido intestinal de termitas de las subfamilias *Nasutitermitinae* y *Syntermitinae*

INTRODUCCIÓN

Los estudios del comportamiento nutricional y de las preferencias alimentarias de las especies de *Nasutitermitinae* y *Syntermitinae* en ambientes naturales, son escasos a nivel mundial (Fontes 1987 a y b, De Souza y Brown 1994, Lima y Costa- Leonardo 2007). Más aún, aquellos que utilizan como metodología el análisis del contenido intestinal de las obreras se limitan a aportes puntuales (Sleaford 1996, Donovan *et al.* 2001). Hasta el momento ha sido analizado el contenido intestinal de siete especies neotropicales, de las más de 650 detectadas en la región y si bien cuatro de ellas corresponden a las incluidas en este trabajo, proceden de diferentes poblaciones (*C. cumulans*, *C. cyphergaster*, *N. corniger* y *V. heteropterus*) (Donovan *et al.* 2001, Constantino *et al.* 2006). Relacionando sus resultados con la dentición mandibular y caracteres externos e intestinales, Donovan *et al.* (2001) proponen la asignación de cuatro grupos alimentarios definidos de acuerdo al grado de humificación o degradación de los materiales ligno-celulósicos que utilizan y que se correlacionan a grandes rasgos con las variaciones en el monto de fragmentos de tejidos vegetales (de los detritos orgánicos) y sílice (del suelo) en el intestino. Así, el grupo I comprende especies de todas las familias con excepción de Termitidae, tradicionalmente llamadas “termitas inferiores” (“lower

termitas”), que incluyen en su alimentación madera sana o poco degradada, restos vegetales y vegetación herbácea. En el grupo II se incluyen a las Termitidae que explotan estos mismos recursos pero poseen obreras con características morfológicas diferentes. El grupo III corresponde a las Termitidae que se alimentan de madera muy degradada o suelo con un elevado contenido de materia orgánica. Por último, el grupo IV incluye a las verdaderas “alimentadoras de suelo” que ingieren suelo con bajo contenido de materia orgánica y ocupan el extremo más humificado del gradiente.

Otras clasificaciones habitualmente utilizadas en estudios ecológicos diferencian categorías más o menos equivalentes entre sí (Martius 1994; De Souza y Brown 1994; Eggleton *et al.* 1995, 1997; Constantino 2015) que se resumen a continuación. La categoría de termitas xilófagas (X) comprende especies que se alimentan de madera sana o poco degradada, excavando a veces en piezas grandes de madera caída. Las forrajeras (F) cortan o recolectan trozos de vegetación herbácea de la hojarasca, o pequeños trozos de ramas que transportan al interior de sus nidos. Las termitas intermediarias (I) o de la interfase madera/suelo consumen piezas de madera muy degradada, caídas en la superficie del suelo y a veces parcialmente cubiertas o rellenas de tierra y hojarasca. Las humívoras (H) o alimentadoras de suelo ingieren grandes cantidades de suelo con materia orgánica, ubicándose a diferentes niveles en el perfil. Por su parte las especialistas (E) poseen regímenes alimentarios especializados como líquenes y musgos de la corteza de los árboles, materiales del nido de otras termitas, raíces, etc.

En este contexto, el objetivo de este capítulo de la Tesis fue el de ampliar las referencias previas acerca de la ecología nutricional de algunas

termitas neotropicales de las subfamilias Nasutitermitinae y Syntermitinae y obtener datos más precisos sobre sus dieta mediante el análisis del contenido intestinal de obreras, que los reportados hasta el momento por otros métodos. Esto contribuye a determinar la importancia ecológica y los roles que cumplen cada una de las especies en los procesos de degradación de materiales vegetales en los ambientes en que se encuentran. Asimismo, se pretendió determinar si las categorías definidas por las clasificaciones vigentes de grupos alimentarios de isópteros reúnen efectivamente a termitas con regímenes nutricionales similares según los ítems consumidos.

Hipótesis de trabajo: El análisis del contenido intestinal de cada especie de termita permite precisar los diversos ítems alimentarios incluidos en su dieta, agrupar especies de hábitos nutricionales similares y definir sus roles ecológicos. Además, algunos de los sustratos consumidos se correlacionan con estructuras del tubo digestivo y de las mandíbulas.

MATERIALES Y METODOS

Material Biológico

Se estudió el contenido intestinal de seis especies de termitas de la subfamilia Nasutitermitinae (*Nasutitermes rotundatus*, *N. corniger*, *Cortaritermes fulviceps*, *Constrictotermes cyphergaster* y *Diversitermes diversimiles*) y cinco de la subfamilia Syntermitinae (*Procornitermes striatus*, *Embiratermes festivellus*, *Syntermes obtusus*, *Cornitermes cumulans* y *Labiotermes laticephalus*). Se utilizaron ejemplares pertenecientes a la Colección de Isoptera de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y

Agrimensura (FACENAC), los cuales fueron fijados en FAA (formol: alcohol: ácido acético) y conservados en etanol 80%.

Metodología

Se aplicó el método propuesto por Donovan *et al.* (2001), con algunas modificaciones, principalmente el uso de los colorantes para la identificación de los ítems. En primer lugar se realizó la disección bajo microscopio estereoscópico de 10 obreras de cada una de las especies consideradas. La selección de obreras para estos análisis estuvo en relación con la biología de estos insectos, ya que es la casta encargada de la obtención de los nutrientes crudos y de alimentar al resto de los individuos de la colonia (soldados, reproductores e individuos inmaduros). En las especies con obreras dimórficas se trabajó con obreras mayores.

A cada uno de los ejemplares, se le extrajo el contenido del tercer segmento proctodeal (P3), que es la porción del tubo digestivo con mayor volumen en estas especies. Dicho contenido se colocó en un tubo *Eppendorf* con agua destilada durante 24 horas a fin de rehidratarlo, diluirlo y homogenizarlo. Se le colocó al contenido intestinal safranina al 0.004% para poder evidenciar la presencia de material vegetal y negro de clorazol para observar fragmentos de insectos a través de la tinción de quitina.

Pasadas las 24 horas, el contenido se observó en una cámara cuentaglobulos o hemocitómetro y se analizó bajo microscopio binocular con un aumento de 40x. Se tomaron 20 microfotografías digitales utilizando una cámara fotográfica digital Canon Eos Rebel 3Ti adosada al microscopio. Se

registraron en cada una de las imágenes, la presencia/ausencia de diversos sustratos alimentarios. Se tuvieron en cuenta los siguientes ítems: partículas silíceas, fragmentos de tejidos vegetales, fibras vegetales, células aisladas vegetales, esporas, granos de polen, hifas y poros germinativos de hongos, restos de exoesqueleto de artrópodos y material vegetal en descomposición. Los valores de presencia de los distintos ítems corresponden al porcentaje de imágenes analizadas (20 para cada especie) en que se detectó cada uno de ellos.

Los caracteres mandibulares considerados en relación al tipo de alimento consumido son los que han sido presentados en el capítulo II de la Tesis.

Análisis de datos

Los datos de contenido intestinal fueron analizados mediante técnicas de agrupamiento y análisis de componentes principales (PCA). Para el análisis de agrupamiento se utilizó una matriz de distancias Euclídeas y el método UPGMA ("Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean") para la conformación de los grupos. Para el PCA la matriz de datos fue previamente centrada y estandarizada siguiendo el criterio de Donovan *et al.* (2001). Las posiciones de las especies sobre los dos primeros factores extraídos (*scores*) fueron utilizadas para medir las relaciones entre las variables mandibulares y del tubo digestivo (excluidas las que presentaron los mismos valores en todas las especies) con el tipo de alimentos consumidos mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman. Los cálculos se realizaron con el software PAST 3.0 (Hammer *et al.* 2001). Todas las pruebas estadísticas se hicieron con $\alpha = 0,05$.

RESULTADOS

El análisis del contenido intestinal de las obreras permitió, dentro de cada subfamilia, caracterizar a las distintas especies y diferenciarlas entre sí sobre la base de los ítems alimentarios detectados en el tercer segmento proctodeal (P3):

Nasutitermitinae

El contenido intestinal de las dos *Nasutitermes* (Figura 1) fue similar y estuvo compuesto principalmente por material vegetal en descomposición y fibras vegetales. Es de destacar además que fueron los únicos casos en que se detectaron poros germinativos de hongos en el 20% de las muestras en ambas especies (Figura 3 E, F).

En el P3 de *C. cyphergaster* (Figura 1) se detectaron fibras vegetales y material vegetal en descomposición en todas las imágenes analizadas, también fragmentos vegetales con menor frecuencia (30%) (Figura 3 A).

Los fragmentos vegetales y el material vegetal en descomposición se hallaron presentes en el 100% de las muestras analizadas del contenido intestinal de *V. heteropterus* (Figura 1). En esta especie se detectaron además hifas de hongos en el 20% de las muestras (Figura 3 G y H).

En el análisis del contenido intestinal de *C. fulviceps* (Figura 1) se observó tejido vegetal en descomposición en todos los campos fotográficos y, en frecuencias decrecientes, se detectaron fragmentos vegetales (90%), sílice (80%) y fibras vegetales (30%) (Figura 3 C y D).

En *D. diversimiles*, el P3 de obreras contenía cinco de los nueve ítems alimentarios considerados (Figura 1). En todas las imágenes se reconoció material vegetal en descomposición, en menor medida fragmentos (80%) y

células vegetales (30%), y esporádicamente sílice e hifas (10% para ambos ítems) (Figura 3 B).

Syntermitinae

En el análisis del contenido intestinal de *S. obtusus* se pudo establecer que el ítem registrado con mayor frecuencia fue el de fragmentos de tejidos vegetales (90%) (Figura 2). En las preparaciones microscópicas pudieron identificarse claramente fracciones aún sin degradar de plantas, las cuales se evidenciaron también por la coloración rojiza adquirida por la tinción con safranina (Figura 4 A,B). Según la morfología de los estomas presentes en estos fragmentos, pudo establecerse que al menos algunas de las plantas ingeridas pertenecen a la Familia Poaceae. En menor proporción se registró la presencia de granos de polen de Poaceae (40%), células vegetales aisladas (20%), esporas (10%) y granos de sílice (50%).

El contenido intestinal de *C. cumulans* (Figura 2) presentó solamente dos sustratos consumidos, con elevados porcentajes de material vegetal en descomposición (100%) y de fragmentos de tejidos vegetales (80%) (Figura 4 G, H).

Para *P. striatus* (Figura 2), en el material procedente del tercer segmento proctodeal de obreras se pudo observar la presencia frecuente de fragmentos de tejido vegetal (80%) y de partículas silíceas (50%). Asimismo, se detectaron células vegetales aisladas y material vegetal degradado, en menores porcentajes (40% y 30% respectivamente) (Figura 4 E y F).

El material vegetal en descomposición se halló presente en el 100% de las muestras analizadas del contenido intestinal de *E. festivellus* (Figura 2).

También se reconocieron fragmentos de tejido vegetal (30%) y células vegetales (20%), aunque con menor frecuencia (Figura 4 D).

En el material extraído del tercer segmento proctodeal de *L. laticephalus* (Figura 2) se detectaron células vegetales y sílice en todas las imágenes analizadas (Figura 4 C). El material vegetal en descomposición y los fragmentos vegetales también fueron detectados en esta especie (80% y 40% respectivamente), que fue además la única Syntermitinae donde se verificó la presencia de hifas (10%).

El análisis de agrupamiento de las especies de termitas analizadas, utilizando la matriz de distancias Euclídeas y el método UPGMA permite observar la formación de tres grupos bien definidos (Figura 5). En primer lugar, un grupo conformado por las dos especies de *Nasutitermes* y *C. cyphergaster*. Un segundo grupo más numeroso incluye a *S. obtusus*, *P. striatus*, *C. fulviceps*, *E. festivellus*, *C. cumulans*, *V. heteropterus* y *D. diversimiles*. Por último, se observa que *L. laticephalus* se ubica claramente separada de las otras especies consideradas en este estudio.

En el Análisis de Componentes Principales (PCA) realizado (Tabla 1), se observó que el primer factor extraído representó el 43% de la varianza total y se relacionó de manera positiva y significativa con los fragmentos vegetales y de manera negativa con las fibras vegetales y los poros germinativos de hongos. El factor 2 explicó el 20% de la varianza total y se relacionó de manera significativa con las hifas de hongos. El gráfico de biplot obtenido con estos dos factores muestra el agrupamiento de las especies analizadas y su relación con los ítems alimentarios consumidos (Figura 6).

Las correlaciones establecidas entre el primer factor y los caracteres morfológicos sólo resultaron significativas con el desarrollo de las crestas de la placa molar ($r_s = 0.62$, $p = 0.04$), mientras que el segundo factor se relacionó de manera significativa con el sitio de unión de los túbulos de Malpighi ($r_s = 0.67$, $p = 0.02$), con el ancho de la prolongación del segmento mixto en su punto más delgado ($r_s = -0.60$, $p = 0.05$) y con la longitud relativa de los pliegues del proventrículo en relación al pulvilo ($r_s = 0.60$, $p = 0.05$) (Tabla 2).

A través de estos resultados, se pone de manifiesto que la presencia de determinados ítems alimentarios (fragmentos vegetales, fibras vegetales y poros germinativos) en los análisis de contenido intestinal, se encuentran en relación con la morfología de las mandíbulas (el número y grado de desarrollo de las crestas de la placa molar de la mandíbula derecha).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos, en cuanto a los sustratos alimentarios consumidos por las distintas especies de termitas, representan aportes novedosos para siete de las especies estudiadas (*N. rotundatus*, *C. fulviceps*, *D. diversimiles*, *P. striatus*, *E. festivellus*, *S. obtusus* y *L. laticephalus*), cuyo contenido intestinal no había sido analizado hasta el momento. También para *C. cumulans* se agregan ítems no registrados previamente. Asimismo, se confirmó el consumo de algunos ítems consignados antes por otros autores mediante otros métodos indirectos de observación.

Al considerar los sustratos alimentarios ingeridos por las especies de termitas de ambas subfamilias en conjunto, se evidenciaron diferentes patrones. La única coincidencia exacta en ítems y porcentajes de consumo fue

entre las dos especies del género *Nasutitermes*. Otras dos termitas (*L. laticephalus* y *D. diversimiles*) mostraron similitud ya que consumieron los mismos ítems, pero éstos se detectaron en diferentes proporciones.

Con respecto al número de ítems consumidos por cada especie, en *C. cumulans* se registraron solo dos, pero otras especies mostraron mayor amplitud con hasta cinco tipos de sustratos diferentes (*S. obtusus*, *L. laticephalus* y *D. diversimiles*).

