

FUNDACIÓN SINGER-POLIGNAC

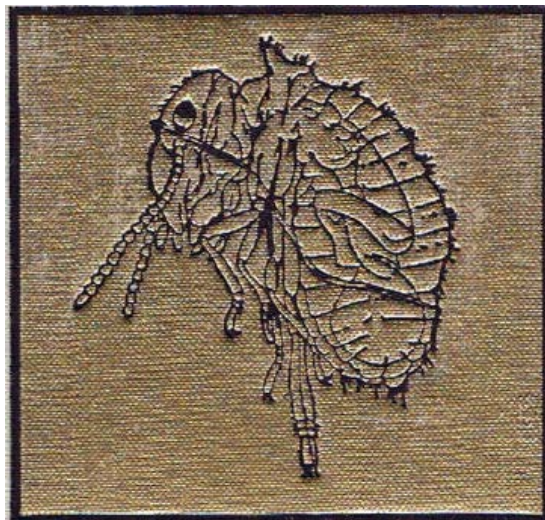
Pierre-P. GRASSÉ

TERMITOLOGÍA

TOMO I

ANATOMÍA, FISIOLOGÍA Y REPRODUCCIÓN
DE TERMITAS

Pierre-P. GRASSÉ



MASSON

TERMITOLOGÍA

TOMO I

ANATOMÍA, FISIOLOGÍA Y REPRODUCCIÓN
DE TERMITAS

DEL MISMO AUTOR

Dirección y co-redacción de *Traité de Zoologie* (Tratado de Zoología) – (36 volúmenes publicados después de 1948).

Précis de Zoologie (Compendio de Zoología), 2 volúmenes, Masson 1976.

Abrégé de Zoologie (Abreviado de Zoología), 2 volúmenes, Masson, 1979.

Biologie moléculaire, Mutagenese, évolution, (Biología molecular, mutagénesis, evolución), Masson. 1978.

La vie des animaux et le plus beau bestiaire du monde (La vida de los animales y el bestiaro más bello del mundo), Larousse, volúmenes, 1968-1970.

Toi, ce petit Dieu (Tú, un pequeño dios), Albin Michel, 1971.

L'évolution du vivant (La evolución de los seres vivos), Albin Michel, 1973.

La défaite de l'amour ou le triomphe de Freud (La derrota del amor o el triunfo de Freud), Albin Michel, 1976.

Petit bréviare de la gastronomie Périgourdine (Pequeño compendio de gastronomía típica de Périgord), Ediciones Fanlac, Périgord, 1978.

L'homme en accusation, de la biologie a la politique (El hombre culpable, de la biología a la política), Albin Michel, 1980.

DEL MISMO EDITOR

Bajo auspicio de la Fundación Singer-Polignac.

Actas del Coloquio Internacional organizado en 1977 por la Fundación Singer-Polignac:

Les origines humaines et les époques de l'intelligence (Los orígenes humanos y la época de la inteligencia), 1978, 304 pág.

Actas del Coloquio Internacional organizado en 1977 por la Fundación Singer-Polignac para celebrar el centenario de la muerte de Claude Bernard:

La Transmission neuromusculaire. Les médiateurs et le « Milieu intérieur » (La transmisión neuromuscular. Los mediadores y el “ambiente interior”), 1980, 335 pág.

Jean-Baptiste Lamarck et son époque (Jean-Baptiste Lamarck y su época), por L. Szyfman, 1982.

Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie (Tratado de zoología. Anatomía, sistemática, biología). Bajo la dirección de P.P. Grassé (Miembro del Instituto).

Tomo 8. - *Insectes*: Fascículo 1. - *Tête, aile, vol.* 1974, 832 pág. Fascículo 2. - *Thorax, abdomen.* 1979, 608 pág. Fascículo 3. - *Téguments, système nerveux, organes sensoriels.* 1975, 904 pág. Fascículo 4. - *Splanchnologie, phonation, vie aquatique, rapports avec les plantes.* 1976, 984 pág. Fascículo 5 A. - *Gamétogeneses, fécondation, métamorphoses.* 1977, 688 p. Fascículo 5 B. - *Embryologie, cécidogenese, insectes venimeux.* 1977, 496 pág.

Tomo 9.- *Insectes: Paléontologie, Géonémie, Aptérygotes. Insectes inférieurs et Coléopteres.* 1965, I 11 8 pág.

Tomo 10. - *Insectes supérieurs (moins les Coléopteres)* : Fascículo 1. - *Névroptéroïdes, Mécoptéroïdes, Hyménoptéroïdes (Symphytes et Térébrants).* 1951, 976 pág. Fascículo 2. - *Hyménoptéroïdes, Psocoptéroïdes, Hémiptéroïdes, Thysanoptéroïdes.* 1951, 974 pág.

Les insectes. Physiologie. Développement (Los insectos. Fisiología. Desarrollo), por E. Raccaud-Schoeller. 1981, 306 pág.

Écologie des populations et des peuplements (Ecología de la población y de la plantación), por R. Barbault, 1981, 200 pág.

FUNDACIÓN SINGER-POLIGNAC

TERMITOLOGÍA

ANATOMÍA, FISIOLÓGÍA,
BIOLOGÍA Y SISTEMÁTICA
DE LAS TERMITAS

TOMO I

ANATOMÍA, FISIOLÓGÍA Y REPRODUCCIÓN

par

Pierre-P. GRASSÉ

Miembro de la Academia de Ciencias

MASSON

París Nueva York Barcelona Milán México Río de Janeiro
1982

PRÓLOGO

Los libros científicos de síntesis son escasos. Exigen demasiado trabajo y conocimientos para ser realizados por un solo hombre y es posible que en un futuro cercano desaparezcan. Es una lástima, puesto que el trabajo en equipo nunca ha dado muestras de originalidad. Se puede hacer mucho en la investigación de rutina, yo también lo he hecho, es algo innegable. Sin embargo, no existe una meditación colectiva. Los fundamentos de la ciencia fueron construidos por hombres aislados. Un LAMARCK o un EINSTEIN han contribuido más al progreso de la ciencia que una armada de trabajadores sin imaginación y sin talento.

Se observa que las memorias fundamentales son relativamente pocas, pero que son el origen de la proliferación de otras notas o memorias que las repiten o parafrasean. La desaparición de 75 de 100 páginas de papel impreso usado en estas publicaciones de rutina disminuirá poco nuestro conocimiento sobre las termitas. ¡De cuánto peso se libraría la termitología si esta desaparición se hiciera realidad!, ¡no más búsquedas bibliográficas ni lecturas estériles!, ¡Cuánto ahorro de tiempo!

Teniendo en cuenta toda la investigación que he llevado a cabo desde 1921, es decir, desde hace más de medio siglo, me pareció útil recoger los resultados de mis estudios, algunos publicados y otros inéditos, e integrarlos al conjunto de trabajos de otros termitólogos para consolidar una especie de obra unitaria. Ésta no pretende ser la suma de conocimientos sobre los isópteros, sino que desea dar una visión general de estos insectos, una visión más completa y más precisa que las que se encuentran en aquellos libros hechos de mosaicos de capítulos mal articulados los unos con los otros.

Me concentré en la vida social de estos insectos porque expresa y revela sus características más originales y fundamentales. A veces no dudé en señalar a otros órdenes de insectos, con el fin de determinar su verdadera naturaleza y el origen de su comportamiento.

Sin embargo, no hay que caer en el error generalizado de considerar la evolución de la sociabilidad a través del reino animal, como si hubiera continuado así a lo largo de los siglos. Ninguna "cadena" evolutiva une a grupos de animales sociales entre sí.

La anatomía y la etiología comparadas son suficientes para convencerse que las termitas evolucionaron de forma independiente. Incluso la paleontología, a pesar que sus registros aún son escasos, confirma el aislamiento de las termitas, provenientes de la orden Blattodea. Muy probablemente, su historia comenzó en el Triásico para terminar al comienzo de la Era Terciaria. Las termitas del Ámbar del Báltico se parecen totalmente a

las formas actuales. La evolución en el transcurso de los últimos 30 millones de años ha sido muy poca.

Los himenópteros evolucionaron mucho más tarde, dividiéndose en varios linajes evolutivos, algunos de los cuales se socializaron parcial o totalmente.

Los isópteros constituyen un todo homogéneo y autónomo que ha pasado por una evolución muy original y considerablemente conservadora. Las formas arcaicas persisten a pesar de las formas más evolucionadas, permitiendo a los zoólogos trazar su historia con relativa precisión.

Las termitas huyen de la luz, sus dominios son los de la oscuridad y la humedad. Las abejas, hijas de la luz, recolectan su alimento de flor en flor.

Ambos tipos de insectos han evolucionado de forma independiente y han formado, cada uno a su manera, las sociedades animales más complejas y más coherentes que existen sobre la faz de nuestro planeta.

La orden de los isópteros por sí sola constituye un universo donde los automatismos reinan como soberanos. Pero la vida, aquel cuadro que encierra todo, nunca está rígida; no va en contra de la regla de la plasticidad y tampoco suprime las facultades de adaptación. La estigmergia, gracias a la cual se regulan las actividades constructoras, proporciona evidencia clara.

Las termitas se encuentran entre los animales más altamente socializados. Están en un grado sólo sobrepasado por el hombre.

La "literatura" concerniente a las termitas es ya considerable, pero menor a la que se centra en las hormigas y abejas. La ubicación tropical de la mayoría de isópteros explica en parte esta diferencia.

Incluso con la ayuda de un directorio bibliográfico (además incompleto), no es posible reunir la totalidad de las publicaciones relativas a las termitas, puesto que son tan numerosas que algunos escapan astutamente como ratas de biblioteca. Por último, están aquellas publicaciones impresas en pequeñas revistas poco difundidas que son prácticamente imposibles de encontrar.

Sin duda, la ausencia de algunas notas o memorias no compromete el valor global de la síntesis, pero reduce el alcance.

Lo ideal es haber leído todo, lo mejor y lo peor, ya que incluso una nota mediocre puede contener una nueva idea o revelar un avance importante. Leer todo es la tarea a la que debe someterse el autor de una obra de síntesis.

Por último, debemos tener cuidado con el antropomorfismo aplicado a las sociedades animales, a través del cual la sociobiología está estrechamente vinculada a la biología y política. Hemos demostrado (1980) a que ideología totalitaria conduce esta práctica, la cual tuvo en la Alemania hitleriana un precursor personificado en el termitólogo Karl ESCHERICH.

De lo anterior podemos deducir que sería útil estudiar el comportamiento de los termitólogos y sobre todo su motivación si deseamos entender el propósito detrás de sus publicaciones.

La edición de tratado se ha vuelto tan costosa que no es posible a menos que un patrocinador se haga cargo. En el presente caso, le debo a la comprensión y generosidad de la Fundación Singer-Polignac el poder publicar un libro destinado, sobre todo, a especialistas. Expreso mi gratitud a dos Presidentes y amigos Robert COURRIER y Étienne WOLFF, así como a todo el Consejo de Administración. A Yvonne BRUCKER, Secretaria General de la Fundación Singer-Polignac, quien por su dedicación y

competencia jugó un rol esencial en la edición del presente Tratado. Ruego acepte mi respetuoso agradecimiento.

Por último, tampoco olvido a los termitólogos que amablemente me enviaron sus publicaciones y me autorizaron a reproducir las imágenes. Estoy agradecido por la gran ayuda y confraternidad que me brindaron.

ÍNDICE GENERAL

PRÓLOGO

DEFINICIÓN E HISTORIAL

TRABAJOS CITADOS Y OBRAS EN GENERAL

CAPÍTULO PRIMERO. - **La cabeza y sus apéndices**

La cabeza del imago

Cápsula craneada, **5**. Segmentos que componen la cabeza, **9**. Labro, **10**. Apéndices cefálicos, **11**. *Antenas*, **11**. *Mandíbulas*, **12**. *Maxilas*, **16**. *Labio*, **19**. Hipofaringe, **21**. Tentorio, **25**.

La cabeza de la obrera

La cabeza del soldado

Características generales, **29**. Ojos compuestos, **31**. Labro, **31**. Antenas, **31**. Piezas bucales, **32**. Hipofaringe, **36**.

CAPÍTULO II. - **El cuello, tórax y apéndices locomotores**

El cuello

El tórax

El tórax del imago, **38**. *Protórax*, **38**. *Mesotórax*, **39**. *Metatórax*, **41**. *Miembros torácicos*, **44**. *Alas*, **47**. Tórax del soldado, **55**. *Segmentos*, **55**. *Miembros*, **59**. Tórax de la obrera, **59**.

CAPÍTULO III. - **El abdomen**

El abdomen del imago hembra

El abdomen del imago macho

El abdomen del soldado

El abdomen de la obrera

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO IV. - Los tegumentos

Los escleritos y su cutícula, **75**. Las membranas interescleritas y sus articulares, **78**. El epitelio epidérmico, **79**. Relieve externo de la cutícula, **80**. Los tegumentos de las diferentes castas, **82**.

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO V. - Las glándulas tegumentarias

Glándulas unicelulares

Glándulas pluricelulares

Glándula frontal

Los diferentes tipos, **86**. *Familia de las Termitidae*, **93**. La glándula frontal y la morfología cefálica de los soldados, **98**. Composición química de las secreciones frontales, **100**. *Familia de las Rhinotermitidae*, **100**. *Familia de las Termitidae*, **102**.

Las glándulas labrales

Glándula esternal

Los diferentes tipos, **109**. El polimorfismo de la glándula esternal, **115**. Inervación de la glándula esternal, **116**. *Familia de las Termitidae*, **102**.

Glándula tergal

Glándulas pleurales abdominales

Glándulas tarsianas

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO VI. - El sistema nervioso

El cerebro

Protocerebrón, **131**. Deutocerebrón, **136**. Tritocerebrón, **138**. Conexiones entre los diversos centros y conexiones del cerebro con los ganglios sub-esofágicos, **138**.

Los nervios cefálicos cerebrales

Sistema nervioso estomatogástrico

Particularidades del cerebro en las diferentes castas

Los ganglios sub-esofágicos

La cadena ventral

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO VII. - Los órganos de los sentidos

Los mecanorreceptores

Las setas táctiles, **150**. Los órganos epifaríngeos, **152**. Los órganos campaniformes, **154**. Los órganos cordotonaes, **155**. *Órganos cordotonaes de las patas*, **155**. *Órganos cordotonaes de las antenas*, **158**. Áreas estatorreceptores coxales, **160**. Órgano tegular, **161**.

Los quimiorreceptores

Topografía de los órganos de los sentidos y de las sensilias aisladas

El ojo compuesto

Estructura, **167**. La degeneración del ojo compuesto en los sexuales funcionales, **171**.

Los ocelos

Sensibilidad a la humedad y al calor

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO VIII. - El aparato digestivo

Las glándulas anexas

Glándulas mandibulares, **177**. Estructura, **177**. Funciones, **181**. Glándulas labiales o salivales, **181**. Estructura, **182**. Las funciones de la saliva, **186**.

El tubo digestivo

Intestino anterior, **188**. Intestino medio, **194**. Intestino posterior, **198**. *El vientre rectal como entorno biológico*, **206**. *El tubo digestivo en las familias y sub-familias*, **207**. *El tubo digestivo en las diferentes castas*, **217**. *El pH intestinal*, **218**. *El tránsito intestinal*, **219**.

Las enzimas digestivas

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO IX. - Los alimentos crudos

La celulosa, el alimento energético fundamental, **226**. La madera saludable, **227**. La madera podrida, **229**. Atracción de la madera infestada de hongos en las termitas, **230**. Relaciones alimenticias de las termitas con los hongos, **232**. Alimentos diversos, **233**. Canibalismo, necrofagia y ovofagia, **235**. Los alimentos de nitrógeno, su origen. La fijación de nitrógeno atmosférico, **236**. Vitaminas, **243**.

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO X. - La digestión de madera

Generalidades

La madera como alimento, **247**. *Las enzimas que digieren la madera*, **248**.

Los zooflagelados termitocoles xilófagos

Características general, **249**. *Sistemática*, **251**. *Alimentación*, **264**. *Transmisión y ciclo*, **265**. *Especificidad de los zooflagelados con respecto a sus huéspedes*, **269**.

La digestión de la madera por las termitas en/de zooflagelados

Antecedentes y planteamiento del problema, **271**. *Los zooflagelados digieren de forma íntegra la madera*, **273**. *La función simbiótica de los zooflagelados*, **277**. *La fermentación de la celulosa según Hungate*, **279**. *Las celulasas y celobiasas producidas por el intestino de las termitas en/de zooflagelados*, **280**. *La producción de enzimas celulolíticas asumida por las bacterias de las termitas en/de zooflagelados*, **283**. *Función de fermentación posible de las bacterias simbióticas de los zooflagelados lignívoros*, **285**.

La digestión de la lignina

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO XI. - **La digestión de madera por las Termitidae, excepto las Macrotermitinae**

Subfamilia de las Nasutitermitinae, **298**. Subfamilia de las Termitinae, **302**.

Subfamilia de las Apicotermitinae, **303**.

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO XII. - **La digestión de madera por las Macrotermitinae o termitas cultivadoras de hongos**

Antecedentes, **305**. Forma y tamaño de las ruedas, **308**. Los materiales de las ruedas, **318**. *La cosecha de los materiales*, **319**. *Los materiales almacenados*, **320**. *La naturaleza de los materiales*, **322**. La construcción de las ruedas, **326**. Los hongos de las ruedas, **330**. *El micelio y los mycotetes*, **330**. *El carpóforo*, **334**. *El caso particular de Termitomyces microcarpus*, **339**. La dinámica y el valor alimenticio de la rueda de hongos, **342**. Los **mycotetes**, fuente de enzimas celulolíticas para las Macrotermitinae, **349**. Otras funciones de las ruedas de hongos, **353**. El caso de *Sphaerothermes sphaerphorax*, **354**. Conclusión, **356**.

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO XIII. - **Los alimentos elaborados y la trofalaxia**

Alimentos estomodeales, **363**. *Alimentos sólidos mezclados con saliva y regurgitados por las obreras*, **363**. *Alimento estomodeal líquido*, **364**. Alimento proctodeal, **365**. La trofalaxia, **366**. *Los intercambios estomodeales*, **366**. *Los intercambios proctodeales*, **368**. *La distribución trofaláctica de los alimentos en el interior del termitero*, **369**. *La frecuencia de los intercambios trofalácticos*, **369**.

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO XIV. - **El aparato respiratorio y la respiración**

Estructura de las tráqueas y traqueolas, **372**. *El sistema traqueal*, **375**. *El desarrollo del sistema traqueal*, **379**. *Los estigmas*, **380**. *Los intercambios respiratorios*, **384**.

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO XV. - **El aparato circulatorio**

El corazón, **388**. *La sangre*, **389**. *Los pigmentos de la sangre*, **391**. *Las células pericardiales*, **393**.

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO XVI. - **El tejido adiposo o grasa corporal**

Adipocitos, **395**. Células concrecionadas, **398**. El tejido adiposo de las diferentes castas, **401**. El tejido real, **405**. *La célula del tejido real*, **406**. *Los endolofocitos*, **413**. *El origen*

del tejido real, 414. ¿El tejido en columna es temporal?, 418. El tejido real de los machos, 419. Conclusión, 419. El tejido adiposo con bacteriocitos de Mastotermes, 421.

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO XVII. - Los órganos excretores y la excreción

Los tubos de Malpighi, 425. Las mudas depuradoras, 426. La función excretora del segmento mixto del intestino, 427. La excreción y el tejido adiposo, 428.

CAPÍTULO XVIII. - Las glándulas endocrinas

Células neurosecretoras, 430. Corpora cardiaca, 433. Corpora allata, 435. Glándula ventral, 437.

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO XIX. - Los órganos genitales

Órganos genitales de los machos

Anatomía, 443. Testículos, 443. Canales deferentes, 445. Vesícula seminal, 446. Canal eyaculador, 447. Pene, 447. Espermatogénesis, 449.

Órganos genitales de las hembras

Aparato genital femenino de Mastotermitidae, 459. Kalotermitidae, 460. Hodotermitidae, 460. Termitidae, 460. Ovariola y ovogénesis, 464. Citología e histoquímica de la ovogénesis, 469. La vitelogénesis, el desove y la hormona juvenil, 470. Los oviductos y la cámara genital, 471. Espermateca, 473. Glándula coleterial, 474.

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO XX. - Los cromosomas

La cantidad de cromosomas, 479. Los anillos cromosómicos o cadenas polivalentes, 481. Observaciones generales, 486.

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO XXI. - Desarrollo embrionario y partenogénesis

El huevo

Dimensiones, forma, estructura, 491. La fecundación, 494. Transporte y acabado del huevo, 495.

La embriogénesis

Las primeras mitosis embrionarias, 496. La formación del blastodermo, 497. El disco embrionario y la formación del amnios, 497. Metamerización de la tira embrionaria, 500. Paracitos y vitelófagos, 502. La evolución del mesodermo y el destino del saco celómico/coelómico, 503. Blastocinesis, 509. El órgano dorsal y el cierre del embrión, 511. La digestión del vitelo, 513. La eclosión, 513.

La organogénesis

Los apéndices cefálicos y torácicos, 514. El tentorio, 514. El tubo digestivo, 515. El sistema nervioso, 516. Los tubos de Malpighi, 518. El vaso dorsal, 518. Los órganos

genitales, **519**.

Datos numéricos

Duración del desarrollo embrionario, **520**. *Tabla cronológica del desarrollo de Kaloterme flavicollis por una temperatura de 26° C*, **521**.

La partenogénesis

La regeneración

BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO XXII. - El desarrollo postembrionario y el polimorfismo social

El desarrollo ametábolo y las mudas

El polimorfismo social y su determinismo

Historial, **529**. El polimorfismo de Kalotermitidae, **530**. *Puesta*, **531**. *Duración del desarrollo embrionario*, **531**. *Desarrollo de la primera camada*, **531**. *Aparición del primer soldado*, **532**. *La puesta, a lo largo de la primera camada y su recogida*, **533**. *Evolución posterior de la colonia*, **533**. *El linaje de los sexuales*, **534**. *El linaje de los soldados*, **538**. *Los pseudergados y la muda regresiva*, **539**. El polimorfismo de las Termopsidae, **544**. Rhinotermitidae, **544**. *Subfamilia de las Heterotermitinae*, **545**. *Rhinotermitinae*, **554**. *Psammotermitinae*, **558**. *Coptotermitinae*, **560**. *Hodotermitidae*, **561**. *Mastotermitidae*, **562**. *Termitidae*, **563**. *Macrotermitinae*, **565**. *Termitinae*, **569**. *Apicotermitinae*, **574**. *Nasutermitinae*, **575**. ¿Cómo comprender el concepto de obrera? **578**.

Los sexuales de reemplazo y sus modos de formación

Los sexuales de reemplazo neoténicos, **580**. *Caso de las Mastotermitidae*, **580**. *Kalotermitidae*, **582**. *Heterotermitinae*, **585**. *Rhinotermitinae*, **589**. *Coptotermitinae*, **592**. *Hodotermitidae*, **593**. *Termitidae*, **593**. Los sexuales de reemplazo imaginales, **596**.

El polimorfismo y sus causas

Generalidades e historial, **599**. El origen de las sustancias inhibitoras, **601**. Las modalidades de inhibición, **603**. La reactividad de las ninfas y larvas, **606**. La distribución de la sustancia inhibitora en la sociedad. El número de neoténicos por sociedad, **607**. *Caso de las Heterotermitinae*, **607**. *Rhinotermitinae*, **609**. *Mastotermitidae*, **609**. *Macrotermitinae*, **611**. Las intercastas naturales y experimentales, **612**. *Las intercastas naturales*, **613**. *Las intercastas experimentales*, **616**. *Las intercastas de origen parasitario*, **619**. Los **myagénos**, **619**. Los **pseudimagos experimentales**, **623**. Hormonas, polimorfismo y sexualidad, **624**. Los cuerpos **allates**, **625**. Glándula proforácica, **630**. La ecdisona de origen ovárico, **632**. ¿Existe alguna sustancia real en las termitas? **633**. Corpora cardiaca y metabolismo, **634**. La inhibición del linaje de los sexuales, **634**. El ciclo estacional del termitero y el determinismo de las castas, **637**. *Caso de las Reticulitermes europeas*, **638**. *Schedorhinotermes lamanianus*, **638**. *Termitidae*, **639**. Observaciones generales, **641**. El polimorfismo se debe a una alimentación diferente, **644**. Consideraciones sobre el polimorfismo de los isópteros, **645**.

BIBLIOGRAFÍA

ÍNDICE

DEFINICIÓN E HISTORIAL

Son insectos que tienen desarrollo directo (ametábolos), aparato bucal de tipo masticador, con dos pares de alas membranosas, muy similares y de abundante nervadura. En reposo, las alas se superponen sobre el lado dorsal del animal. En la base de las alas existe una sutura basilar, una línea de menor resistencia, donde el ala se quiebra después de la emigración. La armadura genital es muy reducida en las especies consideradas primitivas, y está ausente en las otras especies (Fig. 1).

La celulosa es el principal alimento energético de todas las termitas. La digieren con ayuda de simbiontes como bacterias, zooflagelados y hongos basidiomicetos.

Todas las termitas llevan una vida social de gran complejidad y su sociedad comprende no solo diferencias en las funciones sexuales, sino también en las castas neutrales ápteras que se dividen entre soldados y obreros. Las reproductoras aladas son insectos pigmentados y alados, los cuales pierden sus alas durante el cortejo nupcial. Las reproductoras primarias pueden ser reemplazadas por las reproductoras secundarias.

La gran mayoría de isópteros habitan en las regiones cálidas del globo.

HISTORIAL

El lector deseoso de conocer al detalle la historia de nuestros conocimientos sobre las termitas del periodo precedente a 1855 deberá consultar la *Monographie der Termiten* (Monografía sobre Termitas) de Hagen (1855, pág. 1-144). Este trabajo exhaustivo de extrema erudición no ha perdido para nada su valor.

El término *tarmes* o *termes* fue utilizado por los romanos. Littré, en su diccionario de la lengua francesa, introduce *termes* como sinónimo de *termita* y le concede a la palabra *tarmes* etimología como gusano roedor, ya escrito *termes* con anterioridad por Isidore de Séville. Las citaciones de *termes* o *tarmes* que reporta Hagen (pág. 3 de su *Monographie*) se refieren a un gusano de color blanco que vive en la madera o la carne. Según Duméril (1828), los autores latinos Festus y Valerius Flaccus habían designado bajo el término *Termes* a un gusano que roe la madera y lo emplearon en género masculino, mientras que Linné lo hizo en género neutro. Hasta el año 1758 el ilustre naturalista sueco no empleó la palabra, y fue en ese mismo año que durante la 10ma edición de *Systema Naturae* creó el

género *Termes* y lo colocó entre los géneros de *Podura* y *Pediculus*. De hecho, él no conocía a las termitas, y la prueba es, como señala Desneux (1904), que describió “dos termitas aladas con el nombre de *Hemerobius marginalis* y *H. testaceus*”.

Koenig, en 1779, describió a algunas termitas de Asia por la primera vez con relativa precisión.

Otra nota que marcó fecha en la historia de la “termitología” fue aquella de Smeathman (1781) con su cita “*Somme account of the Termites which are found in Africa and other hot climates*”, la cual dio a conocer algunas de las características de los nidos y la estructura del nido de los *Termes* (= *Bellicositermes bellicosus*, *Termes* (= *Cubitermes atrox*), *Termes destructor*, *Termes* (= *Nasutitermes arborum*). Los *termes mordax*, *atrox* y *destructor* no se pudieron relacionar luego con especies posteriormente descritas. Por primera vez, la casta de termitas (*B. bellicosus*) que roen hongos y sus nidos fueron correctamente representados.

Fabricius, en su equivocación, insertó a los *termes* muy cerca de las hormigas. Latreille (1794), más perspicaz, mostró el error del clasificador danés y volvió a unir a las termitas a los neuróptera, creando así la familia *Termitinae* (Leach, 1815, *Termitides*), pero introduciendo erróneamente a los *Psocus*. En 1832, Brullé inventa el término *Isóptero* para designar al conjunto de termitas, elevado hoy en día al rango de orden. Poco a poco la familia se restringió al término de *Termes*, pero en 1849, Heer tomó en consideración las formas fósiles y creó los dos subgéneros *Termopsis* y *Eutermes*.

Hagen es quien tiene el mérito de haber reconocido los límites del orden y de haber realizado la síntesis de conocimientos de aquel entonces sobre el conjunto de termitas. Volveremos a hablar de su obra cuando mencionemos la sistemática.

Antes de la publicación de la *Monographie der Termiten*, algunas notas y reportes cortos habían aportado nuevos conocimientos sobre la biología de las termitas, sobre todo aquellos de Bobe-Moreau (1843), de los cuales Hagen hizo una buena síntesis en su monografía.

Sin embargo, fue la nota de Grassi et Sandias (1983-1984) la que inauguró los grandes trabajos sobre la biología de las termitas, su polimorfismo y su simbiosis con los zooflagelos. Los *Metatermitidae* corresponden a la gran familia de los *Termitidae*, extremadamente heterogénea, como una especie de bolsa que reúne la totalidad de termitas desprovistas de zooflagelos simbióticos. En realidad, N. Holmgren fue el primero que comprendió la sistemática de los isópteros y diferenció las unidades taxonómicas correspondientes a las presuntas líneas evolutivas.

Después de Holmgren, la publicación de trabajos en conjunto cesó. Las contribuciones más notables por su valor fueron las de Silvestri (1902-1945) a nuestro conocimiento de la sistemática de los isópteros y las de Hungate (1936-1944) sobre la digestión de la madera.

Alfred E. Emerson fue el más erudito entre los investigadores de termitas. Él prácticamente había visto todas las especies de termitas en el transcurso de sus viajes de investigación, sus visitas a museos y sus intercambios. Su experiencia del orden es realmente irremplazable.

El empleo del microscopio sobre las diversas formas ha hecho progresar en gran medida nuestro saber sobre las estructuras y, en consecuencia, sobre la fisiología.

Las técnicas que la química ha puesto a disposición de los entomólogos ha permitido la identificación de feromonas, lo cual otorga nuevas facilidades de experimentación e interpretación. Sin embargo, aún falta emprender muchas

investigaciones para hacer más precisos nuestros conocimientos y llenar algunos vacíos que permanecen abandonados o borrosos.

Tomando como modelos términos como teriología, ornitología y cancerología, proponemos la *termitología* para designar la ciencia que toma por objeto de estudio a las termitas.

TRABAJOS CITADOS Y OBRAS EN GENERAL

- BOBE-MOREAU (M.), 1843. - *Mémoire sur les Termites observés el Rochefort el dans di vers lieux du département de la Charente-inférieure*. XLIV pág., 122 pág. Hus, Sainte.
- BRULLÉ (A.), 1832. - Des animaux articulés. *Exp. sciell. Morée*, tomo 3 (zoología) pág. 66, París.
- DESNEUX (J.), 1904. - Isoptera, Fam. Termitidae in *Genera insectorum* de P. WYTSMA" fase. 25, Bruxelles, 52 pág.
- ESCHERICH (K.), 1909. - *Die Termiten oder weissen Ameisen. Eine biologische Studie*, W. KLI NKHARDT, Leipzig, 198 pág.
- FEYTAUD (J. DE), 1966. - *Le peuple des Termifes*, 3er éd., Collection *Que sois-je ?*, Presses Universitaires de France, París, 128 pág.
- GRASSÉ (P. P.). 1949. - Ordre des Isopteres ou Termites. In *Trailé de Zoologie*, tome IX 408-544, Masson, París.
- HAGEN (H. A.), 1855-1860. - Monographie der Termiten. *Linnaea Enlom.*, 10, 1-/44 et 270-325; 12, 1-342 et 459-461 ; 14, 73 -1 28.
- HARRIS (W. V.), 1961. - *Termites, their recognition and control*, Longmans, Londres, 187 pág.
- HEGH (E.), 1922. - *Termites. Partie générale*, Imprimerie industrielle et financière, Bruselas. 756 pág.
- HOLMGREN (N.), 1909-/912. - Termiten Studien. 1 á IV. *Kung. svenska. Veto Akad. Handl.* , Upsala ef *Sföckholm* , ser. B, 44, 1-215; 46, 1-86; 48, 1-/66.
- HOWSE (P. E.), 1970. - *Termites: a study in social behavior*, Hutchinson Univ. library, Londres, 150 pág.
- KALIFMAN, 1961. - *Ceux qui vivent sous terre* (en russe). Moscou, 193 pág.
- KOENIG (I. G .), J 779. - Naturgeschichte der sogenannten weissen Ameisen. *Beschr. Berliner Gesellsch. naturforsch. Freude*, 4, J-28.
- KOFOID (CH. A.), 1934. - *Termites and termite control*. Cambridge Univ. Press, Londres, 734 pág.
- LES PES (CH.), 1856. - Recherches sur l'organisation et les moeurs du Termite lucifuge. *Ann. sci. nat., zool.* (série 4), S, 227-282.
- MAETERLINCK (M.), 1926. - *La vie des Termites*, Fasquelle, París, 219 pág.
- MARAIS (E.), 1938. - *Moeurs et coutumes des Termites. Étude de la Fourmi blanche de l'Afrique du Sud*, traduit de l'anglais, Payot, París, 196 pág.
- OYES (H.), 1937. - *Man and the termite*, P. Davies, Londres 289 pág.
- RIGAUD (C.), J 786. - *Mémoire pour servir el l'histoire de quelques Insectes connus sous les noms de Termes ou Fourmis blanches*, por M.H. SMEATHMA.
- SCHMIDT (H.), 1955. - *Die Termiten*, Akad. Verlagsgesellschaft., Leipzig, 309 pág.
- SKA IFE (s. H.), 1957. - *Petite peuple de l'ombre : les Termites*, Hachette, París, traducción francesa del libro inglés *Dwellers in darkness*, J 955, Longmans, Londres.
- SMEATHMAN (H.), 178 1. - Some account of the termites, which are found in Africa and other hot climates. *Phil. trano. roy. Soc.*, Londres, 71 , 139-192, (véase también RIGAUD).

SNYOER (T. E.) , 1935. - *Our enemy the termite*, N. Y. Comstock C. J., 196 pág.
SNYOER (T. E.), 1949. - Catalog of the Termites (Isoptera) of the world, *Smithsonian miscellaneous Collection*, 112, 490 pág.

Obras de bibliografía

GRIFFIN (F. J .) , 1951. - A bibliography of the Isoptera (Termites) 1758- 1949. *Journ. Soc. bibliog. nat. hist.* Londres (Brit. Mus. nat. hist.). 2, 261-368.
SNYOER (T. E.), 1956. - Annotated, sujet-heading bibliography of Termites 1350 B. C. to a. d. 1954. *Smithsonian miscellaneous Collection*, Washington , 130, publ. 4258, 305 pág.
SNYOER (T. E.), 196 1. - Supplement to the annotated , sujet-heading bibliography of Termites. 1955 to 1960. *Smithsonian miscellaneous Collection*, Washington, 143, publ. 4463, 137 pág.
S, YOER (T . E.). 1968. - Second supplement to the annotated, sujet-heading bibliography of termites 1961-1965. *Smithsonian miscellaneous Collection*, Washington, 152, publ. 4705. 188 pág.

CAPÍTULO PRIMERO

LA CABEZA Y SUS APÉNDICES

La anatomía de los isópteros se ajusta al plan de organización de los insectos y muestra pocos rasgos particulares. Se asemeja, en términos sencillos, a la anatomía de la Blattodea.

Sin embargo, la vida social ha hecho que aparezca en el seno de cada especie un polimorfismo que complica bastante los estatus (Fig. 1). El tipo fundamental es la reproductora alada, la cual es la más cercana a sus ancestros. Luego está la obrera, la cual aparte de la atrofia de sus órganos sexuales, está caracterizada por la ausencia de pigmento (la mayor parte de las veces ausencia total), en ojos y alas. La casta que ha sufrido más modificaciones es la de los soldados, ya que sólo han aparecido en sociedades de comportamiento complejo (¹).

Las aladas son de tamaño irregular, puesto que las *Macrotermes* y las *Bellicositermes* miden entre 15mm y 20mm de largo, y su envergadura puede llegar hasta los 88mm. Las aladas de los *Microtermes*, contrario a lo que se cabría esperar dada la pequeñez de los obreros de este género, miden cerca de 10 mm de largo y más de 20mm de envergadura.

La pigmentación de los imagos va desde un negro intenso (más en *Macrotermes*) hasta un rojizo claro.

A. — LA CABEZA DEL IMAGO

CÁPSULA CRANEANA

La cápsula craneana tiene la mayoría de las veces una gruesa forma discoidal con bordes redondeados (fig 2). Su posición en relación al tórax no es la misma en todas las termitas. Es relativamente *prognata* en el caso de los Mastotermitidae, Calotermitidae, Hodotermitidae y Rhinotermitidae. Suele volverse *ortognata* dentro de la gran familia heterogénea de Termitidae.

¹ KUSHWAHA (1956, 1960) describió minuciosamente la morfología externa (escleritos y apéndices) de las tres castas de *Odontotermes obesus*. Sus descripciones pueden servir de material de referencia, pero no aportan algún tipo de novedad anatómica.

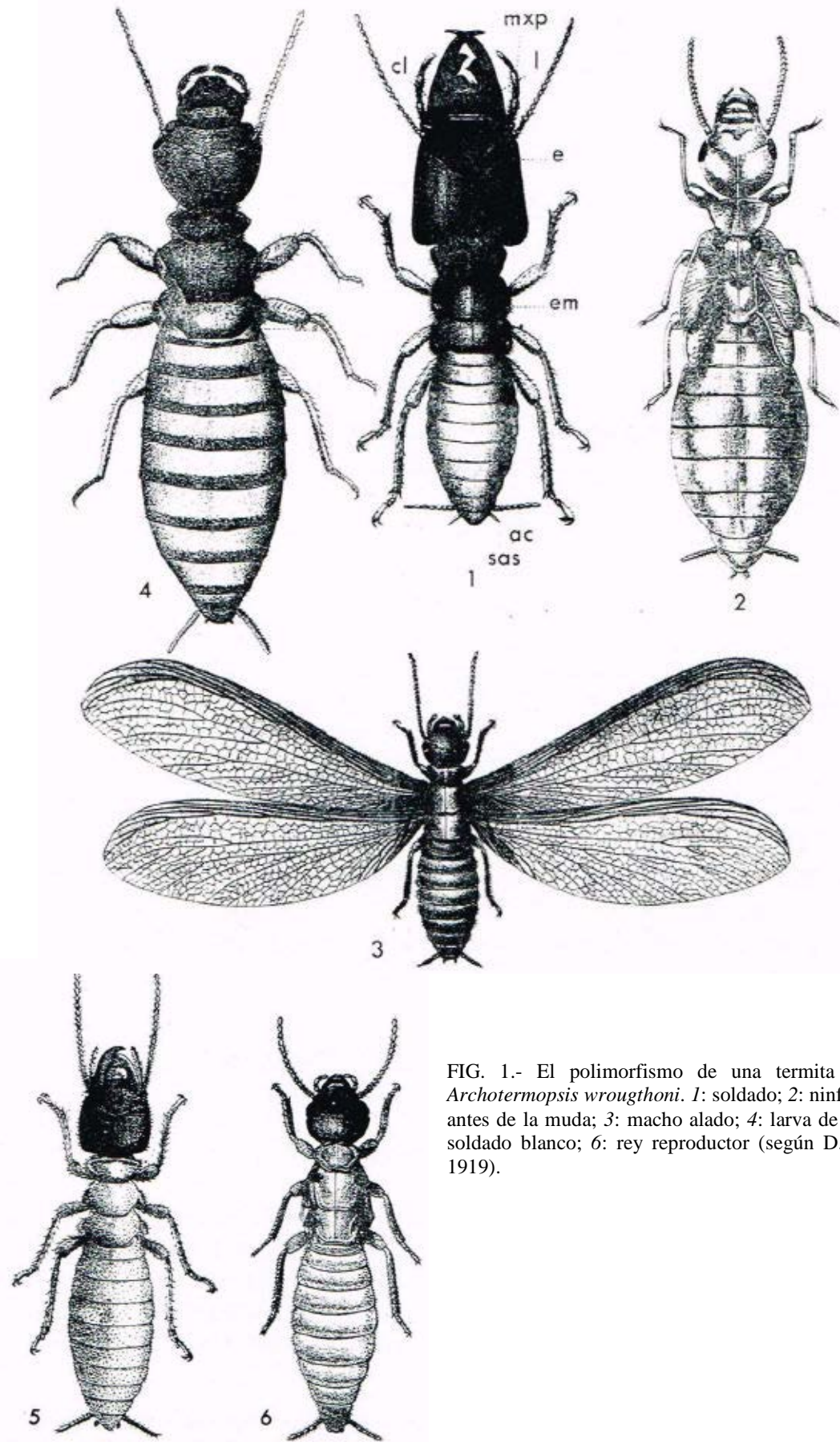
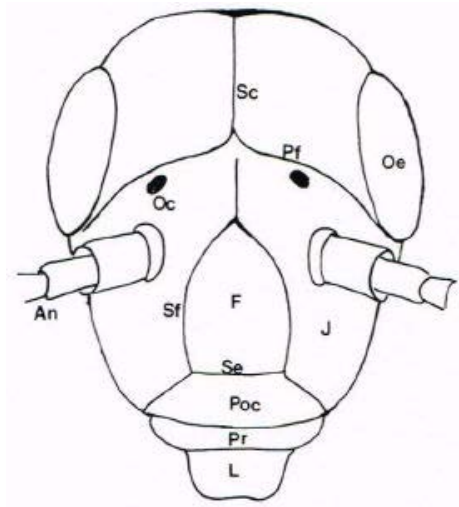


FIG. 1.- El polimorfismo de una termita arcaica, *Archotermopsis wroughthoni*. 1: soldado; 2: ninfa macho antes de la muda; 3: macho alado; 4: larva de edad; 5: soldado blanco; 6: rey reproductor (según D. IMMS, 1919).

Hay que recordar que en el caso de las cucarachas, la posición de la cabeza es opistognata. Esto es importante, ya que se opone a la idea de una relación directa de las termitas a partir de la Blattodea. Sobre todo hace necesario buscar entre los Protoblattoides a los ancestros de las termitas. En el caso de las termitidae, quienes poseen los géneros más avanzados, el *foramen magnum* o *cervical* que comunica la cabeza con el tórax está situado hacia el vértice craneal en la parte trasera. La superficie delantera de la cápsula encefálica o *cara*, se articula en la parte inferior al *labrum*, gran eje transversal móvil, que recubre la base de las mandíbulas. De abajo hacia arriba, comprende el *clípeo* compuesto de dos escleritos superpuestos, el *anteclípeo* y el *postclípeo*. Luego viene el *frons*, el cual está separado del postclípeo por una sutura epistomal. Los costados del frons se repliegan hacia atrás o forman las mejillas o *gena*. La región suprafrontal, de límites imprecisos, lleva al *vértice* hasta su cumbre.

FIG. 2. – Esquema de la parte frontal de una termita en el estado de imago. *An*: las primeras articulaciones de las antenas (escapo y pedicelo); *F*: frons; *J*: mejilla o gena; *L*: labro; *Oc*: ocelo lateral; *Oe*: ojo comparado; *Poc* y *Pr*: anteclípeo y postclípeo (ambos forman el clípeo); *Pf*: sutura postfrontal; *Sf*: sutura frontal; *SC*: sutura coronal o metópica; *Se*: sutura frontoclípea.



La faz está marcada por líneas derechas o curvas que corresponden a la superficie de la cutícula que se pliega hacia adentro, las cuales son las *suturas* (fig. 2). Su nomenclatura no está reglamentada y sus homologías son inciertas. Si suponemos un tipo teórico, tendremos que reconocer además de la sutura *epistomal*, anteriormente mencionada, a la *gran sutura epicranial* invertida. La línea en medio del vértex toma el nombre de *sutura coronal* o *metópica*, sus ramas forman las *suturas frontales*. En el caso de los ortópteros y, al parecer, también de los isópteros, dos suturas salen de debajo de los ojos, las cuales convergen hacia la piel y se rencuentran en la línea central de la sutura epicraneal. Éstas duplican las suturas frontales y se denominan *post-frontales* por esa razón.

Las suturas anteriormente descritas no parecen existir en absoluto en las termitas, algunas carecen de ellas parcial o totalmente.

Resulta difícil hacerse una idea precisa de lo que representan y significan las suturas craneanas: ¿límites de segmentos o escleritos, o simples pliegues tegumentarios? No se sabe nada con certeza. Los anatomistas rara vez se fijan en las suturas y, en el caso de los sistemáticos, incluso los más meticolosos no tienen interés en ellas. Es por esta razón que su estudio recién está comenzando tanto en las larvas como en los adultos.

Hemos señalado varios puntos o manchas en la faz de las termitas. Algunos corresponden a inserciones musculares y otras a áreas sensoriales. La naturaleza de las *manchas* o también *antenarios* es desconocida.

Por lo general hay 2 ocelos, excepto en los imagos de *Zootermopsis* que no poseen ninguno. El ocelo mediano no existe entre los isópteros (para estructura y funciones, véase el capítulo sobre *Órganos de los sentidos*). Los ojos compuestos están situados a los costados de la cabeza y detrás de las antenas. Poseen un contorno más o menos elíptico, a veces incluso circular. Su saliente varía según el género. Los omatidios que los componen son forma de prismas hexagonales. Se han registrado en algunas especies, tales como los 127 registrados en *Anacanthotermes macrocephalus*. Alrededor de los ojos, la pared del cráneo se inclina hacia el interior, formando un borde mal llamado *esclerito ocular*. Sobre la línea mediana del frons, se abre la glándula impar frontal (véase pág. 86), cuyo hoyo se conoce comúnmente como *fontanela*. A menudo, se sitúa en la intersección de las suturas epistomal y metópica (la última no está presente en todos los géneros).

El clípeo cubre la región inferior de la faz, con la cual se articula el labrum. Se compone de dos partes superpuestas, separadas por una cresta interna que vendría a ser la *sutura clípeomediana*. Es decir, el *postclípeo* y el *anteclípeo* (Fig. 2, 3, 4). Bajo el clípeo hay insertados músculos dilatadores de la cavidad oral. Podemos distinguir, en primer lugar, a los *músculos dilatadores dorsales de cibario*. Son gruesos, largos y se unen, por un lado, a una superficie que corresponde al pico clípeomediano y, por otro lado, a la cutícula cibarial. En segundo lugar tenemos a los *músculos dorsales* dilatadores de la cavidad bucal que se insertan, por un lado, en el centro de la faz interna del clípeo trasero en el origen de los músculos anteriores, y por otro lado, se une a la pared dorsal del estomodeo, delante de los nervios conectivos del ganglio frontal. En tercer lugar están los *músculos compresores del cibario*, los cuales consisten en manojos de fibras transversales dispuestas en el techo del cibario. Las fibras se extienden entre las esquinas posteriores laterales del cibario, delante de las inserciones de los músculos refractores de la hipofaringe.

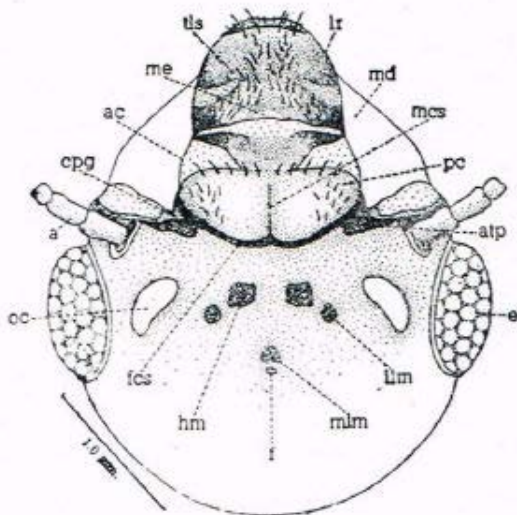
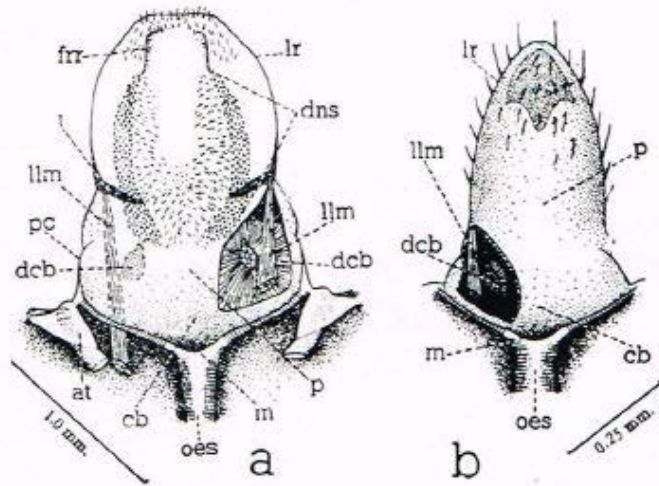


FIG. 3. – Cabeza de un imago de *Odontotermes obesus* mostrando las regiones cefálicas y las inserciones musculares bajo la pared craneana transparente. *a*: antenas; *ac*: anteclípeo; *atp*: fosa anterior de inserción del tentorio; *cpg*: clípeoangulus; *e*: ojo compuesto; *f*: fontanela; *fcs*: sutura frontoclípea; *hm*: músculo retractor hipofaríngeo; *llm*: músculo lateral del labro; *lr*: labro; *mcs*: sutural clípeal mediana; *md*: mandíbula; *me*: saliente de la base del labro; *mim*: músculo mediano del labro; *oc*: ocelo; *pc*: postclípeo; *tis*: esclerito transversal del labrum (según H. S. VISHNOI, 1956).

También se muestran desarrollados en todas las castas. En cuarto lugar tenemos al *músculo palatino transversal* que se extiende a la superficie del paladar (*palatum*), al nivel del *tormae labrales*. Se adhiere a la cutícula del revestimiento interno, pero no se han determinado otras inserciones.

FIG. 4. – El cípeolabro (a) y la parte superior del cibario (b) del imago de *Odontermes obesus*, visto desde el interior. *at*: brazo anterior del tentorio; *cb*: cibario; *dns*: campo de dentículos; *frr*: pico franjado; *m*: abertura de la faringe; *oes*: esófago; *t*: torma; *llm*: músculo labral lateral; *p*: palatum; *pc*: postcípeo; *dch*: músculo dilatador dorsal del cibario; *lr*: labro (según H. S. VISHNOI, 1956).



SEGMENTOS QUE COMPONEN LA CABEZA

Holgren reconoció y delimitó los territorios atribuibles a estos 6 segmentos, los cuales al fusionarse estrechamente formaron la cápsula craneana (Fig. 5). Aquí está la lista de esos segmentos:

1. *Segmento protocerebral* u *ocular*: su neurómero es el protocerebro junto con el nervio óptico.
2. *Segmento deutocerebral* o *antenario*: su neurómero es el deutocerebro, su miómero son los músculos de las antenas y sus apéndices son las antenas.
3. *Segmento tritocerebral* o *del labrium*: su neurómero es el tritocerebro junto con el nervio frontal labral y el sistema nervioso visceral, el nervio tritocerebral tegumentario (*nervus tegumentalis tritocerebri*). Su miómero es el conjunto de músculos que sirven al labro. No presenta apéndices.

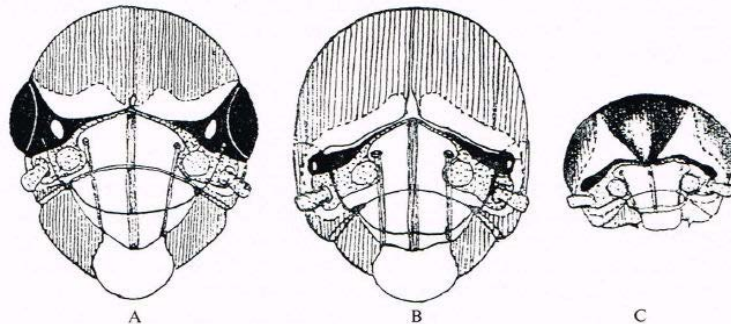


FIG. 5. – Cabezas de *Nasutitermes*. A: imago; B: obrera; C: soldado. Segmento I: negro; segmento II: puntuado; segmento III: blanco; segmento IV: rayado (según N. HOLMGREN, 1909).

Los tres segmentos siguientes son postorales:

4. *Segmento mandibular*: su neurómero son los ganglios mandibulares, nervios mandibulares y *nervus hypopharyngis mandibularis*. Su miómero es el conjunto de músculos mandibulares y sus apéndices son las mandíbulas. Glándulas mandibulares.
5. *Segmento maxilar*: su neurómero son los ganglios maxilares y el nervio maxilar. Su miómero son las musculaturas maxilares y en parte aquellas de la hipofaringe. Los apéndices son las maxilas. Las glándulas maxilares pertenecen a este segmento. Este segmento forma la parte anterior de la hipofaringe.
6. *Segmento labial*: su neurómero son los ganglios labiales, nervio labial y *nervus tegumentalis labii o jugularis*. Su miómero es el conjunto de la musculatura labial. Sus apéndices son el labio, fusión de las segundas maxilas. Este segmento forma la parte posterior de la hipofaringe. Las glándulas labiales o salivales pertenecen a este segmento.

La delimitación y la composición de segmentos ha dado lugar a controversias que aún persisten entre los anatomistas.

Holmgren les atribuye a seis somitas que forman la cabeza las partes anatómicas indicadas abajo:

Primera somita (ocular): ojos compuestos, ocelos. Esternito: postfrons. Terguito ausente.

Segunda somita (antenas): Terguito ausente. Esternito: bajo antenal. Antenas.

Tercera somita (labral): prefrons, clípeo, labrum, epofaringe, cubiertal estomodeal. Esternito: faz, con excepción del prevértex. Terguito: prevértex y paraglosa (?).

Cuarta somita (mandíbula): Terguito: parte del anillo que envuelve al foramen magnum. Esternito: punta de la hipofaringe. Maxilas.

Sexta somita (labial): Terguito: parte del anillo que envuelve al foramen magnum. Esternito: parte interior de la hipofaringe. Labio inferior.

El lector deseoso de saber más sobre este tema en particular, puede consultar confiadamente el tomo VIII, fascículo I del *Traité de Zoologie* (Tratado de Zoología), donde Bitsch (1973) expone este tema al detalle.

LABRO

El *labro* es una placa, un componente generalmente más ancho y largo que se inserta al clípeo siguiendo una línea (*sutura clípeolabral*). En principio, la región conocida como clípeolabral es la parte del cráneo situado delante del plano que pasa por las articulaciones de las dos mandíbulas (Fig. 5). A menudo, una sutura *frontoclipeal* (=epistomal) separa al clípeolabrum del resto del cráneo.

La parte interna del labrum y la menos esclerotizada es el *palatum* (Cook. 1944), que se fusionaría con la *epifaringe*. Los bordes laterales del labrum, a mitad de altura, dirigen sobre su cara interna o paladar un esclerito transversal, el cual se extiende en la pared palatina. Le dan inserción a los músculos labrales laterales. La faz palatina porta campos de denticulos de tamaño pequeño, los *aculei* o “cintas dentíferas”, las cuales se

desarrollan de una y otra parte del plan sagital, así como el palatum presenta rangos transversales como pequeñas setas hacia el extremo libre.

La parte posterior del palatum forma, en parte, el techo del compartimiento superior de la cavidad bucal conocida como *cibario*, al fondo del cual se abre la faringe.

La musculatura del labrum comprende a tres músculos: los dos *m. m. levatores labii* (músculos labrales laterales), y el *m. depressor labii* (músculo labral mediado). Los primeros nacen de la parte delantera y se unen lateral y oblicuamente a los costados del labrum, continuando a través de un tendón. En el caso del tercer músculo, se conoce que está hecho de una banda de fibras musculares que nacen hacia la faz interna del frente (*frons*) y se inserta sobre la región intermedia del labro. El labro realiza movimientos rotatorios de arriba hacia abajo alrededor de la bisagra que lo une al clípeo. Estos movimientos son de poca amplitud.

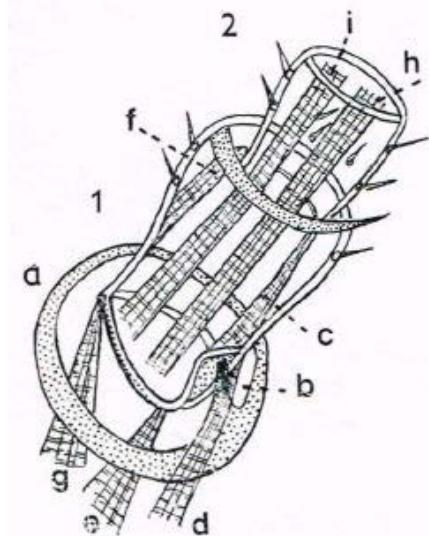
APÉNDICES CEFÁLICOS

Antenas

Las antenas de los imagos se insertan en ambos lados del frente en los pocillos de la pared craneana (Fig. 1, 2). Son moniliformes. El número de segmentos varía de un género a otro. En los Mastotermitidae, el máximo es de 29-32 segmentos, 25 en los *Archotermopsis*, 16-17 en los Calotermitidae, 13-14 en los Nasutermitinae, etc. En el seno de una misma especie, el número de segmentos varía de un individuo a otro (de 27 a 29 en los *Anacanthotermes macrocephalus*) y las dos antenas no siempre tienen la misma cantidad (8 a 16 de 100 en *A. macrocephalus*, Dasgupta, 1959).

El segmento basal o primer segmento es comúnmente llamado *escapo*, mientras que el segundo segmento, el cual contiene el órgano de Johnston, se llama *pedicelo*. Los demás segmentos forman el *flagelo* o *clávola*. Las cerdas y las sensilias de las antenas se describen en el capítulo dedicado a los *Órganos de los sentidos*.

FIG. 6. – Segmentación de la antena con la cabeza en el caso de un *Reticulitermes flavipes*. *d* y *e*: m. m. flexores antennae; *g*: m. extensor antennae; *f*: m. extensor phalangis secundae antennae; *c*: m. flexor phalangis secundae antennae; *h*: m. flexor communis antennae; *i*: m. extensor communis antennae; *a*: anillo ancho de segmentación céfaloantenal; *b*: pequeña apófisis de este anillo penetrando en una depresión del primer segmento antenal. *1* y *2*, 1er y 2do segmentos antenales (según S. Basch. 1865).



La musculatura extrínseca de las antenas (Fig. 6) consiste de 3 músculos que se insertan en el primer segmento antenal: los dos *m. m. flexores antennae* (*d* y *e*, Fig. 6) y el *m. extensor antennae* (*g*, Fig. 6). También debemos añadir, según Basch, otros dos músculos: el *m. flexor communis antennae* y el *m. extensor communis antennae* (*h* e *i*, Fig. 6). La musculatura intrínseca está formada por el conjunto de músculos que actúan sobre los segmentos antenales por separado (*c* y *f*, Fig. 6).

Mandíbulas del imago y de la obrera (Md)

Ambas tienen la misma estructura en las dos castas. Las *mandíbulas* de los isópteros (Fig. 7, 8) pertenecen al tipo ordinario, como el que existe en los Pterigotos. Aunque se mantiene la misma estructura general en todos los isópteros, presentan también diferencia en detalles constantes que pueden ser utilizados por los sistemáticos para establecer recortes genéricos o de otro tipo dentro de la orden. Estas diferencias conciernen a los dentículos que tienen el borde interno y filoso del apéndice. Se discutirá su valor sistemático mucho después. Parece que Holmgren (1909) fue el primero en reconocerlos y entre los isópteros podemos distinguir 4 tipos de mandíbulas: el primer tipo son las *Hodotermes*, el segundo las *Reticulitermes* (= *Leucotermes*), el tercero las *Serritermes* y el cuarto las *Termes*.

En general, la mandíbula tiene un contorno trapezoide, es fuerte y de consistencia dura. Se articula con el cráneo a través de un *ginglino* ⁽²⁾ mediodorsal y un *cóndilo* ventral (Fig. 7 y 8). Su músculo abductor se une con una concavidad situada justo debajo del cóndilo, mientras que el aductor se inserta en una depresión mayor, situada inmediatamente detrás de la placa molar.

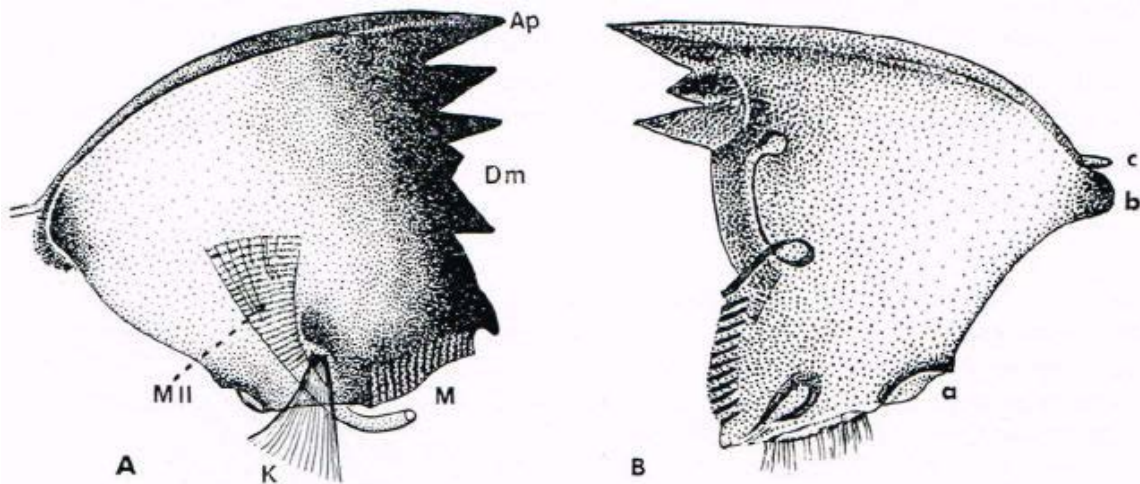
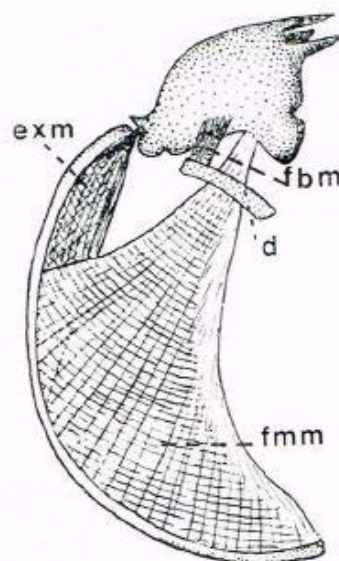


FIG. 7. – Mandíbulas de *Reticulitermes flavipes*, imago. *K*: m. flexor magnus mandibulae; *MII*: m. levator linguae; *c*: inserción de m. extensor mandibulae; *M*: mola; *Dm*: dentículos marginales; *Ap*: dentículo apical; *a*: cóndilo; *b*: ginglino (según S. BASCH).

² Ginglino = articulación en forma de bisagra que permite la flexión sobre un mismo plano.

FIG. 8. – Corte parcial de la cabeza con la mandíbula correspondiente y sus músculos. *fmm*: flexor magnus mandibulae; *exm*: m. extensor mandibulae; *fbm*: m. flexor brevis mandibulae; *d*: apófisis de la lámina basilar que apoya la inserción al m. flexor brevis mandibulae (según S. BASCH, 1865).



En reposo, la mandíbula izquierda pasa debajo de la derecha. Sobre la superficie dorsal de las dos mandíbulas, detrás de las molares, existe una depresión en forma de taza donde aparece una saliente del paladar cípeo cuando la mandíbula regresa a la cavidad bucal (coaptación, Deligne, 1970), (Fig. 9).

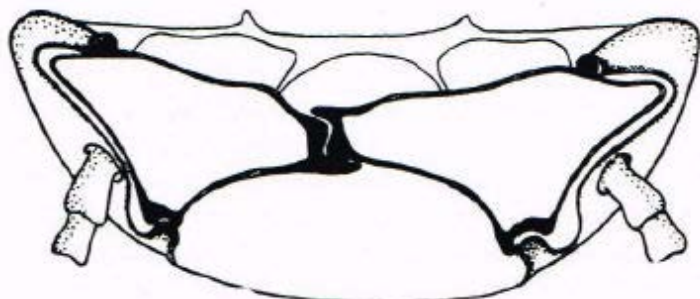


FIG. 9. – Corte transversal de la cabeza de una obrera de *Cubitermes heghi* (humívoras) que muestra la coaptación de las mandíbulas en posición de reposo junto con una apófisis de la pared de la cápsula cefálica, la cual entre dentro de los "cuencos molares") según J. DELIGNE, 170).

El borde interno de la mandíbula comprende dos segmentos. Uno es una línea gruesa, más o menos rectilínea, con una superficie llena de surcos, es el *segmento* (o placa o *mola*) *molar*. El distal (*segmento incisivo*) lleva a los dientes. El segmento incisivo está subdividido en dos regiones: apical y marginal. El apical lleva a los fuertes dentículos apicales. El segmento marginal cuenta con más dentículos (2 a 3), cuyo perfil es generalmente caracterizado por el género (Ahmad. 1950). Los dentículos no tienen la misma forma y no están presentes en las dos mandíbulas en igual cantidad, las cuales en realidad son asimétricas. La estructura de la *mola* (fig. 10) fue sistematizada por Deligne (1970) como se muestra a continuación.

1. En el caso de otras termitas aparte de Termitidae Macrotermitinae, Nasutermitinae, diversas Termitinar (*Cephalotermes*, *Amitermes*, *Microcerotermes*, *Termes*): la

mola lleva proyecciones laminares que “constituyen ralladores alargados, espinosos cada uno con 3 a 15 crestas transversales”. Esta disposición parece cumplirse en todas las termitas no humivoras.

2. En el caso de las Apicotermitinae, la mayoría de Termitinae (*Cubitermes*, etc.) y diversas Nasutitermitinae, las molas están “formadas por un cuenco de fondo liso rodeado lateralmente por un cazo elaborado” (fig. 10 B y C). En algunas especies, el vestigio de crestas molare son visibles. Las termitas que tienen este tipo de mandíbulas se alimentan de humus.

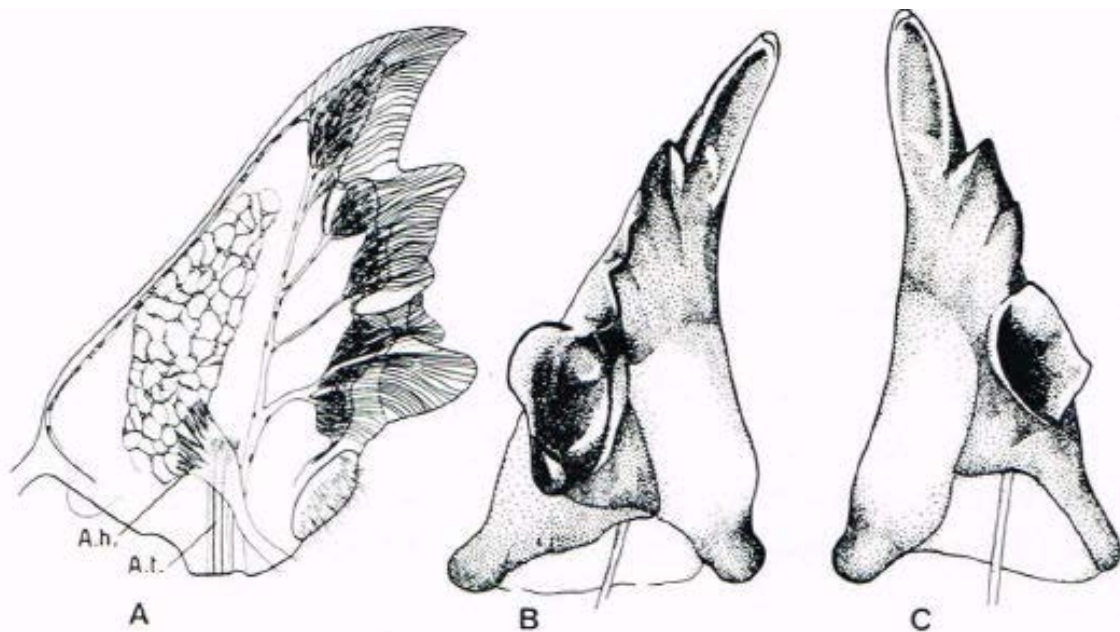


FIG. 10. – *Cubitermes heghi*, obrera. A: mandíbula izquierda, cuenca óptica mostrando las ramificaciones nerviosas que inervan los canalículos sensoriales; A.h.: músculo aductor hipofaríngeo; A.t.: músculo aductor del tentorio. B: mandíbula izquierda vista por su borde interno y mostrando la cuenca molar debajo de los denticulos apicales y marginales. El cazo dorsal se encuentra aquí, a la izquierda de la cuenca molar. C: mandíbula derecha vista por su borde interno. El cazo (ventral) se encuentra aquí, a la izquierda del cuenca molar. Está menos desarrollado que la mandíbula izquierda (según J. DELIGNE, 1970).

Deligne describe el funcionamiento de estas mandíbulas. Al tirar de los músculos aductores, después de la resección de la región occipital de la cápsula cefálica, se constata que durante el acercamiento de las mandíbulas “las láminas molares, más gruesas que los otros denticulos” se encuentran cara a cara sin superponerse enteramente: dorsalmente sólo el cazo de la mandíbula izquierda recubre la región molar derecha, y ventralmente sólo el cazo derecho se desliza sobre la mola izquierda (Fig. 10 A). Así se acercan y las dos molae juntan entre ellas las partículas de humus que introducen a la cavidad prebucal. Pronto, estas partículas deberán quedar atrapadas y luego comprimidas en un espacio cerrado por encima y por debajo de los dos cazos. Frecuentemente encontramos en obreras, tratadas con un líquido fijador, este tipo de bolas alojadas entre las dos molae y apretadas en el relieve. En el estomodeo también encontramos a veces tales masas de humus.

Las mandíbulas están ricamente inervadas (Fig. 10 A). La siguiente tabla, extraída de Deligne (1970), nos da una idea precisa.

Sensilias de la mandíbula izquierda (Cubitermes heghi)

<i>Sensilias</i>	<i>Obrera</i> (N = 10)			<i>Soldado</i> (N = 10)			<i>Sol/obr.</i> × 100 (¹) (p. 100)
	Promedio \bar{m}	Interv. de conf. 95 p. 100 de la \bar{m}	Varia- ción σ^2	Promedio \bar{m}	Interv. de conf. 95 p. 100 de la \bar{m}	Varia- ción σ^2	
Canalículos apicales ex- ternos	14,7	± 0,6	0,678	14,8	± 0,9	1,96	100 N
Canalículos apicales in- ternos	20,5	± 0,7	1,17	3,1	± 0,5	0,544	15 **
Canalículos ventrales anteriores	15,4	± 1,1	2,49	13,4	± 1,7	5,38	87 *
Canalículos ventrales posteriores	8,1	± 0,7	0,989	8,5	± 0,7	0,944	105 N
Canalículos marginales	38,0	± 1,3	3,11	7,3	± 0,9	1,57	19 **
Canalículos molares	234,5	± 5,4	56,3	117,4	± 9,8	190	50 **
Poros I (ventrales)	7,8	± 0,7	0,844	8,9	± 0,8	1,21	114 *
Poros II (ventrales)	4,2	± 0,7	1,07	7,0	± 1,3	3,11	166 **
Poros III (dorsales)	2,5	± 0,4	0,278	2,6	± 0,6	0,711	104 N
Poros IV (dorsales)	6,0	± 0,6	0,667	5,4	± 0,5	0,489	90 N
Poros V (dorsales)	8,3	± 0,8	1,34	14,8	± 1,7	5,73	178 **
Vellos molares	25,2	± 1,7	5,96	24,2	± 2,7	14,0	96 N
Vellos externos	8,4	± 1,3	3,38	25,1	± 1,6	4,99	299 **
"Vellos" basales	Aprox. 10 (²)	± 5?		Aprox. 35	± 5?		32 **

(¹) : De acuerdo con la prueba "t" de la diferencia entre el promedio.

N : La diferencia entre obrero y soldado no es significativa.

* : La diferencia entre obrero y soldado es significativa (seguridad > 95 p. 100).

** : La diferencia entre obrera y soldado es muy significativa (seguridad > 99 p. 100).

(²) : La alta densidad de los vellos no permite hacer un recuento preciso.

(según J. DELIGNE, 1970).

Reciben sus nervios de los ganglios sub-esofágicos. Los poros sensoriales son de 2 tipos: las *sensilas campaniformes* y *canalículos sensoriales*.

La musculatura de las mandíbulas es compleja: las únicas descripciones detalladas que podemos encontrar han sido hechas por Basch (1865) y por N. Holmgren (1909). He aquí lo esencial:

1. *Musculus adductor magnus mandibulae*: Por una parte, se inserta en un amplio intervalo de la superficie interior de la cápsula craneana, ligeramente detrás de la sutura transversal y del ojo compuesto. Por la otra parte, se inserta en el cóndilo mandibular. La masa de estos músculos ocupa la mayor parte de la región posterior de la cápsula craneana.
2. *Musculus adductor brevis mandibulae*: Se inserta, por una parte, en los picos anteriores del tentorio y, por otra parte, en la pared posterior de la mandíbula.
3. *Musculus abductor (magnus) mandibulae*: fuerte músculo que se fija, por una parte, en las superficies internas laterales de la cápsula craneana, delante de los ojos compuestos. Por la otra parte, se fija en un pequeño cóndilo convexo de la mandíbula.
4. *Musculus hypopharyngis mandibulae* (= *musculus abductor brevis mandibulae*): se une al borde interno de la mandíbula y a la hipofaríngea.

La variabilidad de las mandíbulas ha sido estudiada estadísticamente en el caso de las obras y ninfas de *Drepanotermes perniger* (especie australiana) por Campbell y Watson (1975). La observación de los individuos en forma aislada no permite reconocer la casta del sujeto estudiado, sólo la consideración de varios individuos (6) otorga la posibilidad de atribuirle al sujeto una casta determinada.

Las mandíbulas de las obreras difieren ligeramente de un género a otro en función de la naturaleza del régimen alimenticio (Schmidt, 1956). En realidad, estas diferencias son de poca amplitud y desaparecen con el uso. Además, sólo algunos géneros son monófagos, particularmente por los humívoros. Este tipo de termita, comedora de plantas herbáceas (por ejemplo, *Hodotermitidae* y *Amacanthotermes* del Sahara) se muestra perfectamente capaz de roer la madera. El deterioro de la mola es más o menos marcado, pero su desarrollo no depende o no está estrechamente relacionado con la naturaleza del alimento.

Maxilas (Mxl)

Las maxilas (*Mxl*) tienen una constitución muy parecida a aquella de los insectos *Blattodea* y *ortópteros* (Fig. 11 y 12). Su base es alargada y se compone de dos piezas articuladas la una a la otra, el proximal es el *cardo* y el distal *estipe*. Ambas no son una prolongación de la otra, pero entre ellas forman un ángulo obtuso dirigido hacia el interior. El cardo y estipe se adhieren a la cara interna de la región pleural del cráneo, justo detrás de las mandíbulas. Los puntos de articulación del apéndice junto con la cápsula craneana son los siguientes: el cardo se articula por un cóndilo que penetra en el hoyo de la región hipostomal del borde sub-genal de la cápsula craneana. Proximalmente, el cardo está unido a un apodema, cuya extremidad se adhiere ampliamente al estipe. El estipe porta en su extremidad distal dos lóbulos: el externo llamado *gálea* (casco) y el interno llamado *lacinia*. Sobre el costado externo se encuentra el *palpo maxilar* compuesto de 5 segmentos.

La *gálea* es un lóbulo suave, doblemente articulado en forma de cuchara y con pelos cortos en su borde interno. Su concavidad dorsal recibe a la *lacinia* cuando ésta se encuentra en reposo. La *lacinia*, bastante esclerotizada, presenta una parte proximal que es muy amplia sobre el borde interno, sobre el cual se alzan cerdas de longitud variable. La porción proximal continúa por su borde externo en la forma de un diente encorvado hacia el interior, largo y afilado. Otro diente del mismo tipo nace del medio del borde superior y gira hacia el interior.

Los 5 segmentos del palpo tienen longitudes desiguales. Se estudiarán sus sensilias en el capítulo dedicado a los órganos sensoriales. No se ha descrito el segmento palpífero. Los segmentos 3 y 4 forman entre ellos un ángulo casi recto que gira hacia el exterior.

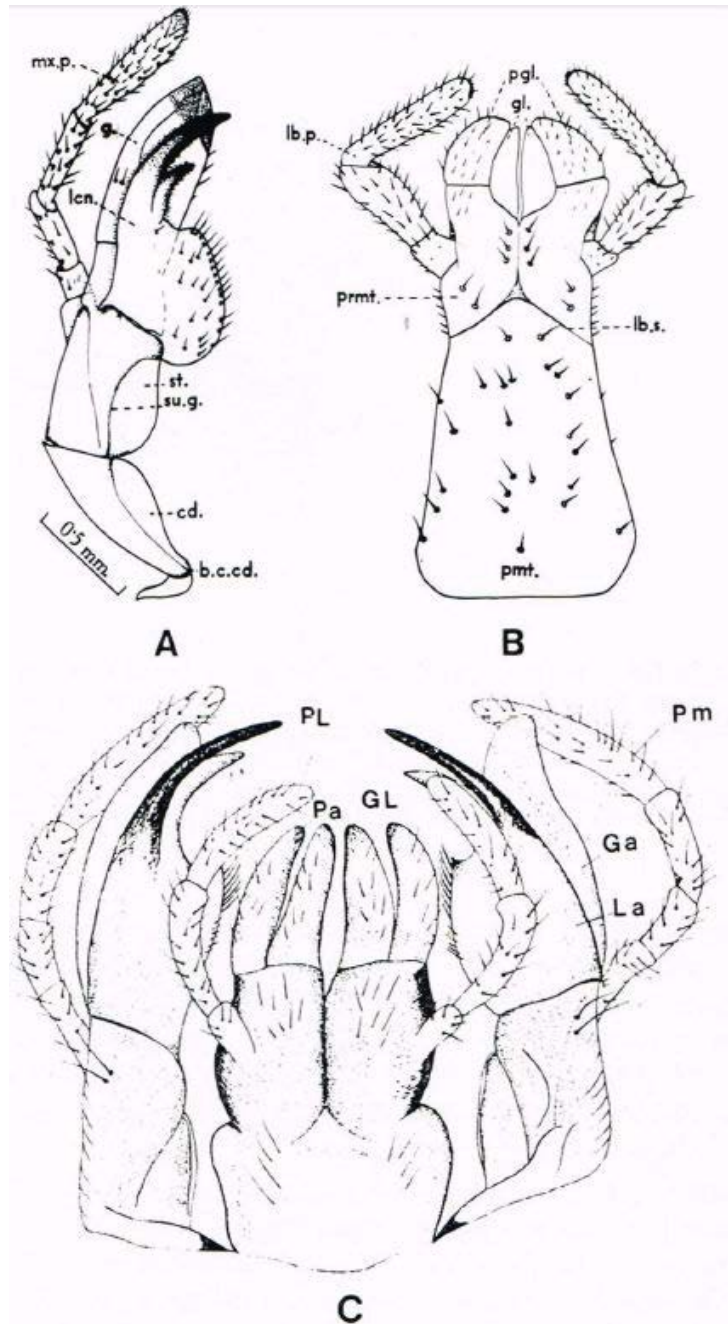


FIG. 11. – *Anacanthotermes macrocephalus*. Hembra alada. *A*: maxilar derecho en vista ventral; *B*: labio en vista ventral. *cd*: cardo; *dr*: estipe; *su.g.*: surco sutural del estipe; *lcn*: lacinia; *g*: gálea; *mx.p.*: palpo maxilar; *b.c.cd.*: cóndilo del cardo; *pmt*: postmentum; *prmt*: prementum; *lb.p*: palpo labial; *lb.s.*: sutura labial; *pgl*: paraglosa; *gl*: glosa (según S. D. GUPTA, 1961). *C*: *Bellicositermes bellicosus*, maxilas y labio vistos desde abajo. *Ga*: gálea; *GL*: glosa; *La*: lacinia; *Pa*: paraglosa; *PL*: palpo labial (letras inferiores); *Pm*: palpo laxilar (según H. SCHMIDT, 1956).

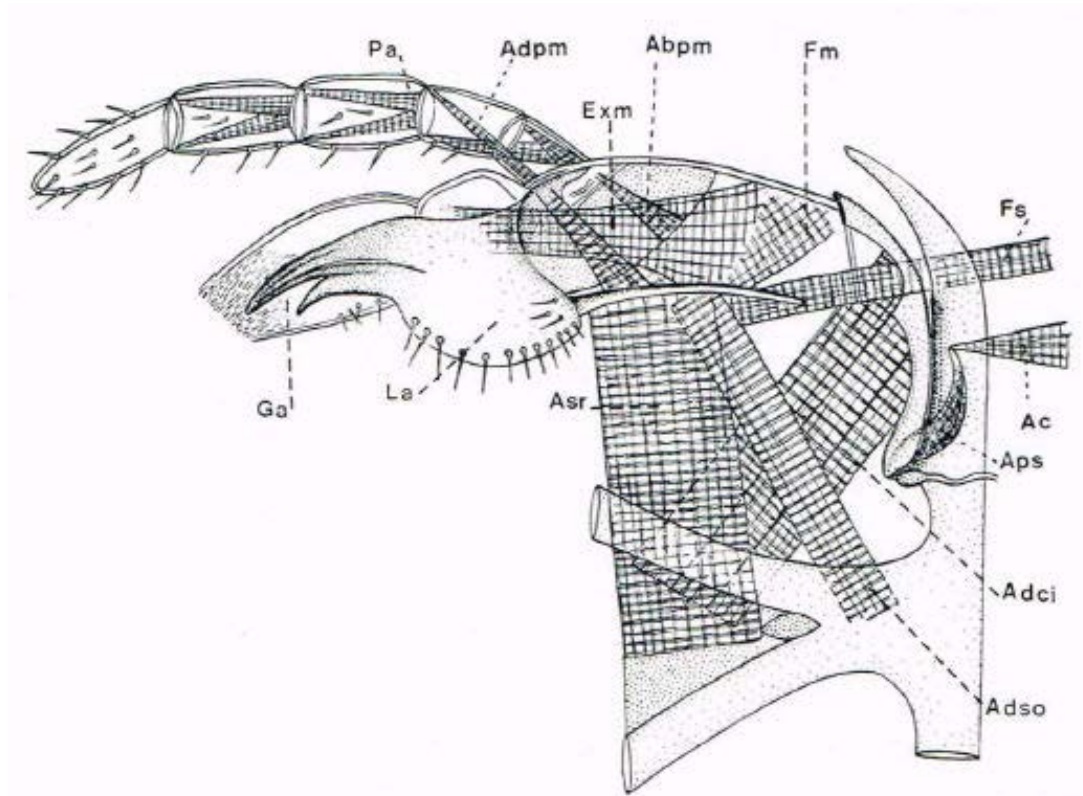


FIG. 12. – Maxila (*Mx1*) con su musculatura y una porción de esqueleto interno. *Pa*: palpo maxilar; *Ga*: gálea; *La*: lacinia; *Ac*: m. abductor cardinis; *Fs*: m. flexor stipitis; *Adci*: m. adductor cardinis internus; *Fm*: m. flexor maxillae; *Exm*: m. extensor maxillae; *Ars*: m. adductor stipitis rectus; *Abpm*: m. abductor palpi maxillaris; *Adpm*: m. adductor palpi maxillaris; *Adso*: adductor stipitis obliquus; *Aps*: apodema con inserción al musculus adductor cardinis. *Reticulitermes flavipes* (según S. BASCH, 1865).

Primer grupo del cardo: *Musculus adductor cardinis*, *M. adductor cardinis externus*, *M. adductor internus*. El m. adductor cardinis es bastante fuerte. Se inserta, por una parte, en el centro del borde superior del gran orificio cervical y, por otra parte, en una gran apófisis del cardo (Fig. 12). Los dos adductores son menos fuertes y están encintados (Fig. 12). Se insertan en la cara interna del cardo y, por otra parte, en los costados internos de la placa triangular tentorial. Se extienden paralelamente el uno del otro.

Segundo grupo: comprende el *adductor stipitis rectus* (Fig. 12), el *adductor stipitis obliquus* (Fig. 12) y el *abductor* (o *flexor*) *stipitis*. El *adductor stipitis rectus* se inserta en la placa triangular del tentorio (Fig. 12) y en la mitad superior interna del estipe. El *adductor stipitis obliquus* se inserta en la *lamina basilaris* del esqueleto craneano y en la superficie interna del estipe, se interseca con el músculo anterior. El *abductor* (Fig. 12) se inserta en el borde del cráneo muy cerca del abductor de la mandíbula y en la parte central del estipe.

El tercer grupo: un tercer grupo de músculos comprende al *Musculus flexor maxillae* (Fig. 12), el cual parte de la base del estipe y se dirige al borde inferior de la lacinia hacia el exterior, el *musculus extensor maxillae* (Fig. 12). Su antagonista se inserta en la cara interior del costado externo del estipe y termina en la base de la lacinia del costado interno.

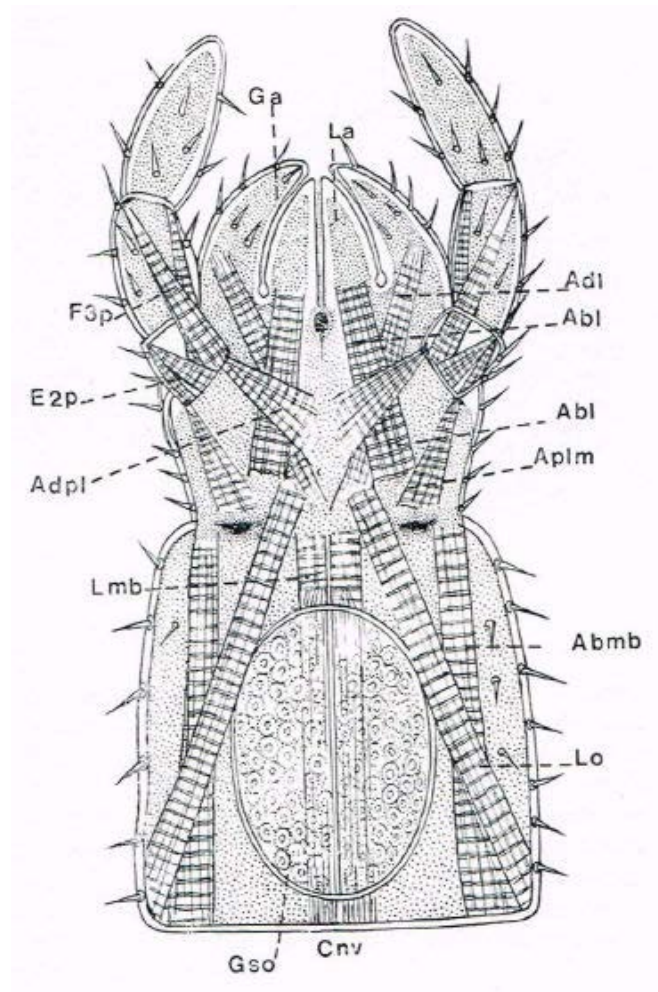
El cuarto grupo: el cuarto grupo de músculos se compone de músculos del palpo maxilar, un par de músculos antagonistas: *m. adductor palpi maxillaris* y *m. abductor palpi maxillaris*. Sus inserciones se ven en la figura 12. Cada segmento del palpo está equipado de 2 músculos, uno extensor y el otro flexor.

Labium o labio inferior (Mx2)

Este órgano resulta es el resultado de la soldadura de la línea mediana y el borde interno de dos maxilas posteriores o Mx2, y la adición de la base del mismo a una gran pieza esclerotizada, el *postmentum*. Este *postmentum* representa, quizás, una parte de la región esternal del segmento labial (tercer segmento postoral), (Fig. 11 B y 13).

La fusión incluye a los cardos y estipes, pero deja libres a la gálea y lacinia, las cuales están menos desarrolladas que en Mx1. A estas les damos el nombre de *glosa* (interior) y *paraglosa* (exterior), aunque ambas son a veces llamadas *lígula*. La glosa permanece suave.

FIG. 13. – *Reticulitermes flavipes*, labio y postmentum. *Abl*: músculo abductor del labio inferior; *Abmb*: abductor de la pars basilaris; *Adl*: aductor del labio inferior; *Adpl*: aductor del palpo; *Aplm*: abductor del palpo; *Cnv*: cadena nerviosa ventral; *E2p*: extensor del 2do segmento palpal; *F3p*: extensor del 3er segmento palpal; *Ga*: gálea; *Gso*: ganglios sub-esofágicos; *La*: lacinia; *Lmb*: elevador de la pars basilaris; *Lo*: “rectificador” del labio inferior (según S. BASCH, 1865).



El *palpo labial*, compuesto de 3 segmentos, es mucho más corto que su homólogo maxilar. Posee numerosos pelos sensoriales y no presenta pieza palpígera.

El *postmentum*, parte no apendicular, es de gran tamaño, articulada por adelante y junto con el prementum unen a los cardos y estipes.

La musculatura del labio es compleja (Fig. 13). Bach (1865) reconoció tres grupos de músculos. El primer grupo comprende al *musculus levator mentis partis basilaris* y el *m. abductor mentis partis basilaris*. Los m. levatores se presentan como pequeñas cintas que, en el centro de la base del postmentum, se encuentran delante de los ganglios sub-esofágicos. Se insertan frente al borde posterior del prementum. Los abductores del mentón ocupan la posición lateral, se extienden a cada costado del postmentum y penetran en el prementum, donde se insertan justo debajo del palpo labial. Basch describe adicionalmente un par de músculos oblicuos que no nombra (*k*, Fig. 14), los cuales se insertan en la cara interna del prementum, en el cuarto posterior. Es bastante probable que tengan un rol de elevador.

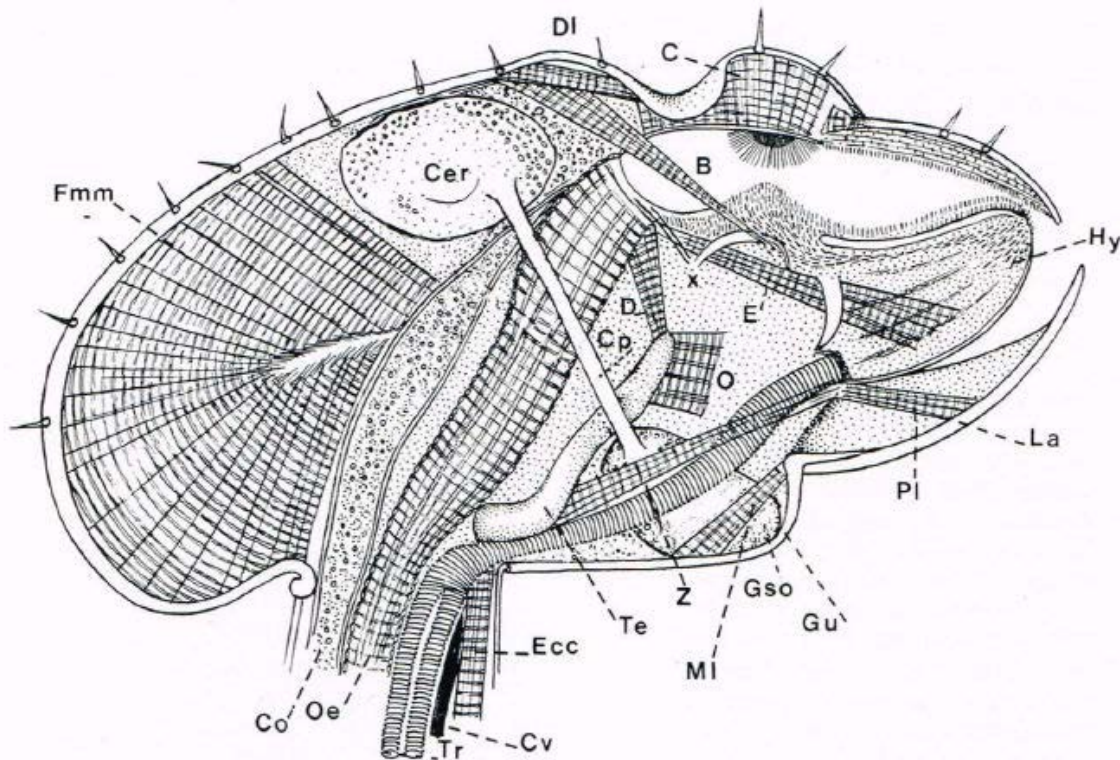


FIG. 14. – Corte sagital de la cabeza de un imago de *Reticulitermes flavipes*. Sin seccionar el esófago, el cerebro y los músculos de la mitad derecha de la cabeza, simplemente como si la cabeza fuera transparente. *B*: musculus retractor linguae anterior; *C*: m. levator faucis; *Cer*: cerebro; *Co*: corazón; *Cv*: cadena nerviosa ventral; *Cp*: collar periesofágico; *D*: m. detrusor faucis; *DI*: m. depressor labii; *E*: m. retractor internus linguae; *Ecc*: extremidad cefálica de un músculo (collaire); *Fmm*: m. flezor magnus mandibulae; *Gso*: ganglios sub-esofágicos; *Hy*: hipofaringe; *Gu*: gula; *La*: labio; *MI*: m. levator menti; *O*: m. retractor linguae; *Oe*: esófago; *Pl*: m. protusor linguae; *Te*: tentorio; *Tr*: tráquea; *x*: punto de inserción del m. levator linguae; *Z*: m. retractor linguae posterior (según S. BASCH, 1865, pero modificado).

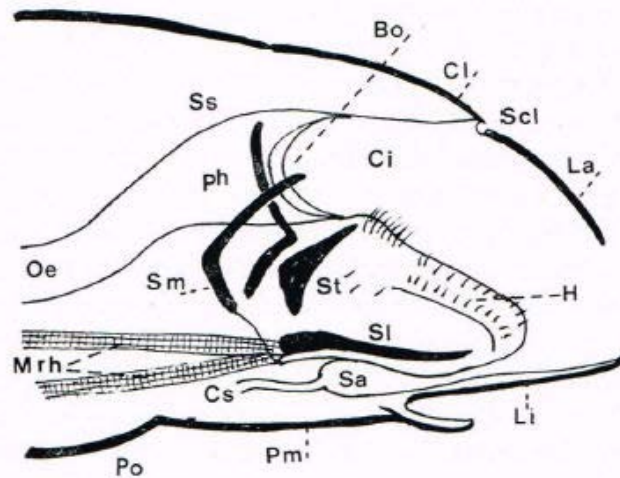
El segundo grupo de músculos de compone de 4 pares: *m. adductor labii*, *m. abductor labii*, *m. adductor palpi labialis* y *m. abductor palpi labialis*. El tercer grupo concierne a los músculos intrínsecos del palpo labial (Fig. 14).

HIPOFARINGE

Es un órgano voluminoso, más o menos cilíndrico-cónico y un poco redondo, el cual ocupa la mayor parte del espacio mal llamado cavidad bucal u oral, ya que se trata de una cavidad prebucal o vestibular. El espacio que lo separa del clípeo labral es el *cibario* (*Ci*, Fig. 15), detrás del cual se abre la verdadera boca que da acceso a la faringe. El espacio que lo separa del labio se llama *salivarium* (*Sa*, Fig. 15 y 16), donde se abre el poro de la saliva en el plano sagital. La hipofaringe reposa sobre el labio y se proyecta hacia delante hasta el nivel de las maxilas.

La anatomía de la hipofaringe en los isópteros concuerda con el pan general que diseñó Snodgrass (1935). Los escleritos parietales, quienes contribuyen a mantener su forma y son lugar de inserción de diversos músculos, constituyen el *suspensor* (*suspensoria futurae*), el cual se compone por ambos lados de un esclerito o barra que se extiende cerca del borde inferior de la hipofaringe y se articula con una pieza oblicua (*HS*). Esta pieza se articular a su vez con una pieza superior aplicada contra la faringe y sobre la cual se insertan los músculos retractores de ángulos de la boca (=entrada de la faringe).

FIG. 15. – Diagrama con vista lateral derecha de la hipofaringe del *Anacanthotermes*. *Bo*: boca verdadera; *Ci*: cibario; *Cl*: clípeo; *Cs*: canal salivare comun; *H*: punto de la hipófisis; *La*: labrum; *Li*: lígula del labio; *Mrh*: músculos retractores del hipofaringe; *Oe*: esófago; *ph*: faringe; *Po*: postmentum; *Sa*: salivarium; *Sl*: esclerito lateral; *Sm*: esclerito mandibular; *Ss*: esclerito estomodeal; *St*: esclerito sea triangular; *Scl*: sutura clípeolabial (según lo dado por GUPTA, pero modificado).



La hipofaringe ocupa la parte ventral de los tres segmentos postorales. Pertenece a la cavidad bucal y no tiene relación con la faringe, la cual junto con el esófago derivan directamente del estomodeo embrionario.

Según N. Holmgren (1909), los tres segmentos postorales están implicados en la génesis de la hipofaringe, con un predominio del segmento labial. En el caso de los isópteros, el órgano sólo comprende la lengua impar de los apterigota. La superlingua ha desaparecido sin dejar vestigios (para saber más sobre la teoría del origen segmentario de la

hipofaringe, consultar a Bitsch, 1973, *Traité de Zoologie* (Tratado de Zoología), tomo VIII, fascículo 1, pág. 53-54).

La hipofaringe ha sido cuidadosamente descrita en el caso de tres especies de termitas: las *Archotermopsis wroughtoni* por Imms (1919), *Anacanthotermes macrocephalus* por Gupta (1950) y *Cubitermes heghi* por Deligne (1970). Los autores están de acuerdo y reconocen que este órgano se presenta de igual forma en los sexuales, obreros y soldados.

La hipofaringe de *Archotermopsis* está parcialmente unida a la cara interna del labio. Su porción libre es un proceso oblongo de un milímetro de largo y 0,35mm de ancho, además está cubierto con abundantes pelos finos en su parte dorsal. La disposición de los escleritos parietales en los *Archotermopsis*, en referencia a la figura (Fig. 16) que ofrece Imms, difiere bastante en el caso de los *Anacanthotermes*. La (barra) es muy anterior, se coadapta a la pieza triangular, cuyo prolongamiento dorsal tiende a alcanzar a su simétrico del otro lado. Las piezas (estomodeal y mandibular según Gupta) se cogen paralelamente la una con respecto a la otra y lo suficientemente lejos de la pieza triangular. Es posible que esta disposición bastante aberrante sea un artefacto de preparación, ya que el órgano, puesto relativamente comprimido entre portaobjetos y cubre objetos, sufre una deformación y los escleritos del suspensor se distancian unos de otros.

En el caso de las *Anacanthotermes macrocephalus*, en posición normal, la hipofaringe deja libre la lígula del labio.

Cada pared lateral de la hipofaringe contiene un esclerito lateral o barra (*sl*, Fig. 15), que está situado debajo del salivarium. Su extremidad posterior ofrece inserción a los músculos retractores de la hipofaringe (*Mrh*, Fig. 15). Hacia su base, el órgano presenta en cada costado un grupo de escleritos que forman el *suspensor de la hipofaringe* (suspensoria) y se compone de un esclerito fuerte, un poco triangular (*St*, Fig. 15) y de dos escleritos en placas estrechas y curvadas en forma de L: el dorsal es el *esclerito estomodeal* (*Ss*) y el ventral el *esclerito mandibular* (*Sm*). Se extiende desde la base de la apófisis aductora de la mandíbula y se fija libremente al esclerito mandibular. La superficie de la hipofaringe es bastante peluda, su quetotaxia y sensilias aún están por estudiarse. La cutícula es muy flexible, de modo que el órgano es fácil de deformar. Se estudian sus funciones principalmente para propósitos de construcción. Holmgren (1909) liga al segmento labial los músculos de la hipofaringe, los cuales se detallan a continuación en parte según Basch (1865): el primero es el *M. adductor menti*, dos bandas de fibras que parten de la *placa basilar* (lamina basilaris) del tentorio y paralelamente la una a la otra se dirigen hacia los costados de la superficie interna del *prementum* (=retractor postmental de la hipofaringe de Bitsch?), el segundo es el *M. retractor labii superior*, el tercero es el *M. retractor hypopharyngis posterior* (= *m. retractor linguae posterior* de Basch) (=retractor craneano de la hipofaringe de Bitsch?). Estos dos músculos parten también de la placa basilar del tentorio. El primero desemboca en la parte posterior de la pared superior del labio y el segundo a la parte posterior de la hipofaringe. El cuarto músculo es el *M. hypopharyngis labio-mandibularis*, el cual, según Holmgren, parte de la cara inferior de la hipofaringe y se pierde en las partes laterales-superiores de la hipofaringe (=adductor mandibular hipofaríngeo de Bitsch?).

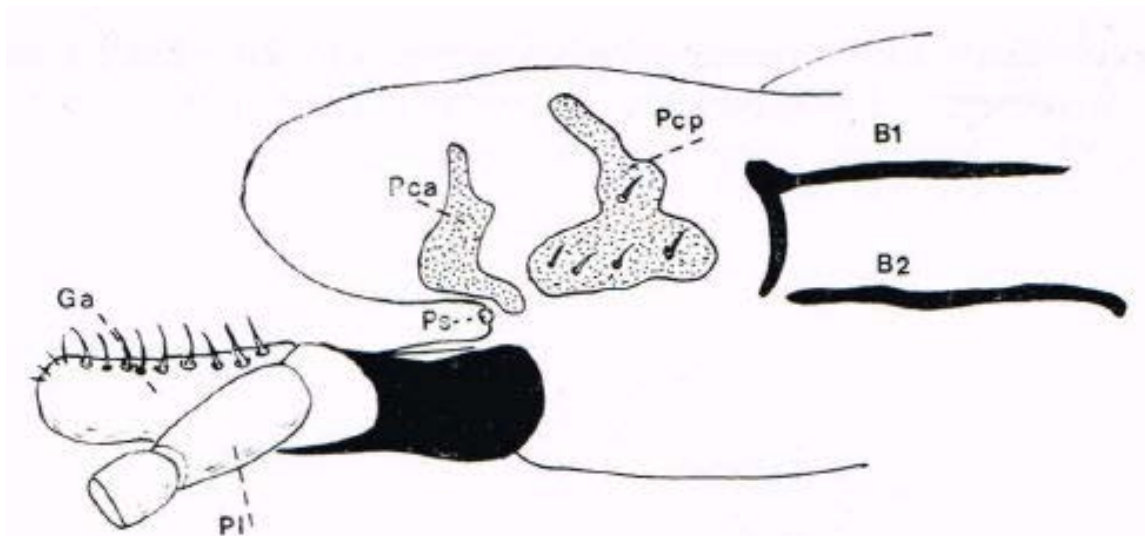


FIG. 16. – Hipofaringe de un soldado de *Archotermopsis wroughtoni* (x 8,5), con vista lateral, un poco dorsal y asociado al labio. B1: barra de refuerzo en ángulo recto; B2: barra de refuerzo rectilínea; Ga: gálea; Pca: placa quitinizada anterior-lateral; Pcp: ídem posterior-lateral; Pl: palpo labial; Ps: poro salival (según IMMS, 1919).

Deligne (1970) ha estudiado minuciosamente la estructura y la musculatura de la hipofaringe de las *Cubitermes heghi*. Él diseñó la tabla de los músculos hipofríngeos con sus designaciones según Basch (1865), Holmgren (1909) y Snodgrass (1935), (pág. 25).

La figura 17 muestra una reconstrucción de la hipofaringe con sus músculos y órganos circundantes.

La cara superior de la hipofaringe está cubierta por espinas cuticulares (no sensoriales) que son capaces de actuar como un cepillo.

Los escleritos de la hipofaringe de *Cubitermes heghi* son similares a los de las *Anacanthotermes*. He aquí su descripción según Deligne (1970):

Sobre las caras laterales tenemos 3 escleritos portadores de sensilias. El anterior (=placa basal de Snodgrass, 1935) y los dos posteriores que contribuyen a formar el suspensor. La larga placa mediana envía una extensión transversal (SD, Fig. 17) que se reúne con su simétrico. Cada placa posterior prosigue hacia atrás por dos piezas alargadas: el esclerito bucal, en el cual se introduce el músculo retractor frontal del ángulo oral (5), y el esclerito mandibular, donde se inserta el músculo aductor hipofaríngeo de las mandíbulas (8).

La cara anterior (zA, Fig. 17) está cubierta con un vellón de finas cerdas cuticulares, no innervadas, delgadas (0,3 μm) y muy largas, alcanzan hasta los 80 μm . forman un denso cepillo, cuyos “pelos” se extienden hacia el frente (25 μm de espesor).

Para comprender el modo de acción de la hipofaringe, hemos hecho “trabajar” a las obreras de *Procupitermes* sobre una placa de vidrio horizontal, colocada por encima de un espejo inclinado a 45°. Gracias a este dispositivo, hemos podido seguir al detalle la acción de la hipofaringe. La obrera aplica el labio contra la placa de vidrio y la gálea de las maxilas se abre, así como también los lóbulos terminales del labio. Entonces vemos sobresalir una vesícula ámbar que se aplica con precisión contra el vidrio, al cual se adhiere

con fuerza. La vesícula de la hipofaringe es flexible y se moldea al relieve del objeto contra el que se aplique y se extiende. La adhesión al objeto debe ser intensa, ya que el insecto hace un esfuerzo para retirar la vesícula. Una vez que terminó el trabajo, por ejemplo el esparcimiento de una bola de tierra, el aparato retoma su lugar dentro de la cavidad bucal. Es así que la hipofaringe se muestra como un órgano exsertil o un órgano eréctil que hincha de sangre al insecto.

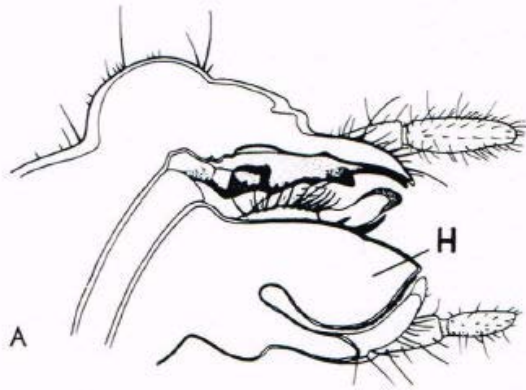


FIG. 17. – *Cubitermes heghi*. Obrera. A: corte sagital de la cabeza mostrando la hipofaringe (H) in situ; B: hipofaringe, faringe y canal salival izquierdo (C.S.); B: boca; S.D: esclerito dorsal; Z.A: cara anterior de la hipofaringe. Para la nomenclatura de los músculos del 0 al 8, véase la tabla (según J. DELIGNE, 1970).

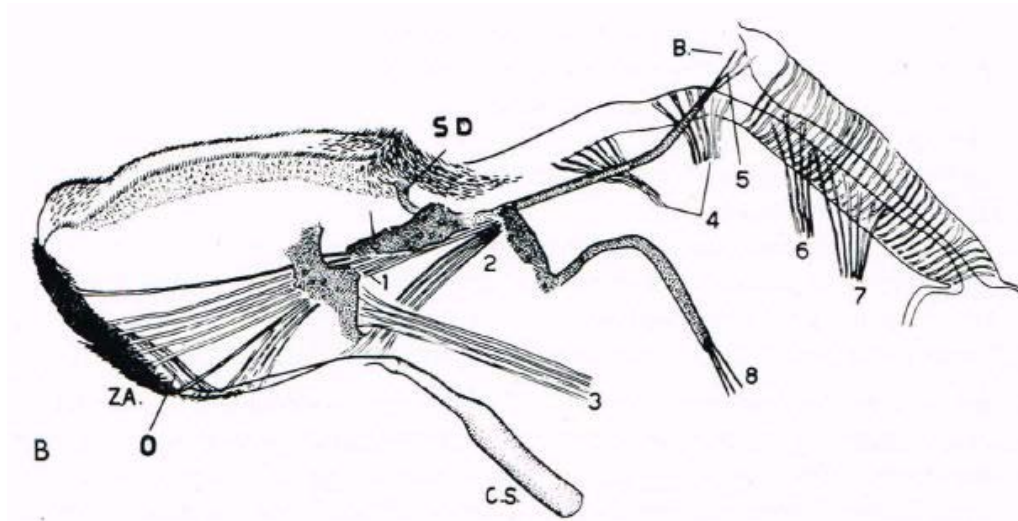
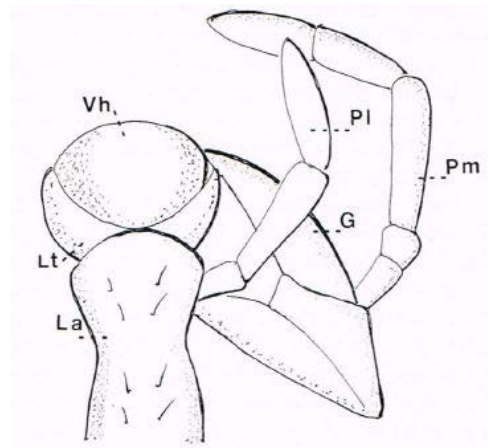


FIG. 17 bis. – Obrera de *Proculitermes*. La hipofaringe aparece como una vesícula que se adhiere contra una placa de vidrio, sobre la cual el insecto junta y esparce bolas de tierra. G: gálea; La: labio; Lt: lobe terminaldu labium; Pl: palpo labial; Pm: palpo maxilar; Vh: vesícula de la hipofaringe (original).



MUSCULATURA DE LA HIPOFARINGE

Nº en la Fig. 17	Nombre adoptado	BASCH	HOLMGREN	SNODGRASS
0	Depresor anterior de la hipofaringe	No descrito	No descrito	No descrito
1	Retractor intrínseco de la hipofaringe	Retractor internus linguae	Hypopharyngis mandibulo-maxillaris	No descrito
2	Dilatador hipofaríngeo del salivarium	No descrito	Hypopharyngis labio-mandibularis	Dorsal salivary muscles
3	Retractor tentorial de la hipofaringe	Retractor linguae posterior	Retractor hypopharyngis posterior	Retractor of hypopharynx
4	Dilatador tentorial del cibario o Dilatador tentorial de la cavidad bucal	Retractor faucis	Retractor tubae buccalis inferior	No descrito
5	Retractor frontal del ángulo oral ⁽²⁾	Retractor linguae anterior	Retractor tubae buccalis ⁽¹⁾ superior (?)	Retractores anguli oris
8	Aductor hipofaríngeo de las mandíbulas	Levator linguae	Hypopharyngis mandibulae	Ventral zygomatic adductor of mandibles

(¹) La inserción de este músculo en el esclerito bucal de la hipofaringe escapó de HOLMGREN.

(²) Descrito de igual manera por VISHNOI (1958) bajo el nombre de "retractor hipofaríngeo".

(según J. DELIGNE, 1970)

Es la única herramienta especializada de los isópteros, los cuales la utilizan para fines variados: lamido interindividual, suavizado de la mampostería, compresión, etc.

TENTORIO

El endoesqueleto de la cápsula cefálica forma una pieza compleja llamada *tentorio*, el cual resulta de la fusión de los apodemas de la región esternal de los segmentos

craneanos. Refuerza la cápsula cefálica, sostiene el cerebro y, en parte, el esófago. Además, ofrece inserción a numerosos músculos. El tentorio nace a partir de dos pares de invaginaciones tegumentarias que se unen en la cavidad cefálica, también llamada craneana. Las invaginaciones anteriores forman los brazos anteriores del tentorio y se colocan sobre las suturas postgenales. Las invaginaciones posteriores que forman los brazos posteriores parten de la región occipital del cráneo. Los brazos se reencuentran en un lugar común: el *punte tentorial*.

El tentorio de los isópteros es similar al de las cucarachas y mantis. A raíz de las investigaciones de N. Holmgren (1909), se reconoce una placa tentorial (=puente tentorial), (o lamina basalis) con un orificio que, hacia adelante, guía hasta un par de “brazos” de una configuración compleja, y que, hacia atrás, lleva a un par de “brazos” largos y planos (Fig. 18 y 19).

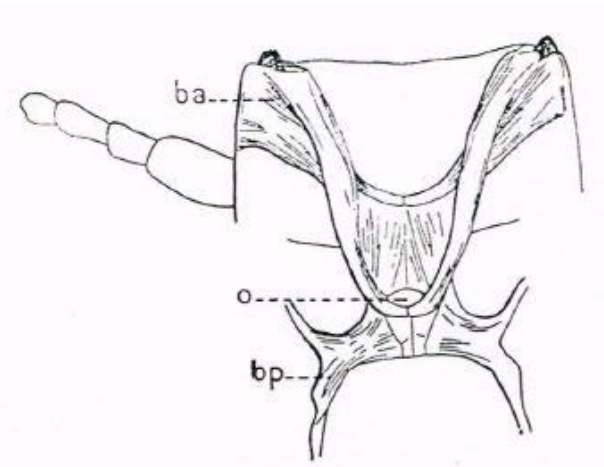
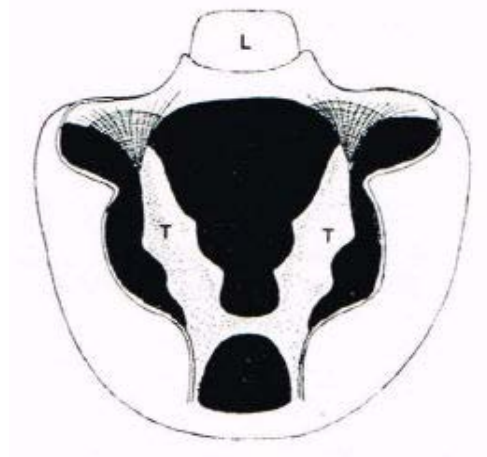


FIG. 18. – Tentorio de un imago de *Nasutitermes*. *ba*: brazos tentoriales anteriores; *bp*: brazos tentoriales posteriores; *o*: placa tentorial con su orificio central (según N. HOLMGREN, 1909).

FIG. 19. – *Bellicositermes bellicosus*, cabeza de la obrera, vista por arriba y abierta para poder observar el tentorio (*T*) junto con sus dos brazos posteriores cortos y delgados; *L*: labrum (según H. SCHMIDT, 1956).



Los músculos que se insertan en el tentorio fueron enumerados por Holmgren de la siguiente manera:

1. *Mus. Tentorio-frontalis lateralis* sobre la parte superior de los brazos tentoriales anteriores. Es bastante débil y se une al músculo dilatador lateral de la faringe.
2. *M. retractores oesophagi* y *m. dilatator pharyngis infeior*.
3. Músculos antenales.

4. *Mus. Dilatatores pharyngis inferiores anteriores* (inserción en el borde anterior de la placa tentorial).
5. *M. dilatatores pharyngis inferiores posteriores* (inserción en el borde posterior de la placa tentorial).
6. Un músculo mandibular (*M. adductor brevis mandibulae*).

El origen del tentorio ha sido interpretado de diversas maneras. Trabajos recientes de embriólogos permiten decir que en el caso de los pterigotas, el tentorio se origina de dos pares de invaginaciones extodérmicas (una anterior y otra posterior) que suelen aparecer cuando los segmentos gnatales comienzan a hundirse hacia la apertura estomodeal. Las invaginaciones del par anterior están siempre situadas ligeramente detrás de las bases de las antenas, pero delante de las mandíbulas. Proporcionan los *brazos anteriores* del tentorio, así como también los brazos dorsales en muchos otros insectos. Aquellas del par posterior se forman detrás de las bases de la mandíbula, o entre esta última y el labio. Proporcionan a los *brazos posteriores* y el cuerpo (o barra transversal) del tentorio (Haget, 1977, pág. 204).

Los brazos anteriores provienen de invaginaciones anteriores, y la placa tentorial y brazos posteriores provienen de invaginaciones posteriores.

No se puede atribuir las invaginaciones a cualquier segmento. La opinión al respecto de Holmgren, la cual consiste en que los apodemas tentoriales existirían de 4 a 5 pares, no ha sido confirmada y parte de su concepto segmentario del tentorio. Según Haget (1977), los bocetos tentoriales posteriores nacerían “en la mitad posterior del segmento maxilar y, por tanto, intrasegmentales”.

Las glándulas y el sistema nerviosos cefálico serán estudiados en los capítulos reservados a estos órganos.

B. — CABEZA DE LA OBRERA (fig. 20)

La cabeza de las obreras tiene menos ojos compuestos y ocelos que la estructura del sexuado imaginal. Aunque en algunos géneros los contornos no sean los mismos, las similitudes superan a las diferencias. Las mandíbulas, las maxilas y la hipofaringe son muy similares a las de los sexuados, al punto que Ahmad (1950) estableció una filogenia de los isópteros utilizando cualquiera de las mandíbulas del imago o de la obrera. Seguiremos hablando de este tema más adelante.

La fontanela es muy pequeña y obsoleta, lo cual es comprensible debido a que la glándula frontal está atrofiada. Las suturas craneales están más marcadas en el imago. Las antenas poseen menos segmentos que las del imago.

La figura 20 muestra, si nos basamos en las interpretaciones de Holmgren (1909), que las áreas cubiertas por los diversos segmentos cefálicos varían del imago a la obrera.

En algunas especies de termitas, las obreras no tienen todas el mismo tamaño, algunas son grandes y otras pequeñas. Se les ha reportado en las Macrotermitinae (*Macrotermes*, *Bellicositermes*, *Odontotermes*, *Allondontermes*...), las Nasutitermitinae (*Trinervitermes*) y las Termitinae (*Eremotermes*).

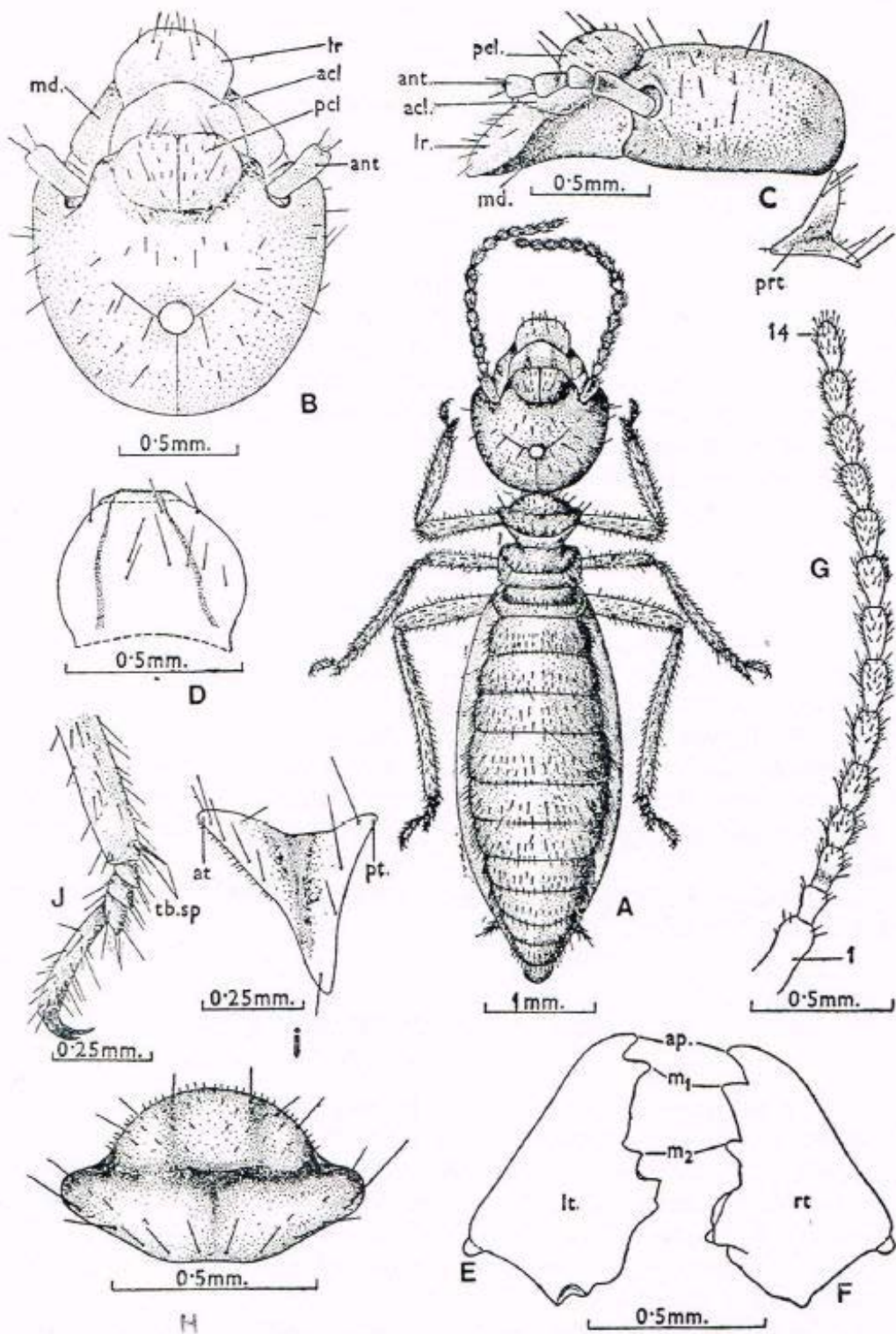


FIG. 20. – La obrera de *Speculitermes cyclops cyclops*. A: vista total y dorsal; B: cabeza con vista dorsal; C: cabeza y pronoto vistos de perfil, costado izquierdo; D: labrum; E: mandíbula izquierda; F: mandíbula derecha; G: antena con vista dorsal; H: pronoto visto por arriba; I: pronoto con vista lateral izquierda (prt); J: extremidad distal de la pata posterior izquierda (según M. L. ROONWAL y P. K. SEN SARMA, 1960). *acl*: anteclípeo; *ant*: antena; *ap*: diente apical de la mandíbula; *at*: adelante del pronoto; *lr*: labrum; *lt*: mandíbula izquierda; *m1*-*m2*: primer y segundo dientes de la mandíbula; *md*: mandíbulas; *pcl*: postclípeo; *pt*: detrás del pronoto; *rt*: mandíbula derecha; *tb.sp*: espinas tibiales.

Las obreras son, sin duda, la más homogénea de las tres castas. Aquellas de los diversos géneros y especies de termitidae son muy similares, su determinación específica en ausencia de los imagos y soldados es difícil, incluso imposible. La denticulación del borde interno de las mandíbulas es una de las pocas estructuras que permiten una *muy relativa* diferenciación de especies.

C. — CABEZA DEL SOLDADO

CARACTERÍSTICAS GENERALES

La casta de los soldados, neutros, genéticamente de constitución masculina o femenina y de un tipo muy particular pertenece a los isópteros. Su origen y su modo de formación son conocidos, aún si no en detalle, pero al menos entre grandes líneas. En el presente capítulo nos limitaremos a describir, reservando para el capítulo relativo al polimorfismo la exposición de nuestros conocimientos sobre su ontogénesis.

La cabeza de los soldados ha experimentado a lo largo de la evolución importantes cambios relacionados a la función defensiva. Todas sus partes han variado y en direcciones diferentes, donde cada una de las cuales corresponde a una línea natural.

Las proporciones de los tres /tagmes/ no son los mismos en el soldado, la obrera y el imago. En general, la cabeza es más voluminosa en el soldado a comparación de las otras dos castas, esto a menudo se debe a las grandes dimensiones de sus mandíbulas que sobresalen hacia adelante (Fig. 21).

Aquí tenemos algunos valores de la longitud de la cabeza (medido desde la punta del labrum) y longitud total del cuerpo. Con el fin de que los valores sean más manejables y positivos, hemos multiplicado por 100 la longitud de la cabeza:

Kaloterme beasoni soldado: 31, imago: 20

Neoterme fletcheri soldado: 38,5, imago: 24

Parrhinoterme khasii soldado: 34, obrera: 22,6

Macroterme estlherae soldado grande: 40, imago: 11 ,5

Eremoterme dehraduni soldado: 30, obrera grande: 26

El tegumento de la cápsula de la cabeza está firmemente esclerotizado y forma una verdadera armadura, lisa y brillante. Está relativamente pigmentada según la especie, se ha observado desde un amarillo oscuro hasta marrón o negro (*Macroterme muelleri*, *M. carboniceps*, muchos *Cryptoterme*, etc.).

Las diversas partes de la cabeza crecen de manera desigual. En particular, las mandíbulas experimentan un gran desarrollo. Sus músculos aumentan en la misma proporción y se alojan en la región posterior del cráneo.

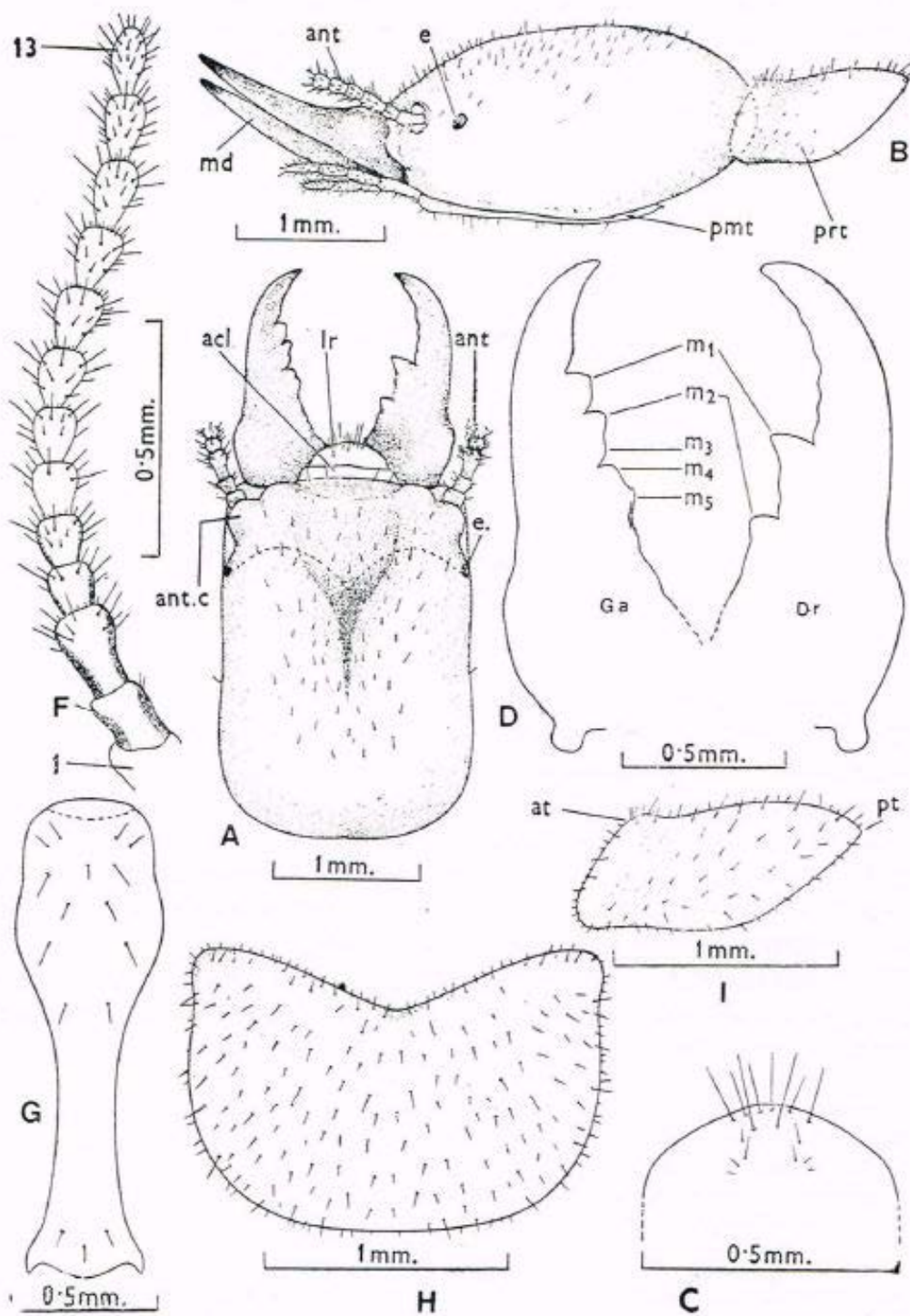


FIG. 21. – Soldado de *Kalotermea pintoii* (Ceylan). A: cabeza con vista dorsal; B: con vista de perfil izquierdo; C: labrum, vista exterior; D: mandíbula izquierda y mandíbula derecha; E: antena izquierda con vista dorsal; F: antena izquierda con vista dorsal; G: gula; H: pronoto con vista dorsal, I: el pronoto con vista lateral izquierda; *acl*: anteclípeo; *ant*: antena; *ant. c*: carina antenal; *at*: delante del pronoto; *e*: ojos; *lr*: labrum; *m1-m5*: dientes mandibulares; *md*: mandíbula; *pmt*: gula o postmentum; *pt*: parte trasera del pronoto; *Ga*: izquierda; *Dr*: derecha (según M. L. ROONWAL y P. K. SEN SARMA, 1960).