Las seis especies de la subfamilia Nasutitermitinae analizadas en esta Tesis han sido asignadas al grupo alimentario II de la clasificación propuesta por Donovan *et al.* (2001). Dentro de este grupo, la presencia de fibras vegetales lignificadas en el tubo digestivo de *N. corniger*, *N. rotundatus* y *C. cyphergaster* representaría una confirmación de su régimen alimentario xilófago, previamente indicado por otros autores. *N. corniger* ha sido registrada en ambientes naturales alimentándose de árboles y arbustos vivos, de madera parcialmente degradada como troncos caídos, ramas rotas y raíces. En zonas urbanas ataca muebles, maderas de construcción, de desecho y molduras. También ha sido reportada como plaga de cultivos, especialmente cítricos y otros frutales y palmeras. Su importancia como plaga estructural se abordará con mayor profundidad en el capítulo referido a preferencias alimentarias (Bandeira 1979; Domingos *et al.* 1986, De Souza y Brown 1994; Torales *et al.* 1997, 2005; Melo y Bandeira 2004; Scheffrahn *et al.* 2005 a; ESA 2013). Para *N. rotundatus*, además de una dieta xilófaga, se ha registrado que ocasionalmente se alimenta de hojas y heces de herbívoros lo cual podría explicar la presencia de material vegetal en descomposición (Bandeira 1979, Domingos *et al.* 1986, De Souza y Brown 1994). La presencia de poros

germinativos en el intestino de ambas *Nasutitermes* no ha sido reportada hasta el momento y podría indicar un rol importante de estas termitas en la dispersión de hongos. Asimismo, *C. cyphergaster* ha sido asignada a la categoría de xilófaga por Domingos *et al.* (1986), Melo y Bandeira (2004) y Moura *et al.* (2006), pero se informó además el consumo de microepífitos, restos de plantas, humus y líquenes (Martius *et al.* 2000, Torales *et al.* 2005), lo cual no pudo confirmarse en este trabajo.

V. heteropterus ha sido incluida por Mathews (1977), Constantino (1999) y Bandeira *et al.* (2003) entre las consumidoras de hojarasca y restos vegetales, por lo que los ítems detectados en su intestino (fragmentos de tejido vegetal y material vegetal en descomposición) concuerdan con ese régimen alimentario. Por otro lado, el registro de hifas de hongos en su contenido intestinal es novedoso, pero debido a que fueron poco frecuentes, no se podría decir que son incorporadas intencionalmente y es posible que sea en forma casual o accidental cuando recolectan el material vegetal.

Los sustratos alimentarios registrados para *C. fulviceps* son compatibles con una dieta especializada en tejidos vegetales relativamente blandos como hojas, tallos y otros órganos poco lignificados en coincidencia con Silvestri (1903) y Constantino (1999). Además, el hallazgo de fibras vegetales confirma que consume ocasionalmente tejidos lignificados, lo que se corresponde con observaciones de campo que indican la presencia de esta termita en forestaciones de *Eucalyptus grandis*, nidificando ocasionalmente en la base de los árboles, sobre ramas caídas y sobre tocones (Laffont *et al.* 1998), así como también atacando madera estructural en edificaciones (Torales 2002, 2004) lo

cual pone de manifiesto su posible rol perjudicial en áreas urbanas (Etcheverry *et al.* 2014).

Los ítems alimentarios descubiertos en el intestino de *D. diversimiles* coinciden con observaciones a campo de Roisin y Leponce (2004), Araujo *et al.* (2007) y Torales *et al.* (2007) que mencionan el consumo de madera degradada, restos de plantas e incluso forrajeo a campo abierto. Por otro lado, se destaca el hallazgo de hifas de hongos y de granos de sílice dentro del contenido intestinal de *D. diversimiles* durante este trabajo, siendo los primeros registros de estos ítems para la especie.

Al comparar las dos especies de Syntermitinae habitualmente incluidas en el grupo alimentario II de Donovan *et al.* (2001) (*S. obtusus* y *C. cumulans*), se observa que el único ítem compartido por ambas son los fragmentos vegetales, presentes en mayor proporción en estas dos termitas que en el resto de las especies analizadas de esta subfamilia. Es de destacar que, a pesar de estar incluidas en ese grupo alimentario, las fibras vegetales lignificadas están ausentes en el contenido intestinal de ambas por lo que la alimentación de madera, sugerida por Donovan *et al.* (2001) y Davies (2002) para *C. cumulans* y otra especie de *Syntermes* (*S. molestus*) no fue verificada. Para *S. obtusus*, los registros de esta Tesis confirman las observaciones previas acerca de los sustratos alimentarios consumidos por especies de este género, entre los que se mencionan principalmente hojas de gramíneas que forman parte de la hojarasca, depositadas en la superficie del suelo, las que recogen durante la noche y cuyos fragmentos trasladan y acumulan en el interior de sus nidos, así como también trozos de tallos de pequeño diámetro (Lee y Wood 1971,

Constantino 1999, Torales *et al.* 2005, Lima y Costa- Leonardo 2007). La presencia de granos de polen en el contenido intestinal en el 40% de las muestras de esta especie podría indicar que las obreras consumen de manera intencional este ítem alimentario, que no se halló presente en las otras termitas analizadas y resulta un aporte novedoso a los registros de la dieta de *S. obtusus*.

El elevado contenido de material degradado en el intestino de obreras de *C. cumulans* confirmaría el rol de descomponedores que cumplen estos insectos en los ambientes en los que se hallan presentes, consumiendo restos de plantas, raíces, rizomas, hojas verdes o secas de gramíneas y estiércol de herbívoros de acuerdo a los aportes de Davies *et al.* (2003), Torales *et al.* (2005) y Fontes (1987 b).

Dentro de las Syntermitinae analizadas, se ubican en el grupo alimentario III a las especies *P. striatus* y *E. festivellus*, que comparten tres de los ítems detectados (material vegetal en descomposición, fragmentos vegetales y células aisladas) pero en diferentes porcentajes. En *P. striatus*, la mayor presencia de fragmentos y células vegetales confirman lo descrito por Fontes (1987 b) y Constantino (1999) que mencionan un elevado consumo de hojas secas y otros restos de vegetación, así como también de estiércol de herbívoros. Por su parte, los resultados obtenidos permiten confirmar que la dieta de *E. festivellus* se basa principalmente en material vegetal fuertemente descompuesto, incluyendo raíces, gramíneas y probablemente madera degradada enterrada. Sin embargo, en este trabajo no se han podido detectar partículas silíceas que ratifiquen que el suelo forma parte de régimen alimentario de esta especie, como mencionan algunos autores (Domingos *et al.*

1986, Torales *et al.* 2005, De Souza y Brown 1994). Es de destacar que si bien no se hallaron datos previos de asignación de *E. festivellus* a algún grupo alimentario, otras dos especies del género *Embiratermes* han sido asignadas al grupo alimentario III (Bourguignon *et al.* 2011).

La única Syntermitinae incluida en el grupo IV es *L. laticephalus* y en este caso, el registro de sílice en todos los campos analizados, permitiría confirmar que esta especie se alimenta de suelo tal como lo mencionan Constantino (1999), Torales *et al.* (2005, 2007), Constantino *et al.* (2006) y Jones y Eggleton (2011), pero no exclusivamente, sino que este trabajo ha permitido detectar que ingiere además células vegetales y otros fragmentos en un grado avanzado de degradación, e hifas de hongos. Fontes (1987 b) ha registrado que consume también estiércol de bovinos y equinos en forma ocasional, lo que explicaría los fragmentos vegetales muy degradados encontrados en el contenido intestinal.

La presencia de partículas de sílice en el intestino de obreras de *S.obtusus* y *P.striatus* ha sido interpretada de diferentes maneras. Una de las posibilidades es que, dado que las obreras mayores de estas especies utilizan partículas del suelo en la construcción de sus nidificaciones, este material podría no estar involucrado en la alimentación de sino que se encontraría en el tubo digestivo ocasionalmente, como resultado de las actividades de construcción (Donovan *et al.* 2001). Sin embargo, otros autores mencionan que el suelo forma parte del régimen nutricional de *P. striatus*, lo que justificaría la presencia de este ítem en el tubo digestivo de obreras de esta especie (Roisin y Leponce 2004). Los resultados de este trabajo, que muestran elevados porcentajes de material vegetal, tanto en forma de fragmentos como de células

aisladas, sugieren que la presencia de sílice sería ocasional, debida a las actividades de construcción de nidos con este material.

Los tres grupos evidenciados por el análisis de agrupamiento mostraron distintas características. El primero de ellos, reunió a las dos *Nasutitermes* y *C. cyphergaster*, diferenciadas por la presencia frecuente de fibras vegetales lignificadas en su contenido intestinal y su tendencia a consumir sustratos de mayor dureza, principalmente madera no degradada. El segundo grupo fue amplio y heterogéneo, con especies de los grupos alimentarios II Y III. Por su parte, *L. laticephalus* se distinguió por la gran proporción de sílice en su contenido intestinal debida a su alimentación de suelo. La disposición de los grupos sugiere un ordenamiento de las especies de termitas según una proporción creciente de humificación o degradación de los ítems alimentarios, similar a lo registrado en los análisis de Donovan *et al.* (2001) y Barbosa (2012), reafirmando de esta manera los resultados obtenidos en este trabajo al relacionar la anatomía de las mandíbulas y el intestino.

Ocho de las especies incluidas en esta Tesis habían sido previamente asignadas al grupo alimentario II, dos al grupo III y una al grupo IV de la clasificación de Donovan *et al.* (2001). Sin embargo, el análisis del contenido intestinal de obreras realizado en este trabajo permitió determinar con precisión los distintos ítems alimentarios ingeridos y las frecuencias en que los mismos se hallaron en cada especie, reconociendo notables diferencias entre las mismas. Estas observaciones, sumadas a los resultados del análisis de agrupamiento, sugieren que el grupo alimentario II, tal como ha sido definido,

constituye en realidad un conjunto heterogéneo en cuanto a los sustratos consumidos por cada especie. La diversidad y superposición parcial (“continuum”) de dietas entre diferentes especies en comunidades de termitas ha sido detectada en otros estudios realizados mediante análisis de la morfoanatomía intestinal o con isótopos estables del nitrógeno (Godoy 2008, Bourguignon *et al.* 2011) y ha podido ser observada también con el presente estudio de contenido intestinal. Tales resultados sugieren que el valor de los grupos alimentarios sería el de brindar indicaciones del rol ecológico de las distintas especies de termitas, y por lo tanto resultan de utilidad en estudios de comunidades o poblaciones, pero no permiten establecer precisiones sobre la dieta o los sustratos consumidos. Por el contrario, los estudios de análisis de contenido intestinal como el de esta Tesis, brindan datos más certeros y detallados sobre los ítems ingeridos por cada especie de termita.

Los resultados obtenidos en esta Tesis contribuyen a relacionar la morfología mandibular e intestinal con la dieta de cada especie de termita, en particular el desarrollo de las crestas de la placa molar, el sitio de unión de los túbulos de Malpighi, el ancho de la prolongación del segmento mixto en su punto más delgado y la longitud relativa de los pliegues del proventrículo, confirmando la hipótesis de trabajo planteada al respecto.

TABLAS

TABLA 1. Análisis de Componentes Principales (PCA) referido a los ítems alimentarios consumidos por las especies de termitas de las subfamilias Nasutitermitinae y Syntermitinae. Referencias: FRAGVEG: fragmentos vegetales, CELVEG: células vegetales, PORGERM: poros germinativos, MTVEGDES: material vegetal en descomposición, FIBVEG: fibras vegetales.

	Factor1	Factor2
FRAGVEG	0.765	0.429
CELVEG	0.633	-0.446
SILICE	0.674	-0.543
HIFAS	0.406	0.636
PORGERM	-0.763	-0.263
MTVEGDES	-0.542	0.502
FIBVEG	-0.768	-0.174
Eigenval	3.069	1.434
% Varianza	43.8	20.5

TABLA 2. Análisis de correlación entre los dos factores extraídos a través de PCA con los caracteres mandibulares y del tubo digestivo de obreras de termitas de las subfamilias Nasutitermitinae y Syntermitinae. Referencias: UTM: unión de los túbulos de Malpighi, VE-IP: pared entre los pliegues de la válvula entérica, VE-ARM: armadura de la válvula entérica, SM-EXT: posición del segmento mixto en relación a la CGV, SM-AN: ancho de la porción mesentérica del segmento mixto, PROV-ARM: armadura de la válvula entérica, PROV-PL-PU: relación pulvilo-longitud de los pliegues, PROV-ESC: grado de esclerotización del proventrículo, PROV-MES: unión del proventrículo con mesenterón, LBANT1: longitud del borde anterior del primer diente marginal, LBPOST1: longitud del borde posterior del primer diente marginal, LBANT3: longitud del borde anterior del tercer diente marginal, A_M1: distancia desde el diente apical al primer diente marginal, M1_M3: distancia desde primer diente marginal al tercer diente marginal, INDIC_MI: Índice Mandibular, DApMI: Diente apical de la mandíbula izquierda, desarCrest: desarrollo de las crestas, crestasPMMD: número de crestas de la placa molar de la mandíbula derecha, M4: cuarto diente marginal.

	PC 1		PC 2	
	Rs	p	rs	p
UTM	0,22	0,51	0,67*	0,02*
VE-IP	0,41	0,21	-0,28	0,40
VE-ARM	0,52	0,10	0,09	0,78
SM-EXT	-0,41	0,22	0,52	0,10
SM-AN	0,38	0,25	-0,66*	0,03*
PROV-ARM	-0,34	0,31	-0,11	0,74
PROV-PL-PU	0,00	1,00	0,60*	0,05*
PROV-ESC	-0,36	0,28	0,18	0,59
PROV-MES	0,22	0,51	-0,22	0,51
LBANT1	0,40	0,22	0,06	0,85
LBPOST1	0,46	0,16	-0,16	0,63
LBANT3	-0,16	0,64	-0,21	0,55
A_M1	0,37	0,26	-0,41	0,21
M1_M3	0,44	0,18	-0,24	0,48
INDIC_MI	-0,10	0,78	-0,11	0,74
DApMI	-0,24	0,48	0,38	0,25
desarCrest	0,62*	0,04*	-0,18	0,60
crestasPMMD	-0,54	0,09	0,54	0,09
M4	-0,52	0,10	0,49	0,13

FIGURAS

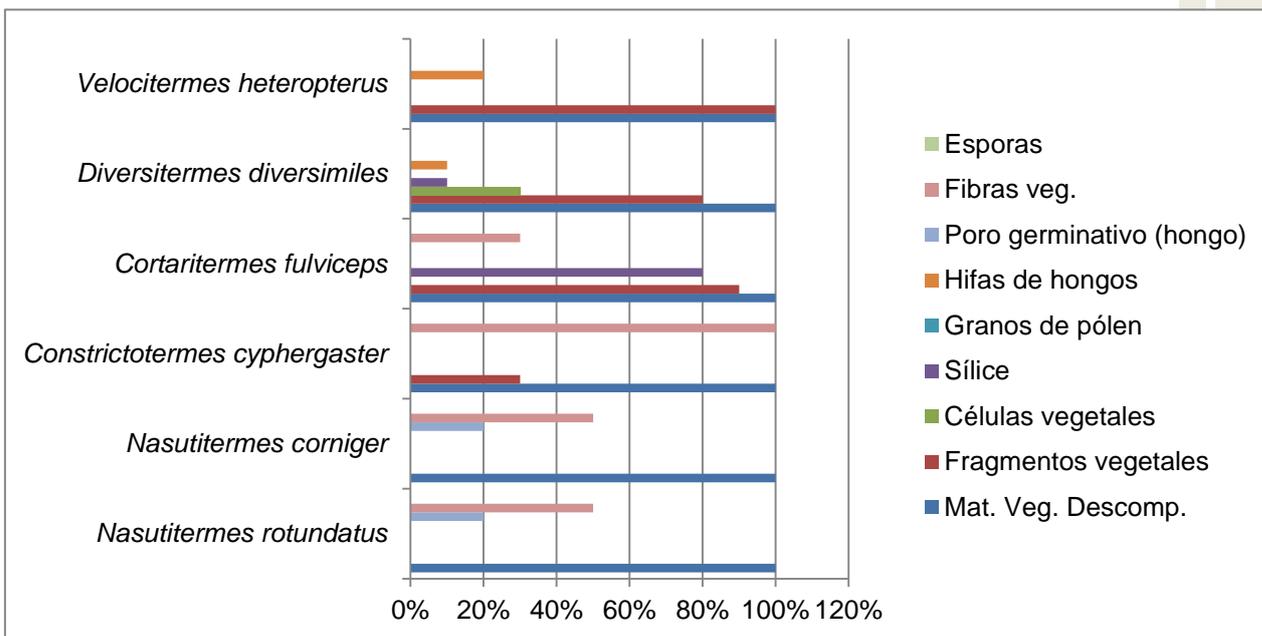


FIGURA 1. Porcentaje de ítems alimentarios en especies de la subfamilia Nasutitermitinae.

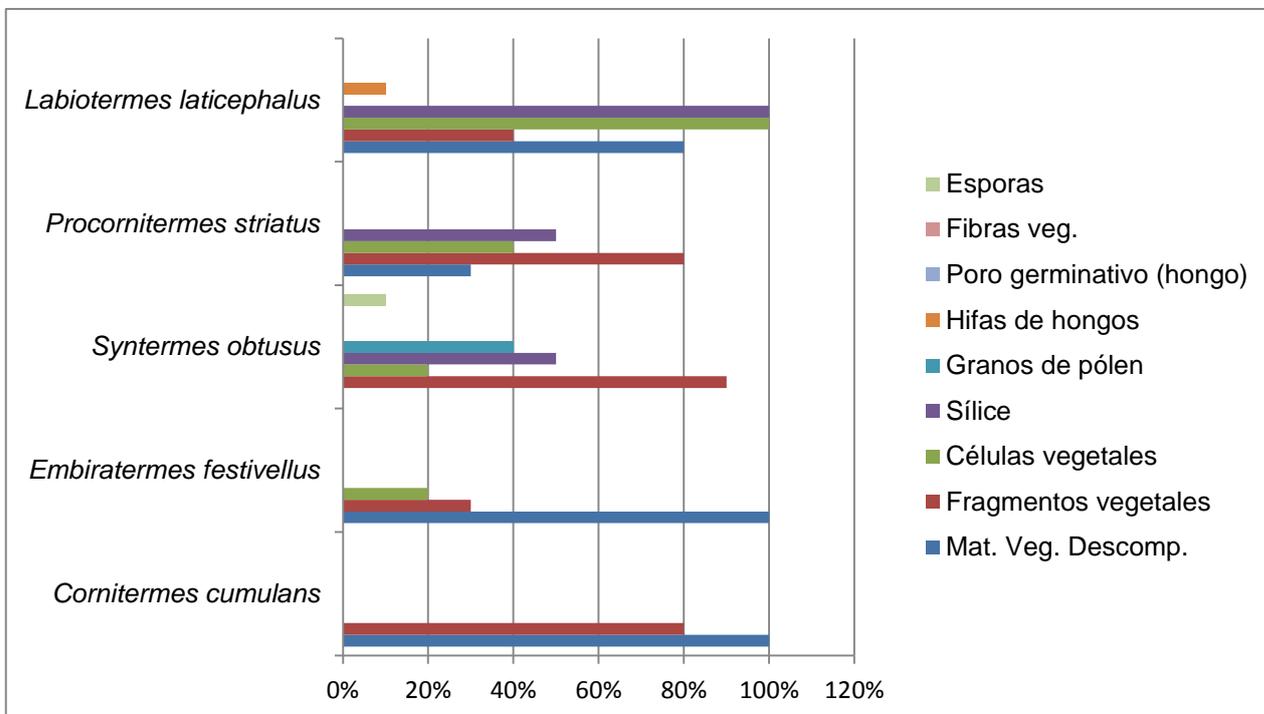


FIGURA 2. Porcentaje de ítems alimentarios en especies de la subfamilia Syntermitinae.

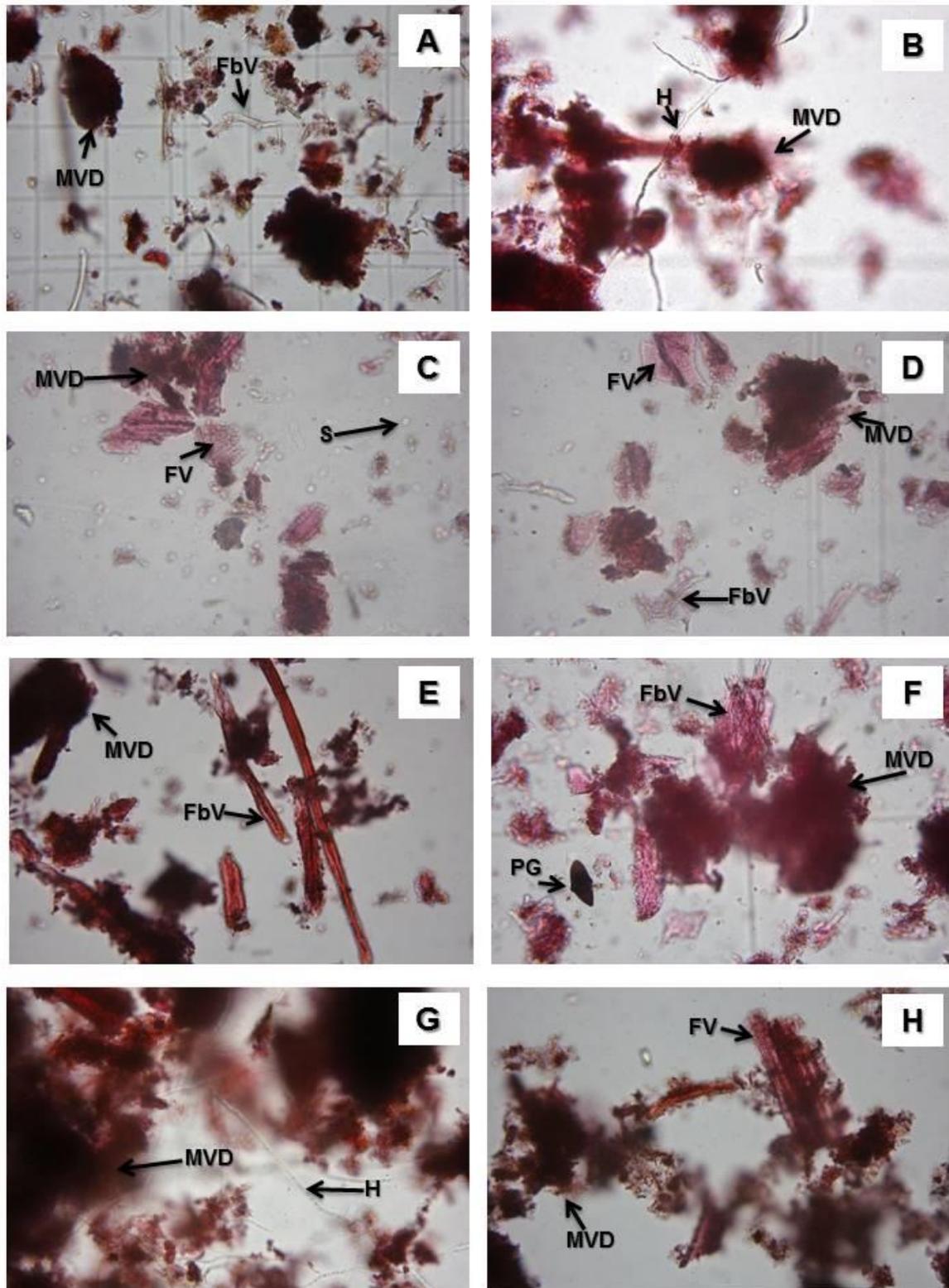


FIGURA 3. Contenido intestinal del tercer segmento proctodeal de especies de Nasutitermitinae. A) *C. cyphergaster*, B) *D. diversimiles*, C y D) *C. fulviceps*, E) *N. corniger*, F) *N. rotundatus*, G y H) *V. heteropterus*.

Referencias: FV) Fragmento vegetal, FBV) Fibra vegetal, MVD) Material Vegetal en descomposición, H) Hifas de hongos, PG) Poro germinativo.

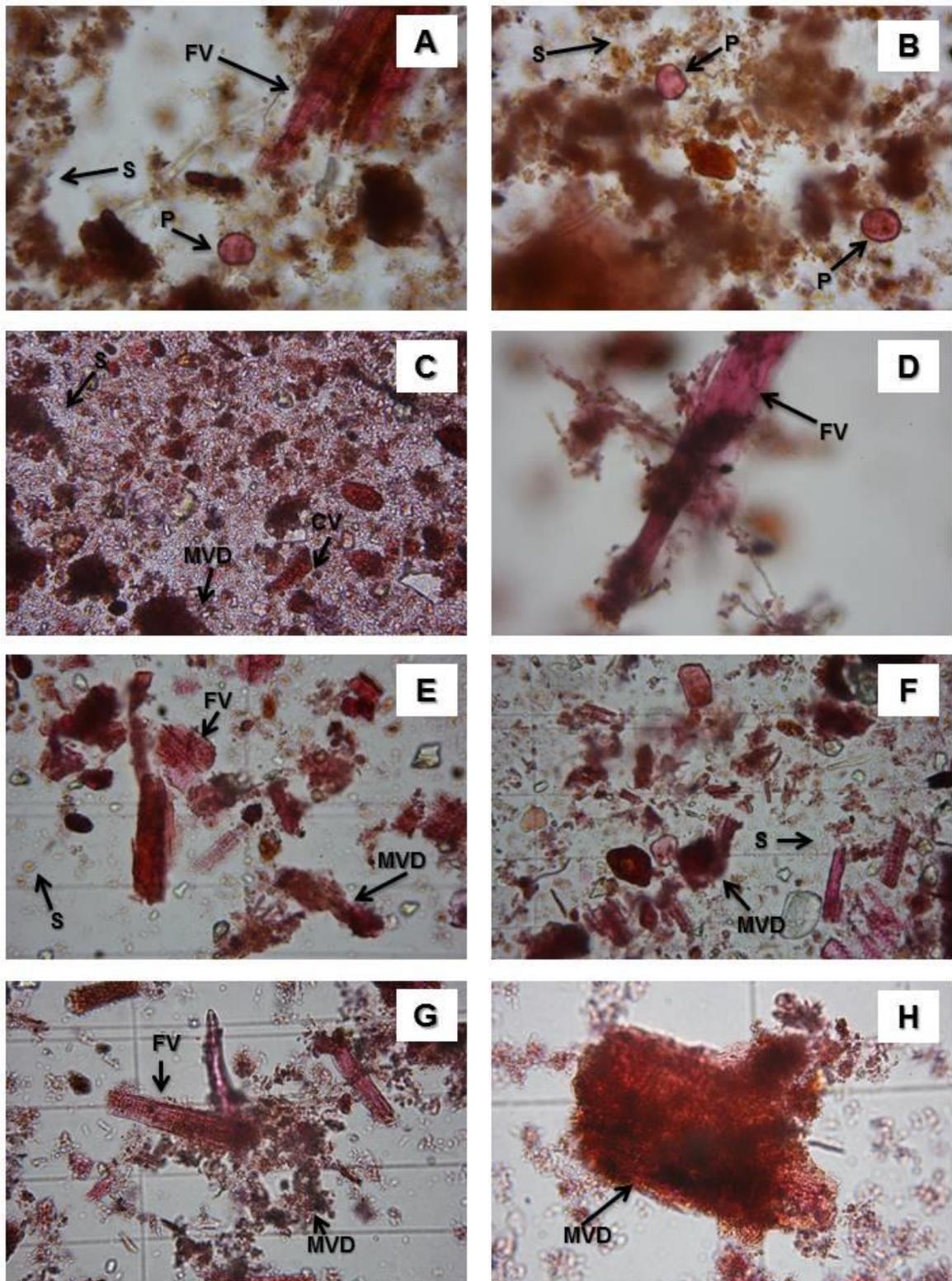


FIGURA 4. Contenido intestinal del tercer segmento proctodeal de especies de Syntermitinae. A y B) *S. obtusus*, C) *L. laticephalus*, D) *E. festivellus*, E y F) *P. striatus*, G y H) *C. cumulans*.

Referencias: FV) Fragmento vegetal, FBV) Fibra vegetal, MVD) Material Vegetal en descomposición, CV) Célula vegetal, P) Polen, S) Sílice.

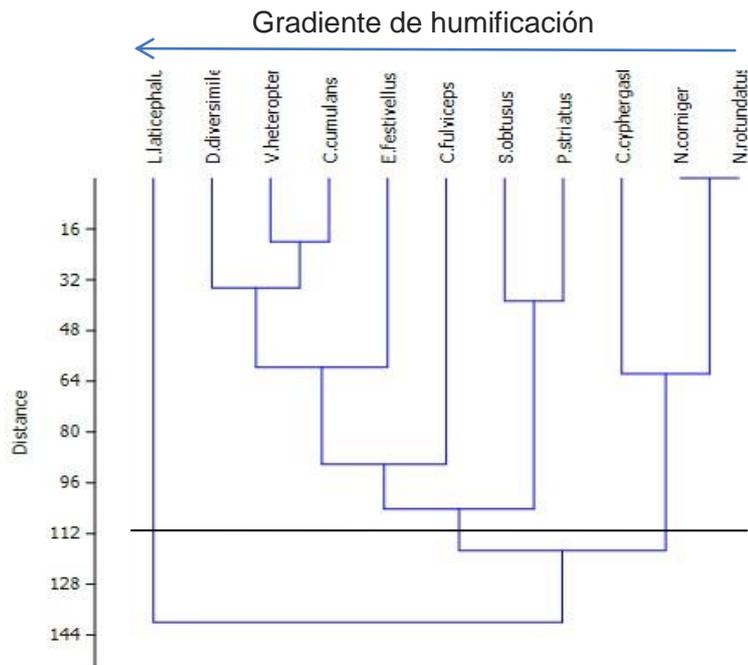


FIGURA 5. Análisis de agrupamiento de las especies consideradas en este estudio, utilizando matriz de distancias Euclídeas y método UPGMA.