OJOS COMPUESTOS

Los ojos compuestos permanecen en un estado relativamente rudimentario en el caso de los soldados de ciertas familias y de ciertos géneros. Observamos esto en: Mastotermitidae, Kalotermitidae, Termopsidae y Hodotermitidae. Se encuentran ausentes en Rhinotermitidae y Termitidae.

Con excepción de Hodotermitidae, los ojos son de un tamaño reducido y a menudo menos vestigial. *Los ocelos no existen en los soldados.*

Los soldados *Mastotermes* tienen ojos vestigiales, pero visibles. Los soldados de *Stolotermes* y *Porotermes* poseen ojos compuestos muy reducidos y relativamente pigmentados. En el caso de los Kalotermitidae, encontramos ojos en diversos estados. En algunas especies, no sufren más que una reducción de tamaño y se componen de omatidias distintas y pigmentadas, como parece ser el caso de *Kalotermes beesoni* (India y Pakistán). En otros casos, no presentan pigmentación, son traslúcidos y sin omatidias reconocibles (*K. flavicollis*, entre otros). En el caso de los *Neotermes*, la condición de los ojos es análoga: en algunos son reconocibles y bastante grandes (*Neotermes megaoculatus*, India), y en otros son vestigiales. En el caso de *Neotermes lagunensis* de las islas Filipinas y *N. microculatus* de la India persiste en la forma de una mancha en la superficie de la cabeza.

Los soldados de *Archotermopsis wroughtoni* (Fig. 1) del Himalaya (un Termopsidae) poseen pequeños ojos compuestos, cuya superficie no está cortada en facetas. Esto parece cumplirse para el resto de Termopsidae (s.l.). En el caso de los Hodotermitidae, los soldados conservan los ojos compuestos, de color negro, contando con aproximadamente 127 omatidias y una medida de 390µm x 310µm. Se sitúan detrás de la base de las antenas. Asimismo, el imago más largo alcanzó el diámetro de 530 µm y 142 fue el número de omatidias.

LABRO

El labro, en una especie u otra (Fig. 22 A) puede ser bastante diferente en forma y tamaño en los imagos. El labrum de los soldados de diversos géneros de Macrotermitinae (*Acanthotermes*, *Pseudacanthotermes*, *Syntermes*, *Bellicositermes*, *Macrotermes*) termina en una *punta hialina* (Grassé, 1949). Según Quennedey (1978), “su estudio ultraestructural de los *Macrotermes* muestra que se trata de células de tipo 1 (glandular), las cuales producen abundante material floculento... el rol de este órgano sigue siendo un enigma”.

ANTENAS

Las antenas de los soldados tienen, por lo general, menos segmentos que las de los imagos y obreras, pero también se puede encontrar la situación contraria en, por ejemplo, los *Anacanthotermes macrocephalus*, ya que el soldado posee de 25 a 31 segmentos antennales. El número más frecuente es de 29 y el imago tiene de 27 a 29 segmentos, siendo más frecuentes 29 en el macho y 28 en la hembra.

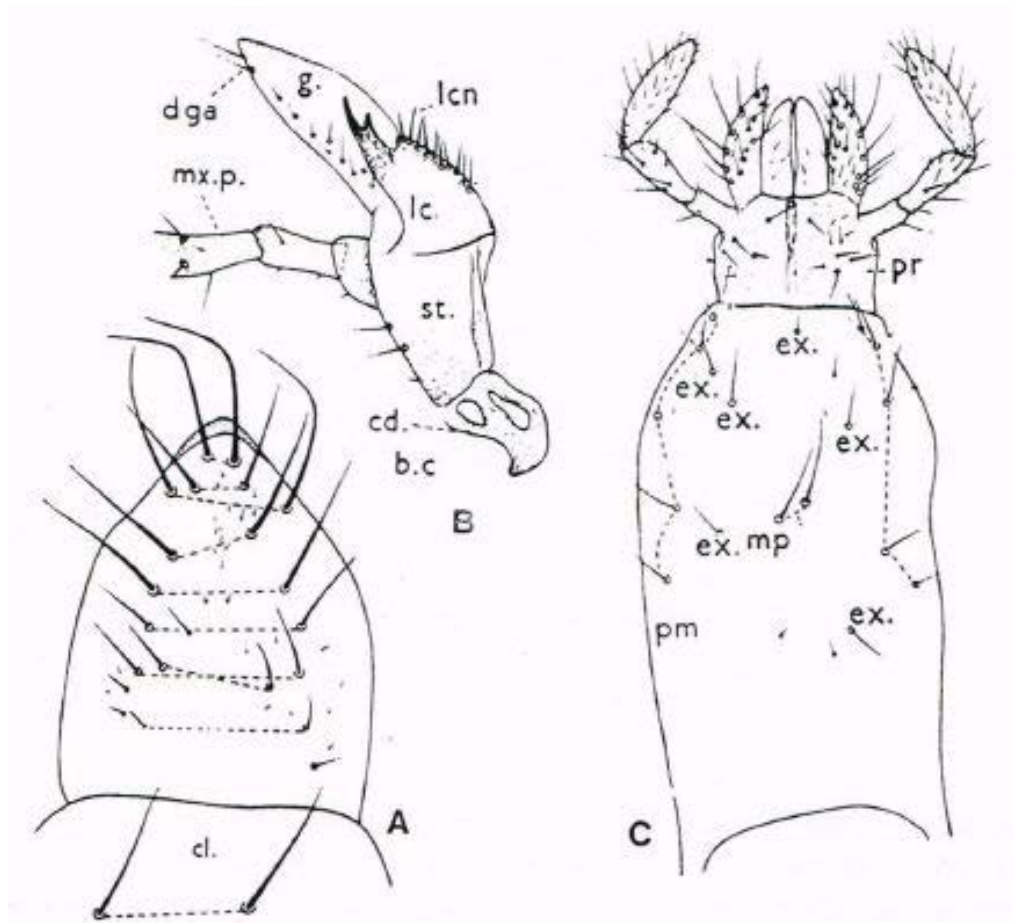


FIG. 22. – Soldado de *Odontotermes horni* (India). A: labrum; B: maxila; C: labio; *cd*: cardo; *cl*: clípeo; *dga*: pelo distal galeal; *b.c.*: cóndilo basal del cardo; *ex*: pelo externo; *lc*: lacinia; *lcn*: pelos lacinio-marginales; *g*: gálea; *mp*: pelo medio-postmentoniero; *mx.p*: palpo maxilar; *pm*: postmentum (=gula); *pr*: prementum; *st*: estipe (según K. S. KUSHWAHA, 1962).

PIEZAS BUCALES

Mandíbulas. – Las mandíbulas tienen un desarrollo y una forma adaptada a un método de defensa. En las termitas lanzadoras de sustancias pegajosas (Nasutitermitinae) o emisoras de líquidos tóxicos o asfixiantes, las mandíbulas experimentan una reducción significativa que las hace rudimentarias y no juega un papel ningún papel especial. Los tipos de mandíbulas son muy variadas, el lector encontrará su descripción en el capítulo concerniente a las categorías de los soldados (Fig. 22 bis).

Las mandíbulas de las termitas mordedoras se presentan en la forma de piezas alargadas con fuertes dientes apicales vueltos hacia el interior, el borde interno porta denticulos en cantidad relativamente elevada. En algunos géneros o especies, ciertos denticulos marginales no son visibles. Las mandíbulas de este tipo se aplanan en sentido anteroposterior.

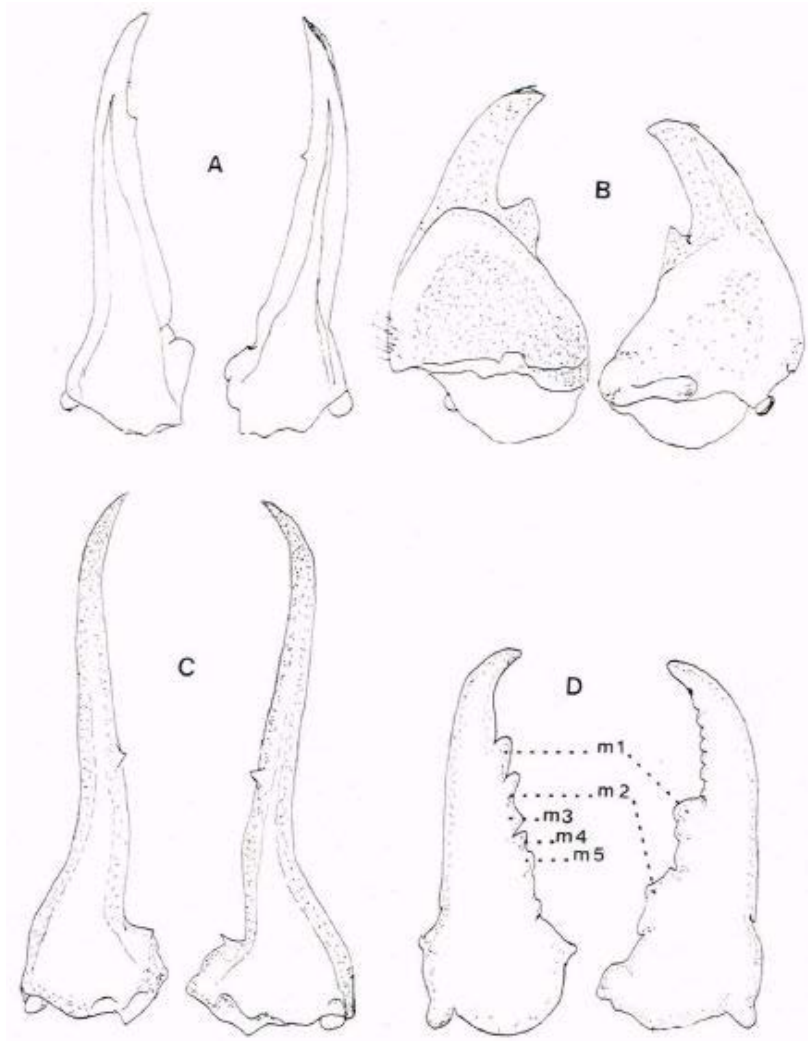


FIG. 22 bis. – Mandíbulas de soldados. A: de *Odontotermes microdentatus*; B: de *Indotermes maymensis*; C: de *Eremotermes neoparadoxalis*; D: de *Neotermes kemneri*. m1 a m5: denticulos mandibulares (según M. L. RONNWALL y P. K. SEN-SARMA, 1960).

La región molar, algo reducida, forma un racimo estriado en todos los géneros donde la obrera está dotada de ello. En las especies donde la mola en las obreras es un cuenco hueco (*Apicotermatinae*, diversos *Nasutitermitinae* y *Termitinae*), significa que es del mismo tipo en los soldados. El equipamiento sensorial está compuesto por las mismas sensilias que se hallan en la mandíbula de la obrera, pero en mayor número, mientras que las canículas sensoriales son, más bien, raras. Las mandíbulas de los saltadores-mordedores tienen la forma de una barra, un poco cilíndrica y muy asimétrica con respecto a la otra. Las mandíbulas de los soldados de *Capritermes* y géneros afines son muy especializadas: torcidas y asimétricas (Fig. 23 bis). Se estudian a detalle en el tomo III, capítulo *Medios de defensa*.

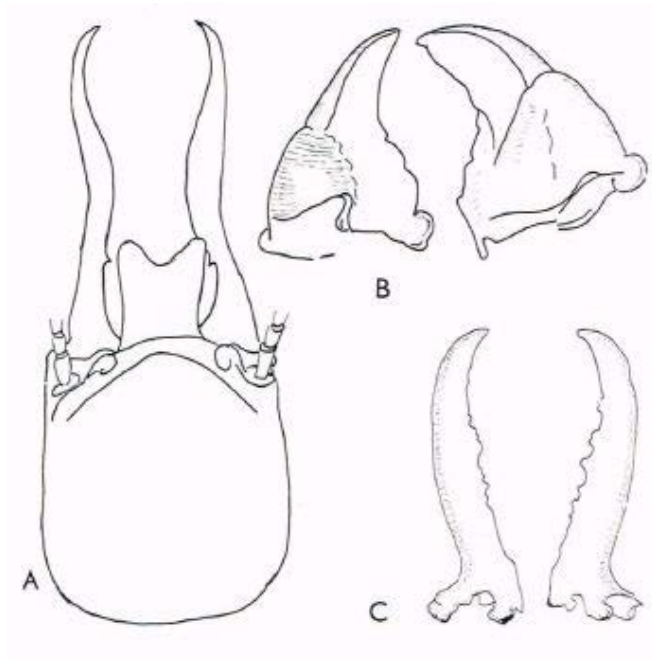


FIG. 22 ter. – Mandíbulas de soldados. A: la forma de barillas arquedas de *Ophiotermes mirandus* (Angola); B: forma de tijeras de *Machadotermes latus* (Angola); C: forma de pinzas de *Microcerotermes fuscotibialis* (Costa de Marfil), (A y B, según H. WEIDNER, 1974).

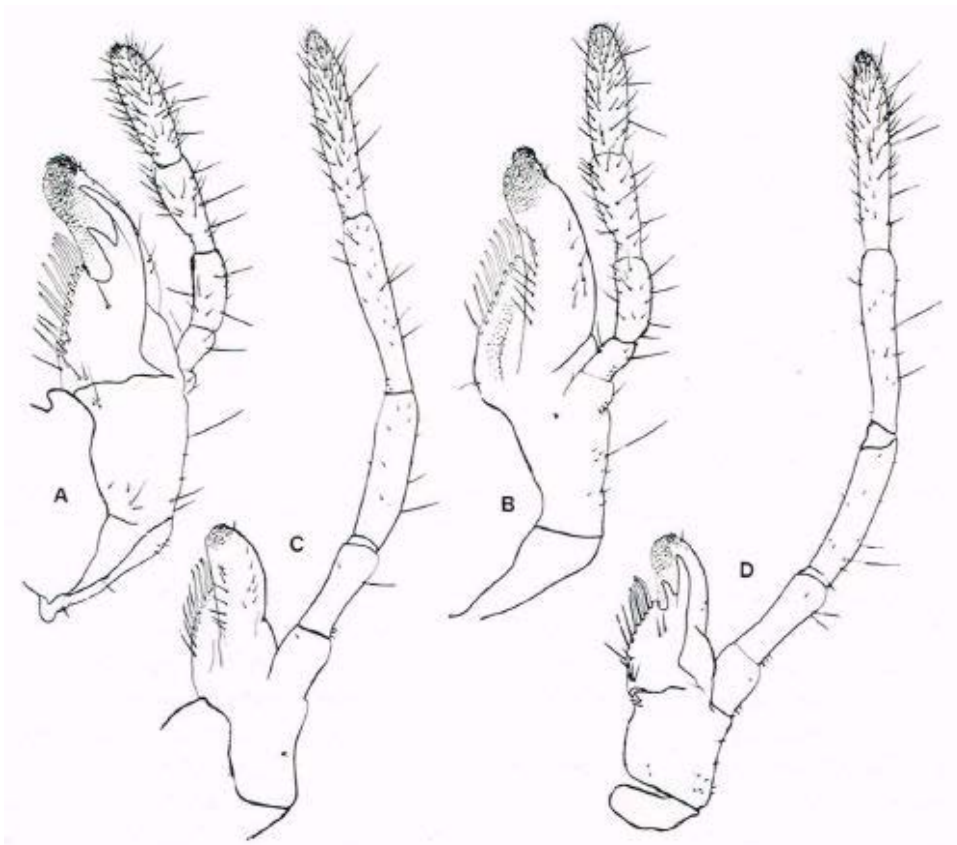


FIG. 23. – *Cubitermes heghi*, maxilas. A: obrera vista ventral; B: obrera, vista dorsal; C: soldado, vista dorsal; D: soldado, vista ventral. En el caso del soldado, el alargamiento del palpo, lacinia y su digitus se reducen, gálea reducida, pelos en menor cantidad y más cortos (según J. DELIGNE, 1970).

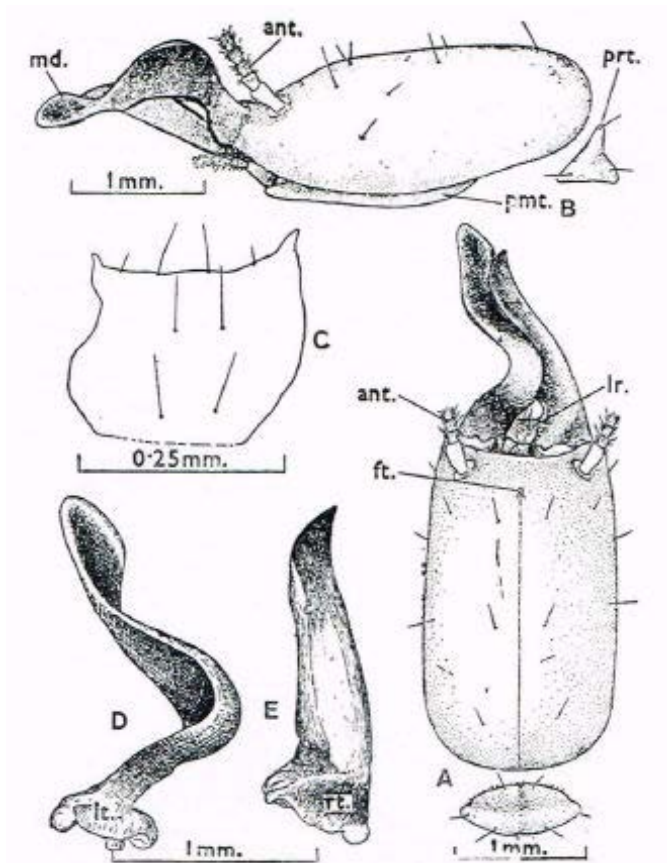


FIG. 23 bis. – *Capritermes dunensis*, soldado. A: cabeza y pronoto visto por encima; B: los mismos, vistos de perfil; C: labrum visto de cara (externa), asimétricos; D: mandíbula izquierda; E: mandíbula derecha; ant: antena; ft: fontanela; lr: labrum; md: mandíbula; pmt: postmentum; prt: pronoto; lt y rt: mandíbulas izquierda y derecha (según M. L. ROONWAL y P. K. SEN-SARMA, 1960).

Maxilas. – Las maxilas de los soldados están hechas como la de las obreras. Sin embargo, sus palpos se alargan bastante, mientras que la gálea, lacinia y protopodito experimentan una significativa reducción (Fig. 22 B y 23). Los pelos o cerdas sensoriales son mucho más cortos y menos numerosos. Deligne remarcó que la extensión de los palpos maxilar va a la par con el de las mandíbulas.

Labium. – El labium o labio inferior ha sufrido en un parte proximal cambios significativos. Su cuerpo se compone de un *prementum* y un *postmentum* (Fig. 22 C). Éste último es una placa larga, plana o ligeramente curvada que se introduce entre las regiones postgenales del cráneo y se le da el nombre de *gulamentum* o, para abreviar, *gula*. Las suturas que lo separan del cráneo en realidad son las *fosas tentoriales posteriores*, bastante alargadas en el sentido de la longitud. Estas dan paso a los brazos tentoriales posteriores, los cuales forman en unidad una larga placa (Fig. 22 A y B). La gula de algunos coleópteros se asemeja a las de los isópteros. Las fosas tentoriales posteriores también están muy estirados. Se trata de una convergencia de formas sin ningún valor filogenético.

La parte distal del labio es más corta que en el caso de la obrera. Sin embargo, sus palpos se extienden considerablemente.

HIPOFARINGE

Conocemos la hipofaringe del soldado por los trabajos de Imms (1919) y de Deligne (1970). Aunque este órgano tenga muchas similitudes con el de la obrera, difiere en varios puntos. Su tamaño es menor (Fig. 24). Su vellosidad marca una gran reducción, la región anterior se acorta y su “pincel” se forma de pelos muy cortos (3 m) y delgados. La hipofaringe ocupa una posición oblicua, por lo que no se proyecta hacia adelante y no corre el riesgo de quedar atrapada entre las bases de la mandíbula.

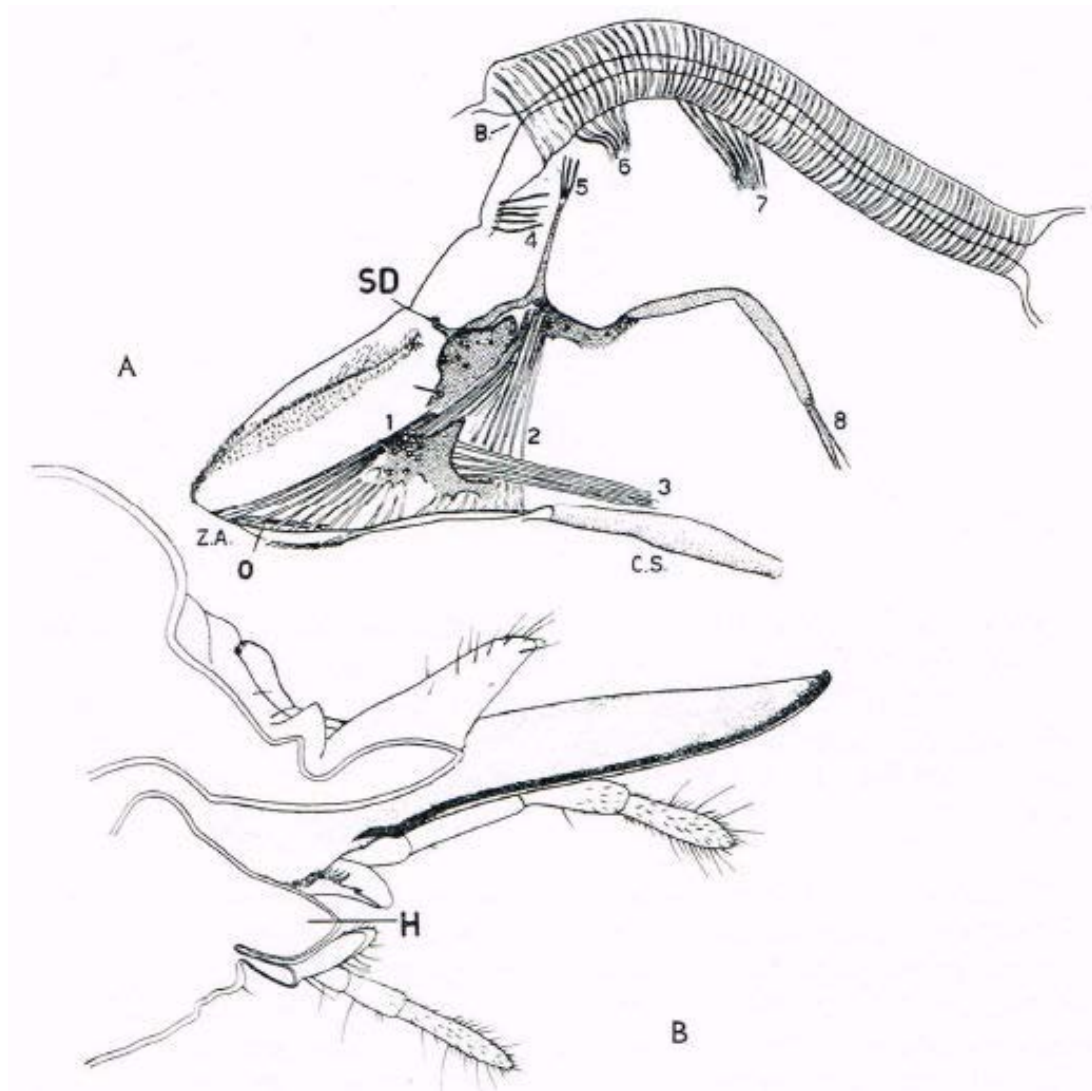


FIG. 24. – *Cubitermes heghi*, soldado. A: corte sagital de la región anterior de la cabeza; B: corte sagital de la hipofaringe (H). Músculos: O: depresor anterior de la hipofaringe; 1: retractor intrínseco de la hipofaringe; 2: dilatador hipofaríngeo del salivarium; 3: retractor tentorial de la hipofaringe; 4: dilatador tentorial del cibario y de la cavidad bucal; 5: retractor del ángulo bucal; 6: dilatador tentorial de la faringe; 7: dilatador tentorial de la faringe posterior; 8: aductor hipofaríngeo de la mandíbula. B: boca; S.D: esclerito dorsal; Z.A: cara anterior de la hipofaringe; C.S: conducto salival (según J. DELIGNE, 1970).

CAPÍTULO II

EL CUELLO, EL TÓRAX Y LOS APÉNDICES LOCOMOTORES

I. – EL CUELLO

El cuello es la región que une la cabeza al tórax y los comunica. En el caso de los isópteros, está relativamente oculto dorsalmente por una prolongación del pronoto. Asimismo, está limitado por una membrana flexible que permite que la cabeza ejecute movimientos en diversas direcciones. Dentro de la membrana se incluye a diversos escleritos o piezas duras.

A cada lado del cuello se observan dos *escleritos cervicales laterales* (Fig. 25) que son muy similares a aquellos de las cucarachas. Justo detrás de la cabeza y, dorsalmente en relación al esclerito lateral superior, se encuentra el *esclerito cervical dorsal* (Fig. 26 y 27), cuyo tamaño varía según el género que se considere.

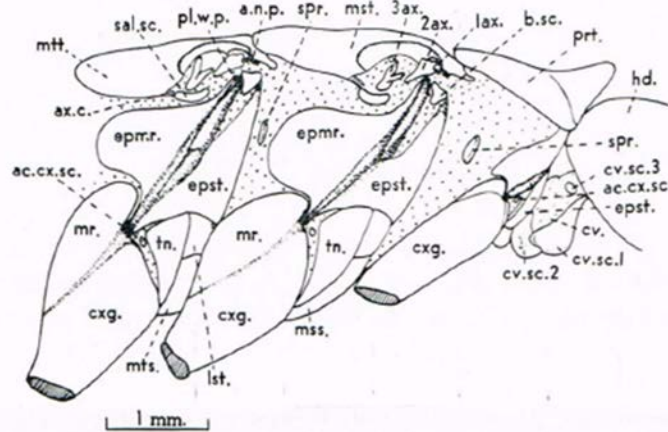


FIG. 25. – *Anaconthotermes macrocephalus*, alado hembra. Cuello y tórax vistos desde el costado derecho. ax.c: cuerda axilar del metanoto; mtt: metanoto; sal.sc: escleritos subalares; pl.w.p: proceso alar-pleural; a.n.p: proceso notal anterior del mesonoto y metanoto; spr: estigma; mst: mesonoto; 1, 2 y 3 ax: 1°, 2° y 3° escleritos axilares; b.sc: sutura basicostal de la coxa; prt: pronoto; hd: cabeza; cv.sc.3: 3° esclerito cervical o dorsal; ac.cx.sc: esclerito coxal accesorio; epst: episterno; cv: cuello; cv.sc. 1 y 3: 1° y 3° escleritos cervicales; cxg: coxa; epmr: epímero; mr: meron; tn: trocantín; mss: mesosterno; mts: metasterno (según S. D. GUPTA, 1959).

Los escleritos laterales ocupan una posición inferior-lateral, ubicados uno detrás del otro (*Sc1* y *Sc2*, Fig. 27) y parecen articularse el uno con el otro. El anterior se extiende hacia el posterior, se encoge hacia adelante, se articula con un proceso lateral de la gula (=postmentum) y también con el costado del foramen occipital (*fragma post-occipital*). Esta articulación permite movimientos dirigidos en sentido vertical y horizontal, pero no facilita los movimientos de rotación de la cabeza alrededor del eje del cuerpo, los cuales se producen debido a que los observamos. El esclerito cervical lateral-posterior posee una superficie con salientes longitudinales. Está en relación con el *episterno (anapleura)* del protórax. No sabemos si existe un dispositivo articular entre los dos. Los dos escleritos lateral-posteriores se envían el uno al otro una extensión y se unen en la línea media ventral. Los movimientos que la cabeza ejecuta alrededor del eje del cuello tienen poco alcance: los movimientos de adelante hacia atrás y viceversa, que son más bien balanceos en el caso de que la cabeza esté en una posición prognata, y los movimientos de rotación alrededor del eje (máximo 20°).

En el caso de *Archotermopsis wroughthoni*, Imms (1919) señaló dos escleritos dorsales-cervicales muy pequeños. Según nuestro conocimiento, no se le ha descrito en otras especies. Incluso dentro de los mismos *Archotermopsis*, Imms describe un pequeño esclerito cervical-ventral, que también se encuentra en algunas otras termitas (Fig. 27).

II. – EL TÓRAX

TÓRAX DEL IMAGO

Protórax (Fig. 25, 28, 29)

La región dorsal incluye un esclerito, el pronoto o tergito protorácico, más o menos plano o ensillado y cuyos bordes laterales se pliegan hacia abajo, soldándose con los pleuritos. El borde anterior, también hacia abajo, se suelda con la membrana collar. Según Füller (1924), la región anterior del pronoto sería el homólogo del scutum del mesotórax y el metatórax, y la región posterior tendría como homólogo al scutellum. Los anatomistas opinan que son 4 escleritos fusionados: el *acrotergito* y el *protergito*, los cuales pertenecen al pre-segmento, el *mesotergito* y el *metatergito* pertenecen al post-segmento. Según las familias, varía la importancia relativa de las partes. Muy a menudo no se observan bien sus límites y el interés por su estudio es muy escaso, para lo cual tendríamos que embarcarnos en imprudentes extrapolaciones filogenéticas.

En las pleuras membranosas están incluidos varios escleritos. El *anepisterno*, segmento muy anterior y estrecho que se apoya contra el pronoto y flanquea el orificio que comunica el cuello con el protórax. Sobre su borde posterior, el *anepisterno* se une al *epimeron* (Fig. 29).

FIG. 26. – Cuello de *Anacanthotermes macrocephalus*, cuello de soldado, vista lateral derecha. *Sc1*: esclerito cervical anterior; *Sc2*: esclerito cervical posterior; *Sc3*: esclerito cervical dorsal; *Tr*: trocántin de la pata anterior; *Eps*: espisterno; *Pr*: pronoto; *Sca*: esclerito coxal accesorio; *Cx*: coxa; *T*: borde de la cabeza (según S. D. GUPTA, 1960).

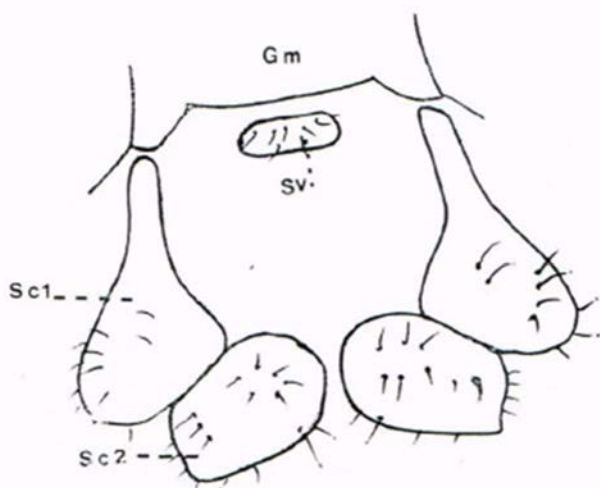
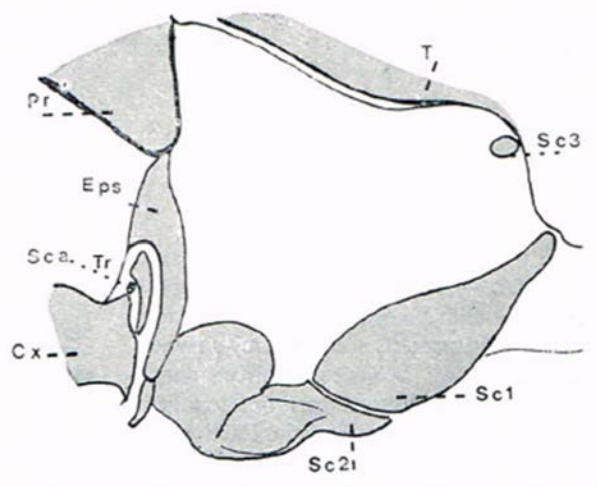
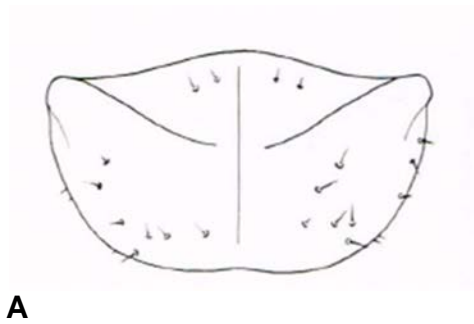


FIG. 27. – Escleritos cervicales de un soldado de *Archotermopsis wroughtoni*. *Gm*: gulamentum; *Sc1*: esclerito cervical anterior; *Sc2*: esclerito cervical posterior; *Sv*: esclerito cervical ventral (copiado de A. D. IMMS, 1919).

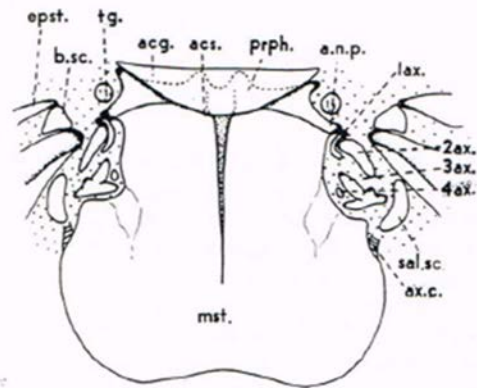
Hacia abajo, a media altura, el anepisterno entra en contacto con un pequeño esclerito arqueado provisto de un prolongamiento curvo, como la esquina de una ranura (*Epi*, Fig. 30). El *merum* está presente, pero se fusiona con el borde posterior-dorsal de la coxa. El *trocántin*, reducido y modificado considerablemente, persiste en forma de un pequeño esclerito con forma de bastoncillo que toca apenas el espisterno (= *catepisterno*). Se observan otros pequeños escleritos entre el espisterno y la coxa (*escleritos accesorios coxales*). El anepisterno extiende hacia el interior un brazo ancho y largo (Fig. 29), (*endopleura*).

Mesotórax (Fig. 30)

Sobre el mesonoto, la antecosta delimita al acotergito que no conserva sus partes laterales. La antecosta es un pliegue tegumentario que, interiormente, sobresale en placa formando el primer fragma.

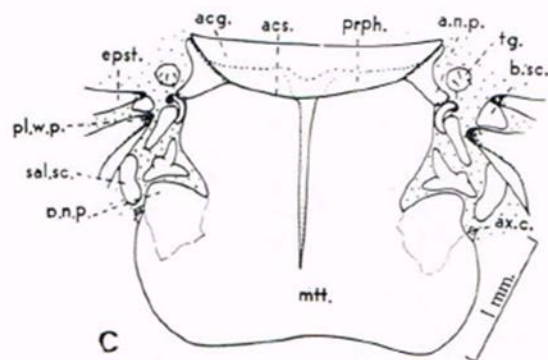


A



B

FIG. 28. — *Anaconthotermes macrocephalus*, alado hembra. A: pronoto; B: mesonoto; C: metanoto, vista dorsal. Se muestran los escleritos alares. *Epst*: episterno; *tg*: tégula; *b.sc*: esclerito subalar de la articulación del ala; *acg*: acotergito; *prph*: prefragma; *a.n.p*: proceso notal anterior del mesonoto y metanoto; *lax* al *4ax*: 1° al 4° escleritos axilares de la articulación del ala; *sal.sc*: esclerito subalar; *ax.c*: cuerda axilar del mesonoto y del metanoto; *p.n.p*: proceso nasal posterior; *pl.w.p*: proceso pleural del ala; *acs*: sutura antecostal; *mst*: mesonoto; *mtt*: metanoto (según S. D. GUPTA, 1961).



C

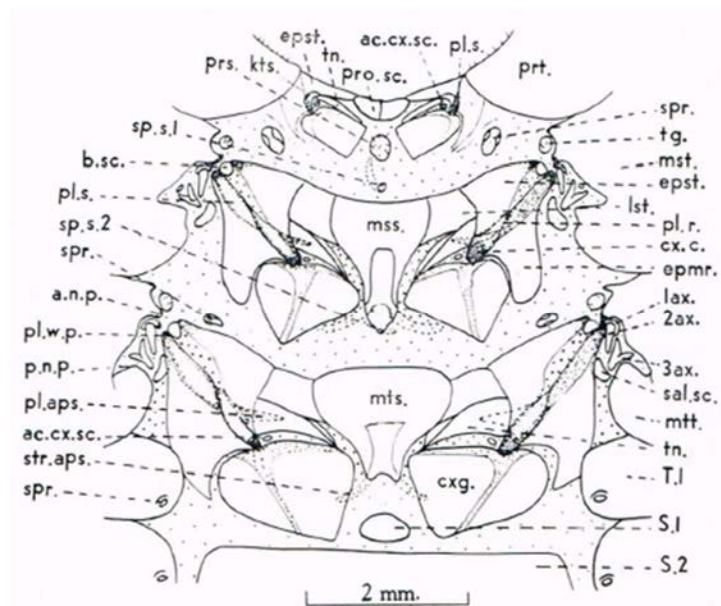


FIG. 29. — *Anaconthotermes macrocephalus*, alado hembra, faz ventral del tórax con una parte de las paredes laterales. *Ac.cx.sc*: esclerito coxal accesorio; *pl.s*: sutura pleural; *prt*: pronoto; *tg*: tégula; *mst*: mesonoto; *epst*: episterno; *lst*: latero-esternito; *pl.r*: cresta pleural; *cx.c*: cóndilo coxal; *epmr*: epimeron; *lax*, *2ax*, *3ax*: 1°, 2° y 3° escleritos axilares de la articulación del ala; *sal.sc*: esclerito subalar; *mtt*: metanoto; *S.1*, *S.2*: 1° y 2° esternitos abdominales; *tn*: trocantín; *T.1*: primer tergito abdominal; *cxg*: coxa; *pro.sc*: prosclerito; *mss*: mesosterno; *mts*: metasterno; *spr*: estigma; *str.aps*: apófisis esternal; *pl.aps*: apófisis pleural; *p.n.p*: proceso alar

notal posterior; *pl.w.p*: proceso alar pleural; *a.n.p*: proceso notal anterior del mesonoto y del metanoto; *sp.s 1* y *2*: 1° y 2° espinasterno; *b.sc*: esclerito basal de la articulación del ala; *prs*: prosterno; *kts*: katepisterno (según S. D. GUPTA, 1961).

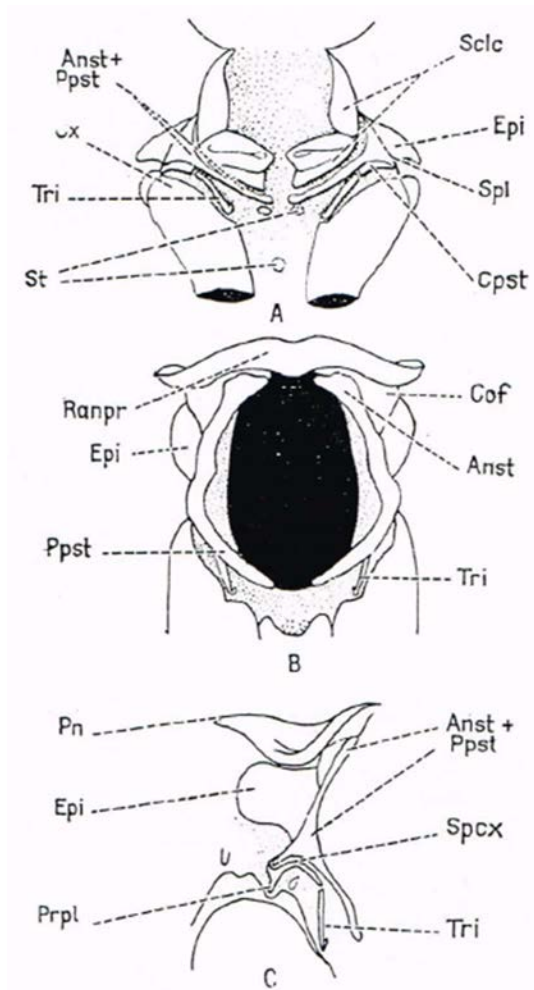


FIG. 30. – Estructuras torácicas de una termita típica. A: vista ventral del protórax y de la región collar; B: conexión entre propleura y el pronoto; C: vista lateral de la propleura; *Anst*: anepisterno; *Anst + Ppst*: anepisterno + pre-espisterno; *Cof*: contrafuerte; *Cpst*: catepisterno; *Cx*: coxa; *Epi*: epimero; *Pn*: pronoto; *Ppst*: pre-espisterno; *Prpl*: proceso pleural; *Ranpr*: pliegue anterior del pronoto; *Sclc*: esclerito lateral-cervical; *Spcx*: sutura paracoxal; *Spl*: sutura pleural; *St*: esternito; *Tri*: trocantín (según FÜLLER).

Metatórax

El *mesonoto* y el *metanoto* son muy similares. Ambos son planos y los morfólogos reconocen ahí dos segmentos fusionados: por adelante se tiene el *scutum* y por la parte de atrás al *scutellum*. Sobre el mesonoto, el antecosta es una depresión que da, por duplicatura de los tegumentos, un apodema de lámina transversal: el *prefragma* o 1° fragma. Del acrotergito, limitado por la antecosta hacia atrás, no subsisten más que las regiones laterales, junto con el *brazo prealar* (Fig. 30 y 32).

Según Matsuda (1979), entre la antecosta y la sutura transversal prescutoscotal, yace un precutum estrecho. La sutura escutal lateral-anterior (Fig. 30 B), la cual continúa por los costados de la sutura precedente, limita el *proceso alar tergal*.

Los *pleuritos del mesotórax* y del *metatórax* tienen relativamente la misma estructura (Fig. 30). El episterno y epimerito están separados por un curso rectilíneo, es decir, la sutura pleural, la cual continúa hasta la coxa. Hacia adelante y hacia arriba, el epimerito y el espisterno se prolongan en un brazo llamado *proceso alar pleural*. El espisterno se extiende junto con éste por otro brazo paralelo y entre los dos aparece un pequeño esclerito: el *esclerito basalar* (2° parapteron de Füller).

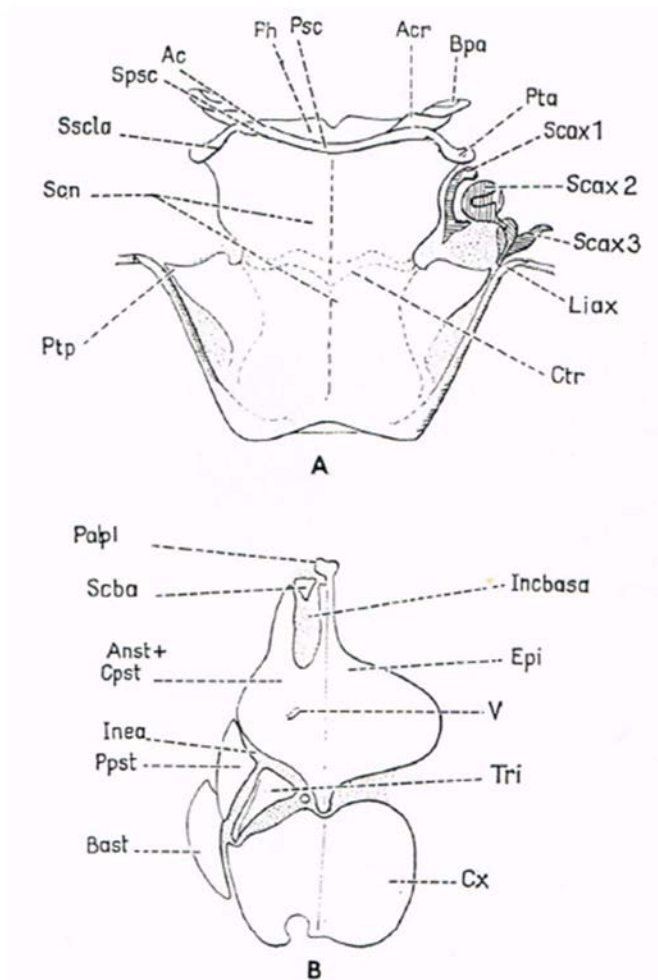


FIG. 31. – Mesotórax de una termita típica. A: vista dorsal del mesonoto; B: vista lateral de la mesopleura; Ac: antecosta; Acr: acrotergito; Anst + Cpst: anepisterno + catepisterno (=episternito); Bast: basisternito; Bpa: brazo prealar; Ctr: cresta transversa; Cx: coxa; Epi: epimero; Inebasa: incisura basalar; Inea: incisura anapleural; Liax: ligamento axilar; Papl: proceso alar pleural; Ph: fragma; Ppst: pre episternito; Psc: prescutum; Pta: proceso tergal anterior; Ptp: proceso tergal posterior; Scax1, Scax2 y Scax3: 1°, 2° y 3° esclerito axilar; Scba: esclerito basalar; Scn: scutum; Spsc: sutura prescutoscotal; Sscla: sutura escotal lateral-anterior; Tri: trocantín; V: depresión episternal entre el anepisterno y catepisterno (según FÜLLER, 1924).

FIG. 32. – Cara lateral izquierda del protórax y del mesotórax del imago de *Zootermopsis angusticollis*. C1 y C2: 1° y 2° coxas; Ceps: catepisterno; Ep: epimero; Eps: episternito; Ls: esternito lateral del mesotórax; Mes: mesonoto; M1 y M2: merum de las coxas 1 y 2; Pro: pronoto; Pp: post paráptero; S: esternón; St: estigma; Tr1 y Tr2: 1° y 2° trocantinos; X2: esclerito coxal accesorio (según E. C. SUMNER, 1933).

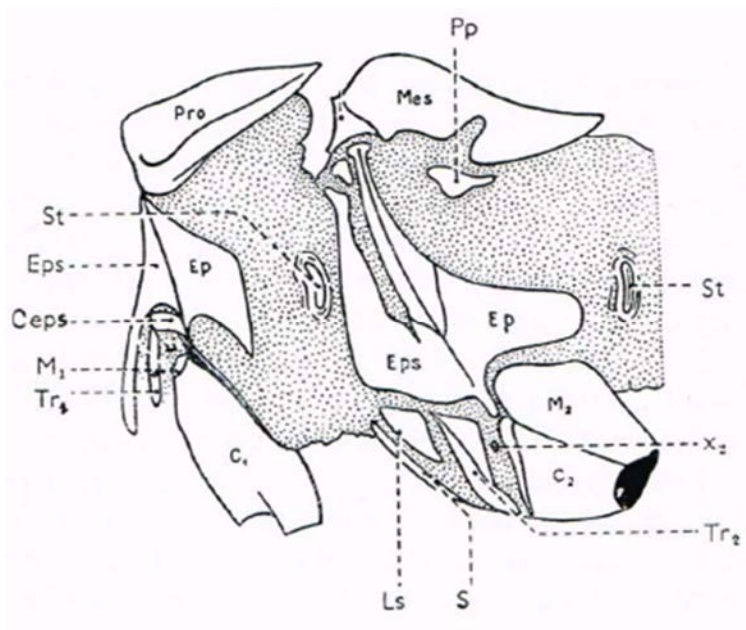
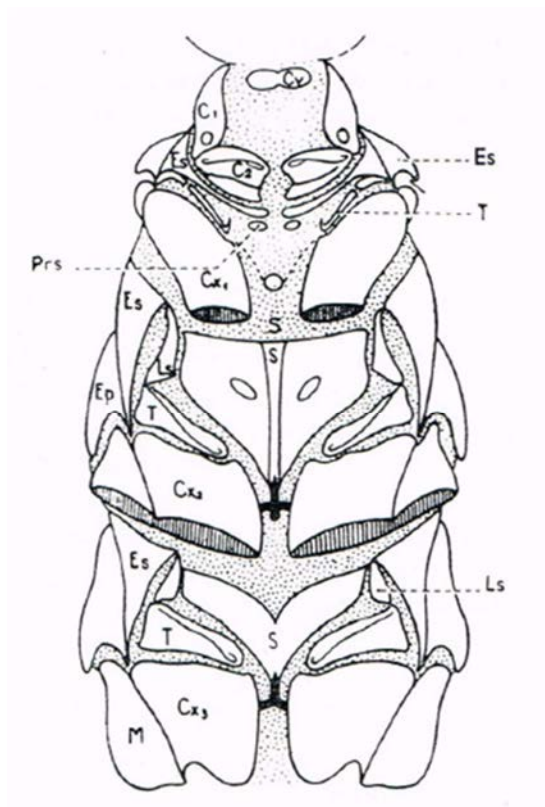


FIG. 33. – Lado ventral de una termita alada típica. *C1* y *C2*: escleritos laterales-cervicales anteriores y posterior; *Cv*: esclerito cervical ventral (inconstante); *Cx1-Cx3*: coxales; *Ep*: epimero; *Eps* y *Es*: episterno; *Ls*: esternón lateal; *M*: merum; *Prs*: escleritos prosternales de los Hodotermitidae; *S*: esternitos de los 3 segmentos torácicos; *T*: trocantín (según Cl. FÜLLER, 1924, ligeramente modificado).



Por detrás, el episterno y el epimerito forman juntos el *cóndilo coxal*, el cual se articula con la coxa, marcada por un cuenco en su nivel. Hacia la cara ventral, se observa que entre la coxa y el episternito se encuentran el *trocantín* (*Tri*, Fig. 31) y el *pre episterno* (= esternito lateral de Füller).

Los esternones del mesotórax y el metatórax están muy cambiados. Parecen hechos a partir de dos escleritos: el anterior, el *basisternito*, y el otro posterior, el *sternellum* o *furcasternum*.

En el mesotórax, el basisternito toma la forma de un pentágono vuelto hacia atrás (*S*, Fig. 33).

Füller lo considera el resultado de la fusión de 3 piezas. El sternellum es reducido y presenta, debido a una torcedura interna, un apodema complejo e forma de Y llamado *furca*. El pliegue que lo genera, al igual que en los insectos superiores, parece ser medio-longitudinal.



FIG. 34. – Apodemas del mesotórax y el metatórax. *fu2* y *fu3*: furcas del mesotórax y el metatórax (según W. AHRENS, 1930).

En el metatórax, el basiesternito toma la forma en la cumbre de una V dirigida hacia atrás. El furcasternum está mucho más reducido que aquel del segmento anterior y también lleva a una furca (Fig. 34).

Miembros torácicos

Las patas ambulatorias de los isópteros son muy comunes en cuanto a su estructura. No muestran algún signo de adaptación al trabajo de la excavación como lo realizan los soldados en la mayoría de especies.

Los tres pares de patas no son idénticos (Fig. 35). En general, las caderas (*coxa*s) del segundo y tercer par son bastante gruesas, cortas y anchas, mientras que las del primer par son más cilíndricas. Sobre aquellas del segundo y tercer par observamos una sutura que los subdivide en dos partes relativamente iguales, el merón (posterior) y la *coxa propiamente dicha* (anterior). Esta sutura extiende la *sutura pleural*. Esta disposición es muy usual en las *Anacanthotermes* (*bcs*, Fig. 35).

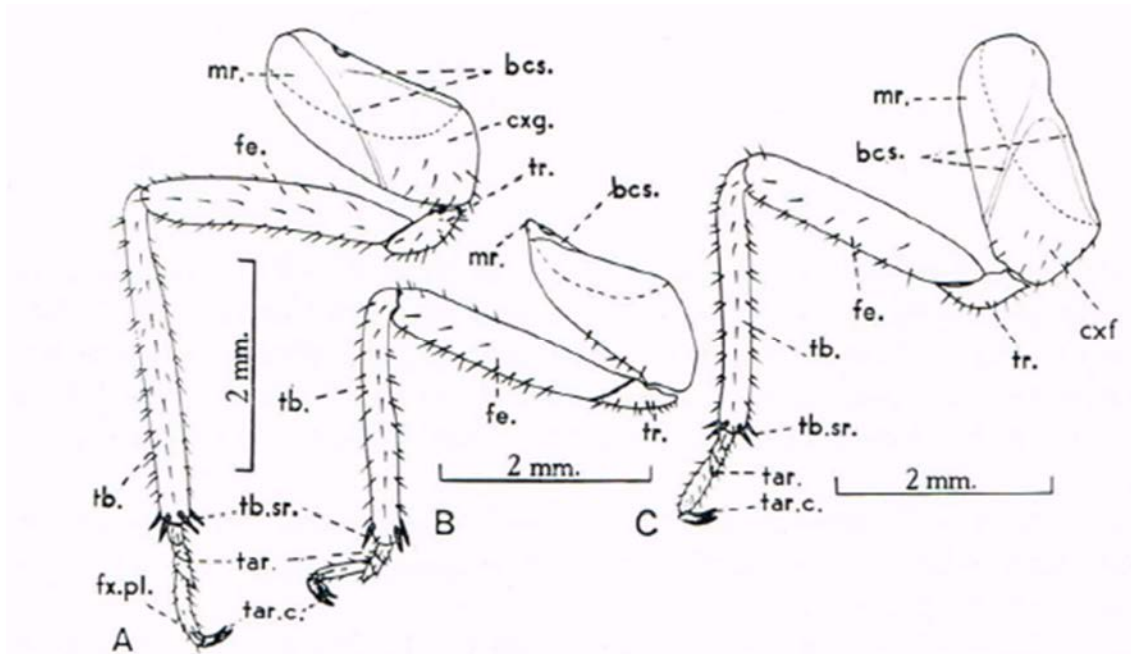


FIG. 35. – Las patas del imago de *Anacanthotermes macrocephalus*. A: pata anterior; B: pata media; C: pata posterior. *bcs*: sutura basicostal de la coxa; *cxg*: coxa propiamente dicha; *mr*: merón; *tr*: trocánter; *fe*: fémur; *tb*: tibia; *tb.sr*: espinas tibiales; *tar*: tarso; *tar.c*: garra tarsal; *fx.pl*: placa flexora entre las garras y el último segmento tarsal (según S. A. GUPTA, 1961).

Esta sutura se produce gracias a un pliegue que va hacia el interior del tegumento (apodema). Se ubica en la coxa anterior, pero se encuentra cerca del extremo. Los oros artículos trocánter, fémur y tibia no presentan nada particular. Aquí la quetotaxia se muestra variable y mencionamos sus particularidades en la parte *Sistemática* del presente libro. Lo mismo sucede con las grandes espinas o *espolones* de las tibias (Fig. 36, 37 y 38).

FIG. 36. - Patas. *a*: media de *Postelectrotermes* (= *Calotermes*) *praecox* (Isla de Madeira); *b*: anterior de *Cancaritermes imminens* (Colombia). Dos termitas con poderosos espolones (en negro), llevados por la extremidad distal de la tibia (según K. KRISHNA, 1961).

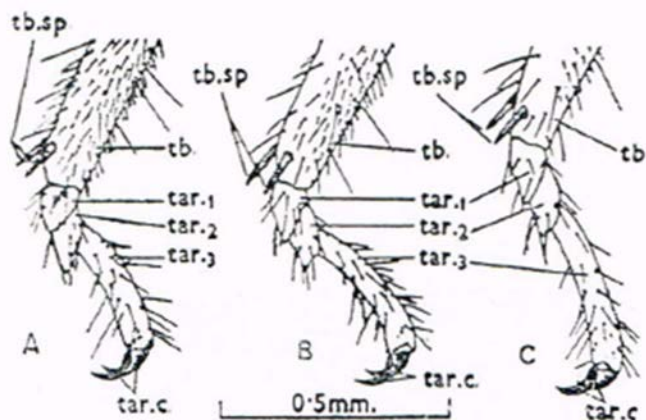
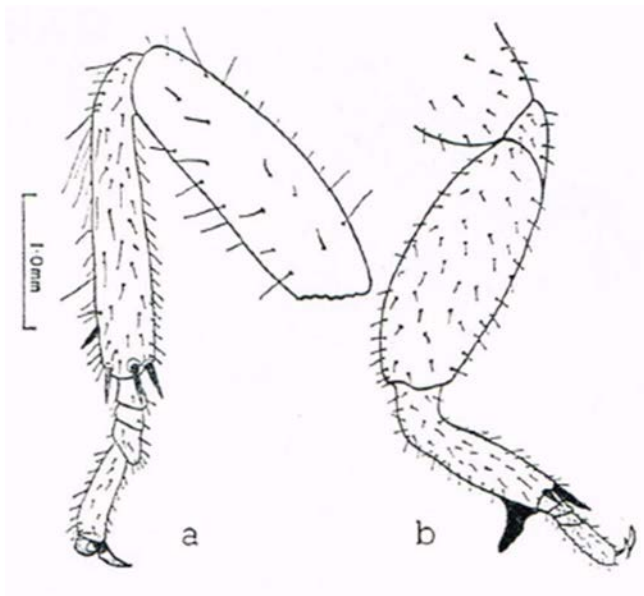
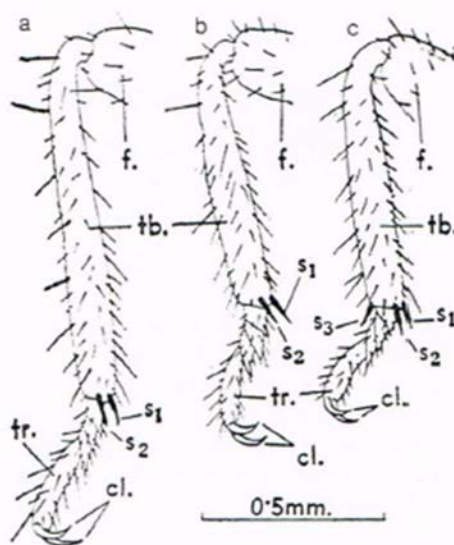


FIG. 37. - *Indotermes maymensis*, soldado, patas anteriores, media y posterior de un soldado. *tb*: tibia; *tb.sp*: espinas (o espolones) tibiales; *tar1* y *tar3*: los tres segmentos tarsales; *tar2*: garras tarsales (según M. L. ROONWAL y P. K. SEN-SARMA, 1960).

FIG. 38. - *Coptotermes heimi* (wasmann), tibias y tarsos del soldado. *a*: anteriores, *b*: medias, *c*: posteriores; *f*: fémur; *tb*: tibia; *s1* y *s2*: espinas tibiales; *tr*: tarso; *cl*: garras tarsales (según M. L. ROONWAL y O. B. CHHOTANI, 1960).



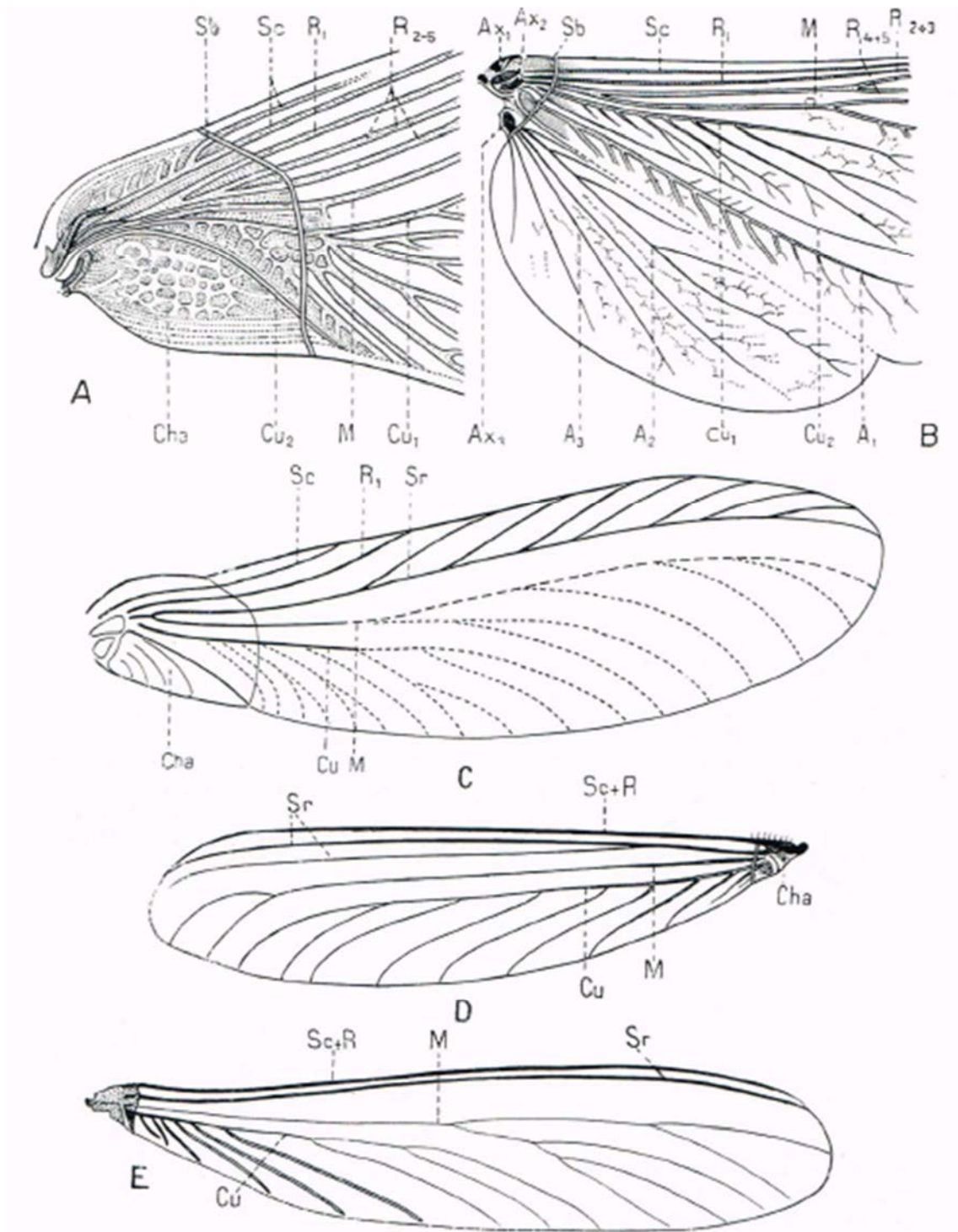


FIG. 39. – Alas de los isópteros. *A*: base del ala anterior de *Mastotermes darwiniensis*; *B*: base del ala posterior de la misma especie; *C*: *Kalotermes*, esquemática; *D*: *Reticulitermes lucifugus*; *E*: *Microtermes problematicus*. *Sc*: nervadura subcostal; *R*: *R1* a *R5* y *Sr*: sector radial; *M*: medial; *Cu*, *Cu1*, *Cu2*: cubital; *A1* y *A2*: anal; *Sb*: sutura basalar; *Cha*: campo anal; *Ax1* y *Ax2*: segmentos axilares; en *B*: la línea punteada entre *A1* y *A2* corresponde al pliegue que separa el lóbulo anal del resto del ala; en reposo, el lóbulo se pliega bajo el ala. (*A* y *B* según TILLYARD, 1931; *C* y *E* según P.-P. GRASSÉ, 1949).

Los tarsos de las *Mastotermes* se componen de 5 segmentos, siendo el último el portador de dos garras entre las cuales se intercala un pequeño lóbulo blando o *arolium*. En el caso de las *Archotermopsis wroughtoni*, el tarso se compone de 5 segmentos, pero no existe *arolium* entre las agarras. En las otras termitas, el tarso no tiene más de 4 segmentos. Sin embargo, en las *Zootermopsis*, el primero segmento tarsal está dividido en dos de forma imperfecta.

El *arolium* existe en las *Zootermopsis* y también se encuentra en varias Kalotermitidae. Los tarsos de las *Indotermes* se componen de 3 segmentos (Fig. 37), (Roonwal y Sen-Sarma, 1960) y también sucede esto en algunas *Speculitermes*. El género *Stylotermes*, una Rhinotermitidae, es la excepción en la familia con sus tarsos triarticulados (Mathur y Chlotani, 1959).

En el caso de las Kalotermitidae, las espinas o espolones que portan las extremidades distales de la tibia obtienen una robustez que no presentan en otro lugar (Fig. 36). Su número varía poco dentro de una misma clase (Fig. 38), (Roonwal y Chlotani, 1960).

Alados (Fig. 39, 40, 41, 42)

Estos órganos provienen de duplicaturas tegumentarias de las regiones superiores-pleurales del mesotórax y metatórax. Las cuatro alas son membranosas, igualmente largas y, en reposo, se superponen sobre la espalda. Según la especie, son relativamente coloridas, subtransparentes o iridiscentes.

Las nervaduras y su nomenclatura.- Se ha estudiado su nervadura cuidadosamente. Emerson (1965) llevó a cabo una revisión crítica de los términos que designan a las diversas nervaduras. Nosotros estamos adoptando aquí sus conclusiones.

Margen o borde costal (C). – Este borde grueso no está precedido por un tronco traqueal (= *costa* de Desneux, 1964 a; Holmgren, 1911; Füller, 1919; Snodgrass, 1952).

Subcosta (S), (= *costa* de Silvestri). – Esta nervadura está precedida por un tronco traqueal. Es corta en las termitas arcaicas y está ausente en las formas más evolucionadas, se presenta simple o ramificada. Nace de forma independiente del radial.

Primer radial (R1). – Esta nervadura existe en el ala anterior y en el ala posterior de muchas termitas arcaicas. Puede estar aislada de otras ramas del radio más allá de la sutura humeral, o también se une a veces al 2do y 3er radio. Cuando está presente, está precedida de una rama traqueal perteneciente al sistema de nervaduras radiales o *radius*. Es inconstante en una misma especie. También es más larga que la subcosta y a veces más ramificada. Cuando el radio se compone de una única nervadura, es difícil saber si se trata del 1er, 2do o 3er radial.

Segunda nervadura radial (R2). – A veces está presente en las termitas arcaicas, pero es más variable en el ala anterior que en *R1* y *R3*. Puede salir de la sutura humeral. Asimismo, ha sido confundida por algunos autores con la primera rama superior del sector radial.

TABLA QUE ESTABLECE LA CONCORDANCIA ENTRE LAS NOMENCLATURAS DE LOS CINCO TERMITÓLOGOS

EMERSON	DESNEUX	HOLMGREN	SILVESTRI	SNODGRASS
Costal margin	Costa	Costa		Costa
Subcosta	Subcosta	Subcosta	Costa	Subcosta
First radius	Radius 1 ^{er} radial	Radius	Subcosta	Parte del radius
Second radius		Una parte del sector radial		
Third radius		Una parte del sector radial		
Radial sector	Radius	Radius	Radius	Radius
Media	Mediana	Media	Media	Media
Anterior cubitus	Cubital	Cubitus	Cubitus	Cubitus
Posterior cubitus	1 ^{er} Anal	1 ^{er} Anal		Una post-cubital
1 ^{er} anale	2 ^o Anal	Analís im Analfeld	2 ^o Anal	
Campo anal	Campo anal	Postanalfeld	Campo anal	Vannal veins

Tercera nervadura radial (R3). – Aparece en algunas termitas arcaicas como una nervadura aislada y no ramificada más allá de la sutura humeral, y en otros lugares aparece como una rama de la nervadura precedente.

Sector radial (Rs). – Es la nervadura principal del ala de las termitas, puesto que le otorga su rigidez al ala. En algunas especies arcaicas, emite un número variable de ramas superiores que alcanzan al margen costal. También puede tener ramas inferiores (Hodotermitidae). En las familias evolucionadas, el sector radial no está ramificado. Llega hasta casi la parte superior del ala en todas las termitas. Asimismo, este sector y sus ramas están precedidos de troncos traqueales.

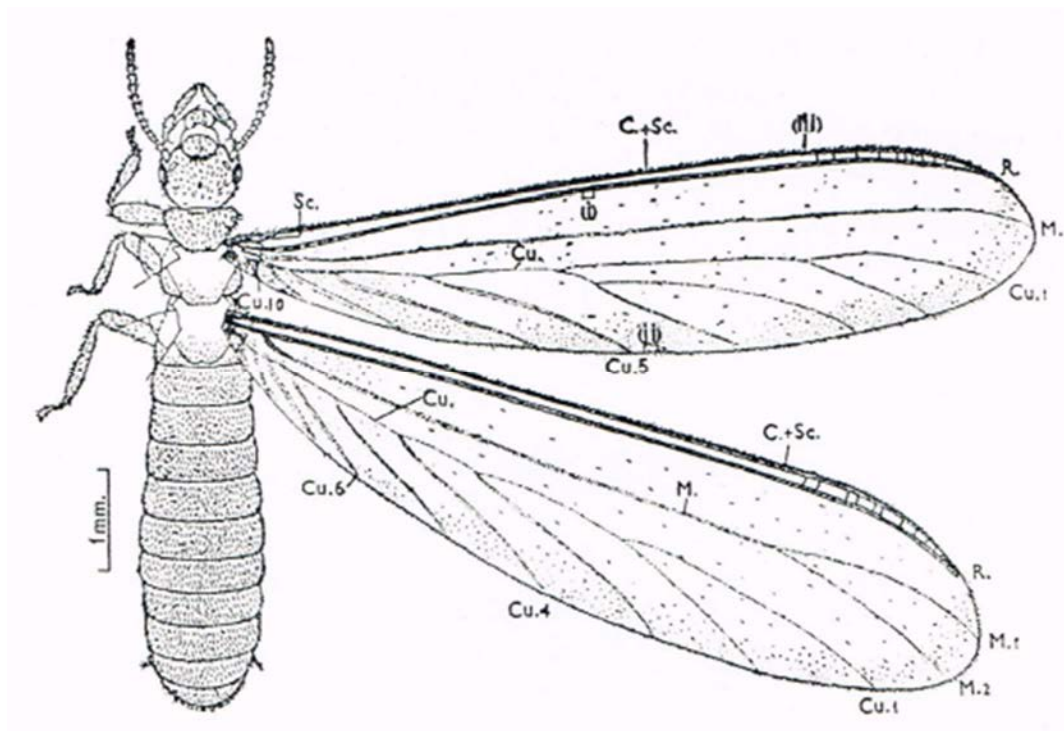


Fig. 40. – Imago de *Eremotermes paradoxalis* (Holmg), India. Mismas letras que se encuentran en la figura 39 (según M. L. ROONWAL y P. K. SEN-SARMA, 1960).

Mediana (M). – Esta nervadura y el tronco traqueal que la precede están presentes en casi todas las termitas. En algunas clases es corta y se fusiona con otras nervaduras. En el ala posterior, está unida al sector radial a una distancia corta más allá de la sutura humeral y, en algunos casos, con la cubital en el ala anterior (con algunas excepciones como la *Prorhinotermes*). El espesor relativo de la mediana se utiliza en la sistemática de las Kalotermitidae (krishna, 1961).

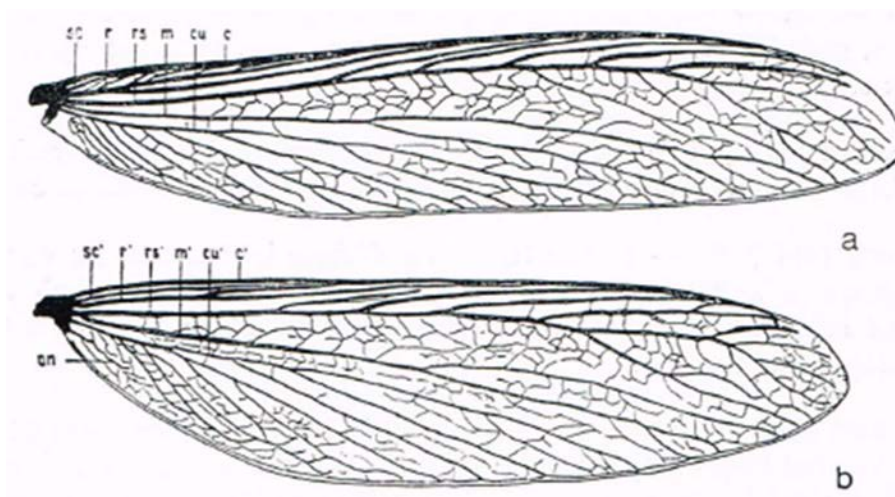


FIG. 41. – *Anacanthotermes vagans*, alas anterior (a) y posterior (b). Mismas letras que se encuentran en la figura 39 (según H. WEIDNER, 1960).

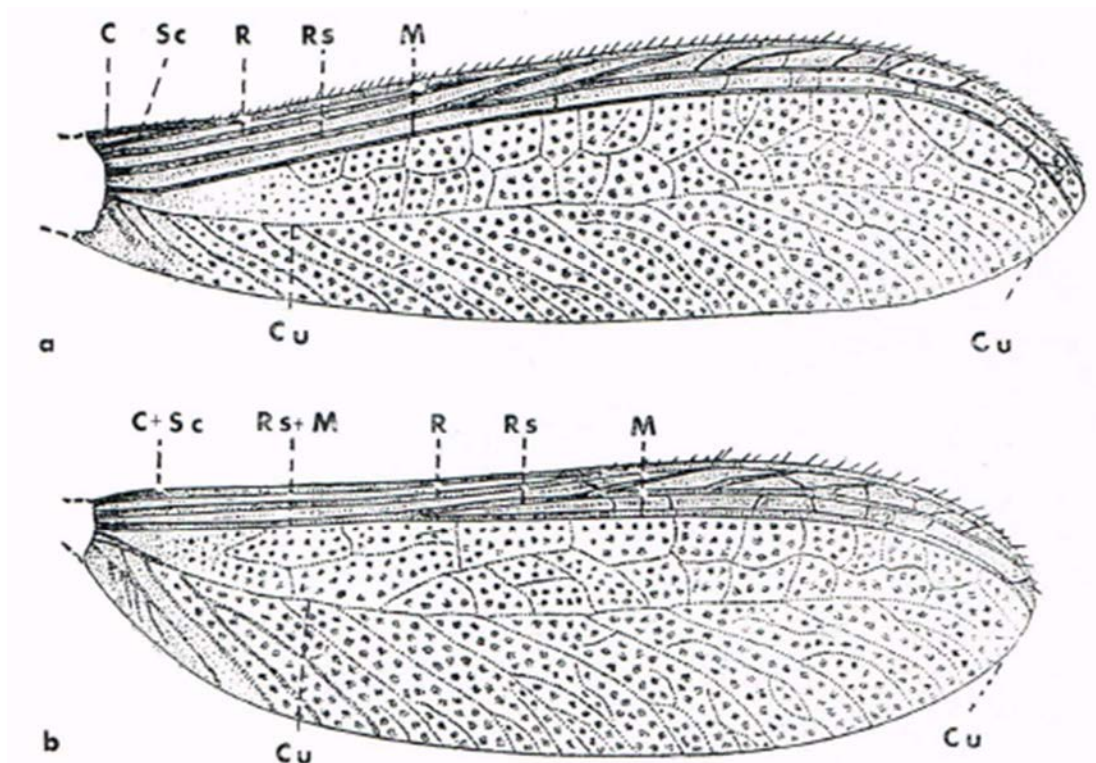


FIG. 42. – Alas anterior y posterior de *Neoterмес tectonae*, en vista dorsal. C: costa; Sc: subcosta; C + Sc: costa y subcosta fusionadas; Cu: cubital; M: mediana; R: radial; Rs: sector radial; Rs + M: sectores radial y mediana fusionados (según M. L. ROONWAL y P. K. SEN-SARMA, 1960).

Cubital anterior (CuA) o cubital (Cu). – Existe en ambas alas de todas las termitas. De ella salen varias ramas inferiores que alcanzan el borde interno del ala.

Cubital posterior (CuP). – Holmgren (1911) consideraba esta nervadura como una falsa nervadura, ya que no la acompaña un tronco traqueal. Sin embargo, Tillyard (1931) observó un tronco, muy pequeño, junto con esta nervadura en *Mastoterмес*.

Primer anal (A1 o A). – En el ala posterior de Mastotermitidae, esta fuerte enervadura envía, desde su base, varias ramas cortas.

Campo anal (Ca). – Con este término se designa a las numerosas enervaduras ramificadas del lóbulo anal del ala posterior de las Mastotermitidae que no existen en otras termitas, con la excepción posible de estar presente en un estado reducido en la escama alar.

Pliegue anal (Pa). – Este pliegue, característico del ala posterior de Mastotermitidae, Protorthoptera y Orthoptera, contiene nervaduras elevadas. Está situado entre la 1era nervadura anal y el campo anal en las Mastotermitidae.

Tillyard (1931) y Emerson (1965) denominaron *lóbulo anal* a la parte con forma de abanico de las alas posteriores, las cuales contiene las nervaduras del campo anal. Está bien

desarrollado y no plegado en las Mastotermitidae. Está muy reducido en las alas anteriores de las mastotermitidae y en el ala posterior de todos los otros isópteros (= *lóbulo jugal* de Martinoff, 1937; *vannus* de Snodgrass).

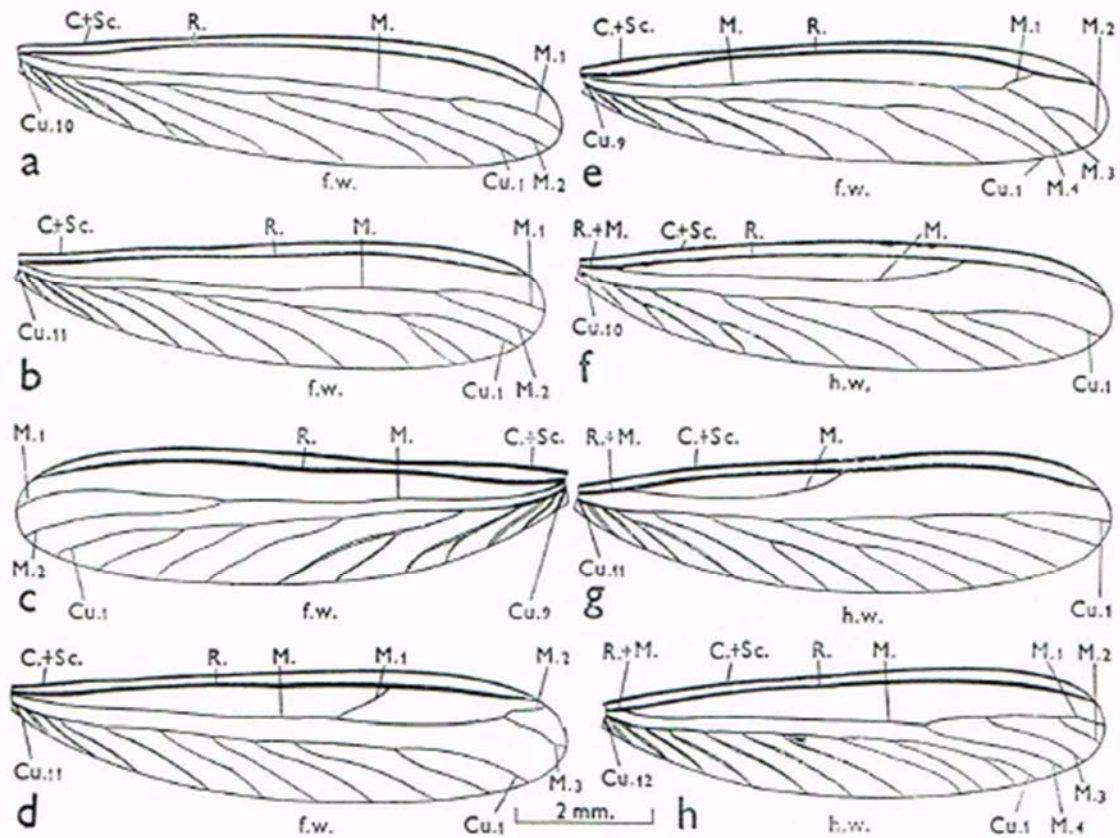


FIG. 43. – Ejemplo de la variación de la nervadura alar en una Termitinae: *Synhamitermes quadriceps* de la India, recolectadas en una misma región (estado de Bombay). De a hasta e: alas anteriores; f hasta h: alas posteriores; c: ala izquierda; todas las demás son derechas. Las letras son las mismas que las de las figuras precedentes (según M. L. ROONWAL y P. K. SEN-SARMA, 1960).

La sutura humeral marca una línea transversal de ruptura en la base de las alas. Existe en todos los isópteros y sólo en esta especie. Como dijo Tillyard (1931), no se trata de una verdadera sutura, sino más bien de una línea de menor resistencia que corta la base de nervaduras y va de un borde del ala al otro (para más detalles, véase Emigración y Sistemática: Mastotermitidae).

La parte basal que persiste luego de la amputación del ala es la que llamamos *escama alar*. Las escamas de las alas anteriores son mucho más grandes que aquellas de las alas posteriores en termitas inferiores. Ambas se presentan casi iguales en las termitas más evolucionadas.

La nervadura (especialmente aquella que concierne a las nervaduras secundarias) varía bastante, particularmente en las Termitidae. En un mismo individuo, la nervadura no siempre es idéntica en las dos alas de un mismo par (Fig. 43).

Las relaciones nervadura-tráquea. – Las nervaduras que constituyen el sostén de las alas membranosas son engrosamientos epidérmicos y cuticulares.

Se forman siempre asociadas a un tronco traqueal. La única excepción a la regla es la nervadura próxima al borde del ala que da a la costa (Fig. 44).

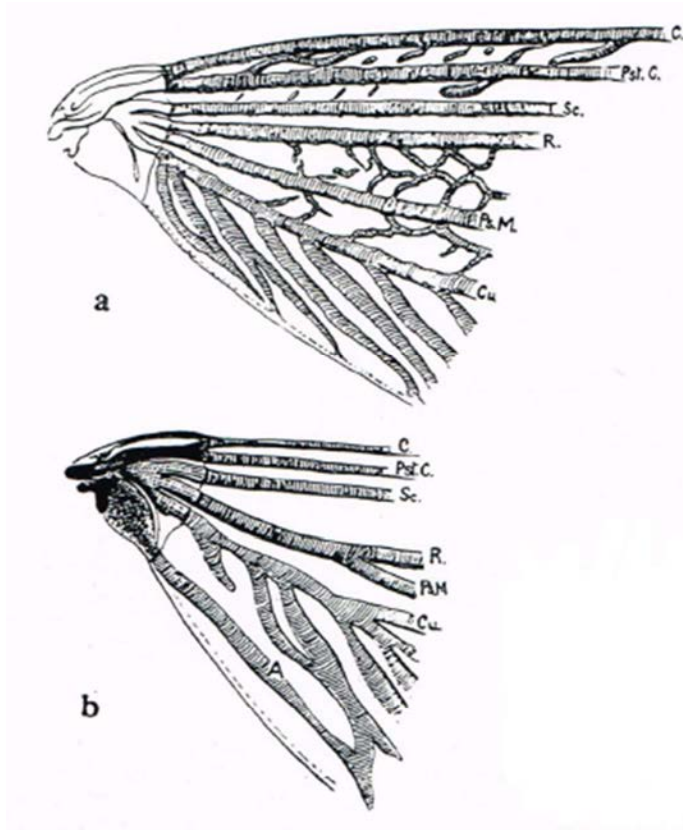
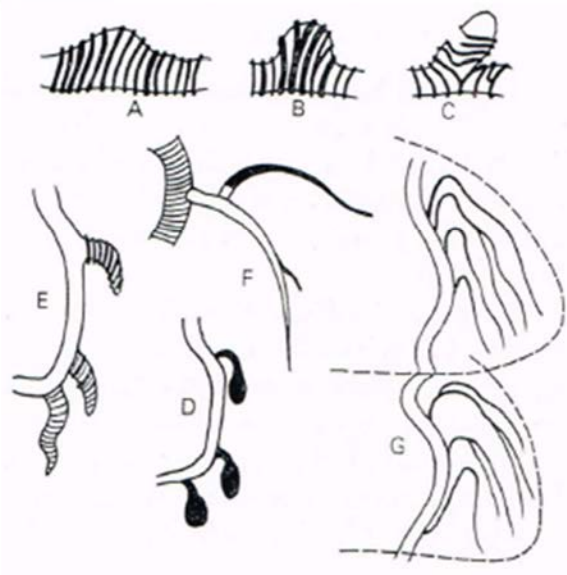


FIG. 44. – *Hodotermes mossambicus*, traqueación calcada sobre la nervadura. *a*: ala anterior; *b*: ala posterior. *C*: costa; *Pst.C*: post-costa; *Sc*: sous-costa; *R*: radial; *Ps. M*: pseudomediana; *Cu*: cubital; *A*: anal. Nomenclatura de Füller (según CL. FÜLLER, 1919).

FIG. 45. – Formación de tráqueas que penetran en las fundas alares en las *Kaloterms*. *A*: inflamación del tronco traqueal estigmático; *B* y *C*: estadios más avanzados; *D*: estadio más avanzado y menos inflamado, los brotes están ya más largos; *E*: acceso de tráqueas secundarias a partir del tronco primario en *Cryptotermes*; *F*: de la subcostal sobre la radial; *G*: fundas alares de *Cryptotermes*, mostrando los grandes troncos traqueales (según CL. FÜLLER, 1919).



Las tráqueas de las fundas alares se desarrollan a partir de dos o tres brotes que aparecen muy temprano en la etapa larval sobre cada uno de los cuatro troncos traqueales estigmáticos del mesotórax y metatórax, y no sobre los troncos traqueales longitudinales dorsales y ventrales (Fig. 44 y 45).

Estos brotes, en realidad inflamaciones del tronco traqueal, dan a su vez a los troncos que penetran en las fundas alares y corresponden con precisión a las nervaduras del ala (Fig. 45).

Tillyard (1931) ha estudiado la traqueación de *Mastotermes darwiniensis* en cuanto a sus relaciones con la nervadura. Sus observaciones concuerdan con las de Füller, pero tienen algunas diferencias en cuanto a la nomenclatura de las nervaduras (véase el capítulo consagrado a la sistemática de las Mastotermitidae).

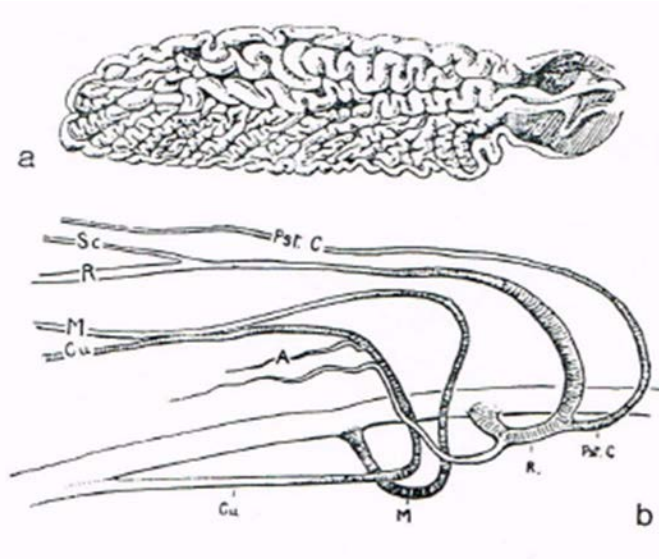


FIG. 46. – a: ala plegada de *Bellicositermes natalensis* durante una muda imaginal; b: *Cryptotermes sp.*: disposición de las tráqueas en la funda alar. A: anal; Cu: cubital; M: mediana; Pst C: post-costa; R: radial; Sc: subcostal (según CL. FÜLLER, 1919).

La articulación de las alas con el mesotórax y metatórax. – Sobre el mesotórax se observan tres pequeños escleritos que son los axilares, los cuales participan en la articulación con el ala y diferencian los unos de los otros por la forma y la posición. Contrariamente a la regla de las Pterygotas, no posee el 4to axilar, pero en el ala anterior se introduce un esclerito entre el 3er axilar y el lóbulo anal del ala. El primer axilar tiene la forma de un perro de caza, el segundo de una coma y el tercero de la letra V. El primero está unido al segundo y el segundo al tercero, todo parece un dispositivo que funciona como un resorte.

El primer axilar se ubica en contra del scutum, justo detrás del proceso notal anterior y por debajo de una circuncisión en el costado del pronoto. Su cabeza gira hacia el exterior, al nivel de la costa. El 2do axilar, que se encaja en el primero, parece poder girar contra éste. El 3er axilar forma una V compleja. En el ala posterior, el brazo externo se articula con un cóndilo del lóbulo anal (en el ala posterior de *Mastotermes*), y el brazo interno donde se insertan los músculos rotatorios se fijan en otra parte sobre el borde de la pleuresía. La base de este axilar está estrechamente relacionado al parapteron. Su extremidad gira en contra del proceso notal posterior cuando el esclerito gira hacia el interior mientras que el ala se pliega a lo largo del cuerpo o se extiende.

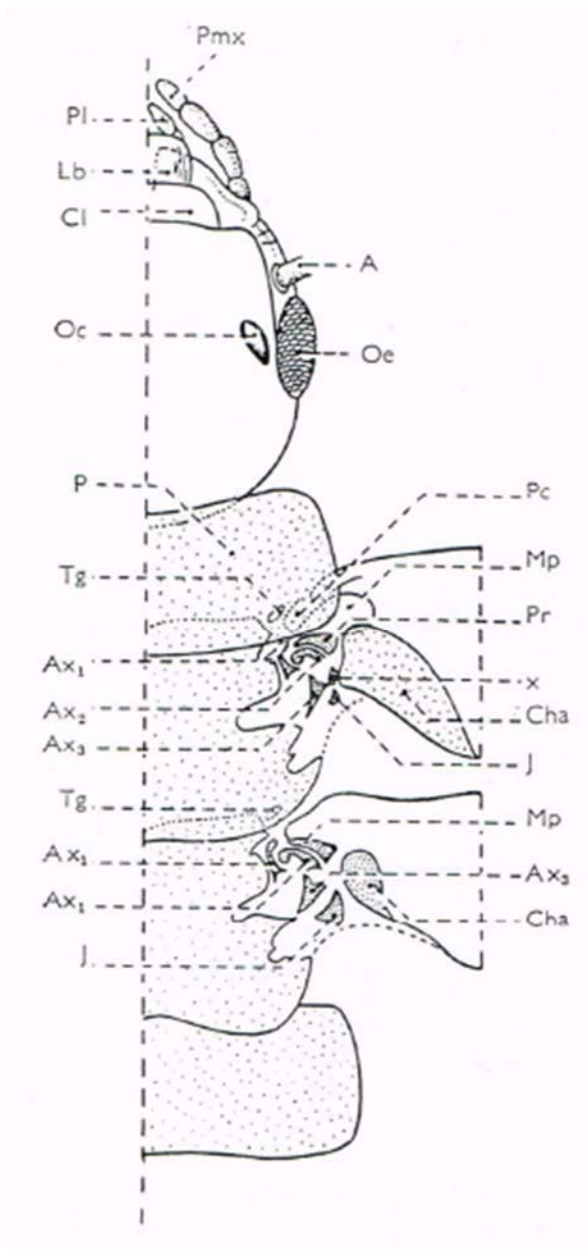


FIG. 47. – *Neotermes tectonae*, cabeza y tórax en vista dorsal. *Cl*: clípeo; *P*: pronoto; *Cha*: campo anal; *Ax1*, *Ax2* y *Ax3*: segmentos axilares; *Mp*: placa mediana; *J*: jugum; *Pr*: placa radial; *Tg*: tégula; *Pc*: placa costal; *Oc*: ocelo; *Oe*: ojo compuesto; *A*: antena; *Pl*: palpo labial; *Pmx*: palpo maxilar; *Lb*: labrum; *x*: segmento articular (según L. G. E. KALSHOVEN, 1934).

Kalshoven (1934) describe en las *Neotermes tectonae* (Fig. 47) otros pequeños escleritos que participan de la articulación del tórax con las alas, y a uno de ellos le da el nombre de *jugum*. Ahí vio los restos del campo anal de *Mastotermes*, pero es una hipótesis audaz. El mismo autor habla de una pequeña tegula situada en frente de la base del ala. La aprobación de este pequeño esclerito, que sólo ha sido señalado por Kalshoven, nos parece dudosa. Las descripciones dadas por Füller (1919) y Kalshoven no coinciden. Al parecer, Füller no vio la *placa mediana* de Kalshoven. En realidad, el estudio de estos minúsculos escleritos merece ser retomado. Con el fin de evitar las repeticiones, le pedimos al lector comparar las figuras 48 y 49.

La figura 49 nos da una buena idea de la articulación de las alas en las Termitidae.

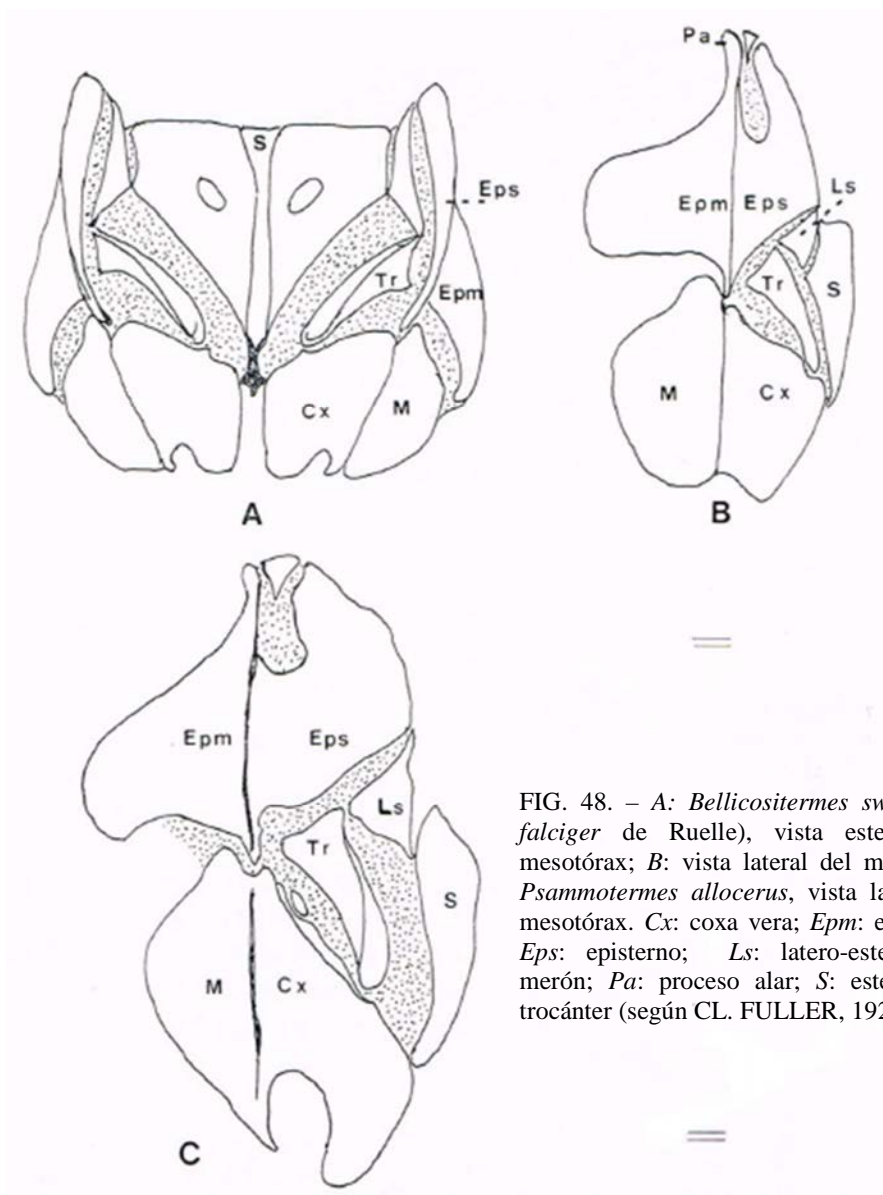


FIG. 48. – A: *Bellicositermes swaziae* (= *falciger* de Ruelle), vista esternal del mesotórax; B: vista lateral del mismo; C: *Psammotermes allocerus*, vista lateral del mesotórax. Cx: coxa vera; Epm: epimerón; Eps: episterno; Ls: latero-esterno; M: merón; Pa: proceso alar; S: esterno; Tr: trocánter (según CL. FULLER, 1924).

Nervadura y sistemática. – Las peculiaridades de la morfología y de la nervadura de los alados que poseen un valor para la sistemática se han descrito por familias y sub-familias en la parte *Sistemática*.

La manera en que está conformada y la nervadura del ala proporcionan información sobre la filogenia de las termitas. El valor de esta información se discute en el capítulo concerniente a las afinidades zoológicas y la evolución del orden Isóptera.

TÓRAX DEL SOLDADO

Segmentos

El tórax del soldado se asemeja al del imago, puesto que se compone de los mismos escleritos, pero las dimensiones relativas cambian drásticamente.

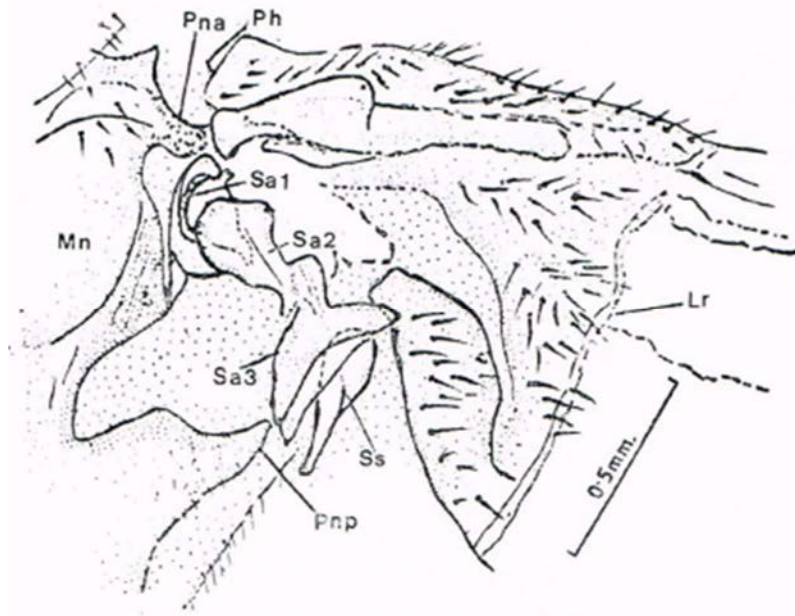


FIG. 49. – Articulación del ala posterior derecha con el metatórax en *Odontotermes obesus*. Sa1-Sa3: primer al tercer esclerito axilar. Mn: metanoto; Pna: proceso notal anterior; Ss: escleritos subalares; Lr: línea de ruptura del ala; Pnp: proceso alar notal posterior; Ph: placa humeral (según K. S. KUSHWAHA, 1956).

Los tergitos. – El pronoto en las Kalotermitidae tiende a ser particularmente grande, plano y ancho. Las proporciones son muy diferentes en el caso de las Hodotermitidae, donde es pronoto es una placa con forma de silla, más ancha que larga. Su parte anterior está elevada (Fig. 50).

Los mesotergitos y metatergitos son casi iguales. Las placas son más anchas que largas, cada uno está dividido por una ranura transversal, la *sutura antecostal*, por delante se sitúa el *acrotergito precostal* y por detrás el *tergito postcostal* (Fig. 50).

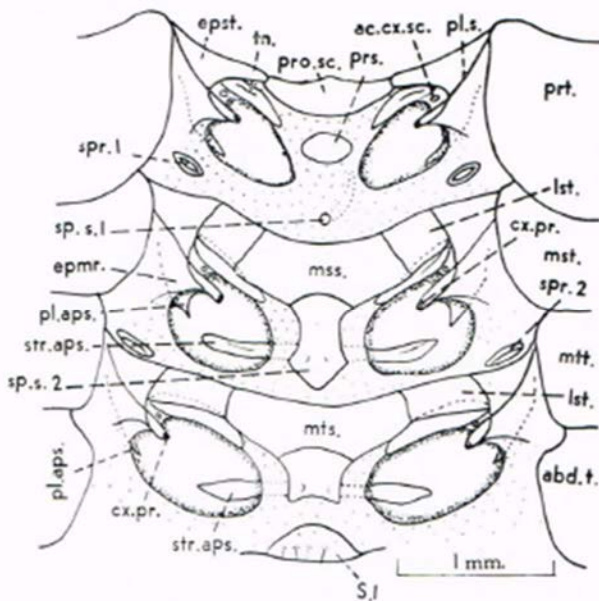


FIG. 50. – Cara ventral de un soldado de *Anacanthotermes macrocephalus*. ac. cx. sc: esclerito coxal accesorio; pl.s: sutura pleural; prt: pronoto; lst: latero-esternito; cx.pr: proceso coxal; mst: mesonoto; mtt: metanoto; abd.t: tergito abdominal; spr.2: 2do estigma; mts: metaesterno; mss: mesosterno; str.aps: apófisis esternal; sp.s.2: 2do espinasterno; epmr: epimerón; pl.aps: apófisis pleural; sp.s.1: 1er espinasterno; spr.1: 1er estigma; S.1: esternito abdominal; epst: espisterno; pro.sc: proesclerito; tn: trocántin de la pata (según S. D. GUPTA, 1960).

Se observa sobre la línea mediodorsal una sutura correspondiente a un apodema en el que se insertan músculos.

Los pleuritos. – Los pleuritos del mesotórax y metatórax se asemejan bastante, por lo que se diferencian de aquellas del protórax.

La placa pleural que rodea a la coxa por delante y por arriba está dividida por una sutura pleural (*pl.s*) que continúa en ambas direcciones hacia el espisterno y el epimeron. La *sutura pleural* (= *entopleurum* de Füller) da lugar a un fuerte apodema interno, el *rido pleural*, el cual se ensancha ventralmente formando una apófisis esternal por los músculos.

Los pleuritos del protórax, además del epimerito y del epimeron, poseen un katepisterno que se presenta como un brazo del cóndilo coxal y se articula con el trocántin.

Los esternitos. – El *prosterno* (= *eusternum* de Snodgrass, 1935) se encuentra ausente en la mayoría de soldados. Existe en aquellos de las Hodotermitidae, donde está representado por un pequeño esclerito, poco quitinizado, subcircular y situado entre las coxas de las primeras patas (Fig. 51). Los dos episternos se sueldan en ángulos laterales de un segmento mediano, el proesclerito que forma un semi-collar rígido.

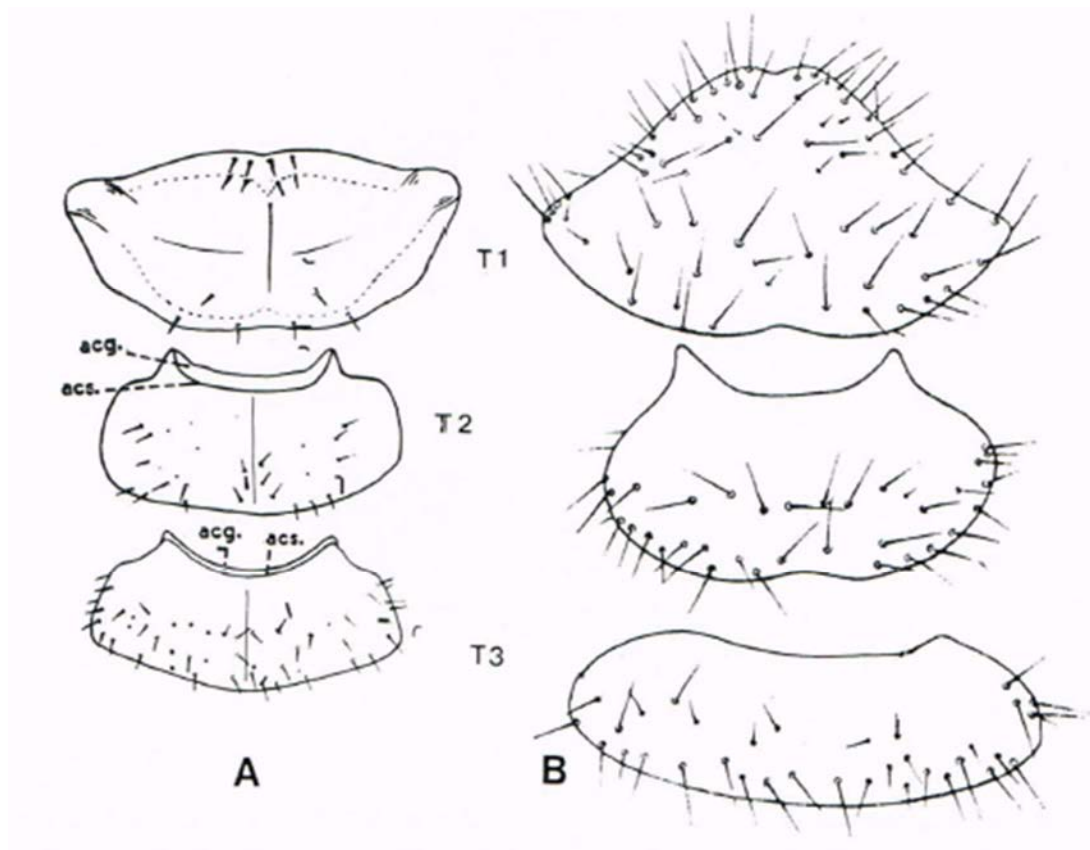


FIG. 51. – De arriba abajo: pronoto (*T1*), mesonoto (*T2*), metanoto (*T3*) de soldados. A: de *Anacanthotermes macrocephalus*; B: de *Odontotermes horni*. *acg.*: acrotergito; *acs.*: sutura antecostal (A según S. D. GUPTA, 1960; B según K. S. KUSHWAHA, 1962).

El mesosterno es un conjunto de escleritos soldados (Fig. 51). Por delante, un segmento mediano (*mss*) está flaqueado por dos latero-esternitos (*lst*) soldados a los episternos. El segmento posterior (*sp. S2*) es el *espinasterno*, el cual da lugar en el interior a un apófisis en forma de Y (*apófisis esternal*).

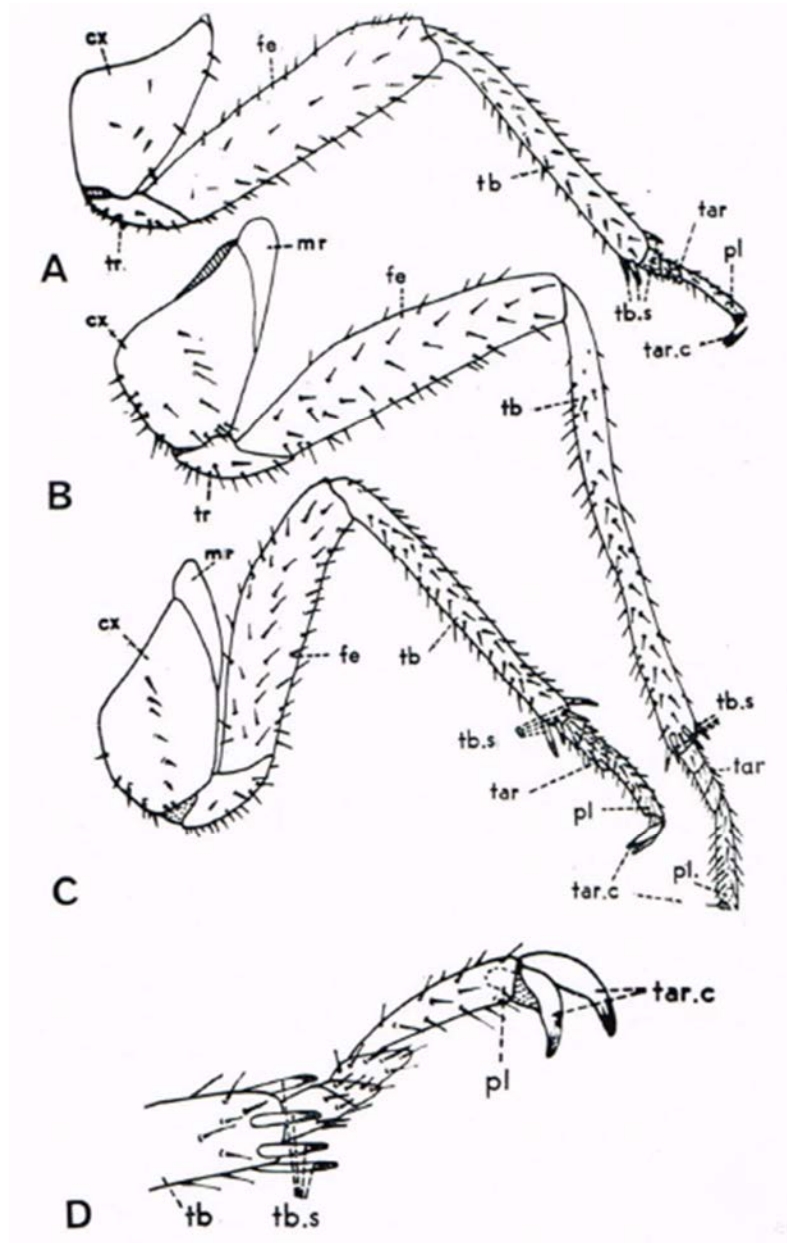


FIG. 52. – *Anacanthotermes macrocephalus*, patas del soldado. A: pata anterior izquierda, vista ventral; B: pata media izquierda, vista ventral; C: pata posterior izquierda, vista ventral; D: tarso y pretarso de esta última. *cx*: coxa; *fe*: fémur; *mr*: merón; *tb*: tibia; *tar*: tarso; *pl*: placa de inserción del músculo flexor, entre las garras; *tar.c*: garras tarsales; *tb.s*: espinas tibiales; *tr*: trocánter.

Miembros (Fig. 52)

Las patas de los soldados son muy similares a las de los imagos. Los aroliums están ausentes. Asimismo, las espinas son más fuertes y se presentan en igual cantidad que en los alados. Los miembros de los soldados, en la mayoría de especies, son más largos que los de las obreras, el cual es particularmente el caso de las *Pseudacanthotermes*.

En el mesotórax y metatórax, las alas y procesos notales de las alas se encuentran ausentes.

Los esbozos alares se observan en los soldados de *Pterotermes* (Kalotermitidae) y en los individuos que tienden a la intercasta.

Los tergitos torácicos en los soldados de *Acanthotermes* (Fig. 52) proyectan por delante y lateralmente fuertes espinas, las cuales apenas son visibles en las obreras. El borde anterior del pronoto de los soldados grandes y pequeños de *Pseudacanthotermes* está armado de dos fuertes salientes espiniformes. Los ángulos laterales terminan en una punta afilada.

En total, el tórax del soldado de todas las especies experimenta, comparado con el de los imagos, modificaciones significativas: apterismo, esclerotización intensa y un cambio apreciable de la forma de las partes del esqueleto.

TÓRAX DE LA OBRERA

Este tagma difiere un poco de aquel del imago, pero no muestra rastro de alguna articulación con ala. En general, los tergitos son mucho más estrechos. Los esternitos poseen la misma composición que en los imagos.

CAPÍTULO III

EL ABDOMEN

En el abdomen o 3er tagma de las termitas encontramos 10 tergitos y 9 esternitos, el primero está ausente o en estado vestigial.

J, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, (XI)
(1), II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX (S), X (e), (XI)

S = stylo; *C* = cerco. Las cifras en romano ubicadas entre paréntesis indican un segmento ausente o reducido a una placa.

Un cuadro comparativo de la segmentación del abdomen en las cucarachas y las termitas se encuentra disponible en el capítulo consagrado a la filogenia de los isópteros (tomo III, capítulo *Filogenia*).

En teoría, tal y como lo escribió Bitsch (1979), (pág. 294), el segmento abdominal “está dividido en un área pre segmentaria y un área más amplia correspondiente al segmento propiamente dicho. El límite entre estas dos áreas está marcado por una sutura transversal y acompañada de una saliente interna: se trata de la *antecosta* o simplemente *costa*. Esta línea limita por delante de la placa tergal un *acrotergito* o *precosta*, y por delante de la placa ventral a un *pre-esternito*. Por lo general, los músculos longitudinales dorsales y ventrales van de costa a costa, no existe en el abdomen un equivalente a las furcas”.

Este tipo parece ser el de los isópteros.

Los tergitos abdominales no se diferencian entre sí únicamente por el tamaño. En el caso de los esternitos, su forma y sus disposiciones varían según el sexo. El 10mo esternito se divide sobre la línea media formando así los *paraproctos* o *válvulas anales* (Fig. 53 y 56).

Los apéndices abdominales sólo se encuentran aún en un estado vestigial: los *stylos* dependen del 9no esternito y los *cercos* dependen del 10mo. El número de segmentos varía según el género y el sexo (ver más abajo), (Fig. 53 y 61).

Los últimos segmentos abdominales difieren significativamente de un sexo al otro. Como las termitas no poseen caracteres sexuales secundarios, el reconocimiento de los sexos se realiza simplemente mediante la observación de las extremidades abdominales.

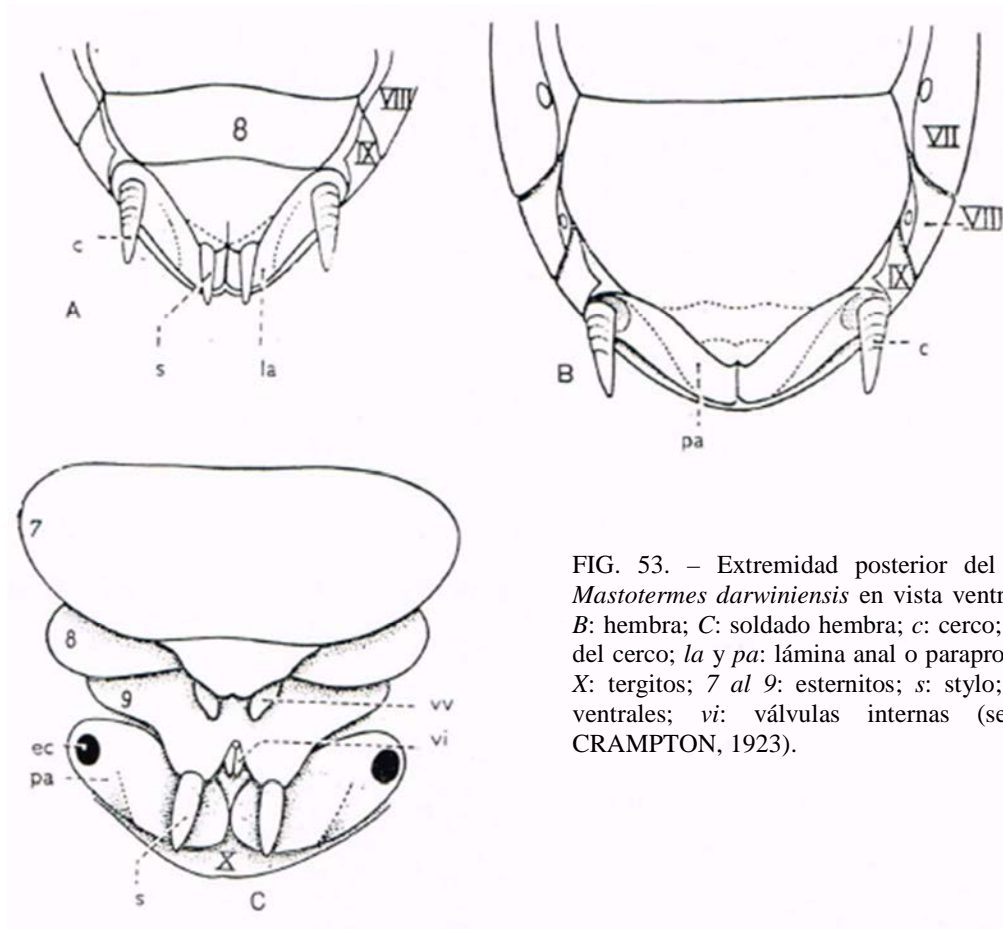


FIG. 53. – Extremidad posterior del abdomen de *Mastotermes darwiniensis* en vista ventral. A: macho; B: hembra; C: soldado hembra; c: cerco; ec: ubicación del cerco; la y pa: lámina anal o paraprocto; VII hasta X: tergitos; 7 al 9: esternitos; s: stylo; vv: válvulas ventrales; vi: válvulas internas (según G. C. CRAMPTON, 1923).

I. – ABDOMEN DEL IMAGO HEMBRA

(Fig. 54, 56)

El 7mo esternito o *hypogynium* o *placa genital* forma un gran placa, la cual cubre una cavidad sobre la cual se encuentran el 8vo esternito y una parte del 9no. La cavidad está dividida en una *cámara genital anterior* (Fig. 55) en la cual desembocan el canal medio y, dorsalmente, el canal de la espermateca, así como también hay una cámara posterior o *vestibulum* sobre la cual se abre una glándula accesoria (Fig. 58). El 8vo y 9no segmentos tienen una pared muy esclerotizada, por lo que es difícil marcar los límites. El resultado es un desacuerdo sobre la posición precisa del orificio genital. Holmgren (1909), Heberdey (1931), Browman (1935), Geyer (1951), Roonwal (1955) y Weesner (1955) lo ubican en la membrana intersegmentaria de los segmentos 8vo y 9no. Imms (1979), Snodgrass (1937) y McKittrik (1964) lo ubican en la zona ventral del 8vo segmento, es decir, en el mismo lugar que en las Blattodea (Fig. 54).

El caso de las *Heterotermes* (Rhinotermitidae) sería diferente. Cada oviducto se abriría por separado de la membrana intersegmentaria de los 8vo y 9no segmentos.

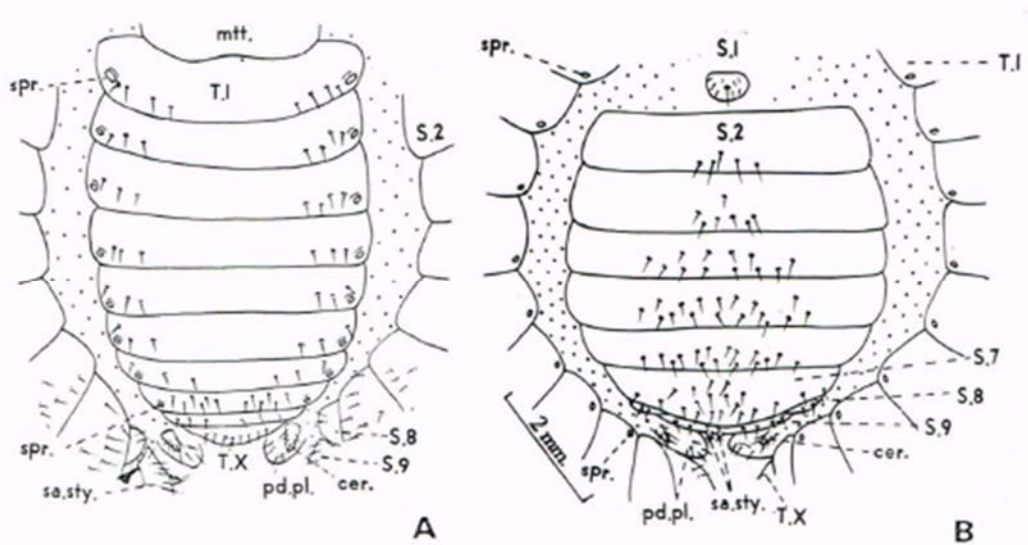


FIG. 54. – *Anacanthotermes macrocephalus*, imago hembra. A: cara dorsal del abdomen; B: cara ventral del mismo; mtt: metanoto; T.I-T.X: tergitos; spr: stigmata; cer: cerco; pd.pl: placa podical; sa.sty: stylos subanales; S.1-S.9: esternitos (según S. D. GUPTA, 1960).

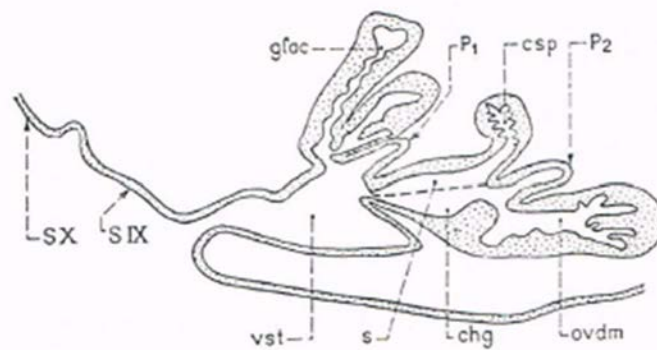


FIG. 55. – Esquema de un corte sagital de la cámara genital femenina de *Tenuirostritermes tenuirostris*. chg: cámara genital; csp: canal de la espermateca; glac: glándula accesoria; ovdn: oviducto mediano o común; P1-P2: pliegues que marcan los límites intersegmentarios respectivos VIII-IX y VII-VIII; s: surco que se extiende hasta detrás del canal de la espermateca; vst: vestíbulo (según F. M. WEESNER, 1955).

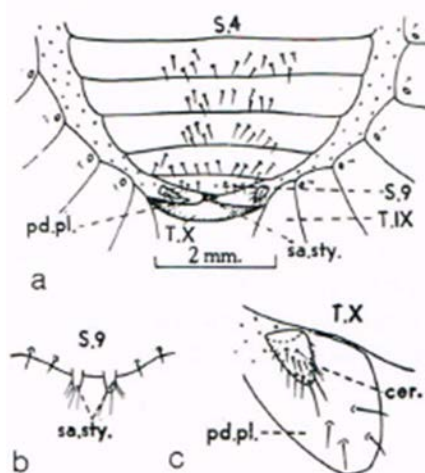
Weesner (1955) describió la región genital femenina de *Tenuirostritermes tenuirostris* (Nasutitermitinae) y estima que los límites segmentarios 7° - 8° y 8° - 9° están marcados por pliegues que se encuentran en la parte superior de las cámaras genitales anterior y posterior (vestíbulo). Si nos basamos en su figura, el gonoporo se ubica en el límite de los 8vo y 9no segmentos (y no detrás del 7mo como lo describe Bitsch, 1978) y el orificio de la glándula accesoria en el 9no segmento (Fig. 55).

Los esternitos 8 y 9 en la hembra parecen estar divididos en dos partes iguales, una a la derecha y la otra a la izquierda (Geyer, 1951), (Fig. 58 y 59).

Un segmento impar mediano, situado entre los 9nos esternitos, según Geyer, sería un medioesternito (caso de *Kalotermes durbanensis*).

Browmann (1935) y Roonwal (1955) señalaron en *Mastotermes darwiniensis* la existencia de pequeños escleritos en la pared de la cámara genital. En primer lugar: un par de *basiválvulas* dependientes probablemente de la zona esternal VIII, además sus piezas serían homólogas de los escleritos que llevan el mismo nombre en las cucarachas. Ahí vio Bitsch (1979) los fragmentos de gonocoxitos del 8vo segmento. En segundo lugar: dos escleritos impares que Roonwal nombra como *medioesternito* y *medioesternito secundario* serían los homólogos de las *interválvulas* descritas en otros insectos (Mantis, por ejemplo) provenientes de la zona esternal IX. McKittrick (1965), al estudiar las afinidades existentes entre las cucarachas y las termitas, volvió a describir el abdomen y los genitales de *Mastotermes* y representó con precisión la basiválvula (Fig. 57). No conocía los estudios de Roonwal y no habla sobre el medioesternito. Es posible que el segmento medio-ventral que, según él, depende del esternito lateral corresponda al médisternite de Roonwal.

FIG. 56. – *Anacanthotermes macrocephalus* de la India. *a*: extremidad del abdomen de un imago macho; *b*: stylos de una hembra; *c*: cerco de una hembra. Mismas letras que se encuentran en la figura 54 (según S. D. GUPTA, 1960).



En el caso de las otras termitas, donde se ha estudiado la cámara genital anterior, encontramos sobre las caras laterales a dos escleritos en forma de hoz (Fig. 58), (Geyer, 1951). En la parte delantera de la cámara, estos escleritos llegan casi a tocarse el uno con el otro. Esta disposición es similar a la que podemos encontrar en *Mastotermes*.

Debido a sus características arcaicas, la extremidad posterior del abdomen de *Mastotermes darwiniensis* ha sido estudiada minuciosamente por varios autores.

La hembra de este tipo de termita posee un *ovipositor* fácilmente reconocible. Según Roonwal (1955), se compone de tres pares de válvulas flexibles y muy poco esclerotizadas: un par ventral, un par lateral y un par interno (Fig. 57). El par ventral depende del 8vo segmento abdominal y los dos otros pares del 9no.

Walker (1919) señaló la existencia de un ovipositor en tres pares de válvulas reconocibles en *Zootermopsis*, *Kalotermes*, *Reticulitermes*, *Pseudacanthotermes*. En el caso de las otras termitas, este órgano ha desaparecido y sólo ha dejado vagos vestigios.

En las hembras, tres orificios se encuentran en una superficie media consecutivamente. De adelante hacia atrás son el *gonoporo femenino* (abertura del oviducto común) sobre la membrana que une el 7mo esternito al 8vo esternito (*Mastotermes*

darwinensis), luego está el *poro de la espermateca* sobre el 8vo esternito o detrás, y el *poro de las glándulas colaterales* justo detrás del 9no esternito. Los esternitos 8 y 9 experimentan una reducción de tamaño paralela a aquella del ovipositor.

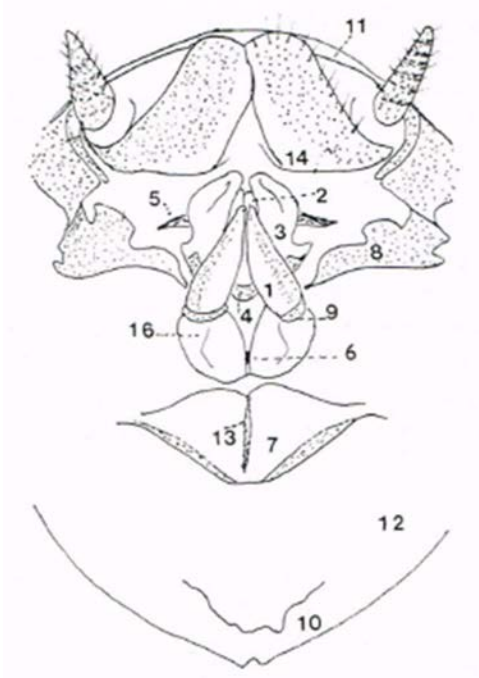


FIG. 57. – Cara ventral del abdomen de la hembra de *Mastotermes darwiniensis*. Las membranas pleurales del segmento VII fueron cortados para dejar vía libre a los genitales y hacerlos visibles. 1: 1era válvula; 2: 2da válvula; 3: 3ra válvula; 4: arco anterior del 2do anillo valvífero; 5: lóbulo posterior del 2do anillo valvífero; 6: abertura de la espermateca; 7: placa latero-esternal; 8: paratergitos fusionados de los segmentos VIII y IX; 9: 1era valvífera; 10: pliegue interesternal; 11: tergitio X; 12: esternito VII; 13: abertura del oviducto común; 14: paraproctos; 16: zona espermatecal (según F. A. MCKITTRICK, 1965).