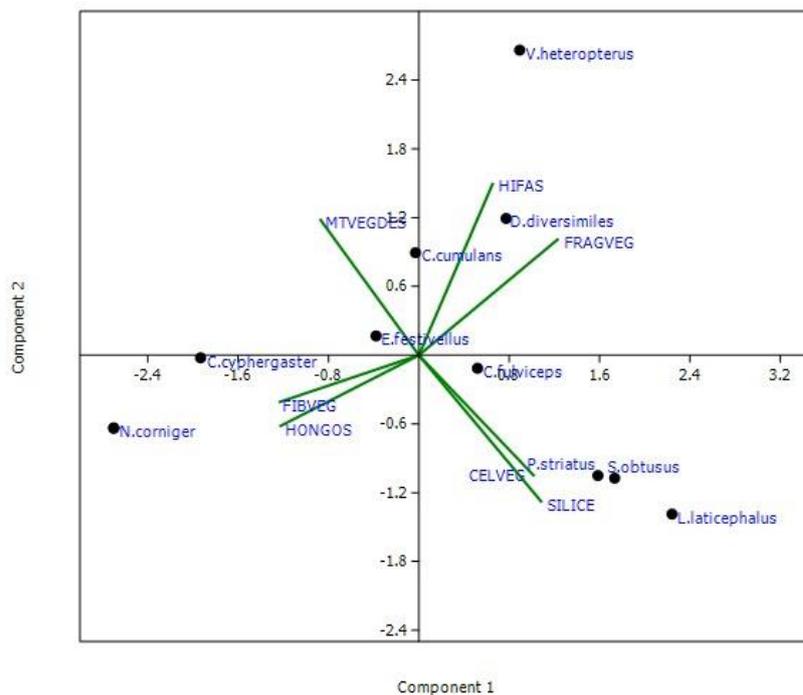


FIGURA 6. Gráfico biplot del Análisis de componentes principales: posición de las especies en los dos factores extraídos y su relación con los ítems alimentarios consumidos.



CAPITULO IV

Consumo de maderas de importancia económica en el NE argentino por las termitas *Cortaritermes fulviceps*, *Nasutitermes aquilinus* y *Nasutitermes corniger*.

CAPÍTULO IV

Consumo de maderas de importancia económica en el Nordeste argentino por las termitas *Cortaritermes fulviceps*, *Nasutitermes aquilinus* y *Nasutitermes corniger* (Blattodea, Isoptera, Termitidae).

INTRODUCCIÓN

La utilización de maderas con elevada resistencia natural a insectos xilófagos en construcciones tiende a reducir el consumo de estos materiales por los mismos y de las sustancias químicas necesarias para su protección, aumentando su durabilidad y brindando beneficios ambientales y económicos (Paes *et al.* 2015). En esta línea, los análisis de las preferencias alimentarias de las termitas xilófagas perjudiciales a edificaciones resultan de notable importancia para la selección de maderas menos susceptibles a sus ataques (Arango *et al.* 2006). En los mecanismos de selección y consumo del alimento por parte de las termitas intervienen factores propios de las maderas, como su densidad, concentración de nitrógeno, humedad, presencia de compuestos químicos fagoestimulantes o repelentes, procesos de descomposición, entre otros (La Fage y Nutting 1978, Bustamante y Martius 1998, Scheffrahn 1991, Silva *et al.* 2004, Lukmandaru 2011). También son importantes las características particulares de cada especie de termita, su biología y sus rasgos ecológicos principales como régimen alimentario, consorcios microbianos intestinales, tipos de nidificación y reproducción, entre otros (Delaplane y La Fage 1989, Evans 2010, Brune 2014).

La relevancia a nivel regional y la aplicabilidad de los resultados de estos análisis están determinadas por las especies de maderas y de termitas xilófagas evaluadas, ya que las mismas varían de un país a otro y aún entre áreas urbanas de un mismo país. Así, la mayoría de los numerosos ensayos de campo y laboratorio realizados a fin de estimar el consumo de diferentes tipos de madera por termitas xilófagas y la acción de tratamientos preventivos o agentes biológicos corresponden a isópteros que no están presentes en Argentina y/o a maderas no utilizadas en construcciones en la región (Sen- Sarma y Chatterjee 1965; McMahan 1966; Carter *et al.* 1976; Usher y Ocloo 1976, Carter 1979; Creffield *et al.* 1985; Su y Tamashiro 1986; Waller *et al.* 1990; Atkinson *et al.* 1992; Abreu y Silva 2000; Cornelius *et al.* 2004; Peralta *et al.* 2004; Paes *et al.* 2003; Arango *et al.* 2006; Goncalves y Oliveira 2006, Peterson y Gerard 2007, Scholz *et al.* 2010, Villanueva *et al.* 2010, Ghosh *et al.* 2012, Hadi *et al.* 2012, Gascón-Garrido *et al.* 2013, França *et al.* 2016). Para Argentina, los escasos análisis previos de consumo de maderas por termitas se enfocaron en la eficacia de algunos preservantes de uso comercial en maderas impregnadas (Armúa *et al.* 1996, 1997). Hasta el momento no se han realizado en el país estudios de preferencias de alimentación de termitas en maderas nativas e introducidas no tratadas, por lo cual estimamos necesario contar con estos datos, especialmente en la región nordeste donde se concentran los principales registros de infestaciones urbanas por este grupo de insectos (Torales 2002).

Cortaritermes fulviceps (Silvestri) y *Nasutitermes aquilinus* (Holmgren) presentan una amplia distribución en la región Neotropical que abarca Argentina, Brasil y Paraguay, ampliándose a Uruguay en el caso de *C. fulviceps* (Krishna *et al.* 2013, Cuezco *et al.* 2015). En el nordeste argentino, las dos primeras especies mencionadas ocupan ambientes naturales o antropizados y han sido reportadas

como perjudiciales a construcciones, causando daños de magnitud variable en edificaciones urbanas y rurales en las provincias de Corrientes y Chaco (Torales 1995, 2002; Torales *et al.* 1995, 1996). Por su parte, *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) es una de las termitas invasivas más ampliamente distribuida en áreas tropicales y subtropicales de América, desde el sur de México y el Caribe hasta el norte de Argentina, donde es considerada una importante plaga estructural. Se han detectado además invasiones al menos a tres áreas (Florida, Bahamas y Nueva Guinea) (Constantino 2002; Fontes y Milano 2002; Torales 2002; Scheffrahn *et al.* 2005 a y b, Scheffrahn 2013; Boulogne *et al.* 2016). En Argentina, se ha detectado exclusivamente en el casco urbano de la ciudad de Corrientes donde se localiza en diversos barrios en los que produce daños de consideración a maderas estructurales, aberturas, muebles y árboles (Torales y Armúa 1985; Torales *et al.* 1990; Torales 1995, 2002).

Los objetivos de este capítulo fueron los de evaluar los consumos de cuatro maderas habitualmente usadas en construcciones en el nordeste de Argentina por parte de tres especies de termitas perjudiciales (*C. fulviceps*, *N. aquilinus* y *N. corniger*) a fin de inferir su potencial como plagas urbanas en la región y determinar sus preferencias alimentarias. Asimismo, se procuró identificar aquellas maderas menos susceptibles a sus ataques para ser utilizadas en edificaciones y muebles en la región.

Hipótesis de trabajo: Existe una preferencia en el consumo de maderas en las especies de Nasutitermitinae perjudiciales a edificaciones en la región.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material Biológico

Las termitas destinadas a los bioensayos se obtuvieron mediante la recolección de nidos enteros de *C. fulviceps*, *N. aquilinus* y *N. corniger* en distintos ambientes naturales y urbanos del Departamento Capital de la Provincia de Corrientes (Argentina) (27°29'05" S, 58°46'56" O). Se extrajeron los nidos y se trasladaron al laboratorio en recipientes plásticos. En el bioterio, cada nido se acondicionó en un contenedor de vidrio (216 l) sobre una base de arena húmeda y no se suministraron alimentos durante 48 h antes de cada experiencia. Las colonias fueron mantenidas en laboratorio a temperatura ambiente, la cual fue registrada diariamente y varió entre 22 y 28,6°C. También se registró cada día la humedad relativa (entre 57 y 81%).

Se analizó el consumo en cuatro maderas de uso frecuente en construcciones urbanas y mobiliarios en el nordeste argentino, dos de ellas nativas (*Patagonula americana* y *Prosopis alba*) y dos exóticas (*Eucalyptus grandis* y *Pinus elliottii*). Las principales características físicas y usos de las maderas seleccionadas (INTI 2016) se presentan en la Tabla 1. Se utilizaron piezas de duramen de cada especie de madera, de 2 x 2 x 10 cm, con superficies alisadas mediante lijado a fin de facilitar la observación de los daños ocasionados por las termitas.

Bioensayos

Las preferencias alimentarias de las tres especies de termitas se evaluaron mediante experiencias de laboratorio con oferta simultánea de las maderas seleccionadas durante 14 días. La metodología aplicada correspondió a una adaptación de las propuestas de Delaplane y La Fage (1989) y Gazal *et al.* (2010,

2014), en donde las principales modificaciones se debieron a la duración de las experiencias, el uso de nidificaciones y no individuos solamente y la cantidad de ensayos con cada especie. Se diseñó un dispositivo que consistió en un recipiente de mayor volumen (216 l) que contenía un nido entero conectado con otro de menor volumen (4,5 l) mediante un tubo de silicona (Figura 1). Antes de cada ensayo, las piezas de madera fueron secadas en estufa a 105 °C durante cinco horas y pesadas con balanza de precisión. Se humedecieron con agua destilada mediante un aspersor y se ubicaron en los dispositivos de experimentación. En el recipiente más pequeño se ubicaron cuatro bloques de madera (uno de cada madera seleccionada) dispuestos aleatoriamente y en forma equidistante al punto de ingreso. Una vez finalizadas las experiencias, las piezas de madera se extrajeron de los recipientes de prueba y se limpiaron con un pincel para remover los restos de las construcciones realizadas por las termitas. Luego se repitieron los procesos de secado y registro de pesos. Para cada especie de termita se realizaron cinco réplicas de los ensayos y un testigo.

Análisis de datos

A fin de obtener una indicación relativa del consumo de maderas y de las preferencias alimentarias de las termitas se realizaron análisis comparativos cuantitativos y cualitativos.

Para la evaluación cuantitativa de las preferencias alimentarias se determinó la pérdida de masa de las muestras de madera como indicador del consumo realizado por los insectos, basada en el peso seco anterior y posterior a cada bioensayo. Las diferencias de consumo total de maderas entre las tres especies de termitas se analizaron mediante el análisis de la varianza. Las diferencias en el

consumo de cada tipo de madera por parte de las termitas se analizaron con el test HSD de Tukey. Las correlaciones entre las características físicas de las maderas (densidad, porosidad y dureza Janka) y las variables ambientales (temperatura ambiente y humedad relativa) con los consumos observados se examinaron mediante el Índice de correlación por rangos de Spearman. Los cálculos se basaron en el promedio de los grupos y se realizaron con el software PAST 3.0 (Hammer *et al.* 2001). Todas las pruebas estadísticas se hicieron con $\alpha = 0,05$.

La evaluación cualitativa de los bioensayos se llevó a cabo mediante la observación de todas las superficies de cada pieza de madera bajo microscopio estereoscópico y el registro de los daños ocasionados, de acuerdo los siguientes criterios, modificados de la propuesta de Gay *et al.* (1955): 0: sin signos evidentes de ataque, 1: ataque leve (superficie parcialmente erosionada o dañada hasta una profundidad menor a 3 mm), 2: ataque moderado (daño superficial extenso o erosión de más de 3 mm de profundidad en algunos puntos), 3: ataque fuerte (daños considerables de más de 3mm de profundidad con formación de túneles y/o cavidades, gran parte de la pieza consumida). Las diferencias en los niveles cualitativos de ataque registrados para cada tipo de madera se analizaron mediante la prueba de chi cuadrado.

RESULTADOS

Los bioensayos de laboratorio realizados han permitido determinar que *C. fulviceps*, *N. aquilinus* y *N. corniger* poseen amplitud en sus preferencias alimentarias ya que las cuatro especies de maderas ofrecidas fueron consumidas por las tres especies de termitas (Figura 2). Ninguna de las maderas ofrecidas fue

calificada como resistente o no palatable ya que todas fueron consumidas en uno o más de los bioensayos realizados.

Los porcentajes promedio de pérdida de masa registradas al finalizar los bioensayos oscilaron entre 0,323% y 1,465% para las piezas ofrecidas a *C. fulviceps*, entre 0,998% y 4,128% para las presentadas a *N. aquilinus* y entre 10,974% y 52,610% para las maderas expuestas a *N. corniger* (Tabla 2). Los mayores valores de pérdida de masa correspondieron, para *C. fulviceps*, a las dos maderas autóctonas (*P. americana* y *P. alba*), en tanto que las dos maderas exóticas (*E. grandis* y *P. elliotii*) fueron las más consumidas por *N. aquilinus*. *N. corniger* se alimentó en mayor medida de piezas de *E. grandis* (exótica) y *P. alba* (nativa). En algunas piezas de *E. grandis* el porcentaje de pérdida de masa superó el 95% de su valor inicial, es decir que fueron casi totalmente consumidas.

Al considerar las tres especies de termitas, se registraron diferencias significativas en el consumo total de maderas ($F= 10,1017$; $p < 0,05$). Esto se debió a que *N. corniger* presentó consumos notablemente mayores que las otras dos termitas, que no mostraron diferencias significativas entre sí ($p < 0,05$). Se registraron asimismo diferencias significativas en el consumo entre maderas y entre especies de termitas (Tabla 3), debidas al notable ataque a las piezas de *E. grandis* y *P. alba* por parte de *N. corniger* (Tabla 4).

Los registros de consumo de las tres especies de termitas no mostraron correlaciones significativas con las propiedades físicas de las maderas ofrecidas (densidad, porosidad y dureza Janka) (Tabla 5). Al correlacionar las variables ambientales temperatura y humedad relativa con el consumo de maderas por parte de cada especie de termita, sólo se hallaron valores positivos significativos para *N.*

aquilinus en relación a la humedad relativa registrada durante los bioensayos ($r_s=0,48$; $p= 0,02$).

En cuanto al análisis cualitativo de los bioensayos realizados (Tabla 6), el 48,33% de las piezas de madera mostraron signos evidentes de ataque de termitas al finalizar el período de experimentación, variando la intensidad de los daños de leves a fuertes. Si bien todas las maderas fueron visitadas en los primeros días de las experiencias por obreras y soldados de las tres especies, al cabo de algunas jornadas las obreras concentraron su alimentación en las maderas de su preferencia, donde las frecuencias de daños fueron mayores. *P. americana*, *P. alba* y *E. grandis* sufrieron ataques leves y moderados por parte de *C. fulviceps*, en tanto que en las piezas de *P.elliottii* no fue posible reconocer bajo microscopio estereoscópico las áreas afectadas. Por su parte, en las maderas ofrecidas a *N. aquilinus* se reconocieron daños leves a *P. americana*, leves y moderados a *P. elliottii* y moderados a *P. alba* y *E. grandis*. *N. corniger* produjo los daños más notables, que fueron de moderados a fuertes en los cuatro tipos de maderas ofrecidas. Las diferencias observadas entre las maderas ofrecidas en las frecuencias de niveles de ataque según la escala cualitativa, no fueron significativas para *C. fulviceps* ($\chi^2 = 3,3333$; $gl = 6$; $p = 0,766$) ni para *N. aquilinus* ($\chi^2 = 6,5333$; $gl = 6$; $p = 0,3662$). Para *N. corniger* por el contrario, se registraron diferencias significativas ($\chi^2= 154,8718$; $gl = 6$; $p < 2.2e-16$) en las frecuencias de ataque con valores más elevados en *E. grandis* y *P. alba*.