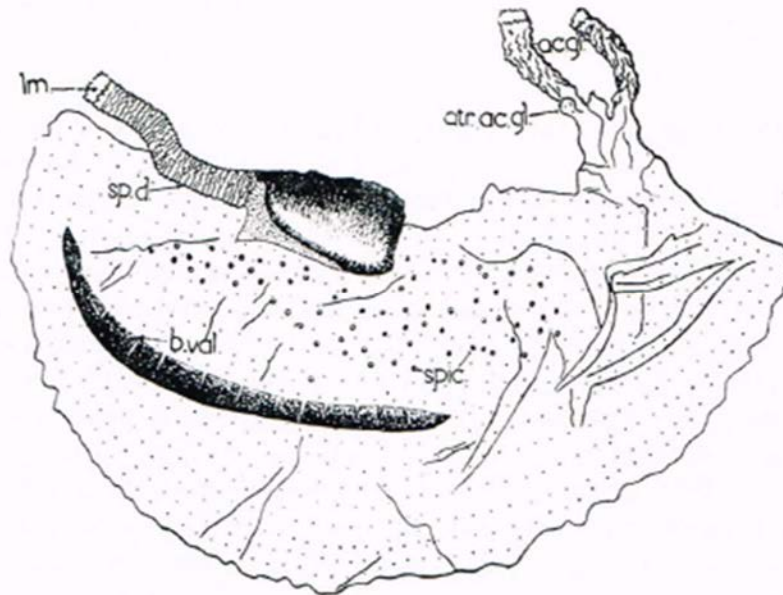


FIG. 58. – Cámara genital de un imago hembra de *Bellicositermes natalensis*, en vista lateral. *atr ac gl*: glándula coleterial atrofiada; *b val*: basiválvula; *lm*: luz del canal de la espermateca; *spd*: canal de la espermateca (= receptáculo seminal); *ac gl*: glándula coleterial; *spc*: espículas (según J. W. C. GEYER, 1951).

El 9no esternito, en algunos géneros (*Mastotermes* en la fig. 57, *Anacanthotermes* y probablemente en todas las Hodotermitidae), porta un par de *stylos* compuestos por un solo segmento (Fig. 56). Un par de cercos compuestos de 1 a n segmentos según el género se insertan sobre los *paraproctos* (= válvulas anales).

II. – ABDOMEN DEL IMAGO MACHO

(Fig. 59, 60)

Los esternitos de los 7mo, 8vo y 9no segmentos son totalmente diferentes que aquellos de las hembras. El 7mo no se vuelve prominente, no forma una placa genital y no cubre a los esternitos 8 y 9. Los esternitos disminuyen en tamaño conforme van hacia atrás.

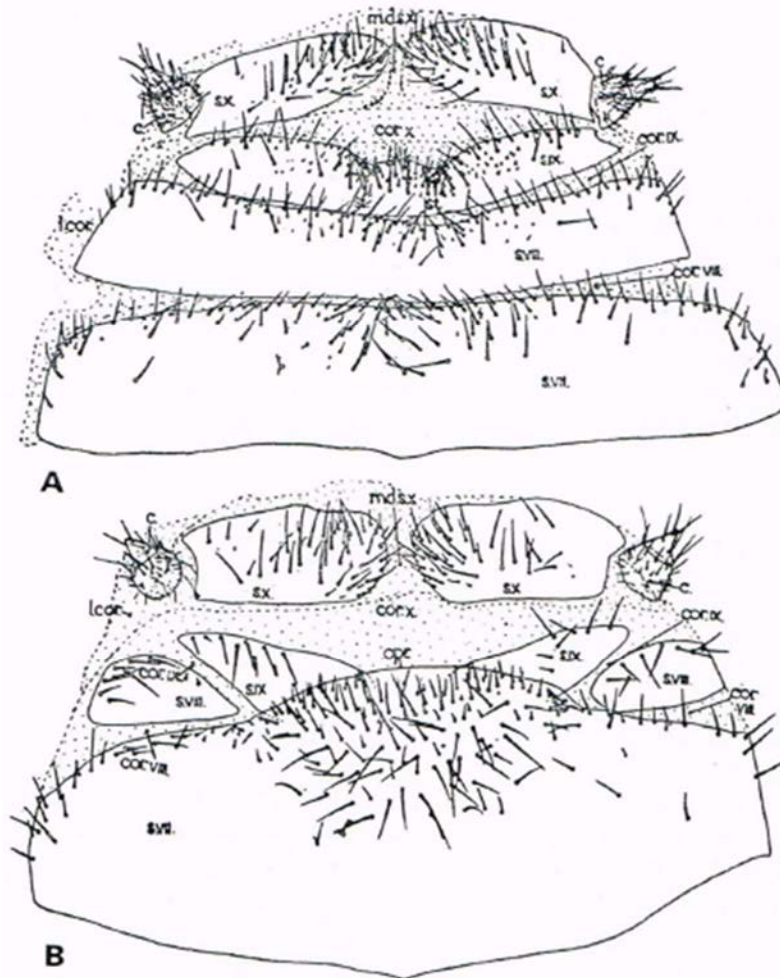


FIG. 59. – Extremidades del abdomen de *Bellicositermes natalensis*. A: macho alado, esternitos VII al X; B: hembra alada. S VIII – S X: esternitos; c: cercos; S X: paraproctos o válvulas anales; mds X: división media del 10mo esternito; cor X: corie del 10mo segmento; opr: gonoporo; Icor: laticorie (corie = membrana intersegmentaria), (según J. W. C. GEYER, 1951).

El 9no en el caso de las termitas inferiores, con excepción de Termitogetoninae y Serritermitidae, porta un par de stylos que se componen de un solo segmento. En las *Reticulitermes* habría dos segmentos.

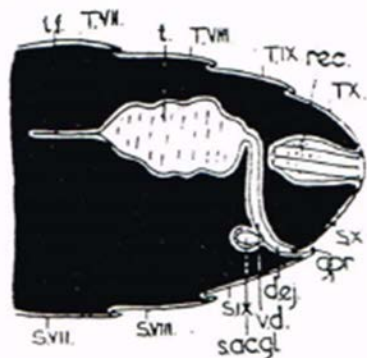


FIG. 60. – *Bellicositermes natalensis*, macho alado, corte sagital esquemático del abdomen. *tf*: ligamento suspensorio del testículo; *rec*: recto; *g.pr*: poro genital masculino; *dej*: canal eyaculador; *sac.gl*: sáculo de la glándula accesoria; *t*: testículo; *v.d*: canal deferente; *T.VII al T.X*: del 7mo al 10mo tergito; *S VII al S X*: del esternito VII al esternito X (según J. W. C. GEYER, 1951).

El gonoporo masculino se abre entre los 9no y 10mo esternitos. El pene no es más que una papila sobre la que se levanta el gonoporo (*Rotunditermes*, Holmgren, 1909; *Hodotermes*, *Bellicositermes*, Geyer, 1951; *Tenuirostritermes*, Weesner, 1955, y probablemente otras).

Geyer (1951), en la membrana ventral de los segmentos VIII y IX de Hodotermitidae, señala la existencia de pequeños escleritos que serían dos *basiválvulas*. Un médisternite secundario impar existe aparentemente en un gran número de especies.

Como en las hembras, los paraproctos portan un par de cercos que tienen desde 1 segmento hasta 8 (5 en *Zootermopsis*, 5 en *Stolotermes* y 7-8 en *Archotermopsis wroughtoni*).

III. – ABDOMEN DEL SOLDADO

(Fig. 61 a 64)

El abdomen de los soldados es muy similar a aquel de los imagos, de hecho, el número de tergitos y esternitos son los mismos.

En el caso de mastotermitidae, Termopsidae (Fig. 61) y Kalotermitidae, los sexos son reconocibles gracias a las formas y disposiciones diferentes de los esternitos de los segmentos 7mo, 8vo y 9no. En las hembras, los esternitos VIII y IX se encuentran ocultos por el esternito VII en placa genital (Fig. 58). Los trabajos relativos a los últimos segmentos abdominales de los soldados machos y hembras son inusuales. Los cercos y los stylos están presentes (Fig. 61, 62, 63).

En las *Mastotermes darwiniensis*, los soldados pueden ser o machos o hembras. Éstas últimas tienen sus esternitos abdominales VII, VIII y IX conformados de igual manera que en el imago hembra (Crampton, 1920; Geyer, 1951). Los esternitos abdominales de los soldados machos son muy similares a los de los imagos machos.

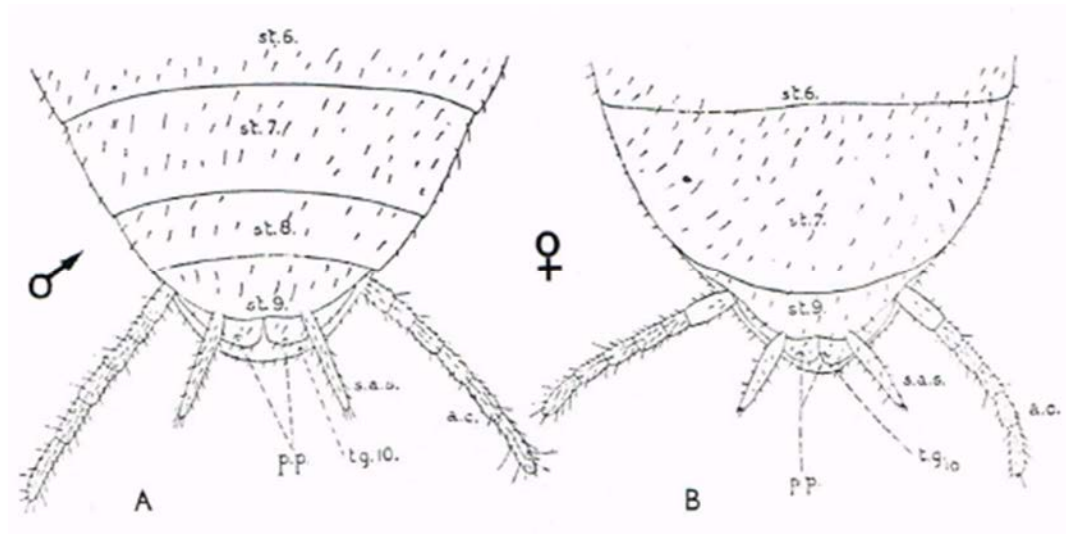


FIG. 61. – *Archotermopsis wroughtoni*, extremidad del abdomen, cara ventral. A: de soldado macho; B: de soldado hembra. st.6 – st.9: esternitos; a.c: cercos anales; p.p: placas podicales; s. a s.: stylos; tg.10: 10mo tergito (según A. P. IMMS, 1919).

Los soldados de Kalotermitidae pertenecen a los dos sexos y los podemos reconocer gracias al dimorfismo de los esternitos VII, VIII y IX. Geyer dio dos ejemplos: *Kalotermes durbanensis* y *Neotermes zuluensis* (Fig. 63). En el caso del primero, el borde posterior del VIII esternito en el macho es comparativamente rectilíneo, mientras que en la hembra está bastante emarginado y es membranoso en su región media. La incisura del borde posterior del IX esternito entre los dos stylos es más profunda en la hembra que en el macho. Asimismo, el VII esternito es ligeramente más grande en la hembra que en el macho. En el caso de las *Neotermes zuluensis*, el dimorfismo sexual de los soldados es del mismo tamaño (Fig. 63).

En las Rhinotermitidae, las condiciones cambian de una sub-familia a otra. Las Heterotermitidae (*Reticulitermes* y *Heterotermes*) poseen soldados de ambos sexos. En el caso de las Rhinotermitinae, los soldados grandes y pequeños son todos del sexo femenino (Renoux, 1976). Los esternitos son del tipo del imago hembra, pero menos acentuados en los pequeños soldados a comparación de los grandes. En los soldados grandes, la cámara genital se ha desarrollado bastante. El IX esternito no se divide en dos como en los imagos hembras, simplemente tiene una visible incisión.

Gupta (1960), en su monografía de *Anacanthotermes macrocephalus*, sostiene que el sexo de los soldados de esta especie no es reconocible. Sin embargo, esto es incorrecto. El autor hindú parece ignorar que todos los soldados de *Anacanthotermes* pertenecen al sexo masculino. Él mismo ofrece una figura (Fig. 64) que corresponde claramente a un soldado macho.

Geyer (1951), con respecto a *Hodotermes mossambicus*, escribió que los soldados de esta especie son algunos machos y algunos hembras, ¡pero los esternitos en ambos sexos son similares!

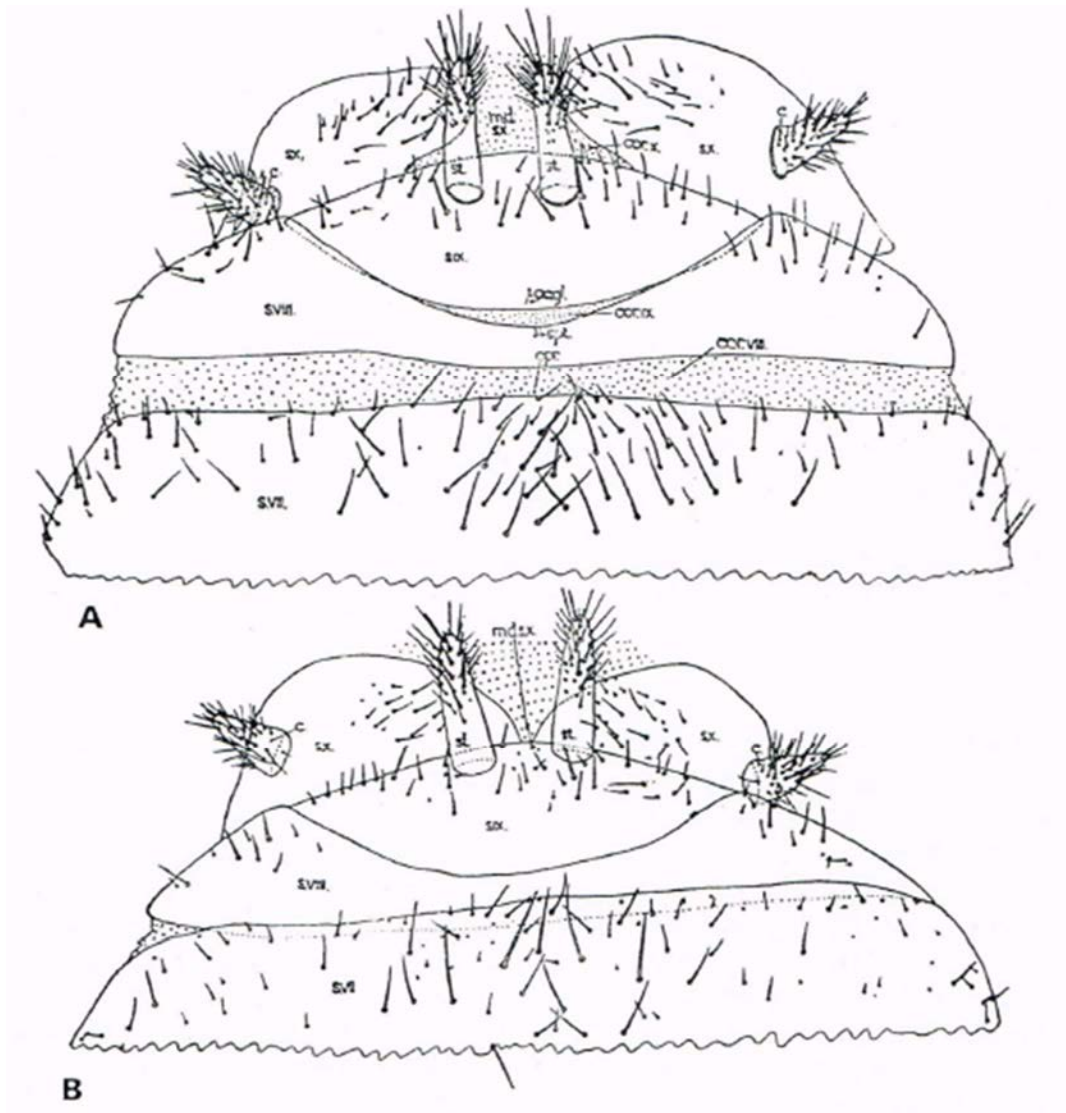


FIG. 62. – *Hodotermes mossambicus*, cara ventral de la extremidad posterior del abdomen. A: soldado macho; B: obrero macho. Las mismas letras que se encuentran en la figura 59 (según J. W. C. GEYER, 1951).

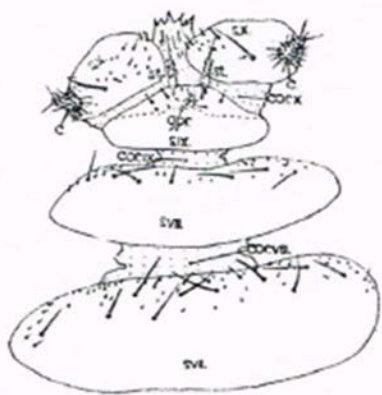


FIG. 63. – *Neotermes zuluensis*, cara ventral de la extremidad abdominal de un soldado macho. *Gpr*: poro genital; *cor*: cories; *c*: cercos; *st*: vestigio de los stylos; *vii a sx*: esternito (según J. W. C. GEYER, 1951).

He aquí algunos detalles: el esternito VIII en ambos sexos parece consistir de dos escleritos separados, ya que una profunda incisión posterior determina dos grandes lóbulos laterales. En realidad, tal como figuraba Geyer, este esternito es de una sola pieza y simplemente se ha restringido a su parte media (Fig. 62), además de pertenecer sin duda al tipo masculino. En la parte estrecha de este esternito, en el soldado hembra se abre un poro del canal de la espermateca y Geyer añade que un poro similar se encuentra en la misma posición, ¡pero en el soldado macho! Además, en el soldado hembra existe en la 8va membrana intersegmentaria (coria de Geyer) otro poro de donde parte un túbulo rudimentario, comparable (siempre según Geyer) con el oviducto común del imago hembra. Estas estructuras se encontrarían ausentes en el soldado macho. Geyer incluso escribe que la cámara genital es reducida y las glándulas accesorias, espermateca y oviducto común han conservado su individualidad y sus aberturas separadas.

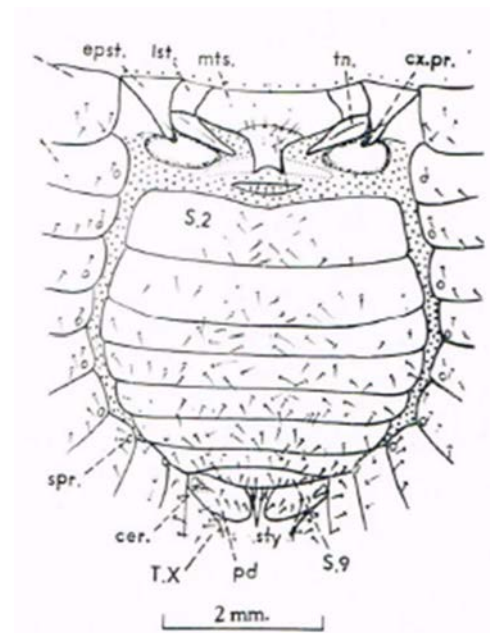


FIG. 64. - Cara ventral de un soldado macho de *Anacanthotermes macrocephalus*, metatórax y abdomen. *cer*: cerco; *cx.pr*: proceso coxal; *epst*: episterno; *lst*: lateroesternito; *mst*: metasterno; *pd*: periprocto; *S.2*: 2do esternito; *S.9*: 9no esternito; *spr*: stigmata; *sty*: stylo; *tn*: trocánter; *T.X*: 10mo tergito (según GUPTA, 1960).

Esta mezcla de caracteres masculinos (esternitos) y caracteres femeninos (abertura y oviducto rudimentarios) es un poco sorprendente. Es evidente que Geyer cometió un error al determinar esto. En efecto, en las *Anacanthotermes* y *Hodotermes*, los soldados pertenecen todos al sexo masculino (Clément, 1952; Luamba et coll., 1980).

En la familia de Termitidae, los esternitos abdominales tienen la misma forma y las mismas relaciones entre sí en todos los soldados, independientemente del sexo de origen (Noirot, 1955). En general, los esternitos están conformados de manera similar a los del imago macho (Fig. 66 de Geyer). Al parecer, la estructura masculina es la que se considera como el estado sexualmente neutro.

IV. – ABDOMEN DE LA OBRERA

Está construido como en el imago, presentando algunas diferentes en cuanto a los esternitos VII, VIII y IX, los cuales portan las características sexuales relativamente atenuadas (Fig. 65 y 66). Las obreras de Termitidae son todas similares y de una estructura parecida a la del macho (Fig. 67).

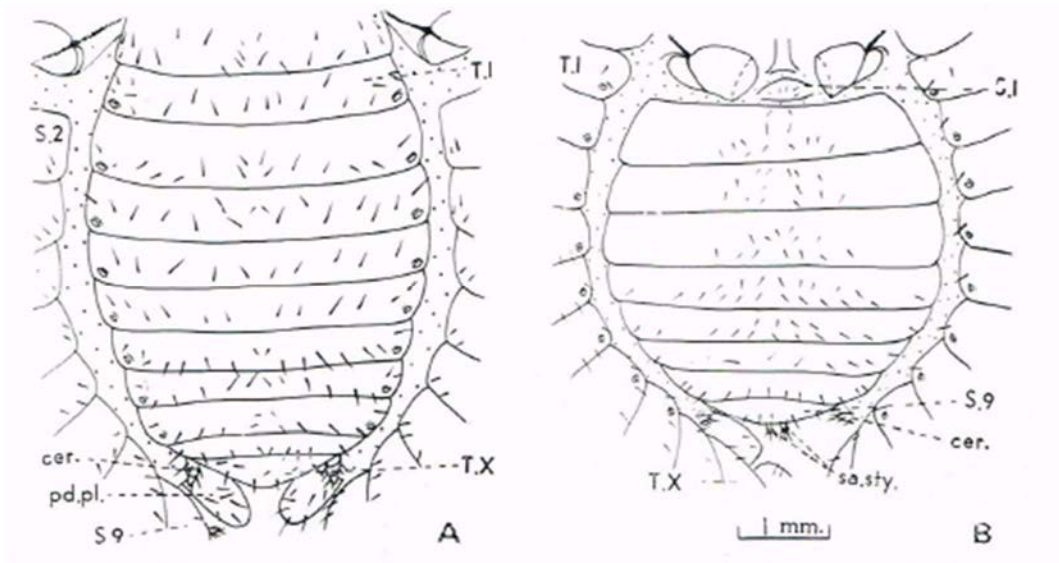


FIG. 65. – *Anacanthotermes macrocephalus*, abdomen de la obrera. A: vista dorsal; B: vista ventral. Las mismas letras que se encuentran en la figura 54 (según S. D. GUPTA, 1960).

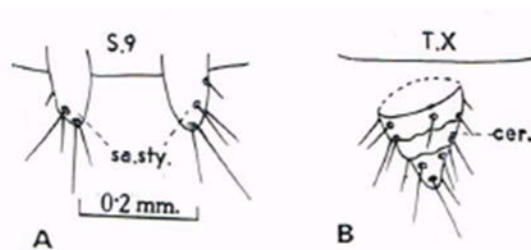


FIG. 66. – *Anacanthotermes macrocephalus*, obrera. A: stylos (sa.sty); B: cerco (cer); S.9: 9no esternito; T.X: 10mo tergito (según D. S. GUPTA, 1960).

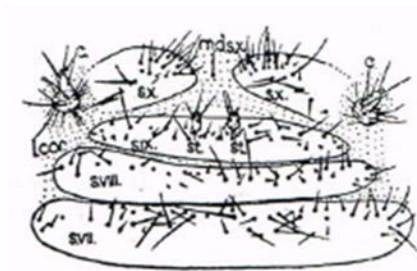


FIG. 67. – *Bellicositermes natalensis*, cara ventral de la extremidad abdominal de la obrera. Esternitos del VII al X. Las mismas letras que se encuentran en la figura 59 (según J. W. C. GEYER, 1951).

BIBLIOGRAFÍA

- AHMAD (M.), 1950. - The phylogeny of termite genera based on imago workers mandibles. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **95**, 37-86.
- AHRENS (W.), 1930. - Ueber die Körpergliederung, die Haut und die Tracheen-organe der Termitenkonigin. *Jena. Zeits. Naturwiss.*, **70**, 223-302.
- BASALINGAPPA (S.), 1967. - The developmental changes in the terminal abdominal segments in caste differentiation in six species of Termites. *J. am. Morph. Physio.*, **14**, 248-256.
- BASCH (S.), 1865. - Untersuchungen über das skelett und die Muskeln des Kopfes von *Termes fiavipes* Kollar. *Zeits. f. wiss. zool.*, **15**, 56-75.
- BITSCH (J.), 1973. - Morphologie de la tete des Insectes (Morfología de la cabeza de los insectos). In *Traité de Zoologie*, tome VI II, fasc. 1, 1-593, Masson, Paris.
- BITSCH (J.), 1979. - Morphologie abdominale des Insectes (Morfología abdominal de los insectos). In *Traité de Zoologie*, tome VIII, fasc. 2, 291 -578, Masson, Paris.
- BROWMAN (L. G.), 1935. - The chitinous structures in the posterior abdominal segments of certain female termites. *J. of Morph.*, **57**, 11 3-1 29.
- BUGNION (E.), 1914. - Les pièces buccales des *Eutermes* de Ceylan. *Ann. Soco Ent. Fr.*, **83**, 35 1-364.
- CAMPBELL (N. A.) y WATSON (J. A. L.), 1975. - A multivariate study of mandibular characters in fifth instar workers and nymphs of *Drepanotermes perniger* (Froggatt). *Insectes Sociaux (insectos sociales)*, **22**, 293-306.
- CIÉMENT (G.), 1953. - Sur la différenciation d'ovocytes dans les testicules des neutres d'*Anacanthotermes ochraceus* (Sobre la diferenciación de ovocitos en los testículos de los neutros de *Anacanthotermes ochraceus*). *C. R. A cad. Sci.*, Paris, **263**, 1095-1096.
- CRAMPTON (G. C.), 1920. - The terminal abdominal structures of the primitive Australian termite *Mastotermes danwiniensis* Frogg. *Trans. ent. Soc. London*, 137-195.
- CRAMPTON (G. C.), 1923 a. - A phylogenetic comparison of the maxillae throughout the orders of Insects. *J. New York Ent. Soc.*, **31**, 77-107.
- CRAMPTON (G. C.), 1923 b. - A comparison of the terminal abdominal structures of an adult alate female of the primitive Termite *Mastotermes danwiniensis* with those of the Roach *Periplanera americana*. *Bull. Brooklyn Ent. Soc.*, 18, 85-93.
- DELIGNE (J.), 1970. - *Recherches sur la transformation des jeunes en soldats dans la société de Termites (Insectes, Isopteres)*. (Investigaciones sobre la transformación de jóvenes en soldados en la sociedad de las termitas). Tesis Univ. libre Bruselas, 424 pág.
- DESNEUX (J.), 1904. - Isoptera, fam. Termitidae in P. WYSTMAN, *Genera Insectorum*, 25' fasc., 52 p.
- EMERSON (A. E.), 1965. - A review of the Mastotermitidae (Isoptera) including a new fossil genus from Brazil. *Amer. Mus. Novitates, N. Y*, n° 2236, 46 p.
- FUILER (CL), 1919. - The wing nervation and respiratory system of certain south African Termites. *Ann. Na tal. Mus.*, **4**, 19-102.
- FULLER (CL), 1924. - The thorax and abdomen of winged Termites. *Union south african Depart. Agric. Ent. Mem.*, **2**, 49-78.
- GEYER (J. W. C.), 1951. - The reproductive organs of certain Termites, with notes on the hermaphrodites of *Neotermes*. *Union south Africa Depart. Agric., Ent. Mem.*, **2**, 233 -325.
- GRASSÉ (P. P.), 1949. - Isopteros. In *Traité de Zoologie*, tomo IX, 408-544, Masson, Paris.
- GUPTA (S.D.), 1960 [1962]. - Morphology of the primitive termite, *Anacanthotermes macrocephalus* (Desneux) (Isoptera : Hodotermitidae). 1. External morphology of soldier caste. *Rec. Indian Mus.*, 58, 169-194. - 2. External morphology of the alate and worker castes. *Ibidem*, 195-222.

- HAGET (A.), 1977. - L'embryologie des Insectes (Embriología de los insectos): In *Traité de Zoologie*, tome VIII, fa sc. 5 B, 1-387, Masson, Paris.
- HEBERDEY (R. F.), 1931. - Zur Entwicklungsgeschichte, vergleichenden Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsausführewege der Insekten. *Zeits. Morph. Oek. Tiere*, **10**, 533-575.
- HOLMGREN (N.), 1909. - Termitenstudien. I. Anatomische Untersuchungen. *Kong. sv. Vet. Akad. Handl.*, **44**, 1-215.
- HOLMGREN (N.), 1911. - Termitenstudien. II. Systematik der Termiten. Die Familien Mastotermitidae, Protermitidae und Mesotermitidae. *Kong. sv. Vet. Akad. Handl.*, **46**, 1-86.
- HUDSON (G. B.), 1947. - Studies in the comparative anatomy and systematic importance of the hexapod tentorium. II. Dermaptera, Embioptera and Isoptera. *Journ. ent. Soc. south Africa*, **9**, 99-110.
- IMMS (A. D.), 1919. - On the structure and biology of *Archopherrillopsis*, together with description of new species of intestinal Protozoa and general observations on the Isoptera. *Philos. Trans. Roy. Soc.*, ser. B, **209**, 75-180.
- KALSHOVEN (L. G. E.), 1930. - De biologie van de djatitermiet (*Kalpterme tectonae* Damm). in verband met zijn bestrijding. *Meded. Instituut v. Plantenziekten*, **76**, 1-154.
- KRISHNA (K.), 1961. - A generic revision and phylogenetic study of the family Kalotermitidae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **122**, 303-408.
- KUSHWAHA (K. S.), 1956. - External morphology of the termite *Odontotermes obesus* (Rambur). Part. 1. Soldier. *Rec. Ind. Mus.*, **54**, 209-227.
- KUSHWAHA (K. S.), 1960. - *Idem*. Part. 2. Alate and worker. *Rec. Ind. Mus.*, **54**, 229-250.
- KUSHWAHA (K. S.), 1960. - External morphology of the termite *Odontotermes obesus* (Rambur). 3. Chaetotaxy of the soldier, worker and alate castes. *Rec. Ind. Mus.*, **58**, 71-114.
- KUSHWAHA (K. S.), 1962. - Taxonomic differentiation in three species of *Odontotermes* (Isoptera, Termitidae) as based on chaetotaxy. In *Termites in the humid tropics*, UNESCO, Paris, pag. 55-62.
- McKITTRICK (F. A.), 1964. - Evolutionary studies of cockroaches. *Cornwell Univ. Agric. Exp. State New York State college of Agric. Ithaca. N. Y. Mem.* **389**, 1-197.
- McKITTRICK (F. A.), 1965. - A contribution to the understanding of Cockroach-Termites affinities. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **58**, 18-22.
- McMAHAN (E. A.), 1959. - External sex characteristics of *Cryptotermes brevis* (Walker) and *Kalotermes immigrans* Snyder. *Proc. Hawaiian Entom. Soc.*, **17**, 270-272.
- MATHUR (R. N.) y CHHOTA (O. B.), 1959. - Revision of *Styloptotermes* Holm. and Holm. *Zool. Anz.*, **163**, 40-53.
- MATSUDA (R.), 1979. - Morphologie du thorax et des appendices thoraciques des Insectes (Morfología del tórax y de los apéndices torácicos de los insectos). In *Traité de Zoologie*, tomo VIII, fasc. 2, 1-289, Masson, Paris.
- MORGAN (F. D.), 1959. - The ecology and external morphology of *Stolotermes ruficeps* Brauer (Isoptera, Termitidae). *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, **86**, 155-196.
- NOIROT (CH.), 1955. - Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieures (Termitidae). (Investigaciones sobre el polimorfismo de las termitas superiores). *Ann. Sci. nat., Zool.*, 12vo ser., **17**, 399-595.
- PACKARD (A. S.), 1889. - Notes on the epipharynx and the epipharyngeal organs of taste in mandibulate Insectes. *Psyche*, **5**, 157-159.
- RENOUX (J.), 1976. - Le polymorphisme de *Schedorhinotermes lamanianus* (Sjöstedt) (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes Sociaux*, **23**, 279-494.
- ROONWAL (M. L.), 1955. - External genital of termites (Isoptera). *J. Zool. Soc. India*, **7**, 107-114.
- ROONWAL (M. L.) y CHHOTANY (O. B.), 1960. - The apical tibial spur formula in the termite genus *Coptotermes*. *J. Zool. Soc. India*, **11**, 125-132.

- ROONWAL (M. L.) y SEN-SARMA (P. K.), 1960. - Contributions to the systematics of oriental termites. *Indian Coun. agric. Res.*, Entomo. monogr. N° 1, 407 p.
- SA DS (W. A.), 1957. - The soldier mandibles of the Nasutitermitinae (Isopt.). *Insectes Sociaux*, **4**, 13-24.
- SILVESTRI (F.), 1902. - Einige Bemerkungen über den sogenannten Mikrothorax der Insekten. *Zool. Anz.*, **25**, 619-620.
- SNODGRASS (R. E.), 1935. - *Principles of insect morphology*. McGraw-Hill Book Co., N. Y. y Londres, 667 pág.
- SNODGRASS (R. E.), 1952. - *A textbook of arthropod anatomy*. Ithaca., N. Y. Cornell Publishing associates, 363 pág.
- SUMNER (E. C.), 1933. - The species of the termite genus *Zootermopsis* Emerson (= *Termopsis* Hagen). *Univ. California Publ. Ent.*, **6**, 197-230.
- TILLYARD (R. J.), 1931. - The wing nervation of the order Isoptera. 1. Introduction and the family Mastotermitidae. *Proc. Linn. Soc. New south Wales*, **56**, 371-390.
- VISHNOI (H. S.), 1958. - The structures, musculature and mechanism of the feeding apparatus of the various castes of the termite *Odontotermes obesus* (Ramb.). 1. Clypeo-labro. *J. Zool. Soc. India*, **8**, 1-18.
- VISHNOI (H. S.). 1962. - Musculature of a common Indian Termite *Odontotermes obesus* (Rambur) (Isoptera. Termitidae). *Bull. Ent.*, *Loyola College, Madras*, **3**, 13 -30.
- WALKER (E. M.), 1919. - The terminal abdominal structure of orthopteroid Insects: a phylogenetic study. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **12**, 267-316 y 1922, **15**, 1-88.
- WEESNER (F. M.), 1955. - The reproductive system of young primary reproductives of *Ternuirostritermes tenuirostris* (Desneux). *Insectos sociales*, **2**, 32 1-345.
-

CAPÍTULO IV

LOS TEGUMENTOS

Aunque su estructura sea un poco banal, los tegumentos de los isópteros y sus propiedades condicionan varias particularidades etológicas y ecológicas de estos insectos.

A pesar de la importancia de su papel, apenas si han llamado la atención de los anatomistas. Recientemente, un importante estudio de Bordereau (1979) ha llenado algunas lagunas en nuestro conocimiento. Aunque trata principalmente sobre los tegumentos de la reina fisogastría y aporta valiosos documentos sobre la estructura de las partes no afectadas por la fisogastría y, por lo tanto, esto definitivamente nos interesa.

La estructura de los tegumentos de las termitas es igual a la que se describe en otros insectos: un cimientado de células relativamente largas y anchas. También está la *epidermis*, la cual secreta una membrana o *cutícula* de constitución heterogénea (Fig. 68 y 69).

Es importante distinguir en los tegumentos las zonas endurecidas, rígidas o los *escleritos*, así como también las zonas flexibles y deformables. La cutícula de unos y otros no tiene la misma estructura.

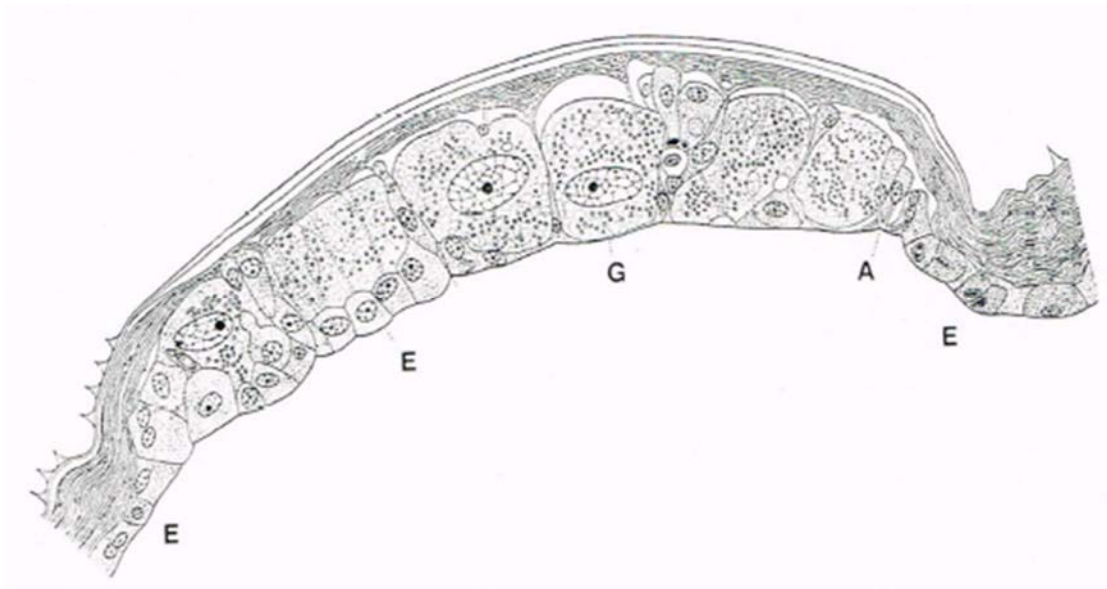


FIG. 68. – Corte longitudinal del epimerón mesotorácico de una reina neoténica anciana de *Reticulitermes lucifugus*. A: apodemas intercelulares; E: células epidérmicas; G: células glandulares, ¿estas células no constituyen una glándula de evaporación por canalículas intracuticulares? Un estudio con ayuda del microscopio electrónico nos dará la respuesta... (Según C. JUCCI, 1924).

LOS ESCLERITOS Y SU CUTÍCULA

La cutícula de estas regiones o *placas* comprende capas sucesivas, del exterior hacia el interior (Fig. 68 y 69). *A*: la *epicutícula*, que no tiene quitina y comprende una zona hecha de un pequeño número de laminillas superpuestas (5), una zona interna laminar en su superficie.

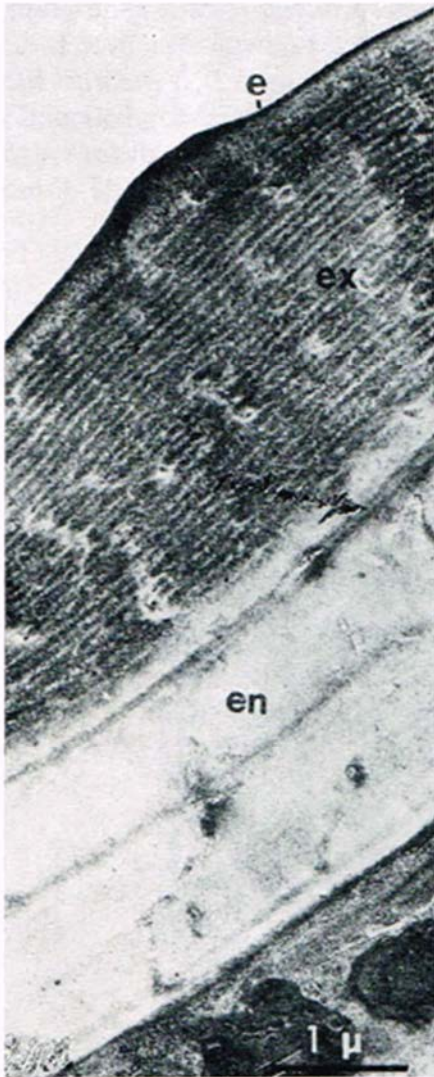


FIG. 69.

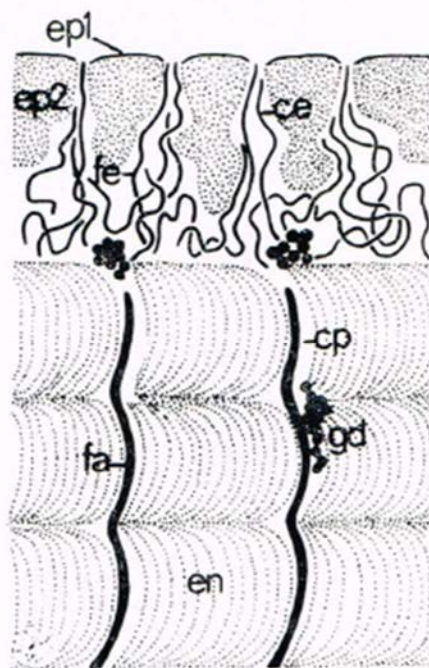


FIG. 70.

FIG. 69. – Corte a través de un esclerito tergal de una reina de *Cubitermes fungifaber* (x 15000). *e*: epicutícula; *en*: endocutícula; *ex*: exocutícula. En la exocutícula, las zonas claras corresponden a los canalículos (fotografía de C. BORDEREAU, 1979).

FIG. 70. – Esquema de la ultraestructura de la cutícula de *Kalotermes flavicollis*, región anterior de la glándula esternal. *ce*: canal epicuticular que contiene filamentos cerosos; *cp*: canal poraire; *ep1* y *ep2*: epicutículas externa e interna; *en*: endocutícula; *fa*: filamento axial en un canal poraire; *gd*: gránulos densos (según A. QUENNEDEY, 1978).

Se ha observado la estructura trilaminar de la epicutícula externa en la reina de las termitas. Sin embargo, no es seguro que sea algo fundamental. Según Delachambre (1970), la estructura pentaminar caracteriza a los insectos, por lo que es muy posible que las epicutículas trilaminares existan. Los canalículos atraviesan la epicutícula (canalículos *epicuticulares*), (Fig. 70). *B*: la *exocutícula* se forma antes de la muda, luego de la cual experimenta un endurecimiento. En las termitas es de color marrón. *C*: la *mesocutícula* es una zona superior de la endocutícula que parece escapar del curtido de proteínas. La disposición helicoidal de las fibrillas no se manifiesta. *D*: la *endocutícula* secretada, especialmente después de la muda, se compone de una sustancia fundamental en la cual se superponen camas (uniestratificadas) de fibrillas paralelas entre sí y muy cercanas las unas de las otras. Las fibrillas de una cama forman un ángulo de un valor constante con aquellas de las camas adyacentes.

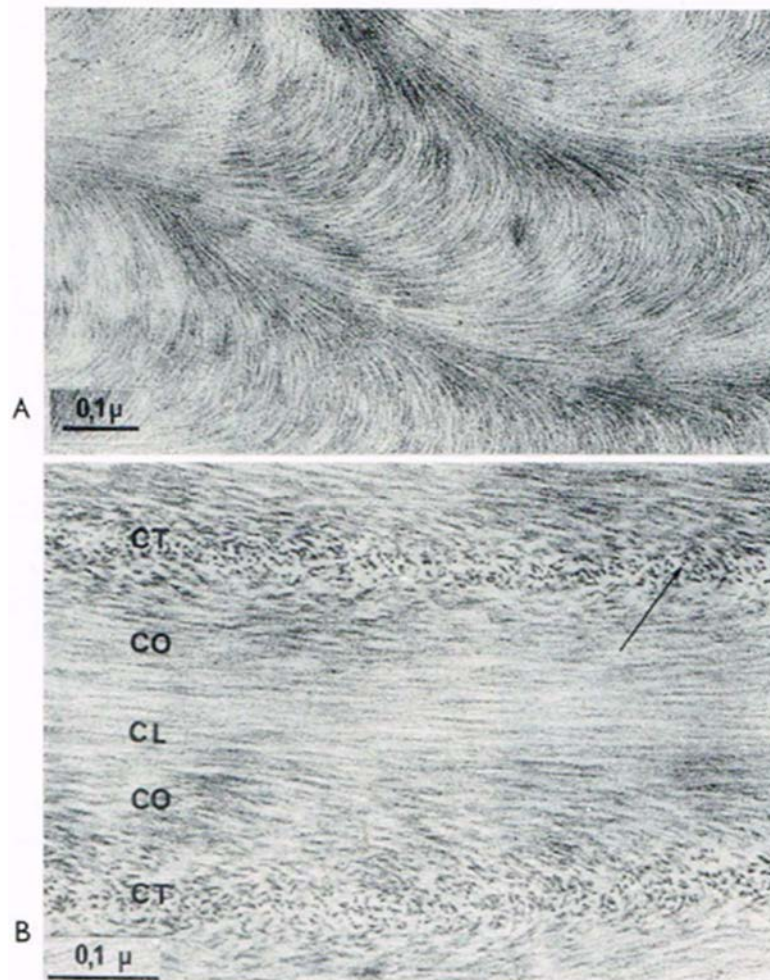


FIG. 71. – Corte a través de una membrana intertergal de *Cubitermes fungifaber*. *A*: endocutícula con fibrillas que dibujan arcos (x 120 000); *B*: corte perpendicular a la precedente (x 180 000). Los cambios en la orientación de las fibrillas son claros. *CT*: fibrillas cortadas transversalmente; *CO*: fibrillas cortadas de forma oblicua; *CL*: fibrillas longitudinales; la flecha indica la sección transversal de una fibrilla, (foto de C. BORDEREAU, 1979).

Para algunos autores, cada cama de fibrillas corresponde a una lámina. El desplazamiento angular de las fibrillas de una cama a otra resulta visible en los cortes de cutícula examinados bajo el microscopio en la forma de las clásicas imágenes de arcos y de madejas (Fig. 71).

Las fibrillas de la endocutícula, según la opinión común, son una especie de quitina (como se ha revelado en los diagramas de difracción de rayos X) incrustada en una sustancia fundamental de naturaleza proteica. Algunos autores cuestionan este concepto, ya que las fibrillas superan la cantidad de quitina revelada por el análisis químico. El debate sigue vigente.

Por debajo de la cutícula se sitúa una capa llamada sub-cutícula, cuya estructura varía considerablemente y es bastante imprecisa. De hecho, es la zona de conexión entre la cutícula y la epidermis subyacente. La *sub-cutícula* de los imagos puede alcanzar un espesor considerable de 3 a 4 μm . Comprende formaciones de apariencia filamentosa y anastomosada irregular en una sustancia fundamental. Es rica en mucopolisacáridos ácidos.

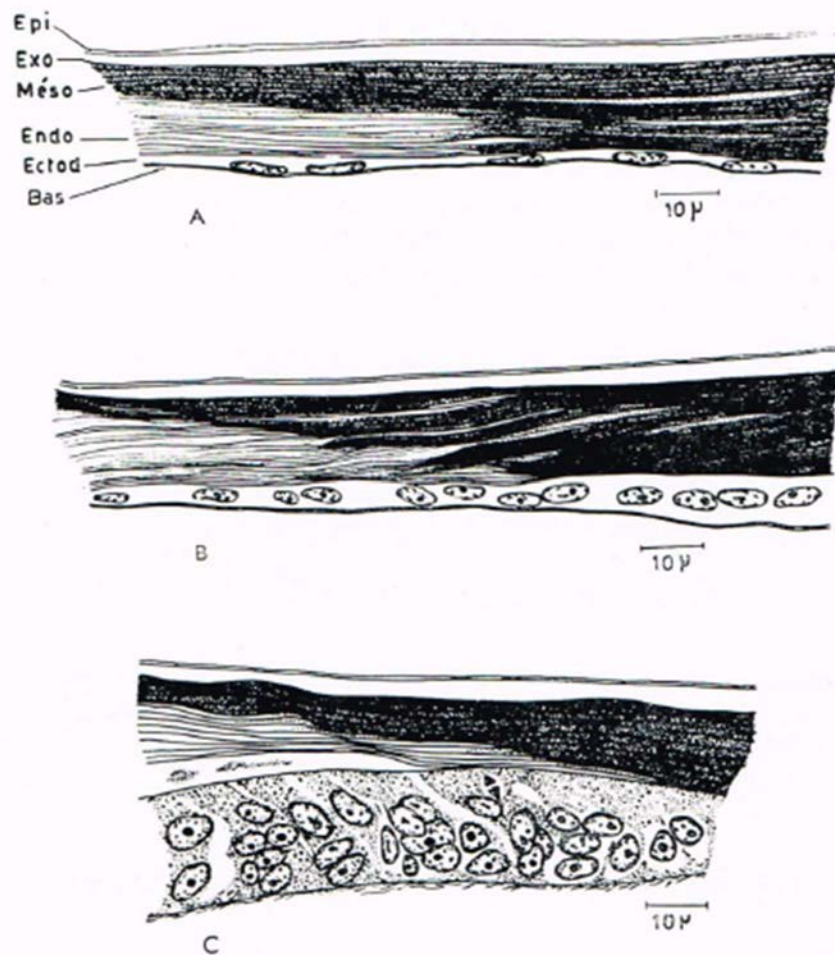


FIG. 72. – *Cubitermes heghi*, cortes parasagittales del tegumento mandibular debajo del diente apical. A: de una obrera activa; B: una obrera blanca del periodo B; A y C: de una obrera blanca del periodo B. *Ectod*: epidermis; *Bas*: basal; *Endo*: endocutícula; *Epi*: epicutícula; *Méso*: mesocutícula; *Exo*: exocutícula (según J. DELIGNE, 1970).

La cutícula de la reina tiene sus particularidades: la sub-cutícula es más gruesa en todas partes y parece tener un rol de apoyo.

Adicionalmente, en su estudio sobre las glándulas tegumentarias, Quennedey (1978) ha proporcionado información valiosa sobre la ultraestructura de los tegumentos de los isópteros. El resultado es que se corresponde a lo descrito por Locke (1961, 1974) en diversos insectos.

La cutícula que reviste la región anterior de la glándula frontal (Kennedy, 1978) en *Kaloterme flavicollis* sólo difiere de aquella que recubre el tegumento exterior más que en algunos detalles sin importancia (Fig. 70).

La cutícula es atravesada por numerosos canalículos, nombrados usualmente como *canales porales* (*canales cuticulares* de Bordereau, 1979).

Deligne (1970) ofreció información interesante sobre el tegumento de las mandíbulas. La cutícula muestra allí los componentes descritos por Locke (1964) en los Coleópteros, es decir: la epicutícula, exocutícula, mesocutícula y endocutícula (Fig. 72). La epicutícula, refringente, incolora o ámbar, posee un espesor de 0,3 μ m. La exocutícula, más refringente y amarilla, es más visible en las zonas que están más esclerificadas (12 μ m de espesor). La mesocutícula y la endocutícula poseen la estructura multilaminar clásica y están atravesadas por canales porales.

Ahrens (1930), en *Odontotermes redemanni*, describió los pliegues internos de la cutícula, a los cuales llamó apodemas intracelulares. Sobre estos apodemas se insertan las fibrillas que se prolongan a los músculos (Fig. 73).

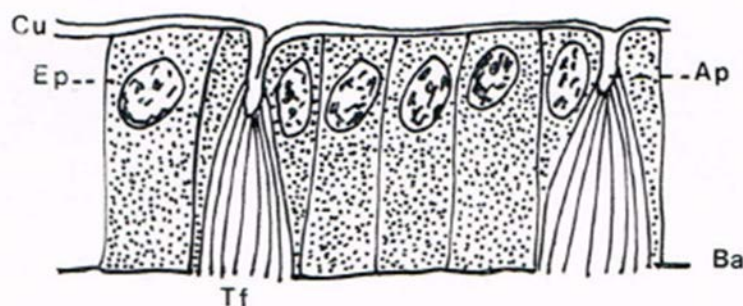


FIG. 73. – *Odontotermes redemanni*, corte esquemático del tegumento que muestra los apodemas intracelulares (Ap), (¿no son por lo general intercelulares? Cf. JUCCI, fig. 68), sobre las cuales se insertan las tonofibrillas (Tf) a partir del músculo. Cu: cutícula; Ba: basal de la epidermis; Ep: epidermis (según W. AHRENS, 1930, modificado).

LAS MEMBRANAS INTERESCLERITAS Y ARTICULARES

Su cutícula presenta la estructura anteriormente descrita, menos la exocutícula. Éstas experimentan modificaciones importantes, ya que la reina se vuelve fisogastría (véase el capítulo dedicado a este tema en el tomo II del presente Tratado).

EL EPITELIO EPIDÉRMICO

Por lo general está estratificado en un solo nivel, incluso en las mandíbulas (Deligne, 1970). Sus células son de un tipo bastante sencillo y no ameritan algún comentario en especial.

En la epidermis de algunas *Kalotermitidae* y *Rhinotermitidae*, se ve grandes células que no tienen relación con un canalícula evacuador y que han sido tomadas por los oenocitos. Sin embargo, Bordereau (1979) escribió que no habían oenocitos insertados en la epidermis en las *Cubitermes fungifaber* y *Bellicositermes subhyalinus*.

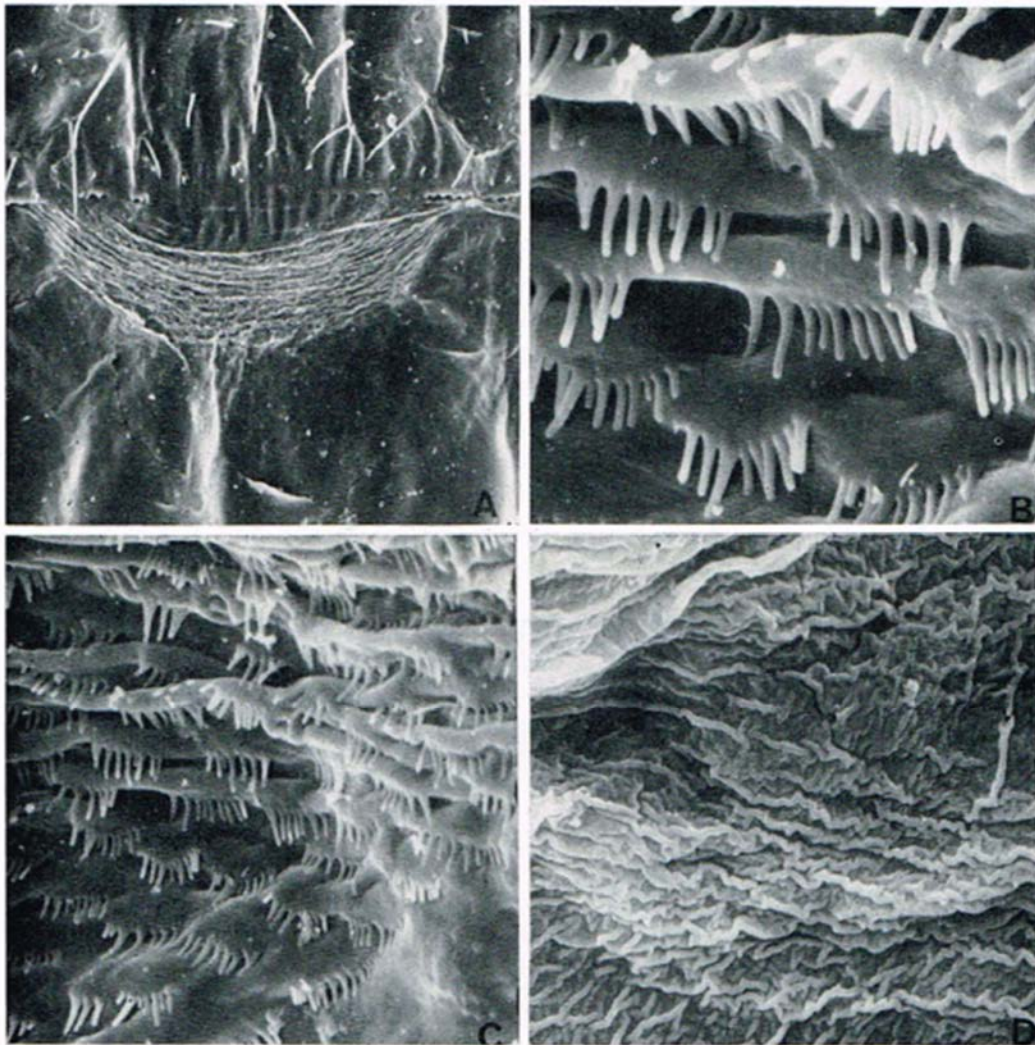


FIG. 74. – *Kalotermes flavicollis*, superficies de la zona correspondiente a la glándula esternal. A: 5to esternito de una alada hembra, ve se claramente el pliegue transversal; B: pliegue con sus “peines”; C: pliegues cuticulares en un alado macho; D: zona de la glándula esternal de un soldado, (fotografías de D. LEBRUN, 1971).

Según Ahrens (1930), la epidermis afecta dos aspectos distintos, los cuales son: En primer lugar, a nivel de las placas segmentarias marrones. Es rica en glándulas y afecta una estructura sincitial (algo que no confirma Jucci). En segundo lugar, a nivel de las membranas intersegmentarias. Las glándulas están completamente ausentes y la epidermis presenta su clásica estructura.

RELIEVE EXTERNO DE LA CUTÍCULA

Las imágenes de Lebrun (1971-1972) son muy instructivas, ya que han mostrado superficies cuticulares que rodean a las glándulas tergaes y esternales.

En el caso de la glándula esternal de *Kaloterme flavicollis*, la microscopía ha revelado la existencia de pliegues cuticulares transversales bien marcados que simulan las escalas y están bordeados de proyecciones que se asemejan a los dientes de un peine (Fig. 74). En el caso de los soldados, el relieve es más simple, puesto que está hecho de pliegues sinuosos, poco prominentes y no bordeados. En cuanto a las *Reticulitermes lucifugus*, el aspecto es claramente diferentes, ya que los pliegues cuticulares están menos marcados y son reemplazados por pequeñas escamas que parten de 1 o 6 salientes digitiformes relativamente largas (escala de pectinas de Lebrun). La superficie glandular-esternal posterior no parta escalar, pero está llena de poros glandulares (Fig. 75).

La cutícula de los tergitos que cubre las glándulas tergaes de *Kaloterme flavicollis* está adornada con las proyecciones de las escamas dispuestas en líneas transversales (Lebrun, 1971) y es portadora de dentículos relativamente largos cuyos números vándo del 1 al 5 o 6 (Fig. 76). Las cerdas no articuladas con soporte se observan aquí y allá, pero no son sensilias. También se señala a las extrañas cerdas bífidas, bifurcaciones que Geyer (1951) describió en *Bellicositermes natalensis* (Fig. 77 A) y las cerdas espatuladas de *spatulitermes* descritas por Coaton (1971), (Fig. 77 B).

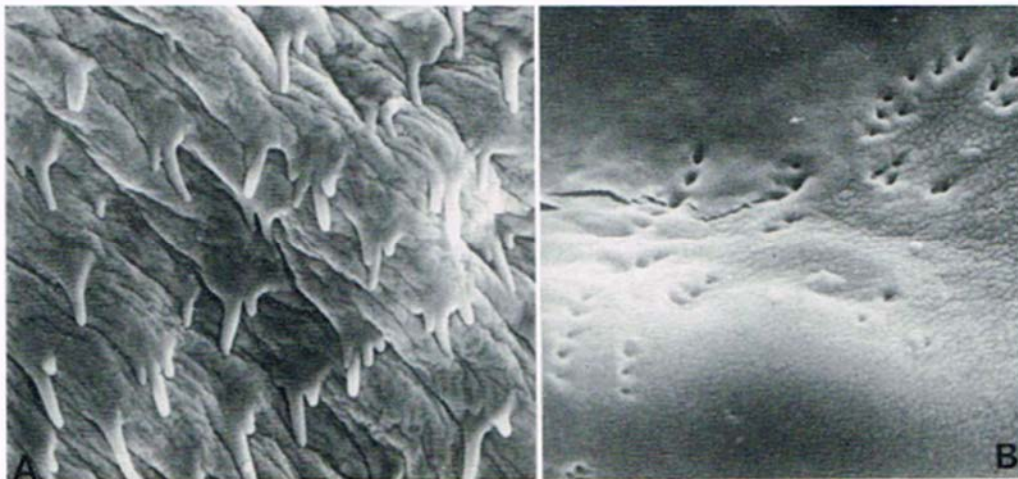


FIG. 75. – *Reticulitermes lucifugus*. A: zona cuticular anterior de la glándula esternal de un alado macho; B: zona cuticular posterior de la glándula esternal de un alado macho, llena de poros glandulares (x 4000, fotografías de D. LEBRUN, 1972).

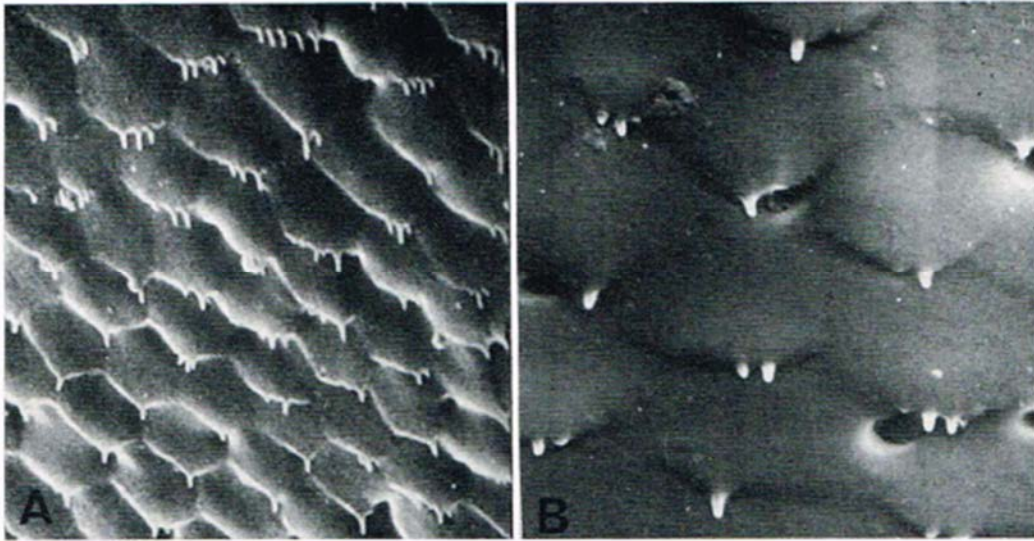


FIG. 76. – *Kalotermes flavicollis*. A: zona tergal glandular B. Id: de un macho con grandes perforaciones cuticulares (x 2400, fotografías de D. LEBRUN).

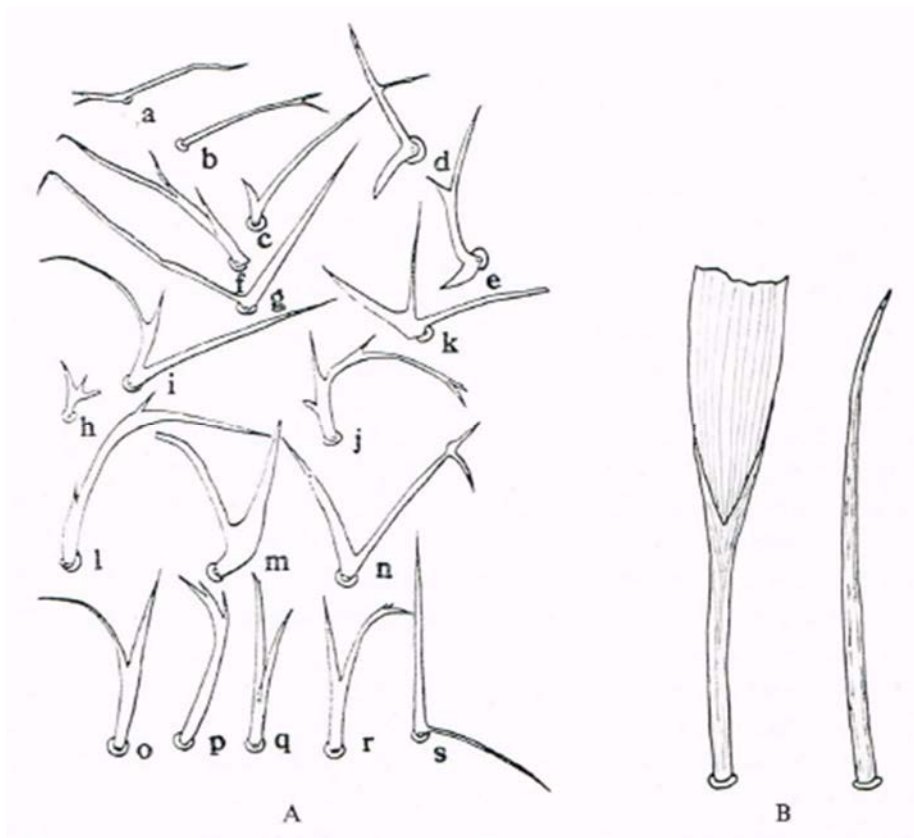


FIG. 77. – A: cerdas bífidas, bifurcadas, de *Bellicositermes natalensis* (según J. W. C. GEYER, 1951); B: cerda espatulada vista de cara y de perfil de *Spatulitermes coolingi* (Nasutitermitinae de África austral). Estas cerdas se distribuyen en los segmentos del 3 al 5 de las antenas, el rostro y la faz dorsal de la cabeza. Su densidad máxima es sobre el rostro (según W. G. H. COATON, 1971).

De hecho, en las obreras, larvas y sexuales funcionales relativamente fisogastros, los tegumentos blandos cubren la mayor parte del cuerpo. Permiten que el agua dentro del insecto salga al exterior, por esta razón las termitas mueren bastante rápido de sequedad al estar expuestas al aire libre y seco.

Escapan de la muerte gracias a su confinamiento en lugares húmedos (madera, tierra, etc.). Sus relaciones con la capa freática (véase Tomo II, capítulo “*Las termitas y el agua*”), la arquitectura de su nido, el transporte del agua y el riego les permiten escapar de la desecación.

LOS TEGUMENTOS DE LAS DIFERENTES CASTAS

Los tegumentos de los imagos están esclerotizados, son flexibles pero resistentes y pigmentados y su color varía del ocre claro al marrón oscuro y tal vez hasta al negro puro. El pigmento dominante parece ser la melanina. Los tegumentos de las larvas, los del abdomen de las obreras y de los soldados son flexibles y pertenecen al tipo suave definido por Welinder (1975). Aquellos del abdomen de algunos soldados (*Macrotermes*, por ejemplo) son intermedios, es decir, están entre el tipo suave y el tipo duro. Los tegumentos flexibles son generalmente delgados o muy delgados (10 μm en promedio).

En la endocutícula de la reina fisogastria de *Odontotermes obesus* (Varman, 1980) se ha detectado resilina, una proteína dotada de gran elasticidad.

La cápsula cefálica y el tórax están revestidos por un tegumento duro o muy duro que hace contraste con aquel delgado y flexible del abdomen.

Según Bordereau (1967, 1968), hemos de distinguir en los imagos de Termitidae a dos tipos de membranas intersegmentarias (Fig. 78 A y B).

En el caso de *Cubitermes fungifaber*, las del imago macho presenta un solo tipo de pliegues, pocos y distanciados entre sí. Aquellas del imago hembra presentan dos tipos de pliegues, algunos amplios y otros muy delgados y estrechos. Éstos abarcan la epicutícula y la exocutícula. Bordereau ha calculado que por “el simple despliegue de la epicutícula de las nuevas membranas intertergales, el abdomen de la alada hembra podría duplicar su tamaño”. En cierto modo, un dispositivo como este profetiza la fisogastria. Este dimorfismo sexual existe también en *Eutermellus convergens* y *Cephalotermes rectangularis*. Por otro lado, no se encuentra en *Allognathotermes hypogaeus*, *Amitermes evuncifer* y las *Macrotermitinae*.

Las membranas pleurales de *Cubitermes fungifaber* presentan un dimorfismo sexual acentuado (Fig. 78 B y C). Aquellas de los imagos machos están finamente plegadas en sentido longitudinal presentando grandes cerdas articuladas junto con la pared a través de una pequeña depresión que sirve de inserción. En la línea hecha de pliegues se destacan numerosos microtricos (8-10 μm de largo). En el imago hembra, las cerdas largas como las del macho (70-90 μm de largo) son muy numerosas, al punto de oscurecer la superficie subyacente. Según las microfotografías que nos ofrece Bordereau, estas cerdas no son atravesadas en su cima, por lo que no son adenotricos. Los microtricos se encuentran ausentes.

Se ha observado el mismo dimorfismo en *Allognathotermes hypogeus*, *Eutermellus convergens*, *Cephalotermes rectangularis* y *Amitermes evuncifer*. Al parecer no se encuentra en las Macrotermitinae.

Hay un capítulo dedicado al caso de las reinas “fisogastrias” en el tomo II. Los faneras, como en otros insectos, consisten principalmente de grandes pelos sensoriales y han sido estudiadas en el capítulo “Órganos de los sentidos” en la página 150 de este tomo.

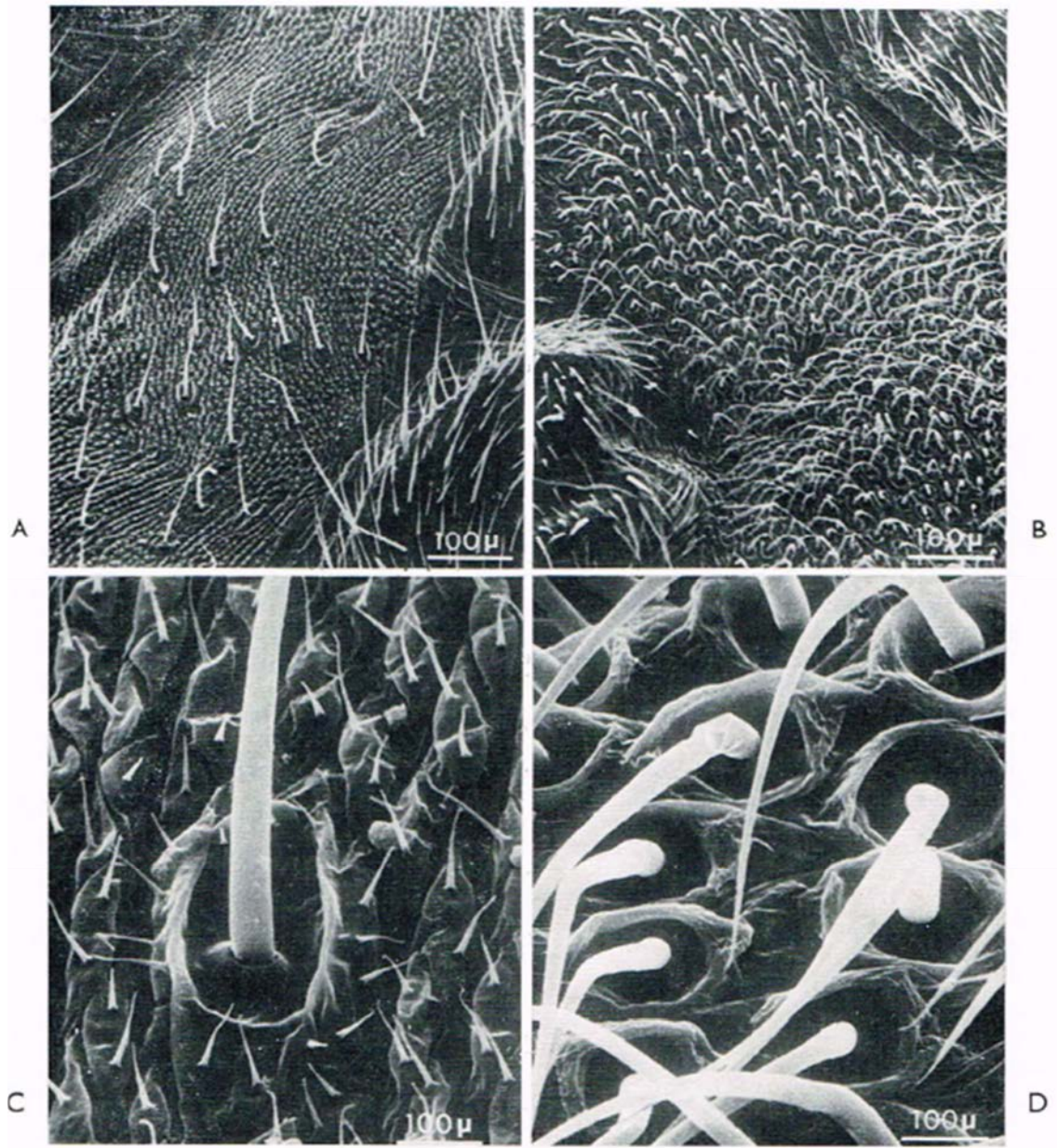


FIG. 78. – Dimorfismo sexual de las membranas pleurales en los imagos de *Cubitermes ungifaber*. A: macho, membrana pleural finalmente arrugada y concurrida de grandes cerdas; B: hembra, grandes cerdas muy numerosas; C: macho, gran cerda de la membrana pleural y numerosos microtricos; D: hembra, las cerdas grandes se presentan solas (fotografías de C. BORDEREAU, 1979).

BIBLIOGRAFÍA

- AHRENS (W.), 1930. - Ueber die Körpergliederung, die Haut und die Tracheenorgane der Termitenkönigin. *Jenaisch. Zeits. Naturw.*, **64**, 449-536.
- BORDEREAU (C.), 1968. - Étude au microscope électronique a balayage des membranes intersegmentaires et pleurales chez les images de Termites supérieurs. (Estudio en microscopio electrónico de las membranas intersegmentarias y pleurales en las imágenes de termitas superiores) *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **267**, 1972- 1975.
- BORDEREAU (C.), 1979. - *La cuticule de la reine de Terme. Ultrastructure, composition chimique étude de sa croissance en l'absence de mue.* (La cutícula de la reina de las termitas. Ultraestructura y composición química). These Sci. Universidad de Dijon, 252 pág.
- BORDEREAU (C.) et ANDERSEN (S. O.), 1978. - Structural cuticular proteins in Termite queen. *Comp. Bioch. Physiol.*, **60 B**, 251 -256.
- BROSSUT (R.), 1973. - Évolution du système glandulaire exocrine, céphalique des Blattaria et des Isoptera. (Evolución del sistema glandular exocrino de las Blattaria y las Isoptera). *Int. 1. Insect. Morph. Embryol.*, **2**, 35 -54.
- DELIGNE (J.), 1970. - *Recherches sur la transformation des jeunes en soldats dans la société de Termites (Insectes Isopteres).* (Investigaciones sobre la transformación de jóvenes en soldados en la sociedad de las termitas). These Sci. Universidad libre de Bruselas. 331 pág. 171 fig.
- DELIGNE (J.), 1972. - Recherche sur le tégument des Termites a l'aide du microscope électronique. (Investigación sobre el tegumento de las termitas con ayuda de un microscopio electrónico) *Ann. Soc. roy. zool. Belgique*, **102**, 261 -263.
- DELIGNE (J.), 1973. - Observations au microscope électronique d'un nouveau système glandulaire chez les Termites. (Observaciones en el microscopio de un nuevo sistema glandular en termitas). *Proc. VII Congr. IUSSI*, Londres, 85-87.
- GEYER (J. W. C.), 1951. - The reproductive organs of certain Termites with notes on the hermaphrodites of *Neotermes*. *Ent. Memoirs*, Pretoria, **2**, 23 1-325.
- LEBRUN (D.), 1971 a. - Glandes tergaes et surfaces cuticulaires correspondantes chez le Terme a cou jaune, *Calotermes flavicollis*. (Glándulas tergaes y superficies cuticulares correspondientes a la termita de cuello amarillo). *Fabr. C. R. Acad. Sci.*, Paris, **272**, 3 162-3164.
- LEBRUN (D.), 1971 b. - Différenciation cuticulaire au niveau de la glande sternale de *Calotermes flavicollis*. (Diferenciación cuticular a nivel de la glándula esternal). *Fabr. C. R. Acad. Sci.*, Paris, **273**, 959-961.
- LEBRUN (D.), 1972. - Organisation cuticulaire propre aux régions antérieure et postérieure de la glande sternale des Termites du genre *Reticulitermes*. (Organización cuticular propia de las regiones anterior y posterior de la glándula esternal). *Holmgren. C. R. Acad. Sci.*, Paris, **275**, 779-781.
- QUENNEDEY (A.), 1978. - *Les glandes exocrines des Termites. Ultrastructure comparée des glandes sternales et frontales.* (Glándulas exocrinas de termitas. Ultraestructura comparada). Tesis doctoral en ciencias, Univ. de Dijon. 254 pág.
- QUENNEDEY (A.) y NOIROT (CH.), 1968. - Estérase cuticulaire dans la glande sternale de *Calotermes flavicollis*. (Esterasa cuticular en la glándula esternal). Estudio histoquímico. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **266**, 2456-2458.
- VARMA (A. R.), 1980. - Resilin in the cuticle of physogastric queen termites. *Experientia*, **36**, 564.
- WASMANN (E.), 1910. - Nils Holmgren's neue Termitenstudien und seine Exsudattheorie. *Biolog. Centralblatt*, **30**, 303-310.

CAPÍTULO V

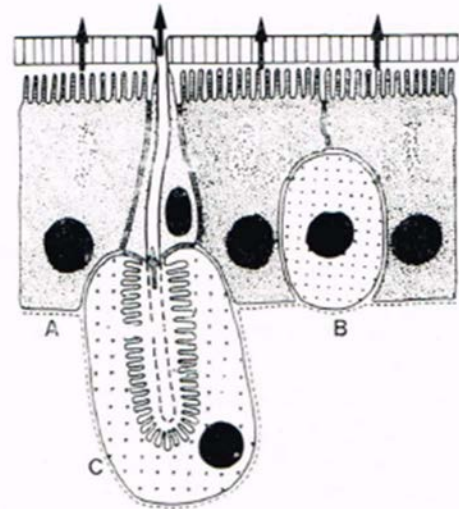
LAS GLÁNDULAS TEGUMENTARIAS

Las glándulas tegumentarias de los isópteros están clasificadas en varias clases.

I. – GLÁNDULAS UNICELULARES

Están dispersas con amplitud en todas las partes del tegumento. Son más abundantes en los apéndices bucales, incluidos los palpos maxilares. Pertenecen a dos clases típicas (Grassé, 1975): *A*: células que entran en contacto con la cutícula y vierten su secreción directamente al exterior a través de dicha cutícula perforada o no perforada (Fig. 79, 1); *B*: célula secretora alejada de la cutícula (Fig. 79, 2), sus secreciones también atraviesan la cutícula luego de transmitirse a las células del tipo anterior; *C*: células con un almacén y un canalículo excretor que se abre al exterior a través de un poro (4-5 μm), (Fig. 79, 3).

FIG. 79. – Células glandulares del tegumento, esquema. *A*: célula de tipo 1; *B*: célula de tipo 2; *C*: célula de tipo 3. Las flechas indican los puntos de salida de las secreciones (según A. QUENNEDEY, 1978).



Deligne (1973) descubrió en el tegumento cefálico de muchos Nasutitermitinae la existencia de cientos de poros glandulares de diámetro pequeño (5 µm). Cada poro corresponde a una célula, además que estos poros son particularmente numerosos en el rostro. Estos campos glandulares en el rostro han sido encontrados en Nasutermítinae (*Velocitermes*, *Tenuirostritermes*, *Nasutermítitermes*, *Trinervitermes*) y en Paracornitermes (*Eutermellus*, *Verrucositermes*, *Spatulitermes*). Aparentemente, no se hallan presentes en las Nasutermítinae que están consideradas como primitivas. Asimismo, en los géneros *Subulitermes* y *Nasutitermes* también se haya ausente en la mayoría de especies.

Las glándulas análogas fueron examinadas con un microscopio electrónico por Quennedey (1978) en *Cubitermes fungifaber*. Incluyen un depósito celular, coronado por un canalículo celular que se abre hacia el exterior a través de un poro. Principalmente se encuentran ubicadas en las proximidades de la fontanela. Aún ignoramos cuál es su función.

II. – GLÁNDULAS PLURICELULARES

Las glándulas tegumentarias pluricelulares pertenecen a categorías bien definidas, las cuales son: las glándulas frontales, las glándulas tergaes y las glándulas esternales.

A. GLÁNDULA FRONTAL

Esta glándula es propia de los isópteros que pertenecen a las familias de Rhinotermitidae y de Termitidae. Existe en las tres castas, pero está prácticamente obsoleto en los imagos y obreras. Por el contrario, alcanza su máximo desarrollo en los soldados, donde puede crecer hasta ser enorme en algunas especies.

La glándula frontal de los soldados ha sido estudiada recientemente. Daremos aquí la descripción de los casos que han sido mejor estudiados.

LOS DIFERENTES TIPOS

Heterotermitinae (Fig. 80 y 81). En el imago de *Reticulitermes lucifugus* (Fig. 80), es una glándula sacciforme con una pared secretora uniestratificada (Feytaud, 1912). En el caso de la obrera, esta glándula se reduce a una serie de células glandulares. En los soldados, ésta es mucho más grande y se extiende hasta la parte trasera del protórax. El poro frontal o *fontanela* mide quince micras (Fig. 81 de Quennedey). Asimismo, la pared del saco glándulas está compuesto de células del mismo tipo (tipo 1 de Quennedey), (Fig. 81). Su cara interna está completamente cubierta de microvellosidades, bajo la cutícula que

recubre la cavidad de la glándula, y su citoplasma se distingue por la abundancia de microtúbulos (Fig. 81). Hacia el poro frontal, el epitelio es más grueso junto con algunos depósitos celulares y canalículos (tipo III de Quennedy).

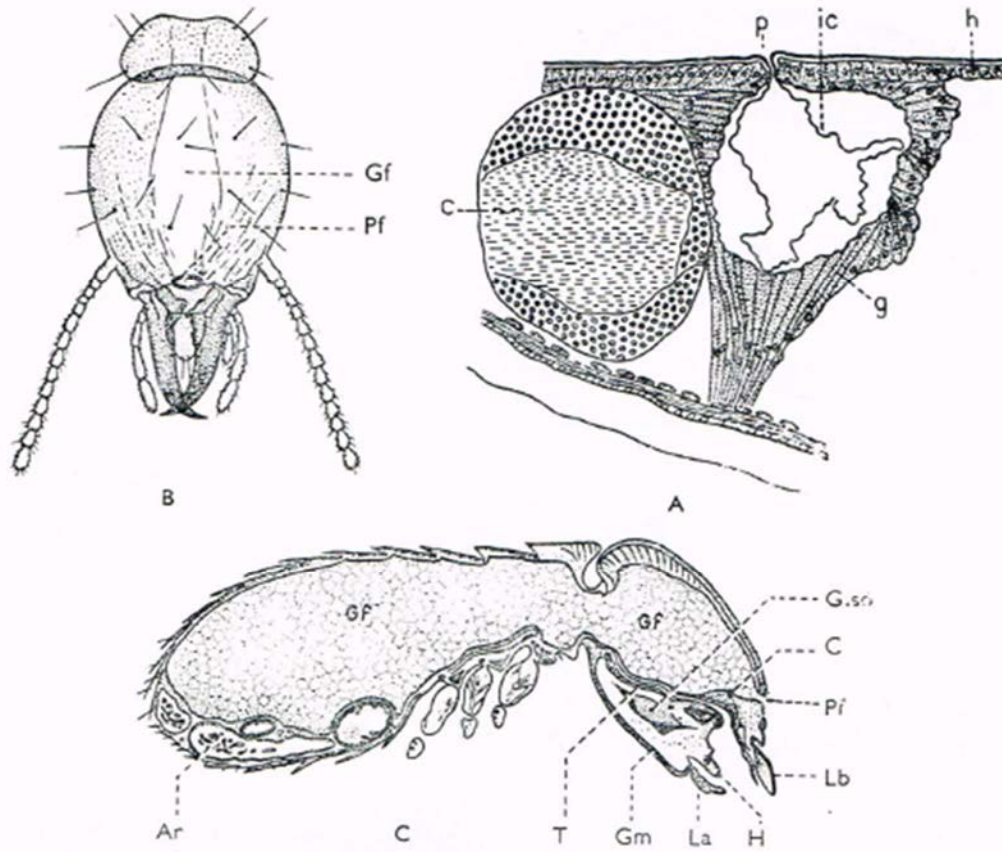


FIG. 80. – A: glándula frontal del imago de *Reticulitermes lucifugus*, en corte sagital. C: cabeza; g: células glandurales; ic: células glandulares que flotan en la cavidad; p: poro excretor; h: hipodermis (según J. FEYTEAUD, 1912). B: cabeza de soldado de *Coptotermes travians*, la glándula frontal: se ve Gf por transparencia; Pf: poro frontal. C: *C. travians*, corte sagital simplificado. Ar: vientre rectal con simbioses; C: cabeza; Gf: glándula frontal; Gm: gulamentum; G so: ganglios sub-esofágicos; H: hipofaringe; La: labium; Lb: labro; Pf: poro frontal; T: tentorio (según E. BUGNEON y P. POPOV, 1910).

Psammotermatinae (fig. 82 y 83). – La glándula frontal presenta la misma estructura en los soldados grandes y pequeños. El saco glandular posee una pared muy delgada hecha de células de tipo I, las cuales están fuertemente unidas las unas a las otras por sus caras laterales. La figura 83 nos muestra de forma esquemática una idea de su funcionamiento. Asimismo, su cara interna no posee microvellosidades. La cutícula se reduce a la epicutícula externa y el producto de las secreciones la atraviesa (fig. 83).

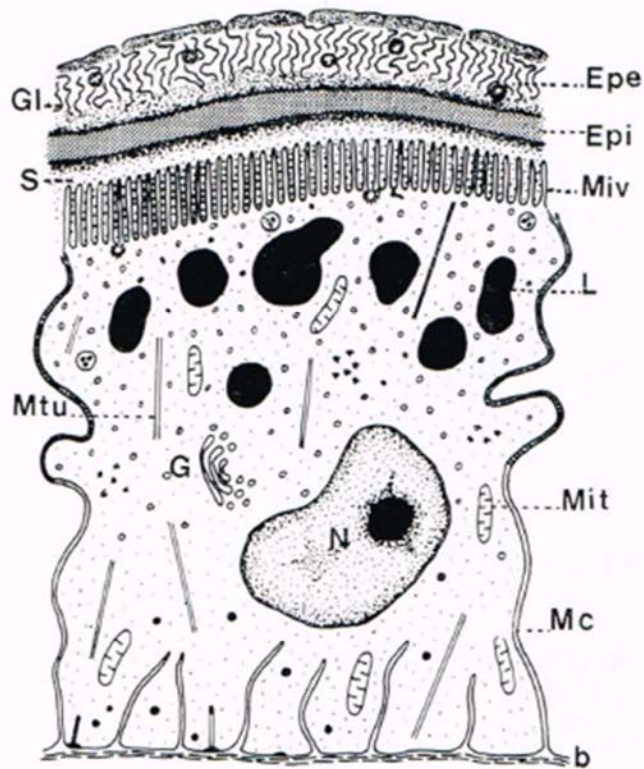
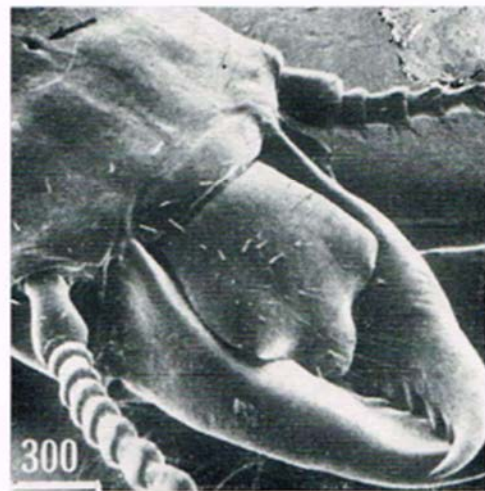


FIG. 81. Diagrama de una célula de la glándula frontal de *Reticulitermes santonensis*. Mc: citomembrana; Epe: epicutícula externa con canalículos y poros; Epi: epicutícula interna; Gl: glóbulo heterogéneo (¿grano de secreción?); L: gotas lipídicas; Mit: mitocondria; G: dictiosoma (aparato de Golgi); Mtu: microtúbulos, secciones longitudinal y transversal; Miv: microvellosidades; S: secreción glandular; N: núcleo; b: membrana basal (según A. QUENNEDEY, 1978).

FIG. 82. – *Psammodermes hybostoma*, parte anterior de la cabeza de un soldado. Una flecha indica el poro frontal (fotografía de A. QUENNEDEY, 1978).



Rhinotermitinae (fig. 84, 85 y 86). – Los soldados de *Schedorhinotermes* han sido objeto de estudios concienzudos (Renoux, 1976; Quennedy, 1918). Su glándula frontal es tan voluminosa que se extiende hacia la parte posterior en el abdomen, donde empuja las vísceras hacia la extremidad posterior (fig. 84).

Su pared se compone de células tipo I (fig. 85) con una gran cantidad de microvellosidades. Son ricas en rosetas de glucógeno y contienen glóbulos que poseen una estructura mieloide. La cutícula se encuentra bastante modificada, tanto que se ha alejado mucho de la fontanela. Comprende una mesocutícula con cavidades y una epicutícula la recubre (fig. 85).

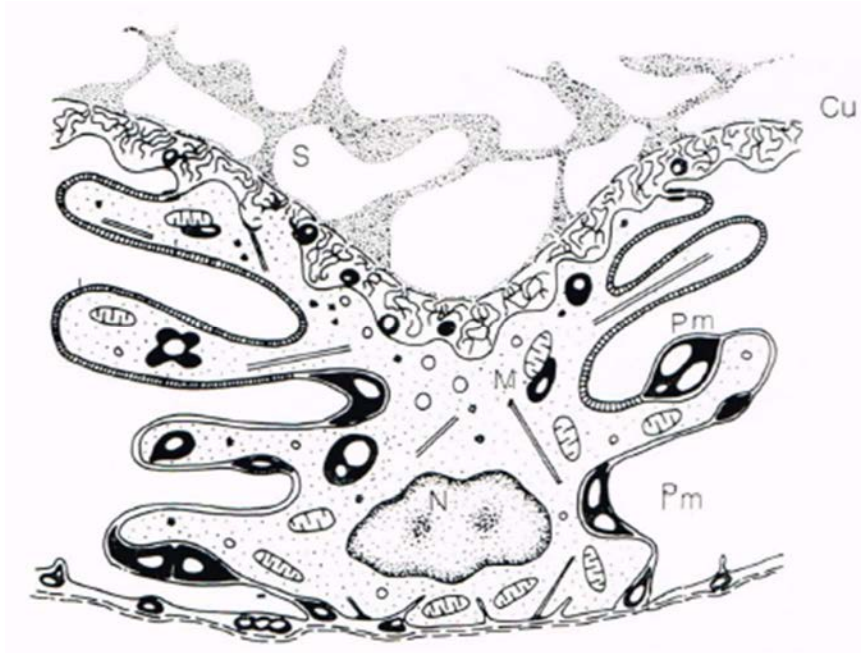


FIG. 83. – Diagrama de una célula de la glándula frontal de un soldado de *Psammotermes hybostoma*. Las sinuosidades de las paredes laterales que forman los lóbulos aseguran la unión de las células entre sí. Según QUENNEDEY, los materiales precursores (*Pm*) de la secreción provienen de la sangre y penetran en los espacios intercelulares y en la célula, donde se asocian a las mitocondrias (*M*). *Cu*: cutícula reducida a la epicutícula y que contiene glóbulos de la secreción; *N*: núcleo; *S*: secreción en el saco glandular (según QUENNEDEY, 1978).



FIG. 84. – *Schedorhinotermes lamanianus*, corte sagital de un soldado grande. *a*: ano; *c*: cerebro; *gf*: glándula frontal; *l*: labro; *pa*: vientre rectal; *pf*: poro frontal (según J. RENOUX, 1976).

Aunque la estructura de la glándula frontal de las Rhinotermitinae con excepción de *Schedorhinotermes* no sea conocida, podemos hablar de su polimorfismo en cuanto a que, en ciertas especies, los soldados grandes y pequeños se diferencian por la forma de sus cabezas y más precisamente por el clipeo-labro. El caso extremo es el de *Rhinotermes marginalis* (*B* y *F*, fig. 86). El soldado grande posee una cabeza globular que mide 3mm de largo aproximadamente y sus mandíbulas son potentes y curvas como ganchos. El poro frontal se encuentra encima del alargado clipeo-labro, el cual porta en su borde terminal una superficie parecida a una brocha de cerdas espatuladas (20 μ m de largo).

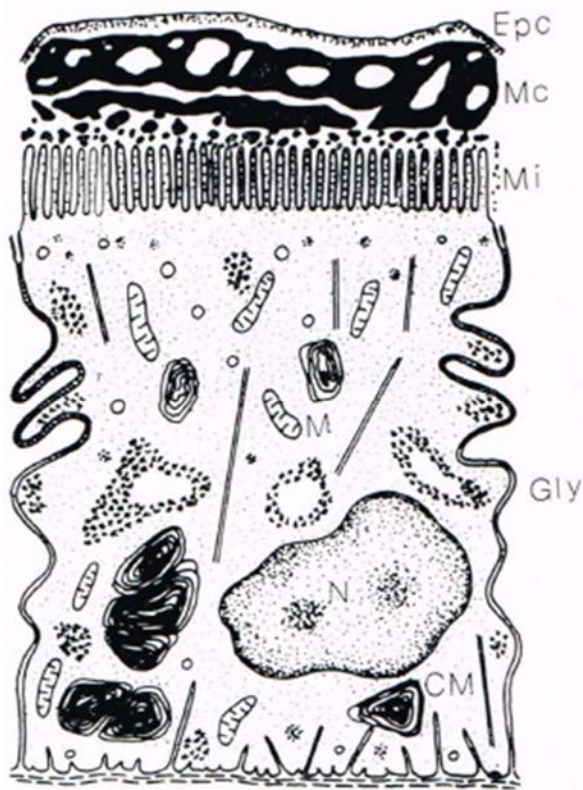


FIG. 85. – *Schedorhinotermes putorius*, diagrama de una célula de la glándula frontal situada lejos de la fontanela. Gly: glucógeno en rosetas; CM: corpúsculos mieloides; M: mitocondrias; Mi: microvellosidades; Epc: epicutícula; Mc: mesocutícula con cavidades llenas de secreción; N: núcleo (según A. QUENNEDEY, 1978).

En la cabeza del soldado pequeño (1mm de largo), el clípeo-labro crece de forma desmesurada. En su base, se amplía en un canal profundo y termina en cerdas. Ahí se erigen largas cerdas (40 μm) y las sensilias campaniformes son visibles en este lugar: se trata del tipo *nasutoideo*. *Dolichorhinotermes tenebrosus* (fig. 86 D) presentan el mismo dimorfismo en sus soldados, el pequeño es un *nasutoideo*. Asimismo, *Acorhinotermes subfuscipes* (fig. 86 G) tiene un solo tipo de soldado: el tipo *nasutoideo*.

Esta serie, en nuestra opinión, no representa una línea monofilética. Asimismo, al no estar establecida por datos paleontológicos, es conjetural. De hecho, nosotros creemos que es heterogénea: el soldado grande de *Rhinotermes* tiene una macromandíbula y posee un labro relativamente corto, mientras que la condición es a la inversa en el soldado pequeño (*nasutoideo*). El soldado de *Acorhinotermes* es más similar al *nasutoideo* de *Rhinotermes*. La hipertelia del labro existe en dos tipos de soldados (fotografías de A. Quennedy). Los soldados de los tres géneros más especializados, *Rhinotermes*, *Dolichorhinotermes* y *Acorhinotermes*, pertenecen exclusivamente a la fauna neotropical. Probablemente representan a una pequeña rama que ha evolucionado en América hacia un tipo altamente especializado, el *nasutoideo*, totalmente independiente de las *Schedorhinotermes* africanas.

FIG. 86. – Cabezas de soldados de géneros que componen la sub-familia de las Rhinotermitinae. A: *Parrhinotermes aequalis*; B: *Schedorhinotermes putorius*, soldado grande; C: *Rhinotermes marginalis*, soldado grande; D: *Dolichorhinotermes tenebrosus*; E: *Schedorhinotermes putorius*, soldado pequeño; F: *Rhinotermes marginalis*, soldado *nasutoideo*; G: *Acorhinotermes subfuscipes* (fotografías de A. QUENNEDEY).

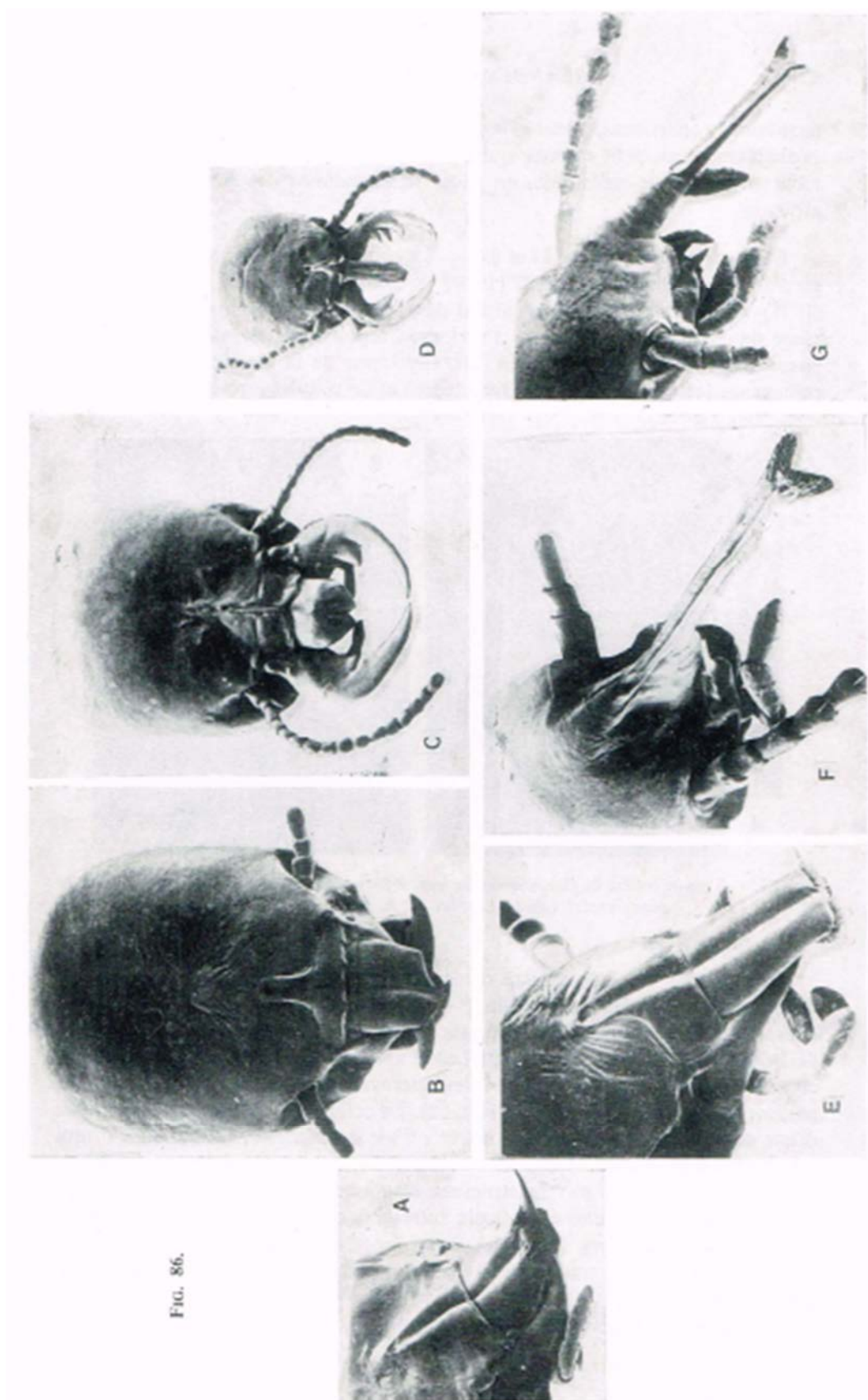


FIG. 86.

Coptotermitinae (fig. 87 y 88). – La glándula frontal de esta sub-familia estudiada por Bugnion y Popoff (1910), (*Coptotermes travians*) y Quennedey (1978), (*C. lacteus*) logró un gran desarrollo y ocupa la parte más grande en la cabeza, el tórax y el abdomen, empujando a las vísceras contra las paredes de la termita (fig. 80 B y C). El envoltorio de la glándula se compone de células con depósito (tipo I de Quennedey) y de células con depósito (tipo III).

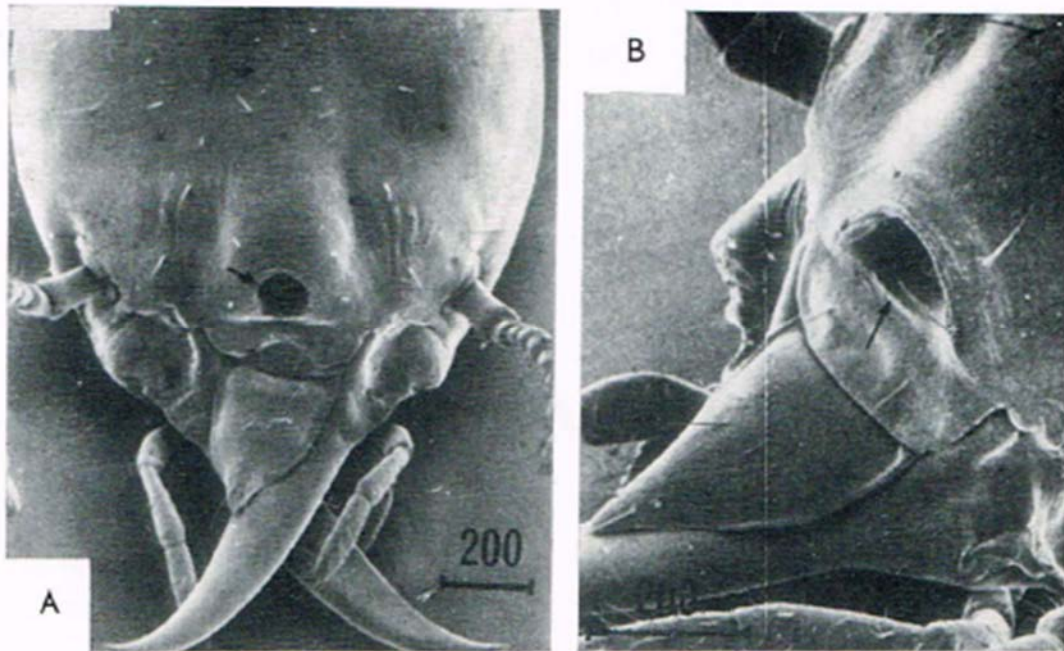


FIG. 87. – Cabeza de soldado de *Coptotermes lacteus*. B es más grueso que A, las flechas indican el poro frontal (fotografías de A. QUENNEDEY, 1978).

Las células de la primera categoría son planas, con microvellosidades y corpúsculos mieloides. Aquellas de la 2da categoría son altas y grandes (25 μm), y se encuentran como acostadas sobre el epitelio secretor (fig. 88). Contienen hermosos dictiosomas y un ergastoplasma abundante. A nivel interno, presentan una cavidad donde se encuentran las microvellosidades, y en su base, las secreciones pasan por la luz cavitaria (fig. 88). La célula glandular está coronada por una pequeña célula, la cual es la célula con canalículo. Este canalículo, el cual está formado interiormente por una cutícula, evacúa los productos de la secreción.

Esta cutícula no tienen la estructura clásica: comprende una delgada cama de fibrillas y una epicutícula interna de canalículos y una epicutícula externa atravesada por poros. Ambas están espaciadas desigualmente y entre ellas se observan masas de secreciones, idénticas a la secreción acumulada en la cavidad de la glándula (fig. 89).

Las células de depósito secretan una substancia que flocula con los reactivos fijadores y que parece provenir de las vesículas dictiosómicas (aparato de Golgi). Las células sin depósito (tipo I) elaboran glóbulos (¿corpúsculos mieloides?).

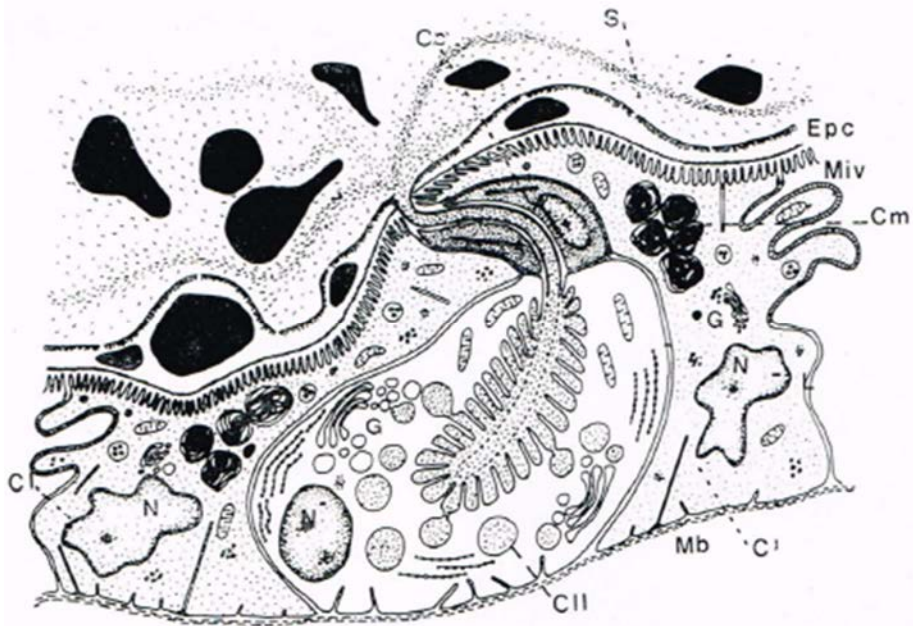


FIG. 88. – Diagrama de las células glandulares de *Coptotermes lacteus*. CI, CII: células de las categorías I y III; Epc: epicutícula; Cm: cuerpos mieloides; G: dictiosoma; N: núcleo; S: producto de secreción; Cc: célula canalicular; Miv: microvellosidades; Mb: basal con citomembranas (según A. QUENNEDEY, 1978).

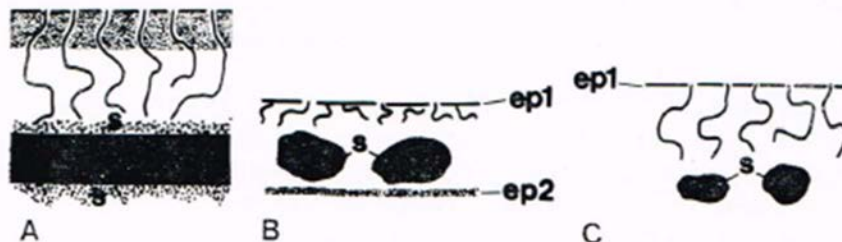


FIG. 89. – Diagramas de la cutícula frontal de los soldados. A: de *Reticulitermes*; B: de *Coptotermes*; C: de *Psammotermes*. ep1: epicutícula externa ; ep2: epicutícula interna (según A. QUENNEDEY, 1978).

Familia de Termitidae

La glándula frontal tiene aquí un desarrollo muy variable, pero se encuentra ausente en algunos géneros.

Macrotermitinae (fig. 90). – En esta sub-familia, la glándula frontal está relativamente menos desarrollada que en las siguientes (fig. 90). En este caso, el poro es de tamaño mediano. En el caso de *Acanthotermes acanthothorax*, la parte delantera está coronada por un cuerno curvo con una base gruesa. Un poro se abre en su extremo, pero no reemplaza al foro de adelante que se mantiene funcional.

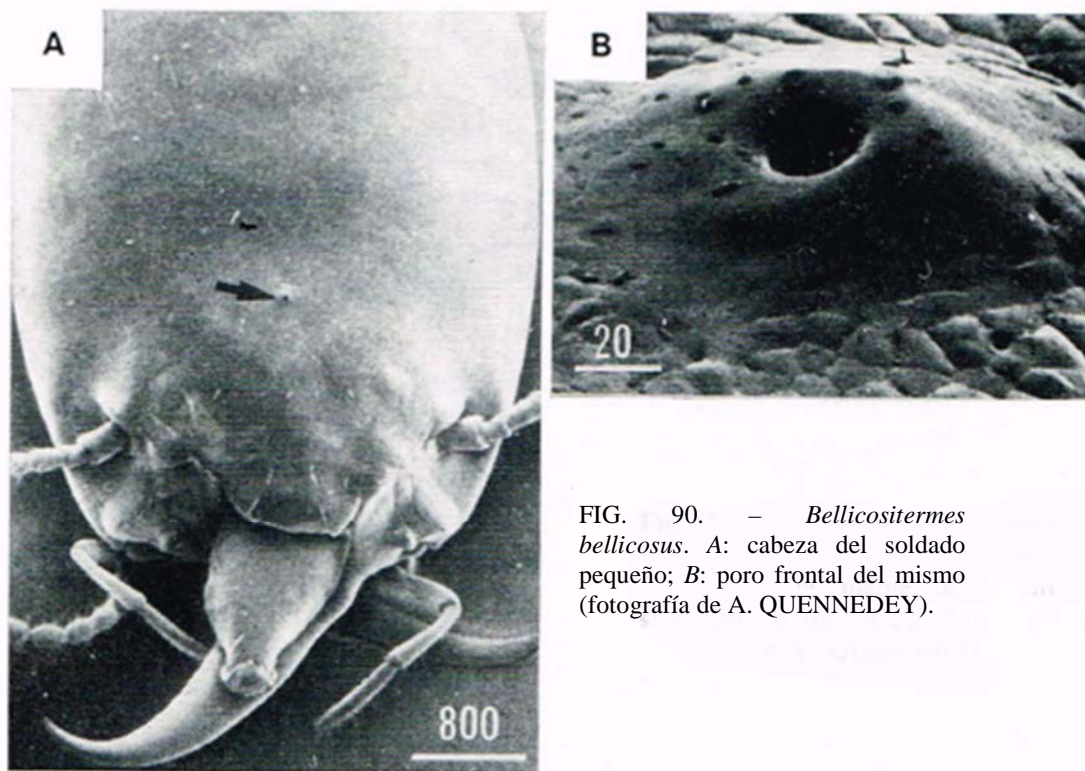


FIG. 90. – *Bellicositermes bellicosus*. A: cabeza del soldado pequeño; B: poro frontal del mismo (fotografía de A. QUENNEDEY).

Termitinae (fig. 93, 94, 95 y 96). – La glándula frontal de *Cubitermes fungifaber* (fig. 91) posee un epitelio compuesto de células de tipo I y de tipo III. La cutícula comprende: epicutículas externa e interna, mesocutícula. Observamos dentro de la epicutícula interna numerosas bolas de secreción (fig. 92).

En los géneros *Microcerotermes*, *Gnathamitermes* y *Eburnitermes*, la glándula frontal de los soldados está mucho más desarrollada y prácticamente no secreta nada.

Nasutitermitinae (fig. 93, 94, 95 y 96). – En el género *Armitermes* de la América tropical, el soldado inicia el tipo *nasutus*. Su región frontal se prolonga por un tubo que sirve para evacuar la masa pegajosa elaborada por la glándula frontal. La cabeza no afecta la forma de pera de los soldados nasuti y las mandíbulas no han sufrido ninguna regresión (fig. 93 A).

Los nasuti son los soldados que han sufrido más cambios (fig. 94). Su glándula frontal ha sido estudiada por muchos autores y su estructura es ampliamente conocida (Holmgren, 1909; Bonneville, 1936; Deligne, 1970: *Nasutitermes*), (Noirot, 1969 a; Quennedey, 1973, 1978: *Trinervitermes*).

Esta glándula ocupa la mayor parte de la cápsula craneana (fig. 93. B). Su pared contiene células con depósito (tipo III) y sin depósito (tipo I), (Fig. 94). La repartición de ambas categorías está indicada en la figura 93 B. Las estructuras de cada tipo están representadas por los figuras 95 y 96.

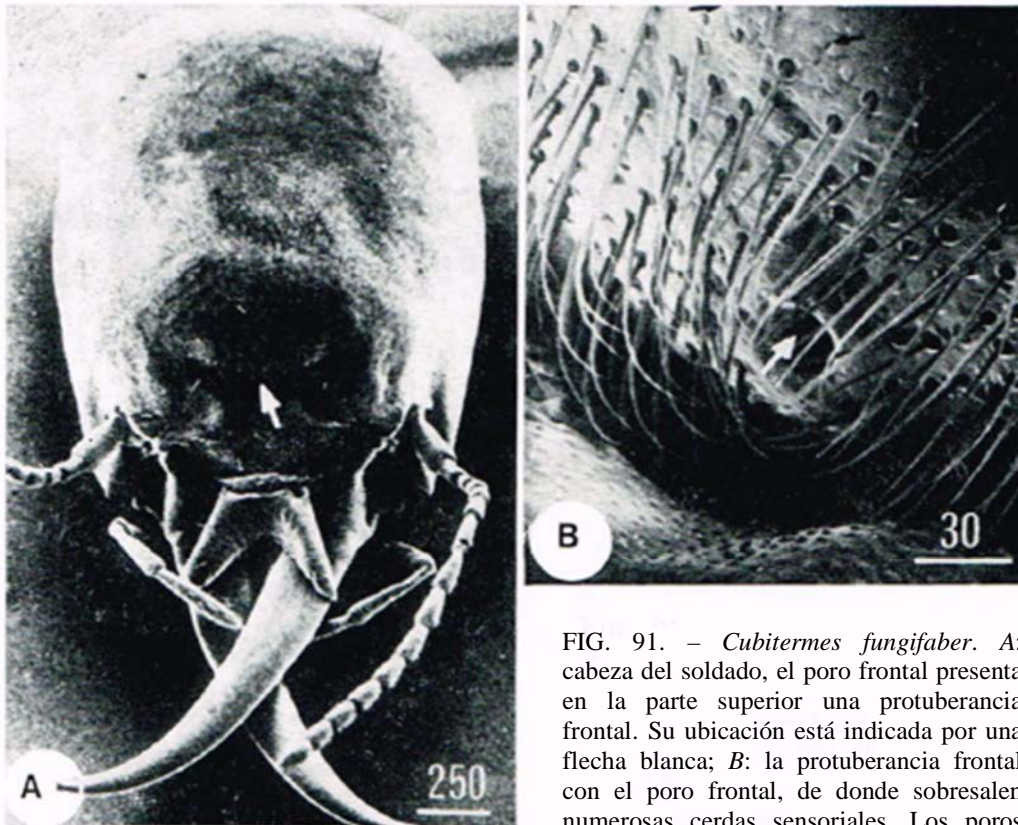
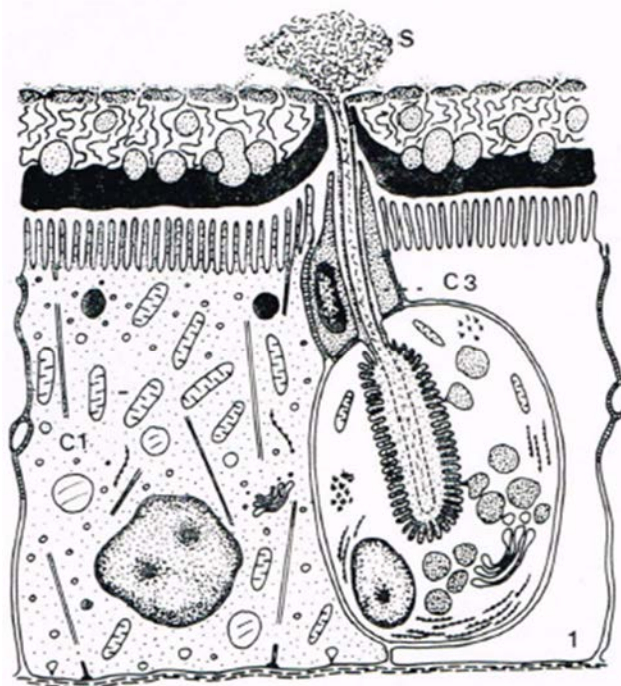


FIG. 91. - *Cubitermes fungifaber*. A: cabeza del soldado, el poro frontal presenta en la parte superior una protuberancia frontal. Su ubicación está indicada por una flecha blanca; B: la protuberancia frontal con el poro frontal, de donde sobresalen numerosas cerdas sensoriales. Los poros glandulares se ven entre las bases de las cerdas (foto de A. QUENNEDEY).

FIG. 92. - Esquema de la glándula frontal de *Cubitermes fungifaber*, compuesta de células de tipo 1 y de unidades de los tipos C 3. S: secreción. Se debe tener en cuenta la estructura bastante suelta de la cutícula de las células del tipo 1 (según A. QUENNEDEY, 1978).



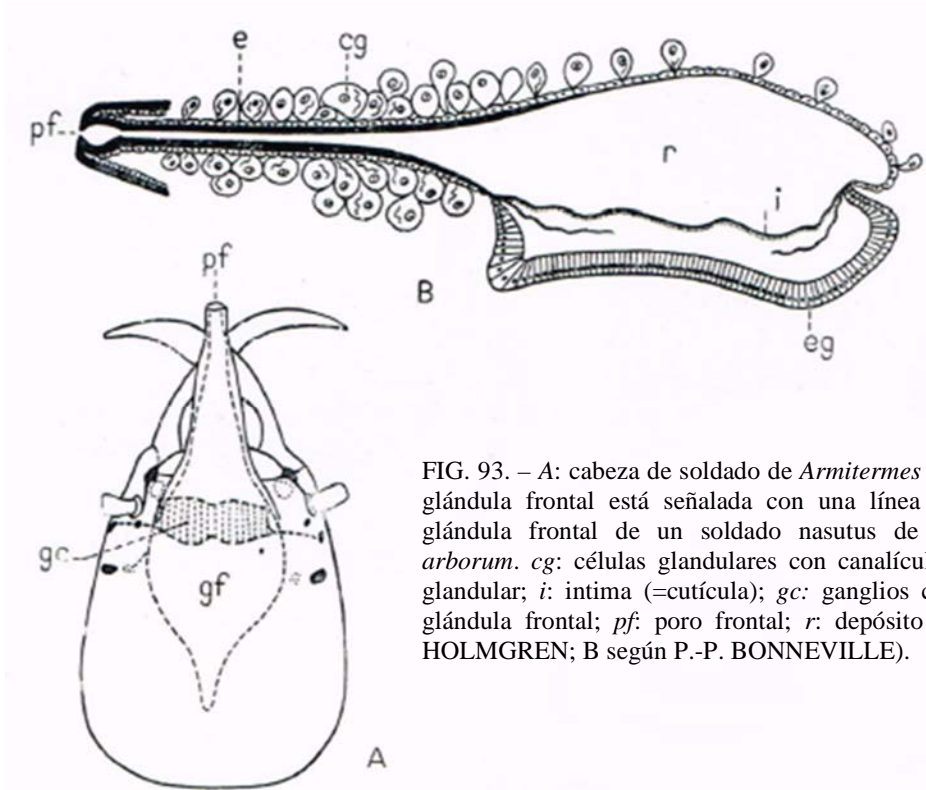


FIG. 93. – A: cabeza de soldado de *Armitermes neotenicus*, la glándula frontal está señalada con una línea punteada; B: glándula frontal de un soldado nasutus de *Nasutitermes arborum*. cg: células glandulares con canalículo; e: epitelio glandular; i: intima (=cutícula); gc: ganglios cerebrales; gf: glándula frontal; pf: poro frontal; r: depósito (A según N. HOLMGREN; B según P.-P. BONNEVILLE).

FIG. 94. – Cabeza de un soldado *nasutus* de *Trinervitermes geminatus*. Se señala la longitud del tubo eyector de la substancia pegajosa y la ausencia de mandíbulas (x 50, fotografía de A. QUENNEDEY).



FIG. 96. – Diagramas: A: de la célula con depósito; B: de la célula sin depósito de la pared de la glándula frontal de Nasutitermitinae *Trinervitermes geminatus*. Cc: célula con canalículo; Ba: basal; Epe y Ep: epicutículas externa e interna; G: dictiosoma (Golgi); Hd: hemidesmosoma; Mc: mesocutícula; Miv: microvellosidades; Mit: microtúbulo; N: noyau; PS: vesícula que contiene las secreciones (según A. QUENNEDEY, 1978).

FIG. 95. – Esquema de la estructura de la glándula frontal de la obrera grande de *Trinervitermes*. 1: pedicelo citoplasmático que pone a la célula de tipo II en contacto con el hemocelo; 2: célula de tipo II con grandes mitocondrias y granos de secreción; 3,4: desmosomas que unen dos células contiguas; 5: citomembranas (invaginación de la membrana basal); 6: microvellosidades; 7: digitaciones citoplasmáticas que se hunden en la mesocutícula; 8: canales epicuticulares (según A. QUENNEDEY, 1978).

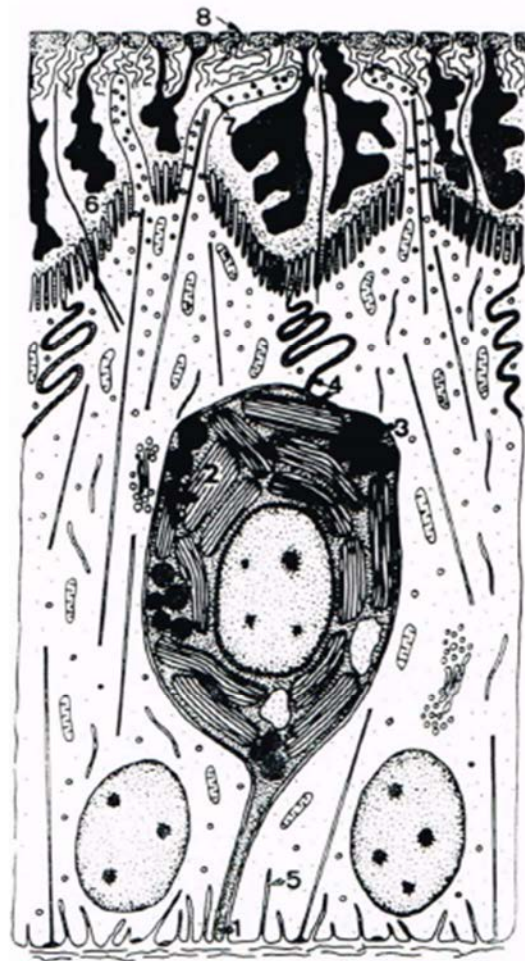
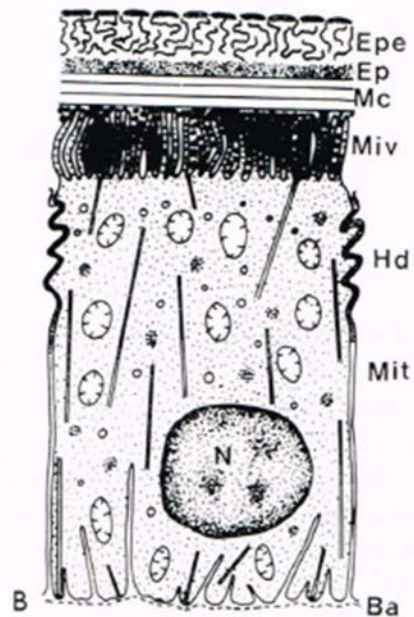


FIG. 96.



LA GLÁNDULA FRONTAL Y LA MORFOLOGÍA CEFÁLICA DE LOS SOLDADOS

La relación existente entre la morfología de la cabeza de los soldados y la glándula frontal merece ser tratada con cuidado.

En el caso de Coptotermitinae, donde la glándula frontal forma un saco en la pared secretora y se llena de un líquido viscoso y lechoso, la cápsula cefálica en la región frontal se prolonga brevemente por un tubo corto con una gran abertura (la fontanela). La relación entre la disposición de la fontanela y la glándula frontal es evidente.

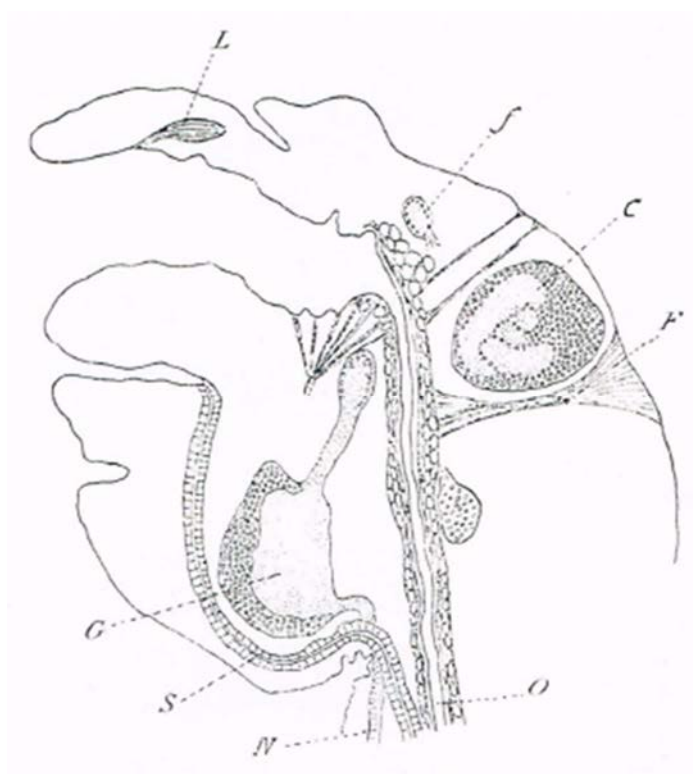


FIG. 97. — *Reticulitermes lucifugus*, corte sagital de la cabeza de una reina neoténica. O: esófago; C: cerebro; G: ganglios sub-esofágicos; f: ganglio frontal; L: glándula labral; S: canal salival; F: fontanela; N: cadena nerviosa ventral (según J. DE FEYTAUD, 1912).

En el caso de las Rhinotermitinae, cuyo caso se ha examinado al detalle en las páginas precedentes, la relación es aún más evidente.

En las Nasutitermitinae con nasuti, las cuales constituyen una radiación evolutiva aparentemente homogénea, la forma de pera de la cápsula cefálica se mantiene en estrecha correlación con el tamaño y la forma de la glándula frontal. La reducción de las mandíbulas no se ha manifestado en el género neotropical *Armitermes* (las afinidades de este género se estudian en el capítulo *Sistemática* del tomo III) y en las Nasutitermitinae sin nasuti.

En el caso de las Apicotermitinae, la serie *Apicotermes* ⁽³⁾, tal y como Grassé y Noirot (1956) y Sands (1972) la concibieron, reúne a especies cuyos soldados algunos tiene la cabeza comprimida en el sentido vertical, aunque permanece biconvexa, además de poseer una glándula frontal de tamaño inferior al promedio, bastante pequeña y con fontanela minúscula (*Apicotermes*).

La cabeza de *Haplognathotermes* está conformada como aquella de *Apicotermes*. Sin embargo, por debajo y delante de la fontanela, el frente presenta una superficie plana, un poco hundida y arrugada, a la cual el nombre de *filtrum* o de *rhinarium* le vendría bien.

En otros soldados, la parte delantera se eleva hasta formar un ángulo vertical (45° en *Labidotermes*). La fontanela se abre en la parte superior frontal formando el inicio de una saliente truncada sobre cuya cima se abre el poro frontal. La glándula frontal parece tener poco desarrollo.

La parte delantera se vuelve empinada en *Trichotermes*, con una protuberancia relativamente prominente según la especie. La fontanela se encuentra al medio de dicha protuberancia, a la que flanquean otras dos protuberancias menos prominentes. La glándula frontal está poco desarrollada. En el género *Rostrotermes*, la parte delante porta una fuerte callosidad cónica horizontal que sobresale por encima de las mandíbulas. Cada mejilla, por encima de las fosas articulares de las antenas, presenta una callosidad más corta que la anterior, aunque bien marcada. Sobre la cabeza, hacia atrás, se elevan dos callosidades cortas que apuntan hacia arriba. La glándula frontal de mediano tamaño se ve por transparencia y se abre por atrás de la parte superior de la callosidad frontal sobre la cara dorsal de la cápsula craneana. No existe correlación entre las proyecciones de la cabeza y el tamaño y la forma de la glándula frontal.

En un segundo grupo de Termitidae, en el seno de la sub-familia de las Termitinae, observamos la presencia de varios géneros, presumiblemente relacionados, que son notables por las deformaciones de la cabeza de sus soldados: la región frontal se proyecta hacia adelante y forma una protuberancia que, en algunos géneros, es relativamente grande. En este grupo donde figuran los géneros *Fastigitermes*, *Proboscitermes*, *Tuberculitermes*, *Angulitermes*, a los cuales añadimos con menos certeza los géneros *Cubitermes* (*sensu latissimo*) y *Orthotermes*, se observa que la glándula frontal está pobremente desarrollada y su fontanela sigue siendo pequeña. En el caso de *Fastigitermes*, se abre en la parte delantera, sobre la línea media.

En este caso, la deformación cefálica no está relacionada con una función de la glándula frontal. La que ha evolucionado ha sido la cápsula cefálica, mientras que la glándula frontal ha permanecido libre de cambios.

La cabeza de los soldados de macrotermitinae sigue siendo bien equilibrada (con la excepción de la cabeza acorazonada de los soldados grandes de *Acanthotermes acanthothorax*). La glándula frontal presenta un desarrollo moderado.

³ Esta serie comprende a los géneros: *Apicotermes*, *Hoplognathotermes*, *Allognathotermes*, *Duplidentitermes*, *Coxotermes*, *Labidotermes*, *Machadotermes*, *Jugositermes*, *Eburnitermes*, *Acudentitermes*, *Trichotermes*, *Heimitermes*, *Rostrotermes* y *Phoxotermes*. Elevada al rango de sub-familia APICOTERMITINAE por GRASSÉ y NOIROT (1956), no fue reconocida por EMERSON (1960), quien las consideraba dentro de las Termitinae. SANDS (1972), en su revisión magistral de las termitas sin soldados (*Anoplotermes* s. *latissimo*), puso orden en todo el caos de las sub-familias Termitinae y Amitermitinae. Esta cuestión se trata más ampliamente en el capítulo Sistemática, tomo III, de esta obra.

En conclusión, en el caso de los soldados de termitas, la correlación entre la forma de la cabeza y la glándula frontal no es en absoluto general y existe en las sub-familias de Coptotermitinae, Rhinotermitinae y Nasutermitinae. En los otros isópteros, la cabeza ha evolucionado independientemente de esta glándula, incluso cuando ésta alcanza un gran tamaño.

Es dentro de estos grupos, cuya homogeneidad filogenética no está demostrada, que la glándula frontal y la cabeza han evolucionado juntas.

En cada uno de ellos, encontramos que tienen relación en cuanto a un uso particular de la glándula: producción rebosante de un látex pegajoso (¿y tóxico?), (Coptotermitinae), emisión de un líquido que expide un gas tóxico o fricción con vellos empapados en la secreción tóxica (Rhinotermitinae), y por último, el lanzamiento de un pegamento tóxico (Nasutermitinae).

En el caso de las demás termitas, esta relación entre ambas no es tan evidente. De hecho, con nuestros conocimientos actuales es posible ponerla en duda.

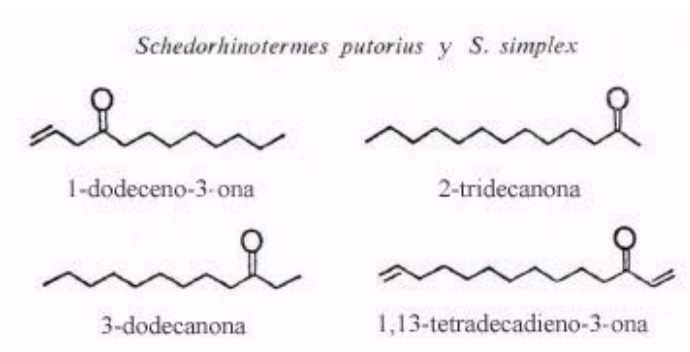
COMPOSICIÓN QUÍMICA DE LAS SECRETAS FRONTALES

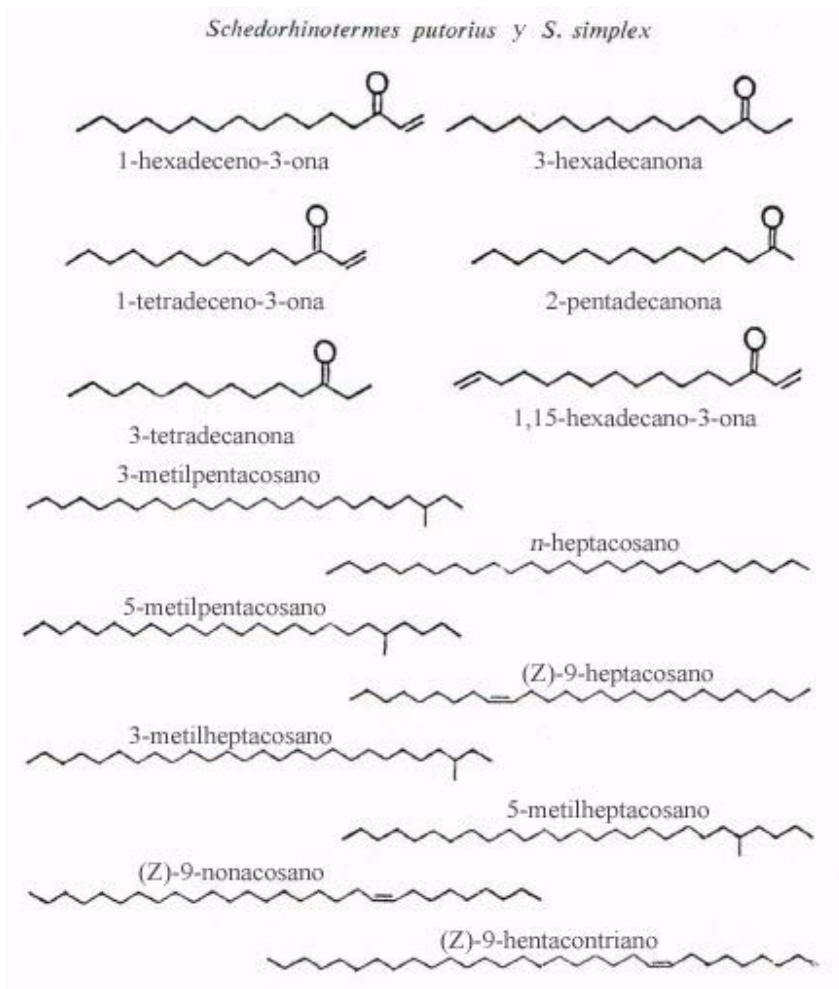
En el transcurso de la última década, diversos estudios se han centrado en la composición química de los productos elaborados por la glándula frontal. Al parecer, estos productos varían de un género a otro.

Familia de Rhinotermitidae

Rhinotermitidae. – Las secretas de las *Schedorhinotermes* han sido estudiadas por Quennedey, Brulé, Rigaud y Dubois, 1973, así también como por Prestwich en 1975, Prestwich et coll., 1975 y Quennedey en 1978.

El producto expedido por la glándula frontal es un líquido hialino y oloroso (olor a veces fuerte y nauseabundo: caso de *Schedorhinotermes putorius*). Mantiene en suspensión los cristales de una sal de calcio indeterminada. Los compuestos volátiles son hidrocarburos saturados o insaturados en la función cetona. He aquí las fórmulas de las especies químicas determinadas:

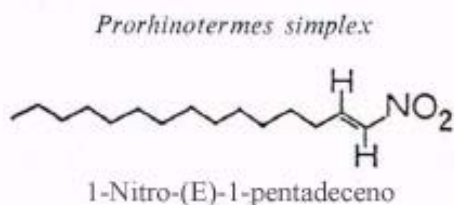




Prestwich y Collins (1980 a, 1981 b) llevaron a cabo un estudio químico de la secreción frontal de *Rhinotermes hispidus* y de *Acorhinotermes subfuscipes*.

El componente principal es, en la primera especie, el 4-5-β-cetoaldehído enólico y los 16 carbonos β de cetoaldehído enólico. La química tan compleja de estos cuerpos necesita ser estudiada en detalle en una obra centrada en esta materia.

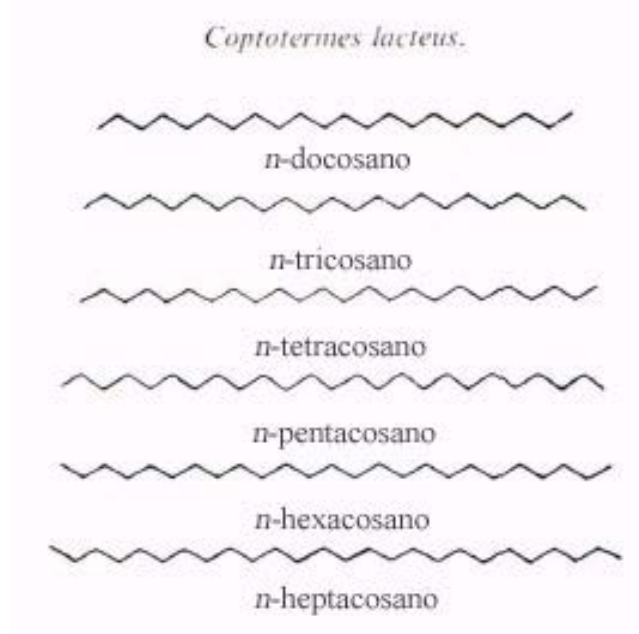
En el caso de *Prohinotermes simplex*, las secreciones frontales contienen un hidrocarburo insaturado con función nitrilo (Vrkoc y Ubik, 1974).



Los soldados de *Coptotermes* lanzan un líquido frontal que tiene apariencia lechosa, de donde proviene el nombre de termitas de látex que se les da. De hecho, se trata de una emulsión: los glóbulos de naturaleza lipídica (parafinas saturadas) se mantienen en

suspensión en una fase acuosa, donde se disuelven los mucopolisacáridos y principalmente las unidades de glucosamina (también puede ser glucosa, Moore, 1968). Los glóbulos son producidos por las células de tipo *I* sin depósito, mientras que la fase acuosa flocula mediante la fijación de las células de tipo *III*. El látex es viscoso, tiene una consistencia pegajosa y se endurece al aire libre.

Los productos extraídos del látex se indican a continuación.



Familia de las Termitidae

Termitinae. – La composición química del líquido frontal de las termitas australianas del género *Amitermes* ha sido estudiada por Moore (1968). He aquí los resultados.

Amitermes laurensis: α -pineno 10 p. 100, rastros de β -pineno, limonemo 59 p. 100, rastros de terpinoleno, α -felandreno 29 p. 100.

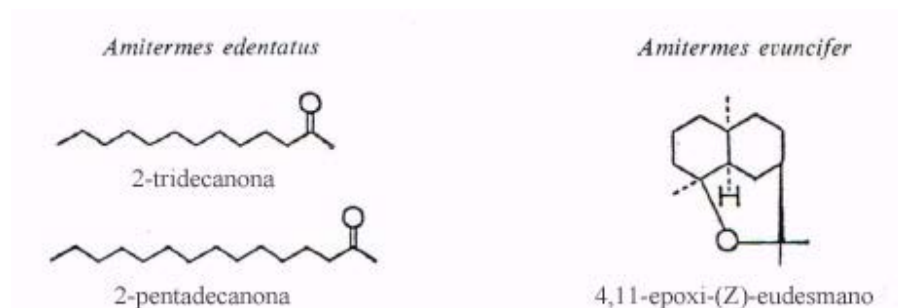
Amitermes vitiosus: α -pineno 13-25 p. 100, rastros de β -pineno, limonemo 13-17 p. 100, terpinoleno 6-10 p. 100, α -felandreno 43-45 p. 100, mireno 8-12 p. 100.

El líquido frontal de *Amitermes herbertensis* destaca por su alto contenido de 98-99 p. 100 de terpinoleno, acompañado de 1-2 p. 100 de α -felandreno.

El líquido de *Drepanotermes rubriceps*, vecino de las *Amitermes*, se compone de 83-99 p. 100 de limonemo, de 1-8 p. 100 de terpinoleno y de 0,8 p. 100 de α -felandreno.

La secreción frontal de *Drepanotermes rubriceps* y probablemente también la de *Amitermes herbertensis* son totalmente volátiles. ¿Actúan sobre los enemigos de las termitas como un gas asfixiante o cumplen el rol de una sustancia de alarma? La conducta de estas especies aún es desconocida y, por lo tanto, no podemos saber cuál de estas hipótesis es la correcta.

Prestwich (1975) descubrió que el líquido frontal de *Amitermes edentatus* contiene dos hidrocarburos con función cetona. *Amitermes evuncifer*, una especie africana, elabora un sesquiterpeno complejo: 4,11-epoxi-cis-eudesmano (Wadhams, Baker y Howse, 1973, 1974, Howse 1975).



Esta sustancia tendría un efecto tóxico muy fuerte en la hormigas, especialmente sobre las *Odontomachus* (Evans et coll., 1977).

Por el contrario, en el caso de *Amitermes laurensis*, otra especie australiana, los soldados son muy pocos y su secreción frontal es mucho más abundante (mezcla de terpenos), ya que juega un rol importante en su comportamiento.

Moore también estudió las secreciones de *Amitermes vitiosus*, las cuales son una mezcla de compuestos resinosos no especificados que se encuentran en los disolventes eb C10. Cumplen un rol de sustancias de alarma y defensa.

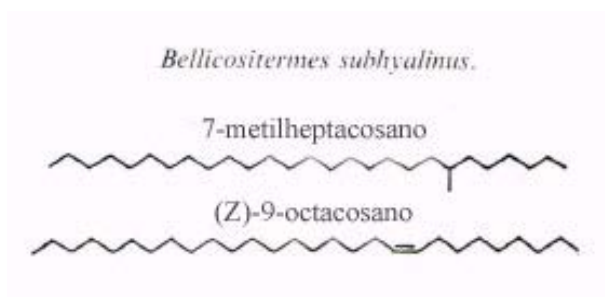
Por otra parte, las secreciones de tres especies del Este africano difieren considerablemente. *Amitermes messinae* produce una mezcla compleja dominada en un 9 p. 100 por un sesquiterpenoide con 10 p. 100 de limoneno. Los soldados de *A. unidentatus* secretan una mezcla donde predominan la metil cetona y 2-tridecanonas. En esta mezcla (Prestwich y Engstrom, 1979) existen en cantidades significativas los siguientes compuestos: pentadeceno-2-ona, 2-undecanol, tridecen-2ol y los alcoholes correspondientes en C15. La tercera especie, *A. lonnbergianus*, no produce una cantidad apreciable de hexano.

A. wheeleri, una especie americana, sintetiza un solo sesquiterpeno puro a 99 p. 100.

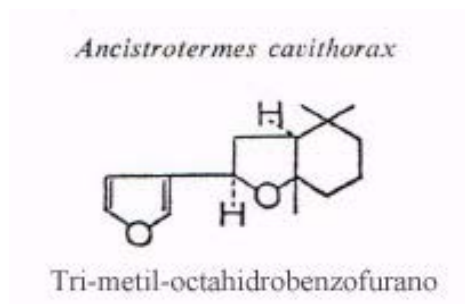
Asimismo, se ha analizado la secreción frontal de algunas *Cubitermes*. Aquella de los soldados de *C. umbratus* (este africano) contiene cuatro diterpenos hidrocarbonados (Meinwald et coll., 1978). Uno de ellos es el *cubiteno*, mientras que los otros son neocembrenos (Prestwich, 1978). El primero constituye el 18 p. 100 del total de las secreciones. Un par de isómeros con un anillo cembrenoide de 14 elementos forma de 8 a 57 p. 100 de las secreciones (Prestwich, 1979). Una sustancia afín fue descubierta en *Nasutitermes exitiosus* que sería elaborada por la glándula esternal y serviría como un rastro de feromonas (Birch et coll., 1972), (estructura química confirmada por Kodama et coll.).

Los mismos diterpenos se encuentran en las secreciones frontales de tres otras *Cubitermes* (*C. muneris*, *C. ugadensis*, *C. tenuiceps*) y también en *Crenetermes mixtus* que habita en la base del nido de *Cubitermes umbratus*. *Noditermes wasambaricus* posee, en sus secreciones, una mezcla compuesta casi exclusivamente de dos sesquiterpenos.

Macrotermitinae. – Aquí se han estudiado pocas especies. Las *Bellicositermes subhyalinus* (ej.: *B. bellicosus*) lanzan un líquido frontal hialino, el cual es amarillo al secarse (manchas amarillas en la piel luego de la mordida) y que contiene, según Prestwich, Bierl, Divilbiss y Chandhury (1977) contiene una larga cadena de hidrocarburos insaturados y otros saturados con función de metilo. El análisis químico reveló que la fracción de parafina se compone principalmente de n-tricosano, n-pentacosano, 3- y 5-metilpentacosanos y 5-metilheptacosanos. Las principales “olefinas” se indentificaron como (z)-9-heptacosano y (z)-9-nonacosano. Cmelik (1971) reveló la presencia de alcanos e isoalcanos (C22-C34) en el líquido frontal de *Macrotermes goliath*, mezclados con ácidos grasos libres, esteroides y fosfolípidos.



Ancistrotermes cavithorax elabora en su líquido frontal un sesquiterpeno oxigenado, el trimetil-octahidro-benzofurano (Evans, Baker, Briner y Dowell, 1977), (⁴).



Nasutitermitinae. – Son las termitas cuyas secreciones frontales han sido las más estudiadas. Moore, en 1964, llevó a cabo un estudio sistemático sobre las *Nasutitermes* australianas.

Se destaca la abundancia y variedad de los terpenos utilizados en la composición del líquido frontal de los soldados nasuti.

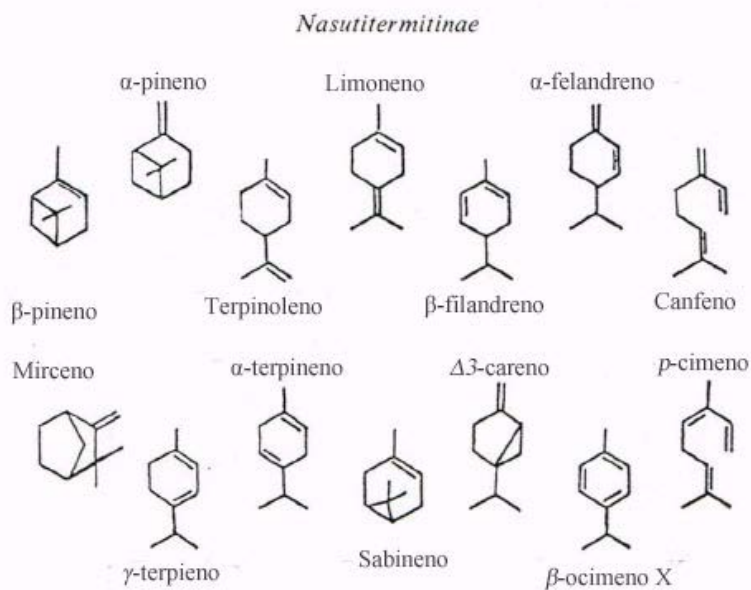
He aquí los resultados de los análisis efectuados por Moore (1968).

⁴ Los soldados de las termitas hindús *Odontotermes redemanni* y *O. praevalens* secretan toluquinona y benzoquinona (MASCHWITZ y THO, 1974), pero no sabemos si estas sustancias están presentes en la secreción frontal o en la saliva. Los quinones tienen un efecto tóxico e los champiñones. Asimismo, las secreciones de *O. gurdaspurensis* (según BATRA y BATR, 1966) ejercerían una influencia micostática sobre las muelas (excepto en *Termitomyces*).

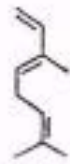
Compuestos volátiles (p. 100)						
Especies	α -pineno	β -pineno	Limoneno	Terpinoleno	α -felandreno	Mirceno
NASUTITERMES						
<i>exitosus</i>	65-73	9-12	11-15	—	—	—
<i>graveolus</i>	42-97	2-48	2-9	—	indicio	—
<i>longipennis</i>	67-84	16-17	0-15	indicio	1	—
<i>magnus</i>	52	20	20	4	indicio	—
<i>triodiæ</i>	35-99	1-64	indicio	—	—	—
<i>walkeri</i>	30-80	9-34	16-30	indicio	—	—
TUMULITERMES						
<i>pastinator</i>	95-96	1-2	2-3	—	—	—
AMITERMES						
<i>herbertensis</i>	—	—	—	98-99	1-2	—
<i>laurensis</i>	10	indicio	59	indicio	29	—
<i>vitiosus</i>	13-25	indicio	13-17	6-10	43-45	8-12
DREPANOTERMES						
<i>rubriceps</i>	—	—	83-99	1-8	0-8	—

(según B. P. MOORE, 1968).

Moore escribe que estos terpenos parecen funcionar como solventes de los componentes resinosos del pegamento. El olor de Nasutitermitinae es muy fuerte, ya que el alcohol donde se conservan difunde un olor característico y persistente. Prestwich y sus colaboradores estudiaron el líquido frontal de los nasuti del género *Trinervitermes* (1976-1977) y encontraron una cantidad elevada de terpenos: monoterpenos y diterpenos, éstos últimos denominados trinerviterpenos para señalar su origen.

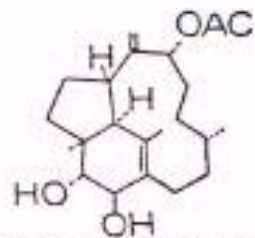
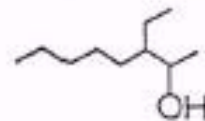


Nasutitermitinae

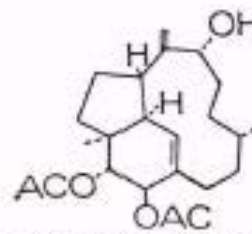


β -ocimeno Y

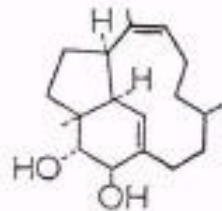
3-etil-2-octanol



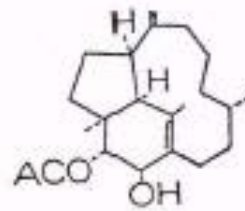
Trinervi-2 β , 3 α -9 α -triol
9-O-acetato



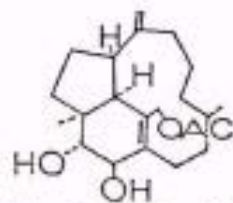
Trinervi-2 β , 3 α -9 α -triol
2, 3-O-diacetato



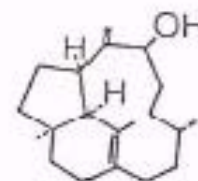
Isotrinervi-2 β , 3 α -diol



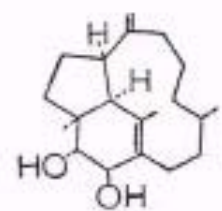
Trinervi-2 β , 3 α -diol
3-O-acetato



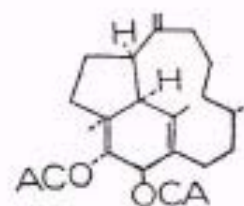
Trinervi-2 β , 3 α , 17-triol
17-O-acetato



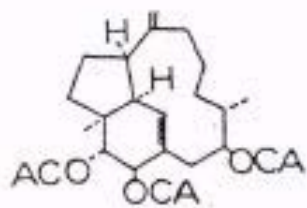
Trinervi-9 β -ol



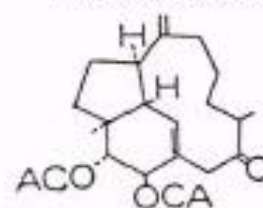
Trinervi-2 β , 3 α -diol



Trinervi-2 β , 3 α -diol
2, 3-O-diacetato



Trinervi-2 β , 3 α , 13 β -triol
2,3, 13-O-triacetato



Trinervi-13-oxo-2 β ,
3 α -diol 2, 3-O-diacetato

A partir de 1970, nuestros conocimientos sobre la composición química de la sustancia pegajosa de los soldados nasuti han progresado bastante y se lo debemos en gran parte a Prestwich y a sus colaboradores.

En las *Trinervitermes* dominan los monoterpenos, algunos de los cuales son conocidos y otros son nuevos para la ciencia (Prestwich, 1975 y 1977; Meinwald et coll., 1978). En los soldados de *T. graciosus* (este africano) existen dos monoterpenos-alcohol (aún no identificados) que están presentes en proporciones diferentes en los soldados pequeños y grandes.

En el caso de *T. bettonianus*, han sido reemplazados por un compuesto no isoprenoide que parece ser 3-etil-2-octanol. Además, estos alcoholes podrían actuar como disolventes de diterpenos.

La composición específica de los diterpenos cristalinos y disueltos en el pegamento de *Trinervitermes* aún es desconocido.

En las *Nasutitermes kempae* (especie arbórea del este africano), el principal componente del pegamento es el trinervi- 2β - 3α , 9α -triol 9-*o*-etilo, asociado a dos diterpenos de un tipo particular: kempano-I y kempano-II, los cuales poseen una estructura tetracíclica que sugiere una relación con los trinervitenos.

Las variaciones interespecíficas de la composición química del pegamento de los soldados del género *Nasutitermes* son muy notables. Por ejemplo: *N. infuscatus* arborea, así como *N. kempae*, no fabrican kempanos. Las *N. ephratae* de Panamá poseen solamente trinervitenos y un isómero no identificado, mientras que el caso es totalmente diferentes en *N. luzonicus* (islas filipinas), cuyo pegamento contiene exclusivamente kempanos. Las *N. ripperti* y *N. costalis* de Cuba elaboran rastros de kempanos, de trinervitanos y un coplejo de hidrocarburos (Vrkoc et coll., 1973, 1977, 1978 a).

Las poblaciones de una misma especie muestran diferencias en la composición que parecen ser significativas (*T. bettonianus* y *T. graciosus*), y conciernen las proporciones de diversos componentes. Los cambios en la alimentación no conllevan ninguna modificación química en el pegamento. Parece ser que la composición está ligada a factores genéticos (Prestwich y Chen, 1981). El genotipo varía un poco en cada especie en función de la ubicación geográfica.

En el pegamento de la *Nasutitermes* de Malasia, *Bulbitermes singaporensis*, se encontró tres diterpenos tetracíclicos con uno nuevo para la ciencia (14 *a*-acetoxi-6, 8 kempadien-3-ona; 3 *a*, 14 *a* y 3 β , 14-diacetoxi-6, 8-kempadieno). De esta composición, Prestwich, Goh y Tho (1981 a) concluyeron que existe un parentesco entre *Bulbitermes* y *Nasutitermes luzonicus* de las islas filipinas.

Los mismos autores extrajeron del pegamento de una *Nasutitermes* malaya los ésteres de un diterpeno tricíclico propionato y un dipropionato monoacetato (1981).

Por último, *Grallatotermes africanus*, otra *Nasutitermitinae*, elabora un pegamento que contiene diterpenos, los cuales poseen trinerviteno tricíclico y kempano tetracíclico. Estos se encuentran en el pegamento de una veintena de especies de *Trinervitermes* y de *Nasutitermes*. Según la composición química de su pegamento, *G. africanus* se ubica en la rama filogenética de las *Procornitermes-Nasutitermes* (Prestwich, 1979).

Las secreciones frontales de tres especies de *Armitermes* (*A. neotenicus*, *A. holmgreni*, *A. teevani*) contienen lactonas macrocíclicas que poseen de 22 a 36 átomos de

carbono y compuestos nuevos para la ciencia, tales como C₂₄ y C₂₆ α y β hidroximacrólico (Prestwich y Collins, 1981).

Parece claro que la glándula frontal de las *Nasutitermes* soldado sasuti elabora monoterpenos, donde se disuelven triterpenos y tetraterpenos. Estas sustancias tienen un alto poder insecticida, especialmente con respecto a la hormiga, enemiga número uno de las termitas.

Los componentes del pegamento varían en cantidad y calidad de un género a otro y de una especie a otra. Dentro de las mismas especies, la composición de las secreciones frontales varía también en las poblaciones aisladas unas de otras debido a las proporciones diferentes de los diversos componentes.

Examinaremos los intentos de poner en orden filogenético a los géneros y las especies en función de la composición de sus secreciones en *Sistemática* (tomo III del presente *Tratado*).

B. LAS GLÁNDULAS LABRALES

Las *glándulas labrales* fueron descubiertas por N. Holmgren (1909), quien las llamó así. Son de tamaño pequeño y están sentados sobre el labro. Asimismo, van en pares y se encuentran contra la epidermis del labro.

Fueron revisadas por Feytaud (1912) en las *Reticulitermes lucifugus* quien las describió de forma bastante diferente (fig. 97). Se trata de una masa con un contorno ovalado, “cuyo eje está dirigido oblicuamente hacia abajo y de atrás hacia el frente. La forma general es aquella de un huso y las células glandulares representarían a las diversas partes. Esta masa se forma por glándulas unicelulares muy alargadas y donde los canalículos se abren delante de la parte inferior del labro. Las células hipodérmicas vecinas, al igual que como Holmgren (1909) lo constató en otras termitas, se alargan en la dirección de la glándula, como si formaran un revestimiento”, (pág. 553-554). La glándula labral está presente en todas las castas y su función es desconocida.

C. GLÁNDULA ESTERNAL

Los isópteros, junto con las Blattodea, poseen almohadillas glandulares situadas en la cara interna de los esternitos abdominales 3, 4 y 5 en las Mastotermitidae, 4 en las Termopsidae y Hodotermitidae y 5 en las otras termitas (fig. 98).

Ha sido estudiada exhaustivamente por Noirot y Noirot-Thimotheé (1965) y también por Quennedey (1978).

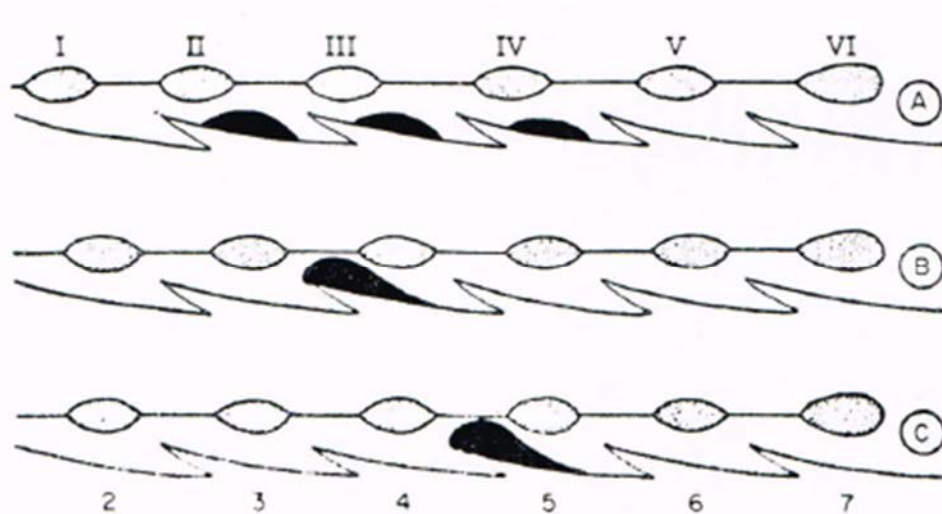


FIG. 98. – Diagramas mostrando la ubicación de la glándula esternal en las diferentes familias de isópteros. A: Mastotermitidae; B: Stolotermitidae, Porotermitinae, Hodotermitidae; C: Termopsidae, Kalotermitidae, Rhinotermitidae. Del 2 al 7: abdominales; I a VI: ganglios de la cadena nerviosa ventral. El color negro señala la glándula (según CH. NOIROT y C. NOIROT-TIMOTHÉE, 1965 b).

La microscopía fotónica no ha permitido elucidar su estructura de una manera precisa. Asimismo, el microscopio electrónico sólo la reveló tal y como es.

LOS DIFERENTES TIPOS

Mastotermes darwiniensis. – Las 3 glándulas esternales de esta especie son de tamaño desigual (800 μm de ancho, 300 μm de largo y 40 μm de alto), siendo el esternito 5 el más pequeño. Cada glándula es un cojín de células dispuestas sobre una sola base.

La célula glandular pertenece al tipo I de Noirot. Su faz profunda está llena de lóbulos que se recubren de **hemocoel** (fig. 99). Entre estos lóbulos, se observan terminaciones nerviosas de un tipo neuro-secretor (presencia de enclaves). Algunas sensilias campaniformes se encuentran dispersas en la masa de la glándula.

La cutícula se asemeja al epitelio de revestimiento. Está perforada por canales porosos que se abren bajo la epicutícula. La epicutícula interna es atravesada por muchísimos canalículos (*canalículos epicuticulares*). La epicutícula externa comunica con el exterior a través de pequeños orificios que son los poros externos de las canalículas epicuticulares (fig. 99).

Kalotermitidae. – La glándula esternal se encuentra en el borde posterior del 4to esternito abdominal. Además, se compone de una base de células glandulares de dos tipos: células basales de tipo I y células en contacto con la cutícula, de tipo II. La glándula esternal de las termitas arcaicas (*Mastotermes* y *Porotermes*) no muestra una mayor diferenciación de sus elementos constitutivos (Noirot y Noirot-Thimothée, 1965 b).

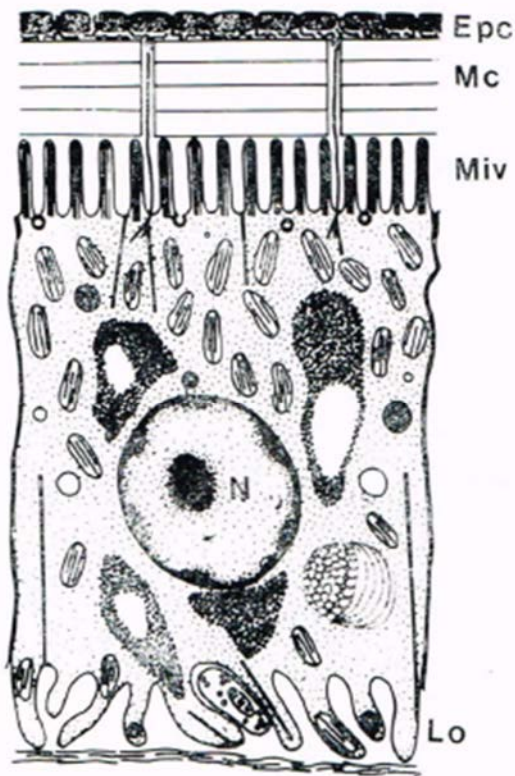


FIG. 99. – Esquema de una célula de tipo I en la glándula esternal de *Mastotermes darwiniensis*. Eps: epicutícula; Lo: lóbulos basales; Mc: mesocutícula; Miv: cama de microvellosidades; N: núcleo (según A. QUENNEDEY).



FIG. 100. – Diagrama de la ultraestructura de la glándula esternal de *Kaloterme flavicolis* en su región anterior. 1: digitaciones basales; 2: mitocondrias y glóbulos lipídicos contiguos; 3: laminillas de retículo endoplásmico submembranar; 4: retículo endoplásmico que conduce a la base de las microvellosidades; 5: gránulos densos en los canales porales; 6: filamentos epicuticulares que desembocan en los poros en la superficie de la epicutícula (según A. QUENNEDEY, 1971 a).

La glándula esternal de Kalotermitidae ha sido estudiada por muchos autores a lo largo de estos últimos años (Noirot y Noirot-Timothee, 1965 a y b; Quennedey, 1969, 1971; Quennedey y Noirot, 1968). Se encuentra presionada contra el 5to esternito abdominal y comprende dos partes: una anterior con cutícula gruesa y la otra posterior con una cutícula delgada y endocutícula extremadamente reducida (mesocutícula), (fig. 100). Asimismo, tiene células de dos tipos: las *células basales* voluminosas, sin contacto con la cutícula, y las *células columnares* o *intercalares*, donde las microvellosidades forman un borde como un cepillo sub-cuticular. Las células basales, que guardan relación con la membrana basal, están llenas de glóbulos lipídicos en la región anterior, mientras que en la región posterior son ricas en glucógeno y mitocondrias (fig. 100).

La cutícula de la región anterior va disminuyendo en anchura conforme avanza de adelante hacia atrás. Asimismo, la endocutícula es atravesada por numerosos canalículos (canales porales) que contienen un filamento axial. La epicutícula está perforada por delicados canalículos (canalículos epicuticulares), los cuales se abren en una capa cerosa y la base (fig. 100). Según Quennedey, de las puntas de las microvellosidades se despegan gránulos densos con electrones y que miden 500 Å de diámetro. Por otra parte, en los canalículos epicuticulares se observa un contenido que parece hecho de lípidos insolubles en agua (no cristales líquidos de una mezcla lípido-agua, contra Locke, 1961). La mesocutícula de la región posterior, sin endocutícula lamelar, está atravesada por numerosos canalículos porales (fig. 100). Asimismo, la epicutícula está perforada por una gran cantidad de orificios estrechos de diseño singular.

Las sustancias secretadas por las células basales, después de un viaje complejo, terminan por salir al exterior. *La superficie cuticular de la glándula puede ser considerada como un evaporador.*

La cutícula que cubre a la glándula esternal posee particularidades que ya fueron descritas en el capítulo anterior, fig. 75.

La glándula esternal recibe numerosas fibras nerviosas que cruzan la membrana conjuntiva basal: estas son los axones desnudos cuya forma se insinúa entre las células y terminan al nivel de las microvellosidades (borde de cepillo). El extremo del axón contiene vesículas claras, aisladas o agrupadas. Debido a que no se observa una conexión entre la terminación axonal y la célula glandular de tipo I, aún no se puede dar una interpretación de estas vesículas con certeza.

Las sensilias campaniformes y quimiocampaniformes poseen en la glándula esternal una estructura trivial que está descrita en el capítulo reservado a los *Órganos de los sentidos*.

Zootermopsis (fig. 101). – Aparentemente, la interpretación que dieron Stuart y Saphir (1968) de la glándula esternal en esta termita no era completamente exacta. Según las investigaciones recientes de Quennedey (1978), esta glándula situada en el borde anterior del 4to esternito abdominal se compone de tres tipos de células.

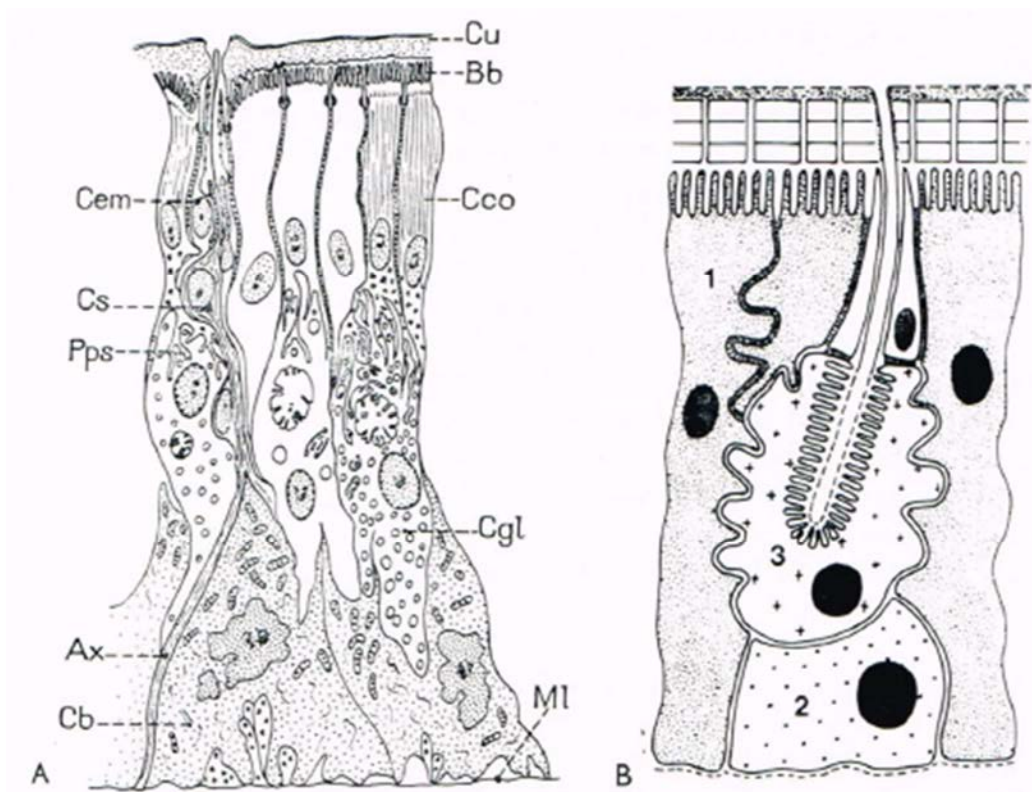


FIG. 101. – *Zootermopsis*. A: corte en una glándula esternal; Ax: axón; Bb: borde como cepillo; Cem: sensilia campaniforme; Cco: célula columnar; Cs: célula sensorial; Cb: célula basal; Cgl: célula secretora llena de glucógeno; Ml: membrana basal; Pps: prolongación de la célula columnar con la célula secretora; Cu: cutícula (según A.-M. STUART y P. SATIR, 1965). B: esquema de la ultraestructura; 1: célula del tipo I; 2: célula del tipo II; 3: célula del tipo III (según A. QUENNEDEY, 1978).

Las células de tipo I relativamente columnares van de la basal a la cutícula. Las células de tipo II ocupan una posición basal, están dispersas sin formar una base continua y se asemejan a aquellas de las *Anacanthotermes*. Las células de tipo III presentan la estructura habitual de este tipo, el canal evacuador está rodeado de una célula especializada. La cutícula de esta glándula no presenta características particulares.

Hodotermitidae (fig. 102). – La glándula esternal, en su mitad anterior, se compone de una capa de células glandulares de tipo I con una altura de 60 μm , seguido hacia atrás de una capa de células más elevadas, 100 μm de altura. La cutícula se vuelve más gruesa por encima de la región media.

Las células de tipo II se agrupan en la región posterior de la glándula, pero no llegan a la cutícula ni manifiestan alguna polaridad. Su citoplasma claro difiere significativamente del citoplasma denso de las células de tipo I. La cutícula se engruesa bastante sobre la región posterior de la glándula. Asimismo, su mesocutícula presenta canales porales muy amplios, donde se introduce la secreción de la célula para que posteriormente salga al exterior a través de los poros de la epicutícula.

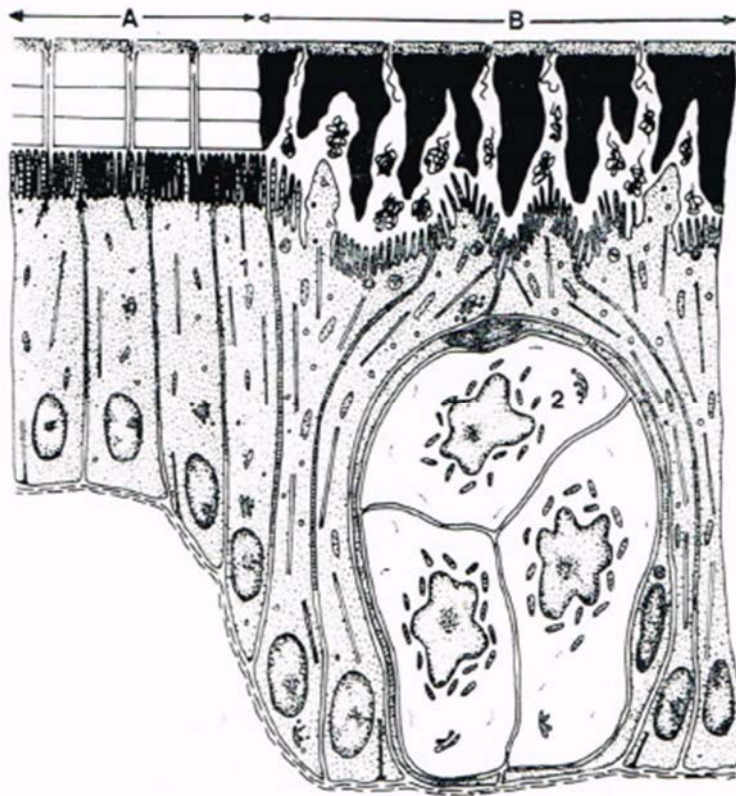


FIG. 102. – Esquema de la estructura de la glándula esternal de la obrera grande de una *Anacanthotermes* (Hodotermitidae). A: región anterior hecha de células I (1); B: región posterior hecha de células I y de un masivo de células II (2), su cutícula es del tipo “poroso” (según A. QUENNEDEY, 1978).

Rhinotermitidae (fig. 103 y 104). – La glándula esternal en las cinco sub-familias de *Rhinotermitidae* tienen prácticamente la misma estructura. Tiene forma lobulada y se compone de células de los tipos I, II y III. La región anterior comprende sólo los elementos de los tipos I y II, en el centro se localizan las células de tipo III, mientras que en la parte posterior, encontramos únicamente células de tipo III (III'), pero diferentes que las anteriores. Las células II están entre las células columnares del tipo I: son ricas en mitocondrias y en glóbulos de secreción. Las células III anteriores son mucho más pequeñas que aquellas de la región posterior. Asimismo, su contenido se asemeja al de los elementos II. Las células III' de la región posterior sobresalen de la capa glandular y están equipadas con un potente ergastoplasma granuloso, además de contener un gran número de secreción.

Los canalículos de las células III y III' convergen hacia la región media de la glándula y se abren en una cúpula cuticular, sobre la cual se acumulan las secreciones de las células I y II. Las sensilias campaniformes se localizan debajo de esta cúpula.

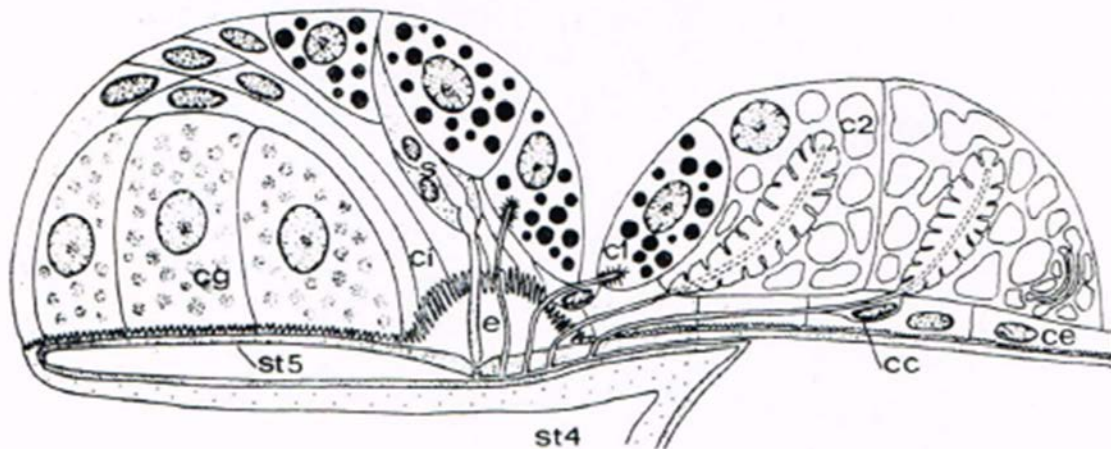


FIG. 103. – Esquema de la glándula esternal de Rhinotermitidae vista en corte longitudinal. *cc*: célula del canal; *cg*: célula glandular; *ci*: célula intercalar; *c1*: célula glandular con canalículo de tipo 1; *c2*: célula glandular con canalículo de tipo 2; *e*: espacio sub-cuticular; *s*: sensilia campaniforme; *st4*, *st5*: 4to y 5to esternitos abdominales (según A. QUENNEDEY, 1971).

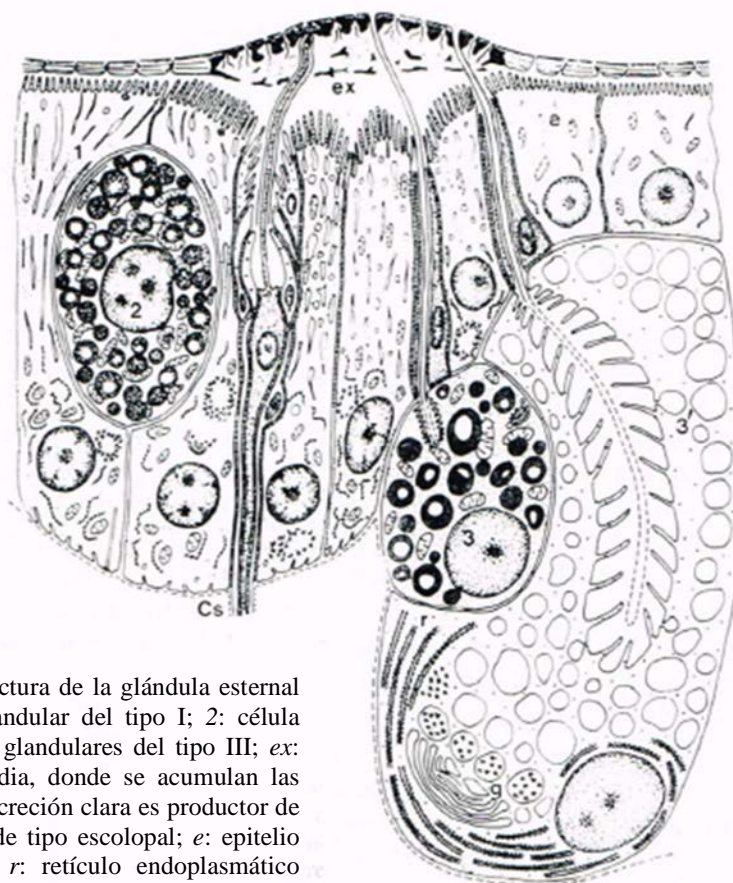


FIG. 104. – Esquema de la ultraestructura de la glándula esternal de las Rhinotermitidae. *1*: célula glandular del tipo I; *2*: célula glandular del tipo II; *3* y *3'*: células glandulares del tipo III; *ex*: cavidad bajo la cúpula cuticular media, donde se acumulan las secreciones de las células I y II. La secreción clara es productor de las células III'; *Cs*: célula sensorial de tipo escolopal; *e*: epitelio tegumentario; *g*: aparato de Golgi; *r*: retículo endoplasmático rugoso (según A. QUENNEDEY, 1978).

En el caso de las *Reticulitermes*, la cutícula presenta un relieve externo que caracteriza a cada una de las áreas de la glándula. La zona frontal ostenta escamas bordeadas de espinas de número variable, mientras que la zona posterior de aspecto granuloso se muestra perforada por poros relativamente agrupados, que corresponde a las glándulas unicelulares y porta sensilias campaniformes (Lebrun, 1972). Es probable que esta segunda zona, más desarrollada en los soldados y las obreras que en los imagos, produzca un rastro de feromonas.

Termitidae. – La glándula esternal se encuentra en la parte delantera del 5to esternito abdominal y está compuesta por 2 categorías celulares (I y III) en las nasutitermitinae y por 3 categorías en Macrotermitinae y Termitinae. La cutícula en esta especie es banal.

En la glándula esternal de Nasutitermitinae, la cual es polimórfica (véase más adelante, encontramos que las células de tipo II están relacionadas con la basal, pero no con la cutícula. Sus mitocondrias son inusualmente grandes (3 μm de largo) y abundantes. La cutícula posee una mesocutícula gruesa y llena de grandes cavidades.

EL POLIMORFISMO DE LA GLÁNDULA ESTERNAL

En el seno de una misma especie, el tamaño de la glándula esternal varía de acuerdo a la casta.

En el caso de las Mastotermitidae, Kalotermitidae y Termopsidae, el polimorfismo parece ser discreto, pero la información en las diferentes castas de esta familia es muy limitada como para poder confirmar su inexistencia.

En las Hodotermitidae, *Anacanthotermes ochraceus*, la glándula del imago macho es considerablemente más grande que la del imago hembra o de la obrera. La región anterior supone un mayor incremento en el tamaño y sus células están llenas de enclaves globulares. Aquí presentamos los volúmenes de la glándula en las diversas castas expresados en $10^6 \mu\text{m}^3$: obrera pequeña 16, obrera pequeña 63, imago hembra que emigra 63, imago macho que emigra 2 100 (Quennedey, 1978). Se añade también que, según Leuthold y Bruinsma (1977), la glándula esternal del macho de *Hodotermes mossambicus* sobrepasa en volumen a aquella de las otras termitas (fig. 105). En el caso de este macho, las células del tipo I están llenas de vesículas claras cuyo origen aún es desconocido. He aquí lo escrito Quennedey (1978, pág. 75) sobre el tema: estos imagos “corresponden a la fase de almacenamiento. La liberación de su contenido se realiza muy rápido luego de emigración y del llamado tándem al macho. Los productos emitidos siguen la ruta de los canales porales y epicuticulares para llegar al exterior”.

En las Rhinotermitidae, el volumen de la glándula aumenta considerablemente en los imagos, ya que en realidad son las células de los tipos I y II que aumentan de número. En el caso de los neutros, obreras y soldados se da a la inversa, las células de tipo III son las que lo llevan.

En las larvas que se encuentran en los estadios I, II y III, la glándula se compone de células indiferenciadas, ricas en ergactoplasma y en glucógeno.

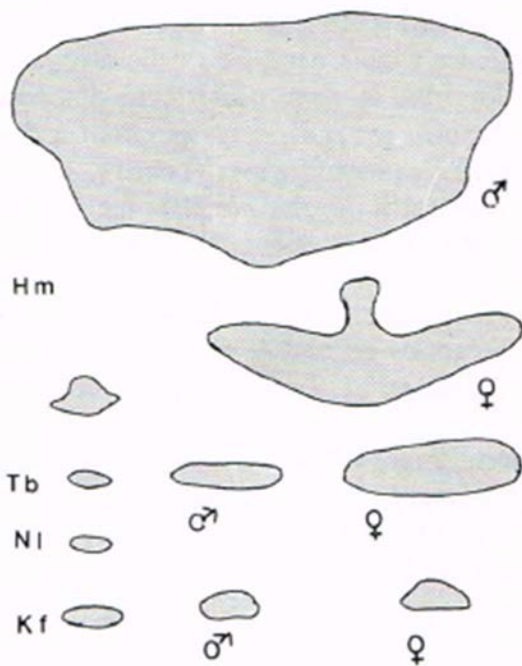


FIG. 105. – Contornos de las glándulas esternales de *Hodotermes mossambicus* (Hm), de *Trinervitermes bettonianus* (Tb), de *Nasutitermes lujae* (Nl) y de *Kaloterme flavicollis* (Kf) representadas en la misma escala (según R. H. LEUTHOLD y O. BRUINSMA, 1977).

A partir del estadio IV, está asegurada la diferenciación en 3 categorías de células glandulares. La glándula ha tomado su forma lobulada, luego comienza la carga de las células de tipo I y dura hasta la emigración. La cutícula supra-glandular se engruesa a partir del estadio IV. Debajo de los imagos se forma un espacio, una especie de depósito donde se acumulan los productos de la secreción. Por otro lado, las laminillas de la mesocutícula se apartan las unas de las otras y la glándula esternal de las obreras y soldados se diferencia totalmente de aquella de los imagos.

En Nasutermitinae, las *Nasutitermes lujae* (Pasteels, 1965) y *Trinervitermes bettonianus* (Leuthold y Lüscher, 1974) han sido objeto de estudios comparativos concernientes a la glándula esternal en las castas. Las diferencias no se encuentran en la estructura, sino en el tamaño (fig. 106). La glándula del imago macho migratorio es 10 veces más voluminosa que la de la obrera y la del imago hembra migratoria es 65 veces más. En los soldados, esta glándula es bastante más pequeña. En el caso de las grandes, no tiene más que el 1/15 del volumen de aquella de las obreras y la cifra es de 1/90 en los pequeños (Leuthold y Lüscher, 1974). En cuanto a la reina fisogastría, la glándula regresiona y la cutícula se ensancha gracias a una base celular recién formada. Las células de tipo I se convierten en meras células epidérmicas, secretoras de cutícula (véase el tomo II, capítulo Reinas fisogastrías).

INERVACIÓN DE LA GLÁNDULA ESTERNAL

Quennedey (1969) señaló que, entre las células secretoras de la glándula esternal de *Kaloterme flavicollis*, existen una treintena de sensilias campaniformes diseminadas y describió su ultraestructura (fig. 129) e independientemente de los receptores sensoriales, también encontró fibras nerviosas cuyo diámetro está comprendido entre 1 y 2 μm .

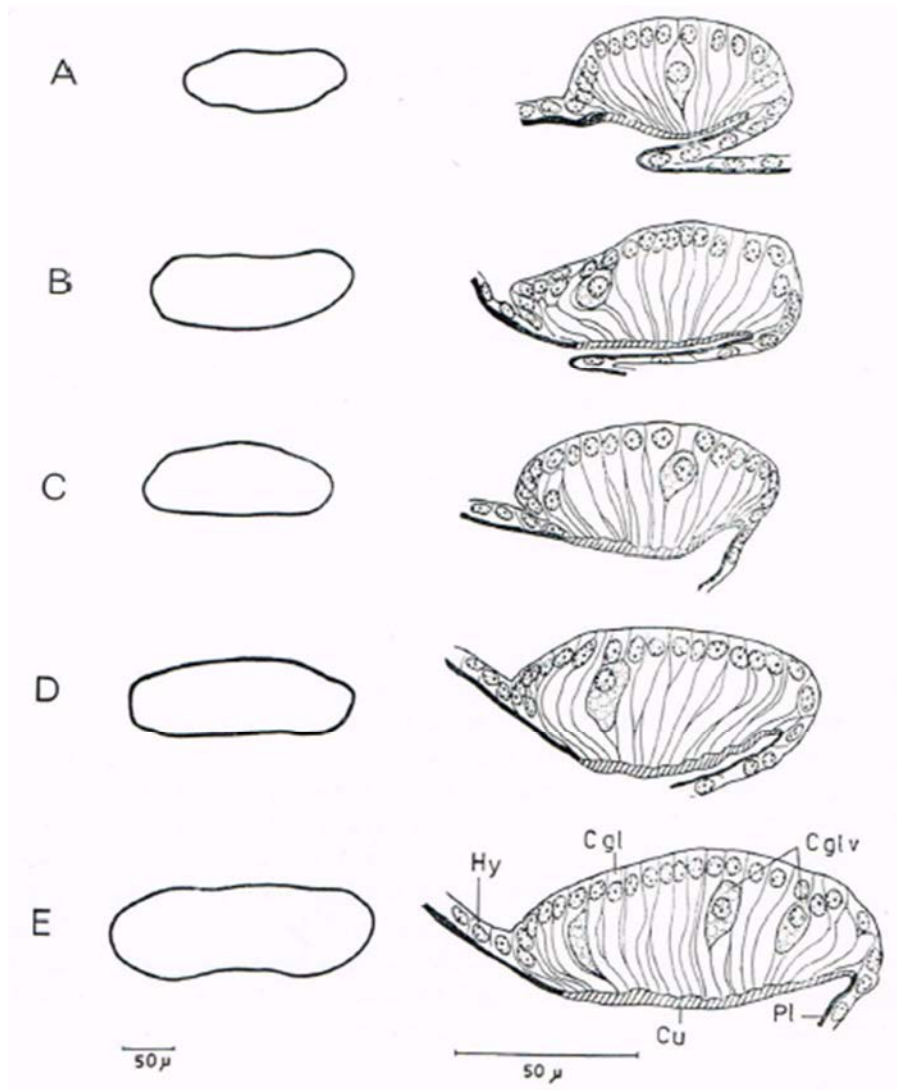


FIG. 106. – Glándulas externas de *Nasutitermes lujae*. A la izquierda: contornos de las glándulas; a la derecha: cortes sagitales. A: obrera pequeña en estadio 1; B: obrera pequeña en estadio 2; C: obrera grande en estadio 1; D: obrera grande en estadio 2; E: obrera grande en estadio 3; Cgl: células glandulares; Cglv: célula glandular vacuola; Cu: cutícula; Hy: epidermis; Pl: pliegue articular entre el 4to y 5to esternitos (según J. M. PASTEELS, 1965).

Después de atravesar la túnica conjuntiva, pierden su vaina de Schwann. Las terminaciones de estas fibras se sitúan en el epitelio glandular y la unión con la célula glandular se hace por una sinapsis de un tipo particular rico en vesículas, unas densas y las otras claras, mientras que la membrana sináptica no presenta modificación alguna. El tamaño de las vesículas densas (900 a 1500 Å) hace pensar en gránulos de neurosecreción. Quennedy supone que los axones en cuestión pertenecen a las neuronas secretoras, pero ignora el sitio exacto.

LAS SECRECIONES DE LA GLÁNDULA ESTERNAL

No nos parece adecuado tomar en consideración las sustancias derivadas de extractos totales de termitas, puesto que su origen no se puede especificar.

Ahora bien, parece que todas las investigaciones efectuadas sobre los rastros de feromonas fueron hechas a partir de extractos totales, donde las sustancias más variadas se encontraban mezcladas. En el capítulo dedicado a los rastros, donde retomamos el estudio de las feromonas, mostraremos la importancia de las sustancias de origen alimenticio (madera).

Actualmente, entre las numerosas sustancias dadas como el rastro de feromona, es difícil discernir la calidad de una y de la otra.

Estudiaremos más adelante (Tomo III) el marcado de pistas y trataremos de retomar algunas observaciones efectuadas por autores sobre algunos hechos bien establecidos. Por lo tanto, aquí bastará con decir que las sustancias atractivas se han utilizado con éxito en cuanto a las feromonas de pista, un hallazgo que no tiene el propósito de simplificar los hechos o su interpretación (Matsumara, Coppel y Tai, 1968; Tai, Matsamura y Coppel, 1971). En 1976, Laure y Barbier extrajeron de *Schedorhinotermes lamanianus* una sustancia que tiene las características de una feromona de pista. Sin embargo, en la misma fecha, observamos que el termitero de *Schedorhinotermes*, construida usualmente en un árbol muerto, está impregnado de un olor fuerte (muy fuerte en la especie *putorius*) y que las pistas están marcadas por excremento. Si acerca el uno al otro durante cierto tiempo, incluso lejos del nido, formarán una costra continua. *Dentro de esta mezcla de olores* que reina en el termitero y las galerías-túneles, ¿cuál es la verdadera feromona? La pregunta ya fue planteada y, hasta hoy en día, continúa sin respuesta.

D. GLÁNDULAS TERGALES

Estas glándulas tegumentarias están situadas sobre los tergitos abdominales de los imagos (fig. 107). Al parecer, las otras castas tampoco lo tienen.

Su estudio ha estado bastante descuidado hasta ahora, recordando las notas: las de Montalenti (1928) sobre *Kalotermes flavicollis*, de Barth (1955) sobre las *Syntermes dirus*, de Noirot (1969) sobre *Neotermes*, *Microtermes sp*, *Termes hospes*, *Cephalotermes rectangularis*. Wall (1969) describió la anatomía microscópica de las glándulas tergaes de *Kalotermes flavicollis*. Lebrun (1971) nos otorgó excelentes microfotografías de la cutícula situada detrás de las glándulas tergaes de esta especie (fig. 107). En un artículo reciente, Ampion (1980) ha completado con éxito el encuentro entre dos órganos.

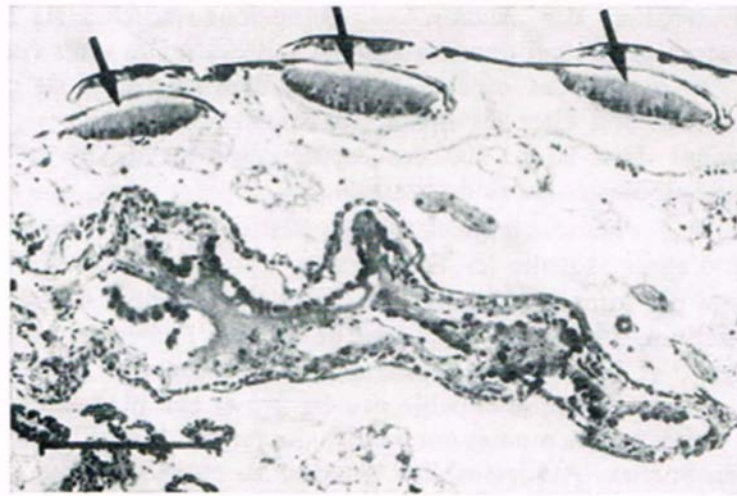


FIG. 107. – Corte longitudinal de la región dorsal de los tres últimos segmentos abdominales de un imago hembra de *Armitermes* sp. Las tres glándulas tergaes, designadas por 3 flores, y están recubiertas por el borde posterior del segmento que le precede. Escala = 20 μ m (según M. AMPION, 1980)

La ubicación de las glándulas tergaes varía en las diversas familias que componen el orden de los Isópteros. En *Mastotermes*, del 3ero al 10mo tergito abdominal; *Kalotermes*, *Glyptotermes*, *Incisitermes*, *Bifiditermes*, *Epicalotermes*, *Cryptotermes*, 9no y 10mo; *Neotermes*, 8vo al 10mo; Porotermitinae y Stolotermitinae, 8vo-10mo; Prorhinotermitinae, 8vo-10mo; Coptotermitinae, 9no-10mo; Termitogetoninae, 9no y 10mo; Psammotermitinae, 8vo -10mo; Rhinotermitinae, 8vo al 10mo; Termitidae: Macrotermitinae : *Microtermes* y *Pseudacanthotermes*, 9no y 10mo; *Bellicositermes bellicosus*, 6to al 10mo; *Bellicositermes subhyalinus*; *B. natalensis*, *B. ukuzii*, 3ro al 10mo; Apicotermitinae : *Apicotermes trågärddhi*, 10mo; *Anoplotermes schwarzi*, *Adaiphrotermes choanensis*, *Euhamitermes lighti*; *Alyscotermes kilimandjaricus*, 9no y 10mo. Termitinae: *Amitermes evuncifer*; *Drepanotermes* sp., 9no y 10mo; *Microcerotermes parvus*, *Cephalotermes rectangularis*, 8vo al 10mo; *Tuberculitermes*, *Termes*, *Promirotermes*, *Angulitermes*, *Pericapritermes*, 8vo al 10mo. Nasutitermitinae: *Syntermes*, *Labiotermes*, *Armitermes*, *Occasitermes*, *Subulitermes*, *Cornitermes*, *Rhadinotermes*, *Fulleritermes*, *Nasutitermes*, *Tumulitermes*, *Bancaliothermes*, *Trinervitermes*, *Leptomyxotermes*, 8vo al 10mo.

Las glándulas tergaes se encuentran ausentes en todas las Hodotermitidae, así como también en Heterotermitinae del género *Reliculitermes*, en las Macrotermitinae de los géneros *Megaprotermes*, *Protermes*, *Odontotermes*, *Ancistrotermes*, *Pseudacanthotermes*, en las Apicotermitinae de los géneros *Firmitermes*, *Skatitermes*, en las Termitinae de los géneros *Euchilotermes*, *Procubitermes*, *Cubitermes*, *Lepidotermes*, *Thoracotermes*, *Basidentitermes*, *Ovambotermes* y, por último, en las Nasutitermitinae de los géneros *Spatulitermes*, *Eutermellus*.

En los sexuales reproductores maduros, las glándulas tergaes regresionan y muestran signos de degeneración. Estas glándulas existen en los sexuales neoténicos y se diferencian tras la muda de neotenia (Lebrun, 1971), mientras que se encuentran menos desarrolladas en los sexuales imaginales.

De su presencia inconstante se deduce que las glándulas tergaes no son órganos indispensable en el insecto y tienen un rol temporal (véase el Tomo II, capítulo *Migración y fundación de nuevas sociedades*).

Glándulas tergaes de las cucarachas. – Recordemos que en las Blattodea, las glándulas tergaes existen únicamente en el abdomen de los machos (Blattellidae, Blaberidae, 10 p. 100 de las especies estudiadas, Blatiidae en 40 p. 100 de las especies estudiadas), y en machos, hembras y larvas (Blattinae). Se encuentran ausentes en el 90 p. 100 de las especies estudiadas de Blaberidae y en 60 p. 100 de las especies estudiadas de Blattidae.

La presencia de glándulas tergaes en las Blattodea y los Isópteros refuerza la hipótesis según la cual las cucarachas son ancestros de las termitas.

En el nivel de las áreas glandulares, la cutícula se ve modificada. En *Kaloterme flavicollis* (Lebrun, 1971), (fig. 108) al momento de la muda imaginal, la superficie del tegumento de los 9no y 10mo tergitos abdominales donde se sitúan las glándulas tergaes sufre una modificación. Por encima, la cutícula delgada y poco pigmentada deja ver dos zonas claras sobre las partes anteriores de los tergitos 9no y 10mo, donde no hay cerdas sensoriales. Por encima de las glándulas, la cutícula forma proyecciones escuamiformes (fig. 109) portadoras de una punta en su borde libre y es en esta zona donde se abren los poros glandulares. Se tiene aún la duda de si las proyecciones y sus puntas no cumplen un rol de evaporador. En las *Bellicositermes*, los tergitos de los segmentos abdominales 7 y 8, en la zona glandular, dan un aspecto verrugoso debido a la forma de las proyecciones en escamas de la cutícula, además de que los orificios glandulares se alínean entre las escamas (fig. 108). La secreción se derrama entre los numerosos poros glandulares y se solidifica bajo la forma de bolas.

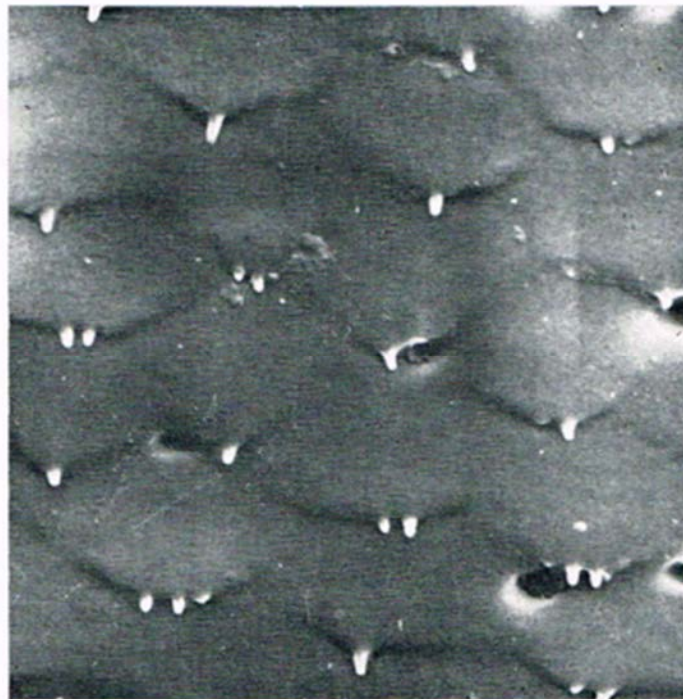


FIG. 108. – Superficie tegumentaria de *Kaloterme flavicollis* a nivel de glándulas tergaes: zona glandular del 9no tergito con escamas epicuticulares y orificios de las glándulas (fotografía de D. LEBRUN, 1971).

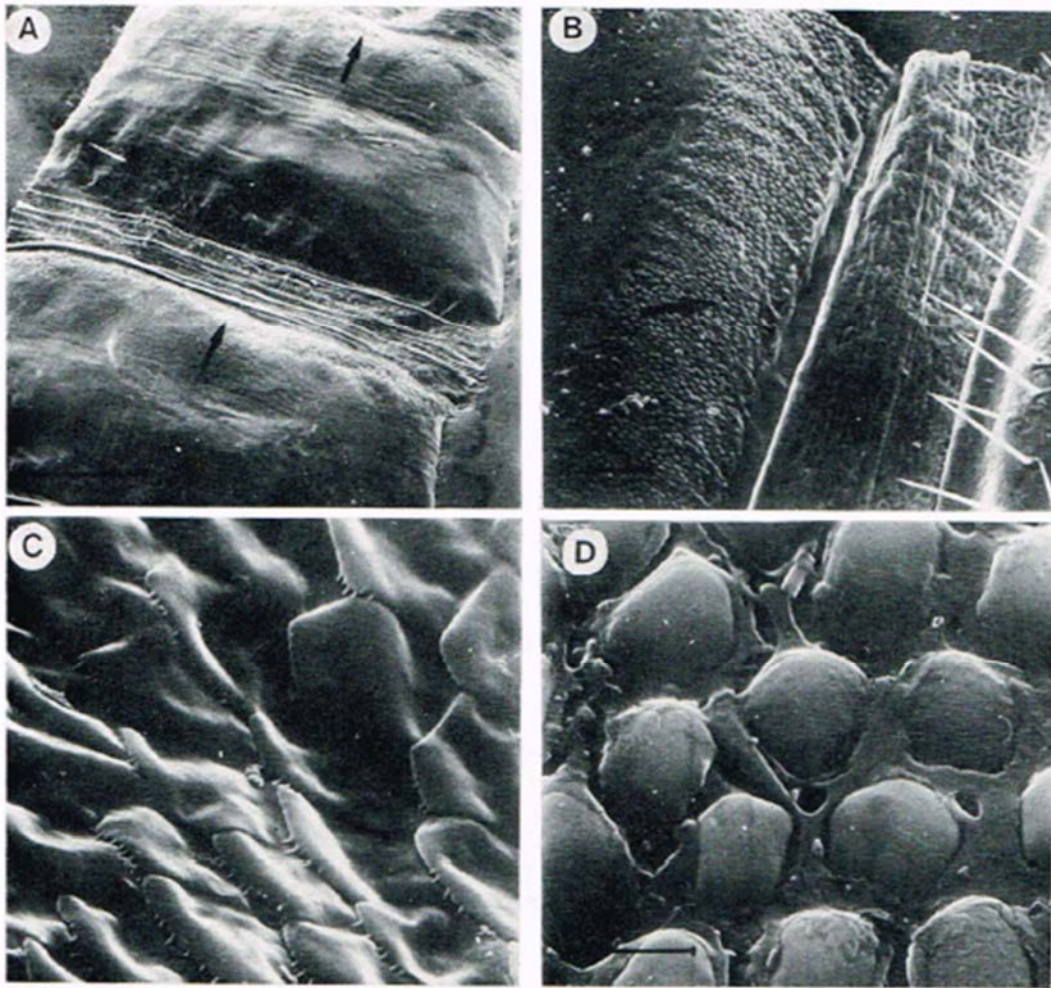


FIG. 109. – Aspecto exterior, visto en un microscopio de barrido, de los 7mo y 8vo tergitos abdominales de *Bellicositermes bellicosus* (A, B, C) y de *B. subhyalinus* (D). A: vista en conjunto, las flechas indican las superficies verrugosas, glandulares; B: zona verrugosa bastante grande; C: escamas entre las verrugosidades; D: secreción que forma depósitos en forma de bolas, a la derecha se halla un poro glandular muy visible (fotografías de M. AMPION, 1980).

Las glándulas tergaes se presentan como unas almohadillas hipodérmicas uniestratificadas (fig. 107) y cada célula glandular se comunica con el exterior a través de un fino canalículo. Las figuras 110 y 111 muestran su ultraestructura.

Dos tipos de células componen estas glándulas. Una es de tipo glandular exocrina de artrópodo con un canalículo excretor que penetra profundamente en el cuerpo celular, luego el diámetro crece y el canalículo envía digitaciones alrededor. En el citoplasma, todos los orgánulos fundamentales están presentes. A veces el ergastoplasma (= retículo granuloso) está hecho de sacos muy planos y enrollados (fig. 110, *Kaloterme*s). Cada célula exocrina está coronada por la célula productora del canalículo (*Ce*, fig. 110 y 111).

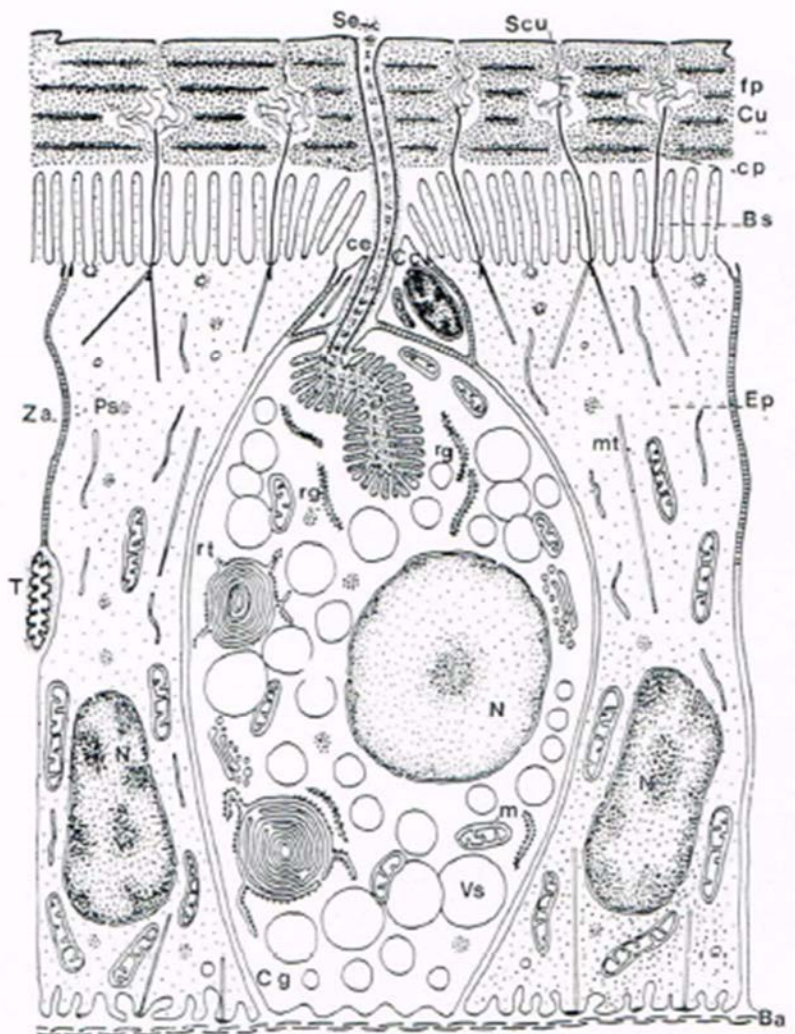


FIG. 110. – Esquema de las células que constituyen las glándulas tergales de *Kaloterмес flavicollis*. Ba: membrana basal; Bs: varilla de secreción epicuticular; Cc: célula de canal con su depósito; Ce: canal excretor; Cg: célula glandular exocrina de tipo 3; Cp: canal poral; Cu: cutícula; Ep: célula epidérmica banal; fp: filamento de secreción poral; m: mitocondria; mt: microtúbulo; N: núcleo; Ps: polisoma; rg: retículo endoplasmático rugoso; rt: retículo endoplasmático liso; Se: secreción de la glándula tergal que se expande sobre la cutícula; Scu: secreción intracuticular; T: tráquea intracelular; Vs: vacuolas de secreción; Za: zona de adherencia intracelular (según M. AMPION, 1980).

El otro tipo es un tipo de célula hipodérmica banal, relativamente columnar, con borde en forma de cepillo y numerosos canalículos intracuticulares.

Aquí no parece haber diferencias entre las glándulas de macho y de la hembra.

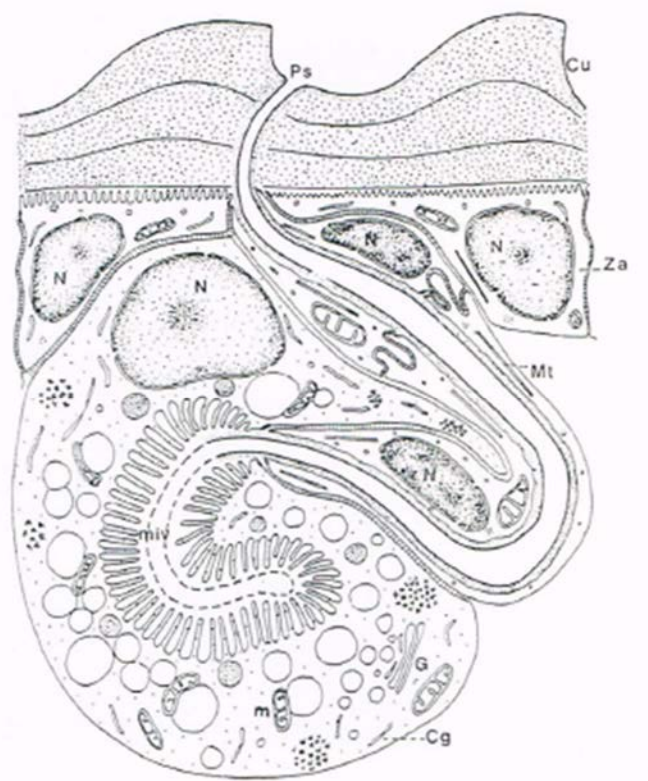
El citoplasma de la célula glandular contiene muchas vesículas de secreción que pasan en la parte interna, dilatada del canalículo excretor, y de ahí al exterior.

El rol de las glándulas tergales parece estar ligado a la actividad reproductora y particularmente al llamado de la pareja sexual y la formación del tándem que precede al paseo nupcial.

Expondremos más adelante sobre la reproducción, el comportamiento migratorio y los rituales que lo acompañan.

Ampion (1980) se lanzó a las especulaciones filogenéticas acerca de la distribución y el número de las glándulas tergales. Nosotros no haremos más que una breve alusión a las relaciones existentes entre Blattodea e Isóptera, puesto que no nos gustaría aventurarnos en las arenas movedizas de unas hipótesis no confirmadas.

FIG. 111. – Esquema de las células que componen las glándulas tergaes de *Bellicositermes subhyalinus* hembra. Para la explicación de cada letra, véase la figura 110 (según M. AMPION, 1980).



E. GLÁNDULAS PLEURALES ABDOMINALES

Estas glándulas (Ampion, 1980) fueron descubiertas en los imagos hembras de *Cubitermes fungifaber*. He aquí lo que dijo al respecto su descubridor: “Los últimos segmentos abdominales del 3 al 5 de la hembra de esta especie muestran un ensanchamiento significativo de la epidermis pleural (500 μ m de largo, 600 μ m de ancho y 50 μ m de altura). Se trata de una estructura glandular formada por un epitelio uniestratificado de tipo 3 (= células glandulares exocrinas) asociadas a cerdas quimiorreceptoras. Está cubierta de una cutícula periférica azul (endocutícula) muy arrugada”, (pág. 55). Estas glándulas no se han hallado en *Cubitermes bilabatodes* y *C. exiguus*.

F. GLÁNDULAS TARSALES

Las obreras, soldados y larvas maduras de Rhinotermitidae de los géneros *Reticulitermes*, *Heterotermes*, *Coptotermes* y *Schedorhinotermes* portan una depresión de la cutícula con numerosos orificios en el extremo distal de sus tibias y sobre la cara ventral de los primeros y segundos segmentos tarsales (fig. 112). Esta depresión está relacionada a los canalículos evacuadores de las glándulas tegumentarias (Bacchus, 1979). Asimismo, cada glándula es pluricelular: presentan células secretoras y células canaliculares (fig. 113).

Por su posición, se puede inferir que estas áreas glandulares se utilizan para marcar las pistas y hacer que despidan el olor respectivo.

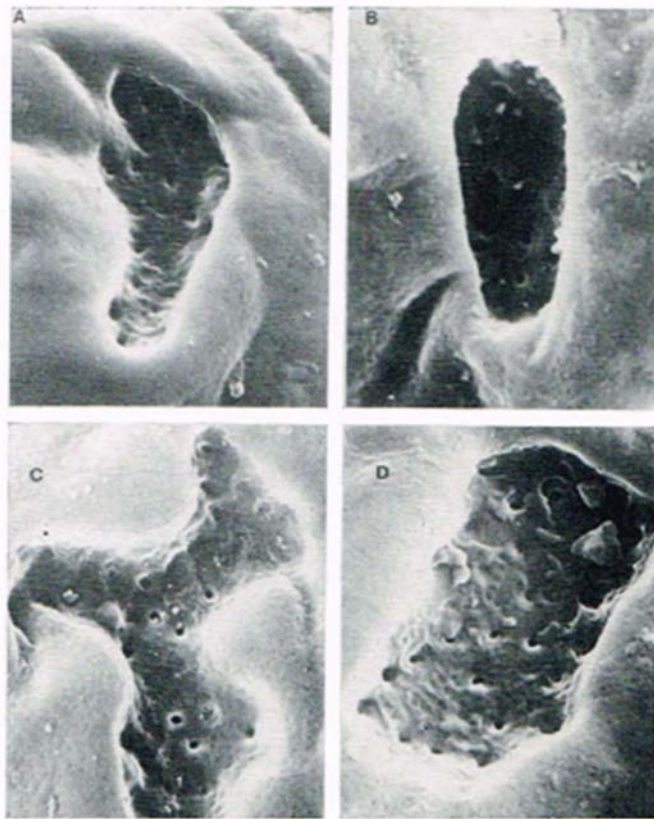


FIG. 112. – Placas cuticulares, profundas, llenas de poros glandulares que evacúan las secreciones de la glándula tarsal. A: de *Reticulitermes lucifugus* (1er segmento tarsal) x 3500; B: de *Heterotermes perfidus* (1er segmento tarsal) x 4000; C: de *Coptotermes formisanus* (extremidad distal de la tibia) x 3500; D: *Schedorhinotermes putorius* (extremidad distal de la tibia) x 4000 (según S. BACCHUS, 1979).

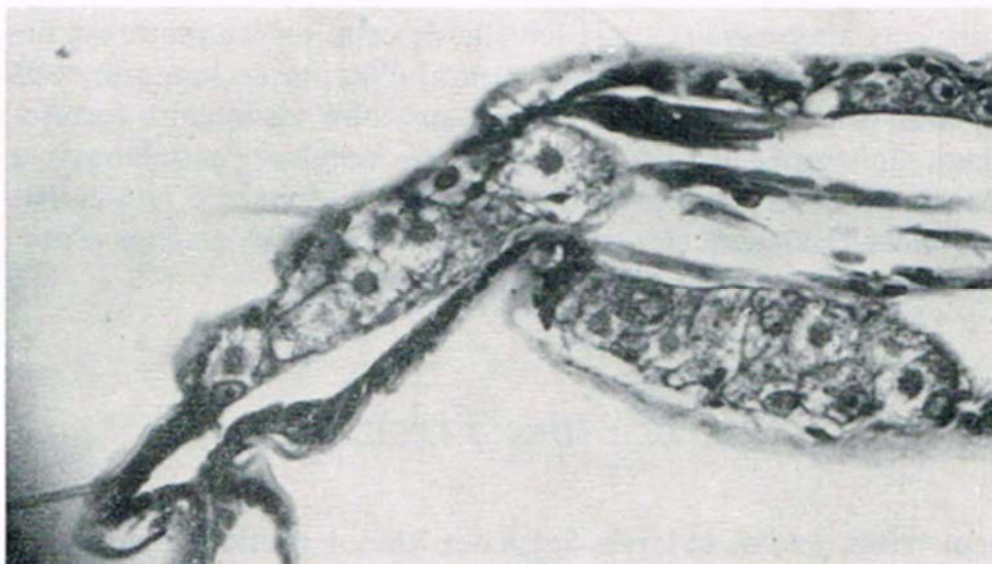


FIG. 113. – Corte longitudinal medio del tarso de una obrera que muestra las áreas glandulares (fotografía inédita de S. BACCHUS).

BIBLIOGRAFÍA

- AMPION (M.). 1980. - *Les glandes tergaes des Termites : étude comparative et signification évolutive*. (Las glándulas tergaes de las Termitas: estudio comparativo y significado evolutivo). Tesis 3er ciclo, Biol. anim. Univ. Dijon. 107 pág.
- BACCHUS (S.), 1979. - New exocrine gland on the legs of some Rhinotermitidae (Isoptera). *Intern. Journ. Morph. Embry.*, 8, 135-142.
- BARTH (R.), 1955. - Ueber die tergitalen Drüsenfelder von *Syntermes dirus*. *Rev. bras. Biol.*, 15, 257-263.
- BECKER (G.) et PETROWITZ (H. J.), 1967. - Auf Termiten spurbildend wirkende Stoffe. *Naturwissenschaften*, 54, 16-17.
- BIRCH (A. J.), BROW (M. V.), CORRIE (J. E. T.) et MOORE (B. P.), 1972. - Neocambrene A, a termite trail pheromone. *J. chem. Soc.*, 21, 2653-2657.
- BIRCH (A. J.), CHAMBERLAIN (K. B.), MOORE (B. P.) et POWELL (V. H.), 1970. - Termitas en *Santalum spicatum*. *Austral. J. Chem.*, 23, 2337-2341.
- BONNEVILLE (P.), 1936. - Recherches sur l'anatomie microscopique des Termites. *Arvernia biologica*, (Investigaciones sobre la anatomía microscópica de las termitas) 15, 1 - 127.
- BROSSUT (R.), 1973. - Évolution du système glandulaire exocrine des Blattaria et Isoptera. (Evolución del sistema glandular exocrino de las Blattaria e Isoptera). *Int. J. Insect morpho, embryo*, 2, 35-54.
- BUGNION (E.) et PAPOFF (N.), 1910. - Le Termite a latex de Ceylan, *Coptotermites* travialls. *Méll. SOCo zool. France*, 23, 107-123.
- CASSIER (P.), FAI 'MAUREL (M. A.) et LEBRUIN (D.), 1977. - Electron microscopic study of the mandibular glands of *Kalotermites flavicollis*. *Cell Tisslle Res.*, 182, 327-339.
- CMELIK (S. H. W.), 1971. - Composition of the lipids from the frontal gland of the major soldiers of *Macrotermes goliath*. *Insect biochemistry*, 1, 439-445.
- COLLINS (M. S.) et PRESTWICH (G. D.), 1981. - Defense in *Nasutitermites octopilis* Banks (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae): comparative effectiveness of soldier secretion. III sectes Sociaux, submitted.
- CZERWINSKI (K.), 1897. - Beitrage zur Kenntnis der Termiten. *Zool. Anz.*, 20, 199-202.
- DELIGNE (J.), 1970. - Recherches sur la transformation des jeulles en soldats dans la société de *Termites* (Insectes Isopteres). *These Sci. Univ. libre de Bruxelles*, 424 p.
- DELIGNE (J.), 1973. - Observations au microscope électronique a balayage d'un nouveau système glandulaire céphalique chez les Termites. *Proceed. VII, Congr. IUSS1, London*, 85-87.
- ERST (E.) et VAN TOLEDO (B.), 1975. - The development of steroidal gland during caste differentiation in the Termite *Trinervitermes beltonianus*. (Isoptera: Termitidae). In «Pheromones and defensive secretions in social Insects». Symposium 1 USSI, Dijon, 213 - 217.
- FEYTAUD (J.), 1912. - Contribution a l'étude du Termite lucifuge (anatomie, fondation de colonies nouvelles). *Arc. anat. micros.*, 13, 481-607.
- GEIGY (R.) et WALL (M.), 1968. - Ueber eine Tergaldrüse der Termite *Kalotermites flavicollis* (Fabr.) *Acta tropica*, 25, 271-272.
- GRASSÉ (P. P.), 1975. - Les glandes tégumentaires des Insectes. In *Traité de Zoologie*, tome VIII, fase. 3, 199-320, Masson, Paris.
- HOLMGREN (N.), 1909. - *Loco citaro*, p. 71.

- HRDY (I.), KRECEK (J.) et VRKOC (J.), 1977. - Biological activity of soldier secretions in the Termites *Nasutitermes rippertii*, *N. costalis* and *Protrichotermes simplex*. Proceed. VIII Congr. IUSSI, Wageningen, 303-304.
- JUCCI (e.), 1924. - Sulla differenziazione delle caste nella società dei Termiti. *Atti Accad. Naz. Lincei, Rendiconti, Cl. Sci. Fis. Mat. (5)*, 14, 269-500.
- LEBRUN (D.), 1971. - Glandes tergaux et surfaces articulaires correspondantes chez le Termite à cou jaune. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 272, 3 162-3 164.
- LEBRUN (D.), 1972. - Organisation cuticulaire propre aux régions antérieure et postérieure de la glande sternale des Termites du genre *Reticulitermes* Holmgren. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 275 (D.), 779-781.
- LEUTHOLD (R. H.) et LÜSCHER (M.) , 1974. - An unusual caste polymorphism of the sternal gland and its trail pheromone production in the Termite *Trichotermes bettonialis*. *Ins. Soc.*, 21 , 3 19-326.
- LEUTHOLD (R. H.), BRUINSMA (O.) et YAN HUIS (A.), 1976. - Optical and pheromone orientation and memory for homing distance in the harvester termite *Hodotermes mossambicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* , 1, 127-139.
- LEUTHOLD (R. H.) et BRUINSMA (O.). 1977. - Piling behavior in *Hodotermes mossambicus*. *Psyche*, 84, 109-119.
- MASCHWITZ (Y.), JANDER (R.) et URKHARDT (D.), 1972. - Wehrsubstanzen und Wehrverhalten der Termiten *Macrotermes carbonarius*. *J. Insect Physiol.*, 18, 17 15- 1720.
- MASCHWITZ (U.) et THO (Y. P.), 1974. - Chinone als Wehrsubstanzen bei einigen orientalischen Macrotermen. *Insectes sociaux*, 21 , 23 1-234.
- MERTINS (J. W.), CAPPEL (H. e.) et MATSUMURA (F.), 1971. - Sternal gland of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Reticulitermitidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 64, 478-480.
- MOORE (B. P.), 1962. - Collmarin-like substances from Australian Termites. *Nature*, 195. 1101-1102.
- MOORE (B. P.), 1964. - The chemistry of nasutins. *Austral. J. Chem.* , 17, 901 -907.
- MOORE (B. P.), 1964. - Volatile terpenes from *Nasutitermes* soldiers. *J. Insect Physiol.* , 10,371 - 375.
- MOORE (B.P.), 1966. - Isolation of the scent-trail pheromone of an Australian termite. *Nature*, London , 211. 746-747.
- MOORE (B. P.), 1968. - Studies on the chemical composition and function of the cephalic gland secretion in Australian termites. *J. Physiol.* , 14, 33-39.
- MOORE (B. P.), 1969. - Biochemical studies in Termites, in *Biology of Termites* (K. Krishna et F. M. Weesner ed.), vol. J, 407-432, Academic Press.
- MOORE (B. P.), 1974. - Pheromones in the termite societies. In « *Frontiers in Insectology : Pheromones* ». Birch éd., 32, 250-266.
- NOIROT (CH.), 1969. - Glands and secretions in *Biology of Termites* (K. Krishna et F. M. Weesner, ed.), vol. 1, 3 11-350, Academic Press.
- NOIROT (C. H.) et NOIROT-TIMOTHÉE (e.), 1965 a. - La glande sternale dans l'évolution des Termites. *Insectes sociaux*, 12, 265-272.
- NOIROT (CH.) et NOIROT-TIMOTHÉE (e.), 1965 b. - Ultrastructure de la glande sternale chez le Termite *Calotermes flavicollis*. *Proc. XII Internat. Congr. Entomol.* , London. 2. 129.
- NOIROT (CH.) et NOIROT-TIMOTHÉE (e.) 1965 c. - Organisation de la glande sternale chez *Calotermes flavicollis* (Fab.). Étude au microscope électronique. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 260, D 6202-6204.
- NOIROT (CH.) et QUENNEDEY (A.). 1974. - Fine structure of insect epidermal glands. *Ann. Entomol. Soc.*, 19, 61-80.

- NUTTIG (W. L.), BLUM (M. S.) et FALES (H. M.), 1974. - Behavior of the north Termite *Tenuirositermes tenuirositermis* with special reference to the soldier frontal gland secretion, its chemical composition and use in defense. *Psyche*, 81, 167-177.
- PASTEELS (J. M.), 1965. - Polyéthisme chez les ouvriers de *Nasutitermes lugens*. *Biologia gabonica*, 1, 191-205.
- PASTEELS (J. M.), 1972. - Sex-specific pheromones in a Termite, 28, 105-106.
- PRESTWICH (G. D.), 1975. - Chemical analysis of soldier defensive secretions of several species of East African Termites. *JUSSf, Dijon*, p. 149-152.
- PRESTWICH (G. D.), 1977. - Soldier termite soldier frontal gland secretions. 111. Chemical compositions of the soldier secretions of the Termite *Trinervitermes grassei*. *Jl/seCI biochem.*, 7, 91-94.
- PRESTWICH (G. D.), 1978. - Termites: dwellers in the dark. *National Geographic*, 153, 532-547.
- PRESTWICH (G. D.), 1978. - Isotrinervin-2-ol. Structural isomers in the defense secretions of allopatric populations of the Termite *Trinervitermes grassei*. *Experientia*, 34, 682-684.
- PRESTWICH (G. D.), 1979. - Interspecific variation in the defense secretions of *Nasutitermes* soldiers (Isoptera: Nasutitermitinae). *Biochem. System. Eco.*, 7, 211-221.
- PRESTWICH (G. D.), 1979 a. - Defense secretion of the black Termite *Grallatitermes africanus* (Termitidae: Nasutitermitinae). *Insect. Biochem.*, 9, 563-567.
- PRESTWICH (G. D.), 1979 b. - Chemical defense by termite soldiers. *J. Chem. Eco.*, 5, 459-480.
- PRESTWICH (G. D.), 1979 c. - Termite chemical defense: new natural products and chemosystematics. *Sociobiology*, 4, 127-138.
- PRESTWICH (G. D.), 1981. - Chemical weaponry of Termite soldiers. *Scientific American* (sous presse).
- PRESTWICH (G. D.), 1981. - Chemical Warfare by Termitic Soldiers. McGraw-Hill, Yearbook of Science and Technology, 1982 (sous presse).
- PRESTWICH (G. D.), 1982. - Evolution of Termite chemical defense. *IUSSI Symposium (Cocoyoc)* (sous presse).
- PRESTWICH (G. D.), KAIB (M.), WOOD (W. F.) et MEINVAHD (J.), 1975. - 1, 13-Tétradécadien-3-one and homologs: new natural products isolated from *Schedorhinotermes* soldiers. *Tetrahedron Letters*, 52, 4701-4704.
- PRESTWICH (G. D.), TANIS (S. P.), SPRINGER (J. P.) et CLARDY (J.), 1976 a. - Nasute termite soldier frontal gland secretion. I. Structure of trinervin-2-ol, 30-, 90-triol 9-0 acetate, a novel diterpene from *Trinervitermes* soldiers. *J. Amer. Chem. Soc.*, 98, 6061.
- PRESTWICH (G. D.), TANIS (S. P.), PIKIEWICZ (F. G.) et AKASHI (K.), 1976 b. - 1, 13-nasute termite soldier frontal gland secretions. II. Structures of trinervinene congeners from *Trinervitermes* soldiers. *J. Org. Chem. Soc.*, 98, 6062-6064.
- PRESTWICH (G. D.), SIERL (S. A.), DIVILBISS (E. D.), et CHAUDHURY (M. F. B.), 1977. - Frontal glands of the Termite *Macrotermes subhyalinus*: morphology, chemical composition and use in defense. *J. Chem. Eco.*, 3, 579-590.
- PRESTWICH (G. D.), 1981. - From tetracycles to macrocycles: chemical diversity in the defense secretions of nasute Termites. *Tetrahedron. Symposium-in-Print*, invited paper (sous presse).
- PRESTWICH (G. D.) et CHEN (D.), 1981. - Soldier defense secretions of *Trinervitermes bettonianus* (Isoptera, Nasutitermitinae): chemical variation in allopatric populations. *J. Chem. Eco.*, 7, 147-157.
- PRESTWICH (G. D.) et COLLINS (M. S.), 1980. - A novel enolic fi-ketoaldehyde in the defense secretion of the Termite *Rhinotermes hispidus*. *Tetrahedron Letters*, 21, 5001-5002.
- PRESTWICH (G. D.) et COLLINS (M. S.), 1980. - Chemotaxonomy of *Silvitermes* and *Nasutitermes* Termite soldier defense secretions. Evidence against the hypothesis of diphyletic evolution of the nasutitermitinae (Isoptera: Termitidae). *Biochem. Syst. Eco.* (in press).

- PRESTWICH (G. D.), SPANTON (S. G.), GOH (S. H.) et THO (Y. P.), 1981. - New tricyclic diterpene propionate esters from a termite soldier defense secretion. *Tetrahedron Letters*, 22, 1563-1566.
- PRESTWICH (G. D.) et COILINS (M. S.), 1981. - Chemical defense secretions of the Termite soldiers of *Acorhinotermes* and *Rhinotermes* (Isoptera: Rhinotermitinae) : ketones, vinyl ketones and - ketoaldehydes derived from fatty acids. *J. Chem. Ecol.* (in press).
- PRESTWICH (G. D.) et COLLINS (M. S.), 1981. - 3-oxo-(Z)-9-hexadecenal: an unusual enolic fi-keto-aldehyde from a termite soldier defense secretion. *J. organic chem.*, 46, 2383-2385.
- PRESTWICH (G. D.) et COILINS (M. S.), 1981. - Macrocyclic lactones as defense substances of the termite genus *Reticulitermes*. *Tetrahedron Letters*.
- PRESTWICH (G. D.), GOH (S. H.) et THO (Y. P.), 1981. - Termite soldier chemotaxonomy. A new diterpene from the Malaysian nasute termite *Blattitermes sikkimensis*. *Experientia*, 37, 11-12.
- PRESTWICH (G. D.), JOES (R. W.) et COILINS (M. S.), 1981. - Terpene biosynthesis by nasute termite soldiers (Isoptera: Nasutitermitidae). *Insect biochem.*, 11, 331-336.
- PRESTWICH (G. D.), KAIB (M.), WOOD (W. F.) et MEINWALD (J.), 1975. - 1,3-tetradecadien-3-one and homologs: new natural products isolated from *Schedorhinotermes* soldiers. *Tetrahedron Letters*, 4701-4704.
- PRESTWICH (G. D.), LAUHER (J. W.) et COLLINS (M. S.), 1979. - Two new tetracyclic diterpenes from the neotropical Termite *Nasutitermes octopilos*. *Tetrahedron Letters*, 3827-3830.
- PRESTWICH (G. D.), SOLHEIM (B. A.), CLARDY (J.), PILKIEWICZ (F. G.), MIURA (I.), TANIS (S. P.) et NAKANISHI (K.), 1977. - Kempene-1 and -2, unusual tetracyclic diterpenes from *Nasutitermes* Termite soldiers. *J. Am. Chem. Soc.*, 99, 8082-8083.
- PRESTWICH (G. D.), SPANTON (S. G.), GOH (S. H.) et THO (Y. P.), 1981. - New tricyclic diterpene propionate esters from a Termite soldier defense secretion. *Tetrahedron Letters*, 22, 1563-1566.
- PRESTWICH (G. D.), SPANTON (S. G.), LAUHER (J. W.) et VRKOC (I.), 1980. - Structure of 3a-hydroxy-15-rippertene. Evidence for 1,2-methyl migration during biogenesis of a tetracyclic diterpene in Termites. *J. Amer. Chem. Soc.*, 102, 6825-6828.
- PRESTWICH (G. D.), SPANTON (S. G.), LAUHER (J. W.) et VRKOC (I.), 1980. - Structure of 3a-hydroxy-15(16)-rippertene. Evidence for a 1,2-methyl migration during biogenesis of a tetracyclic diterpene in Termites. *J. Amer. Chem. Soc.*, 102, 6825-6828.
- PRESTWICH (G. D.), TANIS (S. P.), PILKIEWICZ (F.), MIURA (I.) et NAKANISHI (K.). 1976. - Structures of trinervitene congeners from *Trinervitermes* soldiers. Nasute Termite soldier frontal gland secretions. 2. *J. Amer. Chem. Soc.*, 98, 6062-6064.
- PRESTWICH (G. D.), TANIS (S. P.), SPRINGER (J. P.) et CLARDY (J.), 1976. - Structure of trinervi-2,3,9-triol-9-O-acetate, a novel diterpene from *Trinervitermes* soldiers. Nasute Termite soldier frontal gland secretions. 1. *J. Amer. Chem. Soc.*, 98, 6061-6062.
- PRESTWICH (G. D.) et VRKOC (I.), 1979. - Standard nomenclature for Termite diterpenes. *Sociobiology*, 4, 139-140.
- PRESTWICH (G. D.), WIEMER (D. F.), MEINWALD (J.) et CLARDY (J.), 1978. - Cubitene, an irregular twelve-membered ring diterpene from a Termite soldier. *J. Amer. Chem. Soc.*, 100, 2560-2561.
- QUENNEDEY (A.), 1969. - Innervation de type neurosécréteur dans la glande sternale de *Kalotermes flavicollis* (Isoptera). Étude histologique et ultrastructurale. *J. Insect Physiol.*, 15, 1807-1814.
- QUENNEDEY (A.), 1971. - Les glandes exocrines des Termites. 1. Étude histochimique et ultrastructurale de la glande sternale de *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) (Isoptera, Kalotermitidae). *Z. Zellforsch.*, 121, 27-47.

- QUENNEDEY (A.), 1971 b. - Les glandes exocrines des Termites. 11. Organisation de la glande sternale des Rhinotermitidae. Étude ultra-structurale préliminaire. C. R. Acad. Sci., Paris, 273 D, 376-379.
- QUENNEDEY (A.), 1972. - Les glandes exocrines des Termites. IIT. Structure fine de la glande sternale de *Trinervitermes geminatus* Wasman (Termitidae Nasutitermitinae). Z. Zellforsch., 130, 205-218.
- QUENNEDEY (A.), 1973. - Observations cytologiques et chimiques sur la glande frontale des Termites. Proc. VIII Congr. J. U.S.S.R., London, p. 324-326.
- QUENNEDEY (A.), 1975 a. - Morphology of exocrine glands producing pheromones and defensive substances in subsocial and social insects, in Pheromones and defensive secretions in social insects. Sympos. I.U.S.S.F., Dijon, p. 1-21.
- QUENNEDEY (A.), 1975 b. - The labrum of *Schedorhinotermes minor* soldier (Isoptera Rhinotermitidae). Morphology, innervation and fine structure. Cell. Tissue Res., 160, 81-98.
- QUENNEDEY (A.), 1977. - An ultrastructural study of the polymorphic sternal gland in *Reticulitermes sanlonensis* (Isoptera Rhinotermitidae); another way of looking at the true termite trail pheromone. Proc. VIII Congr. I.U.S.S.F., Wageningen, p. 48-49.
- QUENNEDEY (A.), 1978. - Les glandes exocrines des Termites : Ultrastructure comparée des glandes sternales et frontales. These doc. es se. Univ. de Dijon, 255 p.
- QUENNEDEY (A.), BRULÉ (G.), RIGAUD (I.), OUBOIS (P.) et BROSSUT (R.), 1973. - La glande frontale des soldats de *Schedorhinotermes peltorius* Sjostedt (Isoptera: Rhinotermitidae) : analyse chimique et fonctionnement. Insect Biochem., 3, 67-74.
- QUENNEDEY (A.) et DELIGNE (J.), 1975. - L'arme frontale des soldats de Termites. 1. Rhinotermitidae. Insectes Sociaux, 22, 243-267.
- QUENNEDEY (A.) et LEUTHOLD (R. H.), 1978. - Fine structure and pheromonal properties of the polymorphic sternal gland in *Trinervitermes bettonianus* (Isoptera, Termitidae). Insectes Sociaux, 25, 153-162.
- QUENNEDEY (A.) et NOIROT (CH.), 1968. - Estérase cuticulaire dans la glande sternale de *Calotermes flavicollis* F. (Isoptera). C. R. Acad. Sci., Paris, 266 O, 2456-2458.
- RENOUX (J.), 1976. - Le polymorphisme de *Schedorhinotermes amallianus* Sjostedt (Isoptera, Rhinotermitidae). Essai d'interprétation. Insectes Sociaux, 23, 279-494.
- RICH (S.), 1969. - Quinones. In: Fungicides, TORGESON (D. e.), édité., vol. 2. N.Y. Academic Press, p. 647-648.
- RITTER (F. J.) et PERSOON (e. J.), 1977. - Trail pheromones and related compounds in termites and ants. Proc. VII Congr. I.U.S.S.F., Wageningen, p. 34-38.
- SANNASI (A.), 1969. - Morphology, histology and histochemistry of the frontal gland of soldier Termite *Rhinotermes magnificus*. La cellule, 67, 369-375.
- SATIR (P.) et STUART (A. M.), 1965 a. - The fine structure of the sternal gland of the Termite *Zootermopsis nevadensis* Hagen. Anat. Rec., 151, 494.
- SATIR (P.) et STUART (A. M.), 1965 b. - A new apical microtubule associated organelle in the sternal gland of *Zootermopsis nevadensis* Hagen. J. cell. Biol., 24, 277-283.
- SHATOV (K. S.), 1977. - Chemical signals in the Termite *Anacanthotermes ahngerianus* Jacobson (Isoptera: Hadotermitidae). Proc. VIII Congr. I.U.S.S.F., Wageningen, 50-51.
- SPATON (S. O.) et PRESTWICH (O. D.), 1981. - Chemical defense and self-defense. Biochemical transformations of contact insecticides produced by soldier Termite. Science (sous presse).
- STUART (A. M.), 1964. - The structure and function of the sternal gland in *Zootermopsis nevadensis* (Isoptera). Proc. Zoo. Soc. London, 143, 43.
- STUART (A. M.), et SATIR (P.), 1968. - Morphological and functional aspects of an insect epidermal gland. J. Cell. Biol. 36, 527-549.
- YRKOC (J.), BUDESIKY (M.), KRECEK (J.) et HRDY (I.), 1977. - Oiterpenes from secretions of *Nasutitermes* soldiers. Proc. VIII Congr. I.U.S.S.F., Wageningen, p. 320-321.

- YRKOC (J.), BUDESI SKY (M.) et SEDMERA (P.), 1975. - Chemistry of the detene diterpenoids from *Nasutitermes ripperti* in *termes badils*. A 1111. Ent.
- YRKOC (J.), KRECEK (J.) et HRDY (I.), 1978 b. - Monoterpenic alarm pheromones in two *Nasutitermes* sp. (sous presse).
- YRKOC (J.) et UBIK (K.), 1974. - 1- itro-trans-I-pentadecene as the defensive compound of termites. *Tetrahedron Letters*, 15, 1463-1464.
- YRKOC (J.), UBIK (K.), OOLEJS (L.) et HRDY (I.), 1973. - On the chemical composition of frontal gland secretion in termites of the genus *Nasutitermes* (*N. costalis* and *N. ripperti*; Isoptera). *Acta Ent. Bohemoslov.*, 70, 74-80.
- WALL (M.), 1969. - Untersuchungen über die Tergaldrüse der Termiten *Kalotermes flavicollis* Fabr. *Proc. VI Congr. IU551, Bern*, p. 295-297.
- WALL (M.), 1971. - Zur geschlechtsbiologie der Termiten *Kalotermes flavicollis* (Fabr.). *Acta tropica*, 28, 17- 60.
- WIEMER (D. F.), MEINWALD (J.), PRESTWICH (G. D.) et MIURA (I.), 1979. - Cembrene-A and (3Z)-cembrene-A diterpene from a Termiten soldier (Isoptera: Termitidae: Termitinae). *J. Org. Chem.*, 44, 3950-3952.
- WIEMER (D. F.), MEINWALD (J.), PRESTWICH (G. D.), SOLHEIM (B. A.) et CLARDY (J.), 1980. Biflora- 4, 10(19), 15-triene, a new diterpene from a Termiten soldier. *J. Org. Chem.*, 45, 191-192.
- WOOD (W. F.), TRUCKENBRODT (W.) et MEINWOLD (J.), 1975. - Chemistry of the defensive secretion from the african termite, *Odontotermes badils*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 68, 359-360.

CAPÍTULO VI

EL SISTEMA NERVIOSO

A pesar del interés que atrae la estructura cerebral de los isópteros, insectos cuyas estructuras son de extrema complejidad y que poseen las aptitudes más desarrolladas de todo el reino animal para la construcción, los estudios sobre este tema son escasos y de una calidad poco fiable. Además, las técnicas de impregnación argéntica no se han utilizado adecuadamente y han proporcionado poca información sobre la citoarquitectura del cerebro. Comparado a lo que sabemos sobre las abejas y las hormigas, nuestro conocimiento del cerebro de las termitas es aún realmente muy pobre.

Histórico: El primer trabajo concerniente al sistema nervioso de las termitas se lo debemos a Holmgren (1909), quien tomó como punto de comparación el cerebro de las cucarachas que conocemos bien (*Periplaneta orientalis*, *Blaber* sp.), ya que presenta varias características estructurales en común con el de los Isoptera. Asimismo, Holmgren describe las partes del cerebro y los nervios que lo conforman y el estudio de Kühnle (1913) centrado en el cerebro de Eutermes (*Nasutitermes*) peruanus añadió algunos datos al respecto. Luego tenemos un interesante estudio donde Hanstroem, (1930) compara el cerebro de una Phyllie con el de *Zootermopsis nevadensis*. Zuberi (1963) y Hecker (1966) trataron el primero del cerebro de las *Trinervitermes tchandensis*, *Mastotermes darwiniensis*, *Anacanthotermes ochraceus*, *Microcerotermes edentatus*, *Ancistrotermes latinotus* y *crucifer*, *Bellicositermes subhyalinus*, el segundo de *Bellicositermes bellicosus*.

Asimismo, debemos citar los trabajos de Thompson (1913-1919), donde podemos hallar datos interesantes sobre las modificaciones del cerebro según la casta.

Zawarzin (1913) y Rogosina (1928) mostraron que los insectos disponen de dos tipos de neuronas sensitivas. El tipo I que tiene un solo axón es el modelo bipolar con una dendrita en relación con la cutícula y un axón simple sin colaterales, es por mucho el más frecuente. Por otro lado, el tipo II tiene un axón que se bifurca y lleva a una arborización surtida. Estas dos categorías se reencuentran en el sistema nervioso de los Isoptera.

I. - EL CEREBRO

De tamaño relativamente mediano, el cerebro de las termitas muestra 3 partes características de los cerebros de todos los insectos, tales como el protocerebro, el deutocerebro y el tritocerebro (fig. 114 y 115).

En los imagos, el cerebro se encuentra en la región anterior de la cápsula cefálica, detrás del clipeo, entre los ojos compuestos, delante de la glándula frontal y debajo del esófago. La comisura tritocerebral pasa por debajo del esófago y une la mitad derecha del tritocerebro a la mitad izquierda. Los conectivos en los costados que unen una parte a otra del esófago, conducen a los ganglios o masa sub-esofágica, de modo que el cerebro, los conectivos y la masa sub-esofágica forman el collar periesofágico.

PROTOCEREBRO (neurómero del 1° segmento prebucal)

El protocerebro es la parte más importante del cerebro en volumen y complejidad. Está compuesto de lóbulos ópticos, cuerpos pedúnculos, cuerpo central, corpora ventralis y pars intercerebralis, a los cuales les adjuntamos la comisura protocerebral.

Los cuerpos de neuronas residen en la periferia del protocerebro (fig. 116), mientras que los cilindraxos forman las partes profundas del órgano.

Los lóbulos ópticos (= *corpora optica*, ganglios ópticos). - Estos lóbulos solo están desarrollados en los imagos y las ninfas que los preceden, así como también se encargan de flanquear la masa cerebral. Su estructura es bastante común y se pueden reconocer las tres partes descritas en otros insectos. Contienen tres centros o ganglios superpuestos de la extremidad distal a la base (I, II, III). Los cuerpos de las neuronas o *pericariones* rodean la masa central, fibrosa, o *médula* de cada ganglio. El lóbulo externo (lamina granularis, periopticon), (ganglio I) se encuentra aplanado en sentido lateral y está colocado por debajo del ojo compuesto, al cual está conectado a través de fibras post-retinianas (axones de células fotorreceptoras) que forman el nervio óptico.

La citoarquitectura es desconocida en las termitas, solo se la conoce con precisión en las abejas, la mosca *Calliphora* y la larva de *Aeschna*. Zuberi describe las fibras post-retinianas como muy angostas con dos grupos más prominentes, uno dorsal y el otro ventral. Los ganglios I y II se encuentran unidos por fibras que se entrecruzan y forman lo que llamamos la quiasma externa. Las neuronas del ganglio I envían sus axones al ganglio II, donde se ramifican y llevan a cabo sinapsis con las neuronas del ganglio II o (epiopticon). En el caso de las termitas, el ganglio II es el más voluminoso de los tres.

Las fibras que parten de ahí van al ganglio III, se entrecruzan y forman el quiasma interno. Las neuronas del ganglio III entran en conexión no solo con las neuronas del ganglio II, sino también con las fibras que provienen del cerebro y forman el tracto óptico (nervio óptico de algunos autores). Un grupo dorsal de axones, que parten del ganglio III, penetran en el protocerebro y llegan a la región abombada que cubre el cuerpo pedúnculo. Otro grupo, ahora ventral, va hasta los glomérulos antenales que de esta manera se conectan con los ganglios II y III de los lóbulos ópticos.



FIG. 184. - *Caduceia theobromae*, simbiote de *Neotermes aburiensis* (Costa de Marfil), mostrando su revestimiento esquizofítico completo (x 1000, según P.P. GRASSÉ, 1952).

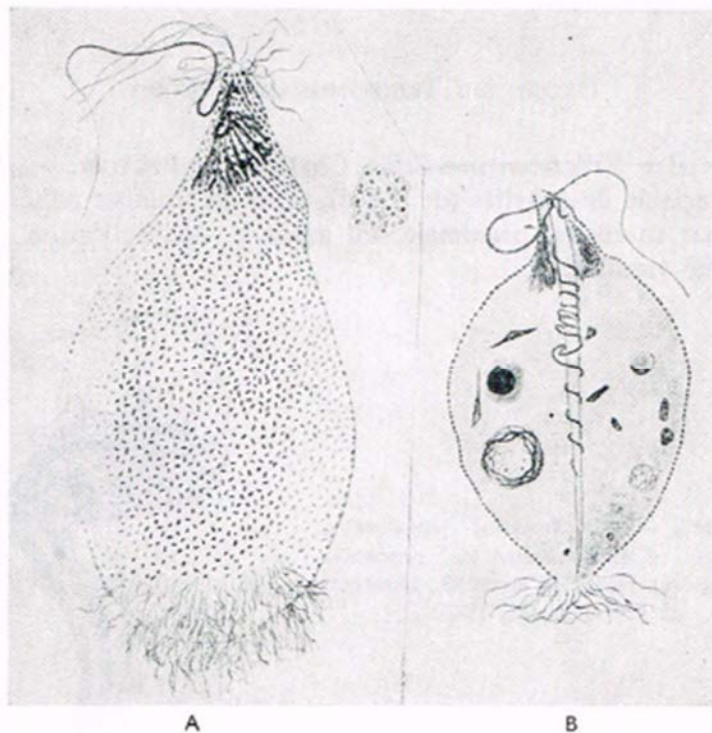


FIG. 185. - *Evemonia punctata*, simbiote de *Neotermes aburiensis* (Costa de Marfil). A, con su revestimiento esquizofítico completo (x 950); B, que sale de división con su paradesmosa envuelta alrededor del axostilo (x 1000, según P.P. GRASSÉ y A. HOLLANDE, 1950).

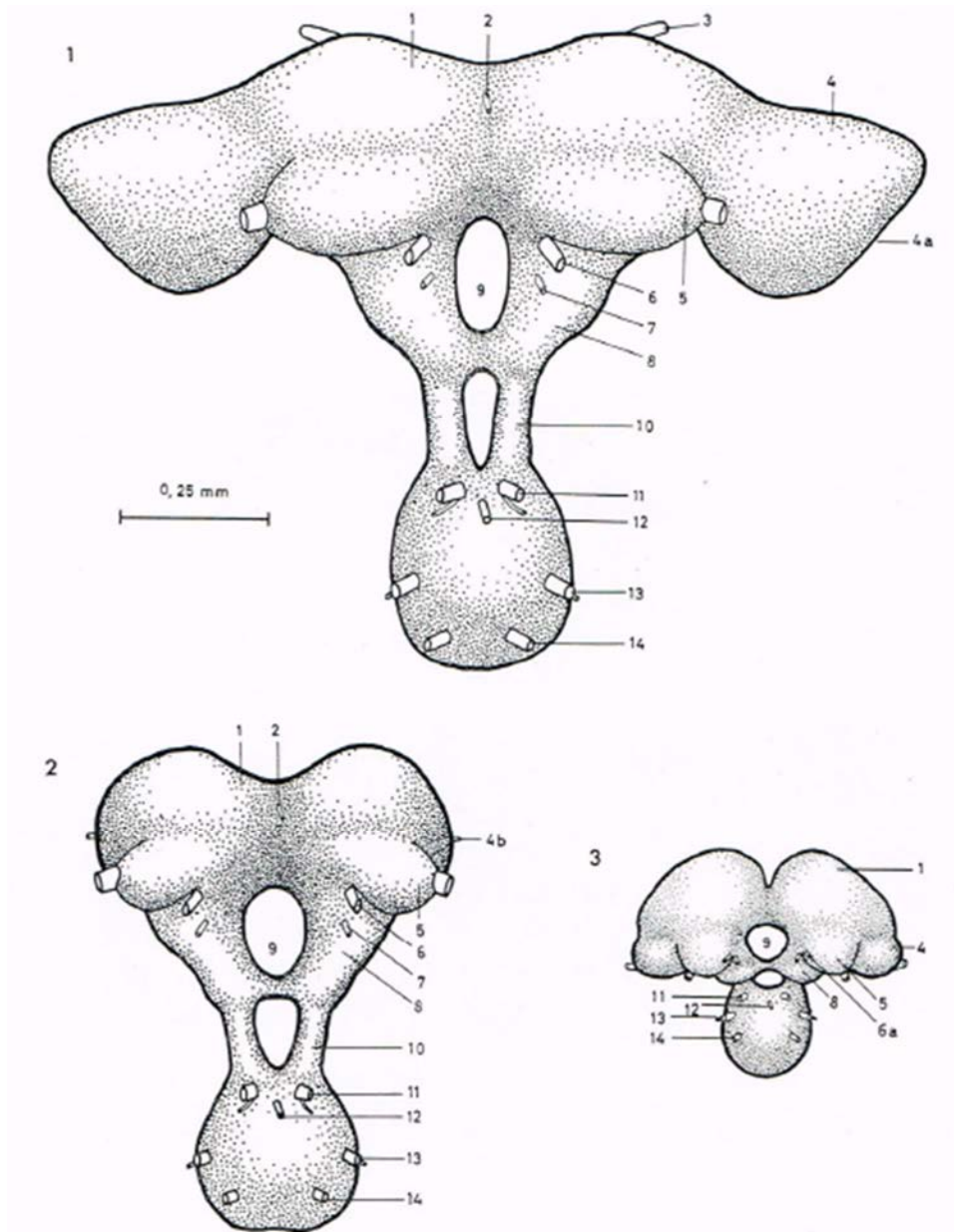


FIG. 115. - Reconstrucción del cerebro y de la masa sub-esofágica de *Bellicositermes bellicosus*. 1, del imago alado; 2, del pequeño soldado; 3, de una larva en el 1º estado. 1, protocerebro; 2, nervios conectivos; 3, nervio ocelar; 4, lobus opticus; 4a, superficie de unión con los axones de las células retinianas; 4b, nervio óptico atrofiado; 5, deutocerebro, con los nervios antenales; 6, nervio frontolabral; 6a, nervio labral (derecha) y nervio frontal (izquierda) separados; 7, nervio esofágico; 8, tritocerebro; 9, pasaje del esófago; 10, conectivo lateral (collar periesofágico); 11, nervio mandibular; 12, nervio de la hhipofaringe; 13, nervio maxilar; 14, nervio labial (según H. HECKER, 1966).

H. HECKER, (1966). *an*, base de la antena; *au*, resto del ojo; *ca*, cuerpo allates; *cc*, cuerpos cardiacos; *cl*, clipeo; *gf*, ganglio frontal; *la*, labro; *lab*, labio; *max*, maxila; *md*, mandíbula; *oc*, ocelo; *oe*, esófago.

En el caso de las obreras sin ojos compuestos, los lóbulos ópticos son sub-vestigiales y solo el ganglio II persistiría en un estado muy reducido (Zuberi, 1963).

En los soldados, generalmente ciegos o con ojos en regresión, los lóbulos ópticos están muy poco desarrollados. Asimismo, un vestigio del ganglio I y una pequeña masa de ganglio II persisten, mientras que se no se haya nada visible del ganglio III.

Los soldados de *Anacanthotermes*, aunque tienen ojos compuestos poco reducidos, es cierto, poseen también lóbulos ópticos donde solo son visibles los ganglios I y II, el ganglio III se encuentra extremadamente reducido.

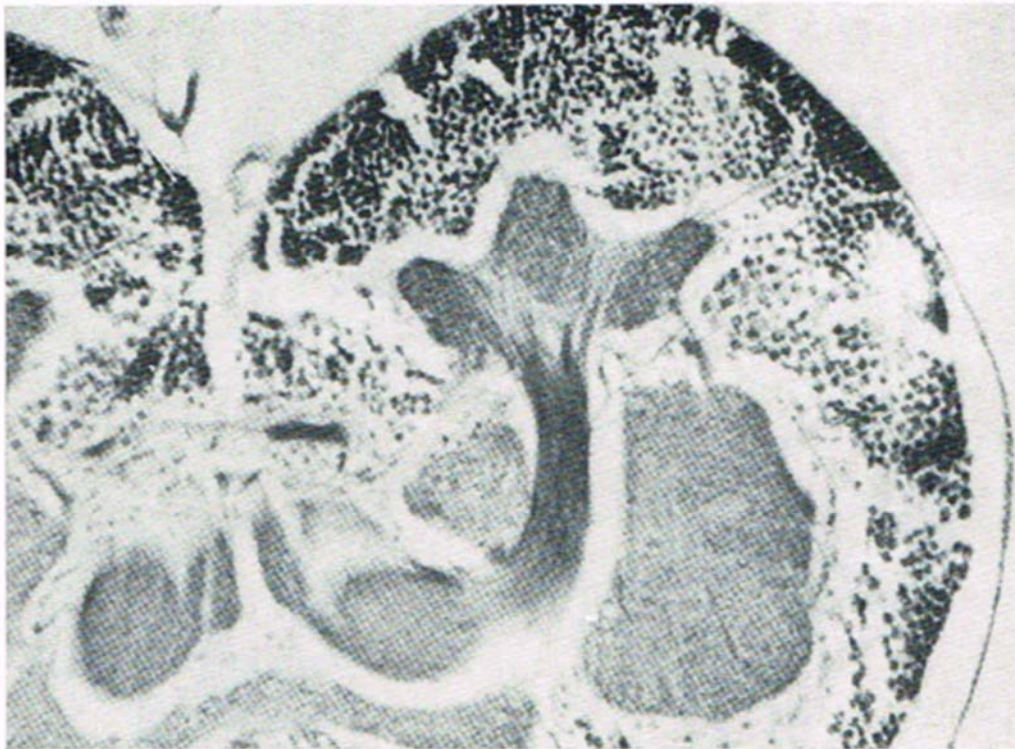


FIG. 116. - Cuerpo pedúnculo de una pequeña obrera de *Bellicositermes natalensis*. El corte pasa a través del cáliz posterior, el pedúnculo y la raíz posterior. Los glóbulos en dos grupos por debajo de los calices (solo el posterior es visible), (impregnación argéntica global), (según H. HECKER).