En todas las piezas de madera ofrecidas se observaron deposiciones de las termitas, producto de las actividades de reconocimiento y exploración de las obreras y soldados (Figura 3). Estas gotas fecales oscuras formaban recubrimientos parciales sobre los fragmentos de madera ofrecidos. Posteriormente, las termitas

focalizaron su consumo en algunas de las piezas, que evidenciaron daños más notables al cabo del lapso previsto para las experiencias. Las superficies de los tacos de madera mostraron zonas más o menos extensas erosionadas por el roído de las mandíbulas de las obreras, que en algunos puntos alcanzaban profundidades de más de 3 mm (Figuras 4 y 5). *N. corniger* fue la única de las tres termitas que consumió casi totalmente algunas de las maderas ofrecidas (Figura 6). Al cabo de varios días, las piezas fueron cubiertas parcial o totalmente por láminas de cartón de madera elaboradas por las obreras, por debajo de las cuales continuaban el consumo hasta dejar en algunos casos, solo fracciones muy pequeñas (Figura 7).

Con respecto al nivel de preferencia de cada una de las maderas ofrecidas, *P. americana* registró el mayor consumo de *C. fulviceps*, pero el menor ataque de *N. aquilinus*, en tanto que *P. alba* registró consumos intermedios de las tres termitas. Por su parte, una de las dos especies forestales introducidas (*E. grandis*) resultó preferida por las dos *Nasutitermes* en tanto que la otra madera exótica (*P. elliottii*) fue la menos consumida por *C. fulviceps* y *N. corniger*. Una posible ordenación en jerarquías o rangos de susceptibilidad al consumo o ataque de termitas de las maderas estudiadas de acuerdo a los resultados de estos ensayos ubicaría a *E. grandis* como la más susceptible al ataque de termitas y en especial de las especies de *Nasutitermes*, en las dos posiciones intermedias se ubicarían *P. alba* y *P. americana*, en tanto que *P. elliottii* resultaría la menos susceptible al ataque de termitas.

DISCUSIÓN

Los resultados de ensayos relativos de consumo y preferencias alimentarias son a veces de compleja comparación con otros efectuados con distintas especies

de termitas y maderas o incluso con las mismas especies, por diferencias intra-específicas (Su y La Fage 1984 a y b, Creffield *et al.* 1985, Lenz 1985, Paes *et al.* 2003). A ello se agregan otros factores como las condiciones de laboratorio en que se mantuvieron las colonias, el número de individuos utilizados en los bioensayos, las formas de evaluación de los resultados, etc. (Wood 1978, Waller *et al.* 1990, Bustamante y Martius 1998). A pesar de estas dificultades en el cotejo de resultados, en el presente trabajo se presentan las similitudes y diferencias que han podido establecerse con estudios previos.

Se ha optado en esta Tesis por realizar bioensayos de elección simultánea, que permiten ofrecer opciones de discriminación de un sustrato alimentario particular sobre otros y evidencian las posibles preferencias de cada especie de termita de acuerdo con Gay *et al.* (1955), Creffield *et al.* (1985) y Gazal (2008). En una prueba de elección las termitas pueden evitar alguna especie de madera si existen otras opciones accesibles, pero podrían llegar a consumirla en otra situación donde sea el único alimento disponible en una “elección condicionada” o “alimentación compensatoria” (Cruz-Rivera y Hay 2000, Peterson y Gerard 2007).

La amplitud de preferencias alimentarias observada para *N. corniger* en las experiencias realizadas, concuerda con observaciones previas que han mostrado asimismo que esta termita consume una amplia variedad de maderas americanas y exóticas, con niveles de preferencia más o menos marcados (Loayza Villegas 1982; Armúa *et al.* 1996; Bustamante y Martius 1998; Vasconcellos y Bandeira 2000; Paes *et al.* 2003, 2015; Gazal 2008; Gazal *et al.* 2010, 2012). Los valores de pérdida de masa observados en las experiencias con *N. corniger* resultaron muy significativos y algunas de las piezas de *E. grandis* fueron consumidas casi por completo. En bioensayos de laboratorio realizados en Brasil, también *E. grandis* resultó la madera

preferida por *N. corniger* (Gazal *et al.* 2010). Otros ensayos de laboratorio realizados con *N. corniger* muestran pérdidas de masa menores en diferentes maderas, que en pocos casos superan el 10%. Sin embargo, en tales pruebas se emplea un valor predeterminado de 1 g de termitas, que equivale aproximadamente a 380 individuos, número mucho menor a la población que ocupa un nido entero (Paes *et al.* 2003, 2015).

Para *C. fulviceps* y *N. aquilinus*, los valores de pérdida de masa registrados durante este estudio pueden ser considerados como consumos reducidos en comparación a otras experiencias con diferentes especies de termitas xilófagas que muestran porcentajes más elevados (Usher y Ocloo 1976, Bustamante y Martius 1998, Arango *et al.* 2006, França *et al.* 2016).

Si bien en este estudio no se han detectado correlaciones significativas entre los consumos de las especies estudiadas de termitas y las propiedades físicas de las maderas, no se han establecido hasta el momento relaciones precisas de estas variables con el grado de susceptibilidad o resistencia al ataque de termitas. Algunos análisis identifican a la densidad y/o dureza de cada madera como factores determinantes del mayor o menor consumo (Behr *et al.* 1972, Esenther 1977, Bultman *et al.* 1979, Bustamante y Martius 1998, Abreu y Silva 2000, Arango *et al.* 2006) en tanto que en el presente estudio y otros previos (Paes *et al.* 2003, Peralta *et al.* 2004, Gazal 2008) no se detectaron tales relaciones. Se ha postulado que el grado de palatabilidad de cada especie de madera no depende de un factor único como su densidad u otra característica física sino que resulta de una conjunción de rasgos propios como la presencia de metabolitos secundarios (aleloquímicos) y el estado de decaimiento, entre otros, a los cuales se suman factores externos como presencia de hongos, condiciones ambientales, etc. (Wolcott 1957, Smythe *et al.*

1971, Carter 1979, Carter *et al.* 1983, Scheffrahn 1991, Bustamante y Martius 1998, Gazal *et al.* 2014, Paes *et al.* 2015). Resulta de interés, por lo antes enunciado, considerar otras características de las maderas seleccionadas en futuros estudios, como por ejemplo la presencia de taninos y la proporción de los mismos con respecto a la cantidad de celulosa presente.

Con respecto a las variables ambientales consideradas, la relación positiva observada entre la humedad relativa del ambiente y el consumo de maderas por parte de *N. aquilinus* pone de manifiesto que los resultados de los bioensayos son marcadamente influenciados por las condiciones en que se realizan los mismos. En particular, la humedad relativa es un factor fundamental para la supervivencia de las termitas, que poseen un exoesqueleto delgado y muy poco quitinizado para protegerse de la desecación (Moore 1969). En laboratorio, los mayores niveles de supervivencia de *Nasutitermes exitiosus* se reconocen a valores de 96% y 90% de humedad relativa, superiores a los registrados en este trabajo (Cookson 1987). En experiencias con termitas subterráneas de la familia Rhinotermitidae se observa que los individuos se congregan en las cámaras de mayor humedad relativa, prefiriendo valores cercanos al 98% y que la mortalidad aumenta en cámaras con porcentajes de $\leq 75\%$ (Gautam y Henderson 2011). Si bien en este trabajo esta relación resultó significativa solo para una de las especies de termitas, este factor afecta seguramente a todos los bioensayos de laboratorio con estos insectos.

El reconocimiento durante los bioensayos de las etapas de exploración inicial y reclutamiento por parte de obreras y soldados de las tres especies, seguidas de concentración sobre algunas maderas seleccionadas, ha sido previamente observada para *N. corniger*. En esta especie se observa reconocimiento y exploración de las diferentes maderas ofrecidas, pero la etapa final de reclutamiento

masivo se intensifica sobre las maderas por las que esta especie muestra mayor grado de preferencia (Gazal 2008, Gazal *et al.* 2010).

Las preferencias observadas en las especies de termitas analizadas por algunas de las maderas ofrecidas permiten establecer un cierto orden de susceptibilidad de las mismas a cada especie de isóptero. Así, *E. grandis* aparece como una de las maderas más susceptibles por haber sido la más atacada por las dos *Nasutitermes*. Por el contrario, *P. elliotii* mostró mayor resistencia ante *N. corniger* y *C. fulviceps* ya que fue la menos consumida por ambas, pero preferida por *N. aquilinus*. De manera semejante a lo observado en este estudio para *E. grandis*, diferentes especies de *Eucalyptus* han sido calificadas como muy susceptibles a *N. corniger*, termita que muestra una notable predilección por madera de árboles de este género (Loayza Villegas 1982, Armúa *et al.* 1996, Gazal *et al.* 2010, Paes *et al.* 2015). Observaciones previas en laboratorio registran asimismo consumos moderados de *N. aquilinus* sobre maderas testigo no tratadas de *Eucalyptus saligna* y *P. elliotii* (Armúa *et al.* 1997).

La posible relevancia de las especies de termitas analizadas como plagas estructurales en la región puede inferirse a partir de diferentes rasgos biológicos como sus regímenes nutricionales, patrones de nidificación y estrategias reproductivas, que muestran relación con los consumos de maderas y sus preferencias alimentarias. *N. aquilinus* y *N. corniger* construyen termiteros de cartón de madera sobre árboles vivos o secos nativos y exóticos cuya madera consumen y también forrajean fuera del nido para buscar otras piezas de madera que utilizan como fuentes de alimentación (nidos intermedios). Por su parte, *C. fulviceps* posee hábitos de forrajeo sobre vegetación herbácea, alimentándose de follaje y raíces así como de detritos vegetales. Sólo esporádicamente se ha detectado esta especie

consumiendo restos de leño y corteza de *Eucalyptus*. *C. fulviceps* nidifica separadamente de su fuente de alimentación, en montículos epigeos que construye con material extraído de la capa superficial del suelo. En su interior almacena numerosos fragmentos de material vegetal seco, que sirven como alimento a los integrantes de las colonias, tal como se observa en otros géneros de Nasutitermitinae y Syntermitinae (Fontes y Terra 1981, Torales 1998, Torales *et al.* 2005, Lima y Costa- Leonardo 2007). A pesar de las diferencias antes mencionadas, las tres termitas comparten otros rasgos biológicos y morfológicos como la capacidad de producir reproductores secundarios y la presencia de crestas prominentes y numerosas sobre las placas molares planas de la mandíbula derecha de obreras, observadas también en otras especies de *Nasutitermes* y *Cortaritermes*. Estas crestas molares que participan en la trituración de las fibras vegetales de mayor dureza, indicarían que estas especies son capaces de alimentarse de madera poco alterada, tal como se registró en los bioensayos, en coincidencia con Deligne (1966), Fontes (1987b), Donovan *et al.* (2000) y Cuezco *et al.* (2015). Asimismo, los consumos observados indican la importancia de estas termitas en la degradación de materiales celulósicos en ambientes naturales como la Mata Atlántica brasilera donde una sola especie (*N. corniger*) puede consumir alrededor del 6,5% de los restos de madera caída sobre el suelo de la selva (Vasconcellos y Bandeira 2000).

Algunos de los rasgos biológicos mencionados para las tres termitas caracterizan a las termitas invasivas que son plagas urbanas severas a nivel mundial, como ser la alimentación exclusiva de madera muerta no degradada, las nidificaciones de tipo intermedio y la producción de reproductores secundarios (Evans 2010). A partir de los bioensayos realizados y considerando los rasgos biológicos mencionados, es posible inferir que dos de las termitas evaluadas (*C.*

fulviceps y *N. aquilinus*) pueden comportarse ocasionalmente como plagas urbanas secundarias o menores, capaces de provocar daños moderados a diferentes tipos de maderas utilizadas en construcciones. Por otra parte, los resultados resaltan que *N. corniger* es una termita capaz de consumir importantes cantidades de diferentes maderas produciendo daños de magnitud y permiten confirmar su estatus de seria plaga estructural en la zona. Por ello, es recomendable el monitoreo y registro de casos de los daños producidos por estas tres especies de termitas sobre maderas estructurales en la región.

TABLAS

TABLA 1. Identificación, principales características físicas y usos de las cuatro maderas utilizadas en los bioensayos.

Nombre científico, nombre común y familia	Densidad aparente al 15% de humedad g/cm ³	Dureza Janka perpendicular a las fibras	Porosidad (%)	Durabilidad natural	Principales Usos
<i>Patagonula americana</i> L. (guayaibí blanco) Boraginaceae	0,800	82,2	46,7	5 a 10 años (al exterior y en contacto con el suelo)	Marcos de aberturas, parquets, tonelería, etc.
<i>Prosopis alba</i> Griseb. (algarrobo blanco) Leguminosae	0,760	78,5	50,4	10 a 30 años (al exterior enterrada)	Muebles, aberturas, parquet, postes, etc.
<i>Eucalyptus grandis</i> Hill ex Maiden (eucalipto) Myrtaceae	0,510	28,62	56	5 a 10 años (al exterior y en contacto con el suelo)	Pisos, muebles, postes, tableros, etc.
<i>Pinus elliottii</i> Engelmann (pino) Pinaceae	0,540	31,40	64	5 años (al exterior y en contacto con el suelo)	Muebles, machimbres, aberturas, cajones, etc.

TABLA 2. Pesos secos y pérdidas de masa de las piezas de madera consumidas por *C.fulviceps*, *N. aquilinus* y *N. corniger* durante los bioensayos (valores promedio y desvío estándar). Referencias: I: peso inicial (g), F: peso final (g), D: diferencia de peso (g), M: pérdida de masa (%).

Termitas	Maderas	I	F	D	M (%)
<i>C. fulviceps</i>	<i>P. americana</i>	27,508 (4,803)	27,104 (5,285)	0,404 (0,736)	1,465
	<i>P. alba</i>	34,206 (2,691)	33,724 (2,888)	0,482 (0,672)	1,409
	<i>E. grandis</i>	26,052 (7,681)	25,850 (7,790)	0,202 (0,247)	0,775
	<i>P. elliottii</i>	24,728 (2,340)	24,648 (2,383)	0,080 (0,085)	0,323
<i>N. aquilinus</i>	<i>P. americana</i>	27,834 (4,778)	27,556 (4,722)	0,278 (0,146)	0,998
	<i>P. alba</i>	35,728 (1,522)	35,134 (1,643)	0,594 (0,605)	1,662
	<i>E. grandis</i>	23,778 (1,927)	22,796 (2,873)	0,982 (1,416)	4,128
	<i>P. elliottii</i>	28,328 (5,133)	27,754 (4,823)	0,574 (0,349)	2,026
<i>N. corniger</i>	<i>P. americana</i>	26,338 (6,005)	19,120 (10,465)	7,218 (4,632)	27,405
	<i>P. alba</i>	33,714 (4,245)	21,480 (8,756)	12,234 (6,416)	36,287
	<i>E. grandis</i>	26,356 (5,883)	12,490 (12,876)	13,866 (7,874)	52,610
	<i>P. elliottii</i>	29,852 (6,047)	26,576 (8,413)	3,276 (4,339)	10,974

TABLA 3. Diferencias de consumo de maderas entre las tres especies de termitas, entre las maderas ofrecidas y entre termitas por maderas, observadas a través del test HSD de Tukey.

	F	p
Diferencias entre especies de termitas	41,2092	0,0000
Diferencias entre maderas	3,5228	0,0217
Diferencias entre termitas por maderas	3,0220	0,0137

TABLA 4. Diferencias en el consumo de maderas por especie de termita y tipo de madera, observadas a través del test HSD de Tukey. Letras diferentes indican diferencias significativas entre grupos.

	Consumo promedio	1	2
<i>C. fulviceps</i> - <i>P. elliottii</i>	0,080	a	
<i>C. fulviceps</i> - <i>E. grandis</i>	0,202	a	
<i>N. aquilinus</i> - <i>P. americana</i>	0,278	a	
<i>C. fulviceps</i> - <i>P. americana</i>	0,404	a	
<i>C. fulviceps</i> - <i>P. alba</i>	0,482	a	
<i>N. aquilinus</i> - <i>P. elliottii</i>	0,574	a	
<i>N. aquilinus</i> - <i>P. alba</i>	0,594	a	
<i>N. aquilinus</i> - <i>E. grandis</i>	0,982	a	
<i>N. corniger</i> - <i>P. elliottii</i>	3,276	a	
<i>N. corniger</i> - <i>P. americana</i>	7,218	a	ab
<i>N. corniger</i> - <i>P. alba</i>	12,234		b
<i>N. corniger</i> - <i>E. grandis</i>	13,866		b

TABLA 5. Correlaciones entre las características físicas de las maderas (densidad, porosidad y dureza Janka) y los consumos observados mediante el índice de correlación de Spearman.

	Densidad	Porosidad	Dureza Janka
<i>C. fulviceps</i>	0,04 (p= 0,844)	0,18 (p= 0,429)	0,04 (p= 0,844)
<i>N. aquilinus</i>	0,10 (p= 0,648)	0,21 (p= 0,357)	0,10 (p= 0,648)
<i>N. corniger</i>	-0,14 (p= 0,535)	0,19 (p= 0,422)	-0,14 (p= 0,535)

TABLA 6. Frecuencia de daños cualitativos de *C. fulviceps*, *N. aquilinus* y *N. corniger* sobre las cuatro especies de maderas ofrecidas. Referencias: 0: sin signos evidentes de ataque, 1: ataque leve, 2: ataque moderado, 3: ataque fuerte.

Termitas	Maderas	Frecuencias de daños			
		0	1	2	3
<i>C. fulviceps</i>	<i>P. americana</i>	4	0	1	0
	<i>P. alba</i>	3	1	1	0
	<i>E. grandis</i>	4	1	0	0
	<i>P. elliotii</i>	5	0	0	0
<i>N. aquilinus</i>	<i>P. americana</i>	4	1	0	0
	<i>P. alba</i>	3	0	2	0
	<i>E. grandis</i>	3	0	2	0
	<i>P. elliotii</i>	2	2	1	0
<i>N. corniger</i>	<i>P. americana</i>	1	0	0	4
	<i>P. alba</i>	0	0	1	4
	<i>E. grandis</i>	0	0	1	4
	<i>P. elliotii</i>	2	0	2	1

FIGURAS

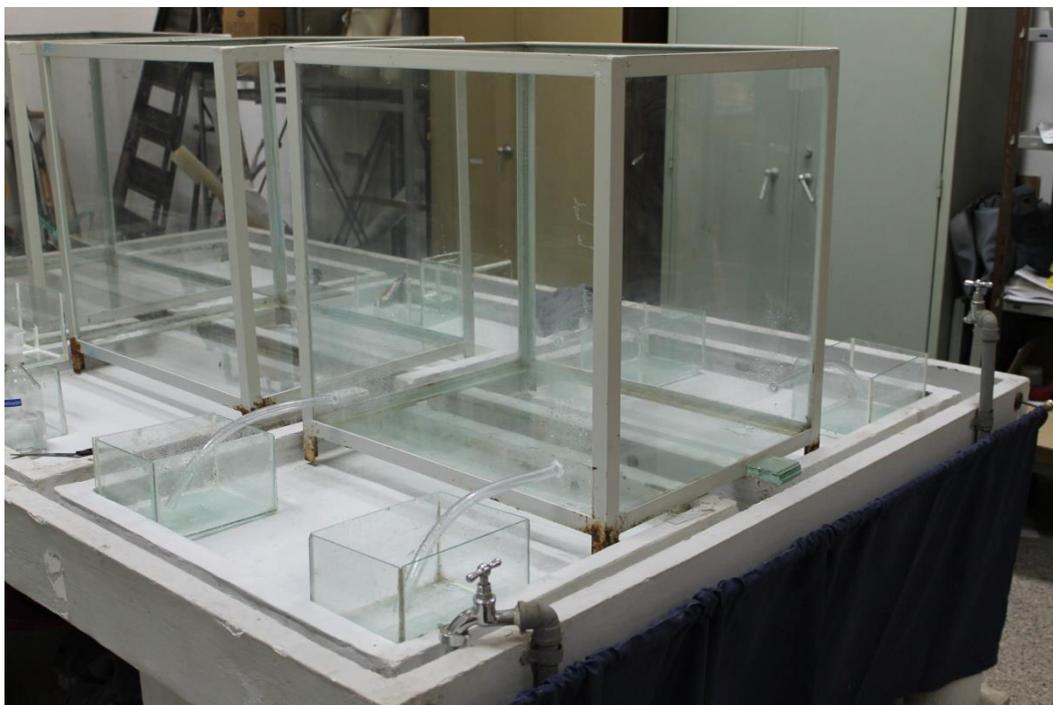


FIGURA 1. Dispositivo diseñado para los bioensayos de laboratorio.

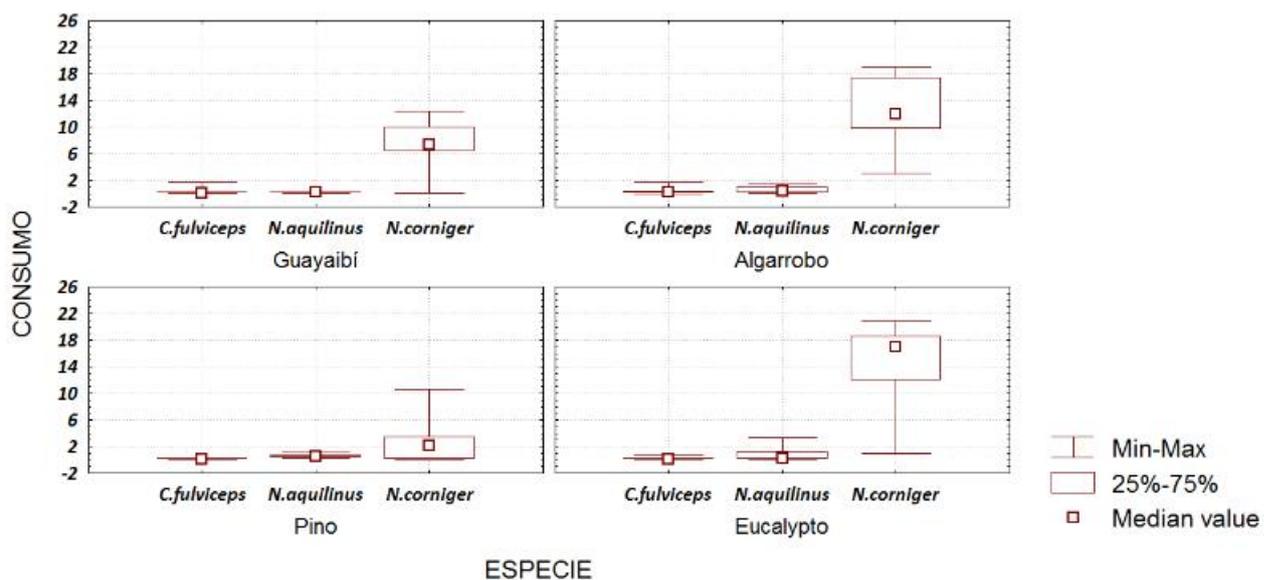


FIGURA 2. Consumos (g) de las maderas ofrecidas por parte *C. fulviceps*, *N. aquilinus* y *N. corniger*.



FIGURA 3. Obreras y soldados de *C. fulviceps* en actividades de exploración de una pieza de *P. alba* ofrecida durante uno de los bioensayos.



FIGURA 4. Piezas de madera parcialmente consumidas por *C. fulviceps*, luego de la finalización de las experiencias. Referencias: 1: *E. grandis*, 2: *P. americana*, 3: *P. elliotii*, 4: *P. alba*.



FIGURA 5. Bloque de madera con recubrimiento fecal y porciones roídas por obreras de *N. aquilinus*.



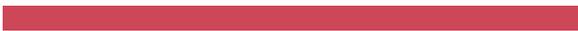
FIGURA 6. Piezas de madera parcialmente consumidas por *N. corniger*, luego de la finalización de las experiencias. Referencias: 1: *P. alba*, 2: *E. grandis*, 3: *P. americana*, 4: *P. elliotii*.



FIGURA 7. Pieza de madera totalmente recubierta por construcciones de cartón de madera elaboradas por obreras de *N. corniger*.



CAPITULO V



CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

- El análisis comparativo de la morfología mandibular y del tubo digestivo de obreras de las especies consideradas permitió separar claramente las subfamilias Nasutitermitinae y Syntermitinae y confirmar por primera vez, en base a pruebas estadísticas, la relevancia de estos caracteres para la diferenciación de grupos taxonómicos de termitas y para la descripción de nuevos géneros y especies.
- Se determinó que ciertos caracteres mandibulares (desarrollo de las crestas de la placa molar) y del tubo digestivo (armadura de la válvula entérica, ancho de la porción mesentérica del segmento mixto y longitud de los pliegues del proventrículo en relación a los pulvilos) resultan fundamentales para estudios referidos a la ecología nutricional de termitas ya que se relacionan con el tipo de dieta de las distintas especies.
- A través del análisis del contenido intestinal se pudo concluir que cada especie analizada presenta una dieta especializada para el consumo de material vegetal en distintos grados de descomposición, con variaciones en los ítems consumidos y en sus frecuencias, y cuyos caracteres morfológicos están relacionados a los sustratos ingeridos.
- Asimismo, se confirmó que las categorías definidas por las clasificaciones vigentes de grupos alimentarios de isópteros, a pesar de reunir a termitas con regímenes nutricionales similares, no brindan precisiones acerca de los ítems consumidos ni permiten diferenciar las

especies entre sí, como pudo hacerse en este trabajo mediante el análisis del contenido intestinal.

- La presencia de tejido vegetal en descomposición en el 92% de las muestras y en todas las especies analizadas en este trabajo, pone de manifiesto la importancia de este grupo de insectos en los procesos de degradación de restos vegetales y reciclaje de nutrientes en ambientes naturales del Nordeste argentino.
- El hallazgo de fragmentos de hifas y de poros germinativos en el contenido intestinal de cinco de las especies, permite inferir la importancia de ellas no solamente en la reutilización de los nutrientes en estos ambientes, sino también, probablemente, en la dispersión de hongos.
- Los resultados obtenidos destacan la importancia de los análisis de contenido intestinal en estudios ecológicos de termitas, ya que permiten identificar con mayor precisión, el rol que cumplen estos individuos en el ambiente en que se encuentran.
- Las cuatro especies de maderas ofrecidas en los bioensayos de laboratorio resultaron susceptibles al ataque de termitas, ya que todas fueron consumidas por las tres especies de termitas perjudiciales seleccionadas.
- Se registraron diferencias significativas en el consumo total de maderas entre termitas, así como en el consumo entre maderas y entre termitas debidas a los valores notablemente mayores de *N. corniger* con respecto a las otras dos especies (*N. aquilinus* y *C. fulviceps*), que no variaron significativamente entre sí.

- Los consumos no mostraron relación con las características físicas consideradas de las maderas ofrecidas.
- Las pérdidas porcentuales de masa representan consumos reducidos en *C. fulviceps* y *N. aquilinus*, cuyos daños fueron categorizados como leves o moderados, por lo que podría considerarse a ambas termitas como plagas urbanas secundarias o menores.
- *N. corniger* produjo los daños más notables en los cuatro tipos de maderas ofrecidas, que fueron categorizados como moderados y fuertes, lo cual confirma su estatus de plaga estructural severa en esta región, como lo es en otros países donde se halla presente.
- Los ensayos realizados ubicaron a *E. grandis* como la madera más susceptible al ataque de termitas y a *P. elliotii* como la menos susceptible, mientras que las maderas nativas (*P. alba* y *P. americana*) ocuparon posiciones intermedias.
- Las modificaciones metodológicas introducidas en el análisis del contenido intestinal (uso de colorantes) y en los bioensayos de preferencias alimentarias (oferta simultánea de maderas, uso de nidos enteros) permitieron obtener buenos resultados, por lo que se consideran aportes valiosos y sería deseable su aplicación en futuros estudios.



BIBLIOGRAFIA

BIBLIOGRAFÍA

- Abreu, R.L.S. y Silva, K.E.S.** (2000). Resistência natural de dez espécies madeiras da Amazônia ao ataque de *Nasutitermes macrocephalus* (Silvestre) e *N. surinamensis* (Holmgren) (Isoptera: Termitidae). *Árvore* 24: 229-234.
- Adamson, A.M.** (1943). Termites and the fertility of soils. *Tropical Agriculture* 20: 107-112.
- Alves, W. de F.; Mota, A.S.; de Lima, R.A.A.; Bellezoni, R. y A. Vasconcellos.** (2012). Termites as Bioindicators of Habitat Quality in the Caatinga, Brazil: Is There Agreement Between Structural Habitat Variables and the Sampled Assemblages?. *Neotrop Entomol* 40(1): 39-46.
- Anderson, J. y Healey, N.** (1972). Seasonal and inter-specific variation in major components of the gut contents of some woodland Collembola. *Journal of Animal Ecology* 41 (2): 359-368.
- Arango, R.A.; Green, F.; Hintz, K.; Lebow, P.K. y Miller, R.B.** (2006). Natural durability of tropical and native woods against termite damage by *Reticulitermes flavipes* (Kollar). *International Biodeterioration & Biodegradation* 57 (3): 146-150.
- Araújo, A. P. A.; Galbiati, C. y De Souza, O.** (2007). Neotropical termite species (Isoptera) richness declining as resource amount rises: food or enemy-free space constraints?. *Sociobiology* 49 (3):93-106.
- Armúa, A.C.; Dal Lago, M.C.; Muchiut, M.E.; Mazza de Gaiad, S.M.; Bernardis, A.C. y Schoeder, J.A.** (1996). Evaluación del comportamiento de *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae) con maderas impregnadas en condiciones controladas. *Facena* 12: 41-48.
- Armúa, A.C.; Mazza, S.M.; Bernardis, A.C. y Schoeder, J.A.** (1997). Comportamiento de *Nasutitermes aquilinus* frente a maderas impregnadas, en condiciones controladas. *Natura Neotropicalis* 28 (1): 1-5.