Los cuerpos pedúnculos (*globuli de Holmgren*, 1909; *pilzfoermige Koerper*, Kuehnle, 1913; *mushrom bodies*, Thompson, 1916). - Estos cuerpos toman un lugar muy importante en la masa cerebral (1). Cada uno de ellos comprende dos calices fuertemente presionados por su fondo y llevados por un solo pedúnculo. En todas las termitas estudiados, los cálices de un mismo lado se sueldan a un cierto punto y forman una pared común. La concavidad de los *calices* se recubre de pequeñas neuronas (*Globulizellen*, según los autores alemanes) que poseen un contenido nuclear denso y cromático, cuyos axones que allí se agrupan forman el pedúnculo de las corpora pedunculata (fig. 116.). Este

pedúnculo con su extremidad distal se bifurcan en dos raíces: una anterior o *cauliculus*, que se dirige hacia adelante y se curva en cruz al llegar a la periferia del protocerebro; y la otra, llamada *posterior*, que lleva hacia el interior del cerebro en dirección del cuerpo central, donde se pierde al nivel del *pons cerebraalis*.

Thompson (1916), al estudiar a las *Reticulitermes*, describió una tercera raíz que partía de los pedúnculos para volver a unirse al cuerpo central. Según Zuberi, esta raíz no existe y se trataría de una parte del cuerpo central, los tubérculos. Al contrario de Thompson, quien describe en *Reticulitermes* 3 tipos de globuli, Zuberi solo observa uno.

En el caso de las obreras, los cuerpos pedúnculos se presentan como en el cerebro de las ninfas y los imagos, pero sus raíces anteriores poseen curvaturas más pronunciadas.

En el caso de los soldados, los tres grupos de globuli son menos cercanos que en el imago. Asimismo, los grupos de axones que parten de ahí se encuentran poco separados (pedúnculos que parecen divididos), (*Trinervitermes tchadensis*) y el pedúnculo desciende hacia el cuerpo central mientras describe una gran curvatura de convexidad dirigida hacia el exterior. En el caso del soldado de *Trinervitermes tchadensis*, la raíz posterior se curva sobre sí misma y describe una S conforme se va acercando al cuerpo central.

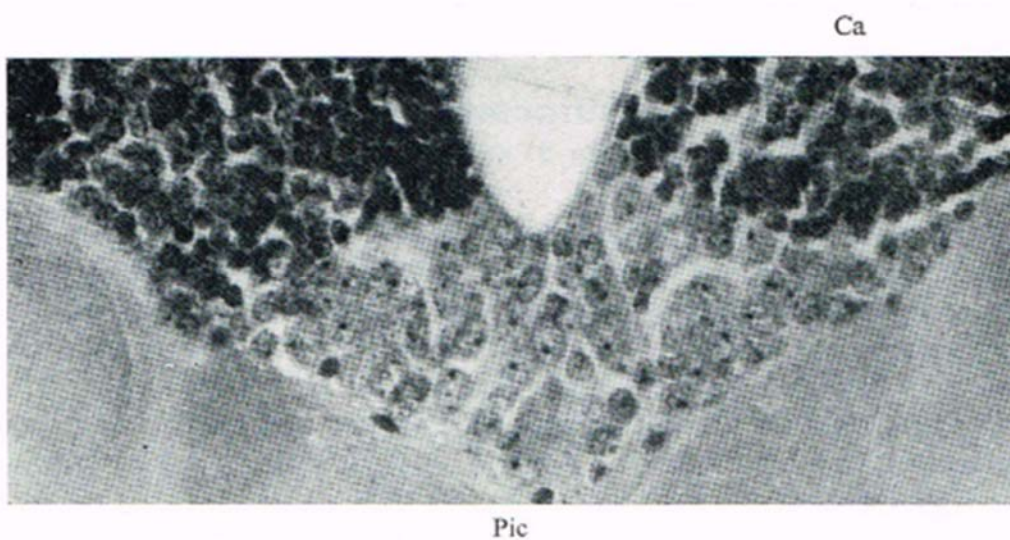


FIG. 117. - *Bellicositermes*, pequeña obrera, corte transversal del cerebro que pasa por dos calices de neuronas de los cuerpos pedunculados y la pars intercerebralis. *Ca*, caliz; *Pic*, pars intercerebralis (según H. HECKER, 1966).

El cuerpo central. - De forma hemisférica y concavidad orientada hacia abajo, se compone exclusivamente de fibras (*sustancia marcada* de Viallanes) que vienen de diferentes regiones del cerebro (fig. 116 y 117). Está compuesto de una primera parte dorsal hecha de fibras dispuestas en capas concéntricas, y una segunda parte, ventral y aplanada con dos proyecciones en su parte inferior que serían los tubérculos del cuerpo central.

El cuerpo ventral (corpora ventralis o lóbulos secundarios), (Nervenlappen de Hanstroem, accesory lobes de Snodgrass). - Se trata de dos masas situadas sobre la parte ventral del protocerebro, por debajo de los pedúnculos anteriores y que se encuentran unidas por una larga comisura horizontal. Están formadas de fibras y de una parte con neuronas de asociación, situada junto a la raíz anterior peduncular debajo de la pars intercerebralis. Los corpora ventralis están unidos al cuerpo central, la raíz anterior del pedúnculo y con el tritocerebro. Asimismo, ambos cuerpos ventrales se unen por una comisura (fig. 121). Los corpora ventralis están conectados con la comisura protocerebral.

La pars intercerebralis. - La parte celular de esta región se encuentra entre las masas de globuli que cubren los calices de los cuerpos pedúnculos. En la pars intercerebralis residen dos grupos laterales y dos grupos medios de células neurosecretoras cuyos axones forman el nervio de las corpora cardiaca.

Además, contiene los cuerpos de neuronas de asociación con el puente protocerebral y el cuerpo central. También se puede encontrar aquí abundantes células gliales.

En el caso de las obreras y soldados, las neuronas de los pozos de globuli se dirigen más hacia la región media y empujan la masa celular de la pars intercerebralis hacia el interior del cerebro.

DEUTCEREBRO (neurómero del 2º segmento prebucal)

Esta región del cerebro está limitada dorsalmente por el protocerebro y de forma ventral por el tritocerebro y las raíces de los conectivos periesofágicos. Asimismo, corresponde a aquello que los anatomistas llaman *lóbulos antenales*, los cuales comprenden dos centros: uno anterior, el *bulbo* o *lóbulo olfativo*, y el otro posterior, llamado *centro anteno-motor* (fig. 118 y 121).

El deutocerebro recibe la rama sensitiva del nervio antenal y da nacimiento a la rama motora del mismo nervio. Por lo tanto, es el centro de antenal por excelencia.

El bulbo olfatorio, según lo que sabemos en otros insectos, comprende masas de neuronas en posición cortical, situadas en el límite del protocerebro y deutocerebro. Estas masas flanquean una masa neuropilar (neuritas), donde se distinguen *glomérulos* esféricos fibrilares dispuestos en la periferia y una masa central o *núcleo* de fibras embrolladas (*sustancia plexiforme*). El conjunto de glomérulos se asemejan al esbozo embrionario llamado *mórula*, se trata de la *mórula antenal*.

En el caso de las termitas, no se tiene conocimiento de nada preciso sobre la citoarquitectura del bulbo olfatorio. Como Zuberi (1963) lo estableció, el bulbo olfatorio está vinculado a todos los otros centros cerebrales por el grupo de axones. Esta disposición es prueba de la importancia que tiene el olfato en la vida de las termitas. Los bulbos olfatoris alcanzan su mayor tamaño en las obreras.

El centro anteno-motor situado detrás del bulbo olfatorio posee la estructura de un ganglio con neuronas que ocupan su periferia y da lugar a un nervio antenal motor. Su constitución en las termitas es desconocida.

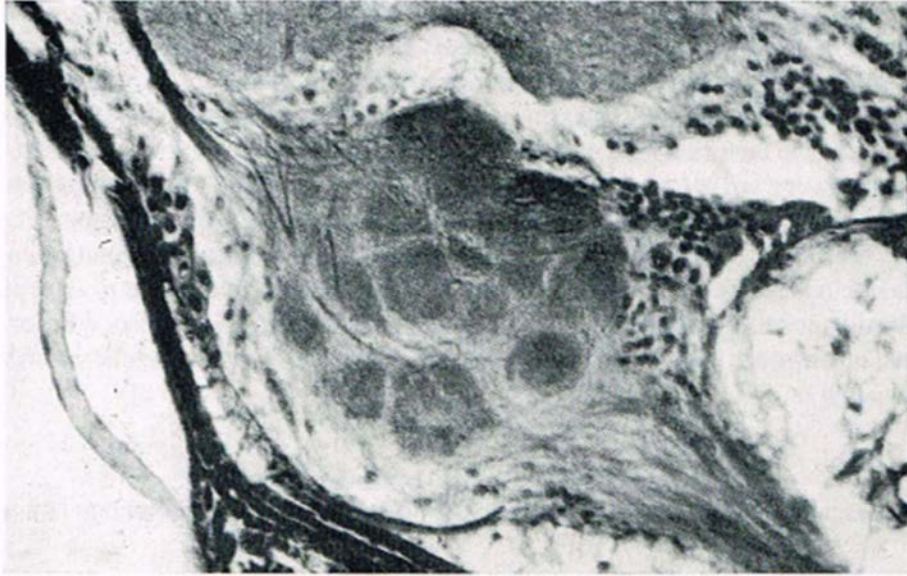


FIG. 118. - Corte longitudinal del bulbo olfatorio del deutocerebro del imago de *Bellicositermes bellicosus*. Se distingue la mórula antenal con sus glomérulos. En la parte superior, a la izquierda, se halla un conjunto de fibras que se dirigen hacia la corpora pedunculata. En la parte inferior, a la derecha, se observa la llegada del nervio antenal sensitivo. Impregnación argéntica (x 255, según H. HECKER, 1966).

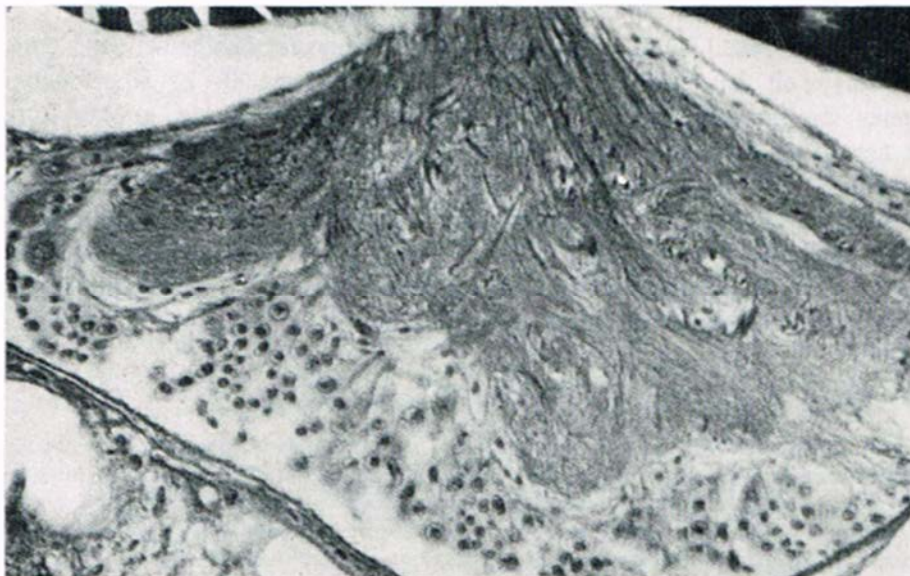


FIG. 119. - *Bellicositermes bellicosus*. Corte parasagital de los ganglios sub-esofágicos (según H. HECKER, 1966).

TRITOCEREBRO (neurómero del 3° segmento prebucal)

Las pequeñas masas que lo constituyen están situadas por debajo del deutocerebro y de manera ventral con respecto al mismo, además de flanquear el esófago (fig. 115). Poseen una corteza fina hecha de neuronas, bajo la cual se encuentra el neuropilo y de ahí parte un conjunto de axones que penetran en el conectivo periesofágico. Otro conjunto va de un lóbulo tritocerebral al otro y *viceversa*, formando la comisura tritocerebral que pasa bajo el esófago en el puente conocido por el nombre de *comisura transversal sub-esofágica*. Por otra parte, el tritocerebro recibe las fibras sensitivas del nervio tegumentario que entran en contacto con las dendritas de las neuronas tritocerebrales. Las relaciones con los otros centros cerebral se indican más abajo, en las figuras 120 y 121. El tritocerebro se encuentra vinculado con el sistema estomatogástrico (*nervio fronto-labral* y *nervio esofágico*).

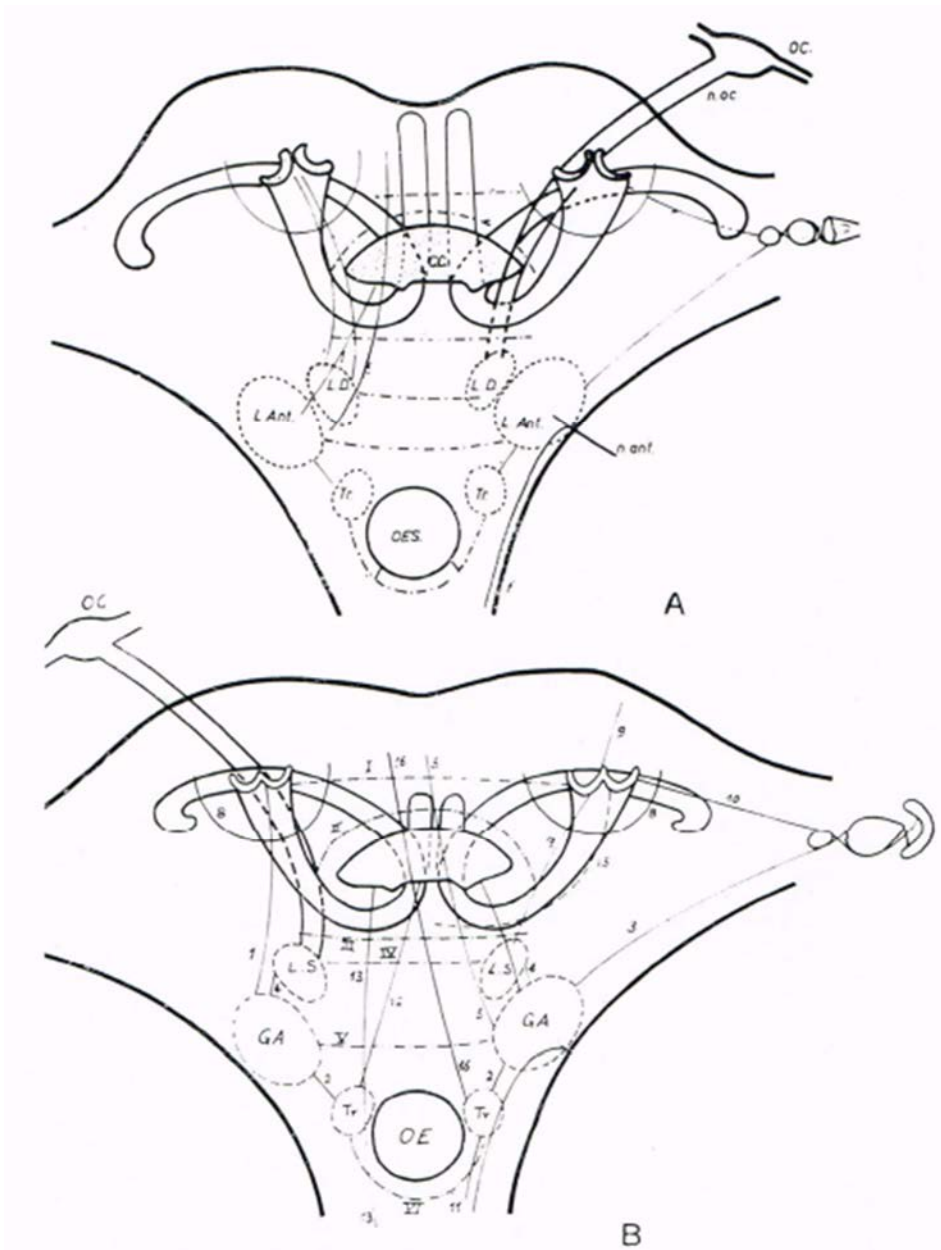
VÍNCULOS ENTRE LOS DIVERSOS CENTROS Y VÍNCULOS DEL CEREBRO CON LOS GANGLIOS SUB-ESOFÁGICOS

Aunque la citoarquitectura del cerebro de los Isoptera no es precisamente muy conocida, después de Hanstroem (1963), Zuberi (1963) y Hecker (1966) fueron capaces, sin embargo, de observar las comisuras que unen los centros homólogos (el derecho al izquierdo y *viceversa*) y los conectivos que unen dos centros heterólogos.

Aquí presentamos, según los datos de estos dos anatomistas, el inventario de las conexiones cerebrales (fig. 120 y 121).

I. COMISURAS. - A, *c. anterior* (= comisura cerebral anterior de Viallanes) une las dos mitades del protocerebro; B, *c. posterior dorsal* (= *pons cerebralis*, puente posterior) situado debajo de la precedente; C, *c. ventral* (= com. cerebral inferior) une las mitades centrales del protocerebro; D, *c. de los lóbulos secundarios* que une estos dos lóbulos y está situada bajo la precedente; E, *c. antenal* va de un lóbulo olfatorio al otro; F, *c. tritocerebral* une las dos mitades del tritocerebro y pasa bajo el esófago. Zuberi (1963) señaló una comisura que une las raíces anteriores (raíces) de los cuerpos pedúnculos. Hecker no parece haberla observado.

FIG. 120. - Diagramas de los cerebros. A, de una obrera de *Ancistrotermes*; B, de un imago de *Trinervitermes*. CC, cuerpo central; GA, glomérulos antenales; L. Ant., lóbulo antenal; L.D., lóbulo dorsal; L.S., lóbulo secundario; n. ant., nervio antenal; n.oc., nervio ocelar; OC., ocelo; OE. y OES., esófago; Tr., tritocerebro; I, comisura anterior o puente anterior; II, comisura posterior dorsal; III, comisura ventral o comisura de los lóbulos secundarios; V, comisura antenal; VI, comisura tritocerebral. Las cifras del 1 al 17 indican las conexiones entre centros diferentes. 1, lóbulo olfativo ↔ cáliz; 2, glomérulos antenales ↔ lóbulo tritocerebral; 3, lóbulo olfativo ↔ lóbulo óptico; 4, lóbulo olfativo ↔ lóbulo secundario;



5, lóbulo antenal ↔ pars intercerebralis; 6, lóbulo olfativo ↔ cuerpo central; 7, ganglio secundario ↔ región media del cáliz; 8, cáliz externo ↔ pars intercerebralis; 9, región dorsal lateral del cerebro ↔ globuli de los cuerpos pedúnculos; 10, lóbulo óptico ↔ caliz externo; 11, lóbulo tritocerebral ↔ ganglios sub-esofágicos; 12, lóbulo tritocerebral ↔ cuerpo central; 13, cuerpo central ↔ ganglios sub-esofágicos; 14, glomérulos antenales ↔ globuli del costado opuesto; 15, conjunto que conecta los globuli de los costados opuestos; 16, lóbulo tritocerebral ↔ área central frontal del protocerebro (según H. ZUBERI, 1963).

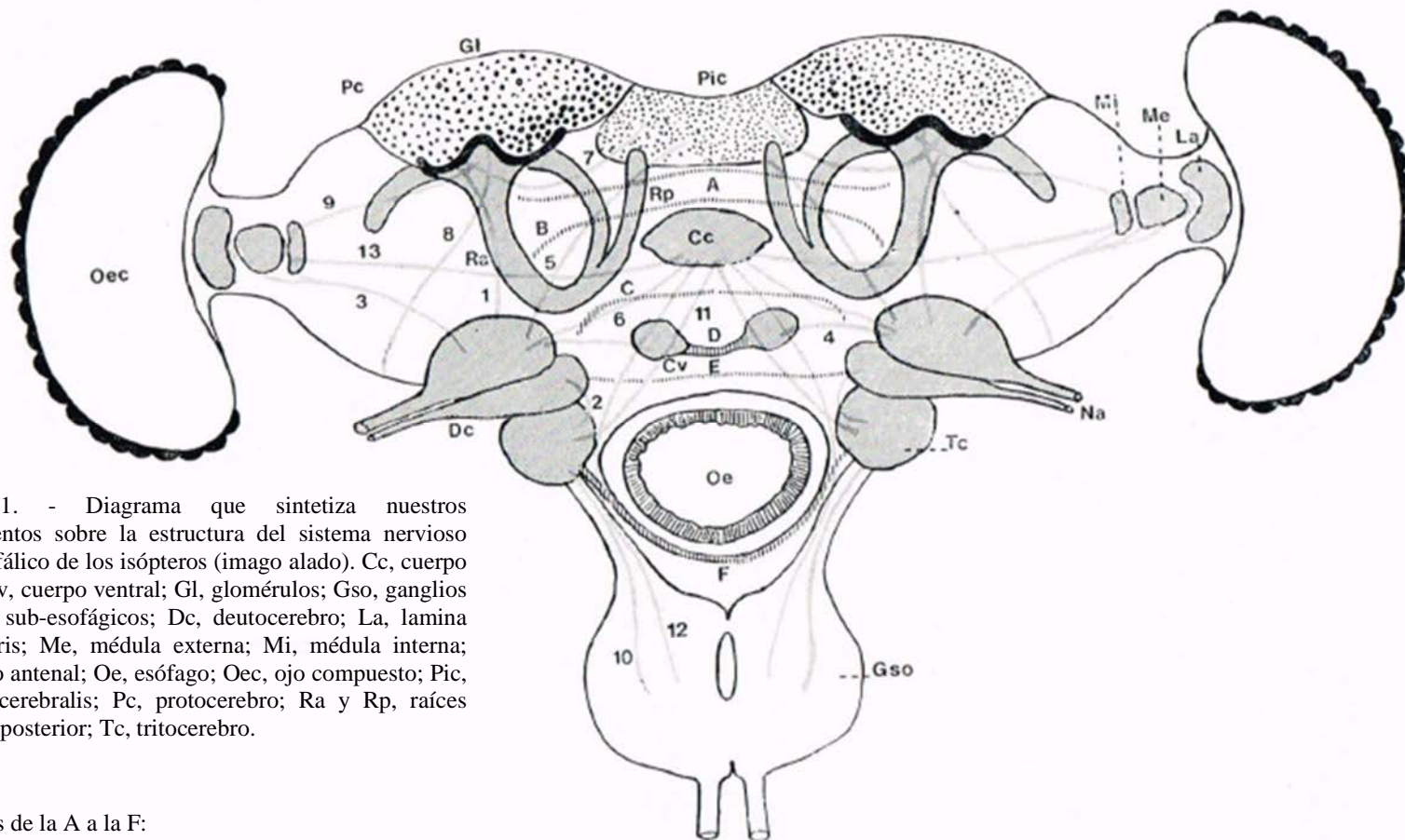


FIG. 121. - Diagrama que sintetiza nuestros conocimientos sobre la estructura del sistema nervioso central cefálico de los isópteros (imago alado). Cc, cuerpo central; Cv, cuerpo ventral; Gl, glomérulos; Gso, ganglios nerviosos sub-esofágicos; Dc, deutocerebro; La, lamina ganglionaris; Me, médula externa; Mi, médula interna; Na, nervio antenal; Oe, esófago; Oec, ojo compuesto; Pic, pars intercerebralis; Pc, protocerebro; Ra y Rp, raíces anterior y posterior; Tc, tritocerebro.

Comisuras de la A a la F:

A, comisura anterior; B, c. posterior dorsal; C, c. ventral; D, c. corpoventral; E, c. antenal; F, c. tritocerebral; 1, tractus olfacto-globularis; 2, t. antenal tritocerebral; 3, t. olfacto óptico; 4, t. olfacto ventral; 5, t. olfacto pars intercerebralis; 6, t. olfacto corpus centralis; 7, t. calicico intercerebralis; 8, t. globular corticodorsolateralis; 9, t. óptico calicico externa; 10, t. tritocerebralis subesofágico; 11, t. central tritocerebralis; 12, t. central subesofágico; 13, t. óptico centralis.

II. CONECTIVOS. - 1, tractus olfacto-globularis colocado entre el lóbulo olfativo y el cáliz (región media de los cálices); 2, tracto que une los glomérulos antenarios a los lóbulos tritocerebrales, se mezcla con los axones del nervio motor que llegan de los conectivos circumesofágicos; 3, tracto que une los lóbulos olfativos a los lóbulos ópticos (muy reducido en las especies sin ojos); 4, tracto muy corto que va de los lóbulos olfativos a los lóbulos secundarios (corpora ventralis); 5, tracto que parte de los lóbulos olfativos para terminar en la pars intercerebralis (no forma quiasma); 6, tracto que va de los lóbulos olfativos al cuerpo central; pasa a través de la corpora ventralis para perderse en el cuerpo central; 7, fibras que unen el cáliz externo a la pars intercerebralis, estas fibras tienen una trayectoria arqueada; 8, tracto que vincula la corteza dorsal lateral del protocerebro con los globuli de la región media; 9, tracto que une los lóbulos ópticos y los cálices externos (solo en las especies que tienen ojos); 10, tracto que une el tritocerebro con los ganglios sub-esofágicos; 11, tracto que va del tritocerebro al cuerpo central; 12, tracto que une el cuerpo central con los ganglios sub-esofágicos; 13, tracto que va de los lóbulos ópticos al cuerpo central (solo en las especies provistas de ojos).

II. - LOS NERVIOS CEFÁLICO-CEREBRALES (fig. 114 y 115)

Su nombre y sus disposiciones hacen referencia a lo que se ha observado en insectos inferiores, particularmente en las Blattodea.

Nervio óptico (nervus opticus): une los lóbulos ópticos al protocerebro (ya descrito anteriormente).

Nervio antenario: cuenta con una ramificación motora y una ramificación sensitiva (ya descrito anteriormente).

Nervio fronto-labral: establece una unión entre el tritocerebro, el labro y el clípeo mixto (sensitivo-motor). Además, presenta dos ramificaciones, una inerva el labro y el clípeo y la otra en el ganglio frontal (fig. 114).

Nervio conectivo (nervus connectivus): es impar, sale de la línea medi frontal del protocerebro y termina en el ganglio frontal (fig. 114). Se encuentra ausente en las larvas jóvenes de Bellicositermes.

Nervio de los cuerpos cardiacos (nervus corpora cardiaca): este nervio par, que sale de la pars intercerebralis, emerge hacia la parte trasera del protocerebro. Presenta dos ramificaciones, una mediana que va a inervar directamente las corpora cardiacas y la otra, lateral y relativamente curva, también se dirige hacia las corpora cardiacas.

Nervio tegumentario tritocerebral: emerge de la masa tritocerebral del lado dorsal lateral y se abrirá en la hipodermis de la cubierta de la cápsula craneana.

Nervio de la musculatura esofágica: tiene su raíz por debajo del nervio fronto-labral. Se ramifica en la capa muscular de la región anterior ventral del esófago. Los nervios de ambos lados se unen en una comisura bajo el esófago.

Solo en los imagos, en cada par de ocelos se desprende un nervio corto y macizo, totalmente sensitivo que va al protocerebro anterior, no muy lejos de la pars intercerebralis (1). Los nervios ocelares llegan al protocerebro al nivel de los caulículos. Asimismo, sus axones se pierden entre las neuronas de los lóbulos secundarios, pero un conjunto de ellos entra en contacto con los glomérulos antenarios del lóbulo olfativo.

III. - SISTEMA NERVIOSO ESTOMATOGÁSTRICO

Este sistema, por su composición, se parece al de otros insectos. Un nervio impar, *nervus procurrans*, sale del ganglio frontal y se dirige hacia adelante para ramificarse muchas veces, inervando así la musculatura del esófago anterior. Otro nervio impar, el nervio *nervus recurrens*, une el ganglio frontal al ganglio hipocerebral, el cual reposa sobre la cubierta del esófago y en la cercanía inmediata de las corpora cardiaca. Por otra parte, del ganglio hipocerebral (= ganglio esofágico de Holmgren) se emite un nervio impar que prolonga el nervio recurrente y termina en el tórax, sobre el ganglio ventricular señalado por Holmgren (1909). Este ganglio, situado también sobre el esófago, da lugar a nervio muy delicados que inervarán la molleja y el intestino medio.

IV. - PARTICULARIDADES DEL CEREBRO EN LAS DIFERENTES CASTAS

Una de las más importantes concierne a los lóbulos ópticos, las comisuras y los tractos de conexión que de ahí parten, debido a que no se encuentran bien desarrollados más que en las formas provistas de ojos compuestos.

En el caso de los soldados nasuti, debido a la forma de pera de la cápsula cefálica y el tamaño de la glándula frontal, las dos mitades del cerebro se desarrollan especialmente en los lados, en dirección ventral.

El cerebro se presenta de manera muy parecida entre las obreras y soldados. Debemos señalar que, en las *Mastotermes*, los cálices de los cuerpos pedúnculos se encuentran más separados que en todas las otras termitas.

En todas las castas, los lóbulos olfativos (deutocerebro) están vinculados con todos los centros cerebrales, lo cual es consistente con el importante papel que desempeña el olfato en la vida de las termitas y la antena es el centro principal del sentido del olfato. Lamentamos no estar más informados de la ultraestructura de los quimiorreceptores.

Según Thompson (1917), las larvas recién nacidas de *Reticulitermes flavipes* se presentarían en dos tipos. En un tipo (tipo reproductivo), el cerebro llena casi por completo la cápsula cefálica y apenas está separado de la hipodermis por un espacio estrecho. Todos

los cuerpos pedúnculos, los lóbulos ópticos y los lóbulos antenales son de gran tamaño, prominentes y muy desarrollados.

En el otro tipo (tipo obrera-soldado), el cerebro no llena más que una porción de la cápsula y se encuentra bastante separada de la hipodermis. El volumen del cerebro es significativamente menor que la del otro tipo. Asimismo, los cuerpos pedúnculos, los lóbulos ópticos y los lóbulos antenales son más pequeños y menos diferenciados. Al extender sus estudios y analizar hasta nueve tipos de termitas, Thompson llegó a las mismas conclusiones sobre el volumen del cerebro de las larvas recién nacidas.

Sin embargo, los biólogos que han retomado el estudio del polimorfismo de las *Reticulitermes* no aceptan estos datos. L. Hare (1934), quien volvió a examinar el material de Thompson y observó a *Reticulitermes* vivas, no está de acuerdo con su predecesor. Las larvas de los estadios 1 y 2 son idénticas, no se pueden distinguir los neutrales de los sexuales más que a partir del estadio 3. Buchli (1958) llegó a la misma conclusión, según él, la srta. Caroline Thompson confundió los tres primeros estadios debido a que jamás había trabajado con muestras vivas y examinó solo un número muy restringido de individuos para permitirse una generalización (para obtener más detalles, véase el capítulo Polimorfismo y su determinismo).

Las observaciones de Hecker (1966) también están en desacuerdo con las de Thompson (1916) acerca del cerebro de *Reticulitermes flavipes*, según las cuales los cuerpos pedúnculos de las obreras serían más voluminosos que aquellos de los soldados y reproductoras. Sin embargo, Hecker no observa nada similar en *Bellicositermes*.

Datos cuantitativos sobre el cerebro de las diferentes castas. - Sólo las medidas relativas a los individuos adultos son de interés.

Dada la complejidad del comportamiento y las industrias de las termitas, se podría esperar que su cerebro sea de un tamaño mayor que aquel de insectos con un comportamiento simple. Sin embargo, esto no está claro.

Lamentablemente no abundan los datos numéricos y es difícil poder dar una opinión motivada sobre esta cuestión.

Las cifras dadas por Hanstroem (1930) sorprenden por su flojeza. Medidos en milímetros cúbicos, el volumen del cerebro del soldado blanco de *Zootermopsis nevadensis* es de 0,109, el de la ninfa de las reproductoras (estadio no preciso) es de 0,112 y el del imago es de 0,129. Estas cifras ocupan un rango inferior en la lista de los tamaños de los cerebros en otros insectos adultos. En *Notonecta glauca* mide 0,525, en *Musca domestica* mide 0,398 y en la larva de la especie *Agrion* mide 0,268, pero el cerebro de la obrera de *Formica fusca* es por mucho más pequeño, ya que mide 0,042. Sin embargo, el comportamiento de *Notonecta* no alcanza ni de lejos la complejidad del comportamiento de *Zootermopsis nevadensis*.

Las evaluaciones de Hanstroem parecen carecer de los fundamentos necesarios y antes de pronunciarnos sobre la pequeñez del cerebro de los isópteros, es necesario tener más datos que aquellos proporcionados por el neurólogo sueco.

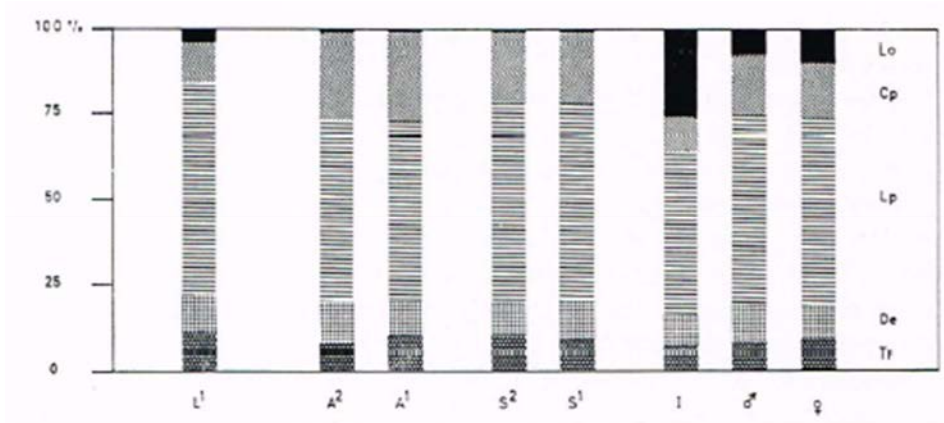


FIG. 122. - Porcentaje que vuelve a cada centro en el volumen global del cerebro de *Bellicositermes bellicosus*. L¹, primer estadio larvario; S1, soldado grande; S2, soldado pequeño; A1, obrera grande; A2, obrera pequeña; I, imago alado; ♂, macho funcional mayor; ♀, hembra funcional mayor; Lo, lóbulos ópticos; Cp, corpura pedunculata; Lp, lóbulos protocerebrales; De, deutocerebro; Tr, tritocerebro (según H. HECKER, 1966).

En el caso de *Bellicositermes bellicosus* (fig. 122), Hecker (1966) presenta para el volumen de las corpura pedunculata las siguientes cifras:

obreras grandes y pequeñas	: 25 p. 100 del volumen cerebral total,
soldados grandes y pequeños	: 21 p. 100 - íd. -
imago macho	: 18 p. 100 - íd. -
imago hembra	: 17 p. 100 - íd. -

En el caso del imago alada con lóbulos ópticos no regresionados, los cuerpos pedúnculos no representar más que 10 p. 100 de la masa total del cerebro.

V. - LOS GANGLIOS SUB-ESOFÁGICOS O MASA SUB-ESOFÁGICA (fig. 119)

Al igual que en todos los insectos, la masa sub-esofágica está hecha de neurómeros fusionados de los 3 segmentos postorales: los neurómeros mandibular, maxilar y labial. Del primero nacen dos pares de nervios, los *nervios de las mandíbulas* y los *nervios de la hipofaringe*. Los primeros son más bien dorsales, los segundos son más ventrales y más cercanos del plano sagital.

Del segundo neurómero parten los *nervios maxilares*, los cuales inervan las maxilas y envían una pequeña ramificación en la región maxilar de la hipofaringe.

El tercer neurómero da nacimiento al *nervio labial*, que se divide en dos ramificaciones: *el nervio hipofaríngeo labial* (*nervus hypopharngis labii*), el cual va hacia la parte trasera e inerva la hipofaringe, y el *nervio tegumentario* (*nervus tegumentalis*) o

nervio yugular (nervus jugularis), el cual inerva el labio, los músculos labiales y los músculos del cuello.

Se conoce poco de la citoarquitectura de los ganglios sub-esofágicos de las termitas. Su masa recibe a través de los conectivos periesofágicos los conjuntos eferentes del cerebro y hacia el cual la masa envía conjuntos aferentes. Es así que algunas de estas vías son sensitivas y las otras son motoras. Estos ganglios son las vías de paso de la cadena ventral, donde son el eslabón cefálico hacia el cerebro, centro que ordena e integra los mensajes provenientes de los receptores sensoriales.

Las neuronas de los ganglios sub-esofágicos otorgan la parte motriz de los nervios mandibulares, maxilares y labiales. Por otra parte, las neuronas de asociación sirven de relés y orientan los influjos que vienen de la cadena ventral y del cerebro. Los tres neurómeros se fusionan tan íntimamente que no es posible reconocer los límites en la masa común.

VI. - LA CADENA VENTRAL (fig. 123)

Los ganglios torácicos. - Su estudio se ha descuidado mucho, no sabemos nada sobre su estructura interna, la cual probablemente es similar a la de los ganglios de las cucarachas.

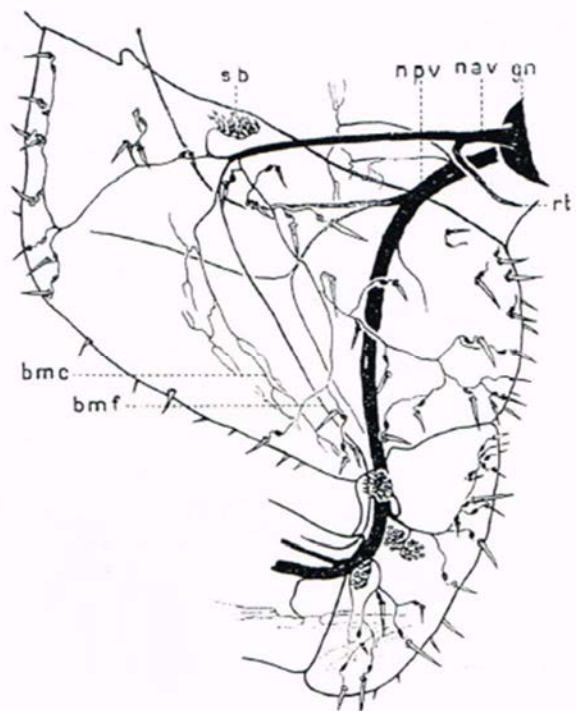


FIG. 123. - Coxa y trocánter de *Kalotermes flavicollis*, vistos desde el lado anterior. Coloración de los nervios y sensilias por el azul de metileno. bmc, rama nerviosa motriz coxal; bmf, rama nerviosa motriz femoral; gn, ganglios nerviosos de la cadena ventral; nav, nervio anterior ventral; npv, nervio posterior ventral; rt, ramificación tegumentaria; sb, área pilífera estatoreceptora (según G. RICHARD, 1950).

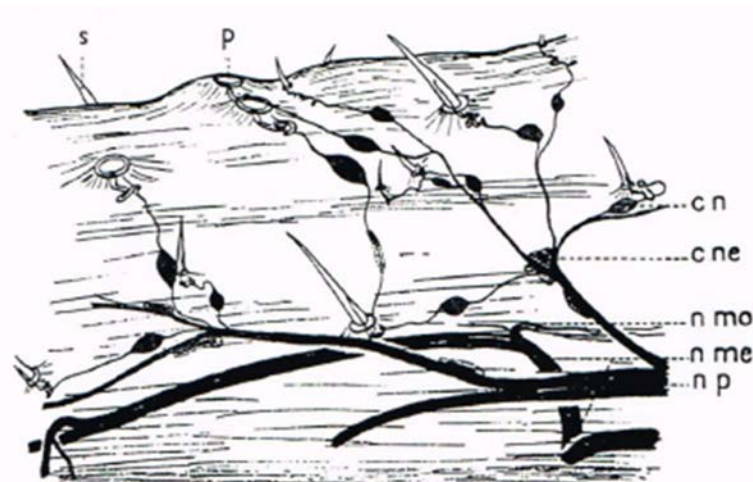


FIG. 124. - Inervación de la región gemal de la tibia anterior. *cn*, célula nervisa; *cne*, célula neuroglia; *nme*, nervio tibial medio; *nmo*, nervio motor; *np*, nervio posterior del tarso; *p*, poro de Hicks; *S*, seta sensorial (según G. RICHARD, 1950).

Los nervios de la cadena ventral (fig. 123 y 124). - De manera esquemática, se admite que de cada par de ganglios abdominales partes dos pares de nervios laterales, uno anterior de nombre *A* y otro posterior llamado *B*. El nervio anterior lateral *A* sale del ganglio, por detrás del conectivo en la región dorsal. Luego de un corto trayecto, se bifurca en dos ramificaciones: los nervios *A*₁, mixtos y sensoriales-motores y *A*₂, exclusivamente motores.

*A*₁ va hacia la pleurita y da lugar a una rama que se dirige hacia arriba, hacia la región media del tergito, donde entonces recibe los axones que provienen de las sensilias tricoide (de al menos dos tipos). Posteriormente, *A*₁ continúa y se divide en un nervio sensitivo y un nervio motor, el cual inerva la región posterior media el tergito (músculos longitudinales medio-dorsales).

*A*₂, que es mucho más corto, provee ramificaciones laterales que inervan los músculos longitudinales medio-ventrales.

El nervio *B* sale del ganglio a la misma altura que *A*. Su tronco basal corto provee dos ramas: *B*₁, el cual recibe las terminaciones de las sensilias tegumentarias en el esternito. Una de sus ramificaciones es motriz e inerva los músculos tergoesternales internos. Por otra parte, *B*₂ se dirige oblicuamente hacia atrás y una de sus ramificaciones inerva un *músculo esternopleural* externo, mientras que una de sus ramas está relacionada con el *nervio mediano*. De la anastomosis *B*₂-nervio mediano parten ramúsculos que inervan un *músculo tergoesternal* y la región periestigmática.

En los glanglios de la cadena ventral, los cuerpos celulares de las neuronas dorsales son aquellos que dan lugar a las raíces motrices de los nervios motores o mixtos. Las regiones ventraes están compuestas de axones que provienen de las sensilias tegumentarias.

El nervio ventral mediano o nervio de Leydig. - Este nervio que existe en todos los insectos es una estructura fundamentalmente discontinuada. Un nervio aplicado a lo largo

de la cadena parte de cada par de ganglios y de la masa sub-esofágica. Por otro lado, en las termitas no se ha estudiado la citoarquitectura de las neuronas que dan lugar a cada sección, sin embargo, parece que Duplessix (1964) la pudo observar. En la región posterior dorsal de cada ganglio se puede observar dos neuronas simétricas voluminosas y rodeadas de neuronas más pequeñas. Esta es una condición que se asemeja a la que observó Zawarzin (1924) en la cadena ventral de la larva de *Aeschna* (Odonate).

Duplessix ha proporcionado un esquema que no concuerda con las maravillosas imágenes obtenidas después de la tinción con azul de metileno por Zawarzin, aunque su descripción sí corresponde con las estructuras descritas en *Carausius morosus* y en *Locusta migratoria*.

Cada segmento del nervio mediano sale del borde trasero de los ganglios, se aplica contra la cadena, entre los dos conectivos y se acodilla en ángulo recto y en dirección vertical. Una vez que ha recorrido los dos tercios de la distancia que separa los dos pares de ganglios consecutivos, se divide entonces en dos nervios simétricos, uno derecho y el otro izquierdo. Estos nervios envían delicadas ramificaciones hacia los músculos laterales intersegmentarios y los músculos del estigma. Una ramificación del nervio se encuentra anastomosada con una rama del nervio, otra está anastomosada con B_2 , lo que se traduce en la formación de un circuito: nervio mediano, nervio B_2 y ganglio.

Según Duplessix, por ejemplo, los nervios emitidos por el segundo ganglio abdominal se anastomosan con los nervios del tercer ganglio. Como resultado, a pesar de sus fuentes ganglionares múltiples y separadas, el nervio de Leydig forma un sistema que se extiende entre el tubo digestivo y la cadena ventral. Sin embargo, ni la descripción ni los esquemas de Duplessix permiten hacernos una idea clara del dispositivo real (fig. 125).

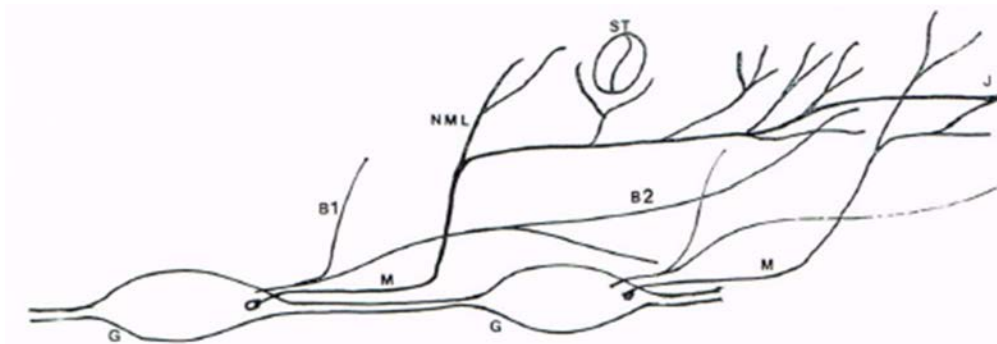


FIG. 125. - Esquema que representa las relaciones del nervio mediano con los ganglios de la cadena ventral y los nervios B_1 y B_2 . Este esquema, inspirado en los datos de autores clásicos y de Duplessix, no ofrece seguridad absoluta. La unión J que asegura la continuidad del sistema no es clara y su posición solo se indica de forma aproximada. B_1 , B_2 , nervios segmentarios; G, ganglio; J, unión de los segmentos del nervio mediano; M, nervio mediano; NML, rama que inerva el músculo lateral intersegmentario; St, estigma.

Es posible que las conexiones del nervio mediano sean las mismas en las termitas y la larva de *Aeschna*. En esta última, cada nervio mediano contiene dos grandes axones motores que nacen de un par de neuronas voluminosas situadas en la región posterior del ganglio y que se encuentran a relativa profundidad, así como también fibras sensitivas centrípetas que terminan en el neuropilo mediano del ganglio. La neurona motor da lugar a un axón que se

bifurca y produce una gran fibra y múltiples arborizaciones. Ningún dato citológico autoriza que se pueda decir lo mismo en el caso de los isópteros (1).

BIBLIOGRAFÍA

- BROUSSE-G AURY (P.), 1970. - Les stimuli ocellaires, par les neurosécrétions, contrôlent les corpora allata des Blattes. *Aun. Sci. l'al.*, 200/. *Bio. anim.* .. 12e série, 12, 51-64. DENIS (C.), 1958 a. - Contribution à l'étude de l'ontogenèse sensori-nerveuse du Termite *Caloterme flavicollis* Fabr. *Il/secles Social/x*, 5, 171-188.
- DENIS (e.), 1958 b. - Cytologie des terminaisons nerveuses au cours de l'ontogenèse de *Caloterme flavicollis* Fabr. (ins. Isoptere). *BI/I. Biol. Fr. Belg.*, 92, 240-247.
- DUPLESSIX (F. P.), 1964. - Contribution à l'étude du système nerveux abdominal des Termifères. Cas particulier de *Zootermopsis anglicola* Emerson. Diplôme étude sup. Univ. de Rennes, 50 p.
- GHIDINIC (M.), 1939. - Studi sulle Termiti : 3° Sulla presenza di acetilcolina in *Termites cingulata* Caloterme *flavicollis*. *Revista Biol. Coloniale*, 17, 209-213.
- GRASSÉ (P.-P.), 1975. - Système nerveux des [insectes. In *Traité de Zoologie*, tome VIII, fasc. 11], p. 321-510.
- HANSTROM (B.), 1926. - Untersuchungen über die relative Grösse der Gehirnzentren verschiedener Arthropoden unter Berücksichtigung der Lebensweise. *Zeitschr. Mikros. anal. Forschung*, 7, 135-190.
- HANSTROM (B.), 1928. - Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Springer, Berlin, 628 p. (Isoptera : p. 541-542).
- HANSTROM (B.), 1930. - Ueber das Gehirn von *Termitopsis nevadensis* und *Polyrhynchus pliochrysum*. Beiträge zur Phylogenie der corpora pedunculata der Arthropoden. *Zeitschr. Morph. u. Oekol. Tiere*, 19, 432-773.
- HANSTROM (B.), 1940. - [nkrretorische Organe. Sinnesorgane and Nervensystem des Kopfes einiger niederen Insektenordnungen. *K. svenska Vetensk. Akad. Handling.*, 18, J-266.
- HECKER (H.), 1966. - Das Zentralnervensystem des Kopfes und seine postembryonale Entwicklung bei *Blattella germanica* L. (Isoptera). *Acta Oecologica*, 23, 297-352.
- KÜHN, LE (K. F.), 1913. - Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen der gemeinen Ohrwürmer (Forficulata/riculifera). *Jena. Zeits. Natl/rIV.*, 50, 147-276.
- ESBITT (H. H. J.), 1941. - A comparative morphological study of the nervous system of Orthoptera and related orders. *Ann. Entom. Soc. A mer.*, 34, 51-81. RICHARD (G.), 1956. - Organogenèse des

- nerfs et des trachées alaires du Termite *Calatermes flavicolis* Fbr. Proc. XIV Intern. Congr. zool., Copenhagen, 1953, 487-489.
- RICHARD (G.), 1967. - Contribution a l'étude de la morphologie du système nerveux céphalique des Termites. Ann. Soc. Entom. Fr., 3, 609-617.
- RICHARD (G.), 1969. - Nervous system and sense organs. In Biology of Termites, K. KRISHNA et F. M. WEE, Ed., 1, 161-192.
- THOMPSON (e. B.), 1916. - The brain and frontal gland of the castes of the "white ants" *Leucotermes flavipes* Kollar. J. Comp. Neurol., 26, 515-572.
- THOMPSON (e. B.), 1917. - Origin of the castes of the common termite, *Leucotermes flavipes* Koll. J. Morph., 30, 83-136.
- ZUBERI (H. A.), 1959 a. - Sur l'architecture du cerveau d'*Ancistrotermes latinalis* et d'*A. crucifer*. C. R. Acad. Sci., Paris, 248, 288-291.
- ZUBERI (H. A.), 1959 b. - La structure du cerveau de *Trinervitermes guayanaensis* Sjost., en rapport avec le polymorphisme. C. R. Acad. Sci., Paris, 248, 3341-3343.
- ZUBERI (H. A.), 1960. - Sur quelques particularités de la structure du cerveau chez *Anacanthotermes ahngerianus*. C. R. Acad. Sci., Paris, 250, 3506-3508.
- ZUBERI (H. A.), 1962. - Étude comparative de la structure du cerveau des Termites. XII Intern. Kongr. Entom., Wien ; Verhandl., 1, 393-395.
- ZUBERI (H. A.), 1963. - L'anatomie comparée du cerveau chez les Termites, en rapport avec le polymorphisme. Belg. J. Biol., 97, 147-208.

CAPÍTULO VII

LOS ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

Los órganos de los sentidos de los isópteros rara vez han sido objeto de estudios profundos. Las investigaciones de Howse y de Quennedey son las felices excepciones. El sentido del olfato, que juega un papel vital en la vida social e individual de las termitas, no ha dado lugar a investigaciones tan extensas como las centradas en el olfato de las abejas, de los dípteros y de algunos coleópteros.

I. - LOS MECANORRECEPTORES

LAS SETAS TÁCTILES

En el caso de las termitas, como en otros insectos, los mecanorreceptores están representados ante todo por las *setas táctiles* y distribuidos sobre la superficie del cuerpo.

Su estructura es bastante común y la figura 126 da un idea exacta al respecto. La célula sensorial, que se encuentra en su base, envía una dendrita que entra en contacto con la cara interna de la capa quitinosa del pelo y así puede registrar los movimientos del apéndice por más sutiles que sean.

Los pelos o setas táctiles miden algunas decenas de m de largo a 1 mm y hasta más. Siempre están articuladas (*sensilia tricoidea*) con la pared del cuerpo.

En algunas regiones del cuerpo se reparten según un orden fijo, de cierta forma hereditario. La *quetotaxia*, que en los isópteros rara vez es fija, muestra una cierta constancia en los cercos, las antenas, la lacinia de las maxilas, etc. (fig. 127, 128).

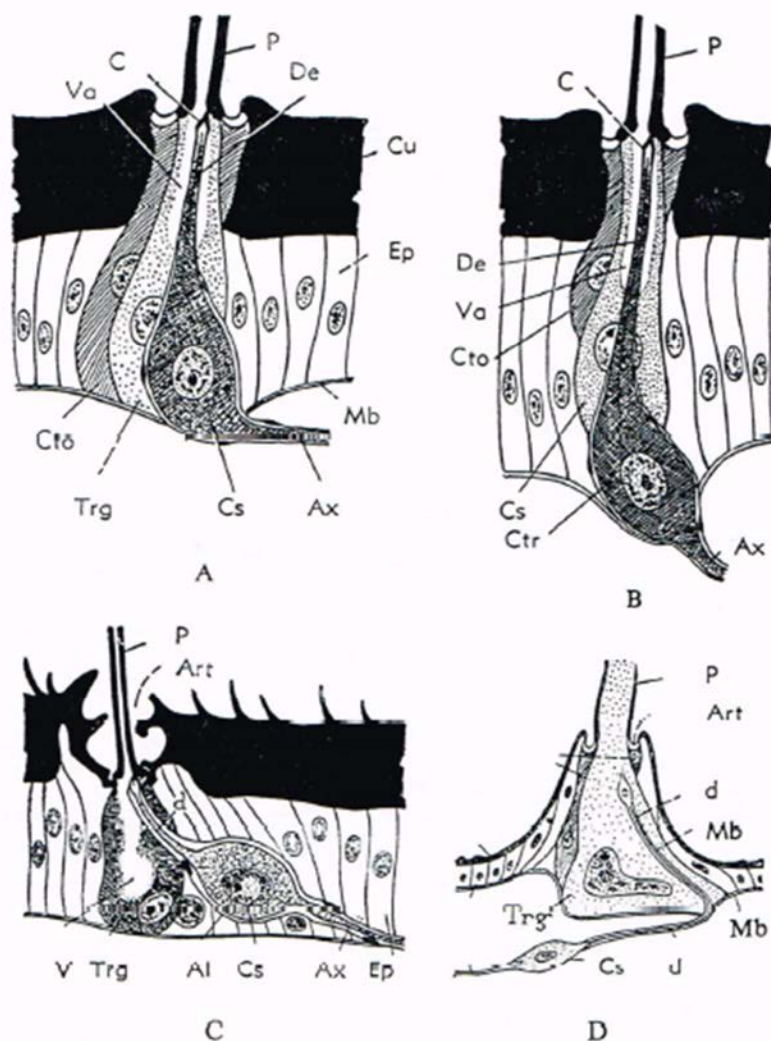
En lo que respecta a las patas, la distribución de los pelos se muestra muy irregular y variable.

Las grande espinas tibiales, articuladas con las paredes del apéndice, se encuentran provistas de una célula sensorial (Noyes, 1930). Es así que se les puede asimilar con los tangorreceptores.

No todos los pelos táctiles son del mismo tipo, existen los que son relativamente largos o finos. En una misma superficie es posible encontrar presentes dos tipos de pelos.

Asimismo, la sensibilidad táctil de las termitas es bastante alta, ya que reaccionan al más mínimo tacto.

Las estimulaciones táctiles desempeñan un papel importante en la biología de las



termitas: las sensaciones de contacto con las paredes (tigmotactismo, véase el capítulo *Comportamiento*) y las corrientes de aire pueden cambiar la marcha de los sentidos. Al destapar una brecha abierta en un nido de *Bellicositermes* acudieron numerosos soldados grandes que demostraron así un anemotropismo positivo intenso.

FIG. 126. - Cuatro esquemas de la estructura del pelo táctil. *A*, el tipo más general con las tres células constitutivas en posición lateral; *B*, tipo con tres células constitutivas en posición axial; *C*, pelo insertado en una depresión (tipo *Gryllus*); *D*, pelo insertado en una proyección tegumentaria. *Al*, envoltura glial; *Art*, depresión articular; *Ax*, axón; *Cs*, célula sensorial; *Cto*, célula tormógena; *Ctr* y *Trg*, células tricógenas; *Cu*, cutícula; *d* y *De*, dendritas; *Ep*, epidermio; *Mb*, membrana basal; *P*, pelo táctil; *V* y *Va*, vacuola o depósito glandular; *C*, conexión de la célula sensorial con la cutícula (*A* y *B* según R. E. SNODGRASS, 1935; *C* y *D* según H. SCHNEIDER, 1923).

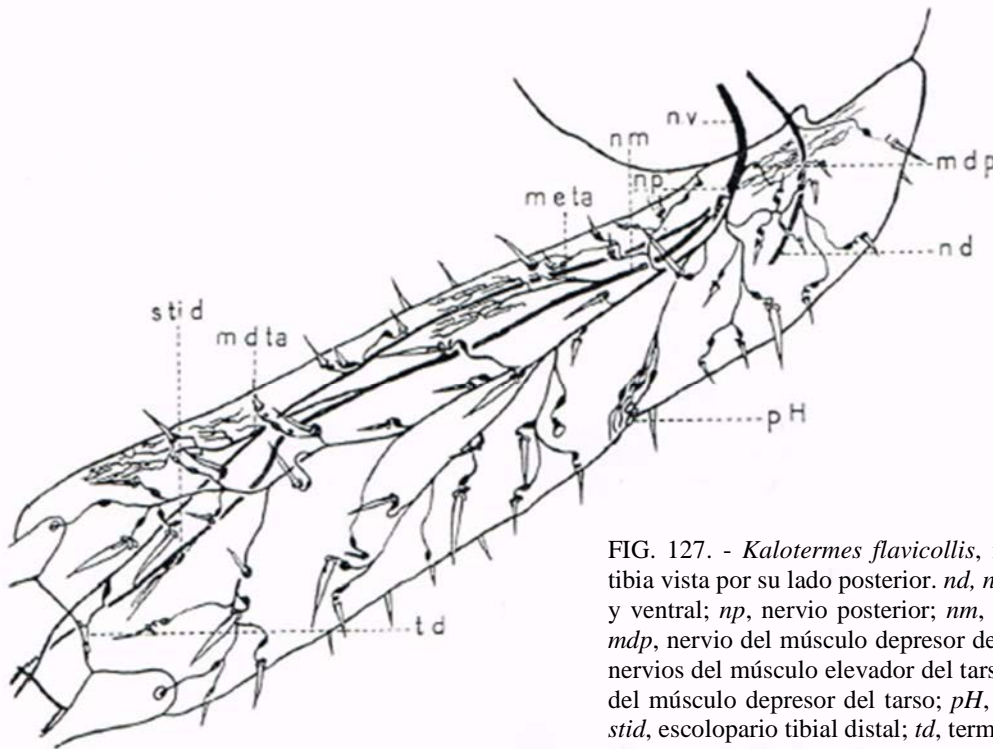
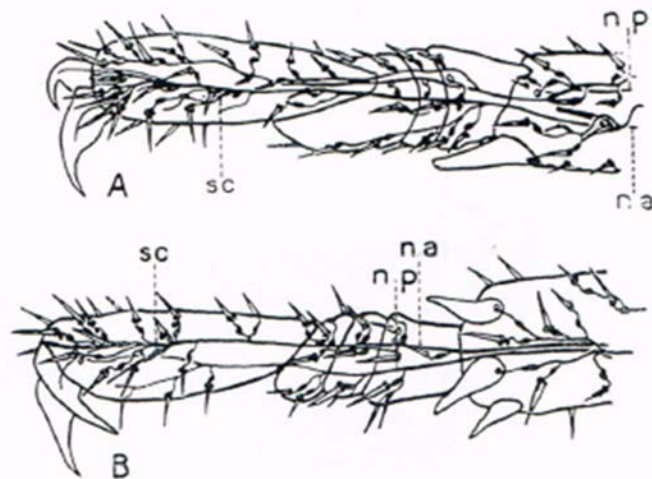


FIG. 127. - *Kaloterme flavicollis*, inervación de la tibia vista por su lado posterior. *nd*, *nv*, nervios dorsal y ventral; *np*, nervio posterior; *nm*, nervio mediano; *mdp*, nervio del músculo depresor del pretarso; *meta*, nervios del músculo elevador del tarso; *mdta*, nervios del músculo depresor del tarso; *PH*, poros de Hicks; *stid*, escolopario tibial distal; *td*, terminación nerviosa prearticular (según G. RICHARD, 1950).

FIG. 128. - Inervación del tarso de *Kaloterme flavicollis*. *A*, vista por el lado anterior dorsal; *B*, vista por el lado anterior ventral. *na*, nervio anterior del tarso; *np*, nervio posterior; *sc*, escolopario tarsal-pretarsal (según G. RICHARD, 1950).



LOS ÓRGANOS EPIFARÍNGEOS

La cara interna del labro y la del clípeo, las cuales forman en parte la cubierta del cibario, son particularmente ricas en receptores sensoriales, así lo prueba el estudio realizado hace no mucho por Faucheux y Lebrun (1980).

Las *setas sensoriales* están agrupadas en campos bien delimitados. El campo setigal mediano se compone de largas setas con puntas dispuestas hacia adelante y de ambos lados de la línea mediana interna del labro (fig. 128 bis A). Continúa hacia atrás a través de un grupo de espinas orientadas a la inversa de las setas, algunas de las cuales se elevan sobre el lado interno del clípeo.

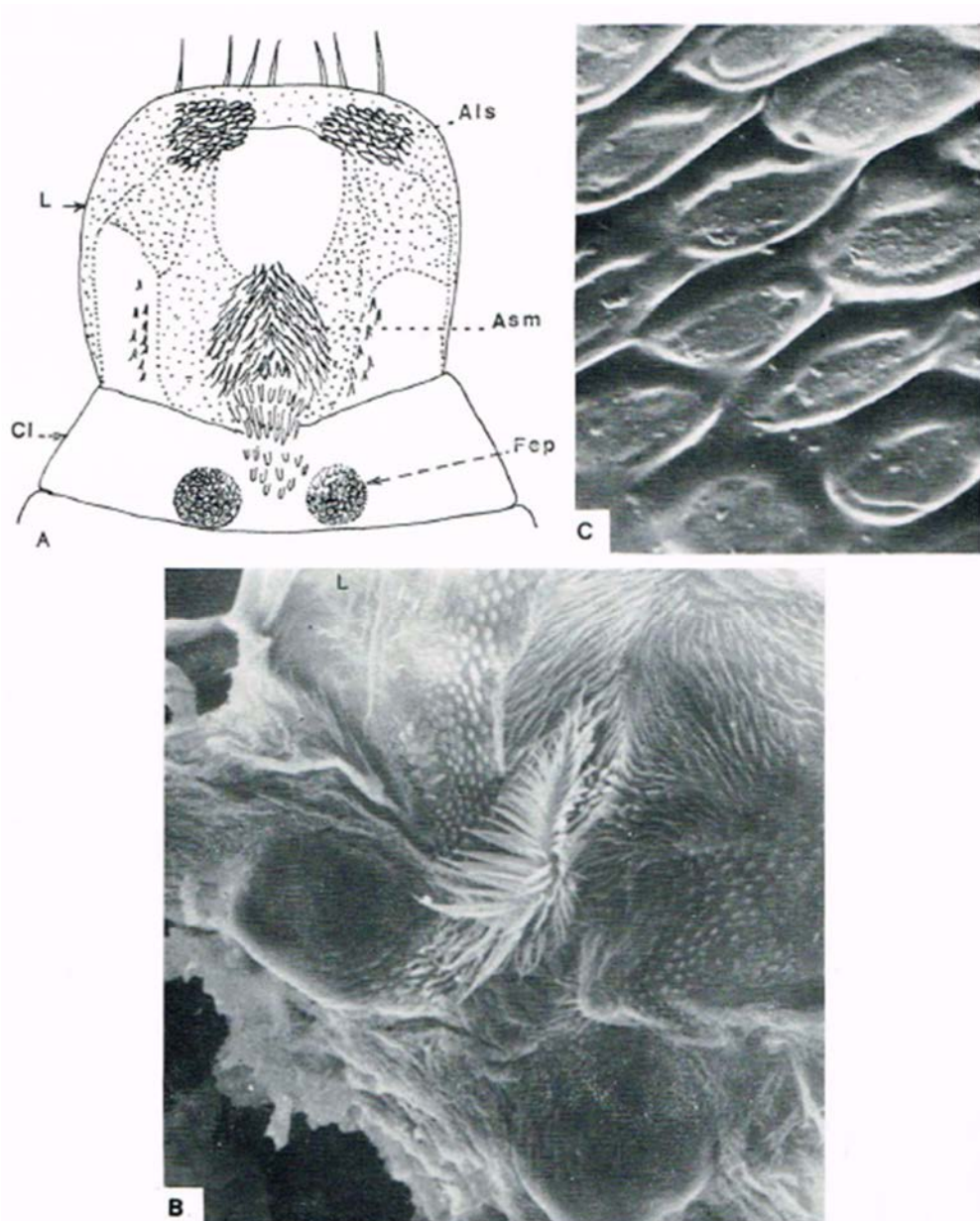


FIG. 128 bis. - *Kaloterme flavicollis*, imago. A, esquema del labro y del cípeo en vista interna (lado ventral). *Asm*, área **setigere** mediana; *Cl*, cípeo; *Als*, áreas **setigeres** antero-laterales; *Fep*, hoyuelos epifaríngeos; *L*, labro; *B*, vista con microscopio de barrido de una parte del área **setigere** mediana y de los hoyuelos epifaríngeos; *C*, sensilias bastante agrandadas (x 3400), (según M. J. FAUCHEUX y D. LEBRUN, 1980).

Aún más atrás, desde ambas partes de la línea mediana de la cubierta clipeal (lado interno), se observa dos hoyuelos circulares de naturaleza sensorial (*Fep*, fig. 128 bis *B*) que merecen, por su posición, que se les otorgue el nombre de *hoyuelos epifaríngeos*. La parte inferior de cada uno de ellos está ocupado por cincuenta placas rodeadas por un borde saliente que se asemeja a un piso pavimentado. Cada placa emite una sensilia del *tipo placoidea* (fig. 128 bis *C*), pero debido a que se desconoce su ultraestructura no se han podido ahondar los estudios. No obstante, es muy probable que estos conjuntos de sensilias tengan una función gustativa (quimiorreceptores de contacto).

LOS ÓRGANOS CAMPANIFORMES U ÓRGANOS DE HICKS

Estos mecanorreceptores están presentes en los isópteros y repartidos sobre la superficie del cuerpo, sobre todo en las cercanías de las articulaciones: el trocánter, la tibia (sobre el lado externo al nivel del órgano genal), las antenas y las alas. Asimismo, Quennedey (1978) las encontró en la superficie exterior del labro y entre las células de la glándula esternal. Su estructura es del tipo clásico.

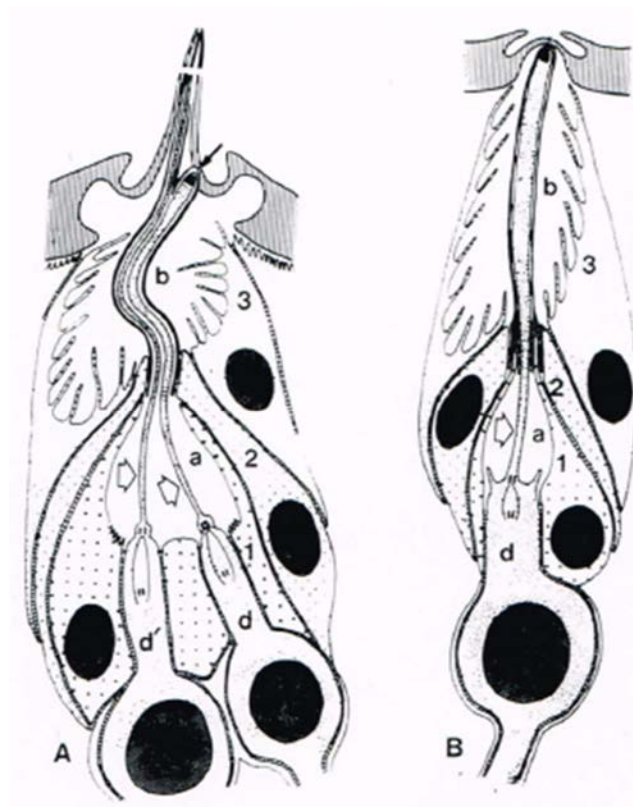


FIG. 129. - Esquema de la estructura. A, una seta quimiorreceptora y mecanorreceptora; B, una sensilia campaniforme u órgano de Hicks. a, cavidad basal; b, cavidad distal; d, dendrita mecanorreceptora; d, dendrita quimiorreceptora; 1, 2, 3, células envolventes. Se señala la extremidad tubular (= dendrita especializada) de las células mecanorreceptoras con una flecha negra, mientras que el segmento ciliar de las células sensoriales está señalado por una flecha grande y clara (según A. QUENNEDEY, 1978).

Se componen de una célula bipolar, cuya parte distal está envuelta por 3 células que se elevan desde lo profundo hacia la superficie. La tercera, la más externa, se hunde distalmente y forma una especie de cavidad extracelular desde donde envía microvellosidades (fig. 129 B, b).

La célula bipolar posee una dendrita que continúa a través de una larga extensión cilíndrica y cuya parte superior se apoya contra la parte inferior de la cúpula del "poro" cuticular (en lo alto de la fig. 129 B). En la base de esta extensión encontramos un centriolo, desde donde parten nueve pares de microtúbulos en dirección centrífuga (el par central axial característico de los cilios y flagelos vibratorios es suficiente). El "poro" sensorial es en realidad una depresión tegumentaria minúscula cuya parte inferior se eleva en forma de cúpula.

Las células sensoriales poseen la misma disposición y las mismas relaciones con el tegumento que las que posee la sensilia, ya sea en la glándula esternal o en cualquier otra parte del cuerpo.

Las células sensoriales mecanorreceptoras del tipo "órgano campaniforme" tal vez están asociadas a las células quimiorreceptoras, tal y como se ha descrito en el caso de diversos dípteros.

Es probable que, al igual que en las cucarachas (Pringle, 1939) y otros insectos, en los isópteros los órganos campaniformes sean estimulados por las presiones y los movimientos que distorsionan los tegumentos. Los fisiólogos han establecido que las presiones ejercidas sobre estos son los únicos estímulos capaces de hacer nacer corrientes de acción a lo largo de sus nervios de origen.

LOS ÓRGANOS CORDOTONALES O ESCOPOLOFOROS

Estos órganos se encuentran muy bien representados en los isópteros, insectos en extremo sensibles a las vibraciones mecánicas de su soporte.

Órganos cordotonales de las patas

Las patas de las termitas contienen 4 órganos escolopoforos, los cuales son: *un órgano cordotonal femoral, un órgano cordotonal subgenual, un órgano cordotonal tibial distal y un órgano tarsopretarsiano*. El más importante es el subgenual. Nuestros conocimientos sobre la estructura y el rol de estos receptores se lo debemos mucho al inglés Howse, quien los estudió con gran cuidado. Cada uno de ellos es un paquete de órganos escolopares dentro del compartimento hemocélico posterior de la tibia, al nivel del primer tercio del segmento. Se encuentra de cierta forma suspendido sobre el nervio subgenual y

fijado solo de forma distal a la pared tegumentaria de la tibia. Los órganos escolopares se dividen en dos paquetes, uno en dirección longitudinal y el otro en dirección transversal.

Cada órgano escolopal posee una estructura clásica como la siguiente: una *célula escolopal* sensorial que envía una dendrita, la cual continúa por un tallo, cilio o flagelo sensorial. El cilio está rodeado por una vaina que asemeja la forma de una punta o un clavo sin cabeza, se trata del *escolopo*, en cuya formación no participa la célula sensorial (fig. 130).

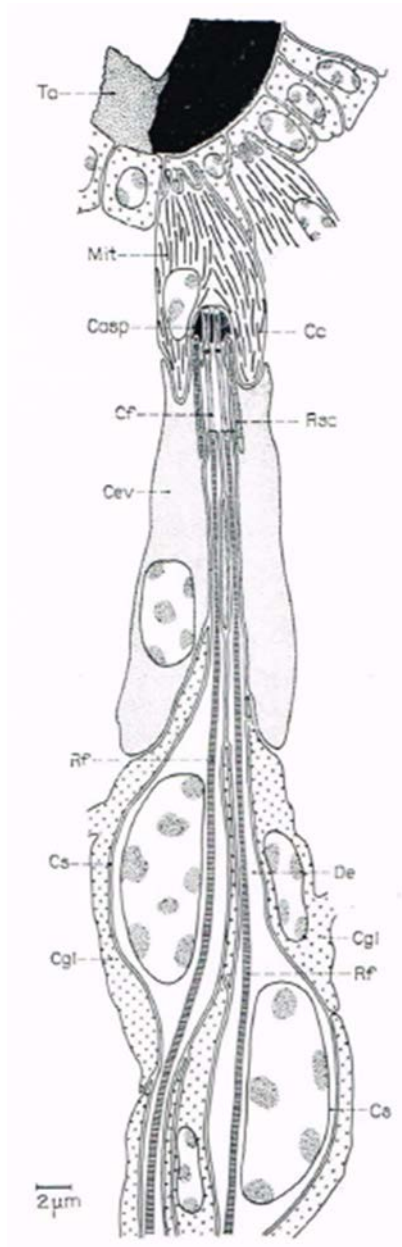
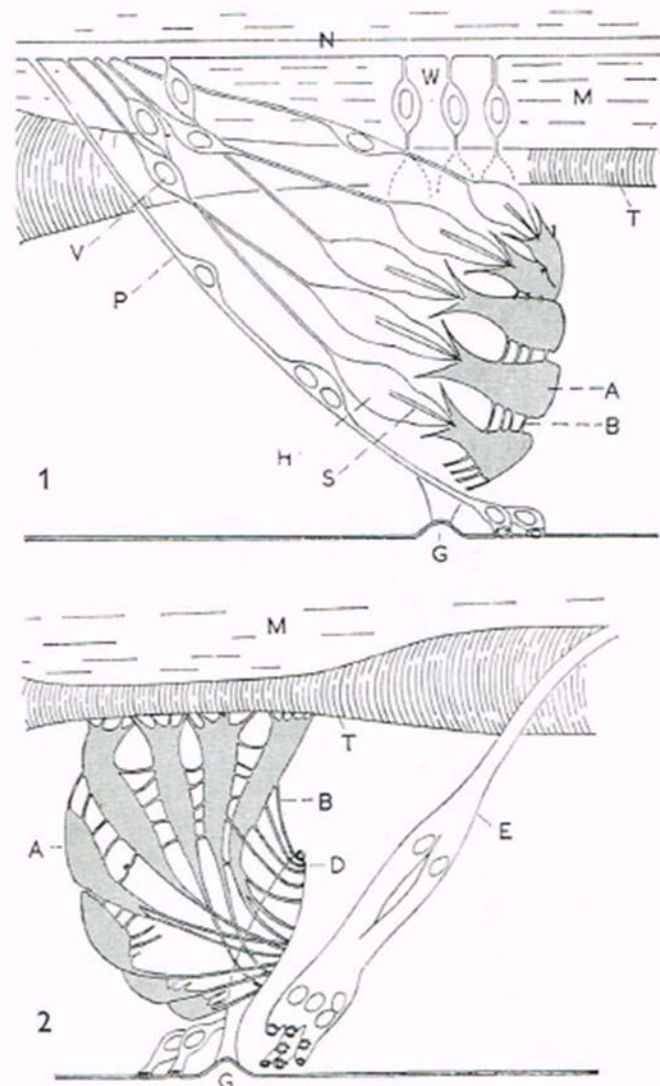


FIG. 130. - Corte esquemático longitudinal de un escolopidio del órgano central en la antena de *Chrysopa*. Cf, cilio sensorial delgado; De, dendrita; Cc, célula cubierta; Cgl, célula glial; Mit, microtúbulos citoplasmáticos en la célula cubierta; Ta, membrana articular entre el pedicelo y el flagelo; Cev, célula de envoltura; Casp, cubierta escolopal; Rsc, costulos escolopales; Cs, célula sensorial; Rf, parte basilar del flagelo (según SCHMIDT, 1969 b).

El escolopo se encuentra envuelto por una célula (la *Umhüllungszelle* de los autores alemanes). Al frente, una célula llamada *cubierta* viene a recubrir el escolopo. La célula sensorial recibe una fibra de ramificaciones subgenuales del nervio tibial.

Al órgano subgenual se encuentran anexadas las células accesorias descritas por Howse (1965), pero no se puede comprender con total certeza sus relaciones con las células sensoriales. Cerca de las extensiones laterales, estas células se unen las unas a las otras mientras se fijan a una parte de la tráquea, y por otra parte se adhieren a través de filamentos delgados a una apodema en una pequeña columna. Estas células, aplanadas y dispuestas sobre un solo asiento, forman ahí una membrana entre la tráquea y una apodema. Esta membrana es la que refuerza la extremidad posterior de los escolopidios (fig. 131). Si nuestra comprensión de los datos de Richard (1957) y de Howse (1965) es exacta, puesto que no estamos seguros, entonces las células accesorias formarían una lámina vibratoria, como la de un micrófono, y donde los desplazamientos vibratorios sería registrados por los *escolopidios* y transmitidos bajo la forma de influjo al cerebro. La dificultad reside en el hecho que las figuras que ilustran el texto de Richard no se corresponden del todo con aquellas de Howse. Por otro lado, la estructura detallada de otros órganos escolopoforos de las patas es desconocido. Según Richard, el órgano escolopoforo tibial distal se componería, en el caso de *Kalotermes flavicollis*, de tres escolopidios. El órgano tarso-pretarsiano comprende dos grupos de células sensoriales, un proximal con 4 escolopidios y el otro distal con dos escolopidios.

FIG. 131. - Diagrama del órgano subgenial de la pata derecha de *Zootermopsis angusticollis*. 1, visto por su superficie anterior; se observa que las cúpulas de 4 escolopidios se hunden en las células llamadas accesorias; 2, visto por su superficie posterior. A, célula accesoria; B, proceso lateral de la célula accesoria; E, nervio del grupo proximal de las sensilias campaniformes; G, surco del tegumento tibial; H, célula envolvente escolopal; M, músculo depresor del pretarso; N, nervio subgenual; P, nervio del grupo distal de sensilias campaniformes; D, pliegue tegumentario donde se insertan las células accesorias; S, escolopidio; T, tráquea; V, núcleo de la célula bipolar que inerva el escolopidio (célula escolopal); W, neuronas bipolares que inervan el conjunto de escolopidios perpendiculares a la pared de la tibia (según P. E. HOWSE, 1965). Es posible que los escolopidios perpendiculares a las paredes no posean las mismas conexiones con las células accesorias y que, debido a esto, no capten los mismos estímulos que los escolopidios



que se encuentran en dirección longitudinal.

Los órganos subgenuales son los principales receptores de vibraciones mecánicas. Howse pudo observar la recepción de estas vibraciones en las corrientes de acción que suscitan los nervios de la tibia: se introducen finos electrodos en la tibia. Asimismo, los órganos subgenuales serían particularmente sensibles a las sacudidas producidas por los termitas que golpean el sustrato de su gula esclerotizada (véase tomo II, capítulo *Comunicaciones y producción de sonidos*).

Órganos cordotonaes de las antenas

Órganos cordotonaes del escapo y del pedicelo. - El escapo contiene un órgano cordotonal conectivo que se extiende entre el nervio antenarío aún no bifurcado y el borde superior del segmento (fig. 132). Se compone de 2 o 3 escolopidios en la *Kaloterme flavicollis* recién nacida y de 7 en la adulta. Cada escolopidio posee dos dendritas (fig. 134 A), ciliformes que contienen 9 pares de microtúbulos dispuestos en círculo como en un cilio vibratorio y el par axial se encuentra ausente. De forma distal, las dendritas se dilatan bastante (fig. 134 A) y más allá de su abultamiento vuelven a tomar el mismo diámetro.

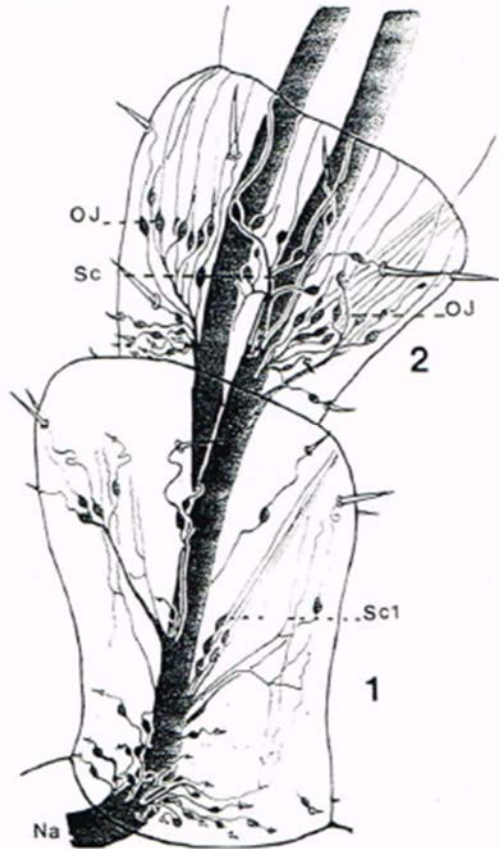
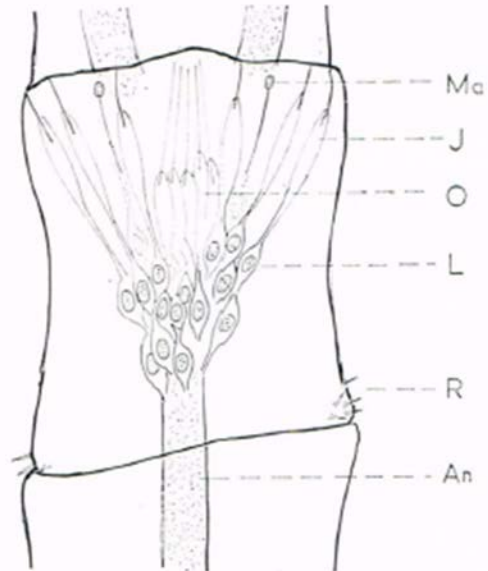


FIG. 132. - Nervios y sensilias de los segmentos antenaríos primero (1) y segundo (2) de *Kaloterme flavicollis*. Na, nervio antenarío; Sc1, escoloporo (= órgano cordotonal) del 1º segmento o escapo; Sc, escoloporo del 2º artículo o pedicelo; OJ, órgano de Johnston. Coloración con azul de metileno (según G. RICHARD, 1957).

FIG. 133. - Órganos sensoriales del 2º segmento antenarario de *Zootermopsis angusticollis*. An, nervio antenarario; R, grupo de setas sensoriales que responden a los movimientos de la articulación; J, sensilia del órgano de Johnston; L, núcleo de las sensilias del ya mencionado órgano; O, sensilias del órgano cordotonal dorsal; Ma, sensilia campaniforme que responde a las distorsiones de la cutícula (según P. E. HOWSE, 1968).



Las extremidades de los cilios se refuerzan en una masa de sustancia que ocupa la cavidad de la cubierta (fig. 133 y 134). Howse (1968) no estuvo en la capacidad de afirmar que las endritas no cruzan la cubierta de un lado a otro para terminar en la cutícula de la membrana segmentaria.

Órgano de Johnston (fig. 132, 133, 134). - Este órgano, el cual no todos los insectos poseen, radica en el pedicelo antenarario (= 2º segmento, en posición ventral). Se compone de dos conjuntos de escolopidios dispuestos en forma de corona. Cada conjunto parte de una rama diferente del nervio antenarario que se bifurca antes de entrar en el pedicelo (fig. 133). Las extremidades distales de los escolopidios finalizan en la cutícula de la membrana segmentaria que une el pedicelo al segmento antenarario siguiente (segmento 3). En la larva recién nacida de *Kaloterms flavicollis* se cuentan 15 escolopidios y 40 escolopidios en el imago (Richard, 1957).

El órgano de Johnston de las termitas presenta dos particularidades: el componente de cada sensilia escolopoidal contiene tres células receptoras con dendrita ciliforme y la cubierta forma un tubo que se adentra en la membrana articular que une el pedicelo al segmento 3 (fig. 134). Howse estima que la cubierta, en ciertos niveles, se divide en tubos separados y cada uno contiene una dendrita ciliforme. Las dendritas poseen diámetros desiguales y una es más pequeña que las otras dos. Howse (1968) precisó que el órgano de Johnston y el órgano cordotonal conectivo dorsal del pedicelo no responden a los mismos estímulos.

El órgano de Johnston manifiesta una sensibilidad extrema a los movimientos de las antenas y, entonces, el órgano cordotonal sería sensible al peso, pero aún no se ha presentado ningún argumento convincente a favor de esta hipótesis.

La amputación de las antenas de este lado del 2º segmento supone el estupor para la termita, la deja inmóvil e inerte (Grassé, 1949), incapaz de actuar y condenada a morir a la primera oportunidad. Por lo tanto, es necesario considerar a los órganos cordotonales del pedicelo como poderosos *órganos dinamogénicos* indispensables para las termitas. En cuanto a la fisiología precisa del órgano de Johnston, aún es poco conocida.

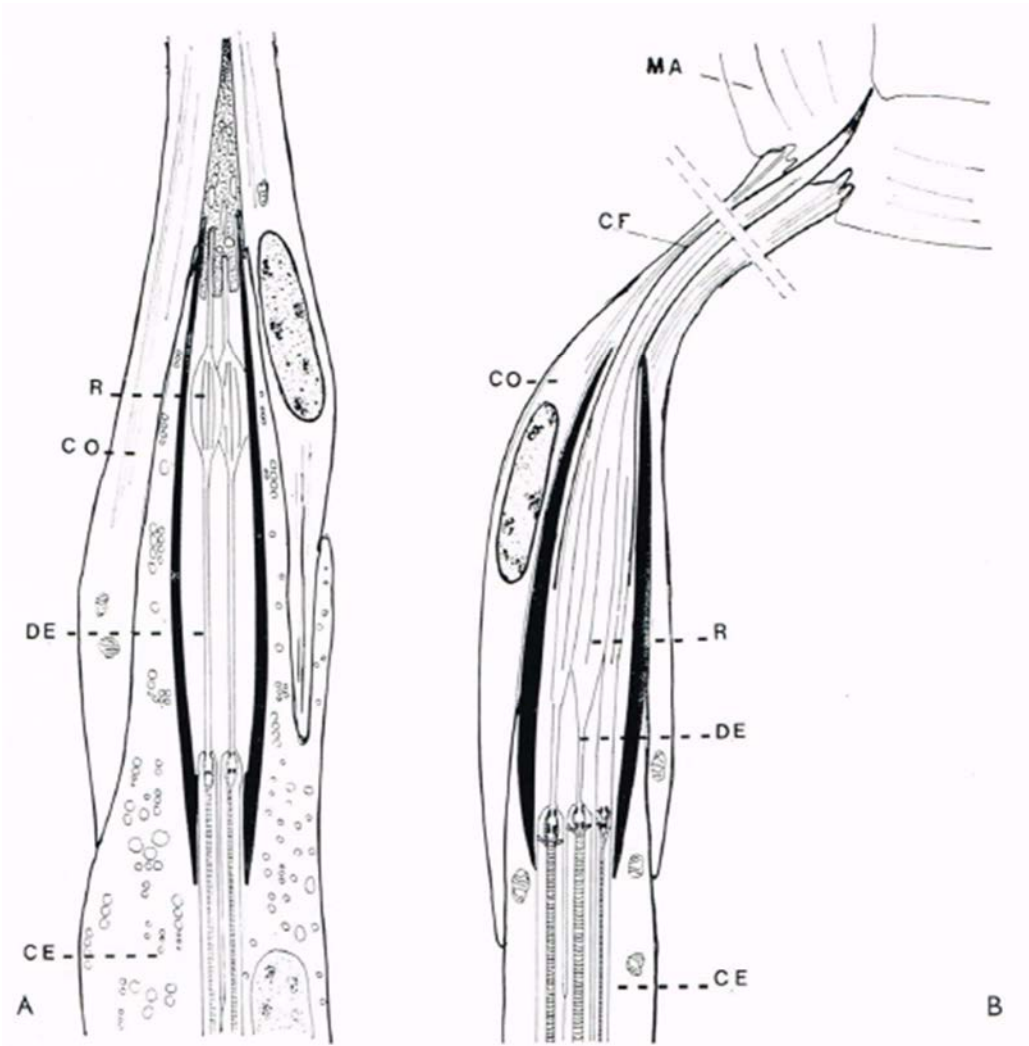


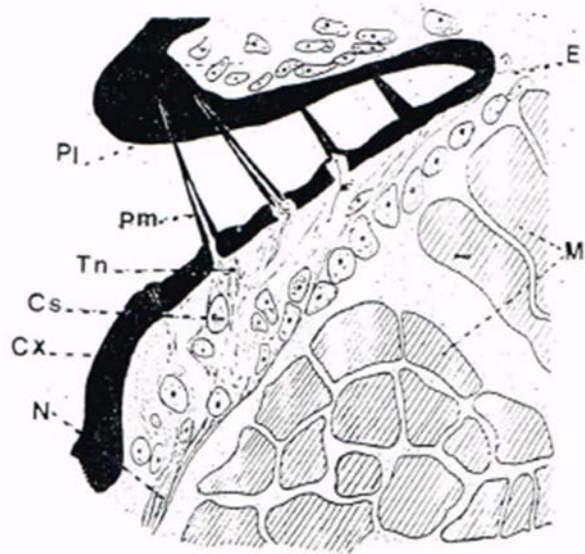
FIG. 134. - *Zootermopsis angusticollis*. A, escolopidio del órgano cordotonal conectivo del pedicelo; B, escolopidio del órgano de Johnston. CE, células envolventes; CO, células de la cubierta; CF, cubierta tubular; DE, dendrita ciliforme; MA, membrana segmentaria entre el pedicelo y el segmento 3; R, abultamiento de una dendrita (según P. E. HOWSE, 1968).

ÁREAS ESTATORRECEPTORAS COXALES

Sobre cada coxa podemos observar una superficie erizada de setas sensoriales, la cual es homóloga del área estatorreceptora que existe, en el mismo lugar, en las cucarachas (Pringle, 1938, sobre *Periplaneta americana*). El órgano estatorreceptor de *Kaloterмес* se

asemeja al área pilífera estatorreptora de la abeja, tal y como lo han descrito Lindauer y Nedel (1959) y luego Markl (1962), (fig. 135). Richard (1949, 1959) interpretó, erróneamente, que este órgano estaba compuesto de sensilias basicónicas y desatendió su función. Asimismo, hemos escrito al respecto (1975) del área estatorreptora que "el desplazamiento del pleurito y la coxa modifica la curvatura de las cerdas del área sensorial y provoca influjos que alcanzan a los ganglios de la cada nerviosa ventral torácica".

FIG. 135. - Área pilífera estatorreptora que se encuentra sobre la superficie anterior de la coxa y que se apoya contra el repliegue del pleurito (no se trata de sensilias basicónicas como lo creyó erróneamente RICHARD, 1949), 1950). *Cs*, células sensoriales; *Cx*, coxa; *E*, epidermio; *M*, músculo; *N*, nervio; *Pl*, pleurito; *Pm*, pelos sensoriales estatorreceptores; *Tn*, terminación nerviosa (según G. RICHARD, 1949).



Por otro lado, las termitas y las cucarachas tienen en común los mismos órganos estatorreceptores.

ÓRGANO TEGULAR

Zacwilichowski (1930) describió un pequeño grupo de órganos escolopidiales en la tegula de las termitas (situada en la cubierta o muñón alar que persiste luego de la amputación del ala al término del vuelo nupcial). Según un autor polaco, este órgano aseguraría la regularidad del batir de las alas y el mantenimiento de la actividad del insecto.

II. - LOS QUIMIORECEPTORES

Al igual que en otros insectos, la estimulación química se debe ya sea a sustancias sólidas, sustancias disueltas en agua, gases o a moléculas provenientes de la sublimación de

ciertas sustancias. Las dos primeras categorías tienen que ver con los estímulos de contacto y provocan las sensaciones gustativas, mientras las terceras tienen que ver con el estímulo a distancia y causan las sensaciones olfativas.

Los receptores olfativos son conocidos erróneamente como tales. Todo lleva a pensar que residen en las antenas, sin embargo, a pesar del papel primordial que desempeña el olfato en la vida de las termitas, los trabajos relativos a los órganos olfativos son escasos y superficiales. Solo nos queda lamentarlo e incitar a jóvenes investigadores a subsanar esta nefasta laguna.

Por otro lado, en las antenas de las termitas no se observan órganos olfativos tan bien caracterizados como aquellos descritos en las abejas y los lepidópteros. Sabemos que los quimiorreceptores de las antenas se presentan en tipos variados: sensilia basicónica (coleópteros, orugas, dípteros [*Drosophila*, *Phormia*], langostas); sensilia coelónica (himenópteros, lepidópteros, langostas); sensilia placodea (abejas) y sensilia tricoidea (lepidópteros). Es probable que algunos "pelos" antenarios de las termitas sean receptores olfativos (sensilia tricoidea), semejantes a aquellos que se han encontrado en las antenas de las cucarachas (*Periplaneta*). Por otro lado, el aspecto exterior es como el de una seta táctil truncada en su parte superior y llena de líquido. Por lo tanto, es posible que varias células sensoriales y no solo una, como en el pelo táctil, participen en la estructura de esta sensilia.

Debido a que no se ha realizado ningún estudio de microscopía electrónica, ya sea de transmisión u exploración, centrado en las antenas de las termitas, lo único que podemos hacer es seguir formulando hipótesis.

En el labro del pequeño soldado de *Schedorhinotermes putorius*, Quennedey (1978) reveló la existencia de setas quimio-mecanorreceptoras. En esta sensilia, la dendrita de la célula mecanorreceptora se prolonga por un largo cilindro (*cf.* sensilia campaniforme) que finaliza *en la base* de la seta (fig. 129), mientras que las dendritas quimiorreceptoras penetran *dentro de* la seta hasta su extremidad distal perforada, luego de haber perdido su envoltura cuticular.

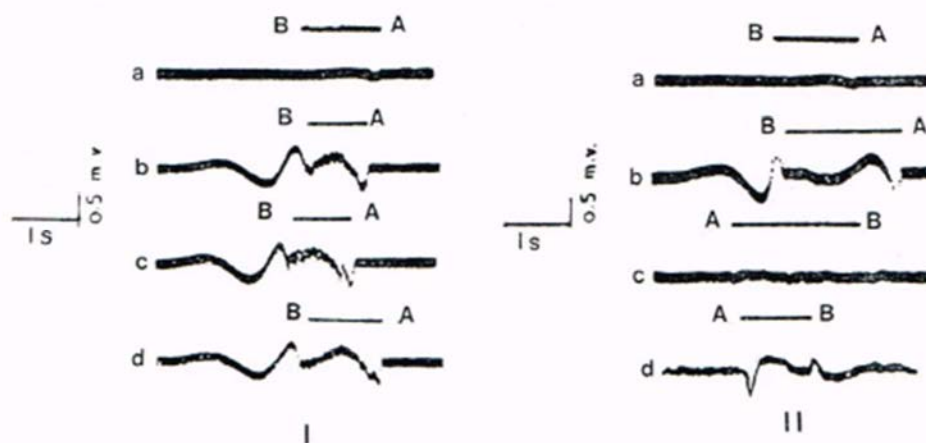
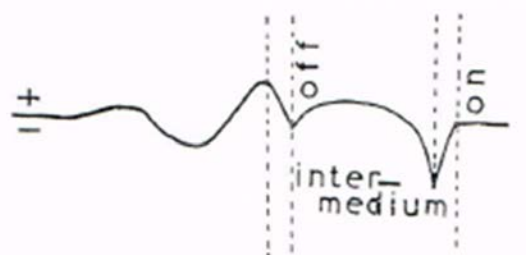


FIG. 136. - Electroantenogramas de *Zootermopsis angusticollis*. I, en respuesta a estímulos no fisiológicos; A - B, figura la duración del estímulo, con salida en A; 1s, una segunda; a, control: aire + agua; b, aire + 0,12 p. 100 de aceite de cedro; c, aire + 0,06 p. 100 de aceite de eucalipto; d, aire + 0,12 p. 100 de esencia de clavo de olor. II, en respuesta a olores fisiológicos; a, control: aire + agua; b, aire + 20 abdomenes comprimidos; c, aire

+ éter de petróleo; d, aire + extracto con el éter de petróleo de 20 abdómenes (según F. T. ABUSHAMA, 1964).

Abushama (1964) efectuó un estudio electrofisiológico acerca de las antenas de *Zootermopsis angusticollis*. El agente estimulante fue una ligera corriente de aire que transporta moléculas de sustancias sublimadas. La antena excitada está separada del cuerpo, la base se encuentra en un tubo capilar lleno de líquido de Ringer y un electrodo en plata conectado a un nervio antenarior. Luego añadimos una corriente de aire que ejerce una presión igual a 4 mm de agua. Los electroantenogramas muestran que la reacción pasa por tres etapas: una "fase-on" al principio del estímulo, una fase intermedia y una "fase-off" al final.

FIG. 137. - Detalle diagramático de un electroantenograma de *Zootermopsis* (para leer la explicación, véase el texto), (según F. T. ABUSHAMA, 1964).



La primera fase está dominada por un componente negativo y la parte superior de la antena se vuelve negativa en relación con la base. La fase intermedia se encuentra la mayor parte en el nivel cero cuando el estímulo es fisiológico. Los olores no fisiológicos provocan oscilaciones. La fase final es similar sea cual sea el estímulo, fisiológico o no. Asimismo, empieza en un pico positivo y el nivel cero se reestablece gradualmente luego de un paso negativo (fig. 136 y 137).

En conclusión, parece que la forma general, las relaciones y la polaridad de los electroantenogramas dependen de las moléculas odorantes llevadas por la corriente de aire, mientras que su amplitud se ve afectada por la concentración de moléculas excitatorias.

La importancia del olfato. - Las observaciones de Grassé, de Verron, de Goldberg y de otros autores han puesto en evidencia el papel que desempeña el olfato en la búsqueda de alimentos y en la construcción. Debido a la ceguera de las termitas, el olfato proporciona la información para que puedan adaptar su comportamiento a las circunstancias y al entorno. Sin embargo, es lamentable nuestra ignorancia acerca de los quimiorreceptores y su funcionamiento⁽⁵⁾.

⁵ Con el fin de estudiar el olfato de las termitas, HARTWELL (1924) tuvo la idea absurda de utilizar sustancias como cebolla, chocolate y extracto de carne de res, sustancias que les son indiferentes a los insectos y para los cuales no tiene ningún tipo de significado. Las reacciones de alejamiento desencadenadas por las esencias de Wintergreen, tomillo y esencia de girafior pueden interpretarse como reacciones de evasión de estímulos nociceptivos.

El estudio de este autor americano no aporta *nada*.

PRESTAGE, SLIFER y STEPHENS (1963) estudiaron los receptores (thin-walled pegs) de las antenas (órganos faltantes de los 3 segmentos proximales). Estos autores los relacionan con los quimiorreceptores. Sin

A propósito de la construcción y reconocimiento de lugares, hablaremos acerca del sentido "topoquímico" de las termitas.

Verron (1960, 1963) demostró que la ablación de las antenas (con la condición de dejar los dos primeros segmentos) y de los palpos maxilares y labiales no impide que las termitas mutiladas puedan reaccionar al olor de sus congéneres. La ausencia casi segura de pelos olfativos, diseminados en el cuerpo de la termita, ha llevado a Verron a suponer que es posible que el sistema nervioso se vea estimulado por el aire cargado de efluvios que penetran en el sistema traqueal.

Portier (1952) se valió de esta hipótesis para explicar las reacciones de las mariposas decapitadas a ciertos olores. Sin embargo, ningún hecho realmente concluyente a corroborado esta hipótesis.

III. - TOPOGRAFÍA DE LOS ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS Y DE LAS SENSILIAS AISLADAS

La repartición de las sensilias periféricas en *Reticulitermes flavipes* fue proporcionada por Hartwell (1942), en *Zootermopsis* por Noves (1930), en *Kaloterms* por Richard (1949, 1950, 1951) y Denis (1958, 1959).

La ultraestructura de casi todas sigue siendo desconocida y los termitólogos no han estudiado a profundidad sus funciones.

Cápsula craneana. - Posee ojos compuestos, (reproductoras imaginales, soldados de cualquier especie) y ocelos pares (reproductoras imaginales).

Labro. - Posee sobre la superficie interna, inmediatamente detrás de la articulación con el labro, 6 grupos de pequeños poros que aparentan pertenecer a las sensilias campaniformes (fig. 138), (*Zootermopsis angusticollis*) y están incluidos en el dominio del clípeo. Asimismo, sobre la superficie externa y en la membrana de la articulación clipeo-labral se observan varios grupos de poros sensoriales (= sensilias campaniformes) y numerosas setas táctiles.

Por otra parte, en el labro del soldado pequeño de *Schedorhinotermes putorius*, los órganos receptores constan de setas articuladas, cuyas setas grandes están provistas de 5 neuronas y las más pequeñas tienen de 3 a 7 neuronas. Sin duda, las podemos clasificar entre los tangorreceptores y las sensilias campaniformes que no poseen más que una sola neurona bipolar. Los axones de todos estos órganos están conectados con los dos nervios labrales (fig. 138), (Quennedey).

Mandíbulas. - Un grupo de 27 a 43 sensilias campaniformes sobre la superficie dorsal, además de dos sobre la superficie ventral (8 a 10). El borde libre, ligeramente hacia atrás, está provisto de una línea de sensilias de naturaleza no especificada (Noyes, 1930).

embargo, las fotografías que ilustran sus estudios son de tan mala calidad que no es posible saber de qué se tratan.

Maxilas. - Se pueden observar sensilias campaniformes sobre el palpo (de 4 a 20 poros sobre la superficie ventral del 1° segmento, de 6 a 20 sobre la superficie dorsal, la galea y la lacinia).



FIG. 138. - Inervación y sensilias del labro del soldado pequeño de *Schedorhinotermes putorius*. 1, sensilias campaniformes; 2, grandes setas segmentadas; 3, pequeñas setas; NI, nervios labrales (según A. QUENNEDEY).

Observaciones realizadas en *Zootermopsis* y *Reticulitermes*, Hartwell (1924). Asimismo, se erigen pelos sensoriales sobre las superficies dorsal y ventral del palpo, así como también de igual forma en la galea y la lacinia. Entre los poros y las setas se presume que hay quimiorreceptores gustativos, pero ni Hartwell, ni Noyes y ningún otro autor los ha podido indentificar.

Labio. - Se han señalado sensillias presuntamente campaniformes en las glosas y paraglosas y es posible que se trate de quimiorreceptores. Detrás de la base del labio se encuentran dos grupos de pequeños poros circulares que se asemejan a aquellos señaladas en la base del labro. Los pelos sensoriales se hallan repartidos en todas las partes del labio.

Hipofaringe. - En el caso de *Zootermopsis*, cerca a su base se abren de 10 a 20 grandes poros elípticos, mientras que en *Reticulitermes* se halla el mismo dispositivo con un grupo de poros en menor cantidad.

Antenas. - Las antenas son los informadores de las termitas por excelencia, sin ellas las termitas se sienten aturdidas y mueren. Asimismo, son muy ricas en sensilias y se ha realizado el estudio de su ultraestructura.

Hacia la parte superior del segmento 1 o escapo, se halla un órgano escolopoforo (= cordotonal, según algunos autores), el cual recibe un filamento del nervio antenarío (fig. 132). Sus escolopidios se encuentran conectados con la articulación de los segmentos 1 y 2, antes de la inserción del músculo elevador del segmento 2.

El segmento 2, también llamado pedicelo, contiene gran cantidad de órganos sensoriales, los cuales se listan a continuación:

1° En el órgano de Johnston, cuya estructura ya hemos descrito con anterioridad, los escolopidios se fijan al borde articular distal y se disponen en forma de una pequeña corona.

2° El órgano escolopoforo, que posee pocos elementos sensoriales (7 escolopidios en *Kaloterme flavicollis*), se halla en el región dorsal del segmento.

Richard (1957) vigiló el aumento de los escolopidios del órgano de Johnston a lo largo del desarrollo post embrionario de *Kaloterme flavicollis*.

Estadio 1	15-17 escolopidios	Estadio 4	25 escolopidios
Estadios 2 y 3	20	Estadios 5 y 7	30-55
	Imago		40 escolopidios

Con cada muda, los extremos distales de los escolopidios se deshechan junto con la antigua cutícula.

Las otras sensilias de la antena son órganos campaniformes. El segmento 1 apunta a que se encuentran localizadas cerca de la articulación con el segmento 2: de 2 a 3 poros elípticos dorsales y 3 ventrales.

Cada segmento del flagelo antenal lleva dos órganos campaniformes: uno dorsal y otro ventral.

Los pelos sensoriales, según la especie, se hallan en menor o mayor cantidad. Sin embargo, no se han llevado a cabo estudios precisos y no se sabe cuáles de ellos son quimiorreceptores y cuáles son tangorreceptores.

Hartwell (1934) ha señalado las sensilias campaniformes en las antenas de *Reticuliterme flavipes*: dos poros por segmento, uno sobre la superficie dorsal y otro sobre la superficie ventral, en la región proximal cerca a la articulación. Asimismo, podemos hallar en el escapo no solo uno, sino dos poros.

Por otro lado, no se han asignado funciones precisas a los numerosos pelos sensoriales de diversos tipos que llevan los segmentos antenales, pero seguramente incluyen funciones táctiles y olfativas (véase pág. 150). Aún no se ha realizado la partición.

Alas. - Se encuentran copiosamente innervadas y provistas de sensilias de diversos tipos, las cuales son más densas en la cubierta que en el resto del órgano. Se distinguen *setas táctiles* (*sensilia tricoidea*) grandes y pequeñas, dispuestas sobre todo a lo largo de los nervios. Asimismo, se observan poros sensoriales que pertenecen a las sensilias campaniformes (¿todos?), unos de gran tamaño (8 o 9 en *Kaloterme flavicollis*) situados en la cara ventral de la nervadura sub-costal, y otros más pequeños localizados en grupos de 3 o 4 sobre diversas nervaduras en la base del ala. No obstante, sin duda se trata de órganos mecanorreceptores. Por otra parte, en la tegula del ala se observan dos grupos vecinos de órganos escolopidiales cuya función es desconocida.

Patas ambulatorias. - En las patas de *Kaloterme flavicollis* se encuentran distribuidos al menos tres tipos de sensilias:

1. *setas táctiles* banales (*sensilia tricoidea*),
2. *poros de Hicks* o sensilias campaniformes,
3. *setas estatorreceptoras*.

Las *setas táctiles* presentan raramente una posición fija. Varían por su tallo y su ubicación, pero todas están conformadas e inervadas de la misma forma. Las espinas articuladas se encuentran inervadas de igual manera que las setas.

Los poros de Hicks están dentro de la categoría de sensilias campaniformes que registran los movimientos por presión o tracción de la pared de los apéndices. Se encuentran agrupados, por lo general, en las cercanías de las articulaciones y existen también de forma aislada.

Las placas pilíferas estatorreceptoras están descritas en la página 160.

Colas y estilos. - La cola presenta solo setas del tipo táctil (tomadas con microscopia fotónica), y los estilos, de igual forma, presenta una poca cantidad de setas.

IV. - EL OJO COMPUESTO

Únicamente los imagos alados poseen un par de ojos compuestos que se proyectan sobre las superficies laterales de la cápsula craneana. Presentan forma de cúpula hemisférica y son de un color negro intenso (fig. 139).

Existen en un estado bastante reducido en los soldados y las obreras de las Hodotermitidae. Los omatidios son cortos y, por otra parte, las células cristalinas tienen un gran desarrollo en comparación con las células retinulares y producen un cono cristalino. Las retículas aparecen desprovistas de rabdomas (Joerschke, 1914). Los ganglios ópticos son de un tamaño mínimo, solo quedan vestigios en los soldados de varias especies y no parecen ser funcionales.

Asimismo, poseemos algunos documentos (véase Rosen, 1913; Joerschke, 1914; Ruchard, 1969) sobre el desarrollo post-embriionario.

ESTRUCTURA

El ojo compuesto de los isópteros se asemeja mucho, por su estructura, a aquellos de las cucarachas, los cuales entran en la categoría de *ojos euconos*, según Grenacher (fig. 140).

Cada omatidio posee un *corneula* o faceta secretada por 2 células corneágenas que se encargan del pigmento. La cutícula, convexa en ambos lados, se compone de muchas capas. Asimismo, el *crystalino* es secretado por 4 células lenticulares (quizá 5). Por encima y exactamente en la prolongación de su eje, las *células de la retina* se agrupan de 8 y, a través de sus superficies internas, envían microvellosidades dirigidas perpendicularmente al gran eje de la retícula, con bordes en cepillo, que forman el *rabdoma*, el cual los rayos de luz atraviesan de un extremo al otro. Cada célula del rabdoma es un fotorreceptor y envían una fibra hacia el ganglio óptico.

Los omatidios dejan, entre ellos, espacios llenos de células ricas en pigmento negro y probablemente se trata de una especie de melanina.

No se ha estudiado la ultraestructura de estos órganos.

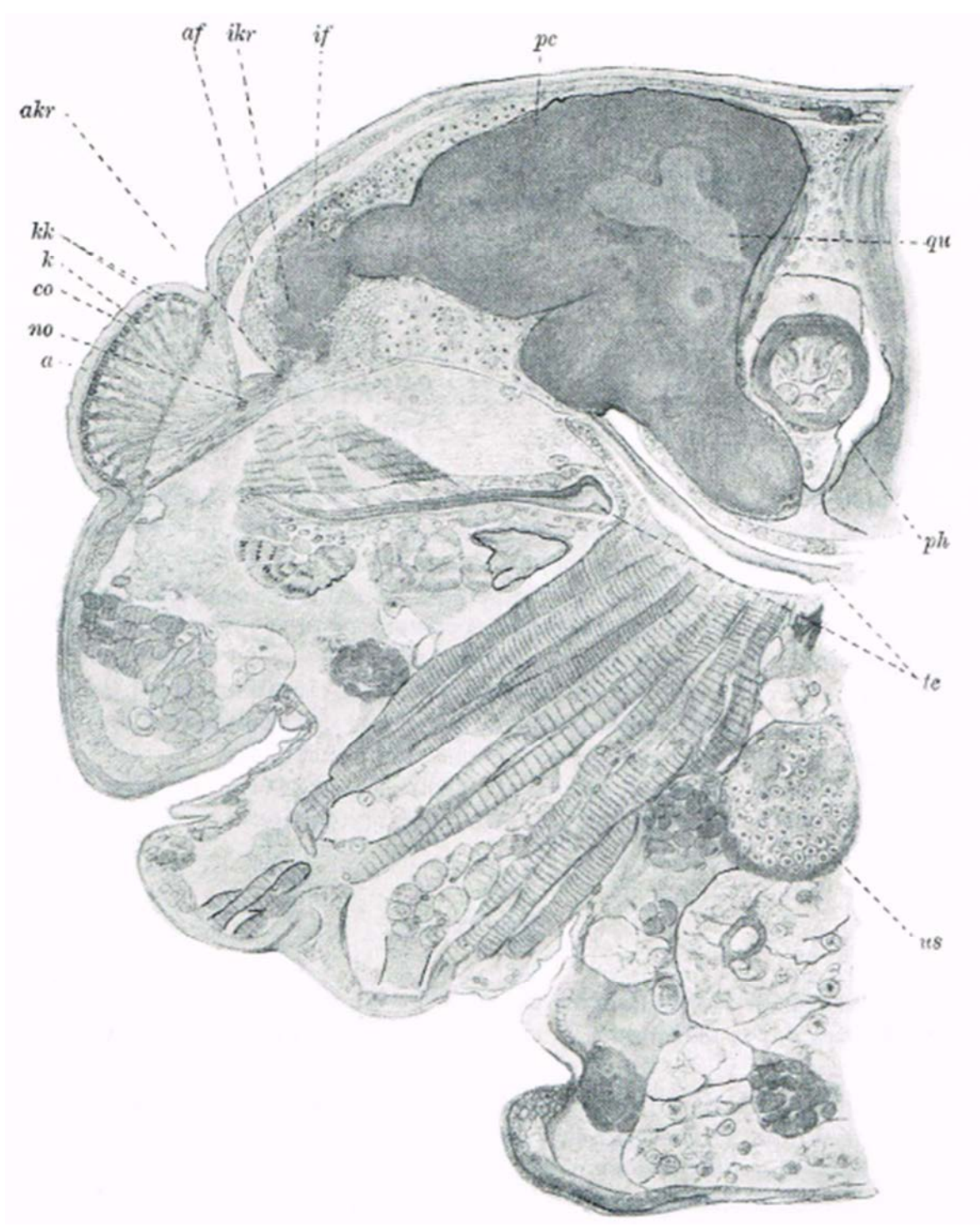


FIG. 139. - Semi-corte transversal de la cabeza del imago de *Reticulitermes lucifugus*. El ojo se ha despigmentado con un tratamiento adecuado. *a*, ojo compuesto; *af*, masa fibrilar externa del ganglio óptico; *akr*, quiasma óptico externo; *co*, córnea; *if*, masa fibrilar interna del ganglio óptico; *ikr*, quiasma óptico interno; *k*, cristalino; *kk*, núcleo de Semper; *ph*, faringe; *pc*, protocerebro; *no*, nervio óptico; *qu*, cuerpo pedúnculo; *te*, tentorio; *us*, ganglios sub-esofágicos (según K. VON ROSEN, 1913).

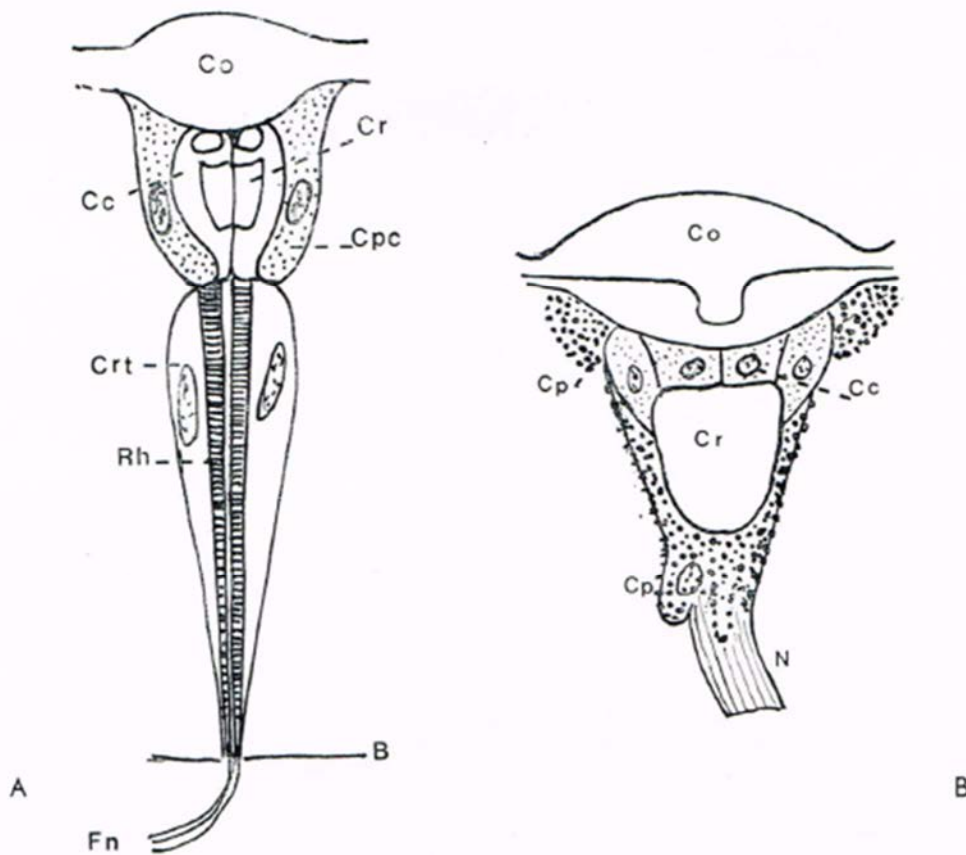


FIG. 140. - A, corte longitudinal de un ommatidio del ojo compuesto de un imago de *Macrotermes gilvus*; B, *Anacanthotermes vagans*, ommatidio, aislado de la obrera. *Cc*, célula lenticular; *Co*, córnea; *Cpc* y *Cp*, célula pigmentaria corneágena; *Cr*, cristalino; *Crt*, célula de la retina; *Rh*, rabdoma; *N*, nervio óptico. Los ojos de los isópteros se encuentran clasificados en la categoría de ojos euconos, tal y como GRENACHER lo definió. *N* y *Fn*, nervio óptico; *B*, membrana basal (según H. JORSCHKE, 1914).

El número de ommatidios del ojo compuesto varía según la especie a considerar, pero por lo general se cuentan en cientos.

En los neoténicos sexuales, según el estado ninfal que los engendró, el ojo compuesto se presenta más o menos reducido (fig. 141).

Asimismo, el ojo compuesto persiste en las obreras y los soldados de *Hodotermitidae* (fig. 142), pero las células visuales se muestran reducidas en los ommatidios. Los ommatidios se encuentran menos ordenados que en el ojo del imago y sus límites están mal definidos en el pigmento que los rodea. El ommatidio es definitivamente menos alto en la obrera que en el imago.

En algunas especies, los vestigios oculares que existen en los soldados y algunas obreras poco comunes se limitan a un punto pigmentado. Sobre la hipodermis existe un sincitio donde se incluyen tres capas de núcleos. De ahí parte un nervio muy fino que va al ganglio óptico básico.

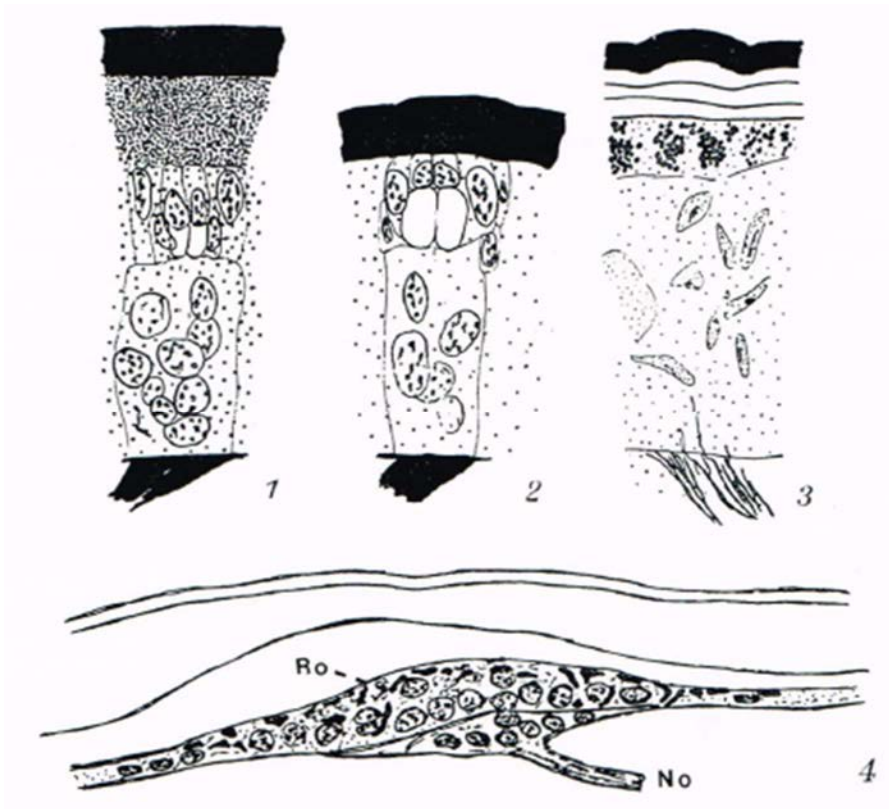


FIG. 141. - Degeneración del ojo en *Kaloterme flavicollis*. 1, omatidio del pseudoergado; 2, omatidio de la reproductora neoténica; 3, omatidio de una reproductora de edad (según G. RICHARD, 1951); 4, rudimento ocular (Ro) de la obrera de *Reticulitermes lucifugus*; No, rudimento del nervio óptico (según H. JOERSCHKE, 1914).

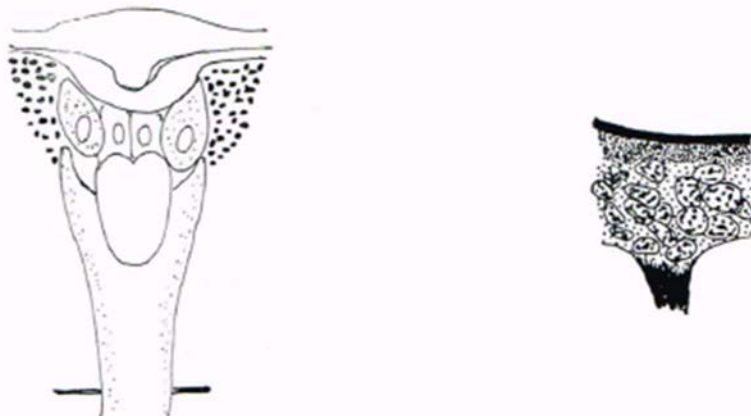


FIG. 142. - Omatidio del ojo compuesto de la obrera de *Anacanthotermes vagans*. Se observan células viduales muy poco desarrolladas (según H. JOERSCHKE, 1914).

FIG. 143. - Ojo de una larva de *Kaloterme flavicollis* (x 400, según G. RICHARD, 1957).

La reducción del órgano visual va a la par con la reducción del ganglio óptico. Este ganglio es pequeño en las Hodotermitidae, pero desaparece en los soldados y las obreras de otras termitas, dejando a veces solo el indicio de un tracto delgado.

LA DEGENERACIÓN DEL OJO COMPUESTO EN LAS REPRODUCTORAS FUNCIONALES

El ojo compuesto de las reproductoras funcionales no conserva su integridad luego de la fundación de la colonia. De hecho, sufre una desintegración de sus partes sensoriales con relación a la vida en la oscuridad (Joerschke, 1914). Este mismo fenómeno se ha señalado en las reinas de las hormigas.

La degeneración se hace visible al cabo de un año después de la fundación, pero solo se completa en los reyes y reinas de 4 a 5 años de edad (Richard, 1950), (fig. 144). Las partes periféricas o esclerificadas no cambian en el exterior, pero la cutícula se engrosa en su superficie interior por la constitución de la "quitina". Se observa un colchón citoplasmático con gránulos de melanina en la cutícula y todas las células de la retina y córnea con rhabdoma se desintegran. El nervio óptico se atrofia y pasa a contener pocas fibras (fig. 145).

El ojo de las reproductoras neoténicas, menos perfecto que el ojo imaginal, degenera más rápido que aquel del imago y su parte fotosensible desaparece completamente.

El ojo compuesto de las ninfas del 7° estadio, las cuales sufren una muda regresiva (Grassé y Noirot, 1944), se diferencian parcialmente: toma la estructura del ojo de las larvas de las futuras reproductoras del 5° estadio.

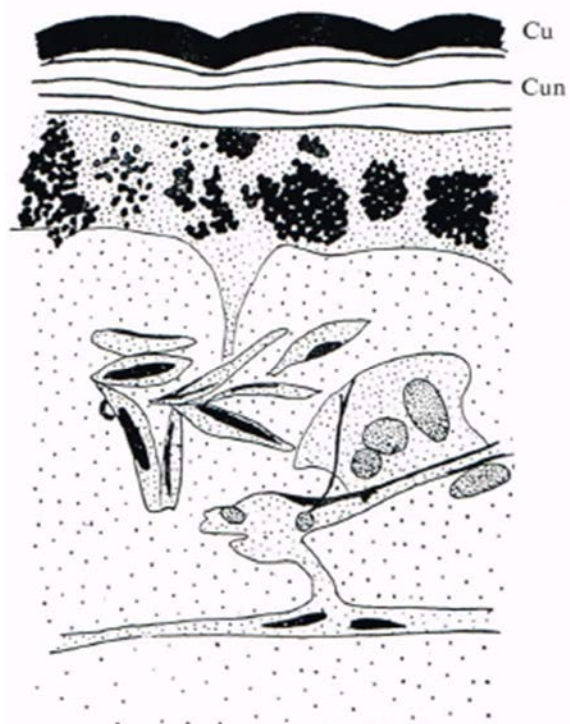


FIG. 144. - Corte vertical parcial de un ojo degenerado de una reproductora de *Kaloterme flavicollis*. Cu, cutícula antigua; Cun, cutícula neoformada (?); en la parte inferior, células fotorreceptoras y de soporte que se encuentran desintegradas (según G. RICHARD, 1951).

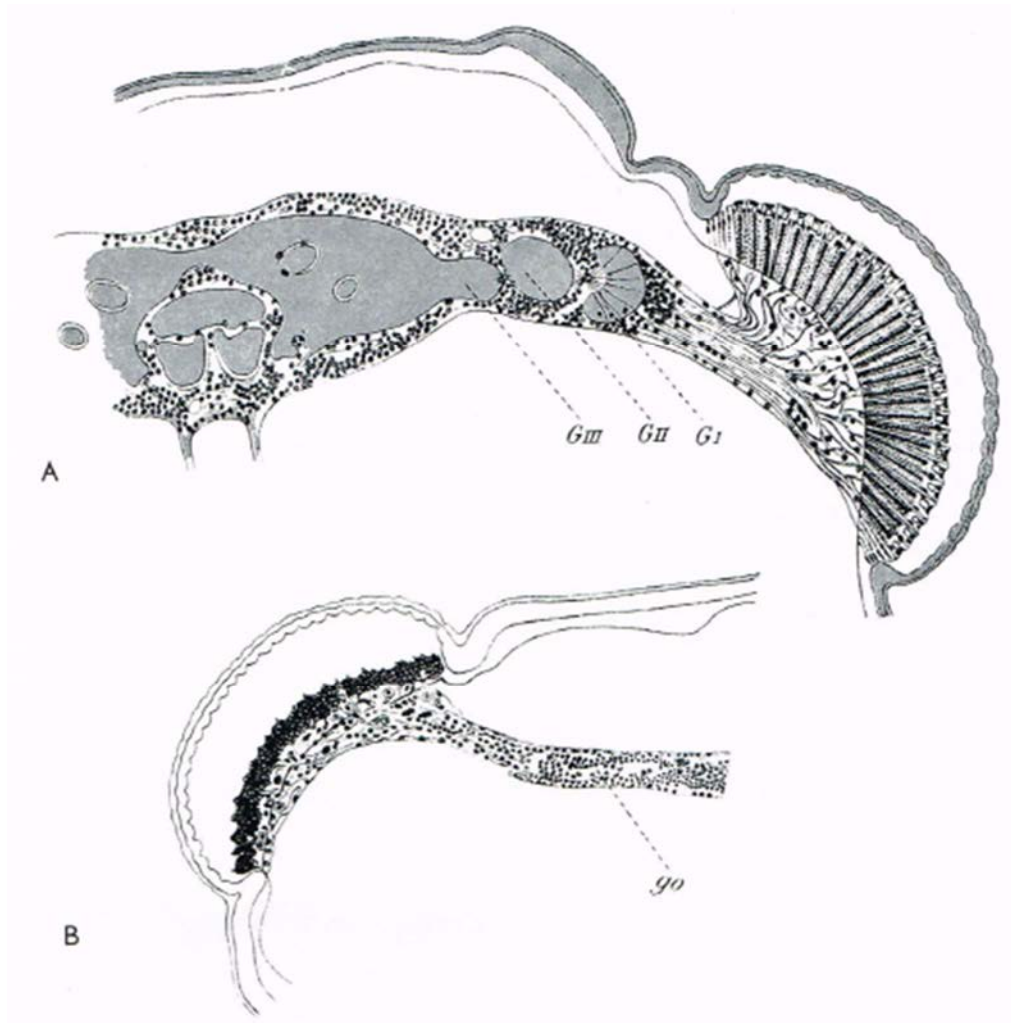


FIG. 145. - *Reticulitermes lucifugus*. A, corte transversal de la cabeza de un imago con ojo compuesto, sus tres ganglios y el cerebro; B, corte transversal de la cabeza de una reina. GI, GII, GIII, ganglios del lóbulo óptico; go, resto del lóbulo y del nervio óptico (según K. VON ROSEN, 1913).