- Atkinson, P.R; Nixon, K. y Shaw, M.** (1992). On the susceptibility of *Eucalyptus* species and clones to attack by *Macrotermes natalensis* Haviland (Isoptera: Termitidae). *Forest Ecology and Management* 48: 15-30.
- Bandeira, A. G.** (1979). Ecologia de cupins (Insecta: Isoptera) da Amazonia Central: efeitos do desmatamento sobre as populações. *Acta Amazonica* 9: 481-499.
- Bandeira, A. G.; Vasconcellos, A.; Silva, M. P. y Constantino, R.** (2003). Effect of habitat disturbance on the termite fauna in a highland humid forest in the Caatinga domain, Brazil. *Sociobiology* 42 (1): 117-127.
- Barbosa, P. R.** (2012). Hábitos alimentares de cupins Sul-Americanos da família Termitidae (Insecta: Isoptera). Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) Universidade de Brasília, Brasília, 54p.
- Behr, E.A.; Behr, C.T. y Wilson, L.F.** (1972). Influence of wood hardness on feeding by the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Annals of the Entomological Society of America* 65: 457-460.
- Bignell, D. y Eggleton, P.** (2000). Termites in ecosystems. En: Abe, T.; Bignell, D y Higashi, M. (eds.), *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology* (pp. 363-388), The Netherlands, Kluwer Academic Publishers.
- Bordereau, C.; Canello, E.M.; Sillam-Dussès, D. y Sémon, E.** (2011) Sex-pairing pheromones and reproductive isolation in three sympatric *Cornitermes* species (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae). *J Insect Physiol* 57:469–474
- Boulogne, I.; Constantino, R.; Amusant, N.; Falkowski, M.; Rodrigues, A. M. S. y Houël, E.** (2016). Ecology of termites from the genus *Nasutitermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) and potential for science-based development of sustainable pest management programs. *Journal of Pest Science* : 1–19. doi:10.1007/s10340-016-0796-x.

- Bourguignon, T.; Sobotnik, J.; Lepoint, G.; Martin, J.M. y Roisin, Y. (2009).** Niche differentiation among neotropical soldierless soil-feeding termites revealed by stable isotope ratios. *Soil Biology and Biochemistry* 41(10): 2038-2043.
- Bourguignon, T.; Sobotnik, J.; Lepoint, G.; Martin, J.M.; Hardy, O.; Dejean, A. y Roisin, Y. (2011).** Feeding ecology and phylogenetic structure of a complex neotropical termite assemblage, revealed by nitrogen stable isotope ratios. *Ecological Entomology* 36: 261-269.
- Brune, A. (2014).** Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. *Nature Reviews Microbiology* 12: 168-180.
- Bultman, D.; Beal, R.H. y Ampong, F.F. (1979).** Natural resistance of some tropical African woods to *Coptotermes formosanus* Shirak. *Forest Products Journal* 29: 46-51.
- Bustamante, N.C. y Martius, C. (1998).** Nutritional preference of wood-feeding termites inhabiting floodplain forests of the Amazon river, Brazil. *Acta Amazonica* 28 (3): 301-307.
- Cancello, E. M. (1982).** Reviso do género *Procornitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). Master thesis. Sao Paulo, University of Sao Paulo.
- Cancello, E.M. y Rocha, M.M. (2013).** Comparative morphology of the digestive tube in species of *Procornitermes* Emerson (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae). *Dtsch. Entomol. Z.* 60(2):147–153 .
- Carter, F.L. (1979).** Responses of *Reticulitermes flavipes* to selected North American hardwoods and their extracts. *The International Journal of Wood Preservation* 1 (4): 153-160.
- Carter, F.L.; Amburgey, T.L. y Manwiller, F.G. (1976).** Resistance of 22 southern hardwoods to wood-decay fungi and subterranean termites. *Wood Science* 8: 223-226.
- Carter, F.L.; Jones, S.C.; Mauldin, J.K. y Camargo, C.R. (1983).** Responses of *Coptotermes fomosanus* Shiraki to extract from five Brazilian hardwoods. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 95: 5-14.

- Collier, K.J.** (1990). Ingestion of sooty mould fungi by some New Zealand stream insects. *New Zealand Entomologist* 13: 42-45.
- 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.** (1999). Clave para as Familias de Cupins que Ocorrem no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 40 (25): 408-448.
- Constantino, R.** (2002). The pest termites of South America: Taxonomy, distribution and status. *Journal of Applied Entomology* 126 (7-8):355 - 365.
- Constantino, R.** (2011). On-Line Termites Database. Universidade de Brasília Campus Universitário Darcy Ribeiro, Brasília. Recuperado en: <http://www.unb.br/ib/zoo/docente/constant/catal/catnew.html> o cambio a <http://www.termitologia.unb.br/>.
- Constantino, R.** (2015). On the identity of *Syntermes noiroti* Krishna et al. 2013 (Isoptera: Termitidae: Syntermitinae). *Zootaxa* 3990(4):598–600.
- Constantino, R.; Carvalho, S. H.** (2011). *Paracurvitermes*, a new genus of Syntermitinae (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology*. 57(2): 377-388
- Constantino, R.; Acioli, A.N.S.; Schmidt, K. y Vasconcellos, A.** (2006). A taxonomic revision of the Neotropical termite genera *Labiotermes* Holmgren and *Paracornitermes* Emerson (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). *Zootaxa* 1340:1-44.
- Cookson, L.J.** (1987). Influence of laboratory maintenance, relative humidity and coprophagy on [14C]lignin degradation by *Nasutitermes exitiosus*. *Journal of Insect Physiology* 33(10): 683-687.
- Cornelius, M.L.; Bland, J.M.; Daigle, D.J.; Williams, K.S.; Lovisa, M.P.; Connick, W.J. y Lax, A.R.** (2004). Effect of a lignin-degrading fungus on feeding preferences of formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) for different commercial lumber. *Journal of Economic Entomology* 97 (3): 1025-1035.

- Creffield, J.W.; Howick, C.D. y Pahl, P.J.** (1985). Comparative wood consumption within and between mounds of *Coptotermes acinaciformis* (Froggatt) (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 11 (1): 77-86.
- Cristaldo, P. F., Rosa, C. S., Florencio, D. F., Marins, A. y DeSouza, O.** (2012). Termitarium volume as a determinant of invasion by obligatory termitophiles and inquilines in the nests of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae). *Insectes Sociaux* 59:541–549.
- Cruz-Rivera, E. y M. E. Hay.** (2000). Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology* 81: 201-219.
- Cuezzo, C.; Carrijo, T.F. y Canello, E.M.** (2015). Transfer of two species from *Nasutitermes* Dudley to *Cortaritermes* Mathews (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). *Austral Entomology* 54 (2): 172-179.
- Davies, R.G.** (2002). Feeding group responses of a Neotropical termite assemblage to rain forest fragmentation. *Oecologia* 133: 233- 242.
- Davies, R. G.; Hernández, L.M.; Eggleton, P.; Didham, R.; Fagan, L. y N. Winchester.** (2003). Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. *Journal of Tropical Ecology* 19: 509– 524
- De Souza, O.F. y Brown, V.K.** (1994). Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology* 10: 197-206.
- Delaplane, K.S. y La Fage, J.P.** (1989). Preference of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) for wood damaged by conspecifics. *Journal of Economic Entomology* 82: 1363-1366.
- 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.

- Domingos, D. J.; Cavenaghi, T. M.; Gontijo, T. A.; Drumond, M. A. y Carvalho, R. C.,** (1986). Composição em espécies, densidade e aspectos biológicos da fauna de térmitas de cerrado em Sete Lagoas–M. G. *Ciencia e Cultura*, 38(1): 199–207
- Donovan, S.E.; Jones, D.T.; Sands, W.A. y Eggleton, P.** (2000), Morphological phylogenetics of termites (Isoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 70: 467–513.
- Donovan, S.; Eggleton, P. y Bignell, D.** (2001). Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecological Entomology* 26: 356-366.
- Eggleton, P.; Bignell, D.; Sands, W.; Waite, B.; Wood, T. y Lawton, J.** (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.; Bignell, D.; Sands, W.; Mawdsley, N.; Lawton, J.; Wood, T. y Bignell, N.** (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 B: Biological Sciences*, 351 (1335): 51-68.
- Eggleton, P.; Homathevi, R.; Jeeva, D.; Jones, D.; Davies, R. y Maryati, M.** (1997). The species richness and composition of termites (Isoptera) in primary and regenerating lowland dipterocarp forest in Sabah, east Malaysia. *Ecotropica* 3: 119-128.
- Emerson, A. E.** (1960). New genera of termites related to *Subulitermes* from the Oriental Malagasy and Australian regions (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *American Museum Novitates* 1986: 1-28.
- Emerson, A.E. y Banks, F.A.** (1965) The neotropical genus *Labiotermes* (Holmgren): its phylogeny, distribution and ecology (Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae). *American Museum Novitates*, 34 pp.

- Engel, M.S. y Krishna, K.** (2004) Family-group names for termites (Isoptera). *American Museum Novitates* 3432: 1-9.
- Etcheverry, C., Godoy, M.C. y Laffont, E. R** (2014). Preferencias de consumo de maderas en termitas de la subfamilia Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) perjudiciales a construcciones en el nordeste argentino. XX Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la UNNE. http://www.unne.edu.ar/trabajando/com2014/CE-EXACTAS_NATURALES/CE-051.pdf
- ESA.** (2013). Entomological Society of America, Proposal Form for new Common Name or Change of ESAApproved Common Name: Conehead Termite, submitted April 29, 2013. <http://www.entsoc.org/PDF/2013/names/conehead-termite.pdf>.
[Downloaded 21/01/16.](#)
- Esenther, G.R.,** (1977). Nutritive supplement method to evaluate resistance of natural or preservative wood to subterranean termites. *Journal of Economic Entomology* 70, 341-346.
- Evans, T.A.** (2010). Invasive termites. En: Bignell, D.E.; Roisin, Y. y Lo, N. (eds.) *Biology of termites: a modern synthesis* (pp. 519-562). The Netherlands Springer.
- Fontes, L.R.** (1985). New genera and new species of Nasutitermitinae from the Neotropical region (Isoptera, Termitidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 3(1):7-25.
- Fontes, L.R.** (1987a) 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 (8):475-501.
- Fontes, L.R.** (1987b). Cupins Neotropicais da subfamília Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae). Morfologia do soldado e das mandíbulas do alado e operario, Anatomia do tubo digestivo do operario e filogenia dos generos (Tese de Doutorado). (pp. 141) Universidade de Sao Paulo. Sao Paulo, Brasil.

- Fontes, L. R. y Milano, S.** (2002). Termites as an urban problem in South América. *Sociobiology* 40(1):103-151.
- Fontes, L.R. y Terra, P.S.** (1981). A study on the taxonomy and biology the neotropical termite *Nasutitermes aquilinus* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 25 (3): 171-183.
- França, T.S.; França, F.J.; Arango, R.A.; Woodward, B.M. y Arantes, M.D.** (2016). Natural resistance of plantation grown African mahogany (*Khaya ivorensis* and *Khaya senegalensis*) from Brazil to wood-rot fungi and subterranean termites. *International Biodeterioration & Biodegradation* 107: 88-91.
- Gascón-Garrido, P.; Oliver-Villanueva, J.V.; Ibiza-Palacios, M.S.; Miltz, H.; Mai, C. y Adamopoulos, S.** (2013). Resistance of wood modified with different technologies against Mediterranean termites (*Reticulitermes* spp.). *International Biodeterioration & Biodegradation* 82: 13-16.
- Gautam, B. K. y G. Henderson.** (2011). Relative Humidity Preference and Survival of Starved Formosan Subterranean Termites (Isoptera: Rhinotermitidae) at Various Temperature and Relative Humidity Conditions. *Environmental Entomology* 40 (5): 1232-1238.
- Gay, F.J.; Greaves, T.; Holdaway, F.G. y Wetherly, A.H.** (1955). Standard laboratory colonies of termites for evaluating the resistance of timber, timber preservatives, and other materials to termite attack. *Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization Bulletin* 227: 1-60.
- Gazal, V.S.** (2008). Comportamento de forrageamento de *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera: Termitidae) e sua ocorrência em áreas urbanas. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. 120pp.
- Gazal, V.; Bailez, O. y Viana-Bailez, A.M.** (2010). Wood preference of *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae) (Motschulsky). *Sociobiology* 55 (2): 433-444.

- Gazal, V.; Bailez, O.; Viana-Bailez, A.M.; Menezes, E.D.L. y Menezes, E.B.** (2014). Decayed wood affecting the attraction of the pest arboretum termite *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae) to resource foods. *Sociobiology* 59 (1): 287-295.
- Gazal, V., Bailez, O., Viana-Bailez, A.M., Aguiar-Menezes, E.L. y Menezes, E.B.** (2012) Decayed wood affecting the attraction of the pest arboretum termite *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae) to resource foods. *Sociobiology* 59: 287-296.
- Ghosh, S.C.; Peters, B.C.; Fitzgerald, C.J.; Militz, H. y Mai, C.** (2012). Resistance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) wood modified with functionalized commercial silicone emulsions against subterranean termites. *Wood science and technology* 46 (6): 1033-1041.
- Gilmore, S. K. y Raffensperger, E.M.** (1970). Foods ingested by *Tomocerus* spp. (Collembola, Entomobryidae), in relation to hábitat. *Pedobiologia* 10: 135- 140.
- Godoy, M.C.** (2008). Configuración del tubo digestivo y aspectos citogenéticos de Termitinae (Isoptera, Termitidae) que habitan en la Provincia de Corrientes (Argentina) (Tesis de Doctorado) (pp. 234).UNNE. Corrientes.
- Godoy, M.C.; Laffont, E.R. y Coronel, J.M.** (2015). Bioecological traits, abundance patterns and distribution extension of the soldierless Neotropical termite *Compositermes vindai* Scheffrahn, 2013 (Isoptera: Termitidae: Apicotermatinae). *Biodiversity and Natural History* 1:26-34.
- Gonçalves, F.G. y Oliveira, J.D.** (2006). Resistência ao ataque de cupim-de-madeira seca (*Cryptotermes brevis*) em seis espécies florestais. *Cerne* 12 (1): 80-83.
- Hadi, Y.S.; Nurhayati, T.; Yamamoto, H. y Kamiya, N.** (2012). Resistance of smoked wood to subterranean and dry-wood termite attack. *International Biodeterioration & Biodegradation* 70: 79-81.

- Hammer, O.; Harper, D.A. y Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1-9.
- Healey, I. y Russell-Smith, A.** (1971). Abundance and feeding preferences of fly larvae in two woodland soils. En: *Organismes du sol et production primaire, Proceedings of the 4th Colloquium Pedobiologiae* (pp. 177-191), Paris, France, INRA.
- INTI.** (2016). Caracterización de maderas nativas argentinas. Hurlingham, Buenos Aires, Argentina. Recuperado en:
<http://www.inti.gob.ar/maderaymuebles/index.php?seccion=maderasnativa>
- Jones D. T. y P. Eggleton.** (2000). Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol. *J. Appl. Ecol.* 37, 191–203.
- Jones, D.J. y P. Eggleton.** (2011). Global Biogeography of Termites: A Compilation of Sources. In: Bignell, D.E.; Roisin, Y. and N. Lo (Eds.) *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Chapter 17. 477-498
- Jouquet, P; Boulain, N.; Gignoux, J. y Lepage, M.** (2004). Association between subterranean termites and grasses in a West African savanna: spatial pattern analysis shows a significant role for *Odontotermes n. pauperans*. *Applied Soil Ecology* 27: 99–107.
- Juen, A. y Traugott, M.** (2005). Detecting predation and scavenging by DNA gut-content analysis: a case study using a soil insect predator-prey system. *Oecologia* 142: 244-252.
- Kovoor, J.** (1969). Anatomie comparée du tube digestif des Termites. II- Sous-famille des Nasutitermitinae. *Insectes Sociaux* 16: 195- 233.
- Krishna, K.; Grimaldi, D.; Krishna, V. y Engel, M.** (2013). Treatise on the Isoptera of the World. *AMNH Bulletin* 377 (1-7): 1-2704.

- La Fage, J.P. y Nutting, W.** (1978). Nutrient dynamics of termites, En: Brian M.V. (ed.), *Production ecology of ants and termites* (pp. 165-232), London, Cambridge University Press.
- Laffont, E.; G.J.Torales; M.O.Arbino; M.C.Godoy; E.A.Porcel y J.M.Coronel.** (1998). Termites asociadas a *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden en el Nordeste de la provincia de Corrientes (Argentina). *Revista de Agricultura* (USP, Brasil) 73 (2) : 201-214 .
- Lee, K., y Wood, T.** (1971). *Termites and soils* (pp. 251), New York, London, Academic Press.
- Lenz, M.** (1985). Variability of vigour between colonies of *Coptotermes acinaciformis* (Froggatt) (Isoptera, Rhinotermitidae) and its implications for laboratory experimentation. *Bulletin of Entomological Research* 75: 13-21.
- Lima, J.T. y Costa-Leonardo, A.M.** (2007). Recursos alimentares explorados pelos cupins (Insecta: Isoptera). *Biota Neotropica* 7 (2): 243-250.
- Loayza Villegas, M.** (1982). Resistencia natural de maderas de diez especies forestales al ataque de termites. *Revista Forestal del Perú* 11(1-2):1-16.
- Lukmandaru, G.** (2011). Variability in the natural termite resistance of plantation teak wood and its relations with wood extractive content and color properties. *Journal of Forestry Research* 8 (1): 17-31.
- Martius, C.** (1994). Diversity and ecology of termites in Amazonian forests. *Pedobiologia* 38: 407-428.
- Martius C.; Amelung, W. y Garcia, M.V.B. (2000).** The Amazonian forest termite (Isoptera: Termitidae) (*Constrictotermes cavifrons*) feeds on microepiphytes. *Sociobiology* 35: 379 – 383.
- Mathews, A. G.** (1977). Studies on Termites from the Mato Grosso State, Brazil. (pp. 267), Rio de Janeiro, Brasil, Academia Brasileira de Ciencias.
- Mc Mahan, E.A.** (1966). Studies of termite wood-feeding preferences. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 19 (2): 239-250.

- McMahon, E. A. y Watson, J. A. L.** (1975).-Non-reproductive castes and their development in *Nasutitermes exitiosus* (Hill) (Isoptera). *Insecta soc.* 22: 183-198.
- Melo, A. C. S. y Bandeira, A. G.** (2004). A qualitative and quantitative survey of termites (Isoptera) in an open shrubby Caatinga in northeast Brazil. *Sociobiology* 44: 707-716.
- Moore, B. P.** (1969). Biochemical studies in termites, pp. 407- 432. In K. Krishna and F. M. Weesner (eds.), *Biology of termites*, vol. 1. Academic, New York.
- Moura, F.M.S.; Vasconcellos, A.; Araújo, V.F.P. y Bandeira A.G.** (2006). Feeding habit of *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae) in an area of Caatinga, Northeast Brazil. *Sociobiology* 48: 21–26.
- Moura, F.M.S., Vasconcellos, A., Silva, N. B. y Bandeira, A. G.** (2011). Caste development systems of the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* 58:169–175.
- Noirot, C.** (1955). Recherches sur le polymorphisme des termites supérieurs (Termitidae). *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, (11) 17: 399-595.
- Noirot, C.** (1992). From wood- to humus- feeding: an important trend in termite evolution. En: Billen, J. (ed.), *Biology and Evolution of Social Insects* (pp. 107- 119), Leuven (Belgium), Leuven University Press.
- 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 Noirot- Timothée, C.** (1977). Fine structure of the rectum in termites (Isoptera): a comparative study. *Ibidem* 9: 693-710.

- Oliveira., D.E.** (2013). Sistemática do grupo *Velocitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). Tese de doutorado. Universidade De Brasília. Instituto De Ciências Biológicas. Programa De Pós-Graduação Em Biologia Animal. 274p.
- Oliveira, D. E., & Constantino, R.** (2016). A taxonomic revision of the neotropical termite genus *Diversitermes* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). *Zootaxa*, 4158(2), 221.
- Paes, J.B.; Medeiros Morais, V.; Farias Sobrinho, D.W. y Bakke, O.A.** (2003). Resistência natural de nove madeiras do semi-árido brasileiro a cupins subterrâneos, em ensaio de laboratório. *Cerne* 9 (1): 36-47.
- Paes, J.B.; Brocco, V.F.; Moulin, J.C.; Motta, J.P. y Alves, R.C.** (2015). Efeitos dos extractivos e da densidade na resistência natural de madeiras ao térmita *Nasutitermes corniger*. *Cerne* 21 (4): 569-577.
- Peralta, R.C.; Menezes, E.; Carvalho, A. y Aguiar- Menezes, E.** (2004). Wood consumption rates of forest species by subterranean termites (Isoptera) under field conditions. *Árvore* 28 (2): 283-289.
- Peterson, C.J. y Gerard P.D.** (2007). Two new termite (Isoptera: Rhinotermitidae) feeding indexes for woods of varying palatability. *Midsouth Entomologist* 1: 11-16.
- Primanda, A.; Eggleton, P. y MacLeod, N.** (2005). Worker mandible shape and feeding groups in termites (pp. 24 – 26). *FMIPA Universitas Indonesia Depok, Seminar Nacional MIPA 2005.*
- Redford, K.** (1984). The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica* 16(2):112-119.
- Rocha, M.M.; Canello, E.M. y Fernandes Carrijo, T.** (2012). Neotropical termites: revision of *Armitermes* Wasmann (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae) and phylogeny of the Syntermitinae. *Systematic Entomology*, 37: 793–827.

- Rocha, M.M. y Constantini, J.P.** (2015). Internal ornamentation of the first proctodeal segment of the digestive tube of Syntermitinae (Isoptera, Termitidae). *Dtsch. Entomol. Z.* 62 (1):29–44.
- Roisin, Y. y Leponce, M.**, (2004). Characterizing termite assemblages in fragmented forest: A test case in the Argentinian Chaco. *Austral Ecology*, 29: 637–646.
- Sands, W.** (1965). A revision of the termite subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) from the Ethiopian Region. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Entomology) Supplement 4*: 1-172.
- Sands, W. A.** (1998). The identification of worker castes of termite genera from soil of Africa and the middle east. *CAB International*. 512p
- Scheffrahn, R.H.** (1991). Allelochemical resistance of wood to termites. *Sociobiology* 19 (1): 257-281.
- Scheffrahn, R.H.; Krecek, J.; Szalanski, A.L. y Austin, J.W.** (2005a). Synonymy of neotropical arboreal termites *Nasutitermes corniger* and *N. costalis* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae), with evidence from morphology, genetics, and biogeography. *Annals of the Entomological Society of America* 98, 273-281.
- Scheffrahn, R.H.; Krecek, J.; Szalanski, A.L.; Austin J.W. y Roisin Y.** (2005b). Synonymy of two arboreal termites (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae): *Nasutitermes corniger* from the neotropics and *N. polygynus* from New Guinea. *Florida Entomologist* 88: 28-33.
- Scheffrahn, R.H.** (2013). Overview and current status of non-native termites (isoptera) in Florida. *Florida Entomologist* 96(3): 781-788
- Scholz, G.; Militz, H.; Gascón-Garrido, P.; Ibiza-Palacios, M.S.; Oliver-Villanueva, J.V.; Peters, B.C. y Fitzgerald, C.J.** (2010). Improved termite resistance of wood by wax impregnation. *International Biodeterioration and Biodegradation* 64: 688-693.

- Sen- Sarma, P.K. y Chatterjee, P.N.** (1965). Studies on the natural resistance of timbers to termite attack. IV. Qualitative and quantitative estimations of resistance of sixteen species of Indian woods against *Neotermes bosei* Snyder (Isoptera: Kalotermitidae) based on laboratory tests. *Indian Forester* 91: 805-813.
- Siebers N, Martius C, Eckhardt K-U, Garcia MVB, Leinweber P. y Amelung W** (2015). Origin and Alteration of Organic Matter in Termite Mounds from Different Feeding Guilds of the Amazon Rainforests. *PLoS ONE* 10(4): 0123790. doi:10.1371/journal.pone.0123790
- Silva, J.C.; López, A.G. y Oliveira, J.T.** (2004). Influência da idade na resistência natural da madeira de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex. Maiden ao ataque de cupim de madeira seca (*Cryptotermes brevis*). *Árvore* 28 (4): 583-587.
- Silvestri, F.** (1903). Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell' America Meridionale. *Redia* 1: 1- 234.
- Sleaford, F.; Bignell, D. y Eggleton, P.** (1996). A pilot analysis of gut contents in termites from the Mbalmayo Forest Reserve, Cameroon. *Ecological Entomology* 21: 279-288.
- Smythe, R.V.; Carter, F.L. y Baxter, C.C.** (1971). Influence of wood decay on feeding and survival of the eastern subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ibid* 64: 59-62.
- Su, N.Y y La Fage, J.** (1984a). Differences in survival and feeding activity among colonies of the Formosan subterranean termite (Isoptera, Rhinotermitidae). *Zeitschrift fur angewandte Entomologie* 97: 134-138.
- Su, N.Y. y La Fage, J.P.** (1984b). Comparison of laboratory methods for estimating wood consumption rates by *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). [Annals of the Entomological Society of America](#) 77 (2): 125-129.
- Su, N.Y. y Tamashiro, M.** (1986). Wood-consumption rate and survival of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) when fed one of six woods used commercially in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 26: 109-113.

- Symes, C. y Woodborne, S.** (2010). Estimation of food composition of *Hodotermes mossambicus* (Isoptera: Hodotermitidae) based on observations and stable carbon isotope ratios. *Insect Science* 17: 175-180.
- Tayasu, I.; Abe, T.; Eggleton, P. y Bignell, D.** (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.
- Torales, G.J.** (1995). Termites (Isoptera) que causan infestación en Argentina. En: Berti Filho, E.; Fontes, L.R. (eds.) *Alguns aspectos atuais da biología e controle de cupins* (pp.157-160). Piracicaba, SP, Brasil, FEALQ.
- Torales, G.J.** (1998). Isoptera En: Coscarón, S. y Morrone, J.J. (Directores). *Biodiversidad de Artropodos Argentinos, una Perspectiva Biotaxonómica* (pp. 48-66), La Plata, Argentina, Ediciones Sur.
- Torales, G.J.** (2002). Termites as Structural Pests in Argentina. *Sociobiology* 40 (1): 191-206.
- Torales, G.J.** (2004). Isoptera. En: Cordo, H.; Logarzo, G.; Braun, K. y Di Dorio, O. (Dir.), *Catálogo de Insectos Fitófagos de la Argentina y sus plantas Asociadas* (pp. 411- 415), Buenos Aires, Argentina. Sociedad Entomológica Argentina Ediciones.
- Torales, G.J. y Armúa, A.C.** (1985). Contribución al conocimiento de las termitas de Argentina. (Provincia de Corrientes). *Nasutitermes corniger* (Isoptera:Termitidae). Primera parte. *FACENA* 6:203-222.
- Torales G.J. y Fontes L.R.** (2008). *Onkotermes corochus*, a new species of termite from Argentina (Isoptera, Termitidae, Termitinae). *Sociobiology* 52: 471-484.
- Torales, G.J.; Oscherov, E.B.; Armúa, A.C.; Martegani, M.M.; Laffont, E.R. y Arbino, M.O.** (1990). Contribución al conocimiento de las termitas de Argentina (Pcia. de Corrientes). *Nasutitermes corniger* Motschulscky

(Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae). II parte. Infestación de viviendas. *FACENA*. Argentina. 8: 9- 25.

Torales, G.J.; Laffont, E.R. y Arbino, M.O. (1995). Termitas que infestan construcciones en la provincia de Corrientes. *Pest Report* 14: 7.

Torales, G.J.; Laffont E.R.; Arbino M.O y Godoy M.C. (1997). Primera lista faunística de los isópteros de la Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 56 (1-4): 43-51.

Torales, G.J.; Laffont, E.R. y Arbino, M.O. (1996). Primera cita de infestación de construcciones por *Nasutitermes fulviceps* (Isoptera: Termitidae). *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 27 (1): 62-65.

Torales, G.J.; Laffont, E.R.; Godoy, M.C.; Coronel, J.M. y Arbino, M.O. (2005). Update on Taxonomy and Distribution of Isoptera from Argentina. *Sociobiology* 45 (3): 853-886.

Torales, G.J.; Coronel, J.M.; Laffont, E.R.; Godoy, M.C. y J.L. Fontana. (2007). Termite (Insecta, Isoptera) Faunal Composition in Natural Forests of the Humid Chaco (Argentina). *Sociobiology* 50 (2): 419: 433.

Torales, G.J.; Coronel, J.M.; Godoy, M.C.; Laffont, E.R. y Romero, V.L. (2008). Additions to the Taxonomy and Distribution of Isoptera from Argentina. *Sociobiology* 51 (1): 31-47.

Usher, M.B. y Ocloo, J.K. (1976). The natural resistance of 85 West African hardwood timbers to attack by termites and microorganisms. *Tropical Pest Bulletin* 6: 1-47.

Vasconcellos, A. y Bandeira, A.G. (2000). Avaliação do consumo de madeira por espécies de *Nasutitermes* em *Microcerotermes* (Insecta, Isoptera, Termitidae). *Revista Nordestina de Biologia* 14(1): 17-24.

Villanueva, J.V.; Peters, B.C. y Fitzgerald, C.J. (2010). Improved termite resistance of wood by wax impregnation. *International Biodeterioration & Biodegradation* 64: 688-693.

Waller, D.A.; Jones, C.G. y La Fage, J. (1990). Measuring wood preference in termites. *Entomologia experimentalis et applicata* 56 (2): 117-123.

Wolcott, G.N. (1957). Inherent natural resistance of wood to the attack of the West Indian termite *Cryptotermes brevis* Walker. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* 41: 259-311.

Wood, T.G. (1978). Food and feeding habits of termites. En: Brian, M. (ed.), *Production ecology of ants and termites* (pp.55- 80), New York, London, Cambridge University Press.