V. - LOS OCELOS

Estos fotorreceptores son exclusivos de los imagos. Se presentan de a dos, el ocelo medio no existe en los isópteros.

La estructura del ocelo ha sido estudiada en *Reticulitermes* por Rosen (1913) y en *Nasutitermes* por Joerg (1933). Dicha estructura no presenta ninguna particularidad (fig. 146): a su nivel, la cutícula se vuelve curva y transparente y fisiológicamente tiene el valor de una lentilla convergente, es decir, un cristalino. A continuación, se ve una placa de vidrio con células fusiformes o ramificadas incluidas en una sustancia congelada o básica; inmediatamente a continuación están las células visuales que forman la *retínula*, lugar que se moldea en cierta forma sobre el cristalino.

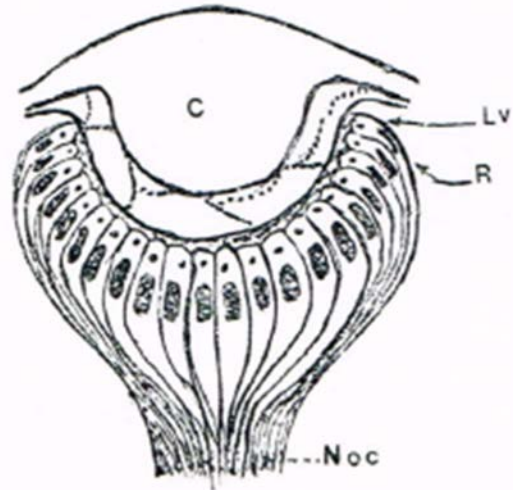


FIG. 146. - Ocelo de *Nasutitermes* sp. C, cristalino-córnea; Lv, lámina vitreada; R, retínula; Noc, nervio ocelar (según M. E. JOERG, 1932).

Estas células son muy altas y estrechas, se mantienen en contacto unas con otras y encierran, en su región anterior, una "cesta visual" prismática, finamente estriada transversalmente. Va desde la extremidad proximal de las células de la retina y pasa por el *nervio ocelar* que se encuentra en el cerebro. Según Joerg (1932), el poder de resolución del ocelo es bajo dado en número restringido (18 a 25) de células de la retina (fotorreceptoras), visibles en un corte transversal.

Teniendo en cuenta la forma y dimensiones de las partes constitutivas, Joerg calcula que el poder de resolución de este ojo sería de 28 minutos, lo cual corresponde a la posibilidad de separar las imágenes de dos objetos distantes por un centímetro el uno del otro, siendo que el observador está ubicado a 90 cm de dichos objetos.

En el ocelo, los bastoncillos (células visuales), por su tamaño, son tan grandes como el grano de una placa fotográfica. Cada bastoncillo cubre un arco de 10° en el ocelo de las *Nasutitermes*. Esto significa que la red de sensores fotosensibles posee una malla gruesa y no proporciona imágenes detalladas de objetos que se encuentran delante.

CONSTANTES ÓPTICAS DE LOS OCELOS DE *Nasutitermes* SP.

Distancia de la superficie anterior de la lentilla:	
de la imagen real	0,07 mm
de la imagen real a la retínula	0,055 mm
Distancia que separa la imagen de la retínula	0,020 mm
Poder de resolución teórico (en cm)	1 a 130 cm
Poder de resolución teórico (en grados)	28'
Poder de resolución real, in vivo	1 a 90 cm
Luminosidad total	$\frac{\text{distancia focal}}{\text{diafragma}}$ 1,5

La superficie anterior del córnea-cristalino está situada a 55um de la retínula y, dada la curvatura y el índice de refracción (1,5) [en los seres humanos es de 1] de este córnea-cristalino, la imagen real se proyecta a 20 um *hacia adelante* de la retínula (fig. 147, OC) y no puede ser clara.

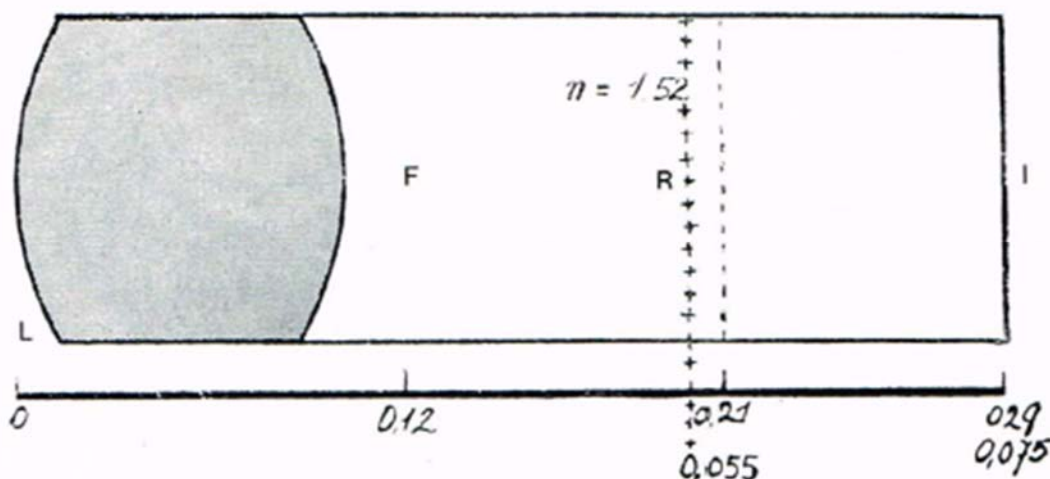


FIG. 147. - Ocelo de *Nasutitermes sp.* Representación esquemática de las relaciones ideales entre el cristalino (L), el foco del cristalino (F), la retínula (R) y la imagen (I), (según M. E. JOERG, 1932). Unidad de longitud = milímetro.

La luminosidad de los ocelos es muy superior a la de los ojos con facetas. No se ha calculado esta diferencia en las *Nasutitermes*.

Joerg realizó diversas especulaciones sobre el rol de los ocelos. Él supuso que estos receptores sensoriales son sensibles a las radiaciones infrarrojas, lo cual explicaría (?) la extrema lucifugía de las termitas. Sin embargo, este autor olvida que las obreras están desprovistas de ocelos e igual son lucífugas como los imagos. Por otra parte y más razonablemente, teniendo en cuenta lo que se sabe de los ojos de otros insectos, este autor concluye que los ojos compuestos tienen la función de apreciar las formas y los colores, y los ocelos pueden observar las diferencias de intensidad luminosa. Estas opiniones no están fundamentadas en datos de experiencia.

VI. - SENSIBILIDAD A LA HUMEDAD Y AL CALOR

Las termitas muestran una alta sensibilidad a la humedad del ambiente en el que viven, así como también muestran una sensibilidad bastante amplia al calor, pero ningún receptor sensorial ha demostrado ser capaz de registrar temperaturas o el contenido de vapor de agua de la atmósfera en el ambiente. Probablemente existen, pero hasta ahora no

hemos podido reconocerlos. Esto no es sorprendente, dada la falta de estudios sobre los receptores sensoriales y la mediocridad de los medios utilizados para descubrir su función.

El sentido térmico e hídrico existe en las termitas. Es indudable, pero se desconocen sus receptores.

BIBLIOGRAFÍA

- ABUSHAMA (F. T.), 1964 a. - The olfactory receptors on the antenna of the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*. Hagen. Enl. Monlhly Magaz., **100**, 145-157.
- ABUSHAMA (F. T.), 1964 b. - Electrophysiological investigations on the antennal olfactory receptors of the moist-wood termite, *Zootermopsis angusticollis* Emerson. The Entomologist, 97, 148-150.
- BERNARD (F.), 1937. - Recherches sur la morphogenése des yeux composés d'Arthropodes. Développement, croissance, réduction. BII. Biol. Fr. el Belg., supplément 23, 1-155.
- DEBAISIEUX (P.), 1938. - Organes scolopidiaux des pattes d'Insectes. II. La cellule, 47. 79-202.
- DENIS (C.), 1958. - Contribution il l'étude de l'ontogenése sensori-nerveuse du Termite Calotermes flavicollis Fabr. BI/I. Union fillern. fnsectes Soc., 5, 17 J -1 88.
- DENIS (C.), 1958. - Cytologie des terminaisons nerveuses au cours de l'ontogenese de Calotermes flavicollis Fabr. (Ins. Isoptére). BIII. Biol. Fr. Bel., 92, 240-247.
- DENIS (C.), 1959. - Aspect et évolution des groupes de cellules sensorielles périphériques observées chez le Termite Calolermes flavicollis Fab. Proc. Intern. Congo Zool., 15, 712-713.
- EMERSON (A. E.), 1929. - Communication among Termites. Trans. 4th Itern. Emom. Cong. , Ithaca, 2, 722-727.
- EMERSON (A. E.) et SIMPSON (R. C.), 1929. - Apparatus for the detection of substratum communication amoung Termites. Science, n. s., 69, 648-649.
- FUDALEWICZ-NIEMCZYK (W.), 1965. - Ontogenése de l'innervation des organes sensoriels des antennes chez Reticulitermes lucifugus sanronensis. fnsecles Sociaux, 12, 241-252.
- FUDALEWICZ-NIEMCZYK (W.) et RICHARD (G.). 1965. - Ontogenése de l'innervation des organes sensoriels des antennes chez Reticulitermes lucifugus sanlonensis. Insectes Sociaux, 12, 309-320.
- GRASSÉ (P.-P.), 1975. - Système nerveux des Insectes. Mécanorécepteurs. Chimiorécepteurs. In Traité de Zoologie, tome VIII, fase. III, p. 321-483 et p. 535-667.
- HANSTROM (8.),1940. -Inkretorische Organe, Sinnesorgane, und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insekenordnungen. K. Svenska Veto Akad. Handl., ser. 3, 18, 1-265.
- HARTWELL (R. A.), 1924. - A study of the olfactory sense of Termites. Ann. Enr. Soco Amer., 17, 131-162.
- HILTON (W. A.), 1937. - Nervous system and sense organs. LXV. Isoptera. Jorrn. EIII. and Zool., 29, 88-91.
- HOWSE (P. E.), 1962. - The perception of vibration by the subgenual organ in *Zootermopsis angusticollis* Emer. and *Periplaneta americana*. Experientia, 18, 457-458.

- HOWSE (P. E.), 1963. - Zur Evolution der Erzeugung von Erschütterungen als Benachrichtigungs Mittel bei Termiten. *Rev. Suisse Zool.*, 70, 19-26.
- HOWSE (P. E.), 1964. - An investigation into the mode of action of the subgenual in the termite *Zootermopsis anglicollis* Emerson, and in the Cockroach *Periplaneta americana* L. *Physiol.*, 10, 409-424.
- HOWSE (P. E.), 1965. - The structure of the subgenual organ and certain other mechano- receptors of the Termite *Zootermopsis anglicollis* Hagen. *Proc. Roy. Ent. Soc. London, ser.*, 40, 137-146.
- HOWSE (P. E.), 1966. - Air movement and termite behaviour. *Nature*, 210, 967-968.
- HOWSE (P. E.), 1967. - Mechanism of the insect ear. *Nature*, London, 213, 367-369.
- HOWSE (P. E.), 1968. - The fine structure and functional organization of chordotonal organs. *Symp. Zool. Soc. London*, n° 23, p. 167-198.
- JORG (M. E.), 1932. - Consideraciones histofisiológicas sobre los ojos de los Insectes (*Polybia sentalioris* White y *Eltermes* sp.). *Rev. Soc. Entom. Argellina*, 5, 93-102.
- JORSCKE (H.), 1914. - Die Facettenaugen der Orthopteren und Termiten. *Zeits. Zool.*, 111, 153-280.
- LI NDAUER (M.) et NEDEL (J. O.), 1959. - Ein Schweresinnesorgan der Honigbiene. *Zeits. vergl. Physiol.*, 42, 334-364.
- MARCUS (H.), 1953. - Observaciones termitológicas. *Publi. Universo Cochabamba. Tirade aparte Folia Universitaria*, n° 6, p. 1-16, (Bolivia).
- MARKL (H.), 1962. - Borstenfelder an den Gelenken als Schweresinnorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren. *Zeits. vergl. Physiol.*, 5, 117-144.
- OYES (B), 1930. - The peripheral sense organs in the Termite *Zootermopsis anglicollis* Hagen. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 33, 259-286.
- PACKARD (A. S.), 1889. - Notes on the epipharynx and the epipharyngeal organs of taste in mandibulate insects. *Psyche*, 5, 22-223.
- PRESTAGE (J. J.), SUFER (E. H.) et STEPHENS (Z. B.). 1963. - Thin-walled sensory pegs on the antenna of the termite worker, *Reticulitermes flavipes*, *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 56, 874-878.
- PRINGLE (J. W.), 1938. - Proprioception in Insects. 1. A new type of mechanical receptor from the palps of the cockroach. *J. Exp. Bio.*, 15, 101-113.
- QUENNEDEY (A.), 1978. - Les glandes exocrines des Termites. Ultrastructure comparée des glandes sternales. *These Sci. Univ. de Dijon*, 254 p.
- RICHARD (G.). 1949. - La répartition des sensilles sur les pattes de *Calotermes flavicollis*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 74, 77-84.
- RICHARD (G.), 1950 a. - L'innervation et les organes sensoriels de la partie du Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.). *Ann. Sci. nat., Zool., série 11*, 12, 65-83.
- RICHARD (G.). 1950 b. - Le phototropisme du Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis*) et les organes sensoriels. *Ann. Sci. nat., Zool. Bio. ani., série 11*, 12, 487-604.
- RICHARD (G.), 1952. - L'innervation et les organes sensoriels des pièces buccales du Termite à cou jaune. *Ann. Sci. nat., Zool. Bio. ani.*, 13, 397-412.
- RICHARD (G.), 1952. - L'innervation sensorielle pendant les mues chez les Insectes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 77, 99-106.
- RICHARD (G.), 1957. - L'ontogenèse des organes chordotoniaux antennaires de *Calotermes flavicollis*. *Insectes Sociaux*, 4, 107-111.
- ROSEN (K. BARO VON), 1913. - Studien am Sehorgan der Termiten, nebst Beiträgen zur Kenntnis des Gehirns derselben. *Zoo. Jahrb., Abh. Anat.*, 35, 625-664.
- SNYDER (T. E.), 1913. - Changes in during the quiescent stages in the metamorphosis in Termites. *Science*, n. s., 38, 487-488.

- SNYDER (T. E.), 1915. - Insects injurious to forests and forest products: biology of the termites of eastern United States with preventive and remedial measures. U. S. Dept. Agric., Bur. Entom., bul., 94, 13-85.
- STOKES (A. C.), 1893. - The sense organs on the legs of our white ants, *Termites flavipes* Koll. Science, 22, 273-276.
- YERRON (H.). 1957. - Interattraction olfactive chez *Calotermes flavicollis*. T. Pouvoir attractif des larves à l'égard des différentes castes. *Insectes Social/x*, 4, 25-30.
- YERRON (H.), 1958. - Idem. 11. Pouvoir attractif des nymphes à l'égard des différentes castes *Insectes Sociaux*, 5, 309-314.
- YERRO (H.), 1960. - La perception des odeurs chez *Calotermes flavicollis*. C. R. Acad. Sci., Paris, 250, 2931-2932.
- YERRON (H.), 1963. - Rôle des stimuli chimiques dans l'attraction sociale chez *Calotermes flavicollis* (Fabr.). *Insectes Sociaux*, 10, 167-335.
- YERRO, (H.) et BARBIER (M.), 1962. - L'hexène 3-01-1, substance attractive des Termites *Calotermes flavicollis* et *Microcerotermes edentatus*. C. R. Acad. Sci., Paris, 254, 4089-4091.
-

CAPÍTULO VIII

EL APARATO DIGESTIVO

I. - LAS GLÁNDULAS ANEXAS

Estas glándulas pertenecen a los segmentos postorales de la cabeza: mandibular, maxilar y labial. Según ciertos autores, estas glándulas se corresponden con los nefridios ancestrales, lo cual parece confirmar la función excretora de las glándulas salivales de *Machilis*, o riñones labiales. Por su origen ectodérmico, estas pertenecen a las glándulas tegumentarias, pero se les separa por su naturaleza metamérica y su papel en la preparación y la digestión de los alimentos.

En las termitas solo se han estudiado a profundidad las glándulas mandibulares y labiales, sin embargo, cabe destacar que los estudios concernientes a estas glándulas son numerosos.

GLÁNDULAS MANDIBULARES

Los mejores estudios al respecto con los de Lambinet (1959), Cassier, Fain-Maurel y Lebrun (1977), enfocados en *Kaloterme flavicollis*.

Estructura

Residen en la base de cada mandíbula entre sí mismas y la parte lateral de las maxilas. De forma discoide, miden de 180 a 250 μm de diámetro sobre 25-30 μm de espesor. Asimismo, desembocan en la base de las mandíbulas. El canal conector de las secreciones ocupa el centro de la glándula y cuya masa está hecha de células secretoras.

La célula glandular es bastante común en su estructura (fig. 148). Mide aproximadamente una treintena de micras de altura. Su núcleo (7 μm de diámetro) es probablemente poliploide. La membrana basal envía pliegues profundos hacia el interior. Las mitocondrias, dictiosomas y el retículo endoplasmático rugoso son abundantes.

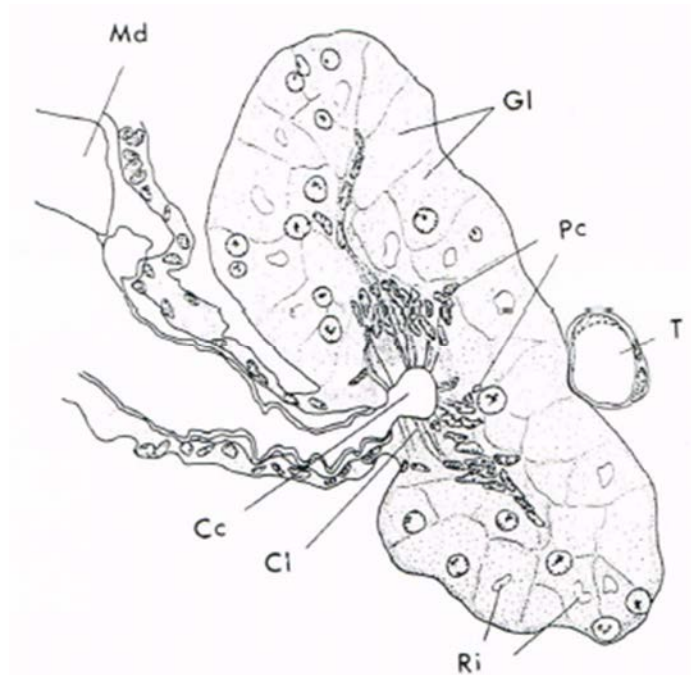


FIG. 148. - Corte longitudinal en una mandíbula grande de *Kaloterme flavicollis* (larva). *Cc*, canal central; *Cl*, canalículo intracelular; *Gl*, células glandulares (grandes); *Md*, mandíbula; *Ri*, depósito intracelular (en una célula secretora grande); *Pc*, células pequeñas (con canalículos); *T*, tráquea (según F. LAMBINET, 1959).

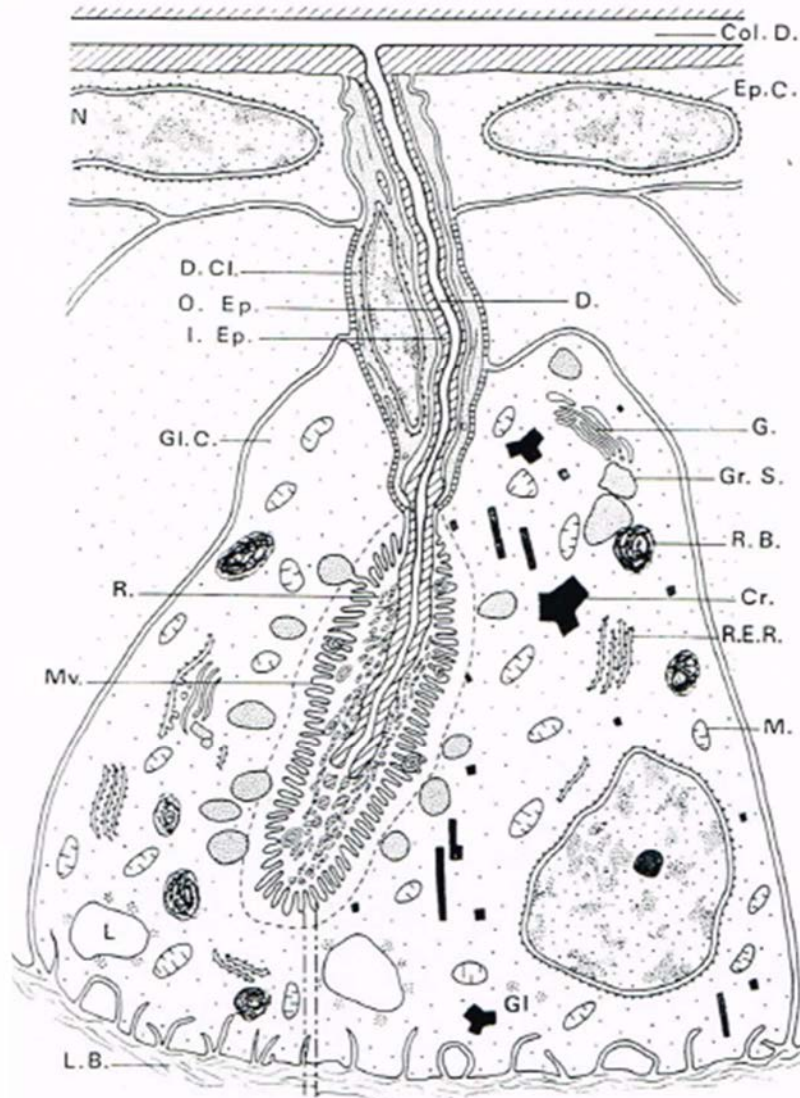


FIG. 150. - Diagrama de una unidad glandular de la glándula mandibular de *Kaloterme flavicollis*. *D. Cl.*, célula canalicular; *Ep. C.*, célula epitelial del canal colector; *Gl. C.*, célula glandular; *R. B.*, cuerpo residual; *Cr.*, cristal; *D.*, canal de la célula glandular; *Col. D.*, canal colector; *O. Ep.*, epicutícula externa del canal glandular; *I. Ep.*, epicutícula interna del mismo; *G.*, dictosoma; *Gl.*, glucógeno; *Gr. S.*, granulo de secreción; *L.*, lípido; *L. B.*, membrana basal; *M.*, mitocondria; *Mv.*, microvellosidades; *N.*, núcleo; *R.*, depósito; *R. E. R.*, retículo endoplasmático rugoso (según P. CASSIER, M. A. FAIN-MAUREL, D. LEBRUN, 1977).

FIG. 149. - Corte transversal de la glándula mandibular de una larva de *Kaloterme flavicollis*, poco antes de la muda. Los canalículos y los depósitos intracelulares están expuestos en su totalidad. *cl*, canalículos; *tc*,

terminaciones extendidas de los canalículos; Cc, cavidad canalicular; r, restos de canalículos; clr, filamento de secreción; gn, gran núcleo; pn, pequeño núcleo; n, núcleo intermediario (segun F. LAMBINET).

La presencia de cristales, probablemente de naturaleza protéica y de origen mitocondrial, es característica de las células secretoras de esta glándula (fig. 150).

El lado apical de la célula invaginada porta microvellosidades (fig. 151) numerosas y largas, las cuanles se encuentran contenidas en una cavidad que lleva los productos de la secreción. En esta cavidad se sumerge el canalículo de la célula conductora (fig. 151), el cual limita la célula glandular. Por otra parte, el canal colector común posee una pared pluricelular.

Cassier, Fain-Maurel y Lebrun estudiaron la constitución de la glándula en las diferentes etapas de la especie (fig. 130, 131).

α) Ninfas de última edad. La región basal de la célula glandular contiene glóbulos lipídicos y un abundante retículo endoplasmático liso. En la parte superior se localizan diversos gránulos, opacos con electrones, alrededor del retículo plasmático liso. No se hayan diferencias por sexo.

β) Soldados. En los soldados machos, las células manifiestan una actividad secretora típica con un abundante retículo endoplasmático rugoso. En el caso de los soldados hembras, de la misma edad que los anteriores, la célula almacena en cantidad los gránulos de secreción mientras que el retículo muestra una regresión fuerte. Los bastoncillos cristalinos poligonales abundan en la periferia y se observan numerosos "cuerpos residuales" en varias partes de la masa citoplasmática.

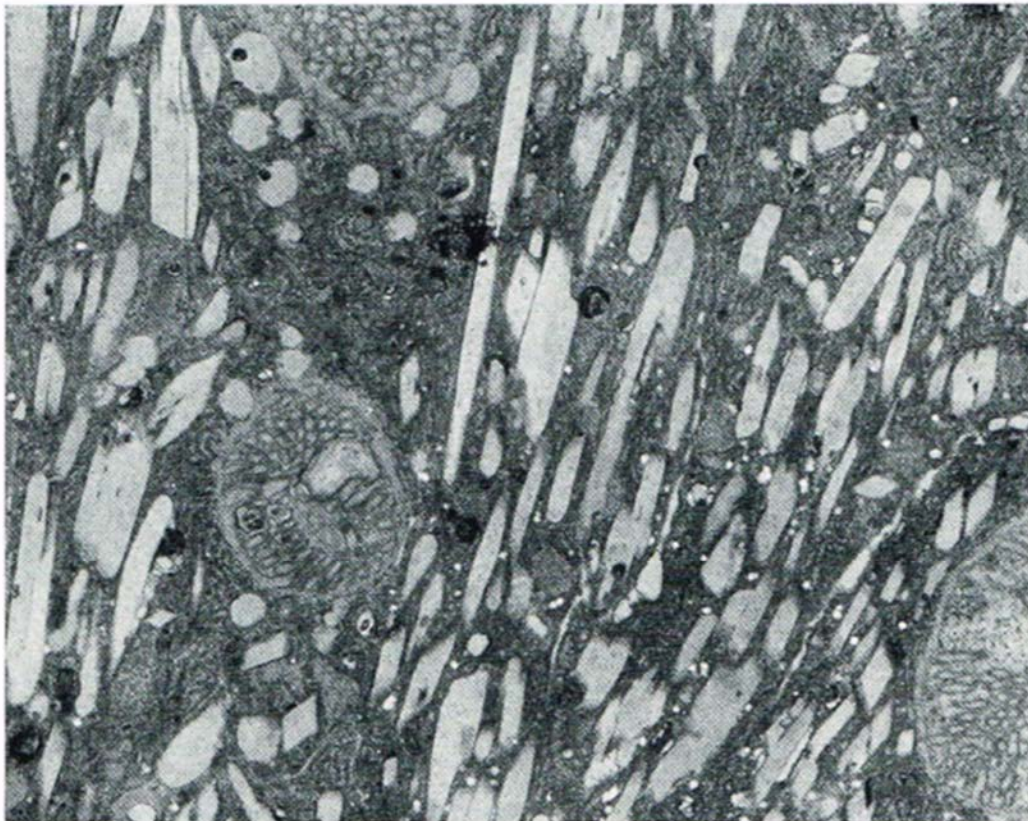


FIG. 151. - Corte en la glándula mandibular de una reina perteneciente a una sociedad fuerte de *Kaloterme flavicollis*. Se debe tener en cuenta la abundancia de cuerpos cristalinos (placa de microscopía electrónica de P. CASSIER, M. A. FAIN-MAUREL, D. LEBRUN, 1977).

γ) Las reproductoras neoténicas. La glándula se presenta aquí de una forma muy similar a la del soldado macho, es decir, que lleva a cabo una actividad secretora.

δ) Las reproductoras imaginales. Se trata de células ricas en retículos endoplasmáticos rugosos. Después de la diáspora, las características secretoras se acentúan y los cristales aumentan considerablemente en cantidad.

Lambinet (1959) ha estudiado las transformaciones de la glándula mandibular durante la muda. Los canalículos y los depósitos incluidos en las células secretoras se liberan al mismo tiempo que la cutícula que tapiza el interior de los órganos que provienen del estomodeo embrionario. El citoplasma de las células que han perdido su canalículo presenta una clara estriación.

Sobre la antigua cutícula, separada de la glándula, se forma una nueva cutícula con la parte proximal de los canalículos. Las pequeñas células de la glándula se disponen en filas radiales, relativamente sincitiales, con núcleos pequeños y medianos (migración centrífuga), (fig. 149). Durante la reconstitución de la glándula, los núcleos de tamaño intermedio comienzan a degenerarse. Al 5° día después de la muda, la glándula retoma su apariencia de intermuda, con solamente dos tipos de células y de núcleos. Es muy probable que, durante la muda, todas las glándulas de origen ectodérmico se comportan como glándulas mandibulares.

Funciones

Sus funciones son muy poco conocidas. Sin embargo, es poco probable que participen en la elaboración de la saliva, ya que las glándulas mandibulares secretan poco o casi nada en las larvas que se alimentan de madera. Por otro lado, estas glándulas sí entran en actividad en los soldados y las reproductoras funcionales. Es muy probable que produzcan una o varias sociohormonas (= feromonas) tal y como sucede en los apiarios, los lepidópteros y las blattoidea. Lebrun (1972) estableció de forma experimental, por implantación de las glándulas mandibulares en las ninfas, que estas inhiben su diferenciación en reproductoras imaginales y mantienen al insecto en un estado larvar. Este interesante estudio merece retomarse y valdría la pena estudiar sus efectos con minucia.

Ningún autor, de nuestro conocimiento, ha señalado la existencia de *glándulas maxilares* en los isópteros. Esta constatación no significa que no se hallen en su totalidad. De hecho, es posible que no hayan captado la atención de los investigadores al encontrarse reducidas a unas cuantas células.

GLÁNDULAS LABIALES O SALIVALES

Estos órganos desempeñan un papel de gran importancia tanto en la vida individual como en la vida en sociedad. Merecen ser objeto de un estudio a profundidad que lamentablemente no se ha realizado aquí.

Los productos elaborados por estas glándulas conocidas bajo el nombre general de *saliva* son de naturaleza variadas, lo cual se mostrará en las páginas siguientes. La diversidad de "salivas" no tiene nada de la diversidad de las estructuras glandulares.

Estructura

Las glándulas salivales se componen de un número relativamente elevado de acinos que descargan sus secreciones en un canal colector, el cual continúa hacia adelante y pasa por la base de la hipofaringe. Los canales colectores de la derecha y la izquierda fluyen en un canal único que se abre al exterior justo en la base de la hipofaringe. Sobre cada canal, un poco hacia atrás del punto de unión de los dos canales, se encuentra un depósito de capacidad variada según la casta y el estado fisiológico del individuo.

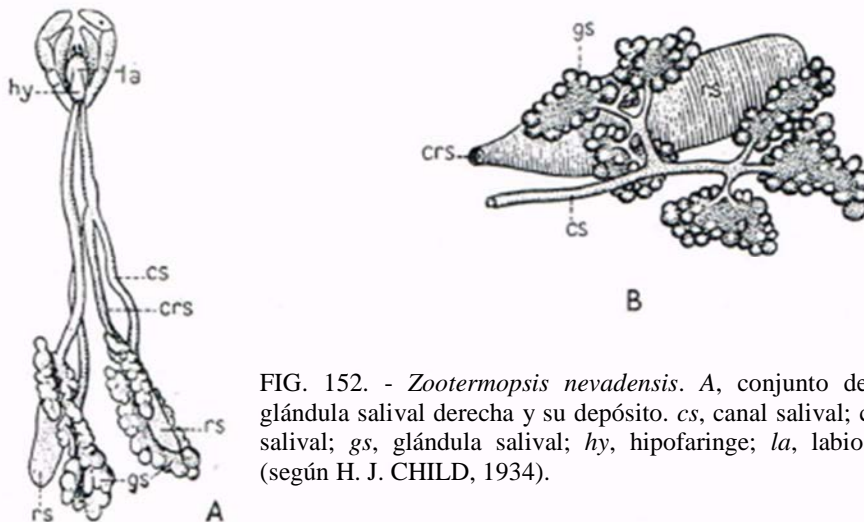


FIG. 152. - *Zootermopsis nevadensis*. A, conjunto del aparato salival; B, glándula salival derecha y su depósito. cs, canal salival; crs, canal del depósito salival; gs, glándula salival; hy, hipofaringe; la, labio; rs, depósito salival (según H. J. CHILD, 1934).

En las larvas y ninfas de *Zootermopsis* (Child, 1934), las glándulas salivales están en varias partes del esófago en la región media del tórax. Cada glándula se compone de dos lóbulos, uno dorsal (por encima del depósito) y otro ventral (bajo el depósito), (fig. 152). Asimismo, los lóbulos se componen de tres lóbulos cuya superficie posee una apariencia llena de protuberancia debido a la disposición de las células que los componen. El líquido secretado es conducido por canalículos muy estrechos en los grandes colectores, luego pasan por los depósitos cuya extremidad anterior se estrecha para convertirse en un canal que, paralelo al conducto salival, termina por empalmarse con este. Esta unión se realiza al nivel de la cabeza. Por otra parte, los depósitos tienen una pared muy delgada y transparente y, por lo general, están llenos de un líquido hialino.

Dado que los depósitos no están en contacto directo con las glándulas, Child (1934) imagina que la secreción puede ir directamente de la glándula a la boca y a continuación, reprimida, volver atrás y entrar en los depósitos.

Por otro lado, esto sugiere que cuando el insecto no está comiendo, los poros que se abren bajo la hipofaringe se encuentran cerrados. Si esto es verdadero, entonces las secreciones producidas por las glándulas salivales no fluyen hacia el exterior, sino que son enviadas a los depósitos y ahí se acumulan. Este mecanismo explica la razón por la cual los depósitos, a la hora de su disección, no siempre estaban llenos, algunos estaban vacíos y con su pared colapsada.

Las glándulas salivales de *Archotermopsis wroughtoni*, si nos remontamos a la gráfica que proporcionó Imms (1919), se asemejan mucho a aquellas de *Zootermopsis*. La parte anterior de las glándulas es inmensa y la parte posterior tiene cuatro lóbulos, así como también los depósitos se encuentran bien desarrollados. Probablemente se trata de un error el hecho de que Imms haya desembocado por separado en el esófago los dos canales evacuadores salivales.

La descripción de Kovoov (1966) de las glándulas salivales de *Microtermes edentatus* se asemeja mucho a la precedente y es lamentable el hecho de que no está ilustrado por ninguna imagen. Los canales evacuadores tienen 30 μm de diámetro y están rodeados de una membrana basal de naturaleza conjuntiva. Sus células, con una altura de 10 μm , poseen un citoplasma estriado con mitocondrias en bastoncillos intercalados.

La luz del canal está tapizada por una gruesa cutícula. Los acinos, según el estado fisiológico del individuo, son relativamente voluminosos y están apiñados unos con otros. Se componen de 3 tipos de células: en la región basal, los acinos de los pares de células glandulares están dispersos, además de que tiene una cavidad central con microvellosidades y un tubo en el origen del canalículo evacuador. Asimismo, Kovoov señala una segunda categoría de células más voluminosas con secreción abundante, pero no describe sus conexiones con los canales evacuadores. Algunas células contienen bolas de secreción que llegan hasta los 40 μm de diámetro. Por último, Kovoov señala incluso una tercera categoría de grandes células sin enclaves reconocibles.

Estas descripciones aportan poca información. Kovoov escribe que los depósitos de las glándulas salivales de *Microcerotermes edentatus* tienen una pared en extremo delgada que se puede medir en micras. Asimismo, las células son bastante planas y los núcleos también son aplanados. Los depósitos son mucho más grandes en los soldados que en las obreras y entran en la región anterior del tórax.

Pasteels (1956), (fig. 153) proporcionó algunas reseñas sobre las glándulas salivales de las obreras de *Nasutitermes lujae*. Él distingue aquí tres tipos de células:

1° Células de aspecto espumoso con un núcleo grande de ubicación periférica y con vacuolas voluminosas con un contenido claro. ¿Células con mucosidad?

2° Células con vacuolas pequeñas, con microvellosidades y conducto evacuador. Células con gérmenes.

3° Células de poco tamaño que están situadas en la periferia de la glándula.

Pasteels se inclina a pensar que, según la función social de la obrera, las glándulas salivales se componen en su mayoría por células de alguna de las dos primeras categorías.

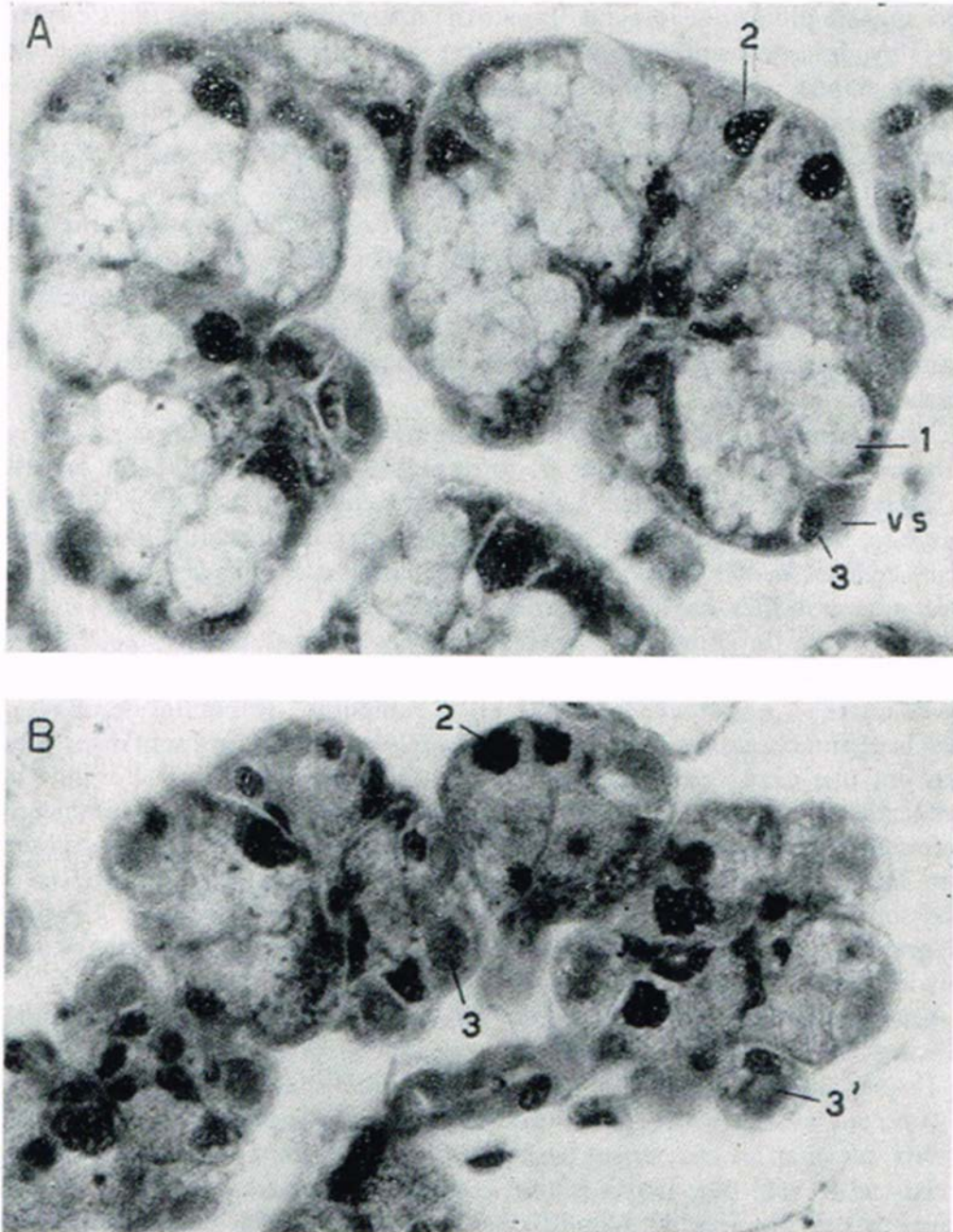


FIG. 153. - Corte en las glándulas salivales de *Nasutitermes lujae*. A, obrera grande del estadio 1; B, obrera grande del estadio 3. 1, célula espumosa; 2, célula con vacuolas pequeñas; 3, célula con vesículas estriadas (vs); 3', célula vacuolizada con vesícula estriada (según J. M. PASTEELS, 1965).

Noirot (1969) observó que los acinos glandulares de las larvas y las ninfas no se colorean con la fucsina paraldehído (después de la oxidación) y toman ligeramente el PAS,

mientras que sus reacciones son positivas en el imago. Aquí, pues, parece haber un cierto polimorfismo en las glándulas salivales en función de las castas.

Solo Bugnion y Popoff (1912) observaron las glándulas salivales de reinas funcionales. En el caso de las *Odontotermes* (*O. redemanni*, *O. obscuriceps*, *O. horni*), el aparato salival está conformado bajo el tipo general, pero "las glándulas presentan degeneración granulosa, los depósitos salivales están enteramente vacíos y el aparato en su conjunto parece estar relativamente atrofiado".

Nuestra información sobre la estructura fina de las glándulas salivales se limita a algunos datos como los anteriores. Esta grave laguna en nuestros conocimientos nos impedirá interpretar con seguridad diversos puntos de la biología de las termitas.

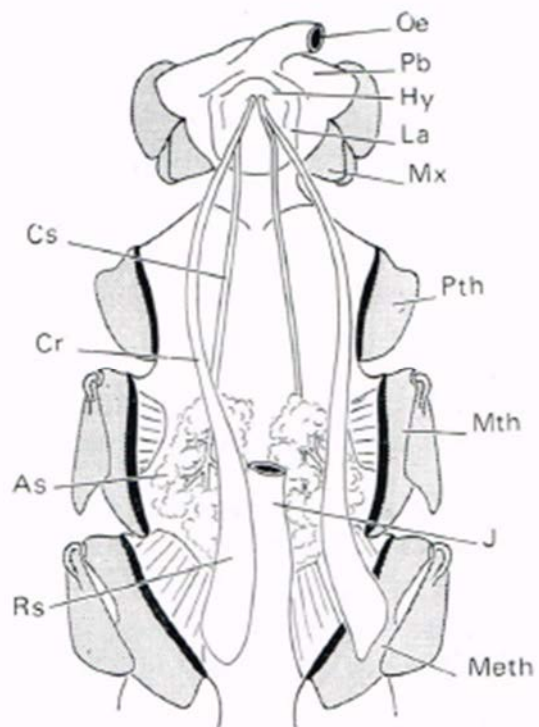


FIG. 154. - Las glándulas salivales y sus depósitos en el imago que emigra en *Hodotermes mossambicus*. As, acino salival; canal del depósito; Cs, canal salival; Hy, hipofaringe; J, buche; La, labio; Meth, metatórax; Mth, mesotórax; Mx, maxilas; Oe, esófago; Pb, superficie bucal; Pth, protórax; Rs, depósito salival (según J. A. L. WATSON, P. H. HEWITT, J. J. C. NAEL).

Watson et al. publicaron (1971) un interesante estudio sobre los sacos de agua de las *Hodotermes mossambicus* emigrantes. Se trata de depósitos salivales (fig. 154) que, hacia atrás, se extienden hasta el metatórax. Estos investigadores constataron que el tamaño de estos "sacos" varía según la cantidad de agua absorbida por la termita. Según ellos, existen dos vías para que el agua pueda alcanzar los mencionados sacos. Esta agua va directamente de la cavidad oral a los depósitos pasando por los canales de los depósitos, donde es ingerida y pasa por la vía digestiva. Luego, del intestino, cuya pared atraviesa, va a la cavidad sanguínea y de ahí entra a través de su delgada pared en los depósitos salivales.

Los autores hicieron que las *Hodotermes* absorbieran agua con isótopo radiactivo de oro coloidal ^{198}Au , el cual no atraviesa las membranas plasmáticas. Constataron que la mayor concentración de oro coloidal se observa en el líquido intraintestinal (85, 25 p. 100 en promedio) y solo 0,01 p. 100 en el contenido de los depósitos. Así concluyen que el

agua absorbida va directamente al intestino, pasa por la hemolinfa para luego recolectarse en los depósitos salivales.

El agua que las obreras tomarán en las aguas subterráneas que utilizan para la construir o climatizar sus nidos (véase tomo III), ¿pasa por los depósitos o permanece en el buche? Lo ignoramos.

Los roles de la saliva

Nos limitaremos a enumerarlos y nos reservaremos el estudiarlos más de cerca en lo concerniente a la construcción y alimentación.

A. La saliva es un *alimento social*. La reina alimenta a la primera camada con su saliva, la cual las larvas toman con la boca. Las larvas de edad (termitas inferiores) y las obreras (termitas superiores) alimentan con saliva a las reproductoras funcionales hembras y machos. Los soldados también la reciben (véase el capítulo sobre *Alimentación*).

B. La saliva es el líquido que otorga a los materiales de construcción características plásticas, deformables y coherentes: arcilla, tierra, fragmentos de madera (véase el capítulo sobre *Construcción*).

C. La saliva interviene en la climatización del nido (véase el capítulo *El microclima del termitero*, tomo II).

D. La saliva se regurjita en abundancia sobre el serrín de madera (*Bellicositermes*) o sobre las "hojas de confeti" (*Macrotermes* s. st.). Al parecer, esta saliva ejerce una función micostática.

Es curioso no poder reportar ningún estudio clínico acerca de la saliva, a pesar de su gran importancia en las actividades de las termitas.

E. La saliva de algunos soldados de Termitidae sirve como arma defensiva. Las glándulas salivales hipertrofiadas y sus depósitos penetran en el abdomen y, en casos extremos, ocupan hasta nueve décimas de su volumen. Por lo general, la saliva actúa como una sustancia viscosa y pegajosa en la cual queda atrapado el enemigo. No podemos descartar tampoco la suposición de que esta saliva sea venenosa.

Por ejemplo, los soldados de *Microtermes usambaricus* tienen un abdomen cuya opacidad opalescente se debe a la presencia de vastos depósitos salivales inflados con una saliva lechosa. Cuando estos soldados se inquietan, lanzan su saliva viscosa que se solidifica rápidamente en el aire y es susceptible a convertirse en hilo.

Al estar en presencia de los soldados de *Odontotermes magdalenae*, los soldados de *M. usambaricus* se lanzan inmediatamente a la batalla, de donde siempre salen vencedores a pesar de su pequeñez. Sus adversarios quedan atrapados en la saliva pegajosa que, al secarse, los inmoviliza. Sin embargo, a menudo los soldados de *M. usambaricus* caen presas de su propio pegamento, permanecen pegados al sustrato y mueren en el lugar (Grassé y Noirot, 1951), (véase también el tomo III *Medios de defensa*).

II. - EL TUBO DIGESTIVO

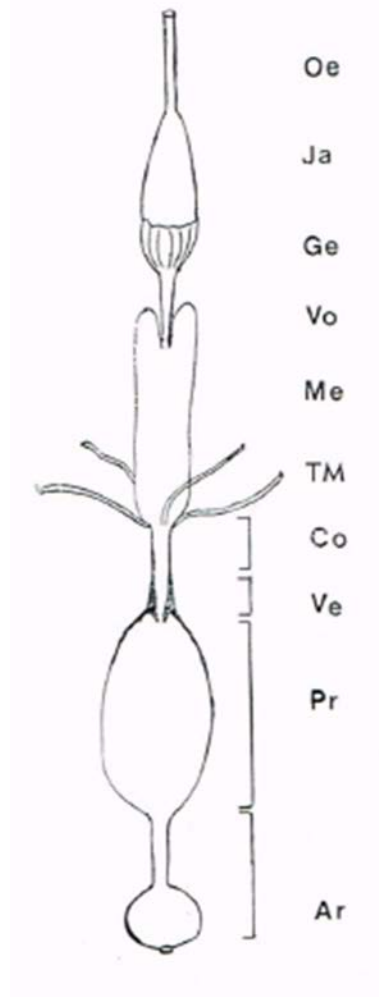
El tubo digestivo, a pesar de que su estructura es bastante general, presenta particularidades relacionadas con la xilofagia y cuya importancia no siempre se mide con exactitud.

Las descripciones a continuación conciernen particularmente a la obrera, la cual desempeña un papel primordial en la alimentación de la sociedad.

Imms (1919) y T. C. Child (1934) describieron en detalle la estructura del intestino de *Archotermopsis wroughtoni* y de *Zootermopsis nevadensis* respectivamente. Sus estudios nos servirán de referencia.

El tubo (fig. 155 y 156) comienza por el cibario o piso superior de la cavidad bucal,, limitado en altura por el techo de dicha cavidad y por hacia abajo por la hipofaringe. Luego tenemos al intestino anterior que sale del estomodeo del embrión, una invaginación ectodérmica que se insinúa entre el tritocerebro (3° segmento) y las mandíbulas (4° segmento). Luego sigue el intestino medio de origen endodérmico y el intestino posterior, el cual es el proctodeo ectodérmico embrionario transformado.

FIG. 155. - Esquema del tubo digestivo de un isóptero. *Oe*, esófago; *Ja*, buche; *Ge*, molleja; *Vo*, válvula esofágica; *Me*, intestino medio; *TM*, tubos de Malpighi; *Co*, cólon; *Ve*, válvula entérica; *Pr*, panza rectal; *Ar*, recto.



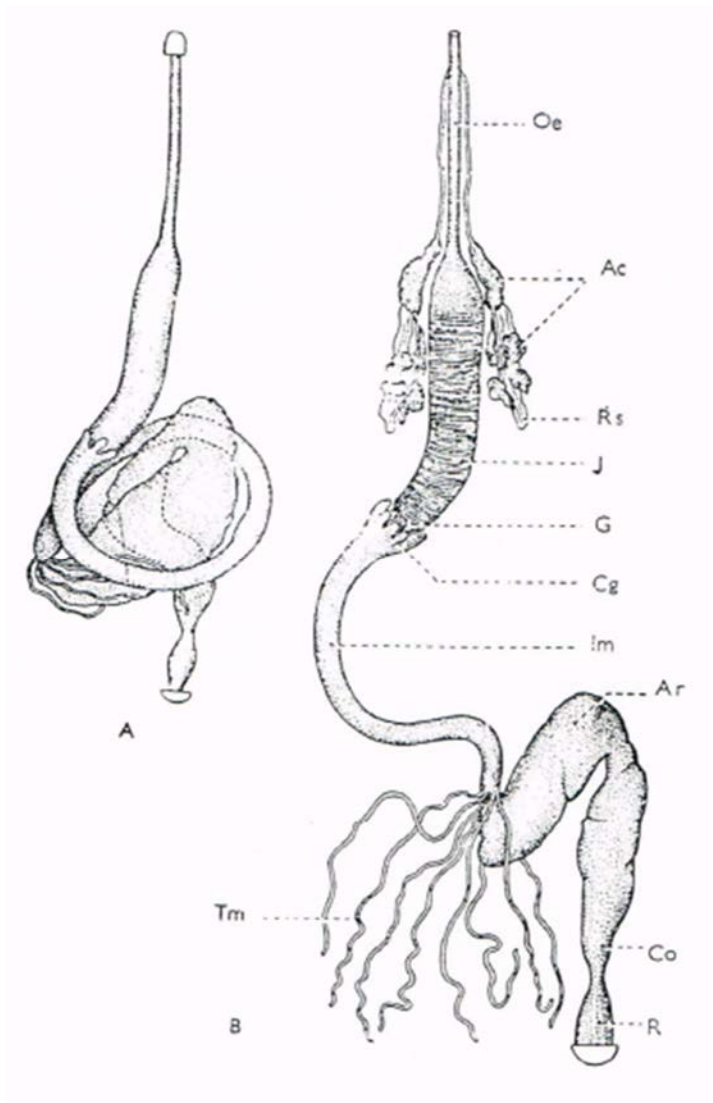


FIG. 156. - Tubo digestivo del soldado de *Archotermopsis wroughtoni*. A, vista in situ; B, desenrollado. Ac, acinos de la glándula salival; Ar, panza rectal; Cg, ciego gástrico; Co, cólon; G, molleja; J, buche; Im, intestino medio; R, recto terminal; Rs, depósito salival; Oe, esófago; Tm, tubos de Malpighi (según A. D. IMMS, 1919).

INTESTINO ANTERIOR

Deriva por completo del estomodeo del embrión, un inicio constituido por una invaginación del ectodermo postoral. Comienza por la *faringe*, cuyo cibario es considerado como correspondiente a la verdadera boca.

La pared de la faringe se compone desde el exterior hacia el interior por: en primer lugar, un colchón muy delgado de células planas de origen ectodérmico, el *pseudoperitoneo*. En segundo lugar, un colchón de fibras musculares circulares. En tercer lugar, un colchón de fibras musculares longitudinales dispuestas en 6 conjuntos, donde el dorsal es el más importante. En cuarto lugar, un colchón de tejido conjuntivo relativamente reticulado que une los músculos al epitelio. Y en quinto lugar, un epitelio uniestratificado que, por su superficie interna, secreta una cutícula quitinosa o *intima*, en continuidad con aquella del cibario y del revestimiento tegumentario. Esta intima, en algunos géneros, forma denticulos minúsculos.

En estado de reposo, los pliegues se llenan y obliteran la cavidad faríngea que se dilata cuando se contraen los músculos intrínsecos (músculos dilatadores de la faringe) y los músculos circulares de la musculatura intrínseca se relajan al mismo tiempo.

La faringe posterior continúa por el esófago que, desde un punto de vista topográfico, comienza en la región posterior de la cabeza y, situado en un plano sagital, atraviesa el cuello y luego entra en el tórax. Se trata de un órgano tubular (fig. 157) cuya pared posee la misma estructura que la de la faringe y ostenta una musculatura más gruesa. Las fibras musculares longitudinales se agrupan en 4 bandas en la región anterior y en 6 en la región posterior. El epitelio y su íntima forman pliegues relativamente marcados.

Hacia la parte posterior, el diámetro del esófago crece progresivamente y forma un pequeño pellejo, el buche (fig. 157), cuya pared conserva la estructura de los 5 colchones. Sin embargo, el colchón de fibras musculares circulares se vuelve el dominante (dos tercios del grosor total) y aumenta su espesor de adelante hacia atrás. Por lo general, el buche aparece como una dilatación lateral del tubo digestivo.

La parte posterior del buche se individualiza y se convierte en un órgano triturador de alimentos: la molleja (fig. 157 y 158), cuya estructura se hace notar por el poder de su musculatura y la complejidad de su epitelio. Posee la forma de un tronco de cono invertido. La capa de músculos circulares está bastante desarrollada en la región anterior y se hace más delgada de adelante hacia atrás. También los pliegues longitudinales del epitelio cambian según la misma dirección. En la región anterior (A, fig. 159), se destacan 6 y están provistos de una cutícula muy gruesa, otros 6 alternantes tienen menos altura. Asimismo, entre los pliegues 1 y 2 se elevan pliegues menos altos y arrugas simples. De entre todos, la cutícula envía una pequeña proyección longitudinal que, sobre los cortes transversales, da la imagen de una espina.

Los pliegues de los tipos 1 y 2, según Child, portan en su extremidad posterior un fuerte diente esclerificado (*dt*, fig. 158).

Imms describe la molleja de *Archotermopsis* de una forma muy diferente, ya que según él "este órgano está doblado interiormente por un anillo de 24 dentículos de tres tipos", los cuales poseen un tamaño desigual (fig. 157). Al parecer, se trata de dentículos ordenados sobre los pliegos esclerificados del epitelio interno.

En la parte trasera de la molleja y en el límite de la válvula esofágica, se puede observar en *Archotermopsis* un círculo de 6 almohadillas ovoides que salen de la cavidad del órgano. Asimismo, su cutícula es muy gruesa y, a este respecto, Imms habla de dientes de la molleja, los cuales corresponden a los "dientes" señalados por Child en las *Zootermopsis*. Para el caso de *Reticulitermes lucifugus*, véase la figura 159.

A la zona del pasaje de la molleja al intestino medio se le denomina bajo el nombre de válvula esofágica (fig. 157). Por detrás de la molleja, el tracto digestivo se hace mucho más estrecho y se vuelve tubular por un corto trayecto. Este segmento es llamado *collum* por Holmgren (1909) y se hunde en la cavidad del intestino medio a medida que su pared se dobla en sí misma y sobre una longitud igual a la parte acoplada. En consecuencia, su pared se duplica: una que desciende directo y otra que asciende reflejada. La unión con el intestino medio se realiza por empalme simple hacia el alto del intestino medio y en el origen de los ciegos gástricos, (flecha, fig. 157).

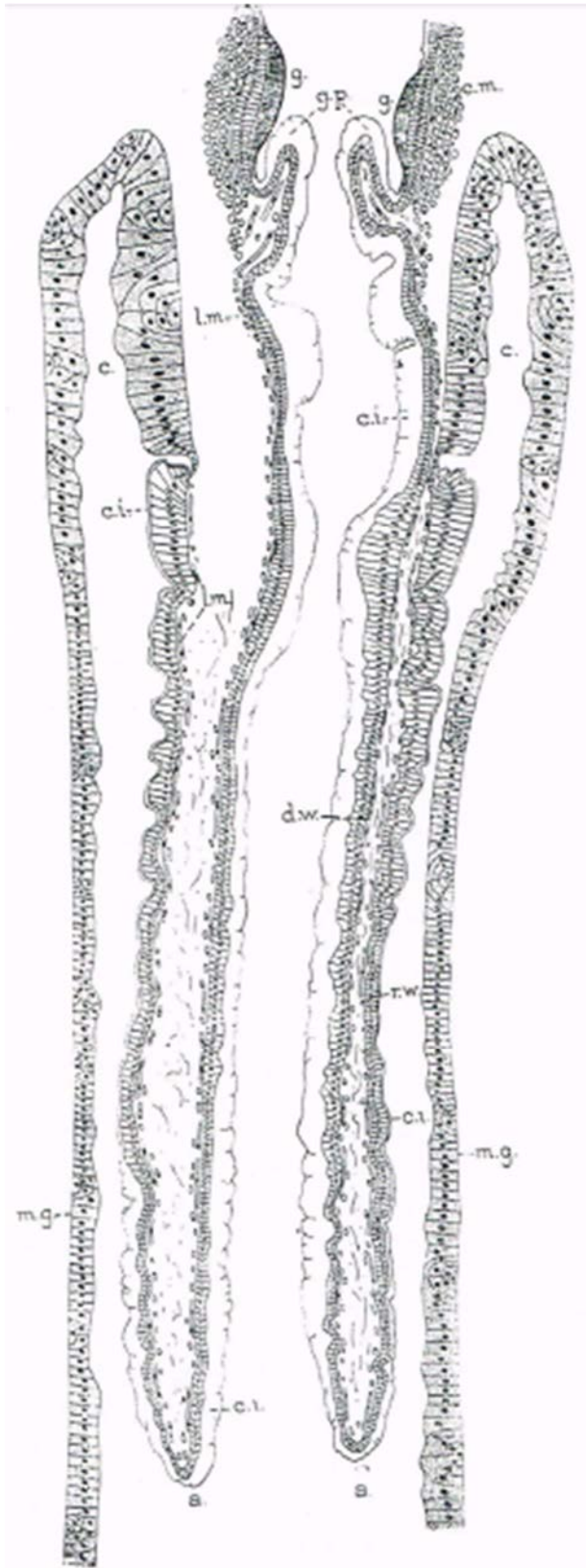


FIG. 157. - Corte longitudinal de la molleja, de la válvula esofágica y de los ciegos del intestino medio de *Archotermopsis wroughtoni*. a., punto de reflexión de la válvula; c., ciego gástrico; c. i., cutícula quitinosa; c. m., fibras musculares circulares; d. w., pared descendiente de la válvula esofágica; g., denticulos de la molleja; g. p., almohadillas de la molleja; l. m., fibras musculares longitudinales; m. g., pared del intestino medio; r. w., pared reflejada de la válvula esofágica. El ciego de la izquierda ha sido ligeramente desplazado con el objetivo de que pueda ser representado en el corte (según A. D. IMMS, 1919).

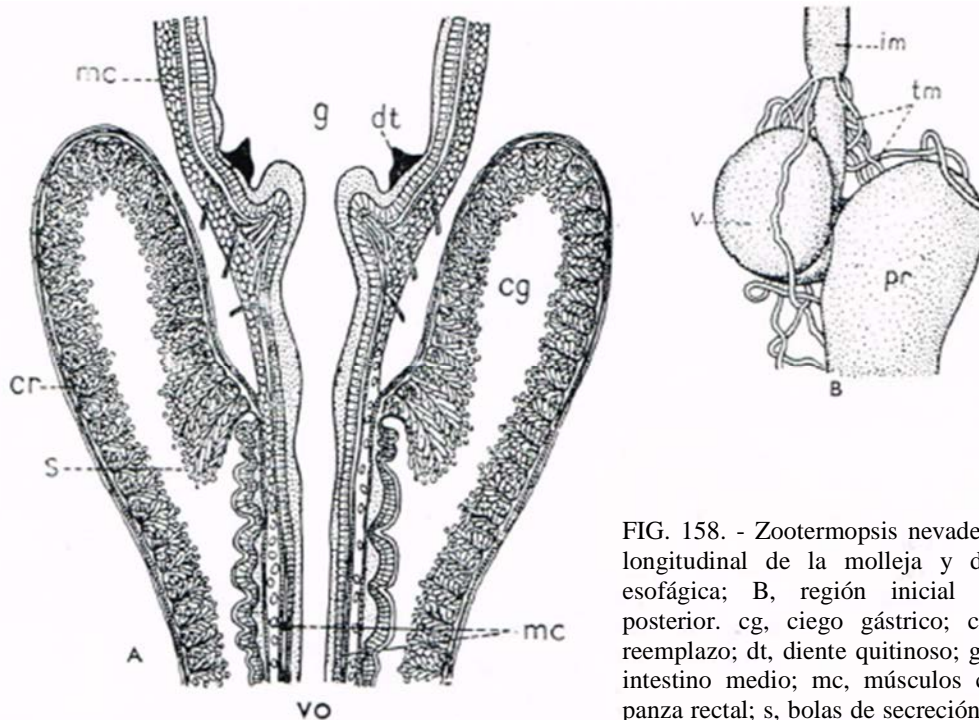


FIG. 158. - *Zootermopsis nevadensis*. A, corte longitudinal de la molleja y de la válvula esofágica; B, región inicial del intestino posterior. cg, ciego gástrico; cr, células de reemplazo; dt, diente quitinoso; g, molleja; im, intestino medio; mc, músculos circulares; pr, panza rectal; s, bolas de secreción; tm, tubos de Malpighi; vo, válvula esofágica; v, vestíbulo (según H. J. CHILD).

El tubo con doble pared cuelga en el intestino medio de la forma en que lo haría el útero de un mamífero en la vagina.

La válvula esofágica es una porción del estomodeo que se compone exclusivamente de células de origen ectodérmico, revestidas sobre la superficie que limita la abertura de una cutícula quitinosa o *intima* (fig. 165).

Además, se encuentra en estrecha conexión con la membrana peritrófica, la cual está bastante desarrollada en los isópteros. Esta membrana ha sido estudiada por Montalenti (1930) en *Reticulitermes* y por Aubertot (1934) y por Platania (1938) en *Reticulitermes lucifugus*.

En la unión del epitelio reflejado de la válvula esofágica y el epitelio del intestino medio se halla una región anular (fig. 157, 160 y 161) hecha de células altas y prismáticas que, de manera continua, secretan una cutícula que forma un cilindro libre alrededor de la válvula. Este cilindro se hunde en el intestino medio y penetra en el cólon (primer segmento del intestino posterior), donde se disuelve.

A este cilindro hialino y delicado se le ha dado el nombre de *membrana peritrófica*. En los isópteros, así como también en los dermápteros y los dípteros, es una simple producción cuticular del epitelio del intestino anterior. Es debido a su posición de anillo saliente que las células del epitelio de la válvula esofágica deben formar un cilindro y no una *intima* de lámina plana que las recubre. La sustancia secretada forma inmediatamente una almohadilla en contacto con el anillo de la membrana y de esta almohadilla parte el velo peritrófico (fig. 160).

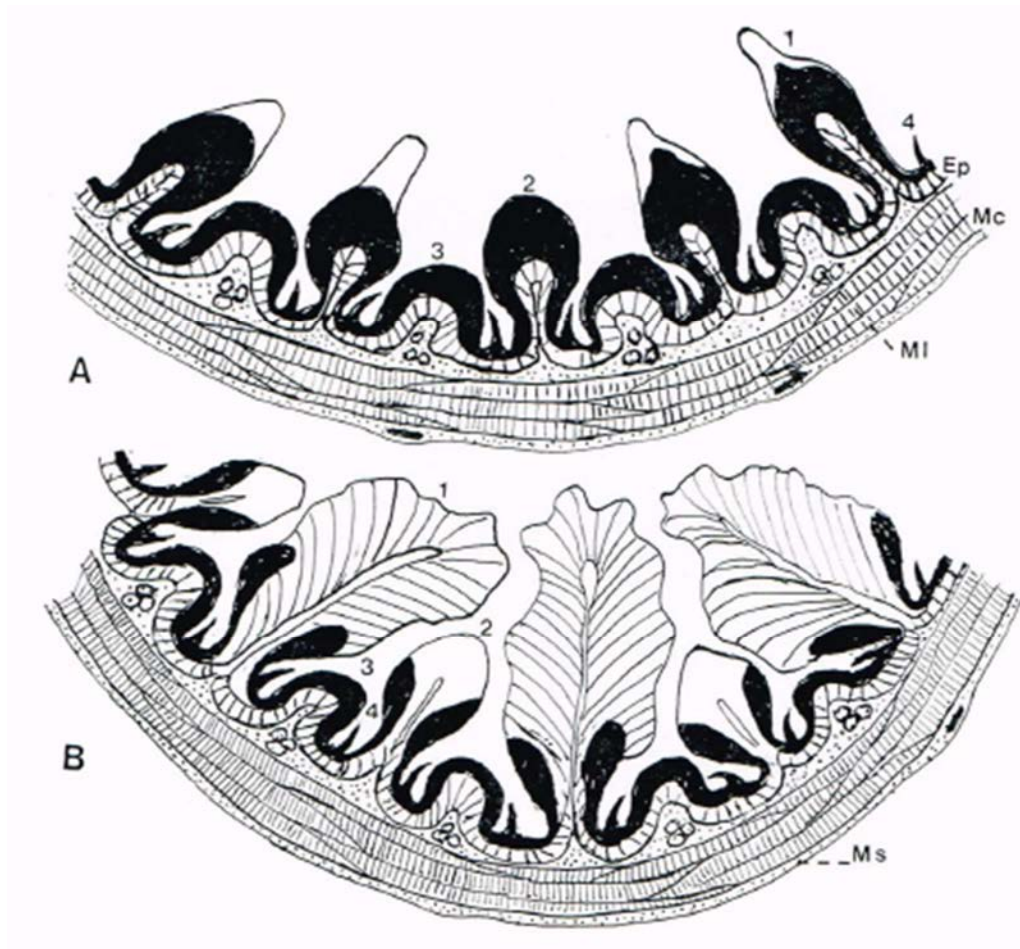


FIG. 159. - Esquemas de cortes transversales parciales de la molleja de la obrera de *Reticulitermes lucifugus*, según las microfotografías de CH. NOIROT y C. NOIROT-TIMOTHÉE. A, en la región anterior; B, en la región posterior. 1, 2, 3, 4, pliegue longitudinal en orden del 1 al 4. Se señala en color negro la cutícula esclerotizada o intima; Ep, epitelio secretor de la intima; Mc, capa de fibras musculares circulares; MI, conjunto de fibras musculares longitudinales; Ms, membrana serosa.

En las imágenes proporcionadas por Platania no se pueden distinguir las células de la membrana de los otros componentes del pliegue reflejado valvular, pero es probable que la microscopía electrónica revele estas diferencias. La producción continua de la cutícula prueba que la actividad secretora de las células del anillo no se detiene durante la intermuda, lo cual no sucede en las otras partes de la válvula esofágica.

La membrana peritrófica de las termitas, en cuya edificación el intestino medio no parece tener nada que ver, es un manguito de cutícula que se compone de quitina y de mucoproteínas (Platania 1938). Asimismo, la membrana está hecha de laminillas (probablemente quitinosas), entre las cuales se insinúan las mucoproteínas.

El contenido intestinal, madera y otros alimentos, no se encuentran en contacto con el epitelio del intestino medio y se halla encerrado en un saco (*sp*, fig. 160 y 161). La membrana peritrófica debe ser permeable para las encimas que provienen de la secreción y

de la fuente de células epiteliales. Platania demostró que la membrana es atravesable para algunos colorantes (sulfato azul de nilo, verde de metilo, azul de metileno, rojo neutro, azul de anilina, janus verde, violeta de metilo, naranja G, azul de tripano) y no es atravesable por otros (rojo congo, fucsina ácida). De hecho, funciona a manera de filtro. En cuanto a las sustancias provenientes de la digestión de los alimentos sensibles a las enzimas del intestino delgado, aparentemente pasan del saco peritrófico al espacio comprendido entre el saco y el epitelio, al cual se le atribuye una función absorbente.

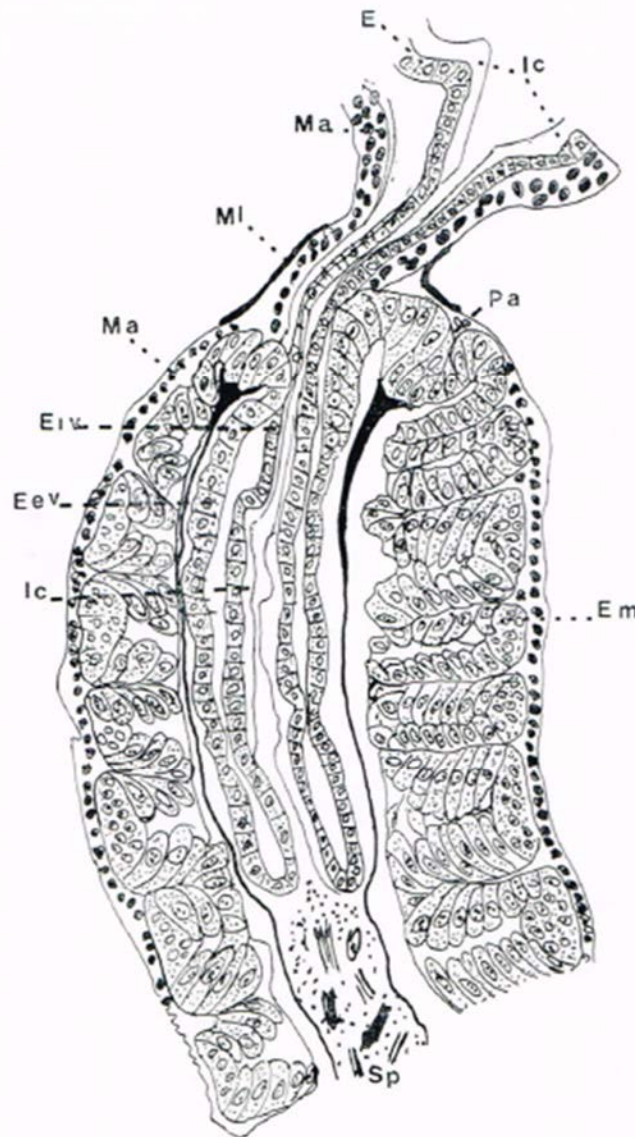


FIG. 160. - Corte longitudinal del tubo digestivo de *Reticulitermes lucifugus* a nivel de la válvula cardíaca y de su unión con el intestino medio. *Ic*, íntima quitinosa; *E*, epitelio del estomodeo; *Ma*, músculos anulares; *MI*, músculos longitudinales; *Em*, epitelio del intestino medio; *Eiv* y *Eev*, epitelio externo y epitelio interno de la válvula; *Pa*, pliegue epitelial que secreta la membrana peritrófica; *Sp*, abertura inferior del saco peritrófico (según E. PLATANIA, 1938).

INTESTINO MEDIO

El intestino medio (fig. 161) es un tubo de un diámetro uniforme en toda su longitud, sobrepasando el de la molleja. En algunas especies, a nivel de la válvula esofágica, el intestino envía hacia adelante algunos ciegos: 4 en *Zootermopsis* y *Archotermopsis*. Su disposición es simétrica en relación al centro de la circunferencia que forma la pared del intestino medio. Su estructura es la de esta pared, la cual se encargan de continuar.

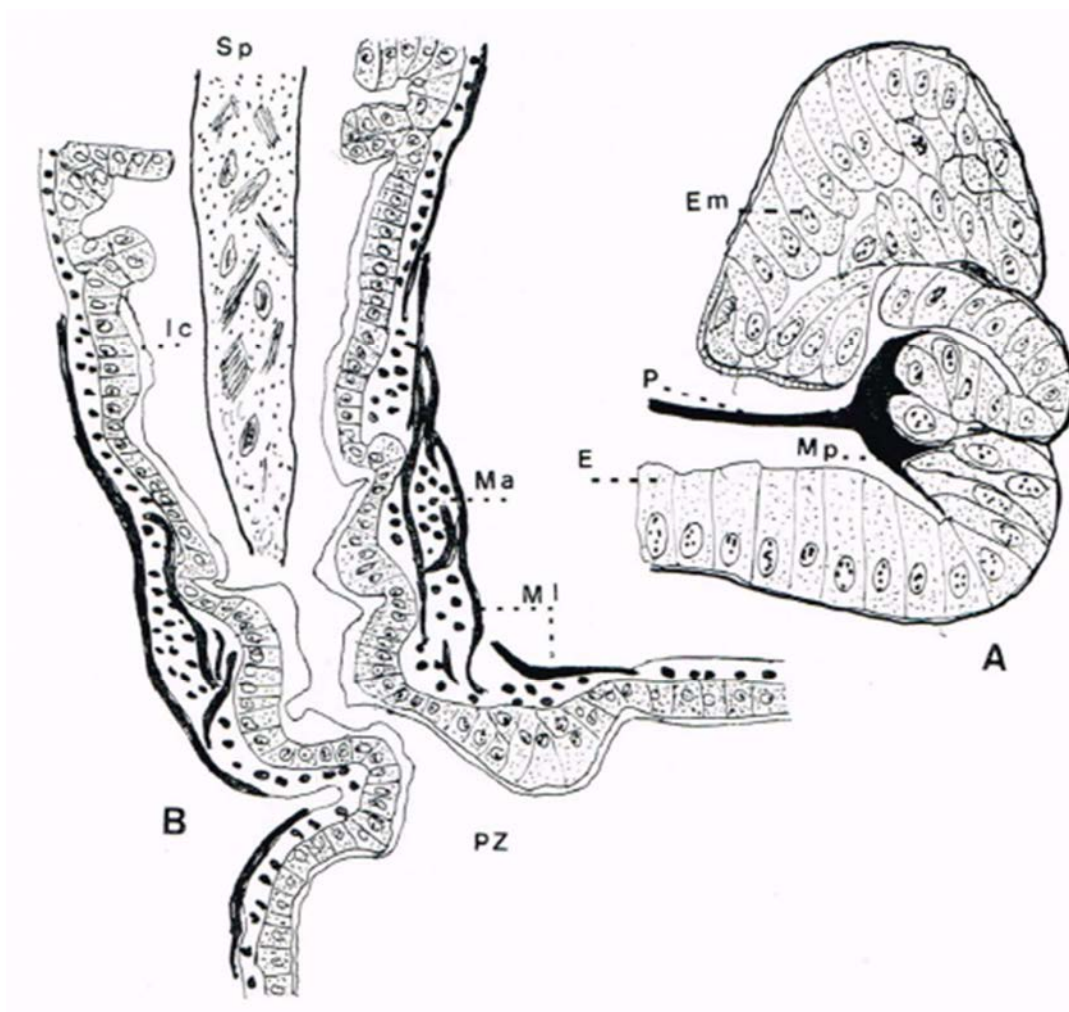


FIG. 161. - A, corte longitudinal del tubo digestivo del epitelio externo de la válvula cardiacada, del esfínter anular y del grupo de células del intestino medio. Asimismo, se pone en relieve la inserción de la peritrófica. Se observan las mismas letras que en la figura 160. B, corte longitudinal de la parte posterior del intestino medio, del ileón (= cólon de Holmgren) y de la parte anterior de la panza rectal. *Ic*, intima quitinosa; *Ma*, músculos anulares; *Ml*, músculos longitudinales; *Mp*, matriz de la membrana peritrófica; *P*, membrana peritrófica; *Pz*, panza rectal; *Sp*, saco peritrófico que contiene el bolo alimenticio (según A. PLATANIA, 1938).

Las capas que constituyen el intestino medio están ordenadas desde la parte posterior hasta la parte delantera:

1. una capa delgada de tejido conjuntivo o *pseudoperitoneo*
2. una capa faible de fibras musculares longitudinales,
3. una capa faible de fibras musculares circulares,
4. una capa gruesa de tejido conjuntivo,
5. la capa más interna del epitelio secretor.

La posición relativa de las fibras musculares longitudinales y circulares es la inversa de aquellas que afectan las mismas fibras en el intestino anterior. En algún punto del intestino medio, estas fibras no se organizan en conjuntos continuos.

El epitelio del intestino medio (fig. 162) forma una multitud de pequeñas invaginaciones llenas de células indiferenciadas. Estas son las *criptas de regeneración*, entre las cuales está el epitelio productor de enzimas digestivas.

Este epitelio está sometido a un ciclo doble de transformación:

1° Durante la intermuda, las criptas de regeneración reemplazan a las células secretoras usadas. Este proceso es casi continuo.

2° Ante la aproximación de la muda, el epitelio degenera con excepción de las criptas, las cuales regeneran un nuevo epitelio.

El fondo de las criptas está ocupado por células indiferenciadas que se dividen de una manera casi continua y algunas de estas células hijas adquieren una especie de borde de cepillo (Noirot y Noirot-Timotheé, 1972). Dicho borde está conformado de largas microvellosidades que miden en promedio 5,4 μm en *Kaloterme flavicollis* y 1,75 μm en *Cephaloterme*, de 1,3 a 2,3 μm en *Microceroterme* (fig. 163). Cada microvellosidad está cubierta de un conjunto de microtúbulos que se prolonga hasta el citoplasma subyacente. El citoplasma del ápice de la célula epitelial del intestino medio está libre de enclaves y de orgánulos, además de contener un número variable de microtúbulos. Asimismo, un delgado microcáliz recubre las células de la región media de las criptas.

Estas células del epitelio del intestino medio están unidas entre sí por desmosomas de un tipo particular: la *zonula continua* de Noirot y Noirot-Timotheé (1967). "Las membranas de las células contiguas se encuentran en una posición rigurosamente paralela y la longitud del espacio intercelular es de 110 a 120 Å", y los materiales opacos con electrones llenan este espacio. Por todas partes, los pequeños desmosomas unen las dos células entre sí.

Las células provenientes de la división de las células madre de la cripta impulsan, en dirección de la luz del tubo intestinal, las células con las que están en contacto y se transforman en células con borde de cepillo que aseguran la secreción del intestino medio (fig. 162 A). Las partes internas contienen en su citoplasma numerosos glóbulos de secreción y portan a su polo apical una gran melena de microvellosidades (*borde de cepillo* de los autores antiguos), (fig. 163). Las células más internas se lisan relativamente rápido y su cuerpo forma esferas con enclaves, los cuales se disuelven poco a poco en la luz del intestino medio. Este proceso se repite continuamente durante las intermudas de las larvas y durante toda la vida activa de la reina funcional.

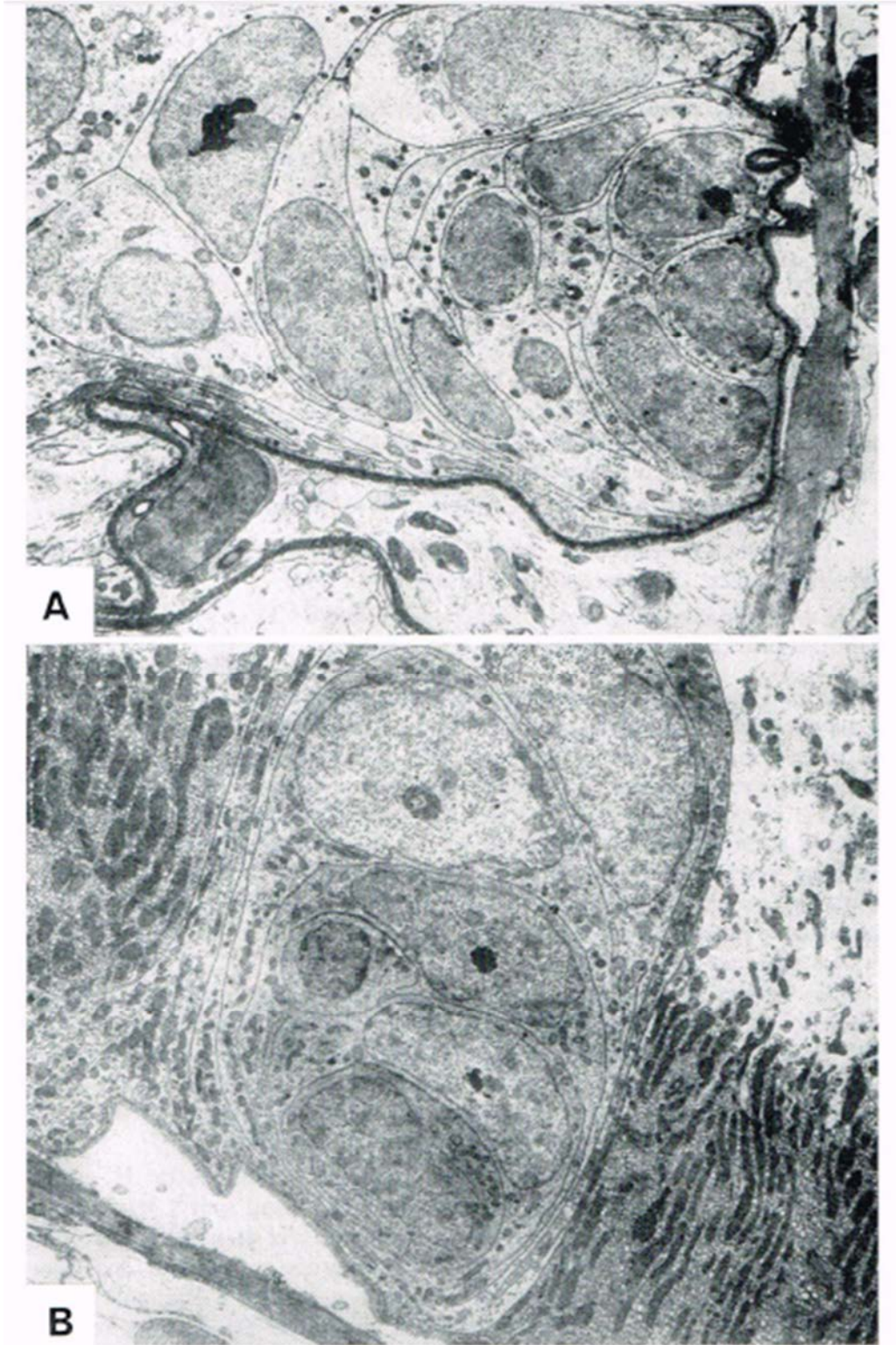


FIG. 162. - *Microcerotermes edentatus*, obrera. A, corte en la región basal del intestino medio. Cripta de regeneración y células en curso de diferenciación (x 1800, captura de CH. NOIROT, in KOVOOR, 1968). B, corte del segmento mixto, células cuyo origen está en el intestino medio, muestran células de regeneración (x 2000, captura con microscopio electrónico de CH. NOIROT in KOVOOR, 1968).

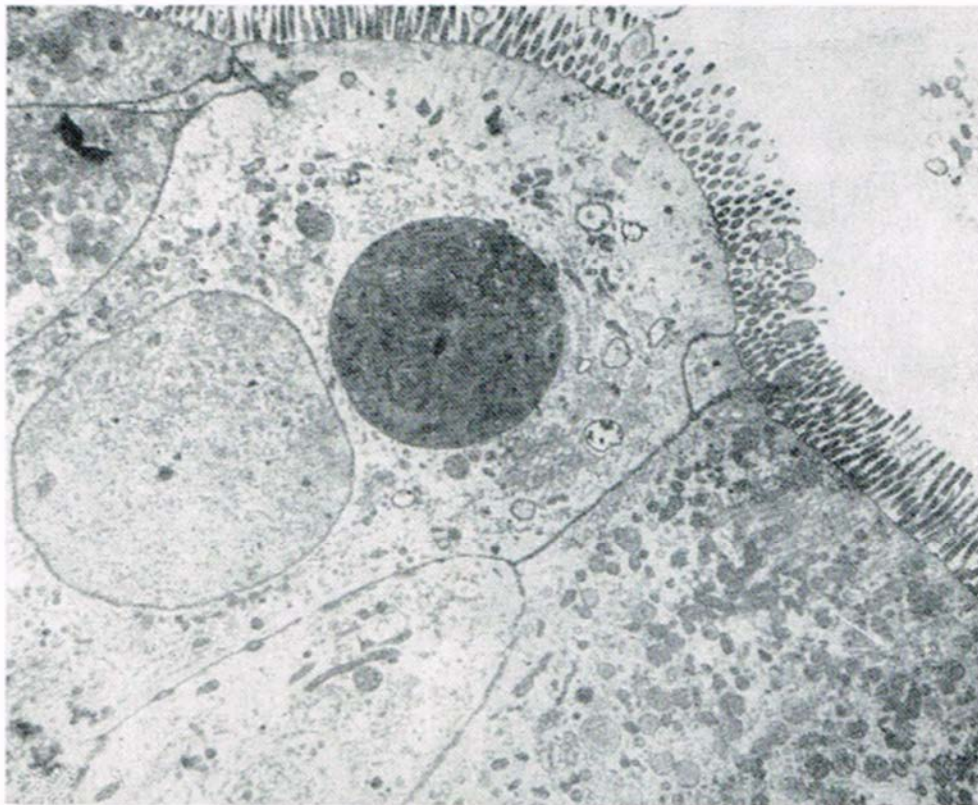


FIG. 163. - *Microcerotermes edentatus*, obrera. Células del epitelio del intestino medio, con microvellosidades muy desarrolladas. La célula de la derecha contiene numerosos granos de secreción (x 3900, según CH. NOIROT in J. KOVOOR, 1968).

Sin embargo, la actividad secretora del epitelio del intestino medio está hecha de una sucesión de ciclos secretores, en relación con la producción de una membrana peritrófica. De hecho, se puede resumir en el siguiente esquema:

Multiplicación por mitosis de células indiferenciadas
(células madres) del fondo de la cripta

Migración hacia la luz intestinal,
diferenciación y transformación en células con microvellosidades

Transformación en células secretoras

Fuentes celular.

La ultraestructura de la cripta del intestino medio y de la célula con borde de cepillo han sido estudiadas por Noirot y Noirot-Timotheé (1972), (fig. 164) y las microvellosidades se rodean de una capa de sustancia mucoide, el *glicocáliz*.

Según Child (1934), los fenómenos secretores del intestino medio durante la intermuda se repiten siguiendo un ciclo temporal. Las secreciones y productos de la fuente celular caen entre la pared y la membrana peritrófica, la cual forma un saco. Al parecer, cada ciclo secretor conlleva la desaparición de la peritrófica y su neoformación, pero Child no acota nada específico al respecto.

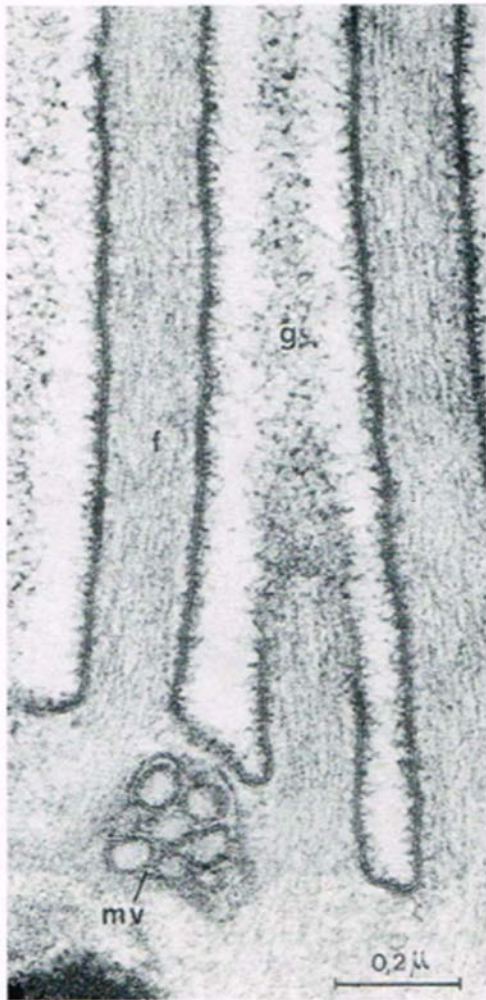


FIG. 164. - *Kaloterмес flavicollis*, corte longitudinal de la base de microvellosidades. g, glicocáliz; f, filamentos axiales; mv, cuerpo multivesicular (según CH. NOIROT y C. NOIROT-TIMOTHÉE, 1972).

Después de la formación de dicha membrana, el epitelio del intestino medio entra en un nuevo periodo de actividad secretora. Si estamos entendiendo bien al autor americano, la sucesión de ciclos secretores correspondería a las llegadas sucesivas de alimentos en el intestino medio. Esta afirmación podría ser confirmada mediante nuevas investigaciones.

Weyer (1935) estudió las transformaciones que sufre el epitelio del intestino medio durante el transcurso de la muda. Según este enfoque, el epitelio degenera con excepción de las criptas de regeneración. El vaciado celular es total y luego las criptas que entran en acción rellenan el epitelio según el proceso indicado anteriormente. Las observaciones de Weyer se centraron en *Glyptotermes luteus*, *Macrotermes gilvus*, *Microtermes amboinensis* y *Nasutitermes amboinensis*. Asimismo, los fenómenos difieren de una especie a otra.

INTESTINO POSTERIOR

Deriva del *proctodeo*, una invaginación ectodérmica embrionario que se produce al lado opuesto del estomodeo. En principio, su límite está marcado por la implantación de los tubos de Malpighi (fig. 165). Sin embargo, esto está lejos de ser cierto para los isópteros,

donde el intestino medio y posterior se intrincan al nivel de su unión. Las conexiones que se establecen entre estos dos segmentos intestinales han sido cuidadosamente estudiados por Noirot y Kovoov (1958), Kovoov (1959, 1968, 1969, 1971), Noirot y Timothée (1969). En las termitas, excepto las Termitidae, el intestino medio y el posterior se empalman al nivel del lugar donde se implantan los tubos de Malpighi. No obstante, en las Termitidae y de formas variadas (véase más adelante), el intestino medio y el intestino posterior se intrincan al nivel de su unión, formando un *segmento mixto* (Grassé y Noirot, 1954) con todas las características de las termitas superiores.

Holmgren (1909) subdividió el intestino posterior de los isópteros en 5 segmentos sucesivos y al parecer se deberá mantener esta división. Ordenados de adelante hacia atrás, la división es la siguiente (fig. 165, 166):

1° segmento: Relativamente largo y tubular, quizás está dilatado. El *cólon* de diversos descriptores.

2° segmento: Corresponde a una zona organizada en una válvula según los géneros considerados. Se trata de la *válvula entérica* de Grassé y Noirot (1954), (Ve, fig. 155).

3° segmento: Su entrada está bajo el control de la válvula entérica. Se dilata con frecuencia hasta alcanzar un volumen considerable y forma una *panza*, donde el tránsito de alimentos se ralentiza y la digestión de la madera se efectúa por parte de organismos simbióticos (bacterias y zooflagelos).

4° segmento: región tubular.

5° segmento: La parte rectal donde se recolectan los excrementos.

Todos estos segmentos, por su origen ectodérmico, están tapizados en su interior por una íntima quitinosa que posee el valor de una cutícula. Como describiremos en los capítulos siguientes, particularmente en el intestino posterior y en la panza suceden los fenómenos que llevan a la digestión de la madera y la absorción de los metabolitos productos de dicha digestión. Se sabe que la pared del intestino posterior no interviene en la química de la digestión, pero tiene la facultad de absorber los metabolitos que de ella provienen y también puede absorber el agua. Al parecer, la absorción llega a su punto máximo al nivel de la panza rectal.

La cutícula de la panza rectal tiene la misma estructura que la cutícula tegumentaria no esclerotizada, excepto en algunas superficies especializadas.

En efecto, Noirot y Noirot-Timothée (1966-1977) describieron en la pared 6 áreas alargadas y gruesas que convergen en dirección de la abertura posterior y que llamaremos *almohadillas rectales* (fig. 170). La cutícula que las reviste presenta numerosas *depressiones cuticulares* (Noirot y Bayon, 1969; Noirot y Noirot-Timothée, 1969 a), (fig. 167). Cada almohadilla se encuentra rodeada en su periferia por varias capas de células extremadamente delgadas, las llamadas células contiguas, que recubren una cutícula esclerotizada (fig. 168). Entre las almohadillas, el epitelio rectal muestra una estructura bastante simple, pero la cutícula está separada de este epitelio por una gruesa sub-cutícula que contiene mucopolisacáricos. Asimismo, una lámina de fibras musculares y de fibras conjuntivas rodean el recto. Entre las células de las almohadillas rectales y esta lámina se interpone un espacio relativamente grande. Se trata del *sinusal subepitelial* que puede estar parcialmente lleno de tráqueas, fibras conjuntivas y de células planas cuyo origen y papel ignoramos.

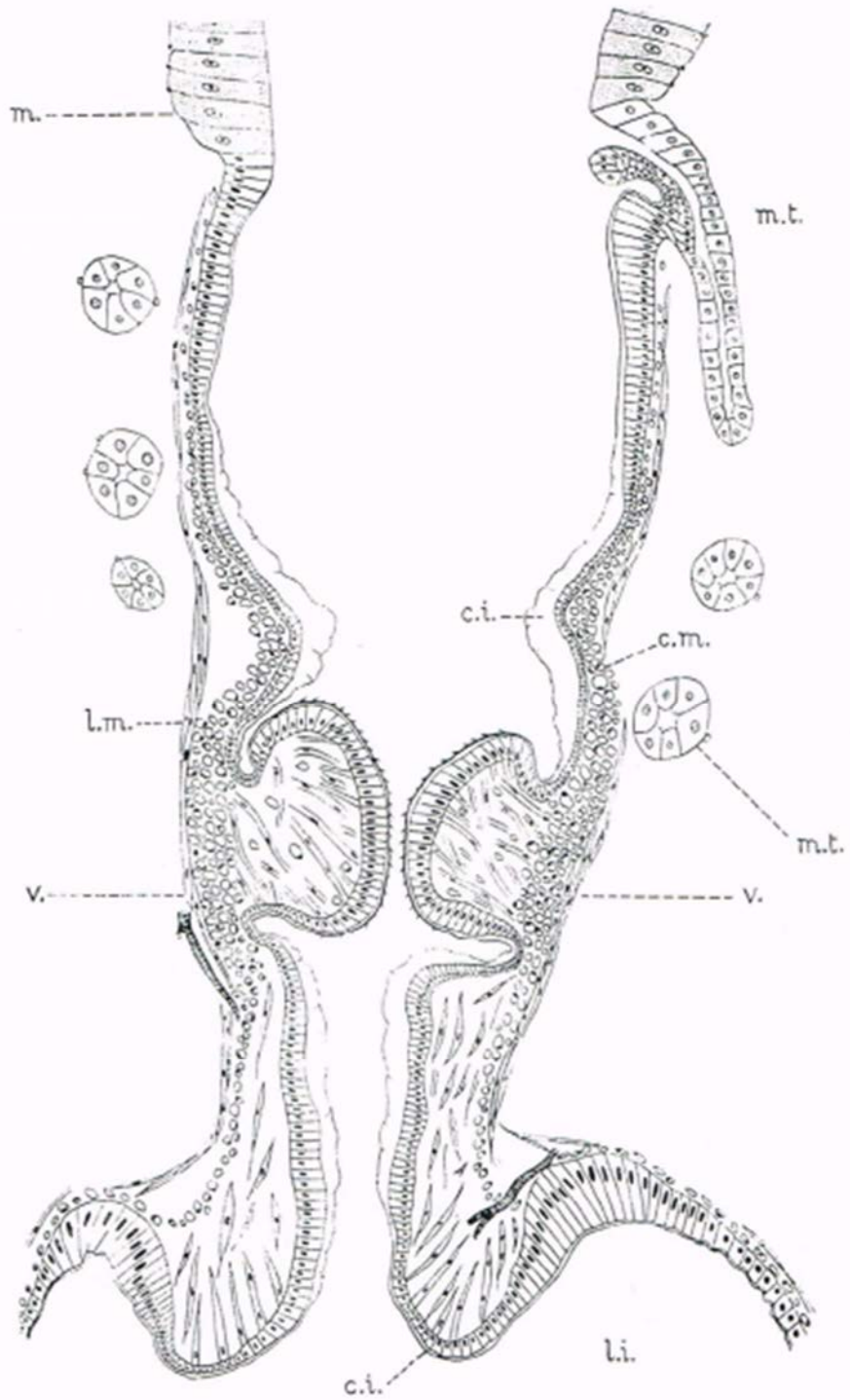


FIG. 165. - Corte longitudinal de los primeros segmentos (I al III) del intestino posterior de *Archotermopsis wroughtoni* (soldado). *c.i.*, cutícula quitinosa (= íntima); *c.m.*, fibras musculares circulares; *l.i.*, panza rectal; *l.m.*, fibras musculares longitudinales; *m.*, intestino medio; *m.t.*, tubos de Malpighi; *v.*, válvula entérica (según D. A. IMMS, 1919).

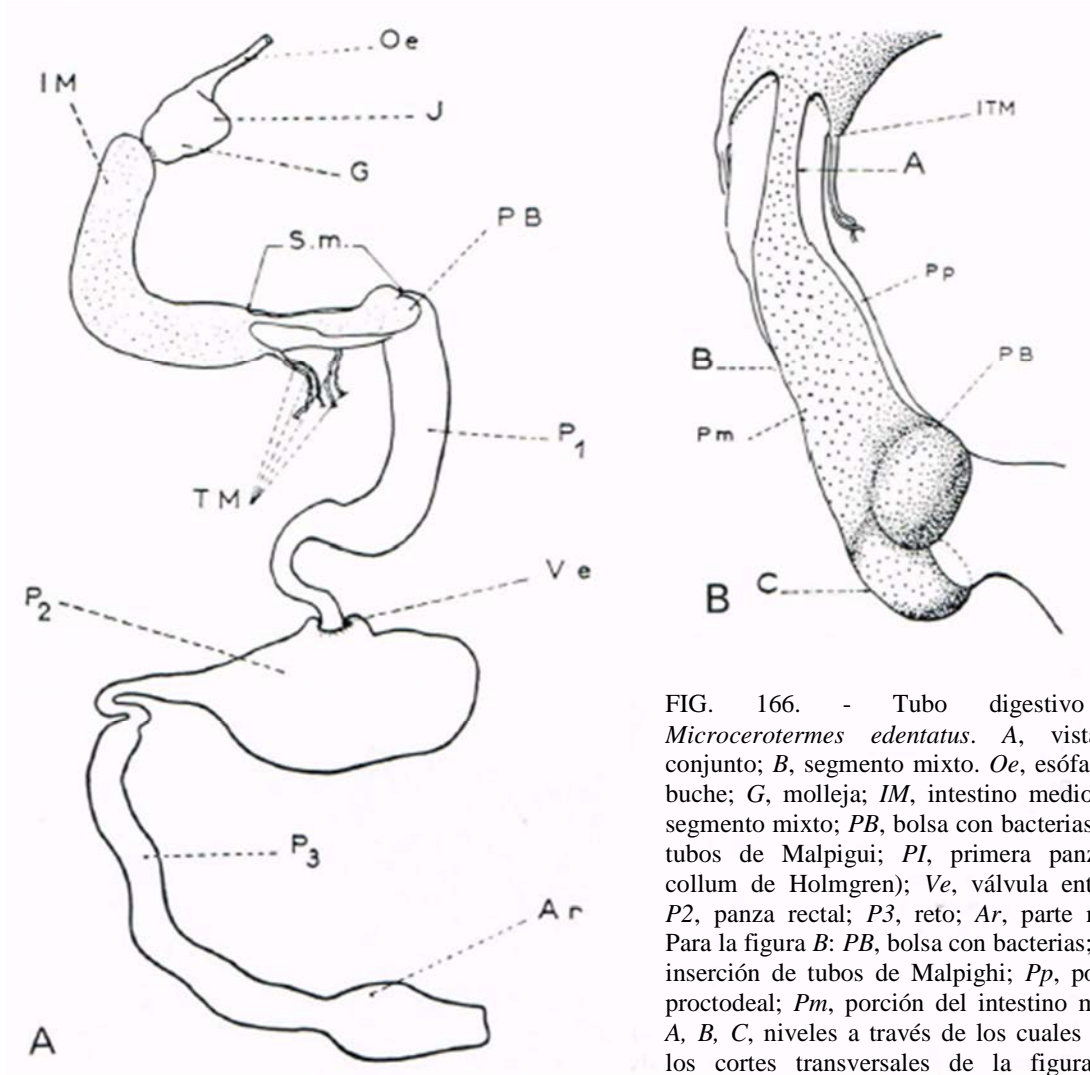


FIG. 166. - Tubo digestivo de *Microcerotermes edentatus*. A, vista en conjunto; B, segmento mixto. Oe, esófago; J, buche; G, molleja; IM, intestino medio; Sm, segmento mixto; PB, bolsa con bacterias; TM, tubos de Malpighi; P1, primera panza (= collum de Holmgren); Ve, válvula entérica; P2, panza rectal; P3, reto; Ar, parte rectal. Para la figura B: PB, bolsa con bacterias; ITM, inserción de tubos de Malpighi; Pp, porción proctodeal; Pm, porción del intestino medio; A, B, C, niveles a través de los cuales pasan los cortes transversales de la figura 175 (según J. KOVOOR, 1966).

En algunas especies se observa también axones que aparentemente son neurosecretores. Noirot et al. (1979) repitieron en *Incisitermes schwartzi* sus observaciones acerca de las papilas rectales. Se reconocieron las mismas categorías celulares en dichas papilas con la ayuda de la técnica de la criofractura.

Cada almohadilla rectal está hecha de dos capas de células: las *células principales* situadas bajo la cutícula, y las *células basales* que mantienen contacto con la hemolinfa. La membrana de la superficie apical de las células principales se pliega profundamente (fig. 169 A) y las largas mitocondrias se insinúan entre los pliegues (fig. 169 A).

Las *células principales* están unidas por sus superficies laterales en medio de desmosomas (zonula adherens) muy amplios. Se trata de *uniones escalariformes*, tales y como Fain-Maurel y Cassier (1972) las describieron, que completan la unión entre células contiguas.

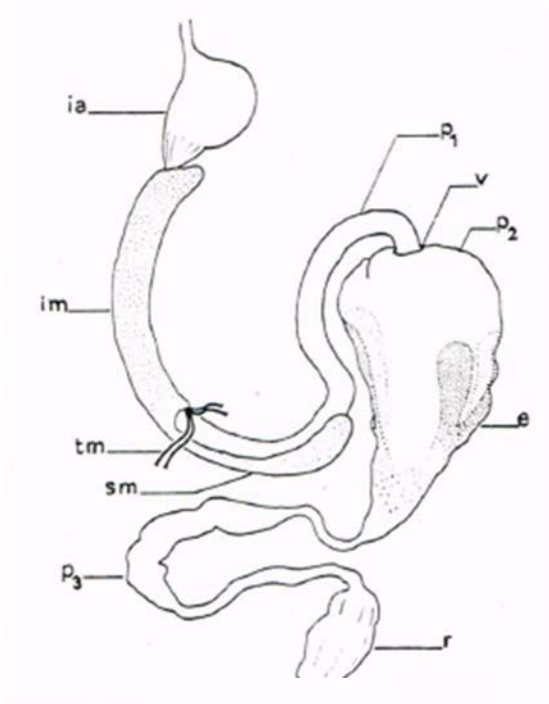


FIG. 167. - Esquema del tubo digestivo de *Cephalotermes rectangularis*. El proctodeo presenta una dilatación voluminosa o panza (p_2), cuya pared posee seis zonas de epitelio especializado (e); ia , intestino anterior; im , intestino medio; p_1 , p_2 , p_3 , los tres segmentos del proctodeo que precede al recto r ; sm , segmento mixto; tm , tubos de Malpighi; v , válvula entérica (según CH. NOIROT y NOIROT-TIMOTHÉE, 1967).

Fig. 168



Las membranas celulares laterales, extremadamente plegadas y asociadas con las mitocondrias, forman el *complejo MS* de Noirot y Noirot-Timotheé (1976), donde participan las dos células contiguas o una sola. Por otro lado, las traqueolas que están entre las células principales son numerosas.

Las *células basales* (fig. 170), muy planas (1 μ m), se unen a las células principales a través de desmosomas puntiformes. Asimismo, practican la pinocitosis por un superficie profunda y absorben también la hemolinfa.

La descripción que se dará a continuación concierne a *Kaloterme flavicollis*, cuyas diversas familias presentan variantes.

En el caso de *Mastoterme darwiniensis*, las papilas rectales son menos gruesas y están menos desarrolladas. Lo mismo sucede en el caso de las Termopsidae. Las papilas rectales de las Rhinotermitidae son más delgadas y mucho menos diferenciadas que en Kalotermitidae y las de Termitidae muestran una clara reducción. Asimismo, las bombas mitocondriales pierden su importancia.

Los Noirot destacan que las papilas rectales son más complejas en las termitas expuestas a la sequedad que en aquellas que habitan en zonas húmedas. Esta afirmación es cierta en algunos casos, pero la localización en un microclima particular hace que las termitas de regiones secas o desérticas (caso de *Anacanthoterme* y *Psammoterme* del Sahara) escapen a un clima general y vivan en una atmósfera húmeda. Por último, parece que las papilas rectales de *Kaloterme* tienen una condición más similar a aquellas de las cucarachas.

Con respecto a las relaciones que tienen las termitas con el agua, volveremos a tocar estos problemas más adelante.

Feytaud (1912) conocía bien la estructura del recto en *Reticuliterme lucifugus*. Alargado, este segmento terminal posee una forma cilíndrica y vacía, además de que su cavidad se vuelve relativamente virtual y toma la forma de una cruz (fig. 171). Asimismo, el epitelio anteanal es bajo. La musculatura del recto comprende fibras circulares y fibras longitudinales. Las primeras se aplican contra el epitelio secretor de la intima y, en dirección de la abertura anal, constituyen el *esfínter anal*. Las fibras longitudinales ocupan una posición periférica y forman 6 conjuntos que corresponden a los pliegues de la intima (fig. 172), y también ocupan los picos de un hexágono. Su disposición es particular: los conjuntos más externos (algunos) se insertan, por un lado, en la pared del recto anterior y, por otro lado, sobre la pared del cuerpo. Los otros conjuntos se insertan, por detrás, en la pared del recto y, por adelante, sobre la pared del cuerpo.

FIG. 168. - *Cephaloterme rectangularis*, corte a través de una almohadilla rectal. *P*, células principales; *J*, células contiguas; *A*, zona periférica rica en mitocondrias; *B*, célula basal; *R*, epitelio basal de la panza rectal; *Se*, sinus sub-epiteial; *T*, traqueola; *S*, membrana plegada entre dos células principales; *M*, músculo circular (x 2500, según CH. NOIROT y NOIROT-TIMOTHÉ, 1977).

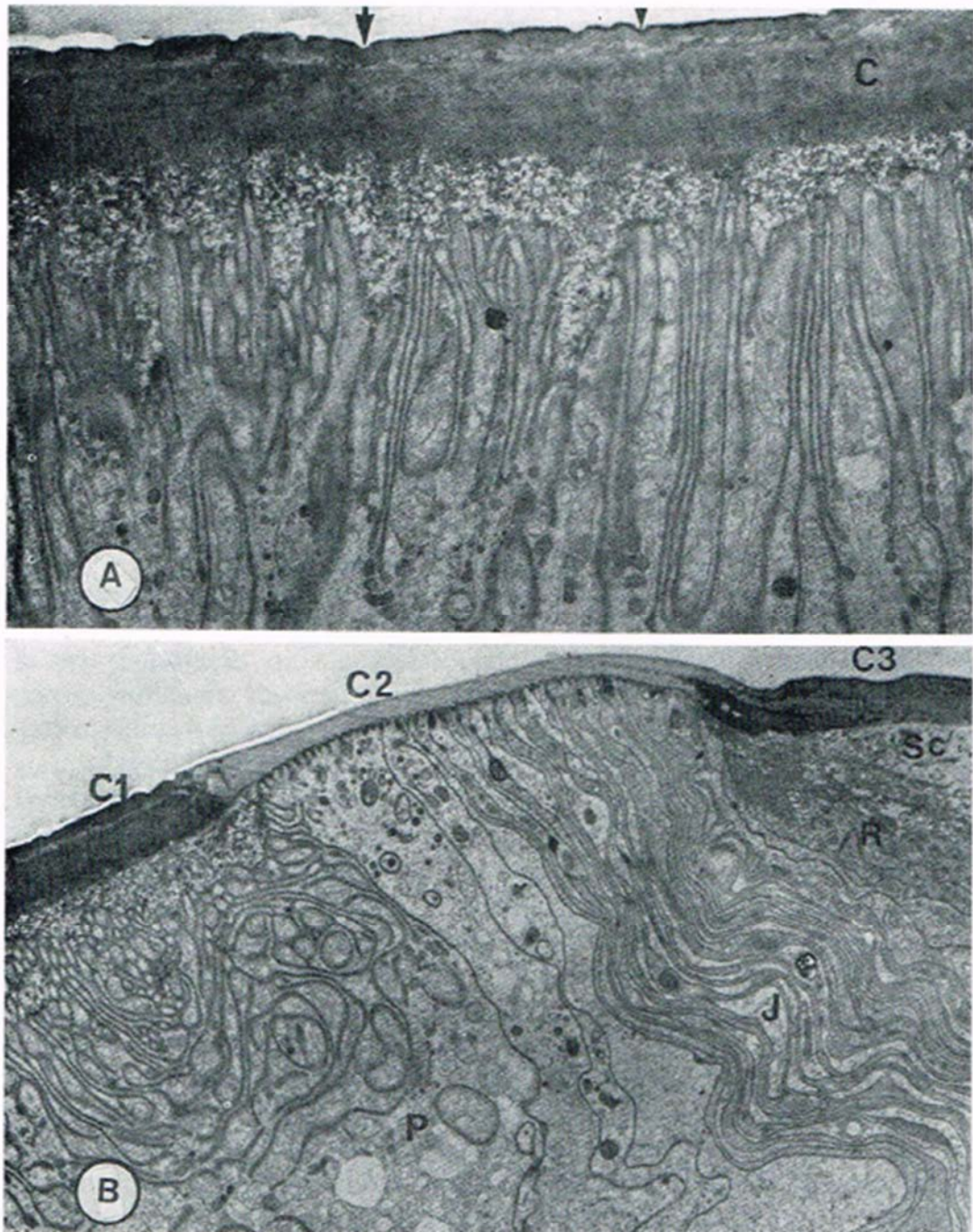


FIG. 169. - *Cryptotermes lamanianus*. A, región apical de células principales de una almohadilla rectal. La cutícula (C) muestra las depresiones epicuticulares (flechas) y entre el epitelio subyacente se extiende la *subcutícula* (Sc) de estructura granular. La membrana apical de la célula principal forma numerosos pliegues profundos entre los cuales se insinúan largas mitocondrias (x 12 000). B, periferia de una almohadilla rectal. J, células contiguas bastante planas que separan la almohadilla rectal (P) del epitelio rectal simple (R). C1, C2, C3, cutícula que recubre la almohadilla, las células contiguas y el epitelio simple respectivamente. Sc, subcutícula muy desarrollada (x 7500, según CH. NOIROT y C. NOIROT-TIMOTHÉE, 1977).

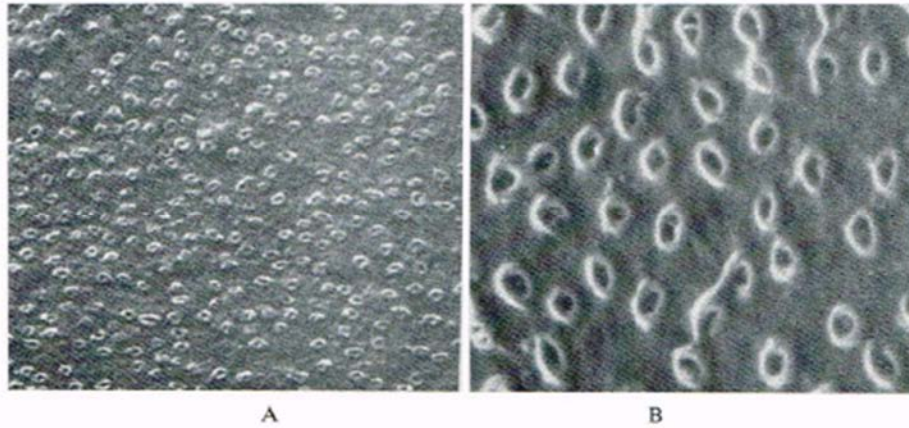


FIG. 170. - Superficie de las papilas rectales. A, de *Kalotermes flavicollis* (x 6500); B, de *Cubitermes fungifaber* (x 10 000, según CH. NOIROT y C. BAYON, 1969).

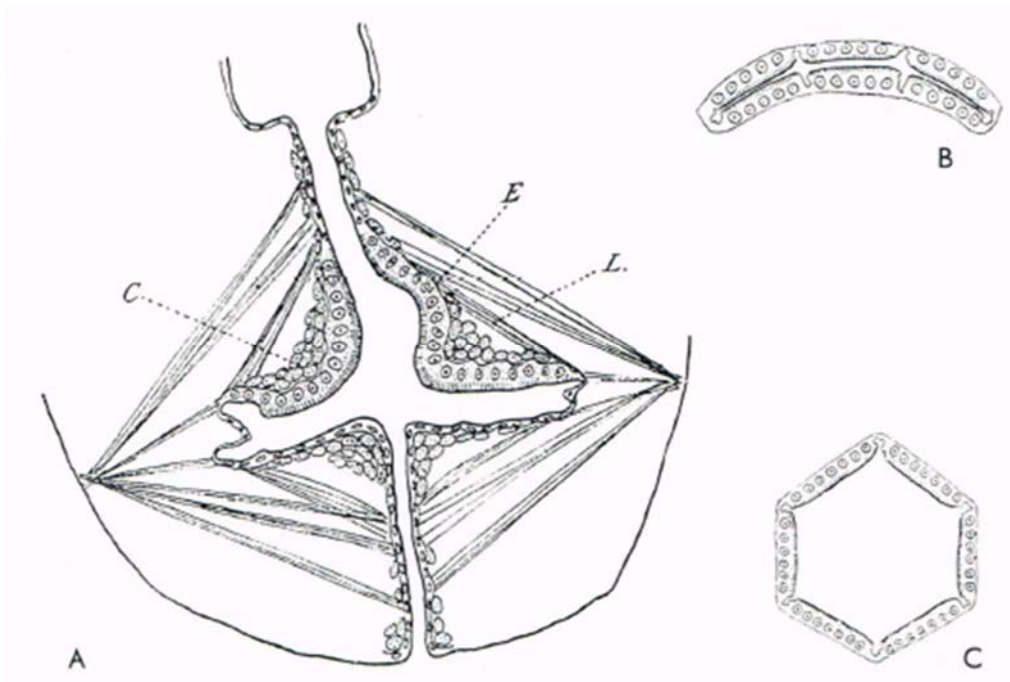


FIG. 171. - *Reticulitermes lucifugus*. A, corte longitudinal del recto; B, corte transversal de la misma parte que muestra el intestino aplanado; C, la misma, dilatada por la contracción de los músculos L; E, epitelio; C, músculos circulares; L, músculos longitudinales (según J. DE FEYTAUD).

La inserción de las fibras sobre este último se efectúa siguiendo un círculo y las fibras de esta categoría dilatan el recto, mientras que las otras (con inserciones exclusivamente rectales) acortan el recto con contracciones y así facilitan la defecación.

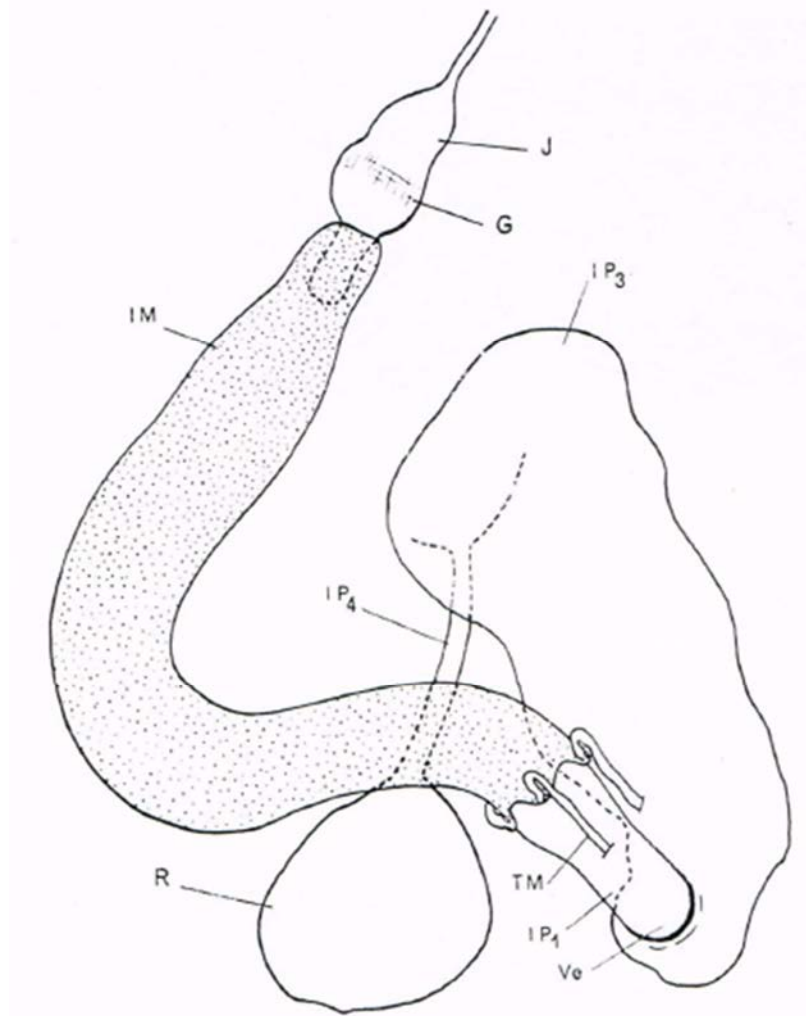


FIG. 172. - El tubo digestivo de *Macrotermes carbonarius*. J, buche; G, molleja; IM, intestino medio; IP₁ a IP₄, segmentos sucesivos del intestino posterior; IP₃, panza rectal; TM, tubos de Malpighi; Ve, válvula entérica; R, parte rectal (según J. KOVOOR, 1971).

En su estudio de las *Anoplotermes*, Sands (1972) destacó los diversos modos de enroscamiento del intestino posterior y las relaciones topográficas que se establecen entre el intestino medio y el intestino posterior, así como entre los segmentos sucesivo de este último. Estas características son utilizadas por el sistemático, en este estudio, y están descritas con respecto a la clasificación de las termitas.

La panza rectal como medio biológico

La panza rectal de las termitas con zooflagelos es un medio que, seguramente, disfruta de propiedades excepcionales. Todos los grupos de protistas: de bacteriados, espiroquetas, zooflagelados evolucionaron ahí con una exuberancia extraordinaria.

Las espiroquetas están diversificadas y al costado de sus pequeñas formas podemos encontrar a "gigantes" como los del género *Cristipira*. En este lugar, las bacterias son innumerables y no se ha efectuado su inventario.

Con respecto a los flagelados, estos han evolucionado en direcciones bastante variadas. La mayoría parecen tener un antepasado del tipo *Trichomonas* (que persiste en numerosas termitas). Asimismo, aumentaron su tamaño y su estructura se volvió más complicada: el citoesqueleto, el centrosoma, el aparato de Golgi, las mitocondrias y los flagelos sufrieron cambios profundos. La evolución de los flagelos termitícolas es un ejemplo brillante de lo que se puede lograr por la fuerza de las circunstancias, un animal unicelular. Por supuesto, los cambios morfológicos coinciden con las adquisiciones fisiológicas, siendo las principales la anaerobiosis y la xilofagia, y se añade la pérdida de la reproducción sexual.

No podríamos dar una idea exacta de lo que es la panza rectal sin describir el revestimiento grueso (bacterias, espiroquetas, espirilos) que se extiende sobre toda la íntima de la panza y es a través de esta que se efectúa de forma obligatoria el paso de los metabolitos. No obstante, se desconoce el rol que desempeña dentro de la vida del insecto, ya que sería una sorpresa si, debido a su extensión y constancia, no tuviera ninguno. Hoy en día sabemos que la panza de los rumiantes está tapizada interiormente con bacterias que utilizan las células desprendidas de la pared y recuperan las proteínas que, sin ellas, se perderían dentro del mamífero. Esto no existe en las termitas, cuyo epitelio rectal se encuentra revestido de una íntima quitinosa, pero esto no implica la ausencia de cualquier otro papel fisiológico.

Los flagelados nadan en el fluido, donde flotan las partículas de madera. Se sabe que las termitas beben agua en la naturaleza. Sin embargo, en las granjas donde el agua no se encuentra más que en la madera, no es el agua bebida la que se convierte en fluido de la panza. Por supuesto, la orina que fluye hacia abajo a través de tubos Malpighi llega a la panza, la cual que recibe también en cantidades importantes los productos de renovación y secreción del intestino medio.

Al parecer, es legítimo atribuir al líquido de la panza los siguientes orígenes: a, agua unida a la madera alimenticia; b, la orina; c, los productos de la fusión celular y de la secreción del intestino medio; d, el agua metabólica que proviene de la fermentación o de la oxidación de los metabolitos.

Estos múltiples orígenes van de la mano con la complejidad química del fluido de la panza. Urato, ácido úrico, proteínas, hidratos de carbono y sales diversas se encuentran presentes. Es así que esta complejidad explica las dificultades a las cuales se enfrenta el cultivo de grandes flagelados termitícolas.

El tubo digestivo en las familias y subfamilias

Mastotermitidae. - Representado parcialmente por Sutherland (1934), permanece como una familia no muy estudiada, pero Noirot (1969) proporcionó algunos detalles al respecto. El buche alargado continúa de manera imperceptible con la molleja provista de una larga armadura quitinosa de tipo sencillo. El intestino medio emite dos ciegos en posición dorsal, al nivel de la válvula esofágica. La válvula entérica comprende 6 pliegos longitudinales interrumpidos por un plano transversal. Asimismo, estos pliegues portan espinas en toda su longitud.

Termopsidae. - *Archotermopsis* (fig. 156) y *Zootermopsis* son especies que se han estudiado cuidadosamente. La primera por Imms (1919) y la segunda por Child (1934): el largo buche no está separado completamente de la molleja, la cual presenta una estructura sencilla. Asimismo, el intestino medio tiene 5 ciegos en *Archotermopsis*, 4 en *Zootermopsis* y 3 en *Parotermes planiceps* (Sutherland 1934). En *Stolotermes africanus*, el intestino medio presenta, en su extremidad anterior del costado dorsal, una dilatación lateral y es posible que sea homóloga de los ciegos.

Las relaciones de la válvula entérica con los otros segmentos del intestino posterior han sido estudiados con ahínco por Imms (1919), (véase fig. 165). En *Archotermopsis*, la pared del intestino, al nivel de esta válvula, forma tres pliegues que sobresalen considerablemente en la cavidad intestinal. Estos pliegues llevan numerosas espinas quitinosas dirigidas hacia la parte de atrás (V, fig. 165). Entre la válvula entérica y la panza rectal se intercala un corto segmento tubular.

Luego viene la panza rectal, bastante dilatada, en la cual la madera triturada y los zooflagelados se entrelazan íntimamente y forman una papilla semi-líquida. Sobre la intima de la panza se encuentran innumerables espiroquetas, bacilos, etc.

Hodotermitidae. - Su tubo digestivo no ha sido estudiado al detalle. Noirot (1969) escribió que en *Anacanthotermes ochraceus* del Sahara, el buche es largo al punto que la molleja se encuentra reprimida en el abdomen. Una constricción separa el buche de la molleja. Asimismo, la válvula entérica presenta un nivel de desarrollo normal.

Kalotermitidae. - El tubo digestivo es muy similar al de Termopsidae. En el caso de *Cryptotermes*, la válvula entérica se encuentra poco desarrollada y la panza rectal está dividida en dos partes por una gran constricción. En todas las Kalotermitidae en las que se le ha observado, la molleja posee la misma base.

Rhinotermitidae. - El buche medianamente largo continúa por la molleja y no los separa ninguna constricción. La base de la molleja es común y la válvula entérica aún no ha sido estudiada a profundidad.

Termitidae. - En esta familia, el intestino posterior presenta muchas particularidades bastante interesantes y que varían de una subfamilia a otra ⁽⁶⁾.

⁶ El estudio de las termitas sin soldados le proporcionó a SANDS (1972) excelentes razones para modificar la sistemática de las Termitidae. Muestra que la subfamilia de las Amitermitinae tiene una composición heterogénea: algunos de sus géneros pertenecen a las Termitinae y otros a las Apicotermitinae. El tema de la clasificación volverá a ser tratado en la parte de *Sistemática* de la presente obra. Por el momento, nos limitaremos a indicar que, en su obra de clasificación, SANDS utiliza las características del tubo digestivo, en particular aquellas de la válvula entérica, para establecer las subfamilias y los géneros. Los argumentos de los que se vale SANDS para fundamentar su nueva sistemática nos parecen convincentes y también aceptamos la supresión de las Amitermitinae, en calidad de subfamilia, y su repartición entre las Termitinae y las Apicotermitinae. Estamos de acuerdo con SANDS en atribuir a las características del tracto digestivo y al modo de empalme de los tubos de Malpighi con el intestino un valor de primer orden para el reconocimientos de líneas naturales y el establecimiento de taxones de un rango elevado.

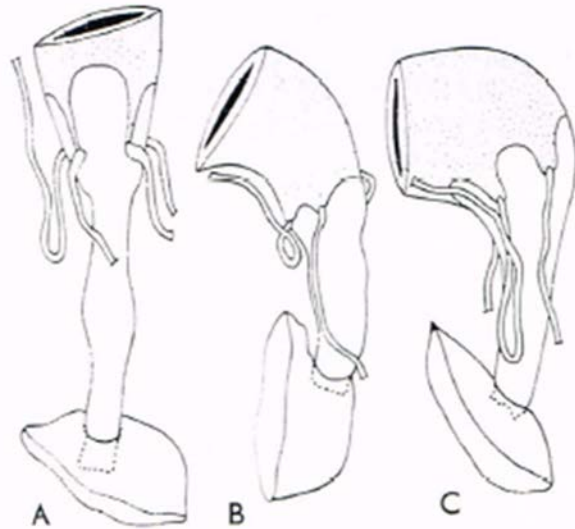


FIG. 173. - Unión de los intestinos medio y posterior. Solo está representada la parte anterior de la panza rectal. La válvula entérica se muestra en trazos discontinuos. A, *giffardi*; B, *protermes minutus*; C, *Odontotermes* sp. (según J. KOVOOR, 1971).

Macrotermitinae (fig. 172 y 173). - Su tubo digestivo está basado en el modelo de *Kaloterme*s: la molleja tiene una base quitinosa y parece variar según el género (Noirot, 1969), (*Acanthotermes*, molleja con finas espinas sobre las almohadillas de los pliegues del 1° orden del epitelio). La válvula entérica tiene una forma cónica, pero presenta una forma cilíndrica en *Sphaerotermes*. Asimismo, comprende 6 pliegues longitudinales relativamente salientes según el género (máximo en *Pseudacanthotermes* y mínimo en *Sphaerotermes*). La base quitinosa se compone de espinas o tubérculos (véase el trabajo de Mukerji y Raychaudhuri, 1943, de Schmidt, 1959, sobre *Bellicositermes sybhyalinus*), de Kovoort, 1971, sobre *Odontotermes obesus*.

Termitinae. - Tomamos como un tipo medio a las *Microcerotermes edentatus*, cuyo tracto digestivo ha sido estudiado minuciosamente por Kovoort (1959), (fig. 174). El intestino anterior es de un tipo sencillo y el buche presenta una posición asimétrica en relación con el esófago y se inclina a la derecha. Asimismo, presenta una molleja típica. En el intestino medio, las microvellosidades (= borde de cepillo) de las células secretoras aumentan la longitud de adelante hacia atrás (2,25 um hacia la válvula esofágica y 4,5 um cerca de la inserción de los tubos de Malpighi).

La unión del intestino medio y del intestino posterior se realiza en pico de flauta y no siguiendo un círculo. Más allá de la base de los tubo de Malpighi, el intestino medio envía hacia atrás una lengüeta que se extiende hacia la parte posterior y en cuya extremidad posterior se encuentran dos protuberancias que dan una forma de cartera. De esto resulta la formación de un segmento intestinal mi-endodérmico (del intestino medio), mi-ectodérmico (proctodeo), llamado *segmento mixto*, y cuya configuración se encuentra en la figura 173.

El epitelio del intestino medio, hecho de pequeñas células planas en la región anterior del segmento mixto, experimenta un gran desarrollo en las regiones medias (fig. 174) y posteriores (fig. 175). Asimismo, es grueso y muestra células de regeneración en su base. El epitelio proctodeal permanece plano y recubierto de una gruesa íntima cuticular. En la región posterior, entre los bordes de la lámina del intestino medio, los dos pliegues

proctodeales delimitan en un espacio estrecho, un pasadizo por donde pasa el bolo alimenticio. De una parte y otra del pasadizo, en las protuberancias laterales del intestino, prospera una rica flora bacteriana, la cual constituye la *bolsa de bacterias* de Kovoov.

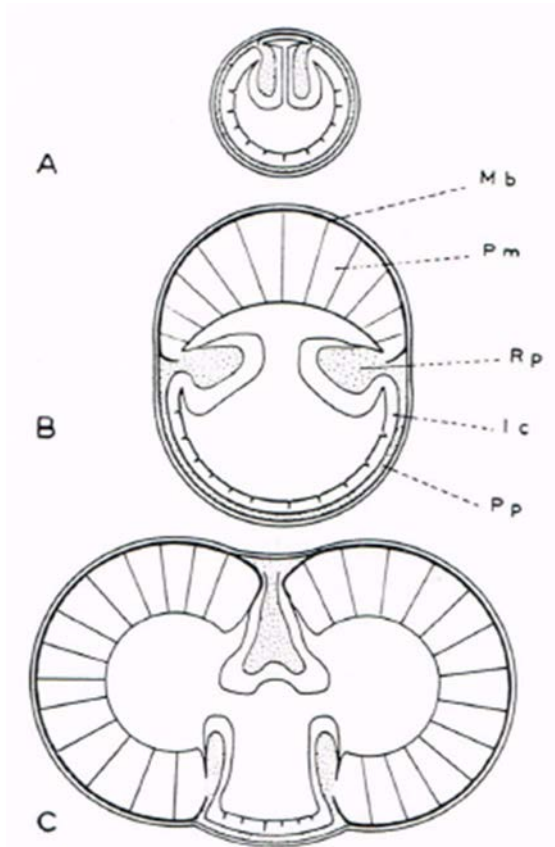


FIG. 174. - *Microcerotermes*. Cortes diagramáticos transversales con 3 niveles del segmento intestinal mixto. A, región anterior; B, región media; C, región posterior. *Ic*, íntima quitinosa; *Mb*, membrana basal; *Pm*, porción del intestino medio; *Pp*, porción proctodeal; *Rp*, repliegue del proctodeo (según J. KOVOOR, 1959).

La válvula entérica es inerte y al parecer, debido a que está provista de una fuerte musculatura, desempeña en rol de un esfínter.

La 2° dilatación intestinal o *panza rectal* es muy voluminosa y ocupa la mayor parte del abdomen. Asimismo, está llena de restos de madera en fermentación (véase más adelante *Digestión*). Su pared es gruesa (hasta 18 μ m) y está revestida por dentro con una íntima poderosa.

Entre las Termitinae, Noirot y Noirot-Timotheé (1969) distinguen dos tipos de tubos digestivos, (fig. 176).

PRIMER TIPO. - A menudo el buche se encuentra dilatado. La molleja presenta base quitinosa débil o ausente. Asimismo, el segmento mixto está presente y el primer segmento del intesto posterior se encuentra dilatado. Por otro lado, la válvula entérica presenta 12 pliegues longitudinales, dispuestos según una simetría triradial con tendencia a una simetría bilateral, y la panza rectal porta un ciego lateral (fig. 177 A).

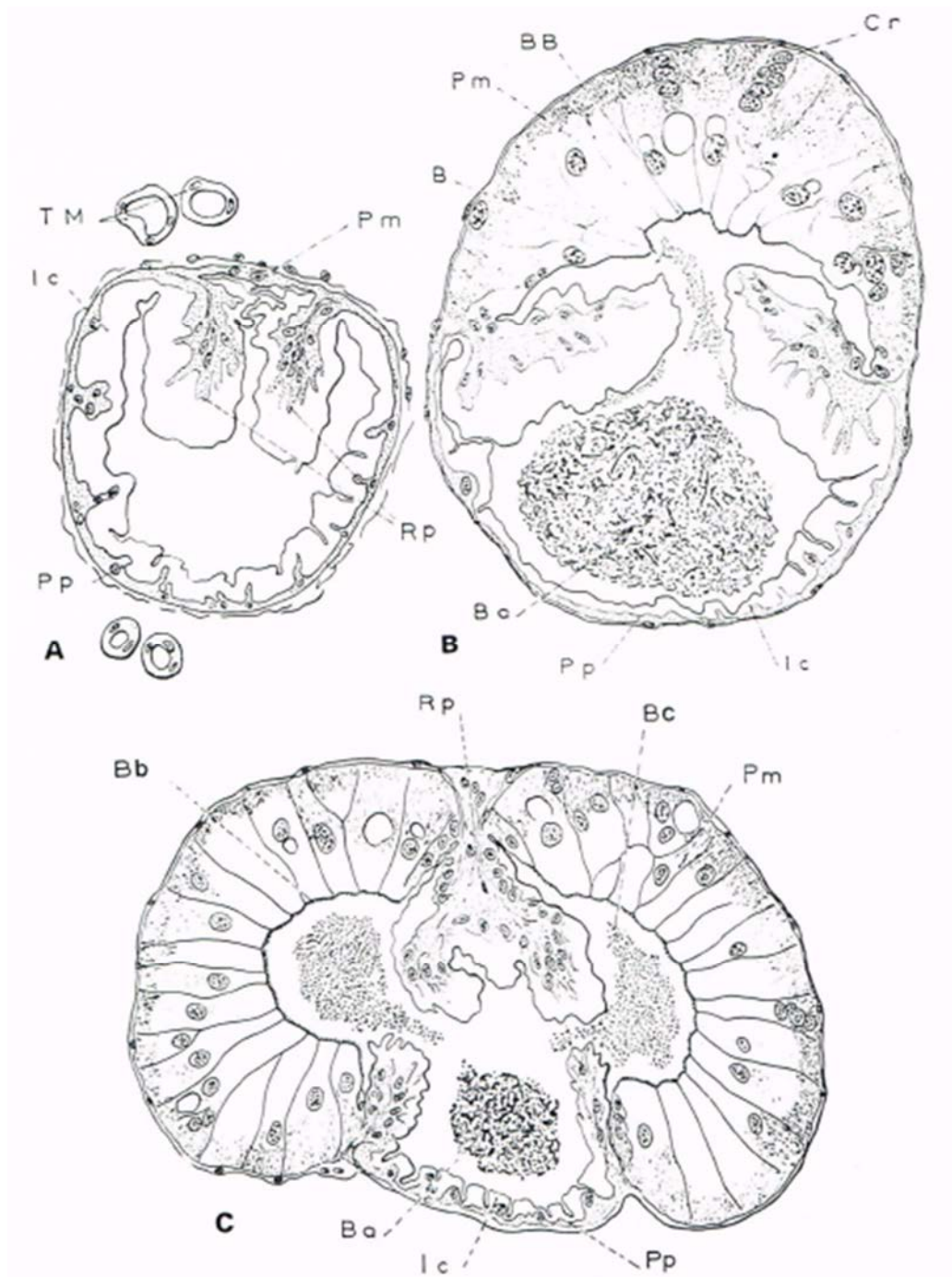


FIG. 175. - *Microtermes edentatus*. Cortes transversales que muestran la anatomía microscópica del segmento mixto en tres niveles (fig. 174). A, región anterior; B, región media; C, región posterior. B, membrana basal; Ba, bolo alimenticio; Bc, bolsa de bacterias; Cr, células de regeneración; Bb, borde de cepillo; Ic, intima quitinosa; Pm, porción del intestino medio; Pp, porción proctodeal; Rp, repliegue proctodeal; Tm, tubos de Malpighi (según J. KOVOOR, 1959).

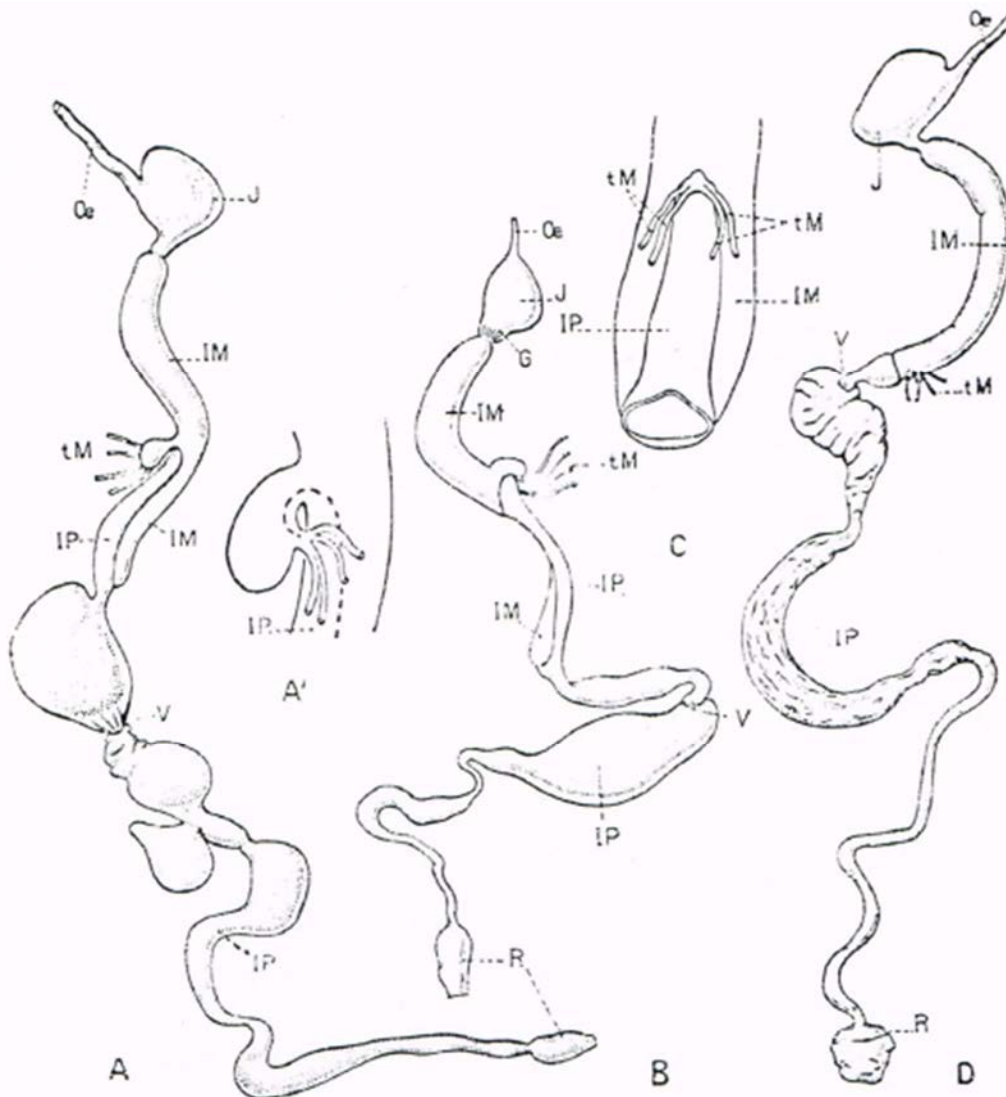
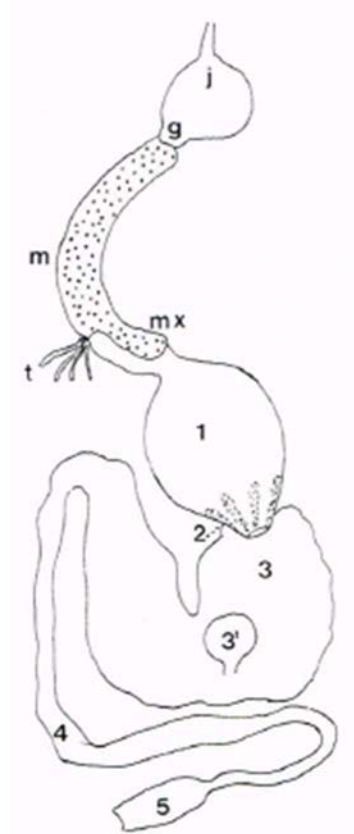


FIG. 176. - Tubos digestivos de Termitinae y de Apicotermitinae: A y A', *Noditermes curvatus* (Termitinae); B, *Termes hospes* (Termitinae); C, *Thoracotermes brevinotus*; unión de los intestinos medio y posterior; D, *Allognathotermes hypogeus*. Oe, esófago; J, buche; IM, intestino medio; IP, intestino posterior; tM, tubos de Malpighi; V, válvula entérica; R, recto; G, molleja (según P.-P. GRASSÉ y CH. NOIROT, 1954).

Géneros: *Thoracotermes* (fig. 177 y 178), *Crenetermes*, *Apilitermes*, *Megagnathotermes*, *Cubitermes*, *Procubitermes*, *Noditermes*, *Ophiotermes*, *Euchilotermes*, *Basidentitermes*, *Orthotermes*, *Proboscitermes*, *Fastitermes*.

SEGUNDO TIPO. - Presenta molleja con base, pero esta no está fuertemente quitinizada. El primer segmento proctodeal se encuentra relativamente dilatado y la válvula entérica mucho menos desarrollada. Asimismo, presenta 6 pliegues longitudinales con base quitinizada débil y panza rectal sin ciego. Géneros: *Termes*, *Protocapritermes*, *Paracapritermes*, *Capritermes*, *Promirotermes*.

FIG. 177. - Tubo digestivo de *Thoracotermes brevinotus* (Termitinae). *j*, buche; *g*, molleja; *m*, intestino medio; *mx*, segmento mixto; *t*, tubos de Malpighi; *1-5*, segmentos sucesivos del intestino posterior; *3'*, ciego lateral de la panza rectal (según CH. NOIROT y C. NOIROT-TIMOTHÉE, 1969).



Aparentemente, en el grupo II se incorporan las ex Amitermitinae que pertenecen a los géneros enumerados a continuación: *Haplotermes*, *Protohamitermes*, *Microcerotermes*, *Globitermes*, *Synhamitermes*, *Eremotermes*, *Amitermes*, *Drepanotermes*, *Gnathamitermes*, *Pseudohamitermes*, *Ahamitermes*, *Incolitermes*.

Recordemos que en este caso el intestino medio, que contribuye a formar el segmento mixto, está siempre situado al exterior del anillo del intestino posterior y sobre el costado opuesto a los tubos de Malpighi, los cuales desembocan en la extremidad anterior del proctodeo.

Apicotermatinae. - Presenta un buche bastante voluminoso y asimétrico, una molleja reducida y prácticamente inerte. No se observa el segmento mixto. Los 4 tubos de Malpighi se abren en el intestino medio y cada uno por una pequeña dilatación. El cólon es breve y la válvula entérica está bien recubierta en su superficie externa (fig. 179). Asimismo, la panza rectal (segmento 3 del proctodeo) es medianamente voluminosa, pero el 4º segmento se presenta bastante dilatado y largo. La válvula entérica ha sufrido una evolución compleja cuyas etapas han sido estudiadas (Grassé y Noirot, 1954). A continuación, describimos dos de ellas:

Género *Apicotermes*: Presenta una válvula compuesta de 6 valvas de dos tipos que se diferencian por su tamaño y por su esqueleto quitinoso (fig. 179). Válvas del 1º tipo: pequeñas, sin formaciones quitinosas en la base (1 a 3). Valvas del 2º tipo: grandes con ornamentaciones quitinosas desarrolladas y conformadas de diversas formas en la base.

Asimismo, las valvas de este segundo tipo son todas diferentes (fig. 179). Si, a *grosso modo*, la simetría de esta válvula es del tipo hexaradial y hasta el examen más confiable da por resultado que, dada la disparidad de las valvas, esta válvula tiene una estructura asimétrica.

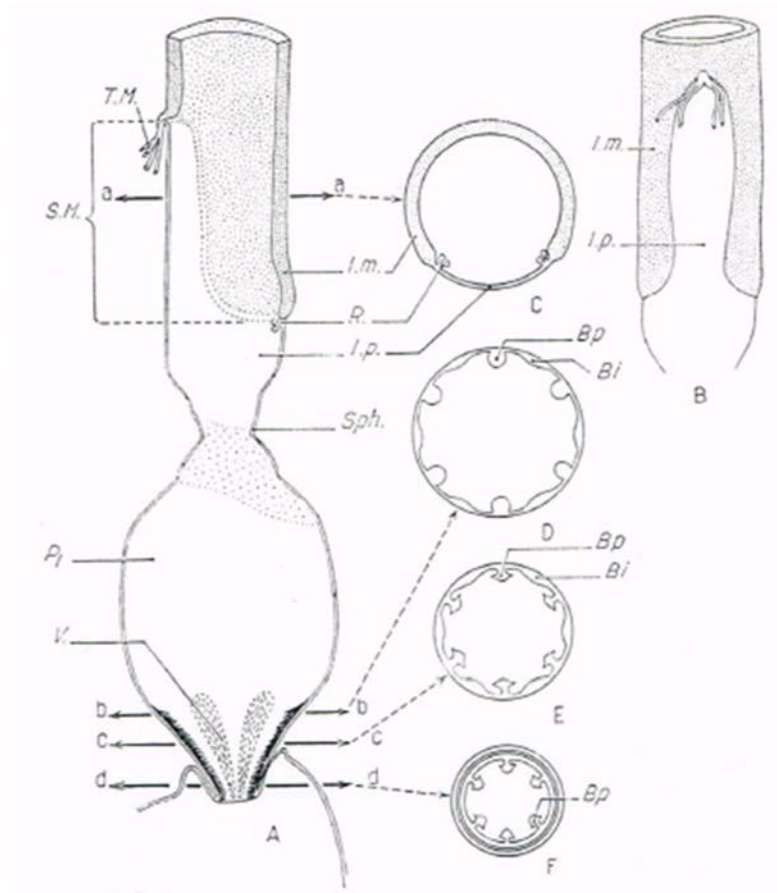


FIG. 178. - *Thoracotermes brevinotus*. A, corte sagital esquemático del intestino posterior (segmento anterior); B, unión de los intestinos medio y posterior que muestra la fijación de los tubos de Malpighi; C, D, E, F, cortes transversales que pasan por los planos a, b, c, d. Bi, Bp, rodetes de la válvula entérica; I. m., I.p., intestinos medio y posterior; P₁, primera panza del intestino posterior; R, repliegue del intestino posterior con la unión de los dos intestinos; S. M., segmento mixto; Sph., esfínter con la entrada de la primera panza, la zona puntuada corresponde a la superficie espinífera de la íntima; T. M., tubos de Malpighi; V, válvula entérica (según CH, NOIROT y J. KOVOOR, 1958).

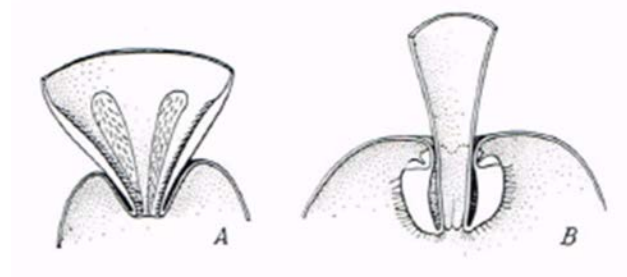


FIG. 179. - Válvula entérica. A, de Termitinae (*thoracotermes*); B, de Apicotermitinae (*Trichotermes*). Válvulas vueltas hacia el interior en las primeras y hacia el exterior en las segundas (seis valvas), (según CH. NOIROT y J. KOVOOR, 1958).

Género *Haplognathotermes*: La válvula está compuesta de dos tipos detallados a continuación. A, de 5 valvas cortas cuya cara externa, recubierta de una capa quitinosa, se va haciendo más gruesa de la basa de la valva hasta su cúspide, la cual permanece libre. B, de una 6° valva (valva I) más extendida que las otras y porta largas setas. Para obtener mayores detalles, consulte la obra de Grassé y Noirot (1954).

Según Sands (1972), los siguientes géneros pertenecen al género Apicotermes: *Labidotermes*, *Eburnitermes*, *Trichotermes*, *Jugositermes*, *Rostrotermes*, *Heimitermes*, *Coxotermes*, *Haplognathotermes*, *Allognathotermes*, *Duplidentitermes* y *Acutidentitermes*. Este conjunto constituye lo que Sands denomina la rama *Apicotermes*.

Por otra parte, haría falta introducir el género *Anoplotermes* en las Apicotermitinae, el cual dicho investigador subdividió, con razón, en 16 géneros y a los cuales se añaden los géneros *Euhamitermes*, *Speculitermes*, *Doonitermes*, *Indotermes* y *Firmitermes*. Esta rama *Anoplotermes* de las Apicotermitinae está caracterizada por una válvula entérica inerme o escasamente cubierta. El resto del intestino afecta la estructura de la rama *Apicotermes*.

Nasutitermitinae. - Kovoov (1969) distingue en esta subfamilia tres tipos de tubos digestivos, los cual parecen corresponder con las distintas radiaciones evolutivas.

1° TIPO SYNTERMES (fig. 180). - Presenta esófago corto y buche pequeño que no está separado de la molleja con fuerte cubierta quitinosa de tipo sencillo. Asimismo, la válvula esofágica es corta y la unión del intestino medio con el primer segmento del proctodeo es de un tipo particular: el intestino envía en la pared del proctodeo dos lenguetas muy estrechas en su base y una es mucho menos larga que la otra (fig. 180 B). La estructura de las lenguetas es, en su punto de origen, la del intestino medio con criptas de regeneración y luego esta estructura se convierte en la de un epitelio empalizado con borde de cepillo. Estas lenguetas forman parte de la pared del 1° segmento del intestino posterior, hinchado en forma de panza (Ipl, fig. 180 A) en *Syntermes*. Asimismo, esta panza parece corresponder a la fusión del 1° segmento (= collum de Holmgren) y del II. Por otra parte, el segmento mixto no está individualizado, a pesar que sus elementos están presentes. La válvula entérica presenta un desarrollo pobre y porta finas espinas con punta hacia atrás. Los 4 tubos de Malpighi desembocan unidos en pares con el límite del intestino medio y del proctodeo, del costado interno del intestino. La segunda panza que sigue a la válvula entérica retrocede progresivamente hasta la parte rectal.

El tubo digestivo de los géneros *Cornitermes*, *Procornitermes*, *Armitermes*, *Rhynchotermes*, *Labiatermes* se incorpora al tipo *Syntermes*, con diferencias menores. Asimismo, en *Armitermes*, la unión del intestino medio con el proctodeo forma un verdadero segmento mixto individualizado. *Cornitermes* hace de intermediario entre *Armitermes*, *Labiatermes* y *Syntermes*, este último sería la culminación de una línea evolutiva.

2° TIPO NASUTITERMES. - Es similar a la variedad *Rhynchotermes* del tipo *Syntermes*. El buche y la molleja son de tipo sencillo, mientras que el segmento mixto es largo y no está separado ni del proctodeo ni del intestino medio. Los tubos de Malpighi se insertan en el límite del intestino medio / proctodeo y al lado opuesto de la lengüeta del intestino medio (fig. 181).

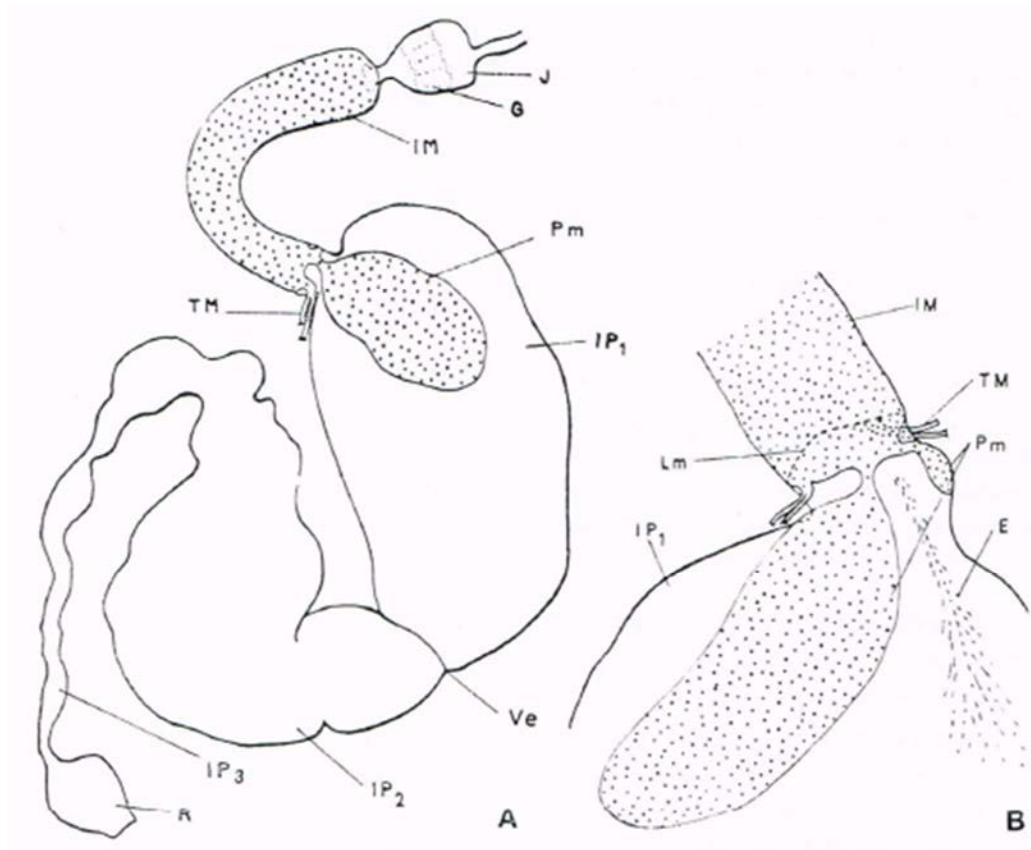


FIG. 189. - *Syntermes dirus*. A, tubo digestivo. J, buche; G, molleja; IM, intestino medio; IP₁, primer segmento del intestino posterior; IP₂, 2º segmento del intestino posterior; Ve, válvula entérica; IP₃, 3º segmento del intestino posterior (= cólon); R, parte rectal; PM, prolongación del intestino medio; TM, tubo de Malpighi. B, segmento mixto. E, espinas internas; Lm, límite del intestino medio (según J. KOVOOR, 1969).

La válvula entérica se presenta pobremente recubierta en relación con la invaginación de la región distal del primer segmento en la panza rectal (IP₂), mientras que la simetría radial de la válvula es del tipo tres. El cólon es relativamente largo y la parte rectal presenta una estructura sencilla.

Pertenecen a este tipo los géneros *Nasutitermes*, *Trinervitermes*, *Bancaliotermes*, *Hospitalitermes*, *Tumulitermes*, *Occasitermes*, *Fulleritermes*, *Leptomoxotermes* y *Rhadinotermes*.

3º TIPO POSTSUBULITERMES. - Presenta un buche voluminoso y largo, desviado lateralmente con respecto al esófago (fig. 181 B), seguido de una molleja con cubierta medianamente fuerte. El intestino medio no presenta particularidades. Asimismo, no se observa segmento mixto y la soldadura intestino medio - proctodeo se realiza como un círculo. Los tubos de Malpighi se abren en el intestino medio y convergen en dos partes contiguas. El collum es tubular y corto. Asimismo, la válvula entérica que lo termina comprende de 6 pliegues longitudinales, de los cuales tres son bastante salientes y todos están cubiertos de espinas.

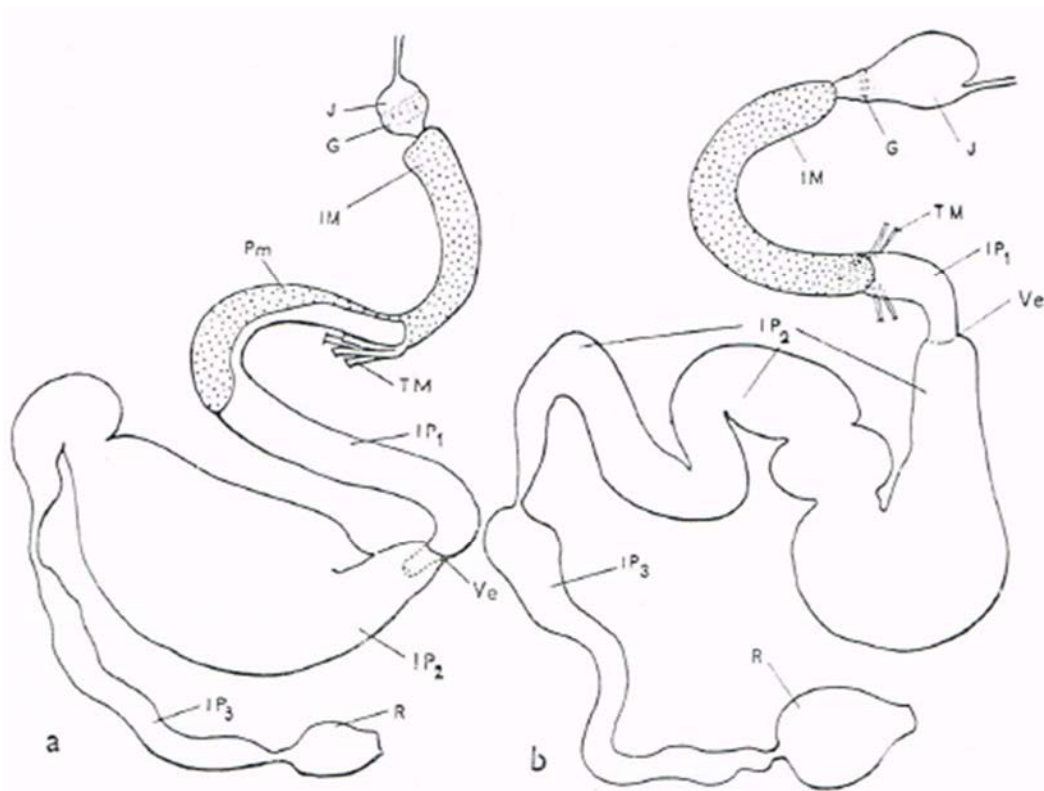


FIG. 181. - El tubo digestivo. *a*, de *Nasutitermes* sp.; *b*, de *Postsubulitermes parviconstrictus*. *G*, molleja; *IM*, intestino medio; *IP₁*, primer segmento del intestino posterior; *IP₂*, segundo segmento del intestino posterior; *IP₃*, tercer segmento del intestino posterior; *J*, buche; *Pm*, prolongación del intestino medio; *R*, recto; *TM*, tubos de Malpighi; *Ve*, válvula entérica (según J. KOVOOR, 1969).

Uno de los pliegues está más marcado que los otros, tendiendo así a sustituir la simetría bilateral con la simetría radial del tipo tres. Por otro lado, la panza es larga y está separada del cólon, el cual también es bastante alargado.

A este tipo pertenecen los géneros *Mimeutermes*, *Eutermellus*, *Postsubulitermes*, *Tarditermes*, *Afrosbulitermes* y *Verrucositermes*.

Con respecto a la clasificación y la filogenia de las Nasutitermitinae, volveremos a tocar el tema de la estructura del tubo digestivo en los géneros que componen esta subfamilia.

El tubo digestivo en las diferentes castas

Los estudios sobre el tubo digestivo han aportado pocos conocimientos sobre el polimorfismo de este aparato según la casta (Feytaud, 1912).

Imms (1919), en *Archotermopsis wroughtoni*, describió en detalle el tracto digestivo del soldado. Las diferencias del soldado con el imago son muy pequeñas y, en este último, el esófago es más corto y la panza rectal menos voluminosa.

Los soldados con depósitos salivales enormes (*Pseudacanthotermes*) que ocupan la mayor parte del abdomen poseen un tubo digestivo pequeño, pero conformado de manera normal.

Lo mismo sucede con los soldados de *Coptotermes*, donde la glándula frontal invade el abdomen.

En las Termitidae en particular, las diferencias entre los tubos digestivos de las tres castas están quizás mucho más marcadas.

Deligne (1968) observó que el tubo digestivo de los soldados de las Termitinae varía en función de los alimentos que les ofrecen sus congéneres. Los soldados alimentados con alimentos sólidos poseen un tubo digestivo casi idéntico al de las obreras: un poco menos voluminoso, con molleja y válvula entérica con cubiertas quitinosas menos fuertes. Por otro lado, en los soldados alimentados con alimentos líquidos, la reducción en tamaño y poder de las cubiertas se acentúa en gran medida, así como también el soldado de *Pericapritermes magnificus* posee una válvula entérica inerte mientras que la de la obrera está cubierta.

De manera general, el tubo digestivo de los imagos se muestra menos desarrollado que en las larvas y otras castas. Noirot y Noirot-Timothee (1969) observaron que la molleja de los imagos de *Cubitermes fungifaber*, *Thoracotermes brevinotus* y *Ophiotermes sp.* se encuentra menos disminuida que aquella de las obreras, mientras que la cubierta es débil pero no está ausente como sucede en el caso de las obreras.

En la reina fisogastria, el intestino medio es la única región del tubo digestivo que aumenta considerablemente tanto en longitud como en diámetro. Su epitelio se haya en constante renovación.

El pH intestinal

Se ha medido la concentración en iones H o pH de los líquidos contenidos en el tubo digestivo. Noirot (1969) relleno una tabla donde están reunidas las cifras de los autores. La reproduciremos a continuación:

Segmento intestinal	<i>Kalotermes flavicollis</i> ⁽¹⁾	<i>Zootermopsis angusticollis</i> ⁽²⁾	<i>Reti-culitermes lucifugus</i> ⁽³⁾	<i>Micro-cerotermes edentatus</i> ⁽⁴⁾
Intestino anterior	5,2-5,4	6,8 œsophage	5,6	8,8-9,6
Intestino medio	6,8-7,5	5,2 gésier	6,8-7,2	8,8-9,6
Segmento mixto	—	—	—	> 9,6
1° segmento proct.	5,0	3,0	—	9,6 ou 7,6
Panza rectal	—	—	7	7,2-7,6
Cólon	6,8-7,5	6,8	—	6,8-7,2
Recto	—	—	5	6,0-6,8

⁽¹⁾ NOIROT (1969) ; ⁽²⁾ RANDALL et DOODY (1934) ; ⁽³⁾ GRASSÉ et NOIROT (1945) ; ; ⁽⁴⁾ KOVOOR (1966, 1967 c).

Recientemente, Bignell y Anderson (1980) proporcionaron otra tabla más completa, segmento por segmento intestinal (P_1 a P_5 designan los segmentos sucesivos del intestino posterior). A continuación la tabla:

Especies	Buche	Intestino medio	Segmento mixto	P_1	P_3	P_{4a}	P_{4b}	Panza rectal	P_5
<i>Z. nevadensis</i>	6,5-7,0 (6,8)	7,0-7,5 (7,1)						7,0-7,5 (7,1)	7,0-7,5 (7,3)
<i>R. lucifugus</i>	5,5-6,0 (6,0)	6,5-7,0 (6,4)						6,0-6,5 (6,2)	6,5-7,0 (7,1)
<i>N. costalis</i>	5,5-6,0 (5,8)	5,5-6,0 (6,4)	8,0-8,5 (7,0)	8,0-8,5 (7,0)	5,5-6,5 (6,2)	6,5-7,0 (6,7)			6,5-7,0 (6,9)
<i>M. arboreus</i>	6,5-7,5 (7,3)	7,0-8,0 (7,9)	7,5-8,0 (7,4)	9,0-9,5 (8,6)	6,5-7,0 (7,3)	6,5-7,0 (7,6)			6,5-7,0 (7,6)
<i>C. severus</i>	6,0-6,8 (6,7)	6,5-7,5 (7,1)	8,0-9,5 (8,1)	10,0-11,0 (10,4)	9,0-10,0 (9,2)	8,5-9,0 (8,2)	7,5-8,0 (8,0)		7,0-8,0 (7,3)
<i>P. aburiensis</i>	6,0-6,5 (6,7)	6,5-7,5 (6,9)	8,0-9,0 (7,3)	9,5-10,0 (9,7)	9,0-9,5 (9,1)	7,5-8,0 (7,5)	8,0-8,5 (7,8)		7,0-8,0 (7,1)

Z = *Zootermopsis*; *R* = *Reticulitermes*; *N* = *Nasutitermes*; *M* = *Microcerotermes*; *C* = *Cubitermes*; *P* = *Procubitermes*.

No se ha obtenido información significativa de los valores del pH. Tal vez lo único que se puede rescatar es que la panza, lugar de estancamiento de los alimentos y de la localización de simbiontes, es siempre neutro o casi neutro. Las causas de la alcalinidad del contenido del intestino anterior y del intestino medio en *Microcerotermes* son desconocidas. Otros valores del pH intestinal se indicarán en los siguientes capítulos.

El tránsito intestinal

Se poseen pocos datos sobre el tránsito intestinal. Kovoov (1967), al trabajar con rayos X en la madera ingerida por *Microcerotermes edentatus* en aspersión de sulfato de bario en polvo, lo pudo observar con precisión.

Con una temperatura comprendida entre 25° y 30° y una humedad relativa de 90 p. 100 aproximadamente, el tránsito completo se efectúa en 24 horas. El intestino anterior es atravesado rápidamente y el intestino medio es recorrido en 1 o 1 hora y media. Se observa lentitud en el segmento mixto y al cabo de 4 horas, en promedio, los alimentos llegan a la primera panza rectal, donde permanecen de 4 a 5 horas. Luego pasan a la 2° panza y permanecen ahí de 8 a 12 horas. Por último, de la panza a la defecación pasa un lapso de tiempo que dura de 2 a 3 horas (Kovoov, 1967).

El aumento de la temperatura acelera el tránsito y la duración disminuye considerablemente. La disminución del grado higrométrico ralentiza el tránsito del bolo alimenticio.

Cleveland et coll. (1934) sostuvieron que, en las termitas con zooflagelados simbioses, la panza rectal que se contrae envía al intestino medio una parte de su contenido, el cual es digerido en ese lugar al tiempo que los metabolitos se absorben y se utilizan (ácidos grasos, sales, etc.), emitidos de la fermentación de la madera (véase página 279). Esta aserción se refuta mediante la observación (Kovoor, 1967, Noirot, 1969). Por otro lado, la válvula entérica, mientras permanece intacta, se opone a todo retroceso del contenido de la panza hacia el intestino medio Hemos seguido de cerca durante largo tiempo el peristaltismo intestinal sin ver jamás un vaciado de la panza haci adelante en el intestino medio.

III. - LAS ENZIMAS DIGESTIVAS

Solo recientemente se ha comenzado a estudiar con precisión el arsenal enzimático de los isópteros. Recién ahora nos damos cuenta de su diversidad y su riqueza.

Glucosidasas. - La glucosidasa α fue encontrada en el tubo digestivo de *Hodotermes mossambicus* (Retief y Hewitt, 1973). Presenta su máximo pico de actividad en el intestino medio de las larvas, pero está presente también en todos los segmentos intestinales. De forma experimental, se la ha hecho reaccionar con la sacarosa.

La actividad de la glucosidasa α se ha evaluado de la siguiente manera:

Segmento intestinal	Obreras	Larvas	Soldados
Intestino anterior	+	+	-
Intestino medio	++	+++	+
1era panza	-	++	+
2da panza	+	-	++
Parte rectal	±	±	±

La glucosidasa β fue encontrada en el intestino de esta misma termita, así como también una celulasa y galactosidasa. La repartición de estas enzimas está indicada en la tabla a continuación:

Segmento intestinal	Celulasa			Galactosidasa			β -Glucosidasa		
	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>s</i>	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>s</i>	<i>o</i>	<i>l</i>	<i>s</i>
Intestino anterior	+	+	+	-	-	-	+	+	+
Intestino medio	+	-	+	++	++	+	+	++	++
1era panza	++	++	-	+	++	+	+	+++	++
2da panza	+	+	++	+	+	+	+	++	+
Parte rectal	+	+	+	±	±	±	±	±	±

l, larva ; *o*, obrera ; *s*, soldado ; ±, reacción débil o dudosa ; +, débil ; ++, medianamente fuerte ; +++ , muy fuerte ; -, sin reacción.

Potts y Hewitt (1972) estudiaron una enzima, la aril- β -glucosidasa, que encontraron en los extractos de la cabeza de las obreras de *Trinervitermes trinervoides*. Esta enzima, la cual es capaz de degradar las aril- β -glucosidasas, no tiene efecto sobre la celobiosa.

Trehalasa. - Esta enzima transforma la trehalosa en glucosa. Existe en el intestino de *Hodotermes*, aunque hasta ahora la presencia de la trehalosa era desconocida (Retief y Hewitt, 1973). Sin embargo, este triholosido, que existe en los hongos, puede haber sido aportado por plantas con infecciones de micosis y que fueron cosechadas por las *Hodotermes*.

Potts y Hewitt (1974 b) encontraron en el triturado de las obreras de esta termita otra enzima, la *laminarasa* o *B-(1-3)-glucanasa*.

Amilasa. - La madera, según la especie, contiene una cantidad relativamente grande de almidón. Diversas termitas (*Reticulitermes*, *Coptotermes*) muestran una predilección por las zonas que contienen más almidón. En los bosques donde se alternan la "madera de verano", rica en almidón, y la "madera de invierno", que está prácticamente desprovista de este, las termitas comen (al menos al principio) solo la madera de verano, lo cual resulta en un daño característico en las plantas.

Las enzimas que transforman el almidón no son muy conocidas. Montalenti (1932) señaló la presencia de una amilasa en la saliva de *Kaloterme flavicollis*. Asimismo, Visentin (1947) estudió la digestión del almidón por dicha termita. En el intestino anterior de *Zootermopsis*, Hungate (1938) destacó una *amilasa* y se presume que es producida por las glándulas salivales. Retief y Hewitt (1973 a) señalan, dicho sea de paso, la presencia de una amilasa en el intestino de *Hodotermes mossambicus*.

En *Odontotermes obesus*, Singh (1977) estudió por separado e *in vitro* la actividad enzimática de los segmentos intestinales sucesivos. Singh encontró una amilasa, una invertasa (glucosacarosa) y una galactosidasa en los intestinos medio y posterior. La actividad óptima de estas enzimas se observa en el intestino medio con pH de 5,8 - 6,6 para la amilasa, pH de 6,6 para la invertasa y pH de 5,2 para la galactosidasa α . En el intestino posterior, los pH óptimos son de 6,6 para la amilasa, de 5,5- 6,6 para la invertasa y de 8,4 para la galactosidasa α . Asimismo, la amilasa presenta un gran rendimiento, puesto que en 8 horas hidroliza 86,5 por 100 de almidón contenido en el intestino medio.

Xilanasa y arabinasa. - Las termitas parecen ser capaces de digerir la xilana y la arabinosa, glúcidos comunes en la madera. Los Martín (1978) encontraron una xilanasa y una arabinosa en el intestino medio de la termita *Bellicositermes*, la cual se alimenta de hongos.

Celulasas s. l. - Los orígenes y los modos de acción de estas enzimas se estudiarán en los capítulos siguientes.

Quitinasa. - La presencia de *quitinasa* en los extractos de las obreras adultas (sin estar sujetas a la muda) fue demostrada por Tracey y Youatt (1958) en *Nasutitermes* (1961) y en *Coptotermes lacteus*. Esto no es ninguna sorpresa debido a que, en todos los isópteros, los tegumentos de los individuos devorados se digieren *totalmente* y solo no se atacan las mandíbulas. Consideramos a la producción de quitinasa una actividad normal del tubo

digestivo de los isópteros, además el canibalismo se manifiesta en todos. Wateahouse y sus colaboradores (1961) destacaron la actividad de la quitinasa de los extractos totales de termitas. En consecuencia, se desconoce qué tejido y qué órgano se encuentra en el origen de esta actividad.

Proteasas y otras enzimas. - En la madera es donde los isópteros encuentran las proteínas que les permiten mantenerse y crecer. La cantidad de estas sustancias nunca es muy elevada, pero es suficiente para cubrir las necesidades de estos insectos. Aquí presentamos algunas cifras:

La presencia de enzimas proteolíticas, una proteasa, fue señalada por primera vez por Montalenti (1932) en *Kaloterme flavicollis*. Asimismo, Hungate (1943) descubrió una proteinasa en el intestino *Zootermopsis*.

Mediante la utilización de los extractos totales de *Heterotermes indicola*, Krishnamoorthy (1960) destacó la presencia de enzimas proteolíticas como los fermentos pépticos, catepsina, quimosina y renina, así como también carbohidrasas como la amilasa, invertasa, sacarosa, maltasa, lactasa y una lipasa. Los extractos de las termitas tendrían la misma actividad que aquellos sujetos portadores de protozoarios simbióticos. Rao (1962), mientras investigaba las enzimas en el intestino de la misma termita, encontró una quimosina y renina (intestino medio e intestino posterior). La catepsina no se observa en las termitas provistas de zooflagelados y manifiesta su actividad en los segmentos anterior y medio del intestino. Rao no encontró ningún fermento trípico en *Heterotermes indicola*.

Glicerofosfatos. - Kovoov (1966, 1970) en *Microcerotermes edentatus* encontró un glicerofosfato alcalino en el borde de cepillo de las células epiteliales del intestino medio y en el segmento proximal de los tubos de Malpighi. En el intestino medio, las células epiteliales contienen esterasas, pero la reacción es nula en el segmento mixto. Asimismo, un glicerofosfato ácido fue encontrado en las vacuolas de la autólisis del intestino medio.

¿Quiénes entre las termitas, hongos o bacterias atacan la lignina y con qué enzimas?
No lo sabemos, nuestros conocimientos al respecto permanecen insuficientes.

BIBLIOGRAFÍA

- AUBERTOT (M.), 1934. - *Recherches sur le péritrophique des Insectes*. These Univ. de Nancy.
BACCETTI (B.), 1962. - Ricerche sull'ultrastruttura dell'intestino degli Insetti. III. Il mesentero ed il colon nell'operaio di *Reticulitermes lucifugus*. Symposia genet. Biol. ital., 11, 230-255.

- BIGNELL (D. E.) et ANDERSON (J. M.), 1980. - Determination of pH and oxygen status in the guts of lower and higher Termites. *Journ. Insect Physiol.*, 26, 183-188.
- CHILD (H. J.), 1934. - The internal anatomy of Termites and the histology of the digestive tract, In *Termites and Tennite control*, Kopsid ed., 58-88. Univ. Calif. Press, Berkeley, California.
- COOK (E. F.), 1944. - The morphology and musculature of the labrum and clypeus of Insects. *Microentomology*, 9, 1-35.
- DELIGNE (J.), 1966. - Caracteres adaptatifs au régime alimentaire dans la mandibule des Termites (Insectes, Isoptères). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 263, 1323-1325.
- DELIGNE (J.), 1971. - Morphologie du tube digestif et affinités systématiques du genre *Tuberculitermes* (Isop. Termitinae). *Rev. Zool. Bot. afri.*, 84, 184-191.
- FEYTAUD (J.), 1912. - Contribution á l'étude du Termite lucifuge (anatomie, fondation de colonies nouvelles). *Arch. Anat. micros. et Morphol. exp.*, 13, 481-607.
- GRASSÉ (P. P.) et NOIROT (CH.), 1954. - Apicotermes arquieri (Isoptère): ses constructions, sa biologie. Considérations sur la sous-famille des Apicotermitinae nov. *Ann. Sci. Nar., Zool.*, 16, 345-388.
- HOLMGREN (N.), 1909. - Termitenstudien. I, Anatomische Untersuchungen. *Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.*, 44, 1-215.
- HOME (E.), 1814. - On the digestive organs of Insects. *Lectures comp. anat.*, vol. 1, p. 378-384.
- IMMS (A. D.), 1919. - On the structure and biology of Archotermopsis, together with description of new species of intestinal Protozoa and general observations on the Isoptera. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, CI. Sci. phys. math. nat.*, B 209, 75-180.
- JUCCI (e.), 1932. - Sulla presenza di batteriociti nel tessuto adiposo dei Termitidi. *Arch. Zool. ital.*, 16, 1422-1429.
- KOVOOR (J.). 1959. - Anatomie du tractus intestinal dans le genre *Microcerotermes* (Silvestri) (Isoptera. Termitidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 84, 445-457.
- KOVOOR (J.), 1966. - *Contriburion á l'étude de la digestion chez un Tennire supérieur* (*Microcerotermes edentatus* Wasm). Thèse Sci., Université de Paris, 157 p.
- KOVOOR (J.). 1967. - Étude radiographique du transit intestinal chez un Termite supérieur. *Experientia*, 23, 820.
- KOVOOR (J.), 1969. - Anatomie comparée du tube digestif des Termites. II. Sous-famille des *Nasutitermitinae*. *Insectes Sociaux*, 16, 195-233.
- KOVOOR (J.), 1971. - Anatomie comparée du tube digestif des Termites. III. Sous-famille des *Maerotermitinae*. *Insectes Sociaux*, 18, 49-70.
- KRISHNA (S. S.) et SINGH (N. B.), 1968. - Sugar-dye movement through the alimentary canal of *Odontotermes obesus*. *Ann. entom. Soc. America*, 61, 230.
- KRISHNAMOORTHY (R. V.), 1960. - The digestive enzymes on the Termite *Heterotermes indicola*. *Journ. An. morph. and physiol.*, 7, 156-161.
- LAMBINET (F.), 1959. - La glande mandibulaire du Termite á cou jaune (*Calotermes flavicollis*). *Insectes Sociaux*, 6, 163-177.
- LIGHT (S. F.), 1934. - The external anatomy of Termites. In KOFOID (C. A.) and others, *Termites and termite control*, Berkely, Calif., p. 45-52.
- LOCKE (M.), 1961. - Pore canals and related structures in insect cuticle. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 10, 589-618.
- McBEE (R. H.), 1959. - In RAY, 1959, Termite cellulose, p. 343-347.
- MJOBORG (E.), 1920. - Results of Dr E. Mjoberg swedish scientific Expeditions to Australia 1910-1913. 19. Isoptera. *Ark. f. Zool.*, 12, n° 15, 1-1 28.
- MONTALENTI (G.), 1930. - L'origine e la funzione della membrana peritrofica nell'intestino degli Insetti. *Boll. Inst. Univ. Roma*, 9, 36-69.
- MONTALENTI (G.), 1932. - Gli enzimi degerenti e l'assorbimento delle sostanze solubile nell'intestino delle termiti. *Arch. Zool. Ital.*, 16, 859-864.

- MUKERJI (D.) et RAYCHAUDHURI (S.), 1943. - On the anatomy of the alimentary system of the Termite *Termes redemanni*, Wasmann. *Indian J. Entom.*, 5, 59-88.
- NOIROT (CH.), 1973. - Cytologie infrastructurale et phylogénie des Termites. Proc. VII Congr. UISSI, London, p. 292-296.
- NOIROT (CH.) et BAYON (e.), 1969. - La cuticule proctodéale des Insectes: mise en évidence de "dépressions cuticulaires" par le microscope électronique à balayage. C. R. Acad. Sci., Paris, 269, 996-999.
- NOIROT (CH.) et KOVOOR (J.), 1958. - Anatomie comparée du tube digestif des Termites. 1. Sous-famille des Termitinae. *Insectes Sociaux*, 5, 439-471.
- NOIROT (CH.) et NOIROT-TIMOTHÉE (e.), 1960. - Mise en évidence d'ultrastructures absorbantes dans l'intestin postérieur des Insectes. C. R. Acad. Sci., Paris. 251. 2779-2781.
- NOIROT (CH.) et NOIROT-TIMOTHÉE (e.), 1966 a. - Présence de mucopolysaccharides acides dans la cuticule intestinale des Insectes. C. R. Acad. Sci., Paris, 263, 768-770.
- NOIROT (CH.) et NOIROT-TIMOTHÉE (e.), 1966 b. - Revêtement de la membrane cytoplasmique et absorption des ions dans les papilles rectales d'un Termite (Insecta, Isoptera). C. R. Acad. Sci., Paris, 263, 1099-1102.
- NOIROT (CH.) et NOIROT-TIMOTHÉE (e.), 1967. - Un nouveau type de fonction intercellulaire (zonula continua) dans l'intestin moyen des Insectes. C. R. Acad. Sci., Paris, 264, 2796-2798.
- NOIROT (CH.) et NOIROT-TIMOTHÉE (e.), 1969. - The digestive system. *In Biology of Termites*, K. KRISHNA et F. WEESNER ed., Academic Press, N. Y. and London.
- NOIROT (CH.) et NOIROT-TIMOTHÉE (C.), 1970. - Revêtement particulière de la membrane plasmique et absorption dans le rectum des Insectes. 7^o Congr. intern. Micro. élect., Grenoble, 3, 37-38.
- NOIROT (CH.) et NOIROT-TIMOTHÉE (e.), 1972. - Structure fine de la bordure en brosse de l'intestin moyen chez les Insectes. *Journ. microsc.*, 13, 85-96.
- NOIROT (CH.) et NOIROT-TIMOTHÉE (e.), 1977. - Fine structure of the rectum in Termites (Isoptera) : a comparative study. *Tissue and cell*, 9, 693-710.
- NOIROT (CH.), NOIROT-TIMOTHÉE (e.) et KOVOOR (J.), 1967. - Revêtement particulière de la membrane plasmique en rapport avec l'excrétion dans une région spécialisée de l'intestin moyen des Termites supérieurs. C. R. Acad. Sci., Paris, D 264, 722-725.
- NOIROT (CH.), SMITH (D. S.) et coll., 1979. - The organization and isolating function of insect rectal sheath cells : a freeze-fracture study. *Tissue and Cell*, 11. 325-336.
- NOIROT-TIMOTHÉE (e.) et NOIROT (CH.), 1965. - L'intestin moyen chez la reine des Termites supérieures. Étude au microscope électronique. *Ann. Sci. nat., Zool., Biol. anim.*, 7. 185-206.
- NOIROT-TIMOTHÉE (e.), NOIROT (CH.) et ESCAIG (J.), 1965. - Asymétrie de la membrane cellulaire dans l'intestin moyen de la reine des Termites supérieurs. *Journ. Microsc.*, 4, 83-86.
- NOIROT-TIMOTHÉE (e.) et NOIROT (CH.), 1966. - Attache de microtubules sur la membrane cellulaire dans le tube digestif des Termites. *Journ. Microsc.*, 5, 715-724.
- NOIROT-TIMOTHÉE (e.) et NOIROT (CH.), 1967. - Liaison de mitochondries avec des zones d'adhésion intercellulaires. *Journ. Microsc.*, 6, 87-90.
- PLATANIA (E.). 1936. - Sulla natura della peritrofica de *Reticulitermes lucifugus* (Rossi). *Atti R. Accad. Lincei, Rend., Cl. Sci. fis. Mat. e nat.*, 24, 41-43.
- PLATANIA (E.), 1938. - Ricerche sulla struttura del tubo digerente di *Reticulitermes lucifugus* (Rossi) con particolare riguardo alla natura, origine e funzione della peritrofica. *Arch. Zool. Ital.*, 25, 297-326.
- RANDALL (M.) et DOODY (T. e.), 1934. - Hydrogen-ion concentration in the termite-intestine. In KOFOID (e. A.), "Termites and Termite control". 2^o ed., Univ. California Press, Berkeley. p. 99-104.

- RICHARD (G.), 1952. - L'innervation et les organes sensoriels des piéces buccales du Termite a cou jaune (*Calotermes flavicollis*). *Ann. Sci. Nat., Zool., Biol. anim.*, 13, 397-412.
- SANDS (W. A.), 1972. - The soldierless Termites of Africa (Isoptera: Termitidae). *Bull. British Mus. (al. Hist.), Entomology, supp.* 18, 244 p.
- SCHMIDT (H.), 1956. - Beitrage zur Kenntnis der Ernaehrungsorgane und Ernaehrungsbiologie. 1. Kau apparat und Nabrungsaufnahme. *Zeits. angew. Entomologie*, 39, 115-125.
- SCHMIDT (H.), 1959. - Beitrage zur Kenntnis der Ernaehrungsorgane und Ernaehrungsbiologie der Termiten. 2. Mitteilung, Kaumagen und Vorverdauung. *Zeits. angew. Entom.*, 45, 79-86.
- SINGH (N. B.), 1975. - Digestion and absorption of carbohydrates in *Odontotermes obesus*. *Entom. exp. and appl.*, 18, 357-366.
- SINGH (N. B.), 1977. - Studies on certain digestive enzymes in the alimentary canal of *Odontotermes obesus* (Isoptera: Termitidae). *Entom. exp. and appl.*, 20, 113-122.
- SUTHERLAND (J. L.), 1934. - Notes on the histology of the alimentary canal in some Australian Termites. *Proc. roy. Soc. Victoria (N. S.)*, 47, 1-13.
- VEIVERS (P. C.), O'BRIEN (R. W.) et SLAYTER (M.), 1980. - The redox state of the gut of Termites. *J. Insect Physiol.*, 26, 75-77.
- VISHNOI (H. S.), 1956 a. - On the cephalic musculature of the Termite *Odontotermes obesus* (Rambur). *Sci. and Cult.*, 22, 45-46.
- VISHNOI (H. S.), 1956 b. - The structure, musculature and mechanism of the feeding apparatus of various castes of the Termite *Odontotermes obesus* (Rambur). *J. Zool. India, New Delhi*, 8, 1-18.
- VISINTIN (B.), 1947. - L'amido come fattore alimentare del *Calotermes flavicollis*. *Rendi c. Ist. super. Sanita*, 10, 290-300.
- WALL (S. J.) et OSCHMAN (J. L.), 1973. - Structure and function of rectal pads. *J. Morph.*, 140, 105-118.
- WATERHOUSE (D. F.), HACKMAN (R. H.) et MCKELLAR (J. W.), 1960. - An investigation of chitinase activity in cockroach and termite extracts. *Journ. Insect Physiol.*, 6, 96-112.
- WEYER (F.), 1936. - Epithelerneuerung im Mitteldarm der Termiten wahrend der Haetzung. *Zeits. Morph. Oekol. Tiere*, 6, 648-672.
-

CAPÍTULO IX

LOS ALIMENTOS CRUDOS

Por su vida social, la alimentación de las termitas se compone en primer lugar de *alimentos crudos*, tomados directamente de la naturaleza por las obreras, y en segundo lugar están los *alimentos elaborados* por solo las obreras (saliva, contenido del buche o contenido del intestino posterior, cuya masa principal está hecha de simbioses). La utilización de los alimentos elaborados tiene como consecuencia el establecimiento de intercambios alimenticios individuales o *trofalaxia*.

En el presente capítulo solo se tomarán en consideración los alimentos crudos.

LA CELULOSA, ALIMENTO ENERGÉTICO FUNDAMENTAL

La *celulosa* es universalmente utilizada por las termitas como fuente de energía. Estas la toman de la madera sana o alterada o de alguna otra materia que la contenga.

La madera, por su alto contenido de celulosa, es el alimento predilecto de un gran número de termitas, pero constituye una digestión difícil por dos razones: en primer lugar, porque la degradación de la celulosa exige un arsenal poderoso de enzimas y, en segundo lugar, porque una fracción importante de la celulosa de la madera está ligada a una sustancia muy resistente a las enzimas, la *lignina*.

Asimismo, la madera solo tiene un valor alimenticio para los organismos vivos que están provistos de un complejo surtido de enzimas. Las bacterias y los hongos se encuentran dentro de los xilófagos más eficaces. Los animales capaces de digerir la madera por sus propios medios son relativamente escasos: moluscos lignívoros, larvas de ceramicidas y algunos otros escarabajos.

Muchos animales utilizan la celulosa con la ayuda de organismos microscópicos que están especializados en su degradación. Una asociación con beneficios recíprocos, una *simbiosis*, se da entre el animal superior y la bacteria u hongo.

Los mamíferos hervíboros (rumiantes, perisodáctilos, lagomorfos y hiracoides) poseen un tubo digestivo, en cuyo recorrido se interpone una bolsa largo donde los alimentos se acumulan y experimentan una estasis (*cámara de fermentación*). Las bacterias anaerobias someten a las diversas formas de celulosa a su acción fermentaria y cuyos

últimos productos son los ácidos grasos, el hidrógeno, agua, CO₂. Asimismo, los metabolitos energéticos que utiliza el animal-anfitrión son sobre todo sales de los ácidos grasos.

En las termitas, las bolsas de fermentación están situadas en el trayecto del intestino posterior y la degradación de la celulosa se lleva a cabo aquí ya sea por parte de bacterias o de zooflagelados. Las Macrotermitinae utilizan un medio indirecto en el que pre-digieren la celulosa de la madera, fuera de ellos mismos, gracias al micelio de los hongos superiores.

Hoy en día, reconocemos que la capacidad de las termitas para degradar la celulosa por ellas mismas es más grande de lo que suponíamos. De hecho, se asevera que algunas de ellas poseen la totalidad de enzimas que transforman la molécula en celulosa. La dificultad, en el caso de termitas con simbiosis, es precisar la parte que va realmente al insecto en la digestión de la madera. En realidad, en todas las termitas la simbiosis no tiene el carácter obligatorio o imperativo que se le atribuye hasta hace pocos años.

En el estado actual de nuestros conocimientos, podemos dividir al conjunto de isópteros en cuatro categorías.

En primer lugar tenemos a las termitas que, por error o con razón, son llamadas inferiores (Mastotermitidae, Termopsidae, Kalotermitidae, Rhinotermitidae) y cuya panza contiene una población muy importante de zooflagelados simbióticos que pertenecen a especies muy variadas.

En segundo lugar están las Macrotermitinae asociadas a los hongos lignívoros (Basidiomicetos agaricales) que viven sobre las "ruedas" edificadas por las obreras.

En tercer lugar están las termitas con bacterias celulolíticas confinadas en las cámaras de fermentación. Este parece ser el caso de las Termitinae.

En cuarto lugar están las termitas que digieren la celulosa por sus propios medios, las cuales parecen ser diversas Nasutitermitinae.

Por otro lado, no sabemos nada de los medios que utilizan las Apicotermitinae para degradar la celulosa.

En el presente capítulo dejaremos de lado los estudios de la simbiosis para estudiar solamente los alimentos extraídos por las termitas en el medio exterior.

LA MADERA SANA

La madera sana es consumida por numerosas especies para las cuales es suficiente. La mayoría de Kalotermitidae solo comen madera sana, seco o poco húmeda: *Kalotermes flavicollis* y la mayoría, por no decir todos, los *Crystotermes* y *Neotermes* son un buen ejemplo de ello.

Las preferencias que marcan a las termitas como estrictamente xilófagos con respecto a ciertas maderas han sido objeto de numerosos estudios, aunque en su mayoría no son de gran interés, tal vez porque intervienen el contenido de agua en la madera o la atmósfera ambiental, la elección variada o incluso otros factores externos. La *xilofagia polífaga* es la más extendida. Las *Reticulitermes* europeas consumen casi todas de

preferencia las maderas blandas antes que la madera dura, pero se alimentan bastante de roble (sano o alterado), castaño, álamo, higuero, algarrobo negro, vid, etc.

El apetito de *Reticulitermes virginicus* y de *Coptotermes formosanus* de diversas especies de árboles fue probado por Mannesmann (1972). Este investigador expresó los resultados por el porcentaje de madera consumida (plaquetas), por 5 lotes de composición comparable, al cabo de 28 días con una temperatura de 26° C y con una humedad relativa de 90 p. 100.

Especies	<i>Cop. lacteus</i>		<i>R. virginicus</i>	
	p. 100 de madera consumida	p. 100 de supervivientes	p. 100 de madera consumida	p. 100 de supervivientes
<i>Abies concolor</i>	7,82	60	29,04	100
<i>Acer rubrum</i>	9,11	25	20,27	70
<i>Pinus lambertiana</i>	12,48	55	36,66	100
<i>Betula alleghaniensis</i>	7,02	63	15,97	94
<i>Celtis laevigata</i>	13,44	70	34,08	100
<i>Acer saccharinum</i>	8,90	60	11,80	60
<i>Pinus ponderosa</i>	8,77	70	33,47	100
<i>Quercus alba</i>	6,61	50	4,97	0
<i>Fagus grandifolia</i>	5,93	50	11,95	57
<i>Picea rubens</i>	1,35	20	1,86	0

Una primera observación: ninguna de las maderas ofrecidas le conviene a *Coptotermes lacteus*, especie australiana y gran consumidora de los árboles de eucalipto. La segunda observación es que dos de las especies son mortales para *R. virginicus*: *Quercus alba* y *Picea rubens*. En las *Coptotermes* alimentadas con esta última especie, el número de zooflagelos se redujo a la mitad y en *R. virginicus* desaparecieron durante 24 a 25 días.

Se presume que estas maderas contienen una sustancia tóxica para los zooflagelos y para la termita misma.

Numerosas especies han sido tomadas como atacantes de plantas vivas como la rosa, crisantemo, geranio, árboles jóvenes de té, café, árboles de vivero, de azúcar, cereales, de algodón, cacahuate, coco, yute, guisante, col, uva, etc. Hemos podido encontrar en abundancia a *Ancistrotermes* devorando las raíces de árboles jóvenes de vivero en la Baja Costa de Marfil, así como también se puede encontrar con frecuencia a *Reticulitermes santonensis* cavando en los tallos de plantas vivas. En la India, Sankaran (1962) cita como principales devoradores de la caña de azúcar a *Coptotermes heimi*, *Microtermes obesi*, *Odontotermes obesus*, *O. assmuthi*, *O. taprobanes*, *Trinervitermes heimi*, *T. biformis*. *Microtermes obesi* ataca al trigo, al maíz, a la col y a la coliflor. A menudo no se establece la distinción entre las partes vivas y las partes muertas del vegetal, pero es cierto que esto no es fácil de hacer. Asimismo, hemos visto en Charente y en Dordogne viñas viejas socavadas por *Reticulitermes lucifugus*. Estas termitas aprovechan la madera muerta pero también atacan las partes aún vivas que se localizan sobre todo al límite de los dos. Lo mismo hemos observado en *Neotermes aburiensis* en Costa de Marfil, la cual aprovecha

casi exclusivamente los cacaos semi muertos. Asimismo, la forma en que *Neotermes militaris* y *Glyptotermes dilatatus* atacan el tronco y las ramas del árbol de té (Fernando, 1962; Das, 1962) en Ceilán hace recordar al comportamiento de *Kaloterme flavicollis* y aún más al de *Reticulitermes lucifugus* con la vid.

LA MADERA PODRIDA

Hay termitas que solo viven en bosques húmedos y relativamente podridos como *Zootermopsis angusticollis* y las Kalotermitidae que habitan los bosques lluviosos de las regiones ecuatoriales. La madera de la cual se alimentan no ha sido objeto de ningún análisis químico y no se sabe si albergan micelios que las hayan modificado. Por otra parte, se ha destacado la preferencia que manifiestan algunas especies por la madera atacada por hongos y las publicaciones que tratan las relaciones que existen entre las termitas y los hongos son numerosas.

Hemos de recordar que los hongos lignívoros (basidiomicetos, poliporales y agaricinales) demuelen las moléculas de celulosa y de lignina. Las termitas consumen las celulosas con moléculas cortas liberadas por las enzimas del hongo y que aún no han sido utilizadas por este. El micelio del hongo, íntimamente ligado a la madera, también es consumido por el insecto.

Según nuestra experiencia personal, las termitas "inferiores" con sus zooflagelados simbióticos y las termitas con bacterias son capaces de alimentarse exclusivamente de madera sana. Las granjas controladas en laboratorio así lo prueban, pero siempre hay casos especiales en las especies. Por otro lado, es probable que algunos isópteros tengan necesidades particulares de vitaminas por factores de crecimiento y las cuales encuentran en los hongos.

Si la madera podrida, es decir, invadida por un micelio rompedor de moléculas de celulosa y lignina, tiene un valor alimenticia reducido en cuestión de energía (glúcidos), es posible que este se vea aumentado en cuestión de nitrógeno por la presencia del micelio.

Las termitas utilizan una gran proporción de la madera que ingieren y así lo evidencia la tabla que se muestra a continuación (establecida según los datos de Noirot y Noirot-Timothée, 1969, y Seifert y Becker, 1965).

Materia digerida	COEFICIENTE DE UTILIZACIÓN (P. 100) POR			
	<i>Kaloterme flavicollis</i>	<i>Heterotermes indicola</i>	<i>Reticulitermes santonensis</i>	<i>Nasutitermes ephratae</i>
Madera	54-64	62-69	86-93	75-85
Celulosa	74-91	78-89	96-99	91-97
Lignina	2-26	14-40	70-83	42-52

El récord de utilización de madera se lo llevan las Macrotermitinae, consumidoras de ruedas con hongos, cuyos excrementos fluidos contienen prácticamente restos vegetales.

LA ATRACCIÓN QUE LA MADERA INFESTADA DE HONGOS TIENE SOBRE LAS TERMITAS

Hendee (1933 *a*, 1933 *b*, 1934 *b*) fue la primera en estudiar las relaciones alimenticias entre las termitas y los hongos. Sus observaciones han aportado conocimientos sobre *Kaloterms minor*, *Zootermopsis angusticollis* y *Reticulitermes hesperus*. Esta investigadora extrajo de la madera consumida por estas especies numerosos hongos, de los cuales los más frecuentes (*Penicillium* y *Trichoderma*) no eran verdaderos lignívoros. Además, las termitas diseminan los hongos por medio de las esporas que portan.

Las maderas podridas atraen a algunas especies de termitas incluso más que la madera sana, algunos ejemplos son *Reticulitermes virginicus*, *R. flavipes* (trabajo de Esenther et coll., 1961). Los hongos obtenidos por cultivo a partir de la madera podrida atractiva son *Lentinus lepideus*, *Lenzites trabea*, *Polyporus versicolor*, *Polyporus gilvus*, *Poria monticola*, *Aspergillum sp.*, *Penicillium sp.* y *Spicaria*. Las *Reticulitermes* colocadas en presencia de bloques de maderas infestadas por uno solo de estos 8 hongos, 2 minutos después del inicio del experimento, fueron en su mayoría al bloque con *Lenzites trabea*. Los extractos de este políporo obtenidos mediante la mezcla de benceno-éter, incluso muy diluido, proporcionan los mismos resultados positivos: así, 1 gr de madera seca en 6 litros de agua da una solución atractiva.

Los análisis de mayor acceso, realizados por Watanabe y Casida (1963) sobre los extractos de *Lenzites trabea*, mostraron la complejidad extrema de estas sustancias. Asimismo, los alcoholes y otros son atractivos, al punto que no es posible designar uno donde la acción será de verdad específica. Falta incorporar nuevos experimentos al respecto.

Otras investigaciones sobre la misma *Lenzites trabea* (Esenther y Cappel, 1964) dieron resultados más matizados que destacan que todas las termitas no responden de la misma manera al estímulo químico. Los experimentos, tal y como fueron llevados a cabo, no permiten apreciar la normalidad del comportamiento de las termitas.

La madera infectada de *Ganoderma*, según Kovoov (1966), sería tóxica para *Microcerotermes edentatus*, pero deja de serlo después del tratamiento con la mezcla de etanol-benzina y las termitas lo consumen sin incomodidad. La madera infestada de hongos impulsa el apetito de las termitas: 100 *Microcerotermes* consumen diariamente 2,6 a 2,7 mg de madera sana y de 3,2 a 3,9 mg de madera infiltrada por micelo (hay excepciones). Al parecer, el excedente consumido supera la pérdida en sustancias energéticas que el hongo provoca en la madera. La tabla a continuación muestra las modificaciones aportadas por la acción del hongo en la composición de la madera.

ANÁLISIS DE SERRÍN DE ÁLAMO SANO
Y DEGRADADO POR HONGOS

Dosificaciones efectuadas	Series			
	Muestra <i>Populus virginiana</i>	G	Tr ₁	Tr ₂
1. Pérdida de masa		34,8	56,6	27,6
2. Extracto alcohol-benceno	1,5	2,8	7,1	5,6
3. Pentosanos	16,7	10,4	4,5	9,9
4. Celulosa	61,0	33,9	14,4	34,5
5. Grupos O - CH ₃ totales	5,8	3,4	2,85	4,3
6. Lignina	24,6	16,0	14,0	19,8
7. Grupo O - CH ₃ de la lignina	5,0	2,8	2,3	3,5
8. Material mineral	0,6	0,95	0,5	0,3

G = madera degradada por *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat.

Tr₁ y Tr₂ = madera degradada por *Trametes trabea* (Pers.) Bres.

Los resultados están expresados en por ciento de serrín inicial no extraído y secado a 105° C. Los porcentajes de celulosa se obtuvieron por diferencia a partir de los resultados de los dosajes de holocelulosa y de sus otros constituyentes aparte de la celulosa (según J. KOVOOR, 1966).

Las *Microcerotermes edentatus* se alimentan de igual forma, ya que la madera que consumen es sana o atacada por hongos. La importancia de los resultados presentados por Kovoov es mostrar que la *Microcerotermes* es capaz de digerir la celulosa y la lignina. Sin embargo, la interrogante permanece en saber qué partes del proceso corresponden a las enzimas producidas por la termitas y qué partes a las bacterias simbióticas.

Allen y sus colaboradores midieron la atracción mediante el conteo de los individuos que se dirigieron a un pequeño tallo de celulosa impregnado con el extracto a probar (extracto de *Lenzites trabea*). Positivos: *Incisitermes immigrans*, *Reticulitermes speratus*, *R. flavipes*, *R. tibialis*, *Coptotermes vastator*, *C. formosanus*. Negativos: *Glyptotermes satsumensis*.

Según Smythe y sus colaboradores (1967), *Reticulitermes hesperus* y *Zootermopsis angusticollis* no reaccionan de manera significativa a algún extracto fúngico (22 especies de hongos lignívoros). Las respuestas de las otras termitas *Reticulitermes flavipes* y *R. virginicus* varían según las condiciones exteriores: las temperaturas elevadas aumentan la atracción y una luz intensa la disminuye. Es así que la intervención simultánea de diversos parámetros hace que la interpretación de los fenómenos permanezca incierta.

Al parecer, en general, las termitas se sienten atraídas (en grados variados) por la mayoría de hongos lignívoros.

Ruyooka (1979 a) reporta que la madera de *Eucalyptus*, infestada por hongos lignívoros y a una temperatura de 105° C, es donde las *Nasutitermes exitiosus* comen más. Sin embargo, el autor no explica la razón de este hecho. En otra publicación, Ruyooka (1979 b) muestra que esta termita se siente particularmente atraída por la madera de *Eucalyptus regnans* con el micelio de *Fomes lividus* (un basidiomiceto).

RELACIONES ALIMENTICIAS DE LAS TERMITAS CON LOS HONGOS

Hendee (1934 a, 1935) constata que la ingestión de hongos es indispensable para *Zootermopsis angusticollis* y que el crecimiento y resistencia de las termitas son mejores cuando se alimentan de madera de pino (pino de Monterrey o pino de Oregón) llena de hongos que cuando se alimentan de madera sana o papel filtro (este último no asegura una supervivencia larga para las termitas cuando es el único alimento del que disponen).

En su investigación, Becker y sus colaboradores estudiaron la acción que el micelio de la madera "podrida" ejerce sobre las termitas. Aquí presentamos los puntos principales de sus resultados: las termitas alimentadas con madera y hongos vivirían más tiempo que aquellas que solo se alimentan de madera. Los experimentos no son muy convincentes, ya que colocan a los sujetos en números muy reducidos y en condiciones muy diferentes de las de un medio natural (Becker y Kerner, 1964), (⁷).

Según Lenz y Becker (1975), el consumo de madera atacada por diversos hongos de podredumbre parda (*Lenzites*, *Coniophora*, *Poria*, *Merulius*) no cambiaría el número de soldados y de larvas de *Heterotermes indicola*, pero sí incrementaría el de neoténicos (para evaluar la importancia de este hecho, sería necesario conocer la composición exacta del grupo y las causas determinantes de la formación de neoténicos: la ausencia o insuficiencia de la inhibición que provocan reproductoras funcionales del grupo).

Coptotermes lacteus marca una gran preferencia por la madera de *Eucalyptus regnans* invadido por el micelio *Gloeophyllum (Lenzites) trabeum* (Lenz, Ruyooka y Howick, 1980).

El olor despedido por la madera donde vegetan los micelios de *Merulius lacrimans*, *Lenzites trabea*, *Poria monticola*, *Coniophora puteana*, todos verdaderos lignívoros, estimula la actividad de crecimiento y la ingestión de madera en *Heterotermes indicola*. El consumo de oxígeno de *Reticulitermes flavipes* juntos aumenta en aproximadamente 50 p. 100 por el olor de *Merulius* (Becker y Lenz, 1972).

⁷ RIBALDI (1956) sostuvo que el hongo *Actinomucor corymbosus* encontrado en un nido de *Reticulitermes lucifugus*, alrededor de Perugia (Italia, sería una fuente indispensable de vitaminas y proteínas para el insecto, sobre todo para las larvas jóvenes. Esta afirmación, en desacuerdo con lo que sabemos de *R. lucifugus*, no pudo ser aceptada tal cual.

KURIR (1963), en Austria, creyó hallar a *Termitomyces* en una madera podrida y atacada por *Reticulitermes flavipes* (afirmación por verificar). Las larvas de estas termitas habrían estado comiendo pequeñas formaciones esféricas (¿grupos de filamentos conidióforos?) que aparecían en la red micelio del hongo, cuya atribución al género *Termitomyces* no tiene fundamento.

El comportamiento de *Reticulitermes flavipes*, habiendo consumido madera de pino (*Pinus ponderosa*) invadido por el micelio *Gloeophyllum ponderosa*, presenta anomalías concernientes sobre todo a las pistas marcadas por la feromona esternal (Amburgey y Smythe, 1977).

El hongo podría ser beneficioso para las termitas si se destruyen ciertas sustancias tóxicas contenidas en la madera. Por ejemplo, Williams (1965) estableció que el pino de Honduras, *Pinus caribaea*, atrae a *Coptotermes niger* pero que su trementina y su resina tenían sobre esta termita un efecto tóxico. Las colonias solo se desarrollan en maderas atacadas por el hongo basidiomiceto *Lentinus pallidus*, poliporal laminado, que destruye las sustancias tóxicas de la madera para *Coptotermes*. La termita se nutre de la celulosa que el hongo no ha destruido.

Por otra parte, el olor que emana *Lentinus lepideus* tiene el efecto contrario en *Heterotermes* y *Reticulitermes*, ya que las inhibe, mientras que este olor estimula a *Coptotermes*.

Todos los criadores de termitas saben que el desarrollo de mohos (*Aspergillus*, *Myrothecium*) en la madera como alimento sería el fin de las termitas. Lenz (1969) descubrió en el moho la existencia de toxinas muy activas y mortales para *Heterotermes indicola* y *Coptotermes amanti*.

Por otro lado, y esto supera en importancia a lo que precede, poseemos la prueba (obtenida mediante un gran número de observaciones con control microscópico) de que las *Kaloterms*, *Neoterms*, *Reticulitermes* viven con normalidad alimentándose de madera sana, sin la presencia de ningún hongo. Este hecho es aún más significativo que el hecho de que las termitas que son provadas de sus zooflagelados simbióticos mueren al cabo de pocos días.

ALIMENTOS DIVERSOS

Excrementos de herbívoros. - Los excrementos de equinos y elefantes, así como el estiércol rico en celulosa de los bovinos son consumidos en gran cantidad por varias especies de termitas y es posible que por casi todas. Se les ha divisado consumiendo estos excrementos a *Mastotermes darwiniensis*, *Amitermes* y géneros vecinos, *Schedorhinotermes*, *Heterotermes*, *Microcerotermes*, *Nasutitermes*, *Tumulitermes*. Esta lista, quizá completa, debería enumerar a la mayoría de géneros.

Sin embargo, los mayores utilizadores de los excrementos de herbívoros son las Macrotermitinae del género *Odontotermes* (véase el tomo II, capítulo *Comportamiento alimenticio*).

Humus. - Este término, que designa a la parte superficial del suelo en la que se descomponen las materias vegetales, no tiene una composición fija. Se le debe considerar como un complejo donde la madera y la celulosa se encuentran bajo diversos estados de degradación. El humus, medio en el que viven en grandes cantidades las bacterias, hongos y protozoarios, cubre en gran medida las necesidades alimenticias de las termitas tanto con

cantidad como en calidad. De hecho, sería muy interesante saber cómo es que el insecto trata los complejos arcilla-húmico característicos del humus.

Los verdaderos humívoros viven necesariamente en los bosques y se cuentan por sobre todo entre los Apicotermitinae. También es posible que las Apicotermitinae, particularmente las *Apicotermes* y las Apicotermitinae sin soldados, también consuman madera podrida. En Gabón, conservamos vivas durante varias semanas a *Apicotermes lamani* y se les alimentó exclusivamente con humus, pero encontramos también varias veces a "*Anoplotermes*" en las raíces podridas.

A menudo se coloca a diversas Termitinae entre los humívoros: *Cubitermes*, *Termes*, *Capritermes* (*s. l.*), *Armitermes*, etc., varias de las cuales habitan en la sabana y se alimentan de madera e ingieren tierra, por lo que son más geófagos que humívoros. La alimentación de estas termitas no ha sido objeto de ningún estudio contundente, de modo que lo que decimos no está confirmado. Las *Cubitermes* que habitan las savanas muy secas de Senegal y de Alto Volta son consideradas como humívoras (Roy-Noel, 1972), debido a que en estas regiones, que son muy largas y severas en la estación seca, la capa de humus es prácticamente nula. Las termitas *Termes* no son humívoras, pero sí lignívoras que van hacia maderas alteradas y podridas. Lo mismo se aplica para *Pericapritermes*.

La dieta de las llamadas termitas humívoras aún es un sujeto de estudio no investigado.

El "forraje". - Calificamos como recolectoras de forraje a las termitas cuyas obreras que, fuera y lejos del nido, recolectan rastrojos de hierba y tallos de plantas herbáceas que seccionan en tramos cortos. Estas obreras los ingieren en el lugar o a menudo los llevan al nido, donde los almacenan en los "graneros" según su termitero unitario o policálico. A esta categoría pertenecen diversos Hodotermitidae, pero las mejor estudiadas son *Hodotermes mossambicus* (África del Sur), las *Trinervitermes* de toda África y *Drepanotermes perniger* (de Australia). Estas especies trabajan de noche, pero cuando el cielo está cubierta y el ambiente es húmedo, incluso sale a recolectar en pleno día. El caso de *Bellicositermes* está expuesto en el capítulo dedicado a su asociación con los hongos.

Las hojas. - Las *Macrotermes sensu stricto* son cortadoras de hojas. Al aire libre y en medio de la noche, estas termitas cortan pequeños discos en las hojas muertas o verdes. Estas redondelas o confeti sirven para la fabricación de ruedas de hongos (véase más adelante los capítulos de *Simbiosis fúngica* y *Comportamiento alimenticio*).

Materiales alimenticios almacenado, papel y textiles. - Todo material que contenga celulosa tiene un valor alimenticio para las primeras termitas que la reconozcan como tal. Hemos visto almacenes de cacahuates arrasados por *Bellicositermes*, sacos de arroz abiertos y comidos por las mismas, papel y hasta cartón de todos los tamaños son atacados intensamente por las termitas (con la excepción no verificada de las humívoras). Asimismo, los tejidos de algodón se cuentan entre las sustancias alimenticias preferidas de las termitas.

CANIBALISMO, NECROFAGIA Y OVOFAGIA

Puede parecer singular que en insectos, cuyo régimen alimenticio está basado siempre en la celulosa, pueda darse el canibalismo y la necrofagia. De hecho, su apetito por sus congéneres se manifiesta en las circunstancias mencionadas a continuación.

Toda termita, luego de su muerte, es devorada por sus congéneres. En toda colonia y todo criadero en donde se encuentre cadáveres indudablemente está en declive y sería difícil retornarles la salud. Las sociedades atacadas por una bacilosis que pone de color rosa a los sujetos enfermos generalmente están condenadas a extinguirse al poco tiempo, ya que en estas sociedad se deja de practicar la necrofagia y el servicio de red deja de estar asegurado. Esta es la consecuencia de un desorden social que anuncia el fin próximo de dicha sociedad.

Las reinas enfermas tampoco escapan de los caníbales. En menos de 24 horas, un criadero de *Bellicositermes subhyalinus* con más de 3000 obreras hizo desaparecer el cadáver de su reina que medía de 45-50 mm.

Los individuos heridos y que presentan una herida por donde fluye o fluyó sangre son inmediatamente sacrificados y devorados. Por esta razón, los sujetos que tuvieron una operación quirúrgica corren el riesgo de ser asesinados a la brevedad. Estas termitas no pueden reintegrar su nido de origen hasta que la sangre seca no despierte la agresividad de sus congéneres. La voracidad de las termitas es tal que incluso consumen las cápsulas cefálicas de los soldados (no siempre) y solo se encuentran las mandíbulas en los criaderos o termiteros explorados con ahínco.

El canibalismo también se manifiesta en algunos géneros con respecto a las reproductoras neoténicas suplementarios. Las Kalotermitidae solo conservan una pareja y todas las demás reproductoras neoténicas son asesinadas y devoradas a la brevedad. Por el contrario, estas mismas Kalotermitinae toleran en su nido a los alados que no participaron de la migración y descansaron en el termitero natal, donde permanecen varios meses y, finalmente debilitados, son dados muerte y devorados (véase Grassé y Bonneville, 1935).

Las Termitidae asesinan y comen a los alados que se quedan en el nido en lugar de participar de la migración. Sin embargo, si el termitero se queda solo, entonces es posible que adopte como reproductoras a algunos de estos rezagados.

También está el caso extraño y no muy conocido de las termitas australianas *Amitermes laurensis*, *A. meridionalis* y *Tumulitermes pastinator*, Hill, 1915 (= *Eutermes tyriei* Mjoberg, 1920). Mjoberg (1920) reporta que las cámaras superiores de los grandes nidos que construyen estas termitas sirven de cementerios. "Las galerías situadas en las cercanías del pico del nido estaban llenas de cadáveres secos de termitas. He abierto cientos y cientos de nidos sin encontrar cadáveres en otras partes".

Las razones para esta disposición son fácilmente comprensibles. En un nido tan densamente poblado y donde cada habitante tiene una vida muy corta, los decesos deben ser bastante frecuentes. Es de máxima importancia mantener las mejores condiciones sanitarias posibles para prevenir o frenar las enfermedades. Las termitas en cuestión aparentemente encontraron que la mejor manera de desinfectar los cuerpos era exponerlos en las galerías superiores del nido, expuestos al sol y al calor para que sequen más rápido.

En las partes inferiores hay otras galerías llenas de materiales polvorientos que consisten sobre todo de fragmentos de cadáveres secos y aplastados (Mjoberg, 1920, pág.

121-122). Mjoberg supone que los fragmentos cortados y masticados sirven de alimento para las larvas de las termitas.

Estos cementerios, que hasta ahora no se han encontrado en otras termitas, merecen ser objeto de un cuidadoso estudio. Se podría decir que en cierta forma normalizan la necrofagia. El canibalismo se desarrolla considerablemente en los criaderos de *Zootermopsis angusticollis* que se alimentan de celulosa pura y así este insecto supera su carencia de esta proteína (Cook y Scott, 1933).

Por otro lado, la ovofagia es una práctica común entre los isópteros. Podemos considerarla como una práctica constante por parte de la hembra fundadora al momento de la primera puesta (véase tomo II), pero también sucede lo mismo con las obreras de Termitidae, constructores de grandes nidos muy poblados (véase tomo III, *Comportamiento*).

Vieau y Lebrun (1981) no observaron ovofagia en los criaderos de *Kaloterme flavicollis*, donde la reina recibe un suplemento de hormona juvenil.

En los isópteros, la hembra funcional no elabora las dos categorías de huevos conocidas como germinativas y alimenticias (caso de las hormigas attíinae). De hecho, todos los huevos para ser idénticos.

LOS ALIMENTOS NITROGENADOS Y SU ORIGEN. LA FIJACIÓN DEL NITRÓGENO ATMOSFÉRICO

La termita tiene las mismas necesidades de nitrógeno que los demás animales. En apariencia, solo disponen de las proteínas de la madera o el humus para cubrir esta necesidad, pero estas se encuentran en tan poca cantidad en la primera que hay que preguntarse si pueden ser suficientes para el mantenimiento y crecimiento de la termita.

La duda fue reforzada por las conclusiones a las que llegó Cleveland (1925) luego de sus investigaciones: el biólogo americano llevó a cabo criaderos de larga duración de *Reticulitermes* sp. y de *Zootermopsis* sp. y les dio como único alimento celulosa presuntamente pura.

La célula que se les sirvió a las termitas tenía dos orígenes. Uno era bajo la forma de papel filtro Whatman n° 43 (tratado con los ácidos clorídrico y fluorídrico, luego con éter e incinerado, por lo que este papel da 0,0006 p. 100 de cenizas). La otra forma, denominada "lignocelulosa" por Cleveland, se obtuvo a partir del serrín de la madera de un pino norteamericano (western yellow pine: *Pinus ponderosa*). Este serrín tamizado (50 agujeros por centímetro cuadrado) fue tratado con alcohol y benceno y hervido en un "condensador de reflujo". Luego fue tratado con una solución de ácido clorídrico a 5 p. 100 y luego unido a 5 p. 100. El material obtenido de esta manera contiene lignina y celulosa puras, con un rastro de manosa. Cleveland considera que la lignina no tiene un valor alimenticio

(⁸). Los resultados obtenidos con el papel filtro y los resultados con la madera de pino son totalmente comparables.

En los criaderos con celulosa muy pura, al cabo de 18 meses "the termites appear perfectly normal in every ways. Thousands of eggs have been laid during the past week and several forms have been produced. In some cellulose-fed artificial colonies contained ten adult individuals in the beginning more than two hundred half-grown individuals are now present. Thus, the weight of these colonies has increased more than forty times on a diet of cellulose", (pág. 293, 1925 a).

Este resultado es paradójico. ¿De dónde viene el nitrógeno y los otros elementos que las termitas, como todo animal, necesitan?

Cleveland esboza una respuesta. Este investigador realizó varios experimentos para determinar si el nitrógeno atmosférico es fijo o no. En un recinto bajo temperatura constante, se registran los cambios de presión en el aire y se constata que la presión disminuye en el recinto. Esto indica, escribe Cleveland, que el nitrógeno está fijo, pero que los análisis del aire en los tubos donde las presiones negativas se desarrollaron solo muestran cambios muy débiles o nulos del porcentaje de nitrógeno.

Cook y Scott (1934) revocaron la duda de la posibilidad que tendrían las termitas de sobrevivir si se alimentan de celulosa pura. Sus sujetos de estudio, alimentados únicamente con esta sustancia proveniente del algodón mercerizado, perdieron peso, periclitán y mueren al cabo de un tiempo variable. Asimismo, no pueden conformarse con la hemicelulosa (agar), ya que les son necesarios los glúcidos, proteínas, sales y vitaminas A, B, D y G.

Leach y Granovsky (1938) propusieron una explicación para la larga supervivencia de termitas con un régimen alimenticio exclusivamente celulósico. Los uratos y otros productos nitrogenados y excretados por los tubos de Malpighi serían utilizados como alimentos para los microorganismos del intestino posterior, los cuales se absorben con el alimento proctodeal y se digieren. Esta hipótesis no está confirmada, pero aún así solo permite explicar el mantenimiento de un cierto peso y no el crecimiento.

Hungate (1941, 1943) estudió durante largo tiempo el origen del nitrógeno utilizado por las termitas. A partir de sus numerosas dosificaciones, Hungate resaltó que la madera consumida por las termitas contiene suficientes proteínas para cubrir sus necesidades y asegurar su reproducción. Aquí presentamos algunas cifras que conciernen a un criadero de *Zootermopsis nevadensis* seguido durante 5 años:

	<i>Inicio</i>	<i>Fin</i>
Peso de la madera	37,74 g	23,45 g
Peso del suelo	13,72 g	13,90 g
Peso de las termitas	0,045 g	2,587 g
Peso de los excrementos		16,0 g

⁸ Las termitas alimentadas exclusivamente con lignina no viven más tiempo que aquellas que son sometidas a un amarillo total (Cleveland, 1925). Sería interesante retomar y precisar el experimento de CLEVELAND.

CONTENIDOS EN N

Madera	1,717 g	1,348 g
Suelo	1,228 g	0,956 g
Termitas	0,0028 g	0,410 g

La pérdida de suelo en nitrógeno puede explicarse por la utilización de este cuerpo por los hongos.

En un criadero, Hungate estableció los porcentajes de nitrógeno en las diferentes fracciones de madera:

Madera de origen	23,45 g
Madera que permanece sana al fin del criadero	13,90 g
Madera ligeramente invadida por hongos	2,587 g
Madera bastante invadida	16,0 g

El hongo aumenta considerablemente el contenido de nitrógeno. Hungate afirma que el hongo toma su nitrógeno del suelo (the nitrogen in the soil is transported into the wood, 1943, pág. 3). Las *Zootermopsis* comen las partes de la madera que tienen una mayor cantidad de nitrógeno.

En su investigación, Hongrois Toth (1949) se decidió a resolver este difícil problema. Así, introdujo en un líquido fisiológico apropiado las trituraciones de *Kaloterme flavicollis* y midió las cantidades de nitrógeno al principio y al cabo de 24 horas.

Presentamos a continuación una tabla que resume sus resultados:

Materiales: 10 piezas/cm ³	Cantidad de nitrógeno medido en mg		Cantidad de nitrógeno fijado en 24 horas	
	Al principio	Al cabo de 24 horas	mg	p. 100
Intestino posterior	0,100	0,198	0,098	13
Cabeza	0,112	0,113	0,001	0
Tórax	0,431	0,713	0,282	37
Abdomen	0,490	0,866	0,376	50
Total	1,113	1,890	0,757	100

Los resultados de esta tabla son sorprendentes. El tórax que no contiene ni bacterias ni protozoarios permite una importante fijación del nitrógeno y no se conocía ningún ejido animal capaz de fijar el nitrógeno atmosférico.

En una nota posterior, Toth (1949) anunció otros resultados positivos. Toth pobló un medio teóricamente privado de nitrógeno (medio de Bortel), con una sustancia inoculada

extraída directamente de la termita o de un medio sólido con agar y solo tiene éxito si se utilizan poblaciones bacterianas mixtas. Así, se multiplican en el medio privado de nitrógeno y al cabo de 5 veces la población continúa aumentando.

Según Ergene (1949), tales resultados implican una fijación del nitrógeno por las bacterias. Entre las bacterias fijadoras, agregamos una nueva especie de *Bacterium* a la lista, la bacteria *B. breve aerophyllum*. Sin embargo, los trabajos de este autor son tan vagos que levantan sospechas: no se sabe de qué bacterias se tratan, no hay datos numéricos, etc.

Las medidas efectuadas por Hungate muestran que el balance de nitrógeno maderatermitas excluye toda fijación del nitrógeno atmosférico. No obstante, si la madera es muy pobre en nitrógeno, entonces las termitas no tendrán suficiente. Por ejemplo, *Zootermopsis nevadensis* es incapaz de desarrollarse en una madera sana que solo contiene 0,03 a 0,06 p. 100 de nitrógeno (Claveland, 1941). El nitrógeno de la madera y los micelios que crecen ahí son, al parecer, la fuente utilizada para el mantenimiento, crecimiento y reproducción de las termitas. El nitrógeno tomado por el insecto es utilizado en un 50 p. 100 en las síntesis protéicas.

Si en 1943 se concluía que las termitas no poseían la facultad de fijar el nitrógeno atmosférico, hoy en día (1981) ya no es así porque varios autores han aportado hechos que parecen demostrar la realidad del fenómeno.

En julio de 1973, Bennemann realizó el experimento que se detalla a continuación. Alimentó a larvas de *Kaloterms minor* con celulosa pura (papel filtro) y dicha cría tuvo lugar en un frasco plano.

La prueba de la fijación del nitrógeno es indirecta. Esta se realiza mediante la reducción del acetileno C_2H_2 como análogo del nitrógeno y se reduce este gas en C_2H_4 , etileno, por la nitrogenasa (técnica de Hardy et al., 1968). La catálisis de C_2H_2 en C_2H_4 es conocida solo en los sistemas biológicos capaces de fijar el nitrógeno.

Se hizo llegar acetileno a los frascos en una cantidad tal que constituía 16,5 p. 100 de la atmósfera ambiental.

Luego, 150 minutos después de la introducción del gas, se medía la cantidad de etileno formado por medio de cromatografía en fase gaseosa.

Aquí se presentan algunas cifras:

	Peso	Atmósfera	Etileno producido (nmol)	Nitrógeno estimado fijado por mes y por gramo de termita (en μg)
Larvas	0,692	Aire	46	139
Larvas	1,027	Aire	108	212

Los soldados y las reproductoras fijan muy poco o casi nada el nitrógeno.

La cantidad de nitrógeno fijado por mes y por gramo de termita (material húmedo) varía entre 24 y 566 μg .

Debido a que todos los organismos fijadores de nitrógeno conocidos son bacterias, es lógico que se investigue si en las termitas hay alguna bacteria (entre las bacterias intestinales) capaz de fijar el nitrógeno atmosférico.

Breznal et al. (agosto de 1973) aceptaron la exactitud de los trabajos de Cleveland y de Toth (1940, 1950) y retomaron el estudio de la fijación del nitrógeno por parte de la termita. Utilizaron la misma técnica que Bennemann y llegaron a conclusiones parecidas, casi idénticas, luego de operar en *Coptotermes formosanus*.

Si los discos de papel filtro otorgados a las termitas contienen un antibiótico antibacterial, no se produce la reducción del acetileno, por lo que es necesario atribuirlo a las bacterias nitrificantes presentes en el tubo digestivo de *Coptotermes*. Breznal et al. observaron que la desaparición de la flora intestinal bacterial sigue al cabo de una veintena de días y tal vez más de la desaparición de los zooflagelos simbióticos, lo que sugiere que las bacterias influyen la vitalidad de los protozoarios. Esta interpretación parece ser cierta, pero no se puede excluir un efecto nocivo del antibiótico directamente en los zooflagelados.

Una serie de hechos concordantes, llevados a la luz por diferentes bioquímicos, tienden a hacer admitir que la fijación del nitrógeno por la termita (por sus bacterias nitrificantes) es más elevada cuando la alimentación es más pobre en nitrógeno.

Las obreras de *Coptotermes formosanus* aumentan en seis veces su contenido de N_2 cuando el NH_4 está incluido en su medio nutritivo (madera). Por otro lado, las obreras de la misma especie que son alimentadas con celulosa pura recurren a la fijación del nitrógeno por nitrógenasa, una enzima elaborada por las bacterias nitrificantes. Las jóvenes larvas de *C. formosanus* fijan el N_2 de manera suficiente como para duplicar en un mes su contenido de nitrógeno.

Entre las 21 especies de termitas amazónicas se cuentan los habitantes de las sabanas que manifiestan la actividad nitrogenásica más elevada y los habitantes del bosque la más baja. La diferencia está en la naturaleza de los alimentos, los cuales son más ricos en nitrógeno en el bosque que en la sabana (Sylvester y Bradley).

Estas investigaciones y algunas otras confirman la regla según la cual una alimentación rica en nitrógeno se corresponde con una actividad nitrogenásica baja. A la inversa, una alimentación pobre en nitrógeno corresponde a una fuerte actividad nitrogenásica.

Breznak et al. les dieron a las termitas papeles filtro diversamente ricos en nitrógeno y constataron que la cantidad de etileno producida es inversamente proporcional a aquella del nitrógeno. Lo cual indicaría que los isópteros utilizan dos fuentes de nitrógeno: una de los alimentos y la otra que fija las bacterias nitrificantes.

Sin embargo, aún falta explicar cómo la fijación de nitrógeno por una población constante de bacterias varía en el contenido de nitrógeno de los alimentos ingeridos por las termitas.

La fijación del nitrógeno varía mucho según la casta. Así, en *Nasutitermes corniger* (bosque de Costa Rica), los soldados fijan mucho más nitrógeno que las obreras. Se presume que el alimento estomodeal que distribuyen estas últimas es muy pobre en nitrógeno y que el alimento estomodeal varía de composición según la categoría social a la que está destinado (Prestwich et al., 1980).

Hemos deducido que, gracias a su fuerte fijación de nitrógeno atmosférico, los soldados de *Nasutitermes* relajan sus relaciones de dependencia trófica con respecto a las obreras y así disminuyen la carga de estas.

Asimismo, suponemos que, llevados por su necesidad de nitrógeno, los isópteros prefieren la madera penetrada por los micelios de los hongos (sobre todo basidiomicetos= ricos en proteínas y que, en función de sus necesidades de nitrógeno, practican un régimen *alimenticio selectivo*. Les dan preferencia a los materiales ricos en celulosa y en compuestos nitrogenados a la vez. Las *Odontotermes* de regiones subdesérticas al borde del Sahara meridional, por ejemplo, consumen de preferencia estiércol de burro y camello, así como también los excrementos de cebú.

Breznal et al. no observaron alguna otra reducción de acetileno en siete especies de insectos xilófagos aparte de las termitas.

Las investigaciones del equipo de French y sus colaboradores (1976) completaron felizmente nuestra información sobre las bacterias nitrificantes de los isópteros. Estas bacterias fueron aisladas en el intestino posterior de *Mastotermes darwiniensis*, *Coptotermes lacteus* y *Nasutitermes exitiosus*.

En un cultivo anaerobio, estas se desarrollan de forma normal y se revela la presencia de una nitrogenasa positiva por su facultad de reducir el acetileno C_2H_2 en el etileno. Se confirmó la fijación del nitrógeno mediante un nitrógeno isótopo radioactivo, el $^{15}N_2$, el cual alcanza su valor máximo en *Mastotermes*. Las bacterias nitrificantes de las tres termitas pertenecían a la misma especie *Citrobacter freundii*, Werkman y Guillen.

Otra bacteria nitrificante, *Enterobacter agglomerans*, se aisló en el intestino de *Coptotermes formosanus* por Potrikus y Breznak (1977). Esta bacteria es anaerobia facultativa. En los cultivos anaerobios, esta bacteria fija el nitrógeno atmosférico si al medio le falta este elemento. Este comportamiento de las bacterias nitrificantes explica quizá el balance nitrógeno alimenticio ↔ nitrógeno atmosférico metabolizado por los simbioses. Sea el cultivo aerobio o anaerobio, la fuente de nitrógeno puede ser peptonas, cloruro de amonio o nitrato de potasio.

La bacteria nitrificante de *Coptotermes formosanus*, aislada y en cultivo, se comporta exactamente igual a *Enterobacter agglomerans* conservada por un centro de cultivos bacterianos (Atlanta), además de que el ADN de las bacterias es el mismo.

Enterobacter agglomerans, cultivada sobre agar, hizo que el glucógeno sufra una fermentación cuyos productos terminales fueron el CO_2 , H_2 , lactato, acetato, succinato y etanol, a los cuales se suman los rastros de formiato, piruvato, oxaloacetato, acetoina y diacetilo. Estos signos varían dependiendo de la cepa bacteriana utilizada.

Si bien la masa de *Enterobacter* contenida en el intestino de *Coptotermes* es muy inferior a aquella que se desarrolla en un cultivo, Potrikus y Breznak estiman que las bacterias ayudarían a la termita a cubrir eficazmente sus necesidades de nitrógeno.

Retomando la idea de Leach y Granovsky (1938) de que las termitas poseen la facultad de reciclar el nitrógeno del ácido úrico (considerado como un deshecho) gracias a bacterias uricolíticas que viven en el intestino, Potrikus y Breznak (1980) hicieron un experimento parcial con esta hipótesis con respecto a 6 especies (*Reticulitermes flavipes*, *R. virginicus*, *Coptotermes formosanus*, *Marginitermes hubbardi*, *Paraneotermes simplicicornis* y *Cryptotermes caviformes*). En contenido en ácido úrico (bajo la forma de uratos) variaría de 1 a 45 p. 100 de peso seco de termita y representaría de 4 a 69 p. 100 del nitrógeno total contenido en el insecto. En un criadero, el contenido de ácido úrico de las obreras de *R. flavipes* aumenta de 2,7 p. 100 mensualmente (los autores americanos no

parecen haber tenido en cuenta la influencia de las condiciones exteriores en la retención del ácido úrico por el tejido graso). No hay hechos que se susciten en favor de la hipótesis de Leach y Granovsky. Por otro lado, la uricasa no parece existir en los tejidos de las termitas. En conclusión, no se puede aceptar la idea de un reciclaje de nitrógeno incluido en los uratos almacenados por el tejido adiposo.

De lo anterioremente expuesto, tomamos nota de que las termitas, como todos los seres vivos, tienen la obligación de disponer de nitrógeno en una cantidad suficiente para asegurar su crecimiento y satisfacer su mantenimiento (síntesis de aminoácidos y proteínas).

Es así que se procuran este nitrógeno a través de dos vías complementarias la una con la otra.

1era vía: Las termitas encuentran en el alimento crudo el nitrógeno necesario para su crecimiento y también para su mantenimiento (ejemplo: termitas que se alimentan de excretas de mamíferos hervíboros, Wood, 1978).

2da vía: Si las relaciones alimenticias no cubren sus necesidades de N₂, las termitas fijarán entonces el nitrógeno atmosférico por medio de la nitrogenasa de origen bacterial (este es el caso probable de las especies que se alimentan de madera sana, entre las cuales figuran en gran número las Kalotermitidae). Es posible que, gracias a la complementariedad de estos dos medios, las termitas que se encuentran en un medio muy pobre en nitrógeno consigan cerrar su ciclo vital (por ejemplo, *Gnathamitermes tubiformans* que habita en los desiertos americanos, Spears y Uekert, 1976). El caso extremo de las *Reticulitermes* alimentadas por Cleveland con celulosa pura se puede dar o de forma muy similar en circunstancias naturales.

Un estudio bastante reciente (Prestwich y Bentley, 1981) hizo intervenir un factor que no se había cuestionado hasta ahora acerca de la fijación del nitrógeno atmosférico. Se trata del *factor biomasa*, con el cual la fijación del nitrógeno atmosférico se encuentra en una relación positiva. El nido de *Nasutitermes corniger* aislado con toda su población fija más nitrógeno que las poblaciones parciales, que están fuera del nido y conservadas en recipientes de vidrio. ¿Cuáles son las causas de este aumento? En algunos casos es el ayuno. Las *N. corniger*, encerradas en su nido, provocan un aumento del contenido de nitrogenasa (Prestwich et al., 1980), pero los análisis efectuados por los autores americanos conciernen a los nidos donde el ayuno no ha tenido tiempo de influenciar la fijación del nitrógeno.

Asimismo, en el capítulo XXII dedicado al polimorfismo social, examinaremos el posible rol de la fijación del nitrógeno en la diferenciación de las castas.

VITAMINAS

Cook y Scott (1934) demostraron experimentalmente que *Zootermopsis angusticollis* no puede vivir y aumentar su peso sin que su ración alimenticia contenga celulosa, proteínas, sales minerales y las vitaminas A, B, D y G.

Sin embargo, pocos estudios se han dedicado a estudiar las vitaminas de los isópteros. Spector (1956), en su libro de datos biológicos y con respecto a una termita no identificada, proporcionó las cifras que se detallan a continuación: biotina 0,066 mg para 100 g de material seco, inositol 215, ácido nicotínico más amida nicotínica 17,5, riboflavina 2,65, ácido pantoténico 8,8 y tiamina 1,28. Estas vitaminas son las que se encuentran en la mayoría de insectos y en cantidades similares.

Es posible que algunas estén sintetizadas por los simbiosomas que albergan las termitas, pero no tenemos pruebas de que dicha afirmación sea cierta.

Asimismo, señalamos que el caroteno, el cual es el precursor de la vitamina A en un gran número de animales, fue encontrado en abundancia por Moore (1969) en *Nasutitermitinae* no especificadas. Nos contentaremos con una alusión a la "vitamina T" que Goetsch (1947) encontró en las levaduras y otros ascomicetos (no especificados), y cuya principal función es la de acelerar el desarrollo. Los experimentos de Goetsch aportaron conocimientos sobre *Anoplotermes* (s. l.) y así se sabe que utilizan extractos de *Torula* frescos: las termitas se desarrollan muy bien y muy rápido cuando se alimentan de estos extractos. Sin embargo, los trabajos de Goetsch no permiten hacerse una idea completa de la realidad de esta vitamina y su naturaleza. Goetsch (1955) también atribuyó un papel a la "vitamina T" en la diferenciación de las castas. Luescher (1961) no ha confirmado esta opinión experimentalmente (véase el capítulo *Polimorfismo*).

BIBLIOGRAFÍA

- AMBURGEY (T. L.) et SMYTHE (R. Y.), 1977 a. - Factors influencing the termite feeding on brown-rotted wood. *Sociobiology*, 3, 3-12.
- AMBURGEY (T. L.) et SMYTHE (R. Y.), 1977 b. - Factors influencing to production of termite trail-following and arrestant stimuli by isolates of *Glaeophyllum trabeum*. *Sociobiology*, 3, 13-25.
- AMBURGEY (T. L.) et SMYTHE (R. Y.), 1977 c. - Shelter tube construction and orientation by *Reticulitermes flavipes* in response to stimuli produced by brown-rotted wood. *Sociobiology*, 3, 27-34.
- BENEMAN (J. R.), 1973. - Nitrogen fixation in Termites. *Science*, 181, 164-165.
- BREZNAK (J. A.), BRILL (W. J.), MERTINS (J. W.) et COPPEL CH. C.), 1973. - Nitrogen fixation in Termites. *Nature*, 244, 577-580.
- BREZNAK (J. A.), 1975. - Symbiotic relationships between termites and their intestinal microbiotes. In D. H. JENNINGS and D. L. LEE (edit.). *Symbiosis*. SOCo exp. Biol. Symposium n° 29. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- COOK (S. F.), 1932. - The relation between absorption and elimination of water by *Termopsis angusticollis*. *Biol. BIII*, 63, 505-512.

- COOK (S. F.) et SCOTT (K. G.), 1934. - The nutritional requirements of *Zootermopsis* (*Termopsis*) *angusticollis*. Jour. cell. comp. Physiol., 4, 95-108.
- DAS (G. M.), 1962. - Termites in tea. In Termites in the humid tropics. UNESCO, Paris, p. 229-231.
- ESENTER (G. R.), ALLEN (T. e.), CASSIDA (J. E.) et SHENEFELT (R. D.), 1960. - Termite attractant from fungus-infected wood. Science, U. S. A., 134, 50.
- ESENTER (G. R.) et COPPEL (H. C.), 1964. - Current research on Termite attractants. Pest Control, 32, 24, 36, 38, 42, 44, 46.
- FRENCH (J. R. J.), TURNER (G. L.) et BRADBURY (J. F.), 1976. - Nitrogen fixation by bacteria from the hindgut of termites. Journ. gen. Microbiol., 95, 202-206.
- GOETSCH (W.), 1947. - Ein neuentdecker Wirkstoff (Vitamin T-Komplex). Experimentia, 3, 326-327.
- HARDY (R. W. F.), HOLSTEN (R. D.), JACKSON (E. K.) et BUR S (R. C.), 1968. - The acetylene-ethylene assay for N₂ fixation: laboratory and field evaluation. Plant physiol., 43, 1185-1207.
- HENDEE (E. e.), 1933 a. - The association of the Termites, *Kaloterme minor*, *Reticulitermes hesperus* and *Zootermopsis angusticollis* with fungi. Univ. Calif. Publ. in zool. 39, 111-134.
- HENDEE (E. e.), 1933 b. - The association of Termites with fungi. Science. 77, 212-213.
- HENDEE (E. e.), 1934 a. - The role of fungi in the diet of Termites. Science. 80, 316.
- HENDEE (E. e.), 1934 b. - The association of termites and fungi. In KOFOID (e. A.), Termites and termite control, p. 105-116.
- HENDEE (E. e.), 1935. - The role of fungi in the diet of the common damp-wood Termite, *Zootermopsis angusticollis*. Hilgardia, 9, 499-525.
- HUNGATE (R. E.), 1940. - Nitrogen content of round and decayed coniferous woods and its relation to loss in weight during decay. Botan. Gaz., 102, 382-392.
- KOVOOR (J.), 1966. - Contribution á l'étude de la digestion chez un Termite supérieur (*Microcerotermes edentatus* Wasm.). These Sci., Université de Paris.
- KOVOOR (J.), 1967. - Le pH intestinal d'un Termite supérieur (*Microcerotermes edentatus* Wasm., Amitermitinae). Ins. Soc., 14, 157-160.
- KURIR (A.), 1963. - Der Pilz *Termitomyces* als Nahrung für die Larven der gelbfussigen Termiten (*Reticulitermes flavipes*). Holzforsch. Holzverwertung, 15, 101-107.
- LEACH (J. G.) et GRANOWSKY (A. A.), 1938. - Nitrogen in the nutrition of termites. Science, 87, 66-67.
- LEE (K. E.) et WOOD (T. G.), 1971. - Termites and soils. Acad. Press, London and New York.
- LENZ (M.), 1969. - Zur schädigenden Wirkung einiger Schimmelpilze auf Termiten. Material u. Organismen, 4, 109-122.
- LENZ (M.) et BECKER (G.), 1975. - Einfluss von Basidiomyceten auf die Entwicklung von Ersatzgeschlechtertieren bei *Heterotermes indicola*. Materiall. Organismen, 10, 223-237.
- LENZ (M.), RUYOOKA (D. B. A.) et HOWICK (e. D.), 1980. - The effect of brown and white rot fungi on wood consumption and survival of *Coptotermes lacteus* (Froggatt) (Isoptera) in a laboratory bioassay. Zeits. angl. Entom., 89, 344-362.
- LUND (A. E.), 1959. - Subterranean termites and fungi; mutualism an environmental association. Fores. Prod. Journ., 9, 320-321.
- LUND (A. E.), 1960 a. - Termites and wood destroying fungi. Pest Control, 28, 26-28.
- LUND (A. E.), 1960 b. - Termites and their attack on sound wood. Ibidem, 28, 42, 44.
- LUND (A. E.), 1962. - Subterranean Termites and their environment. New concepts of termite ecology. Pest control, 30, 30-34, 36 et 60-61.
- LUND (A. E.) et ENGELHARDT (N. T.), 1962. - Subterranean Termites and *Absidia caerulea* Bajn (Mucorales). J. of Insect Pathol., 4, 131-132.

- LÜSCHER (M.), 1955. - Zur Frage der Uebertragung sozialer Wirkstoffe bei Termiten. *Naturwissenschaften*, 42, 186.
- LÜSCHER (M.), 1961. - Social control of polymorphism in Termites. In: KENNEDY (J. S.), *Insect polymorphism*, Symp. R. entom. Soc. London, p. 57-67.
- MCEWEN (S. E.), SLAYTOR (M.) et O'BRIEN (R. W.), 1980. - Cellobiase activity in three species of Australian termites. *Insect biochem.*, 10, 563-567.
- MANNESMANN (R.), 1973. - Comparison of 21 commercial wood species from North America in relation to feeding rates of the Formosan termite, *Coptotermes formosanus*. *Mar. u organ.*, 8, 107-120.
- NOIROT (CH.) et NOIROT-TIMOTHÉE (e.). 1969. - The digestive system. In: KRISHNA (K.) et WEENER (F. M.) (ed.), *Biology of Termites*, r, p. 49-88. Academic Press, N. Y
- O'BRIEN (G. W.), VEIVERS (P. e.), MCEWEN (S. E.), SLAYTOR (M.) et O'BRIEN (R. W.), 1979. - The origin and distribution of cellulase in the termites, *Nasutitermes exitiosus* et *Coptotermes lacteus*. *Insect biochem.*, 9, 619-625.
- POTRIKUS (e. J.) et BREZNAK (J. A.), 1977. - Nitrogen-fixing *Enterobacter agglomerans* isolated from guts of wood-eating termites. *App. environ. Microbiol.*, 33, 329-399.
- POTRIKUS (e. J.) et BREZNAK (J. A.), 1980. - Uric acid in wood-eating Termites. *Insect Biochem.*, 10, 19-27.
- POTTS (R. e.) et HEWITT (P. H.), 1972. - Some properties of an aryl-O-glucosidase from the harvester termite *Trinervitermes Trinervoides*. *Insect Biochem.*, 2, 400-408.
- PRESTWICH (G. D.) et BENTLEY (G. L.), 1981. - Nitrogen fixation by intact colonies of the Termite *Nasutitermes corniger*. *Cecologia*, 49, 249-251.
- PRESTWICH (G. D.), BENTLEY (G. L.) et CARPENTER (E. J.), 1980. Nitrogen sources for neotropical nasute Termites : fixation et selective foraging. *Cecologia*, 46, 397-401.
- RAO (K. P.), 1960. - Occurrence of enzymes for protein digestion in the termite *Heterotermes indicola*. In *Termites in the humid Tropics*, UNESCO. Paris, p. 71-72.
- REDDY (D. B.), 1962. - Termites in relation to agriculture. In *Termites in the humid tropics*, UNESCO, Paris, p. 225-227.
- REESE (C. T.) et MANDELS (M.), 1971. - Degradation of cellulose and its derivatives : enzymatic degradation. In: BIKALES (N. M.) and SEGAL (L.), *High polymers*. Vol. V, Wiley- Interscience, New York.
- RETIEFF (L. W.), 1973 a. - Digestive carbohydrases of the harvester termite *Hodotermes mossambicus*: α -glucosidases. *J. Insect. Physiol.*, 19, 105- 113.
- RETIEFF (L. W.) et HEWITT (P. H.), 1973 b. - Digestive β -glucosidases of the harvester termite, *Hodotermes mossambicus*: properties and distribution. *J. Insect. Physiol.*, 19, 1837-1847.
- RIBALDI (M.), 1956. - Sulla presenza di particolari fruttificazioni di *Actinomucor corymbosus* (Harz) aumo in un termitaio a spello (Perugia). 1. Alcune osservazioni sull'aspetto naturale e culturale del fungo. *Note. spe. Emomo. Agri.*, 9, 32.
- ROESSLER (E. S.), 1932. - A preliminary study of the nitrogen needs of growing Termopsis. *Univ. California Publ. Zool.*, 36, 357-368.
- ROHRMAN (G. F.) et ROSSMAN (A. Y.), 1980. - Nutrient strategies of *Macrotermes ukuzii* (Isoptera : Termitidae). *Pedologia*, 20, 61-73.
- ROY-NOEL (J.), 1967. - Note sur un comportement vis-a-vis des morts chez *Coptotermes intermedius*. *Insectes sociaux*, 14, 349-350.
- SMYTHE (R. V.), ALLEN (T. e.) et COPPEL (H. e.), 1965. - Response of the eastern subterranean Termite to an attractive extract from *Lenzites Trabea* invaded wood. *J. econ. Entom.*, 58, 420-423.
- SMYTHE (R. V.) et CARTER (F. L.), 1970. - Feeding responses to sound wood by *Coptotermes formosanus*, *Reticulitermes flavipes* and *R. virginicus*. *Ann. ent. Soc. America*, 63, 841-850.

- SPEARES (B. M.) et UEKERT (D. N.), 1976. - Survival and food consumption by the desert termite *Gnathamitermes tubiformans* in relation to dietary nitrogen sources and level. *Environ. Entomology*, 5, 1022-1025.
- SYLVESTER-BRADLEY (R.), BANDEIRA (A. G.) et OUBEIRA (L. A.), 1978. - Fixacao de nitrogénio (reducao de acetileno) em cupins (Insecta: Isoptera) da Amazonica central. *Acta amazonica*, 8, 621 -627.
- TÓTH (L.), 1944-1945. - Stickstoffassimilation und das symbiotische System bei *Kaloterme flavicollis* (Isopt.). *Magyar Biol. Kutató Intezet Munkii*, 16, 7-36.
- TÓTH (L.), 1949. - Nitrogen-binding by *Kaloterme flavicollis* and its symbionts. *Hungarica Acta Biol.*, 1, 22-29.
- TÓTH (L.), 1951. - Die Rolle der Mikroorganismen in dem Stickstoff-Stoffwechsel der Insekten. *Zool. Anz.*, 146, 191-197.
- TÓTH (L.), 1950. - Protein metabolism and nitrogen fixation by means of microorganisms living in symbiosis with Insects. *8th Intern. Congo Entom.*, Stockholm, 4 pág.
- WATANABE (T.) et CASIDA (J. E.), 1963. - Response of *Reticuliterme flavipes* to factors in fungus-infected wood and synthetic chemicals. *J. econ. Entom.*, 56, 300-307.
- WILLIAMS (R. C. M.), 1965. - Termite infestation of Pines in British Honduras. *Overseas Res. Publ.*, n° 11, H. M. Stationery Office, London.
- WOLCOTT (N. C.), 1946. - Factors in the natural resistance of woods to termite attack. *Carib. Forester*, 7, 121 -134.
- WOOD (T. G.), 1978. - Food and feeding habits of termites. In: *Production ecology of Ants and Termites*, BRIAN (M. Y.), édit. Univ. Press, Cambridge, p. 55-80.
- YAMIN (M. A.), 1980. - Cellulose metabolism by the termite flagellate *Trichomitopsis termopsidis*. *Applied and environmental Microbiology*, 39. 859-863.
-

CAPÍTULO X

LA DIGESTIÓN DE LA MADERA

I. - ASPECTOS GENERALES

La madera como alimento

La madera es un material heterogéneo, formado por vegetales superiores y compuesto de muchas sustancias orgánicas, el cual tiene un valor alimenticio para numerosos animales (insectos, algunos crustáceos, moluscos lamelibranquios y anélidos oligoquetos), hongos (*Amadouviens s. latissimo*) y bacterias.

El glúcido polisacárido, celulosa ($C_6H_{10}O_5$)ⁿ, tiene un papel muy importante en la madera. Esta tiene una estructura muy similar a la de la amilasa que es un componente del almidón y donde forma largas cadenas helicoidales de restos de glucosa (200 a 300) ligados en 1 → 4. Sin embargo, la celulosa está formada de glucosa β (no α) y los dímeros constituyentes del periodo son de *celobiosa*.

La celulosa se presenta en largas cadenas o moléculas de dímeros que permanecen rectilíneos.

El número de dímeros es a menudo muy elevado (más de 1500), lo cual explica la longitud de las moléculas de algunas celulosas. En el caso de las fibras de madera y fibras textiles, estas están hechas de filas de moléculas (hasta 10 000).

A pesar que se trata de un polisacárido compuesto exclusivamente de glucosa β, las enzimas que hidrolizan el almidón no tienen efecto sobre esta. Esto se debe a que las moléculas de glucosa están conectadas por vínculos de C₁ y C₄β [vínculo β (1-4)]. Las amilasas y glicosidasas solo cortan los vínculos α (1-4).

Las celulasas hidrolizan las celulosas y dan como resultado productos variados (celodextrinas, celotriosas), incluyendo a la *celobiosa* (azúcar en C₁₂) hecha de dos moléculas de glucosa. Algunas celulasas llevan a la hidrólisis total y liberan moléculas de glucosa.

La celobiosa está seccionada en moléculas de glucosa por otra enzima, la *celobiasa*.

La celulosa es el alimento del cual no pueden prescindir las termitas. Lund (1930) intentó sustituirla por otros glúcidos: alimentó a *Zootermopsis* con monosacáridos, disacáridos, polisacáridos y pentosas, solo consiguiendo hacerlas morir tan rápidamente como si hubieran estado sometidas a un ayuno absoluto o a una temperatura mayor a los 30° C.

En la madera existen otros glúcidos parecidos a la celulosa, reunidos bajo el nombre de hemicelulosas (término inadecuado porque difieren profundamente de las celulosas). Se trata de azúcares en C₅ (arabinosa y xilosa) o en C₆ (manosa, galactosa, glucosa), los cuales al condensar un cierto número de moléculas construyen pentosanos (arabanos, xilano) o hexosanos (manano, galactano, glucano) y estos también se adjuntan a moléculas complejas como la L-arabinosa, ácido D-glucorónico (por ejemplo, en el caso de los xilanos).

La madera los contiene en poca proporción: 7 p. 100 en la madera de pino contra 58 p. 100 de celulosa y 27 p. 100 de lignina. Los valores medios son de 7 a 12 por 100 en las maderas tiernas y de 15 a 30 por 100 en las maderas duras.

Las *ligninas* ocupan una gran parte en la constitución de la madera. Aunque son diversas, en realidad tiene la misma composición fundamental. Asimismo, son de naturaleza aromática, es decir, que su molécula contiene un núcleo bencénico (generalmente fenil). Se presentan en un estado amorfo e insolubles en los disolventes convencionales, pero se disuelven en fenol y acetona. Su estructura es la de un alto polímero formado de 1000 a 4000 monómeros, generalmente fenilpropanos. Asimismo, una parte de la celulosa parece estar unida a la lignina.

En la madera podemos encontrar varios constituyentes poco abundantes y diferentes de una especie a otra. Por ejemplo, se incluyen los compuestos pécticos tales como gomas que, en ciertas maderas, son relativamente abundantes (*Acacia*). Los pécticos son complejos de clúcidos muy diversos.

Por otro lado, la madera contiene almidón en cantidad apreciable (madera de primavera o de la estación de lluvias).

Su contenido de proteína siempre es escaso (de 1 a 1,5 p. 100).

Las enzimas que digieren la madera

Solo se conocen aquellas que atacan a la celulosa, la celobiosa, los xilanos y arabanos. Sin embargo, no se sabe prácticamente nada de las enzimas que demuelen la molécula de la lignina, cuya digestión por bacterias, micelios de basidiomicetos, ascomicetos y zooflagelados lignívoros es segura.

LAS CELULASAS. - La degradación biológica de la celulosa requiere la intervención de varias enzimas hidrolíticas, las cuales son:

1° Las *celulasas* C1 que atacan la celulosa cristalina.

2° Las *celulasas* Cx que atacan la celulosa no cristalina, los derivados solubles o los productos superiores de la degradación de las celulosas.

3° Las *celobiasas* (β -*glucosidasas*) que atacan a la celobiosa y liberan las moléculas de glucosa β (véase el trabajo de Reese y Mandels, 1971, así como el de Wood y MacCrae, 1975).

Las celulasas se han encontrado en ciertas bacterias que son agentes de la podredumbre de la madera, en las bacterias que viven en la panza de los rumiantes, el ciego de los lagomorfos y el ciego de los equinos. Se conocen celulasas producidas por el tubo digestivo de moluscos lamelibranquios, de numerosos insectos (cerambicidos, por ejemplo), de lombrices de tierra, etc.

En el caso de las termitas, la digestión de la celulosa se hace de forma diferente según las especies consideradas. En este aspecto, se distinguen 3 categorías de termitas.

1° Las *termitas con zooflagelados*.

2° Las *termitas cultivadoras de hongos*.

3° Las *termitas con bacterias simbióticas*.

II. - LOS ZOOFLAGELADOS TERMITÍCOLOS XILÓFAGOS

Los isópteros, excepto las Termitidae, albergan en su bolsa rectal una fauna compuesta de diversos zooflagelados, acompañados de espiroquetas y bacterias variadas.

Los zooflagelados, con pocas excepciones, son grandes o "gigantes" y complejos en su estructura. Se alimentan de los fragmentos de madera que flotan en el fluido rectal (fig. 182). Asimismo, se ha demostrado experimentalmente su rol en la digestión de la madera.

Aspectos generales

Parece ser que el descubrimiento de estos protozoarios se debe a Lespés (1856), quien escribió (pág. 237 de su investigación): "Al ventrículo (= intestino medio) le sigue una bolsa voluminosa, hinchada y llena de un material de color marrón en el que pululan los numerosos diatomeas, de los cuales me ocuparé después."

Joseph Leidy (1877-1881) realizó un breve estudio al respecto con *Reticulitermes* norteamericanas. Creó y describió el género *Trichonympha*. En 1881, publicó un estudio más detallado de los "parásitos" de *Reticulitermes flavipes*, creando así los géneros de *Pyrronympha* y *Dinenympha*. Por otro, dudó acerca de si debía colocar a *Trichonympha* en los turbelarios o en los ciliados.

En 1884, Savile Kent volvió a encontrar los "parásitos" intestinales en una termita de Tasmania y los hizo ciliados. En 1885, Frenzel descubrió en una termita argentina no identificada un "parásito" al que llamó *Leidyonella cordubensis* en honor a Joseph Leidy. No obstante, se trata claramente de una *Trichonympha*.

Porter, en 1897, retomó el estudio de los "parásitos" de "*Termes*" *flavipes* y publicó un estudio, excelente para la época, que contenía descripciones precisas.

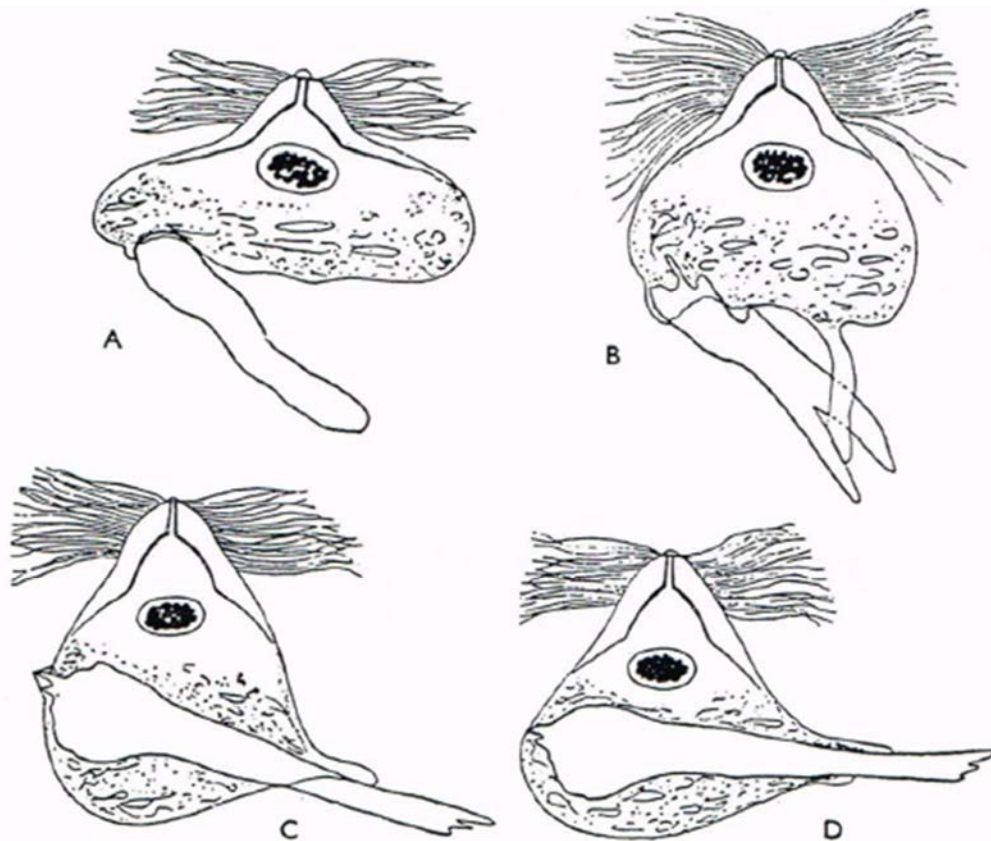


FIG. 182. - *Trichonympha* de una *Zootermopsis* mientras fagocita un fragmento de madera. A, el fragmento se pega al cuerpo del flagelo, la zona que fagocita es la región posterior del cuerpo; B, emisión de un pseudópodo; C, hundimiento progresivo de la madera en el citoplasma; D, absorción casi completa (según O. SWEZY, 1923).

Grassi (1885 a 1917) contribuyó en gran medida a conocer las "Triconinfas" de *Kalotermes flavicollis*, de *Reticulitermes lucifugus* y muchas termitas exóticas. Asimismo, reconoció claramente la composición de los diversos géneros de flagelados que estudió. Gracias a él, la protistología alcanzó el estudio de los zooflagelados de termitas.

Los zooflagelados han experimentado importantes modificaciones morfológicas a partir de las formas ancestrales similares de los géneros *Eutrichomastix* y *Trichomonas*.

La cantidad de protozoarios es considerable con respecto al tamaño de la termita. Katsin y Kirby (1939) las contaron con precisión en *Zootermopsis angusticollis*. En las ninfas, esta cantidad representa del 31 al 34 p. 100 del peso total del insecto y en los soldados del 16 a 19 p. 100. En *Zootermopsis nevadensis*, esta cantidad es de 36 p. 100 en las ninfas y de 17 p. 100 en los soldados. Según Mannesmann (1969), la panza de *Reticulitermes lucifugus* puede representar hasta el 34 a 35 p. 100 del volumen total.

En las Mastotermitidae, Termopsidae, Hodotermitidae, Kalotermitidae y Rhinotermitidae, los zooflagelados se encuentran en todos los individuos que comen madera (larvas, obreras, soldados). Es así que se encuentran ausentes en todos aquellos que son alimentados con saliva, es decir, las reproductoras funcionales (ya sean imaginales o neoténicas) y en todas las jóvenes larvas que no reciben madera por parte de las obreras o de las larvas de edad alimentadoras.



FIG. 184. - *Caduceia theobromae*, simbiote de *Neotermes aburiensis* (Costa de Marfil), mostrando su revestimiento esquizofítico completo (x 1000, según P.-P. GRASSÉ, 1952).

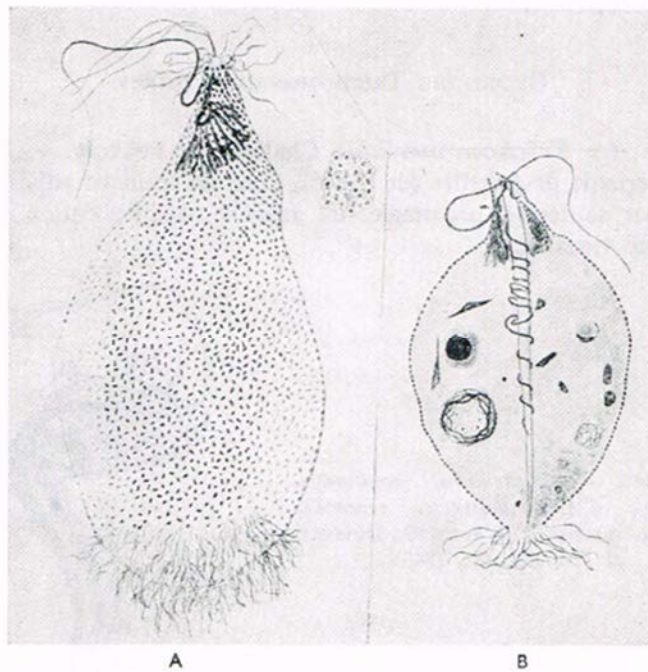


FIG. 185. - *Evemonia punctata* simbiote de *Neotermes aburiensis* (Costa de Marfil). A, con su revestimiento esquizofítico completo (x 950); B, división con su paradesmosa enrollada alrededor de un axostilo (x 1000, según P.-P. GRASSÉ y A. HOLLANDE, 1950).

EVEMONIA (fig. 185) simbiote de *Neotermes*; HYPERDEVESCOVINA simbiote de *Kalotermes*, *Ceratokalotermes*; METADEVESCOVINA simbiote de *Bifiditermes*, *Incisitermes*, *Marginitermes*, *Epicalotermes*, *Glyptotermes*, *Allotermes*, *Pterotermes*, *Mastotermes*; KIRBYNIA (fig. 186) simbiote de *Anacanthotermes*, *Microhodotermes*.

Familia de las Gigantomonadidae, Nomen novum. - Tricomonas de gran tamaño, axoestilo fuerte, costado hipertrofiado, 3 flagelos anteriores cortos, gran flagelo posterior que levanta una fuerte membrana ondulante.

GÉNEROS: MACROTRICOMONAS (fig. 187) simbiote de diversas Kalotermitidae; GIGANTOMONAS de *Hodotermes mossambicus*.

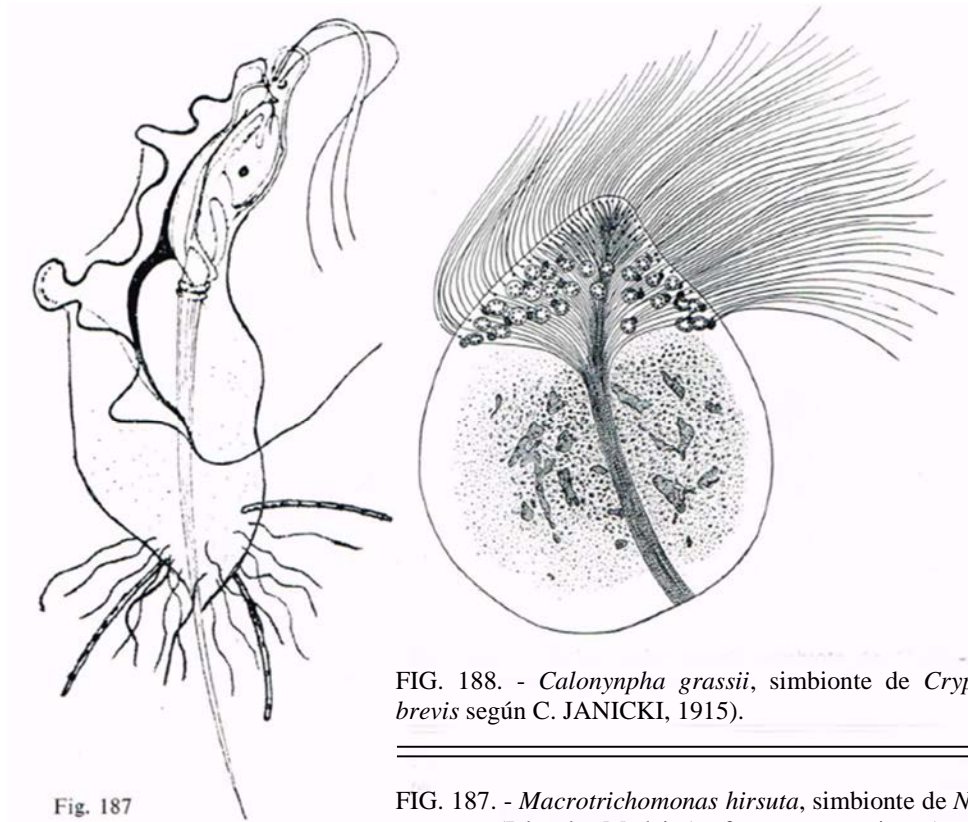


FIG. 188. - *Calonympha grassii*, simbiote de *Cryptotermes brevis* según C. JANICKI, 1915).

FIG. 187. - *Macrotrichomonas hirsuta*, simbiote de *Neotermes praecox* (Isla de Madeira), forma vegetativa (según P.-P. GRASSÉ y A. HOLLANDE, 1950).

Familia de las Calonymphidae Grassi y Foá. - Tricomonas con múltiples núcleos y polaridad apico-basal. Cada núcleo está usualmente acompañado por un juego de flagelos, un axoestilo y un aparato parabasal. Todos son termitocoles.

GÉNEROS: CALONYMPHA (fig. 188) simbiote de muchas especies de Kalotermitidae; CORONYMPHA simbiote de *Kalotermes*; METACORONYMPHA simbiote de *Kalotermes*; STEPHANONYMPHA simbiote de *Neotermes* y de *Cryptotermes*; DIPLONYMPHA simbiote de *Glyptotermes*; SNYDERELLA simbiote de *Lobitermes longicollis*.

ORDEN DE OXIMONADIDAS Grassé

Familia de las Oxymonadidae Kirby. - Zooflagelados unidos o de núcleos múltiple, libres en la panza rectal o fijos en la pared.

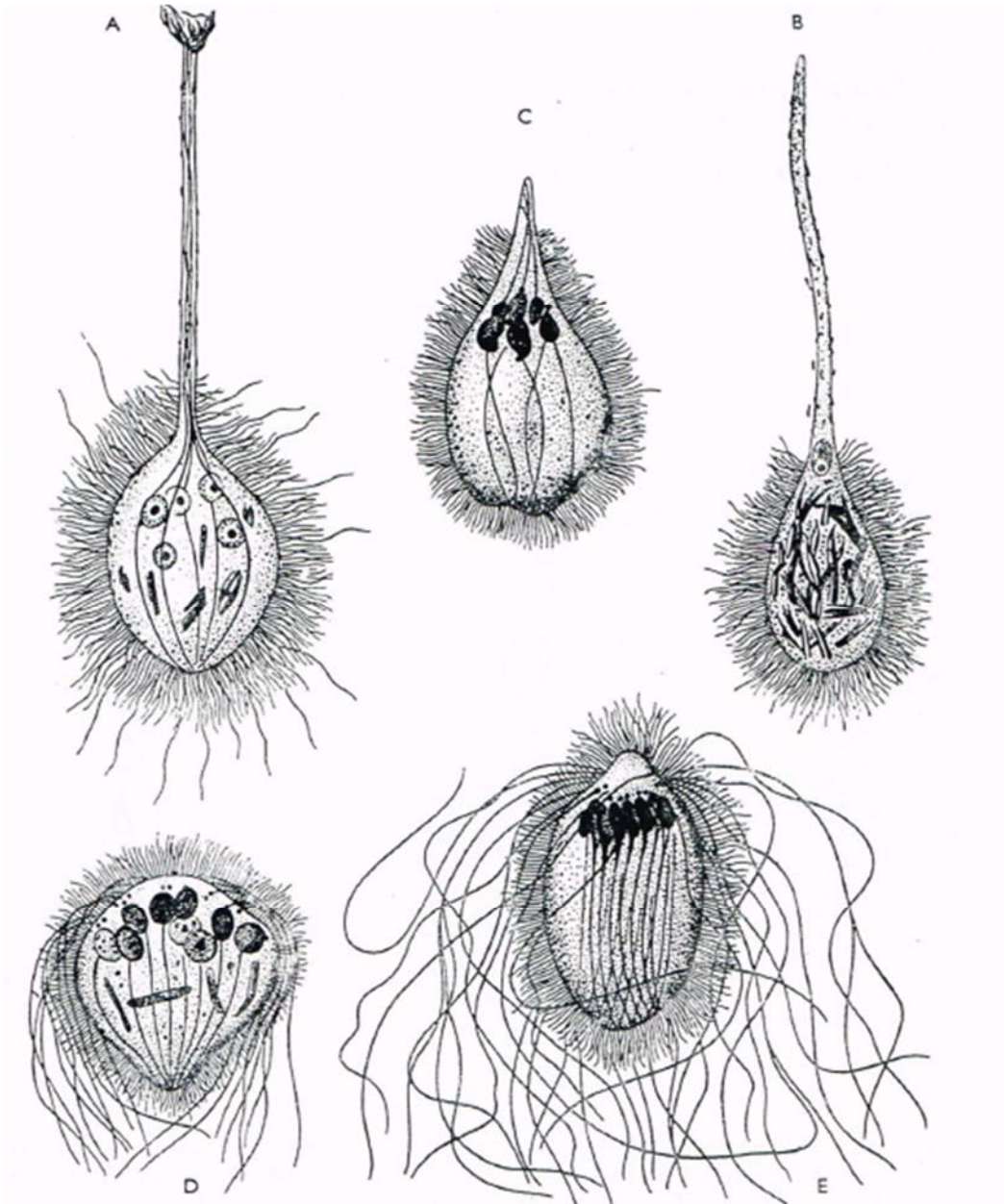


FIG. 191. - *Microrhopalodina inflata*, simbiote de *Kaloterme flavicollis* (Europa, África del Norte). A, trofozoito con 5 núcleos; B, trofozoito con un solo núcleo; C a E, individuos libres durante la muda ninfal de *Kaloterme flavicollis*; C, individuo no flagelado; D y E, individuos flagelados con cariomastigotes ordenados en forma de corona y con axoestilos agrupados en conjunto (según O. DUPOSCQ y P.-P. GRASSÉ, 1934 a).



FIG. 193. - *Jaenia annectens*, simbiote de *Kaloterms flavicollis* (Europa, África del norte), trofozoito adulto. Flagelados representados solo en parte (x 1000, según O. DUBOSQ y P.-P. GRASSÉ, 1933).

FIG. 194. - *Rhizonympha jahieri*, simbiote de *Anacanthotermes ochraceus* (África del norte), forma plasmodial fija en la pared de la panza rectal (x 270, según P.-P. GRASSÉ y A. HOLLANDE, 1951 a).

FIG. 195. - Desarrollo de *Microjoenia fallax* (nov. nom.), simbiote de *Reticulitermes santonensis* (oeste de Francia). Se remarca la extensión del axoestilo y el aumento del número de parabasales. l, individuo visto por el polo superior (x 1500, según O. DUBOSQ y P.-P. GRASSÉ, 1928).

---- Pág. 259 ----

Familia de las Microjoeniidae Grassé. - Zooflagelados de pequeño tamaño con aparato flagelar hecho de un mechón subapical de flagelos, aparato parabasal compuesto de dictiosomas fijados por filamentos con blefaroplastos dispuestos en forma de corona con el ápice del flagelo. Axoestilo tubular.

GÉNERO: MICROJOENIA (fig. 195) simbiote de *Reticulitermes*.

ORDEN DE LAS TRICONINFAS Grassé

Familia de las Trichonymphidae Saville Kent. emend. - Zooflagelados de gran tamaño en forma de ánfora, región anterior estrechada en rostro móvil, de estructura compleja y terminado por una bóveda hialina y desnuda. Se observan flagelos en gran número, dispuestos en líneas longitudinales que parten de la bóveda apical y se extienden hasta la parte de atrás. Aparato parabasal compuesto de cordones que cuelgan libremente en el citoplasma o están aplicados contra el núcleo. División del tipo pleuomitosis y posible enquistamiento. Sexualidad descrita únicamente para la *Trichonympha* que vive en el intestino posterior de la cucaracha xilófaga *Cryptocercus punctulatus* de las montañas rocosas.

GÉNEROS: TRICHONYMPHA (fig. 196), especies numerosas repartidas entre todas las familias de termitas con zooflagelos simbióticos; PROTRICHONYMPHA simbiote de *Archotermopsis*, de valor dudoso.

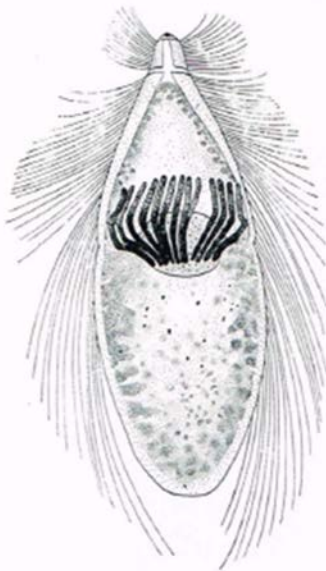


FIG. 196. - *Trichonympha agilis* de *Reticulitermes lucifugus* que muestra el aparato parabasal, impregnación con plata según la técnica de Da Fano (x 800, según O. DUBOSQ y P.-P. GRASSÉ, 1933).

Familia de las Euconymphidae, Cleveland, Hall, Sanders y Collier. - Vecina de la precedente, las líneas flagelares se extienden hasta la extremidad posterior del cuerpo, aparato parabasal hecho de dictiosomas dispersos en el citoplasma.

GÉNERO: PSEUDOTRICHONYMPHA simbiote de Rhinotermitidae.

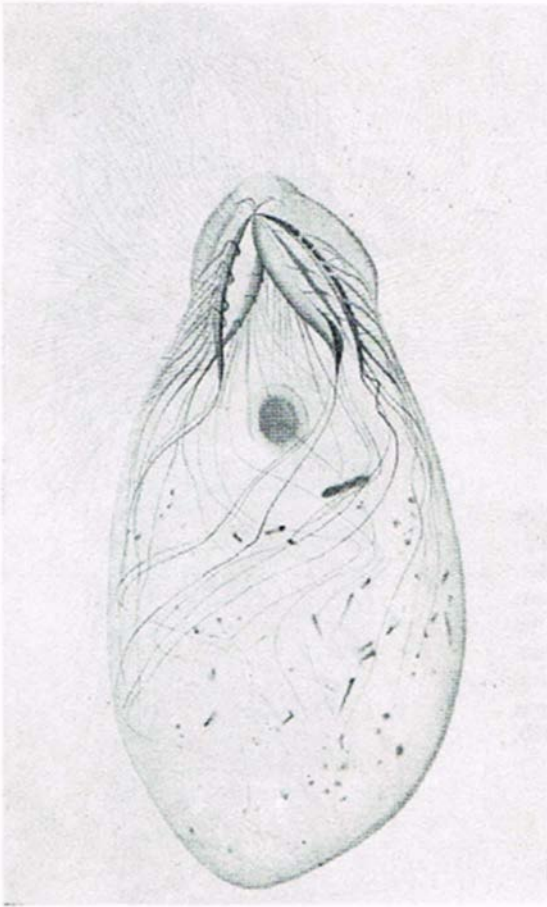


FIG. 198. - *Staurojoenina caulleryi*, simbiote de *Postelectrotermes praecox* (Isla de Madeira), individuo grande, centrosomas y parabasales no presentes (según P.-P. GRASSÉ y A. HOLLANDE, 1947).

Familia de las Hoplonymphidae Light. - Zooflagelados de gran tamaño, con simetría bilateral, aparato flagela compuesto de dos áreas idénticas y simétricas situadas en la región anterior del cuerpo. Aparato parabasal en forma de corona que cuelga alrededor del núcleo en el citoplasma.

GÉNERO: HOPLONYMPHA simbiote de *Paraneotermes simplicicornis*.

Familia de las Staurojoenidae Grassi. - Zooflagelados de gran tamaño con simetría tetradial: área flagelaria separada en 4 sectores. Hay 4 centrosomas. Formaciones "esqueléticas", (fig. 198) complejas. Un solo núcleo.

GÉNERO: STAUROJOENINA simbiote de *Postelectrotermes praecox*, de *Marginitermes*, de *Epicaloerms aethiopicus*.

Familia de las Spirotrichonymphidae Grassi. - Zooflagelados de tamaño mediano o grande, numerosos flagelos dispuestos según bandas que parten del ápice y se enrollan en hélices dextrales alrededor del cuerpo. No hay rostro.

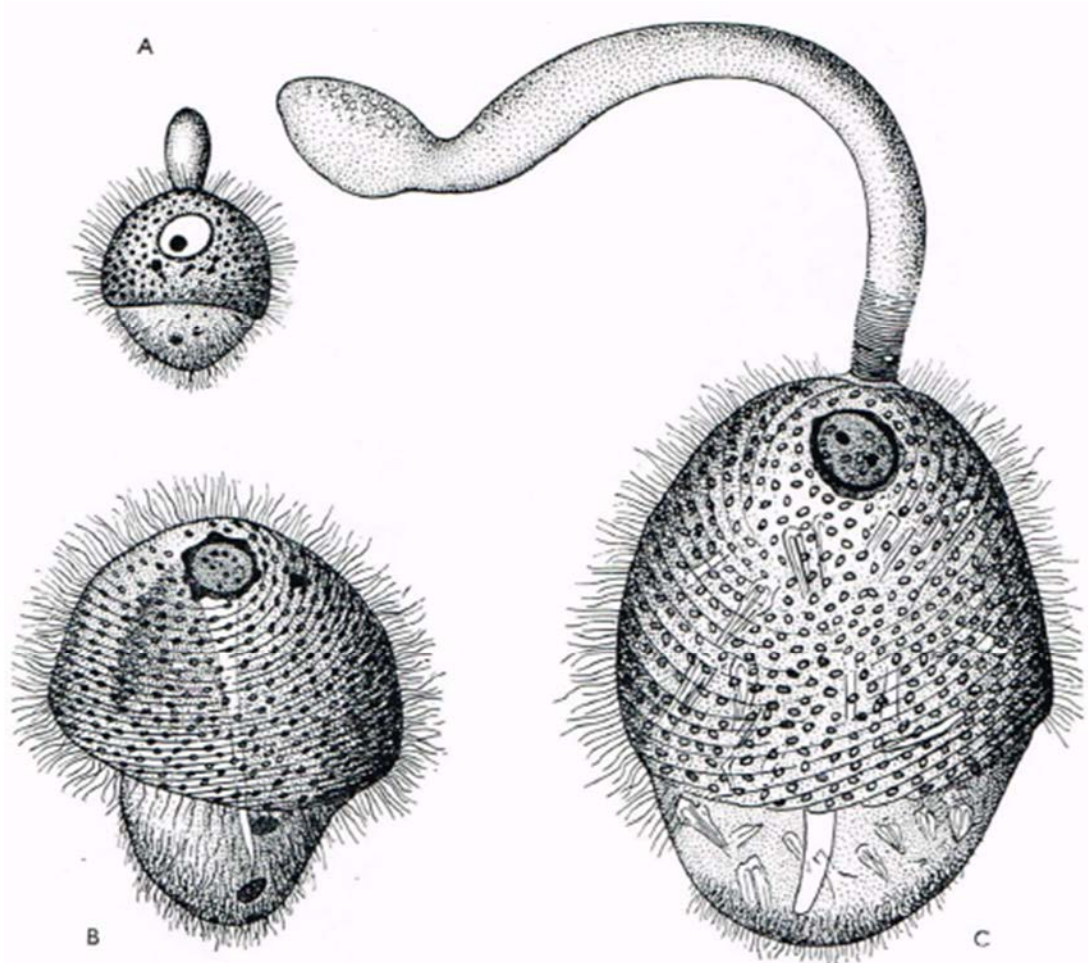


FIG. 201. - *Rostronympha magna*, simbiote de *Anacanthotermes ochraceus*. A, joven individuo con trompa, con espiroquetas sobre la región trófica; B, estado más avanzado sin trompa, con plasma cromófilo perinuclear, parabasales y líneas espirales de flagelos; C, individuo grande con trompa extendida y dilatada al ápice, fragmentos de madera en el endoplasma. Espiroquetas fijas en el polo posterior (x 950, según O. DUBOSQ y P.-P. GRASSÉ, 1943).

Familia de las Holomastigotidae Janicki. - Zooflagelados de tamaño pequeño o mediano; flagelos numerosos dispuestos en hélices dexas alrededor del cuerpo. No se observan ni rostro ni axoestilo. Aparato parabasal compuesto de dictiosomas situados bajo las líneas flagelarias. No son xilófagos.

GÉNEROS: HOLOMASTIGOTES (fig. 200) simbioses de *Reticulitermes*, *Anacanthotermes*, *Hodotermes*; MICROHOLMASTIGOTES simbioses de *Postelectrotermes*.

Alimentación de los Zooflagelados termitícolas

En principio, los zooflagelados de los isópteros se alimentan de partículas de madera que flotan en el líquido cuando la panza rectal está llena. La toma de madera no se realiza en cualquier lugar de la superficie del zooflagelado, sino que tiene lugar

precisamente en una zona que hemos calificado como relativa a la alimentación, la cual cubre...

---- Pág. 265 ----

no confundir con los excrementos (heces moldeadas de Kalotermitidae y Termopsidae, y gotitas pastosas de los otros), los cuales prácticamente están desprovistos de protozoarios. Asimismo, está constituido del mismo contenido de la panza rectal, la cual se contrae y expulsa una parte de su quimo como resultado de los estímulos táctiles ejercidos principalmente sobre la superficie dorsal del abdomen. Este líquido, rebosante de flagelados, es el que brota del ano, ya sea en los padres, las larvas o las obreras que alimentan a los recién nacidos, a las larvas y a los soldados.

La contaminación experimental de Kalotermes por el oxígeno informa que los flagelados absorbidos se vuelven a encontrar en el intestino anterior y no sufren una alteración directa por parte de las enzimas salivales, tal y como se comprueba por la acción *in vitro* de los extractos de las glándulas salivales. Sin embargo, muchos tienden a aglutinarse de forma irreversible en el buche (sobre todo los *Foaina*), bajo la influencia probable de la acidez (pH 5,2). Una vez en la molleja, muchos se encuentran dañados, heridos o rallados por la armadura quitinosa de este órgano. Los flagelados más voluminosos son naturalmente los más afectados con frecuencia y los aglomerados ofrecen de igual forma ofrecen una gran toma de esta "masticación". Asimismo, los individuos muertos o dañados se digieren en el intestino medio, pero los flagelados que salen ilesos de la molleja atraviesan el intestino medio sin sufrir daño. Es probable que la proteasa del intestino medio no ataque la cutícula del flagelado o es neutralizada por una anti-diestasa que secretan estos individuos durante toda su vida. En efecto, los protistas vivos no son digeridos *in vitro* ni por los extractos del intestino medio de las termitas ni por una solución de pancreatina. De todos modos, un buen porcentaje de flagelados de los géneros *Tritimitus*, *Hexamastix*, *Foaina* y *Joenia* llegan intactos a la parte rectal. Nuestras observaciones no conciernen a las Microrhopalodina, ya que es probable que su pasaje de una termina a otra se efectúa como el de otros géneros.

A los flagelados les toma, en promedio, 2 horas para alcanzar el intestino posterior. Se quedan bastante tiempo en el buche y la molleja, donde el vaciado es progresivo, mientras que el pasaje por el intestino medio es rápido. Los protistas no deberían permanecer ahí más de media hora.

Los flagelados que se encuentran vivos en la parte rectal son aquellos que escaparon de la acción mecánica de la molleja. Además, los individuos de tamaño pequeño tienen más oportunidades de escapar que los más grandes. Por otro lado, en la parte rectal de *K. flavicollis* después de la primera comida solo se encontraron *Joenia* de tamaño pequeño (50 y 70 μ). Un poco de tiempo después de su llegada en la panza rectal, los flagelados se dividen muchas veces, así como ya lo observaron Andrew y Light (1929) en *Zootermopsis angusticollis*.

Claramente parece que una parte de los protozoarios ingeridos en el alimento proctodeal son digeridos efectivamente y representan un aporte protéico de mucho valor para el insecto. El valor de este aporte varía, por supuesto, con la frecuencia de los intercambios proctodeales, los cuales nos han parecido particularmente numerosos en *Kalotermes*. Sin embargo, esto puede deberse al hecho de que es más fácil observar a estas termitas que a las *Reticulitermes* o las *Coptotermes*, por dar un ejemplo.

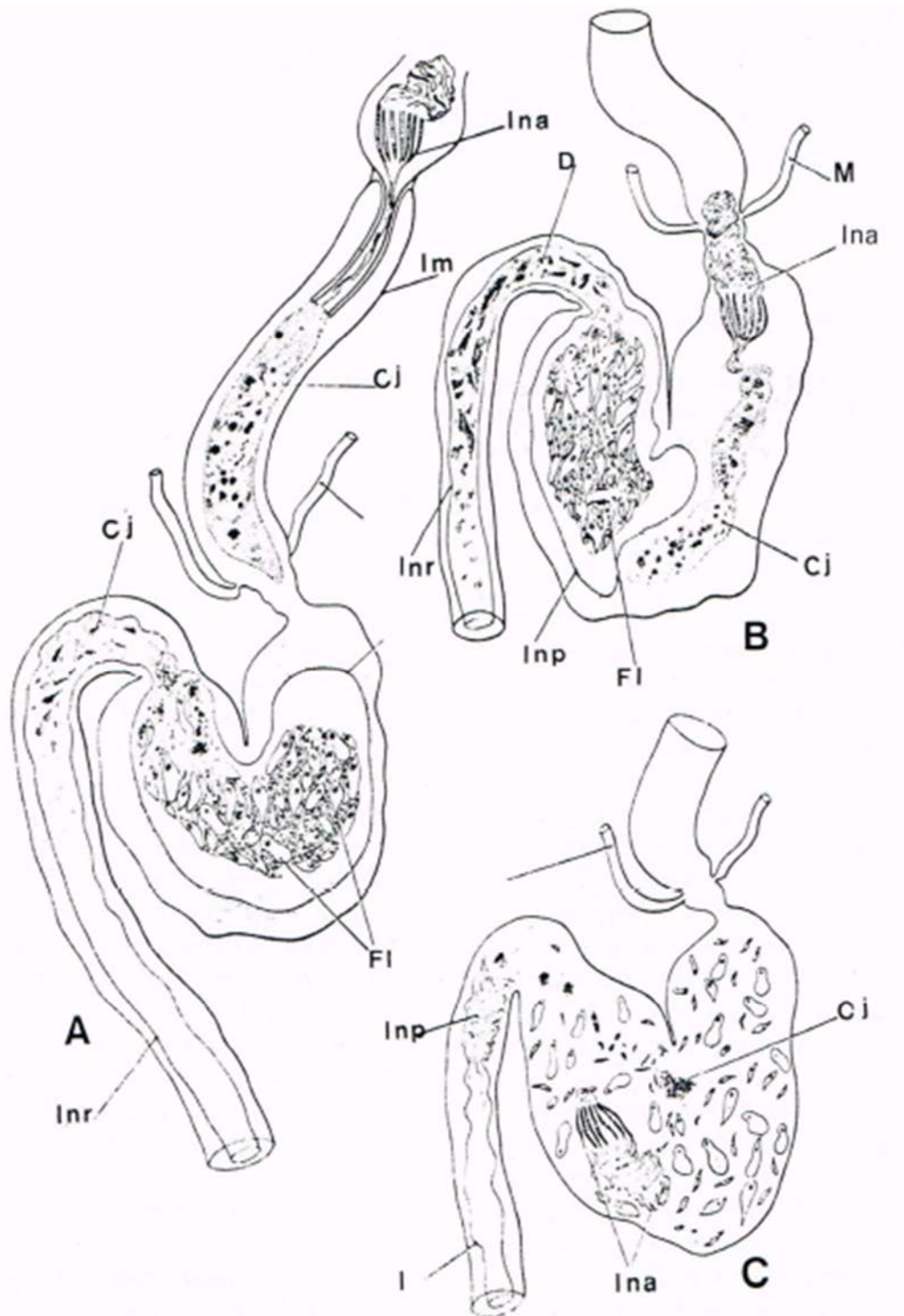


FIG. 202. - *Reticulitermes lucifugus*, cortes longitudinales del intestino posterior de los sujetos en proceso de muda imaginal. A, imago saliendo de la muda; B, imago con un poco más de tiempo; C, imago con tegumentos pardos; Cj, cuerpo amarillo; D, desechos de madera; Fl, flagelados; Ina, intima del intestino anterior; Inp, intima de la panza rectal (= saco intimal); Inr, intima del recto; Im, intestino medio; M, parte proximal de los tubos de Malpighi (según P.P. GRASSÉ y CH. NOIROT).

Zootermopsis angusticollis con los protozoarios de *Reticulitermes flavipes*, de *Neotermes jouteli* y de *Incisitermes schwarzi*. Ninguno de estos protozoarios se multiplicó ni vivió más de 50 días en su nuevo anfitrión.

Dropkin (1946) constituyó colonias mixtas de termitas *Kaloterms jouteli* x *Incisitermes schwarzi*, mezclando los individuos de las dos especies entumecidos por el frío, lo cual tuvo el efecto de suprimir la agresividad entre ellos. Los individuos que acababan de hacer la muda y que estaban privados de sus zooglágelados simbioses se vuelven a contaminar por el alimento proctodeal que les proporcionan sus compañeras de cualquiera de las dos especies. *Kaloterms jouteli* no se contamina con los zooflagelados que provienen de *Incisitermes schwarzi*, pero no sucede al contrario. Esta segunda especie puede adoptar los simbioses de la primera. La panza rectal de *Incisitermes schwarzi* contiene a veces los zooflagelados de ambas especies.

Nutting (1956) procedió a realizar intercambios de simbioses entre la cucaracha *Cryptocercus* y las termitas *Zootermopsis angusticollis*. Los individuos receptores se limpian de antemano al hacerlos pasar durante 90 minutos por una atmósfera de oxígeno bajo una presión de 4,5 atmósferas. Los flagelados de *Zootermopsis* viven en la cucaracha sin sufrir ningún daño. Asimismo, permanecen en buen estado después de 221 días de su transferencia y todas las especies se encuentran presentes. No se manifestó ningún signo de sexualidad por parte de los simbioses de las termitas transferidos a la cucaracha. Por lo general, por el hecho de la muda, deberían desaparecer. Por otro lado, los flagelados de *Cryptocercus* se acomodan a su nuevo anfitrión y Nutting observó el anuncio de fenómenos sexuales próximos a la muda del receptor, pero los flagelados terminan siendo eliminados. Los *Zootermopsis*, por sus intercambios trofaláxicos, vuelven a infectarse. En condiciones naturales, serían rechazados al momento de la muda imaginal, así que la recontaminación podría darse por trofalaxia entre futuras colonias o larvas.

A partir de las experiencias que se han evocado parte la idea de que la especificidad de los simbioses no es rigurosa. La composición de dicha fauna se debe aparentemente más a circunstancias fortuitas que a especificidades estrechas.

De todos modos y a pesar de su pequeño tamaño, la panza rectal es un ambiente extraordinariamente favorable para el nacimiento de formas nuevas y de estructuras más complejas. Las especies madres (Trichomonadidae) no han desaparecido y viven lado a lado con sus descendientes infinitamente mucho más evolucionados que estas. Linajes enteros nacen sin intervención de la sexualidad y, aparentemente, sin ninguna necesidad.

Los zooflagelados que comen madera o escombros vegetales no son de dominio exclusivo de los isópteros, ya que también existen en una fuerte dilatación rectal de algunas cucarachas. Una de estas, que vive en las montañas rocosas (Estados Unidos de América), *Cryptocercus punctulatus*, y que se alimenta de madera relativamente húmeda y podrida, alberga una fauna de una extraordinaria riqueza en géneros y especies. Esta cucaracha es social sin constituir sociedades organizadas. En las *Periplaneta*, *Blatta* y *Blattella* se puede encontrar un género de zooflagelado de estructura compleja, el género *Lophomonas* dotado de una facultad de fagocitosis muy desarrollada.

paredes de celulosa, pectina y leñosa, las cuales se reducen al estado de azúcar, de glucógeno. Según ellos, los flagelados viven bien en simbiosis con las termitas, ya que digieren la madera y los insectos utilizan los productos que provienen del proceso químico.

Grassi y Foá (1911), recurriendo también a la experimentación, confirmaron los méritos de las investigaciones y conclusiones de Buscalioni y Comés (1910). Las termitas en crianza a una temperatura de 35 °C pierden sus zooflagelados de gran tamaño y las especies pequeñas resisten. Las *Kaloterms flavicollis* que fueron tratadas así y privadas de sus zooflagelados grandes vivieron 2 meses. Grassi concluyó que "*Caloterms possano digerire il legno anche senza gli speciali Protozoi (Joenia y Mesojoenia)*", (pág. 741). Sin embargo, la observación acerca de su poca duración le habría mostrado el efecto nefasto que "el hecho de quitarles la fauna" tiene sobre las termitas.

Bugnion (1910, 1913), independientemente de los zoólogos italianos, llegó a una conclusión cercana a la verdad. En 1913 (página 100), escribió: "Mi opinión es que las Trichonymphides no son parásitos que ejercen un efecto perjudicial en el desarrollo de la termita, de hecho, desempeñan un papel útil asociados a estos insectos en una especie de simbiosis. El infusor, cuyo cuerpo está lleno de restos de madera, efectúa una primera digestión de la madera ingerida por la termita antes de ser digerido y reabsorbido".

Oshima (1919), al comparar la composición de la madera de alcanfor (*Cinnamomum camphora*) con la pared del nido de *Coptotermes formosanus*, concluyó que los materiales que pasan por el tubo digestivo perdieron casi los tres cuartos de su celulosa y que esta sustancia bien podría ser un alimento energético de las termitas. No obstante, su interpretación está sujeta a graves críticas, ya que los materiales del nido no son enteramente de origen estercoral y no todos han atravesado el tubo digestivo del insecto.

	Pentosano	Celulosa	No celulosa
Madera de alcanfor	13,92	48,35	20,40
Nido	6,02	12,73	47,17

En 1924, Jucci concluía que es difícil demostrar que los flagelados son necesarios para sus anfitriones y que, sin embargo, diversos factores invitan a creer que las relaciones simbióticas existen entre ambos, por los siguientes puntos:

- I, la presencia de flagelados en todas las termitas, con excepción de las Termitidae.
- II, la presencia constante de protozoarios en las castas que se alimentan de madera.
- III, el hecho de que en los individuos lignívoros, el centro de la actividad digestiva...

En este medio, Trager conservó durante 3 años poblaciones de *Trichomitopsis termopsidis*, una de *Trichomonas* de *Reticulitermes flavipes* y de *Tricercomitus termopsidis*. Solo el primero no podía estar sin la celulosa, mientras que los otros dos no tenían esa necesidad. Los ensayos de cultivo de *Trichonympha* fracasaron.

Recientemente, Yamin (1978), ⁽⁹⁾ y Yamin y Trager (1979) realizaron un cultivo puro sin ninguna bacteria (cultivo axénico) de *Trichomitopsis*, demostrando que el zooflagelado es el agente responsable de la digestión de la madera, ya que está desprovisto de bacterias simbióticas intracitoplasmáticas. El *Trichomitopsis*, como los otros flagelados termitícolas, absorbe por pinocitosis el fluido ambiental donde se encuentra el nitrógeno del que no puede prescindir.

Gutierrez (1956) conservó aisladas y vivas durante 96 horas a los *Trichonympha* de *Zootermopsis angusticollis*, en una solución salina equilibrada (NaCl 0,1 M; PO₄KH₂ 0,1 %; CO₃NaH 0,1 %; SO₄Mg 0,01 %, CaCl₂ 0,01 %) y privado de oxígeno, a la cual añadió:

Fracción de hígado 1	0,01 %	Papel de celulosa	0,005 %
Fracción de hígado 2	0.01 %	Clorhidrato de cisteína	0.02 %
Suero sanguíneo seco		Penicilina 4	500 µg/ml
según Loeffler	0.005 %	Sulfato de estreptomina	500 µg/ml

La supervivencia de *Trichonympha* es suficiente para que se pueda apreciar la utilización de la celulosa y celobiosa como alimentos energéticos. Estas fagocitan las partículas de celulosa, pero no las digieren si la termita que los alberga no ha ayunado. La digestión de la celulosa se retoma, en el ambiente del cultivo, si se añade extractos de levadura. Las vitaminas y los factores de crecimiento intervienen en el proceso de la digestión de la celulosa por parte de los zooflagelados.

Los antibióticos utilizados no ejercen efectos adversos en los *Trichonympha*, pero causan la muerte de las bacterias y de los esquizofitos. En estas condiciones, *la celulosa no puede ser digerida más que por los zooflagelados*.

Si los *Trichonympha* provienen de termitas que han ayunado durante 64 horas, entonces son incapaces de utilizar la celulosa. Reciben de su anfitrión (¿o de la flora bacteriana?) una sustancia que es necesaria para la fermentación de la celulosa. Si se añade extracto de levadura al cultivo, se ve que los *Trichonympha* recobran la facultad de digerir la celulosa. Sin duda, el extracto les aporta alguna vitamina y la síntesis de la celulosa vuelve a ser posible.

Al igual que Trager, Gutierrez no encuentra glucosa en el ambiente del cultivo. Este ambiente, que le da al zooflagelado un tiempo de supervivencia, no le permite multiplicarse por mitosis. *Le faltan sustancias que existen en el fluido de la panza, un fluido que el zooflagelado absorbe en cantidad por pinocitosis a nivel de su zona trófica*.

⁹ Composición del ambiente de cultivo utilizado por YAMIN (1978): PO₄HK₂ 10,8 mM; Po₄H₂K₂ 6,9 mM; KC1 21,5 mM; NaCl 24,5 mM; SO₄Mg 5,3 mM; CaCl₂ 0,53 mM. Se añadió a esta solución 0,1 % de celulosa en partículas muy pequeñas. Los gases O₂ y N₂ se expulsaron de la solución por ebullición. Un ambiente tamponado a pH 6,9. Después de la esterilización, se añaden Co₃HNa y suero de sangre fetal de ternera, inactivado por calor a 10 mM y a 2,5 % respectivamente.

Todos los biólogos que han realizado o intentado un cultivo de zooflagelados termitícolas han constatado la extrema sensibilidad de estos protozoarios al oxígeno. Solo viven en un ambiente anaerobio.

El efecto tóxico del oxígeno sobre los zooflagelos de la termita fue descubierto por Cleveland (1925) y luego fue confirmado por varios autores. La termita no parece sufrir en su pasaje a través de una atmósfera de oxígeno puro bajo una presión de 2,5 atmósferas, la cual en tres cuartos de hora mata a todos los zooflagelados simbióticos.

Bready y Friedman (1963) observaron que las larvas de *Reticulitermes flavipes* del 5° estadio, introducidas en una mezcla gaseosa hecha de 77% de oxígeno, 23% de nitrógeno y con una presión de 3,5 atmósferas, se paralizan y por consiguiente ya no hacen la muda, mientras que las larvas que acaban de hacer la muda no son afectadas por el oxígeno.

La mezcla de oxígeno x dióxido de carbono es incluso más activa en los zooflagelados que el oxígeno puro. Sin embargo, paradójicamente, el CO₂ ejerce un efecto protector en las larvas del 5° estadio.

Según Eutick et al. (1976), no es verdad de que el ambiente intestinal de las termitas sea anaerobio. Operando en *Nasutitermes exitiosus* y *Coptotermes lacteus*, tienen la intención de demostrar esto al hacer ingerir a los sujetos del experimento alimentos impregnados de sustancias redox e indicadores de pH.

A continuación se muestra la lista de sustancia redox:

Naturaleza	E'_0 (pH 7) (mV)	Valor de (mV)	Color	
			Forma oxidada	Forma reducida
"Metil viológeno"	- 446	- 556 à - 326	Incoloro	Violeta
Azul de metileno	+ 10	- 50 à + 70	Azul	Incoloro
Azul brillante de cresilo	+ 47	- 13 à + 107	Azul	—
Tionina	+ 63	- 3 à + 123	Azul	—
Azul de tolileno	+ 115	+ 55 à + 175	Azul	—
Diclorofenolindofenol	+ 215	+ 157 à + 277	Azul	—

Según los colores observados, Eutick et al., evaluaron: en *N. exitiosus*, el E'0 (pH 7) del intestino anterior a + 200 mV, del intestino medio de + 100 a + 150 mV y del intestino posterior de -20 a +30 mV en *C. lacteus*; el E'0 del intestino anterior e intestino medio de + 30 a + 50 aproximadamente y del intestino posterior de -20 a + 20 mV.

Los colores observados de las sustancias ingeridas indican que el intestino es aerobio en las dos termitas.

Eutick et al. utilizan sus colorantes en concentraciones muy fuertes, hasta 3% para el azul brillante de cresilo, al punto que nos preguntamos si la sustancia colorante no ejerce alguna reacción tóxica en el epitelio intestinal y en los zooflagelados. Debido a que tengo mucha experiencia en las coloraciones vitales, conozco la influencia nociva que todo colorante, incluso si se les declara inocentes (rojo neutro, por ejemplo), ejerce sobre el tejido y el órgano. Fui uno de los primeros en observar la sensibilización de los insectos a la luz por causa de este colorante (Grassé y Lesperon, 1935). Asimismo, siempre he sentido desconfianza con respecto a su pretendida inofensividad. Eutick et al. no especifican lo que se colorea en el intestino: las células epiteliales, los zooflagelados, los fragmentos de madera, ¿el fluido intestinal? También es difícil juzgar el estudio de los autores australianos.

Según Eutick et al., el pH del conjunto del tubo digestivo se sitúa entre 6,5 y 7,5 en *N. exitiosus*, y de 6 a 7 en *C. lacteus*.

Los autores australianos no parecen haber tenido en cuenta las variaciones del pH al pasar de un segmento intestinal al otro. También creemos que es útil recordar que los valores del pH no son los mismos a lo largo del tubo digestivo. Los cambios de color de los indicadores de pH se deben apreciar con el mayor cuidado de un punto a otro del tubo digestivo.

Aquí presentamos los valores de pH, establecidos segmento por segmento:

1° por Randall y Doody (1934) en *Zootermopsis angusticollis* (valores promedio): esófago 6,8; molleja 5,2; intestino medio 5; pasaje del intestino medio al intestino posterior (cólon) 3; panza 6,8.

2° por Dropkin (1944) en la misma termita: esófago 6,8; molleja 5,2; intestino medio de 5 a 6,8; pasaje del intestino medio al intestino posterior (cólon) 3; panza alcalina; recto neutro.

El pH de la panza medido con un electrodo de hidroquinona sería de 7,66 en *Heterotermes indicole*, de 7,9 en *Kalotermes flavicollis*, de 7,4 en *Reticulitermes lucifugus* y de 7,70 en *R. santonensis*.

El valor más bajo del pH a nivel de la unión intestino medio-cólon ($\text{pH} < 3$) sería, según Hungate (1939), debido a la producción de ácidos volátiles (ácido acético) por parte de los flagelados. Se trata de una afirmación apresurada, ya que el contenido de la panza está a un pH más elevado y próximo a la neutralidad, y el valor pH 3 podría estar relacionado con el flujo de sustancias secretadas por los tubos de Malpighi.

Contrario a lo que escriben Eutick et al., el hecho de que algunas bacterias que provienen de la panza se hayan podido desarrollar indiferentemente en el medio anaerobio o aerobio no significa (del todo) que esta panza sea aerobia. No me pronuncio acerca de las condiciones exigidas por las bacterias intestinales de las termitas, pero conozco y he constatado por experiencia que el oxígeno es mortal para los zooflagelados. La resistencia al oxígeno de algunos flagelados, tal y como Cleveland (1925 a y b) los ha descrito, son un caso excepcional.

Para mantener vivos a los zooflagelados de las termitas, es necesario evitar todo contacto, así sea corto, con el aire en el ambiente que los contiene (preparaciones *in vivo*). Las experiencias de Trager, Yamin y Trager y de Gutierrez son incontestables: los zooflagelados solo viven y se multiplican en un medio anaerobio.

Otro equipo australiano dirigido por Veivers (1980) ha puesto las cosas en orden. Estableció que los estados cambian de un segmento del tubo digestivo a otro (9 especies estudiadas: *Mastotermes darwiniensis*, *Neotermes insularis*, *Incisitermes barrettii*, *Glyptotermes brevicornis*, *Ceratokalotermes spoliator*, *Stolotermes victoriensis*, *Porotermes adamsoni*, *Coptotermes lacteus*, *Nasutitermes exitiosus*). Asimismo, utilizó colorantes redox (tionina, azul de metileno, azul nilo, fenosafranina). El potencial redox se midió en función de los colores tomados por dichas sustancias en los diversos segmentos intestinales. En el intestino anterior y medio, 9 especies son aerobias con un E'_0 de exceso + 100 mV, mientras que la panza y el cólon son anaerobios con un E'_0 situado entre - 50 y - 125 mV. En las 4 especies (*Incisitermes barrettii*, *Glyptotermes brevicornis*, *Stolotermes victoriensis*, *Coptotermes lacteus*), el recto es aerobio con E'_0 cerca de + 60 mV, mientras que en los otros 5 es anaerobio, con un E'_0 = - 125 a - 270 mV.

Así, se confirma el estado anaerobio de la panza, la cual está llena de esquizofitos y zooflagelados ⁽¹⁰⁾.

El rol simbiótico de los zooflagelados

Los zooflagelados digieren la madera y son los únicos beneficiarios de la operación o sus anfitriones reciben ayuda debido a las enzimas que emiten en el líquido de la panza rectal.

Cleveland (1924) suponía que los flagelados, gracias a sus enzimas, transforman la celulosa en glucosa. Esta era rechazada de la panza hacia el intestino medio, el cual la absorbía y la dejaba pasar por la hemolinfa, donde los órganos la metabolizan y dan como producto final de su utilización al CO₂ y al agua.

Esta interpretación se apoya en un error de observación: el contenido de la panza no pasa jamás por el intestino medio, ya que mecánicamente la válvula entérica se opone.

Las investigaciones de Cleveland fueron retomadas por otro americano, Hungate (1936-1948), quien llegó a conclusiones diferentes de aquellas de su compatriota.

A partir de análisis efectuados en *Reticulitermes* y *Zootermopsis*, él constató que en el intestino anterior se digiere 3,6% de celulosa, en el intestino medio 1,2% y en el intestino posterior 23,3%.

La tabla presentada a continuación recapitula los resultados obtenidos por Hungate (1938).

¹⁰ BIGNELL y ANDERSON (1980) mostraron a través de una técnica indirecta la pobreza en oxígeno del tubo digestivo de las termitas. Las vísceras aisladas y los fragmentos se introducen en un líquido de Ringer saturado de aire. Los tejidos intestinales toman el oxígeno del líquido, sin duda gracias a los fijadores de hidrógeno. Esta técnica que, fisiológicamente podría ser reprochable, proporciona las cifras que concuerdan con el estado anaerobio del entorno intestinal.

DIGESTIÓN DE LA MADERA
POR LOS EXTRACTOS DEL INTESTINO ANTERIOR, MEDIO Y POSTERIOR

	1	2	3	4	Media
Peso del serrín después de secado	91,2	91,1	91,1	90,8	91,1
Peso después de la acción del extracto del intestino anterior caliente	87,1	86,7	86,9	86,4	86,8
Peso después de la acción del extracto del intestino anterior	83,3	84,2	83,8	83,4	83,7
Peso después de la acción del extracto del intestino medio caliente	87	86,8	87,1	86	87
Peso después de la acción del extracto del intestino medio	85,6	86	85,7	85,9	85,8
Peso después de la acción del extracto del intestino posterior caliente	85,7	85,8	85,4	78,1	85,6
Peso después de la acción del extracto del intestino posterior	65,7	65,6	65,4	65,8	65,6

A partir del conjunto de sus resultados, Hungate concluyó que *Zootermopsis*, sin ayuda de sus flagelados, digiere por sí mismo un tercio de la celulosa alimenticia, siendo que los otros dos tercios son digeridos por los flagelados simbióticos. Sin embargo, no se detectó celulosa en el intestino de los sujetos sin fauna.

Debido a que no encontró glucosa en el tubo digestivo de las termitas, dedujo que los zooflagelados causan en la glucosa proveniente de la acción de las células una fermentación anaeróbica, donde una parte de los productos se difunde en el fluido de la panza y el insecto los usa como metabolitos.

Utilizando la técnica de Warburg, Hungate demostró (1939) el fundamento de su hipótesis: una suspensión de zooflagelados termitícolas, mantenidos en anaerobiosis, con la celulosa producido del CO₂, hidrógeno y ácido acético.

El rol de los flagelados simbióticos en el metabolismo de las termitas se ha demostrado también por Mauldin et al. (1972) al pasar por un desvío. Ellos estudiaron la influencia de los zooflagelados de *Coptotermes formosamus* en el catabolismo de los lípidos. En los sujetos "con fauna", el contenido total de lípidos oscila alrededor de 4% en un estudio de un periodo de 8 semanas. Por otro lado, en los sujetos desprovistos de forma parcial (sin *Pseudotriconympha grassii*) o total de fauna, el contenido de lípidos baja a 2%. La incorporación de lípidos de ¹⁴C, provenientes de una celulosa comida por la termita, es mucho más lenta en el insecto sin fauna que en el insecto normal.

Las termitas normales sintetizan sobre todo triglicéridos, los cuales tienen una presencia muy débil en los individuos sin fauna, tal es el caso del ácido oleico.

Estos autores concluyen a partir de sus investigaciones que *Pseudotrichonympha* es necesario en el desarrollo normal del catabolismo de la celulosa y en la síntesis de lípidos en las obreras de *Coptotermes formosanus* ⁽¹¹⁾.

La fermentación de la celulosa según Hungate

Hungate (1943) llevó al análisis mucho más lejos. Después de pesar la celulosa fermentada por los protozoarios de *Zootermopsis*, pudo deducir la existencia de dos tipos de fermentación. Una se caracteriza por una cantidad igual de CO₂ y de hidrógeno y una proporción relativamente fuerte de ácido acético e hidrógeno.

En la otra, la cantidad de hidrógeno liberado es casi el doble de la cantidad de dióxido de carbono. En cuanto a la producción de ácidos grasos, es un poco superior a la mitad de la del primer tipo.

	<i>1° tipo</i>	<i>2° tipo</i>
Celulosa degradada	148	120
Co ₂	60	169
H	61	288
Ácidos grasos	324	170

El primer tipo se observó en los grupos de *Zootermopsis nevadensis* y el segundo en los *Z. angusticollis*. Hungate sugiere que el tipo utilizado depende de las especies de protozoarios simbioses.

Hungate, al notar que un grupo de termitas con simbioses producen regularmente grandes cantidades de hidrógeno, dedujo que las termitas no utilizan este gas. La cantidad de hidrógeno permite calcular la cantidad de celulosa fermentada, suponiendo que la relación entre el hidrógeno y los otros productos de la fermentación sean los mismos en la termita intacta y en las experiencias efectuadas según la técnica de Warburg.

Por otro lado, es posible estimar aproximadamente la proporción de ácido acético y otros productos oxidables formados en la termita normal. La cantidad de oxígeno requerida para la oxidación completa de estos productos fue calculada y comparada con el consumo de oxígeno del insecto. Los calculos informan que los productos de la fermentación requieren una cantidad de oxígeno más o menos igual a aquella que se consume realmente por la termita provista de simbioses.

Si bien algunas de las proposiciones de Hungate son aceptables, hay otras tantas que suscitan reservas. No se ha comprobado la utilización de sales de ácidos grasos por parte de las termitas. Si estas sales de verdad son metabolitos generalmente metabolizados por el

¹¹ ESENTER y KIRK (1974) efectuaron un estudio sobre la digestión de la madera de álamo (*Populus grandidentata*) por grupos de *Reticulitermes flavipes*, encerradas en vasos de Petri, en contacto inmediato con el vidrio, condición deplorable que explica la alta mortalidad y el canibalismo desenfrenado entre sus termitas y que desacredita los resultados presentados.

insecto, entonces al administrarlos a los sujetos sin fauna deberían asegurarles una supervivencia de larga duración. Ya sea que las *Zootermopsis* sin fauna reciban junto con su alimento el acetato de sodio (Cook, 1943) o el acetato de calcio (Hungate), no suelen vivir más tiempo que las muestras sin zooflagelados alimentados solo con madera.

Por otro lado, muchos autores han comprobado la presencia de glucosa en el intestino medio y en la panza rectal¹². La fermentación existe, pero está precedida por una producción de glucosa y una parte probablemente la utiliza la termita, ya que nada se opone al pasaje de este glúcido a través de la panza rectal y a su difusión hemolinfa.

Para finalizar con la contribución de Hungate, insistiremos en resaltar que el autor americano asegura que la lignina permanece sin cambios durante el curso de los procesos químicos de la digestión de la madera. Ahora sabemos que no escapa a la acción de las enzimas, algunos de los cuales son producidos por los simbioses. Por lo tanto, no comprendemos los análisis efectuados por Hungate, según los cuales el peso de la lignina no varía durante la digestión de la madera, pero tenemos la certeza de que esta sustancia al menos está lisada por los simbioses que habitan la panza rectal¹³.

Yamin (1980) estudió los productos de la digestión de la celulosa marcada por el zooflagelado *Trichomitopsis termopsidis* simbiote intestinal de las *Zootermopsis*. Yamin encontró ¹⁴CO₂ y ¹⁴C acetatos, confirmando así algunos de los datos de Hungate.

Las celulasas y celobiasas producidas por el intestino de termitas con zooflagelados

La presencia de estas enzimas fue tomada como dudosa. Hoy en día, los trabajos de bioquímicos cualificados prueban que son una realidad.

Desde 1932, Montalenti constató que la celulosa es atacada por los jugos intestinales de *Kaloterms flavicollis*.

El anuncio de Tracey y Youatt (1957) acerca de la presencia de una celulasa y de una quitinasa en *Coptotermes lacteus* no ha aportado nada nuevo porque estos autores que utilizaron los extractos del insecto entero no hicieron discriminación alguna entre la termita y sus protozoarios.

Yocoe (1964) evaluó la actividad celulásica de los extractos totales de las obreras y larvas de *Reticulitermes speratus* con una técnica indirecta. Midió la caída de la viscosidad de la solución, proporcional a la cantidad de celulosa degradada. Se les quita la fauna a las

¹² BASHOR (1965), cuyos trabajos no conocemos más que por lo dicho por HONIGBERG (1970), encontró glucosa en el fluido del saco rectal de *Cryptocercus*, así como también la trehalosa que deriva del primero.

¹³ VISINTIN (1941) comparó los valores del cociente respiratorio (CR) de las termitas en función de sus regímenes alimenticios y de su fauna y flora simbiótica. El CR de los sujetos alimentados con celulosa pura es muy cercano a 1, mientras que el de las larvas sin fauna y alimentadas con levadura se sitúa cerca a 0.80. Esta caída se atribuye al hecho de que la termita (*Saccharomyces cerevisiae*) desprovista de sus zooflagelados no digiere la celulosa. Estas investigaciones se apoyan en técnicas poco precisas que no aportan más que pruebas pobres.

termitas (en parte) mediante el ayuno y la privación de agua durante 3 días. Así, constató que el poder celulásico persiste en los insectos sin fauna. Asimismo, Yocoe sometió a las termitas a una temperatura de 35° a 40° C durante 3 horas. Este tratamiento disminuyó de un séptimo a un tercio el número de zooflagelados simbióticos y la actividad celulásica pasa de 6 a 1 o de 5 a 1. El autor japonés atribuye esta baja brutal a la alteración del epitelio intestinal secretor. Se trata de una hipótesis arriesgada, ya que la alteración abarca más probablemente a la población protozoaria que a la del intestino. Yocoe olvida que el retiro de la fauna por medio del oxígeno bajo presión no les causa la menor lesión orgánica. Los sujetos a los que se les quitó la fauna por medio de este procedimiento mueren rápidamente, pero si se les vuelve a colocar la fauna mediante el intercambio de alimentos proctodeales, las termitas viven como si no hubieran experimentado ningún tratamiento esterilizante. El hecho de recuperar sus zooflagelados reestablece su equilibrio fisiológico. He tenido la oportunidad de practicar en varias ocasiones retiro y la reinclusión de la fauna en *Kaloterms* y *Reticuliterms*, siempre con el mismo éxito.

Otros dos bioquímicos japoneses, Yamaoka y Nagatani (1975), encontraron en la misma termita (*Reticuliterms speratus*) una celulasa en las glándulas salivales y otra en la panza rectal. Se detectó también una ligera actividad celulásica en el intestino anterior y medio. Si las *Reticuliterms* son privadas de alimento durante 24 horas, la actividad de la celulasa atribuida a los protozoarios baja de 40 p. 100.

Un equipo de bioquímicos australianos (O'Brien et al., 1979) estudiaron el origen y la distribución de la celulasa en Rhinotermitidae *Coptotermes lacteus*. Esta enzima se encuentra en todos los segmentos del tubo digestivo, pero manifiesta ahí actividades irregulares. El 19% de esta actividad se sitúa en el intestino anterior (buche), 32% en el intestino medio y 49% en el intestino posterior.

El intercambio de alimento proctodeal tiene por efecto la introducción de la celulasa en la panza en el intestino anterior.

El retiro de la fauna disminuye de 30% a 50% la actividad celulásica de la termita (la desfaunación se obtiene al someter a los sujetos del experimento al ayuno, después de haber destruido su flora bacteriana por medio de la tetraciclina), debido a que la desaparición de solo estas bacterias no produce cambios.

El equipo australiano de S. E. McEwen (1980) retomó las investigaciones de Tracey y Youatt. En el caso de *Coptotermes lacteus*, la celobiasa está presente en el tubo digestivo. De hecho, en el intestino anterior sucede el 1% de la actividad total de esta enzima, el 21% en el intestino medio y el 78% en el intestino posterior. La destrucción de los zooflagelados y bacterias anaerobias se obtiene con la permanencia de las termitas en una atmósfera de oxígeno a presión de 2 atmósferas y media. De forma progresiva, la actividad enzimática de la panza disminuye y se vuelve nula al cabo de 48 horas después del comienzo del retiro de la fauna. Por el contrario, la actividad en el intestino medio permanece sin cambios.

McEwen, Slaytor y O'Brien concluyen que este dispone de dos celobiasas, una producida por el epitelio del intestino medio y otra por los protozoarios de la panza. Las dos manifiestan propiedades muy similares: ambas actúan al mismo pH 5 y se inactivan después de un calentamiento a 62° C durante 10 minutos. El estudio cinético reveló algunas diferencias entre ambas. La celobiasa del intestino medio tiene un Km de 4,17 mM y un Vmax de 143 µmol glucosa por hora y por miligramo de proteína, mientras que aquella del intestino posterior tiene un Km de 2,82 mM y un Vmax de 200 µmol de glucosa por hora y por miligramo de proteína.

De los trabajos aquí expuestos, podemos concluir:

1° El intestino medio de las termitas con zooflagelados produce celulasas y celobiasas que terminan en la degradación completa de la celulosa.

2° Los zooflagelados de la panza rectal digieren la madera en su totalidad y rechazan en el líquido de la panza las celulasas y celobiasas.

La producción de enzimas celulolíticas explica el hecho de que las termitas sobrevivan algunas semanas sin sus zooflagelados y que sean aptas para metabolizar la celulosa por sus propios medios. Sin embargo, mueren prematuramente por dos razones supuestas entre las que no podemos elegir una actualmente:

1° La digestión de la celulosa por las enzimas de la termina asegura solo de forma imperfecta las necesidades energéticas del insecto.

2° Los zooflagelados aportan a su anfitrión sustancias que necesita como vitaminas, factores de crecimiento, etc.

Sin embargo, aquí caemos en el juego de las hipótesis, ya que no estamos seguros de que la falta de celulosa sea la única y verdadera causa que acorta la vida de las termitas sin fauna (la desaparición de los zooflagelados debería estimular la síntesis de celulasas por el intestino medio en virtud de la regla de la hipertrofia compensadora). Es posible que los protozoarios le procuren a su anfitrión un alimento de calidad que solo ellos sean capaces de sintetizar.

Se desconocía, en 1981, la naturaleza exacta de las celulasas secretadas tanto por las termitas como por los zooflagelados. Es posible que sean diferentes y tengan acciones complementarias (las celobiasas del intestino medio y de la panza de *Coptotermes lacteus* son diferentes, McEwen et al., 1980).

De todos modos, las celulasas dividen a la molécula de celulosa en sus constituyentes, la glucosa β . Parece que la glucosa, contrario a lo que afirma Hungate, es el metabolito energético de las termitas, al menos a nivel del intestino medio.

En efecto, en la digestión de la celulosa producida por las enzimas elaboradas por el epitelio del intestino medio, es muy probable que la glucosa sea utilizada como metabolita y sea absorbida por el epitelio del intestino medio.

Es similar a la glucosa emitida de la digestión de la madera efectuada por los zooflagelados en la panza.

¿Es cierto, como lo pretende Hungate, que dichos flagelados fermentan la glucosa en anaerobiosis y otorguen los mismos productos que las bacterias anaerobias y celulolíticas de la panza de los rumiantes: CO₂, H₂O, H₂, metano y ácidos grasos? Nuestra información no nos permite responder esta pregunta con total certeza.

***La producción supuesta de enzima celulíticas
por las de las bacterias de las termitas con zooflagelados***

A pesar de su pequeño tamaño, la panza de las termitas inferiores constituye un biotipo altamente complejo. Su contenido está hecho de un líquido espeso donde nadan los zooflagelados, las espiroquetas, los bacilos del tipo *flexilis* y flotan los restos de madera que llegan, sin deformarse, después de haber atravesado el intestino medio.

Los zooflagelados no son los únicos en haberse diversificado, ya que la riqueza de especies también es grande en las espiroquetas y las bacterias (una treintena de especies según Breznak y Pankratz (1977)). La pared del saco rectal está revestida de un vellón continuo de bacterias, Fusiformis, pequeñas espiroquetas, etc., sumergidos en la cutícula o aplastados contra ella.

Los mismos zooflagelados portan esquizofitos particulares, localizados a menos en la zona trópica de sus cuerpos. Las bacterias y las espiroquetas forman en el zooflagelado lo que llamamos el *revestimiento esquizofítico* (Duboscq y Grassé, 1926; Grassé, 1926 a y b). Hemos demostrado (1938) que, en ciertas circunstancias, el zooflagelado puede "fagocitar" una parte de su revestimiento, el cual en muchos casos nos ha parecido estrictamente específico. Kirby señaló varias veces los esquizofitos que forman el revestimiento de Devescovicinidae (Kirby, 1941).

Algunos autores supusieron que, de entre las innumerables bacterias que se mezclan con los zooflagelados de la panza, son las celulolíticas las que participarían también en la digestión y la fermentación anaerobia de la celulosa.

Beckwith y Rose (1929) intentaron de poner en evidencia la digestión de la celulosa por parte de las bacterias en las termitas que pertenecen a estos géneros: *Reticulitermes*, *Parotermes*, *Zootermopsis*, *Neotermes* y *Amitermes*. Entre los cultivos que intentaron a partir de un inóculo hecho de contenido intestinal, una pequeña minoría demostró una celulolisis siempre discreta después de un largo período de 10 días a 3 meses. Nada positivo emergió de esta investigación.

Verona y Baldacci (1939) y Baldacci y Verona (1940) aislaron a partir de un inóculo proveniente del contenido intestinal de *Reticulitermes lucifugus* o de *Kaloterms flavicollis* un "esquizomiceto" celulolítico que cae dentro del género *Cytophaga*. Los cultivaron en un entorno con base de gel de sílice.

Sin embargo, al retomar sus investigaciones, Baldacci (1941) no tuvo éxito en obtener bacterias celulolíticas inoculando un medio nutritivo con gel de sílice (técnica de Winogradsky) con el contenido de la panza de *Kaloterms flavicollis* sin sus flagelados simbióticos. Los ensayos realizados con otros entornos de cultivo fracasaron.

Hungate (1931) no pudo, en las termitas con zooflagelados, aislar las bacterias celulolíticas.

French (1975) constató que las bacterias aisladas a partir de la panza de *Coptotermes lacteus* no digieren algunos azúcares (glucosa, manosa, galactosa, etc.), pero producen una celulasa y varias otras enzimas como una fenoloxidasa. A partir de sus investigaciones concluye que, entre las bacterias de la panza rectal, que existen en los géneros *Achromobacter* y *Bacillus* aquellas que manifiestan in vitro una actividad

celulolítica y son capaces de degradar compuestos fenólicos. Añade que, al parecer, estas bacterias atacan la lignina.

Thayer (1976) volvió a tratar el problema mediante el aislamiento, a partir de la panza rectal de *Reticulitermes hesperus* y diversas bacterias (*Bacillus cereus*, *Serratia marcescens*, *Arthrobacter sp.*, *Alcaligenes*), donde las primeras se muestran capaces de hidrolizar un gel de carboximetilcelulosa y de desarrollarse en la madera de una acacia (*Prosopis glandulosa*, mezquita en americano). Estas bacterias parecen ser celulolíticas facultativas¹⁴.

Eutick y sus colaboradores (1978) estudiaron la influencia de los antibióticos en la flora bacteriana de la panza y sus consecuencias para la termita. En este capítulo solo consideramos las investigaciones que conciernen a *Coptotermes lacteus*¹⁵.

La siguiente tabla resume sus resultados.

Antibiótico	Microorganismos sobrevivientes	Esperanza de vida en días de la termita
Muestras	B. S. C. P.	69
Penicilina	B.	29
Meticilina	B. S.	8
Estreptomocina	C.	15
Mistatina	B. S.	16
Ampicilina	B. S.	8
Metronidazol	B. C.	17
Kanamicina	C.	14
Cloranfenicol	B. C.	22
Eritromicina	B.	14
Cefaloridina	B.	6
Tetraciclina	C.	9
Pimaricina	B.	18
Ácido tuesino	B. S. C. P.	47
Oxígeno	B. C.	12

B., bacterias ; S., espiroquetas ; C., hongos ; P., protozoarios

¹⁴ Un trabajo de SEBALD y PRÉVOT (1962), microbiólogos especializados en el estudio de bacterias anaerobias, aporta datos sobre una bacteria nueva extraída del intestino posterior de *Reticulitermes santonensis*. Se trata de *Micromonospora acetofornici*, asociada en la panza de su anfitrión con un *Sphaerophorus* sp. Se comporta con una anaerobia estricta y de forma heterótrofa, el carbonato de calcio parece ser su principal o única fuente de carbono. Por otro lado, *no posee ninguna facultad celulolítica*, opuesto al *Micromonospora propionici* estudiado por HUNGATE (1946). Un hecho tal motiva a no generalizar los resultados obtenidos en una especie de bacteria con otras del mismo género.

¹⁵ La flora bacteriana de *Reticulitermes flavipes* opone una gran resistencia a los antibióticos, los cuales se utilizan solos o mezclados. BREADY y FRIEDMAN (1963) no lograron desinfectar por completo a esta termita.

Las bacterias dominantes en *Coptotermes lacteus* pertenecen a los géneros *Streptococcus* y *Enterobacter*, mientras que en *Nasutitermes exitiosus*, una especie sin zooflagelados, las *Streptococcus* son mayores que todas las demás bacterias.

El equipo de Eutick escribe "One of the major problems in a study of this nature is to separate the effects of the antibiotic on the bacterial flora and on the termite itself", (pág. 366). No parece haber tenido éxito. Sus resultados están en desacuerdo con los del equipo de Breznak (1973), según los cuales la administración de tetraciclina, penicilina, cloranfenicol o estreptomina hacía desaparecer las bacterias y no a los zooflagelados. ¡Este desacuerdo es muy desfavorable y hace que sea imposible sacar alguna enseñanza de esta investigación!

Schultz y Breznak (1978) cultivaron en estricta anaerobia las bacterias heterótrofas de la panza rectal de *Reticulitermes flavipes*. Asimismo, calcularon la cantidad media de estas bacterias por individuo: $0,4 \times 10^5$ para el primer estadio larvar, $1,3 \times 10^5$ para el tercer estadio larvar, $3,5 \times 10^5$ para las obreras y $1,5 \times 10^5$ para los soldados. El 66,3 % de los cultivos aislados concernía a Streptococos, *Streptococcus lactis* y *S. cremoris*, independientemente del origen de las termitas, del estadio de desarrollo, de la casta o del cautiverio y su duración. Las bacterias aisladas no estreptococos fueron de *Bacteroides*, Enterobacteriaceae y en menor número las *Lactobacillus* y *Fusobacterium* (¿*Fusiformis*?). Todos los ensayos para obtener cultivos puros de bacterias celulolíticas han fracasado.

La composición de la flora intestinal parecer ser específica en una determinada termita e independiente del entorno.

Krasil'nikov y Satdykov (1970) contaron las bacterias en el intestino posterior de *Anacanthotermes angerianus* y de *A. turkestanicus* de $1,3 \times 10^6$ a $4,3 \times 10^9$, según la casta y la edad del sujeto considerado. Los cultivos efectuados por estos autores fueron expuestos a condiciones aerobias que no permiten conocer la población real de la panza rectal, un entorno anaerobio.

Este trabajo reseña resultados contradictorios y a menudo poco claros, no se puede concluir si las bacterias de la panza de las termitas participan o no en la digestión de la celulosa y de la lignina. La incertidumbre permanece, ¡no es más que papel desperdiciado! Es posible que una población bacteriana, cuya mayoría está compuesta de especies casi constantes para una termita determinada, se añadan bacterias provenientes del medio exterior (particularmente del suelo) y donde algunas son celulolíticas.

Posible rol de fermentación ejercido por las bacterias simbióticas de los zooflagelados lignívoros

Desde la utilización del microscópico electrónico, en *todos* los zooflagelados termitícolas lignívoros, he observado en su citoplasma y en su núcleo una cantidad quizá considerable de bacterias (fig. 203). Se dividen activamente y no parecen sufrir agresión alguna por parte de su anfitrión, el cual a su vez no se ve incómodo en absoluto con su presencia.

Debido a que ignoramos la naturaleza química de las relaciones que existen entre ambos, no podemos afirmar que las bacterias intranucleares o intracitoplasmáticas tengan el valor de simbiosis, pero estamos seguros de su *presencia constante* (Lavette, 1967, 1969).

Asimismo, también vienen a la mente dos interpretaciones de otros hechos que los presentados por Hungate.

1° La digestión de la celulosa que da glucosa se produce por una celulasa secretado por el flagelado, pero la fermentación de la glucosa sería obra de las bacterias simbióticas endocelulares. Estas trabajarían de la misma manera que las bacterias simbióticas intestinales de las termitas.

2° Las bacterias intraflagelares asumen por sí solas la digestión, la fermentación de la celulosa y la digestión de la lignina.

La primera de estas hipótesis se supuso en términos similares por Pierantoni (1935), quien insistió en la abundancia y constancia de las bacterias en los zooflagelados simbióticos (*Joenia*, *Mesojoenia*, *Trichonympha*), pero sin duda va demasiado lejos al hablar de un micetoma simbiótico análogo al que existe en las células de algunos insectos homópteros (en particular los cóccidos), (¹⁶). En algunos casos, las bacterias se reúnen en una región precisa del flagelado, donde forman una pila o nube. Este es el caso de *Joenia annactens*, el más grande los simbiosis de *Kaloterme flavicollis*. Sin embargo, este grupo tiene muchas mitocondrias (u orgánulos que les correspondan, ya que las mitocondrias o supuestas como tales no presentan paredes pero poseen el ácido desoxirribonucleico). Cuando la *Joenia* se divide o se transforma al momento de la muda imaginal de su anfitrión, la pila se disuelve y sus elementos se dispersan de forma relativamente uniforme en el citoplasma. Las bacterias no se reúnen en grupos en *Trichonympha* y otros flagelados lignívoros.

Según Pierantoni: "La funzione dell'organello simbiotico dei Protozoi deve esplicarsi con la elaborazione di un fermento che idrolizza la cellulosa et rende solubile la lignina", (1935, página 167).

Esta concepción, posiblemente justa, hace alusión a un "orgánulo" simbiótico, el cual en realidad se reduce a bacterias dispersas en el núcleo y el citoplasma del zooflagelado.

Hungate (1938), quien conocía la hipótesis de Pierantoni, intentó sin éxito cultivar las bacterias simbióticas fuera de sus anfitriones, también sostuvo que los zooflagelados son los agentes directos de la fermentación de la glucosa.

Yamin (1978) observó a *Trichomitopsis termitidis* en el microscopio electrónico y tuvo éxito en el cultivo axénico. No encontró ninguna bacteria simbiótica en el flagelado. Este hecho es un argumento fuerte contra la hipótesis según la cual las bacterias simbióticas serían los agentes eficientes de la digestión de la madera.

¹⁶ Debido a la ausencia del microscopio electrónico, las bacterias simbióticas (todas de tamaño muy pequeño), pasan prácticamente desapercibidas.

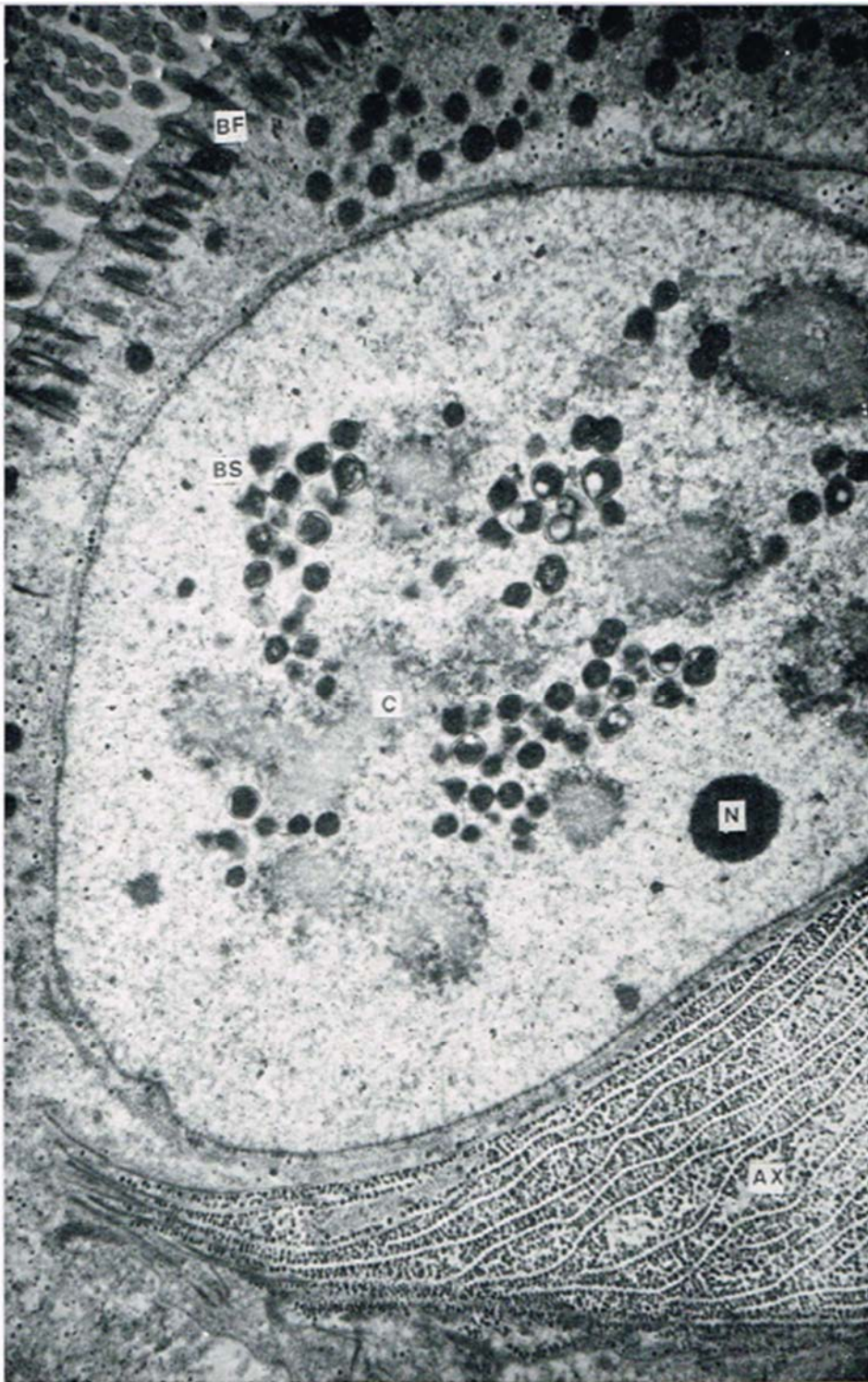


FIG. 203. - Núcleo de una *Jaenia annectens* lleno de bacterias simbióticas, de las cuales muchas están en proceso de división. *AX*, axostilo, entre las cortinas de los microtúbulos, abundantes gránulos de glucógeno; *BF*, bases de los flagelos; *BS*, bacterias simbióticas; *C*, cromosoma; *N*, nucléolo (x 20 000, foto de microscopía electrónica de A. LAVETTE, 1967).

IV. - LA DIGESTIÓN DE LA LIGNINA

Pierantoni (1935-1937), según nuestros datos, fue el primero en hablar de la solubilización de la lignina contenida en la madera fagocitada por los zooflagelados. Este se trata de un problema importante que ha sido descuidado por los autores americanos, los cuales al parecer piensan que la lignina permanece sin cambios en los flagelados.

Los análisis comparados de la madera ingerida y los excrementos excretados por la termita muestran que en estos la tasa de lignina se ha elevado y la tasa de celulosa bajó.

Por ejemplo, Wolcott (1946) encontró en los excrementos de *Cryptotermes brevis* un 90% de lignina y solo 45% en la madera ingerida. Con otra madera, el 23% en la madera ingerida y 50% en los excrementos.

Léopold (1952) hizo la misma contatación en *Cryptotermes brevis* alimentadas con pino de Douglas (*Pseudotsuga taxifolia*). En los excrementos, la tasa de celulosa pasa de 62% a 10%, el pentosano de 6 a 4, mientras que la tasa de lignina se eleva de 26% a 65%.

Hungate, quien constató también que la lignina es más elevada en los excrementos que en la madera consumida, concluyó que solo se digiere la celulosa.

Este razonamiento no debe tomarse en consideración, ya que no toma en cuenta todos los datos del problema. He aquí la prueba.

Comparar la composición química de la madera con la de los excrementos no puede dar explicaciones de la digestión de la lignina, incluso si los excrementos están hechos por completo de esta sustancia.

Para saber si una parte de la lignina es digerida, el sentido común exige que el peso y la composición química de la madera consumida por la termita en observación sea conocido con precisión y que el análisis ponderal aporte información acerca de la totalidad de los excrementos.

Estas condiciones no se cumplieron, las cifras dadas por Hungate y otros zoólogos carecen de valor.

Por otro lado, Hungate⁽¹⁷⁾ y sus sucesores ignoran un hecho vital, es decir, la lisis *total* de la madera por los zooflagelados. Lavette (1964-1967) y mi persona hemos observado *in vivo* y sobre preparaciones (microscopio fotónico y electrónico) que los fragmentos de madera fagocitados por los flagelados (*Trichonympha*, *Spirotrichonympha*, *Pyrronympha*, *Caduceia*, *Trichomonas*, *Devescovina* y otros) no están rodeados de una vacuola como sí lo están los microbios o las partículas orgánicas que fagocita una ameba, sino que permanecen en contacto inmediato con el citoplasma. Los fragmentos de madera se ablandan, se deforman disminuyendo considerablemente de tamaño y finalmente se vuelven esféricos, traslúcidos y amarillentos.

¹⁷ A lo largo de su exposición, HUNGATE (1938) no hace ninguna distinción entre los excrementos y el alimento proctodeal, el cual nombra como pellet feeding. Esta resulta una imprecisión grave tanto en el texto como en el estudio en general.

Estas esférulas desaparecen al cabo de cierto tiempo, expulsadas o totalmente lisadas, no tenemos certeza alguna. Estas observaciones implican, sin discusión posible, que *la madera está licuada en su totalidad*, es decir, que la celulosa y la lignina están desnaturalizadas ⁽¹⁸⁾ por el protozoario.

No se ha observado por parte de los flagelados la expulsión de pedazos de madera parcialmente digeridos. A lo largo de mis observaciones personales, así como las que he realizado con O. Duboscq, A. Hollande, A. Lavette, nunca he visto fragmentos de madera salir del cuerpo de un flagelado. Solo las Joenia, cuando las ninfas se preparan para la muda imaginal, purifican su citoplasma, disminuyen de tamaño y permanecen en el recto del imago, asegurando su pasaje de la ninfa a la reproductora.

Lavette (1967) puso en evidencia en los flagelados termitícolas algunos derivados de la lignina en presencia de la floroglucina clorhídrica, diciendo que "vainillina da un color rosa franco, mientras que el aldehído y el aldehído protocatéquico dan respectivamente coloraciones rosado pálido y rosado anaranjado". Según el mismo autor, en los flagelados de *Trichonympha agilis* y *Dinenympha gracilis* de *Reticulitermes lucifugus*, la degradación de la lignina va más allá del estado del aldehído protocatéquico, estado considerado como el último por Seifert (1962), (este aldehído se encontró en el tubo digestivo de las larvas de Cerambycidae y de Anobiidae que digieren la madera).

Actualmente, nuestro conocimiento directo de la digestión de la lignina se limita a los hechos aquí expuestos.

Diversos trabajos efectuados a lo largo de los últimos veinte años tienden a establecer que la lignina es digerida en parte por las termitas.

Leopold (1952), al estudiar comparativamente la digestión de la madera de pino de Douglas (*Pseudotsuga taxifolia*) por el hongo *Caniophora puteana* y la termita *Cryptotermes brevis*, constata que el primero ataca mucho más la lignina, mientras que el segundo solo destruye una pequeña parte y desnaturaliza sobre todo a los glúcidos.

La digestión de la lignina fue señalada por Becker y Siefert (1962, 1965), concerniendo sus observaciones a *Kaloterms flavicollis*, *Reticulitermes santonensis*, *Heterotermes indicola* y *Nasutitermes ephratae*. Los tres primeros están asociados a los zooflagelados, mientras que el cuarto no lo está.

Los biólogos alemanes (1962) utilizan la técnica siguiente: la madera que sirve de muestra es tratada durante 2 horas por el ácido sulfúrico a 72% a la temperatura del laboratorio, luego durante 4 horas al calor en el mismo ácido diluido. El residuo, considerado como hecho de lignina, se pesa. Por desvíos bastante complicados, Becker y Seifert reportan las cifras obtenidas con las que arroja el análisis de los excrementos y deducen que una parte de la lignina no se vuelve a encontrar ahí. La siguiente tabla resume sus resultados.

¹⁸ En un ambiente muy ácido, la lignina se disuelve sin cambiar de composición (¿?).

PÉRDIDAS EN CELULOSA Y LIGNINA

Pérdida relativa de la madera, en %, después de pasar por la termita								
Especie de madera	Celulosa				Lignina			
	<i>K. fl.</i>	<i>Het. in.</i>	<i>Ret. s.</i>	<i>Nas. eph.</i>	<i>K. fl.</i>	<i>Het. in.</i>	<i>Ret. s.</i>	<i>Nas. eph.</i>
<i>Ulmus campestris</i>	73,8	77,9	—	90,7	19,3	32	—	43,4
<i>Acer pseudoplatanus</i>	85,3	86,5	—	93,9	22,8	25,7	—	42,4
<i>Betula verrucosa</i>	84,7	88,3	—	—	15,1	30,9	—	—
<i>Fagus sylvatica</i>	88,5	86,4	97,1	97,4	1,7	28,1	83,1	48,5
<i>Populus sp.</i>	89	86,9	96	93,2	35,6	40,5	78,2	51,5
<i>Pinus sylvestris</i>	91,4	88,6	98,7	—	18,8	14,5	70	—
Media	85	86	97	94	19	29	77	46

K. fl. = *Kaloterme flavicollis*; *Het. in.* = *Heterotermes indicola*; *Ret. s.* = *Reticulitermes santonensis*; *Nas. eph.* = *Nasutitermes ephratae*.

(según SEIFERT y BECKER, 1962).

En total, Seifert (1962) encuentra que la cantidad de lignina también disminuye, de 3% en la haya y de 2,9% en el pino.

Según Seifert y Becker, la madera después de la digestión ha perdido de 2% a 36% de la lignina en *K. flavicollis*, 14% a 40% en *H. indicola*, 70% a 83% en *R. santonensis* y 42% a 46% en *N. ephratae*.

La pérdida en lignina que existe también en *Nasutiterme ephratae*, así como la digestión de esta sustancia no puede ser más que obra del intestino mismo o de las bacterias de las panzas rectales.

Butler y Buckerfield (1979) resaltaron que una parte de la lignina pudo ser lisada sin sufrir una descomposición al momento de su tránsito intestinal debido a la acidez de algunos segmentos intestinales, y que esta fracción no figura en los balances establecidos por Becker y Seifert.

French y Bland (1975), para estudiar la salida de la lignina en el intestino de las termitas, usaron otra técnica. Estos investigadores midieron la radioactividad de los "armazones" de *Nasutitermes exitiosis* y de *Coptotermes lacteus* que comieron madera de *Eucalyptus maculata* impregnada de ácido [3-¹⁴C] cinámico. Aseguran que este ácido marcado está incorporado solo por la lignina (y no por las proteínas) y que, incluso si una pequeña fracción está incorporada por otras sustancias, la extracción por etanol las eliminaría.

Los órganos de la termita no muestran radioactividad más que a las 85 horas después de la ingestión del producto marcado. La degradación total de la lignina exige un tiempo promedio de 90 horas.

Esta técnica, que busca probar que la lignina marcada fue metabolizada porque los órganos de la periferia del cuerpo se volvieron radioactivos, no es totalmente convincente, ya que no posee la certeza de que solo la lignina puede fijar al ácido cinámico marcado.

Butler y Buckerfield (1979) aportaron una contribución original a la solución del difícil problema de la digestión de la lignina.

Alimentaron a sus termitas, *Nasutitermes exitiosus*, con madera impregnada de una lignina sintetizada a partir de monómeros marcados con ^{14}C . La síntesis se obtiene mediante enzimas polimerizantes que actúan sobre los alcoholes de coniferil marcados con ^{14}C ya sea en el grupo metoxilo (C. 2) o en el anillo aromático. Los polímeros realizados de esta manera serían comparables, o idénticos, a la lignina de las coníferas. Se marca la lignina natural del maíz con ^{14}C con el medio que se detalla a continuación: se inyecta, en el maíz en proceso de crecimiento, el ácido ferúlico marcado que participa en la elaboración de la lignina.

Se coloca a las termitas en un frasco que atraviesa una corriente de aire (¹⁹), arrastra el CO_2 producido y detiene por burbujeo el agua que contiene una sustancia y que se combina en $^{14}\text{CO}_2$.

Los análisis, después de una alimentación con la lignina marcada, se extendieron por un periodo de 6 a 69 días, informaron que ^{14}C está presente en el CO_2 expulsado por las termitas y también en los tejidos de estas. Lo cual demuestra la digestión de la lignina y la utilización de metabolitos emitidos en su degradación.

Butler y Buckerfield resaltaron que los bioquímicos que habían estudiado la degradación de la lignina (suelo, hongos, bacterias) consideran que siempre opera en un entorno aerobio y encontraron una confirmación en un estudio de Eutick y sus colaboradores (1976), según el cual el medio intestinal de *Nasutitermes exitiosus* y de *Coptotermes lacteus* sería aerobio. Nos limitamos a recordar: en primer lugar, los zooflagelados son estrictamente anaerobios y, en segundo lugar, la fermentación de la celulosa y de la lignina en el rumen de los rumiantes se hace en un medio anaerobio.

La gran laguna en nuestros conocimientos es la ignorancia según la cual nosotros somos instrumentos químicos que metabolizan la lignina en las termitas (²⁰).

¹⁹ En el recipiente que contenía la muestra experimental de sus *Nasutitermes*, BUTLER y BUCKERFIELD hicieron pasar una corriente de aire continuo. Hace poco, puse a *Kaloterms* y a *Reticuliterms* en condiciones muy similares. Todos mis animales murieron al cabo de dos o tres semanas. Las termitas crean en sus nidos un microclima donde el aire está confinado y las corrientes de aire perturban mucho su comportamiento.

²⁰ En un estudio sobre las relaciones que existen entre el estado de las camas de hojas y los restos orgánicos y *Nasutitermes exitiosus* en Australia meridional, LEE y BUTLER (1977) mencionaron que hicieron consumir a estas termitas madera de eucalipto impregnada de alcohol etílico teniendo en disolución dos variedades de ligninas marcadas a ^{14}C . Estas termitas rechazaron el marcado con $^{14}\text{CO}_2$, lo que prueba que metabolizaron las ligninas y por consecuencia demetilizaron y depolimerizaron estas sustancias.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDREWS (B. J.), 1930. - Method and rate of protozoan refaunation in the Termite *Termopsis angusticollis* Hagen. Univ. California Publ. Zool., 33, 449-470.
- ARCHETTI (I.) et GHIDINI (G. M.), 1941. - Studie sulle Termiti. 8°. Le spirochette delle termiti italiane. Rev. biol. colon., 4, 55-62.
- BALDACCI (E.), 1941. - Studi sulle termiti italiane. 9°. Schizomiceti o Protozoi cellulolitici nell'intestino delle termiti. Riv. biol. colon., 4, 27-44, 55-62, 157-159 et 5, 19-40.
- BALDACCI (E.) et YERO, A. (O.), 1940. - Sulla presenza di schizomiceti e cellulolitici nell'intestino di *Reticulitermes lucilugus* e *Calotermes flavicollis*. Soc. ital. biol. sper. bol., 15, 592-593.
- BASHOR (S. L.), 1965. - Studies on the cultivation of hind-gut flagellates of *Zootermopsis angusticollis*. Master's Thesis, Graduate School, State Univ. N. Y. at Buffalo (d'après HONIGBERG, 1970).
- BECKER (G.) et SEIFERT (K.), 1962. - Ueber die chemische Zusammensetzung des Nest- und Galerienmaterials von Termiten. Insectes sociaux, 9, 273-289.
- BECKWITH (T. D.) et ROSE (E. J.), 1929. - Cellulase digestion by organisms from the termite gut. Proc. Soc. exp. Biol. Med., 27, 4-6.
- BREADY (J. K.) et FRIEDMAN (S.), 1963. - Oxygen poisoning of the termite *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and protection by carbon dioxide. J. Insect. Physiol., 9, 337-347.
- BREADY (J. K.) et FRIEDMAN (S.), 1963 a. - The nutritional requirements of termites in axenic cultures. 11. Studies on the effectiveness of antibiotics in the sterilization of workers of *Reticulitermes flavipes*. Ann. Entomol. Soc. Amer., 56, 706-708.
- BREZINA (J. A.), 1975. - Symbiotic relationships between termites and their intestinal microbiota. In Symbiosis (Soe. exp. Biol. Symposium series no. 29) (Ed. by IENNI GS (D. M.) et LEE D. L.). Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- BREZINA (J. A.) et PANKRATZ (H. S.), 1977. - In situ morphology of the gut microbiota of wood-eating termites. App. environ. Microbiol., 33, 406-426.
- BRUNELLI (G.). 1905. - Sulla distruzione degli oocisti nelle regine dei Termitidi infette da Protozoi. Atli R. Accad. Lincei, Rendic., 14, 718-721.
- BRYK (F.), 1929. - Termiten und egerleben. Vd/kerkunde, 5, 150-163.
- BUGNION (E.), 1910. - Les Termites de Ceylan avec quelques indications sur la distribution géographique de ces Insectes. Le Globe, Geneve, 52, 1-36.
- BUSCALIONI (L.) et COMES (S.), 1910. - La digestione delle membrane vegetali per opera dei Flagellati contenuti nell'intestino dei Termitidi e il problema della simbiosi. Atli Accad. Gioeniva Sci., nat'o in Carania., ser. 5, 3, 1-16.
- BUTLER (J. H. A.) et BUCKERFIELD (J. C.), 1979. - Digestion of lignin by Termites. Soil biol. bioc. lem., 11, 507-513.
- CLEVELAND (L. R.), 1923. - Symbiosis between Termites and their intestinal Protozoa. Proc. nat. Acad. Sci., 9, 424-428.
- CLEVELAND (L. R.), 1924. - The physiological and symbiotic relationships between the intestinal Protozoa of Termites and their host, with special reference to *Reticulitermes flavipes* Kollar. Biol. Bul., 46, 177-225.
- CLEVELAND (L. R.), 1925 a. - The ability of Termites to live perhaps indefinitely on a diet of pure cellulose. Biol. Bul., 48, 289-293.

- CLEVELAND (L. R.), 1925 b. - The feeding habit of Termite castes and its relation to their intestinal Flagellates. *Bil. Bul.*, 48, 295-306.
- CLEVELAND (L. R.), 1925 C. - The effects of oxygenation and starvation on the symbiosis between the Termite, *Termopsis*, and its intestinal Flagellates. *Biol. Bul.*, 48, 309-326.
- CLEVELAND (L. R.), 1925 d. - Toxicity of oxygen for Protozoa in vivo and in vitro: animals defaunated without injury. *Biol. Bul.*, 48, 455-468.
- CLEVELAND (L. R.), 1928. - Further observations and experiments on the symbiosis between Termites and their intestinal Flagellates. *Biol. Bull.*, 54, 231-237.
- CLEVELAND (L. R.), 1949. - Hormone-induced sexual cycles of Flagellates. 1. Gamogenesis, fertilization, and meiosis in *Trichonympha*, *J. Morphol.*, 85, 197-296.
- CLEVELAND (L. R.), 1960. - Effects of insect hormones on the Protozoa of *Cryptocercus* and Termites. In: STAUBER (L. A.), ed., *Influence on parasite physiology*, Rutgers Univ. Press, New Brunswick, New Jersey, p. 5-10.
- CLEVELAND (L. R.), 1965. - Fertilization in *Pseudotriconympha*. *Arch. Protistenk.*, 108, 6-7.
- CLEVELAND (L. R.), 1965. - Fertilization in *Trichonympha* from Termites. *Arch. Protistenk.*, 108, 1-5.
- CLEVELAND (L. R.), HALL (S. R.), SANDERS (E. P.) et COLLIER (J.), 1939. - The wood-feeding roach *Cryptocercus*, its Protozoa, and the symbiosis between Protozoa and roach. *Mem. Am. Acad. Arts and Sci.*, 17, 187-342.
- COOK (S. F.), 1943. - Nonsymbiotic utilization of carbohydrates by the Termites *Zootermopsis angusticollis*. *Physiol. Zool.*, 16, 123-128.
- COOK (S. F.) et SCOTT (K. G.), 1933. - The nutritional requirements of *Zootermopsis angusticollis*. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 4, 95-110.
- COOK (S. F.) et SMITH (R. E.), 1942. - Metabolic relations in the termite Protozoa symbiosis: temperature effects. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 19, 211-219.
- DICKMAN (A.), 1931. - Studies on the intestinal flora of Termites with reference to their ability to digest cellulose. *Biol. Bul.*, 61, 85-92.
- DROPKIN (Y. H.), 1941. - Host specificity relations of termite protozoa. *Ecology*, 22, 200-202.
- DROPKIN (Y. H.), 1944. - The ecology of termite gut. Univ. Chicago (thesis), Library Congress, 33 p.
- DROPKIN (Y. H.), 1946. - The use of mixed colonies of Termites in the study of host-symbiont relations. *J. Parasitol.*, 32, 247-251.
- DUBOSCQ (O.) et GRASSÉ (P. P.), 1926. - Les Schizophytes de *Devescovina hil/ina* sp. n. *C. R. Soc. Biol. Paris*, 94, 33-35.
- ERGENSE (S.), 1949. - Spielen die Darmbakterien von *Ca/otermes flavicol/is* bei der Assimilation der atmosphärischen Stickstoff eine Rolle? *Istanbul Univ. Rev. Fac. Sci.*, ser. B, 14, 49-70.
- ESENTER (G. B.), ALLE (T. C.), CASIDA (J. E.) et SHENEFELT (R. D.), 1961. - Termite attractant from fungus-infected wood. *Science*, 134, 50.
- EUTICK (M. L.), 1978. - Dependence of the higher termite, *Nasutitermes exitiosus* and the lower termite, *Coptotermes lacteus* on their gut flora. *J. Insect Physiol.*, 24, 363-368.
- EUTICK (M. L.), O'BRIEN (R. W.) et SLAYTOR (M.), 1976. - Aerobic state of gut of *Nasutitermes exitiosus* and *Coptotermes lacteus*, high and low caste termites. *J. Insect Physiol.*, 22, 1377-1380.
- EUTICK (M. L.), O'BRIEN (R.) et SLAYTOR (M.), 1978 a. - Bacteria from the gut of Australian Termites. *Appl. Environ. Microbiol.*, 35, 823-828.
- EUTICK (M. L.), YEIVERS (P.), O'BRIEN (R. W.) et SLAYTOR (M.), 1978 b. - Dependence of the higher termite, *Nasutitermes exitiosus* and the lower termite, *Coptotermes lacteus* on their gut flora. *J. Insect Physiol.*, 24, 363-368.

- FRENCH (J. R. J.), 1975. - The role of termite hindgut bacteria in wood decomposition. *Material u. Organismen*, 10, 1-13.
- FRENCH (J. R. J.) et BLAND (D. E.), 1975. - Lignin degradation in the termites *Coptotennes lacteus* and *Nasutitermes exitiosus*. *Material U. Organismen*, 10, 281-288.
- FRENZEL (J.), 1885. - *Leidyonella cordubensis* nov. gen., n. sp. Eine neue Trichonymphide. *Arch. of mikros. Anat.*, 38, 301-316.
- GHIDINI (G. M.), 1940. - Ricerche sulla attività cellulolitica della flora et faunaintestinale di *Reticulitermes lucifugus*. *Bol. SOCo Ital. bio. sper.*, 15, 220-221.
- GHIDINI (G. M.), 1941. - A proposito di alcuni recenti ricerche sulle cellulolitiche nell'intestino delle Termiti. *Bol. Zoo.*, 13, 103-113.
- GHIDINI (G. M.) et ARCHETTI (I.), 1939. - Studie sulle termiti italiane. 2°. Le spirochete presenti in *Reticulitermes lucifugus* Rossi. *Riv. bio. c.n.*, 2, 125-140.
- GILMOUR (D.), 1940. - The anaerobic gaseous metabolism of the termite, *Zootermopsis nevadensis* Hag. *J. cel. comp. Physio.*, 15, 331-342.
- GOETSCH (W.), 1946. - Darm-Symbionten als Eiweissquelle und Vitaminen spender. *Oester. Zoo. Zeitsch.*, 1, 49-57.
- GRASSÉ (P. P.), 1926 a. - Sur la nature des cotes cuticulaires des *POYllaslix* et du *Lophonassaria*. *C. R. Soc. Bio.*, Paris, 1012-1014.
- GRASSÉ (P. P.), 1926 b. - Contribution a l'étude des Flagellés parasites. *Arch. Zoo. exp. et gén.*, 65, 345-602.
- GRASSÉ (P.-P.), 1938. - La veture schizophytique des Flagellés termiticoles (*Parajolgia*, *Cadlceia* et *Pseudodollescoveira*). *Bull. Soc. Zool. France*, 63, 110-122.
- GRASSÉ (P.-P.), 1952. - Zooflagellés symbiotes des Termites. In *Traité de Zoologie*, tome 1, fase. 1, p. 704-775, p. 789-824, p. 836-958.
- GRASSÉ (P.-P.) et OIROU (CH.), 1945. - La transmission des Flagellés symbiotes et les aliments des Termites. *Bull. bio. Fr. et Belg.*, 74, 273-290.
- GRASSI (B.), 1885. - Intorno ad alcuni Protozoi parassiti delle Termiti. *Alli Accad. Gioenia Sci. nat. in Catania*, ser. 3, 18, 235-240.
- GRASSI (B.), 1917. - Flagellati viventi nei Termiti. *Mem. R. Accad. Lincei*, ser. 5. 12, 331-394.
- GRASSI (B.) et FOÁ (A.), 1911. - Intorno ai Protozoi dei Termiti. I. Nota preliminare. *Rel. d. R. Accad. Lincei, Sci. Fis. Math. natur.*, ser. 5, 20, 725-741.
- GRASSI (B.) et SAIOLAS (A.), 1893-1894. - Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. Osservazione sui loro costumi con un'appendice sui Protozoi parassiti dei Termitidi e sulla famiglia delle Embidine. *Alli Accad. Gioenia Sci. nat. in Catania*, 6 et 7, ser. 4, 1-150.
- GUTIERREZ (J.), 1956. - The metabolism of cellulose-digesting symbiotic Flagellates of the genus *Trichonympha* from the termite *Zootermopsis*. *J. Protozool.*, 3, 39-42.
- HENDERSO (J. C.), 1941. - Studies of some amoebae from a termite of the genus *Trichonympha*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 43, 357-378.
- IGBERG (B. L.), 1970. - Protozoa associated with Termites and their role in digestion. In: KRISHNA (K.) and WEESNER (F. M.), ed., *Biology of Termites*, Acad. Press, N. Y., London, 1-36.
- HUNGATE (R. E.), 1936. - Studies on the nutrition of *Zootermopsis*. 1. The role of bacteria and molds in cellulose decomposition. *Zellforsch. Mikrobiol.* ser. 11, 94, 240-249.
- HUNGATE (R. E.), 1938 a. - Studies on the nutrition of *Zootermopsis*. 11. The relative importance of the termite and the Protozoa in food digestion. *Ecology*, 19, 1-25.
- HUNGATE (R. E.), 1938 b. - Some products of the cellulose dissimilation by the termite Protozoa. *Anal. record, Philadelphia*, 72, suppl., 53.
- HUNGATE (R. E.), 1939. - Experiments on the nutrition of *Zootermopsis*. II. The anaerobic carbohydrate dissimilation by the intestinal Protozoa. *Ecology*, 20, 230-245.

- HUNGATE (R. E.), 1940. - Nitrogen content of sound and decayed coniferous woods and its relation to loss in weight during decay. *Bol. Caz.*, 102, 467-489.
- HUNGATE (R. E.), 1941. - Experiments on the nitrogen economy of Termites. *Amer. J. Hyg.*, 43, 467-499.
- HUNGATE (R. E.), 1943. - Quantitative analyses on the cellulose fermentation by termite Protozoa. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 36, 730-739.
- HUNGATE (R. E.), 1943 b. - Termites. In CAMPBELL and MOULTON, p. 56-58.
- HUNGATE (R. E.), 1944. - Termite growth and nitrogen utilization in laboratory cultures. *Proc. Acad. Sci. Texas A and M Univ.*, 27, 91-98.
- HUNGATE (R. E.), 1946 a. - Studies on cellulose fermentation. 11. An anaerobic cellulose-decomposing Actinomycete, *Micromonospora propionici*. *J. Bact.*, 51, 51-56.
- HUNGATE (R. E.), 1946 b. - The symbiotic utilization of cellulose. *Jour. Biol. Chem.*, 162, 9-24.
- HUNGATE (R. E.), 1955. - Mutualistic intestinal Protozoa. In *Biochemistry and physiology of Protozoa*, 2, 159-199.
- JUCCI (C.), 1924. - Su la differenziazione delle caste nella società dei Termitidi. 1. [neotenic (Reali veri e neotenic. L'escrezione nei reali neotenic. La fisiologia della termitologia). *Atti Accad. Lincei*, ser. 5 a, 14, 1-235.
- KATZIN (L.) et KIRBY (H.), 1939. - The relative weights of Termites and their Protozoa. *J. Parasitol.*, 25, 444-445.
- KET (W. S.), 1885. - The Infusorial Parasites of the Tasmanian white ant. *Papers and Proc. Roy. Soc. Tasmania for 1884*, 270-273.
- KIRBY (H.), 1941. - Devescovinid Flagellates of Termites. 1. The genus *Devescovina*. *Univ. California Publ. Zool.*, 45, 1-92.
- KOCH (A.), 1938. - Die Bakterien Symbiose der Termiten. *Zool. Anz.*, suppl. 40, 81-90.
- KRASILNIKOV (N. A.) et SATDYKOV (S. I.), 1970. - Bacteria of termite intestine. *Microbiology (USSR)*, 39, 562-564.
- LAVETTE (A.), 1964. - La digestion du bois par les Flagellés symbiotiques des Termites : cellulose et lignine. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 258, 2211-2213.
- LAVETTE (A.), 1967. - Recherches sur les constituants cytoplasmiques des Flagellés termiticoles et sur la digestion du bois. *Annl. Sei. nat., Zoo. bio. ani.*, 12e sér., 9, 457-527.
- LAVETTE (A.), 1969. - Les Bactéries symbiotiques des Flagellés termiticoles. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 268, 1414-1416.
- LEIDY (J.), 1877. - On intestinal parasites of Termites. *Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia*, 146-149.
- LEIDY (J.), 1881. - The parasites of Termites. *J. Acad. Nat. Sci., Philadelphia*, ser. 2, 8, 425-447.
- LEACH (J. G.) et GRA OWSKY (A. A.), 1938. - Nitrogen in the nutrition of Termites. *Science*, 87, 66-67.
- LEE (K. E.) et BUTLER (J. H. A.), 1977. - Termites, soil organic matter decomposition and nutrient cycling. *Ecology*, 58, 544-548.
- LEOPOLD (B.), 1952. - Studies on Lignin. XIV. The composition of Douglas fir wood digested by the West Indian Termite (*Cryptotermes brevis*). *Svenk. Papperstidn.*, 55, 784-786.
- LESPEZ (C.), 1856. - Recherches sur l'organisation et les mœurs du Termite lucifuge. *Ann. Sei. Nat., Zoo.*, 4e sér., 5, 227-282.
- LIGHT (S. F.) et SANFORD (M. F.), 1927. - Are the protozoan faunae of Termites specific? *Proc. Soc. Expt. Bio. Med.*, 25, 95-96.
- LIGHT (S. F.) et SANFORD (M. T.), 1928. - Experimental transformation of Termites. *Univ. California Publ. Zool.*, 31, 269-274. LU D (E. E.), 1930. - The effect of diet upon the intestinal fauna of Termites. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 36, 81-96.

- McEWEN (S. E.), SLAYTOR (M.) et O'BRIEN (R. W.), 1980. - Cellobiase activity in three species of Australian Termites. *Insect Biochem.*, 10, 563-567.
- MANNESMANN (R.), 1969. - Vergleichende Untersuchungen ueber den Einfluss der Temperatur auf die Darm-Symbioten von Termiten und ueber die regulatorischen Mechanismen bei der Symbiose. Part. 1. *Zeits. angew. Zool.*, 56, 385-440.
- MANNESMANN (R.), 1972. - A comparison between cellulolytic bacteria of the termites *Coptotermes formosanus* and *Reticulitermes virginicus*. *Int. Biodeterior. Bull.*, 8, 104-111.
- MANSOUR (K.) et MANSOUR-BEK (J. J.), 1934. - The digestion of wood by Insects and the supposed role of microorganisms. *Biol. Rev.*, Cambridge, 9, 363-382.
- MARTIN (J. D.) et MUNDT (J. O.), 1972. - Enterococci in Insects. *Appl. Microbiol.*, 24, 575-580.
- MAULDIN (J. K.), 1977. - Cellulose catabolism and lipid synthesis by normally and abnormally faunated termite, *Reticulitermes flavipes*. *Insect Biochem.*, 7, 27-31.
- MAULDIN (J. K.), SMYTHE (R. Y.) et BAXTER (e. e.), 1972. - Cellulose catabolism and lipid synthesis by the subterranean termite *Coptotermes formosanus*. *Insect Biochem.*, 2, 209-217.
- MONTALI (G.), 1927. - Sull'allevamento di Termiti senza i Protozoi dell'ampolla cecale. *Atti R. Accad. Lincei*, ser. 6, 6, 529-532.
- MONTALI (G.), 1932. - Gli enzimi digerenti e l'assorbimento delle sostanze solubili nell'intestino delle Termiti. *Arch. zool. Ital.*, 16, 859-864.
- MOORE (S. P.), 1969. - Biochemical studies in Termites. In: KRISHNA (K.) et WEESNER (f. M.), ed., *Biology of Termites*, Acad. Press. N. Y., p. 407-432.
- UTTIG (W. L.), 1956. - Reciprocal Protozoan transfaunations between the Roach, *Cryptotermes*, and the termite, *Zootermopsis*. *Biol. Bull.*, 110, 83-90.
- OSHIMA (M.), 1919. - Formosan Termites and methods of preventing their damage. *Philipp. J. Sci.*, Manila, 15, 319-383.
- PIERANTONI (U.), 1935 a. - La simbiosi fisiologica nei Termitidi xilofagi e nei loro flagellati intestinali. *Arch. zool. italiano*, 22, 135-173.
- PIERANTONI (U.), 1935 b. - Simbiosi e digestione della cellulosa nei Termiti e nei Mammiferi. *Bol. Soc. Ital. Biol. Sper.*, 10, 994-996.
- PIERANTONI (U.), 1937. - La simbiosi fisiologica nei Termitidi xilofagi e nei loro Flagellati intestinali. II. Defaunazione per digiuno. *Arch. zool. italiano*, 24, 193-207.
- POCHO (J.), BARJAC (H. DE) et ROCHE (A.), 1959. - Recherches sur la digestion de la cellulose chez le Termite *Sphaerotermes sphaerorhynchus*. *Ann. Inst. Pasteur*, 96, 352-355.
- RANDALL (M.) et DOODY (T. C.), 1934. - Hydrogen-ion concentration in the termite intestine. In: KROFOID (e. A.), ed., *Termites and Termite Control*, 2e éd. Univ. Press Berkeley, California, p. 99-104.
- RETIEF (L. W.) et HEWITI (P. H.), 1973. - Digestive carbohydrases of the harvester termite *Hodotermes mossambicus*: α -glucosidases. *J. Insect Physiol.*, 19, 105-113.
- SCHULTZ (J. E.) and BREZNAK (J. A.), 1978. - Heterotrophic bacteria present in hindguts of wood-eating termites (*Reticulitermes flavipes* (Kollar)). *Applied and Environmental Microbiology*, 35, 930-936.
- SEBALD (M.) et PRÉVOT (A. R.), 1962. - Étude d'une nouvelle espèce anaérobie strictement micro-mono-spore acétoformique isolée de l'intestin postérieur de *Reticulitermes lucifugus* var. *santonensis*. *Ann. Inst. Pasteur*, 102, 199-214.
- SEIFERT (K.), 1962. - Die chemische Veränderung der Holzzellwand-komponenten unter dem Einfluss tierischer und pflanzlicher Schädlinge. 4. Mitteilung: Die Verdauung von Kiefern- und Rotbuchenholz durch die Termiten *Kaotermites flavicolis* Fabr. *Holzforschung*, 16, 161-168.

- SEIFERT (K.) und BECKER (G.), 1965. - Die chemische Abbau von Laub- und Nadelholzarten durch verschiedene Termiten. *Ho/zforschllng*, 19, 105-111.
- SPECK (U.), BECKER (G.) et LENZ (M.), 1971. - Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Termiten nach selektiver medikamentöser Ausschaltung der Darmsymbioten. *Z. Leits. angeIV. Zool.*, 58, 475-491.
- SMYTHE (R. Y.), 1972. - Feeding and survival at constant temperatures by normally and abnormally faunated *Reticulitermes virginicus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann. Entom. Soc. Amer.*, 65, 756-757.
- TETRAULT (P. A.) et WEISS (W. I.), 1937. - Cellulose decomposition by a bacterial culture from the intestinal tract of termites. *J. Biol. Chem.*, 33, 95.
- THAYER (D. W.), 1976. - Facultative wood-digesting bacteria from the hindgut of the termite *Reticulitermes hesperus*. *J. gen. Microbiol.*, 95, 287-296.
- TRAGER (W.), 1932. - A cellulase from the symbiotic intestinal flagellates of termites and the roach, *Cryptocercus punctulatus*. *Biochem. J.*, 26, 1762-1777.
- TRAGER (W.), 1934. - The cultivation of a cellulose-digesting flagellate, *Trichomonas termo-opsis*, and of certain other termite protozoa. *Biol. J.*, 66, 182-190.
- YEIVERS (P. E.), O'BRIEN (R. W.) et SLAYTOR (M.), 1980. - The redox state of the gut of Termites. *J. Insect Physiol.*, 26, 75-77.
- YERONA (E.) et BALDACCI (O.), 1939. - Isolamento di schizomiceti cellulolitici (Cytophaga) attinomiceti (*Actinomyces*) eumiceti dall'intestino delle termiti, e ricerche sulla attività cellulolitica degli. *Arri Isr. bot. ecc. Pavia*, 4, 11. Voir aussi *Mycoparh% gia*, 2, 130-137.
- YISINTIN (B.), 1944. - Studi sulle termiti. 7°. Ricerche sulla digestione in *Ca/otermites flavi-colis*. *Rend. c. Ist. Sanit. Pubbl. Roma*, 4, 31-44.
- VISENTIN (B.), 1947. - L'amido come fattore alimentare del *Calotermes flavicolis*. *Rend. C. Ist. sanit. pubbl. Roma*, 10, 290-300.
- WOOD (T. M.) et McCRAE (S. I.), 1975. - Cellulase complex of *Trichoderma kroningii*. In BAILEY (M.), ENARI (T. M.) and LINKO (M.), eds., *Symposium on enzymatic hydrolysis of cellulose*.
- SITRA, Helsinki. y AMAOKA (I.) et NAGATA (Y.), 1975. - Cellulase digestion system in the Termite, *Reticulitermes speratus* (Kolbe). I. Producing sites and physiological significance of two kinds of cellulase in the worker. *Zool. Mag.*, 84, 23-29.
- YAMIN (M. A.), 1978. - Axenic cultivation of the cellulolytic flagellate *Trichomonas termo-opsis* (Cleve.) from the Termite *Zootermopsis*. *Journ. protozool.*, 25, 535-538.
- YAMIN (M. A.), 1979. - Flagellata with lower Termites. *Sociobiology*, 4, 1-120.
- YAMIN (M. A.) et TRAGER (W.), 1979. - Cellulolytic activity of an axenically-cultivated termite flagellate *Trichomonas termo-opsis*. *J. gen. Microbiology*, 113, 417-420.
- YOKOBE (Y.), 1964. - Cellulase activity in the Termite *Leucotermitis speratus* with new evidence in support of a cellulase produced by the Termite itself. *Sci. Papers Coll. Coll. Educ. Univ. Tokyo*, 14, 115-120.
-

CAPÍTULO XI

LA DIGESTIÓN DE LA MADERA POR LAS TERMITIDAE, EXCEPTO MACROTERMITINAE

Las subfamilias que componen la inmensa y heterogénea familia de las Termitidae han sido, en cuanto a sus posibilidades de digerir la madera, innegablemente muy estudiadas. En los últimos años, las Nasutitermes han sido objeto de muchas investigaciones bioquímicas y su caso será el que examinaremos primero.

SUB-FAMILIA DE LAS NASUTITERMITINAE

Las investigaciones recientes informan que las Nasutitermitinae disponen de un arsenal completo de celulasas que les permiten digerir la celulosa sin la ayuda de organismos simbióticos.

El primer trabajo que concierne a la digestión de las Nasutitermitinae tuvo por autores a Tracey y Youatt (1957), quienes mostraron la fuerte actividad celulolítica y quitinolítica de *Nasutitermes exitiosus*. En consecuencia, le atribuyen a este isóptero la autoría de una celulasa y una quitinasa. Sin embargo, no aislaron el tubo digestivo ni estudiaron su contenido por separado, por lo que no profundizaron en el origen de estas sustancias.

NIVELES DE ACTIVIDAD CELULÁSICA Y QUITINÁSICA
DE *N. exitiosus*

Especie y casta	Celulasa	Quitinasa
<i>N. exitiosus</i> , obreras	31	7,5
	39	8,8
	15	7,3
<i>N. exitiosus</i> (larvas)	12	6
<i>N. exitiosus</i> , soldados	5	—

Potts y Hewitt (1973, 1974 *a* y *b*) abrieron la era de las investigaciones concienzudas e hicieron un llamado a las técnicas de la bioquímica moderna.

La siguiente tabla resume los principales resultados que obtuvieron en *Trinervitermes trinervoides* de África del Sur:

	Actividad de las celulasas		Actividad de la celobiasa
Intestino anterior	5,4	13,9	2
Intestino medio	64,3	74,4	51
Segmento mixto	15,6	6,5	4
Bolsa intestinal posterior (panza 1)	0,9	0	0
Intestino posterior (panza rectal 2)	12,5	5,2	43
Segmento 3 (+ recto)	1,3	0	0
Cadáver	0	0	0

La actividad enzimática del intestino medio se manifiesta en la pared epitelial y en el contenido.

Sustrato	Producidos en milimoles		
	CO ₂	Ácido acético	Ácido propiónico
80 mg glucosa	0,275	0,280	0,392
100 mg glucosa	0,259	0,325	0,455
586 mg celulosa		0,87	1,73

La celulosa que se aisló del intestino medio de las obreras de *Trinervitermes trinervoides* hidroliza la carboximetilcelulosa. Los autores sudafricanos solo encontraron una sola celulasa en esta termita (1973 *b*). Esta ataca la celulosa insoluble y el principal producto de la hidrólisis es la celotriosa.

Así, en *Trinervitermes trinervoides*, el 70% de la actividad celulolítica se manifiesta en el intestino medio, donde el 40% se manifiesta en la pared. Las bacterias no están presentes o lo están en muy poca cantidad en los segmentos anterior y medio del tubo digestivo. Las bacterias más interesantes están localizadas en el segmento mixto (véase también Kovoov, 1969), siempre detrás de la unión de los tubos de Malpighi con el intestino. Estos forman un colchón continuo en el espacio que reina entre la pared intestinal y la membrana peritrófica: se trata de los bastoncillos (algunos con esporas) de 13 a 14 μm de largo. Estas bacterias quizá mantienen, como parece indicar su localización y constancia, cierta relación simbiótica con su anfitrión.

Potts y Hewitt (1973) señalan en la panza rectal la predominancia de las espirillas y estreptococos. Estos investigadores no hablan de las espiroquetas. Tampoco tuvieron éxito en suprimir totalmente la flora intestinal de su termita mediante la ingestión de antibiótico. De hecho, la aureomicina acelera el crecimiento de ciertas bacterias. Potts y Hewitt concluyen de sus investigaciones que las *Trinervitermes* fabrican por sí mismas sus enzimas celulásicas, celulasa y celobiasa.

El análisis de los estudios de Potts y Hewitt incita a concluir que la pared del intestino medio, eminentemente secretora, produciría celulasa y celobiasa cuya actividad se revela a nivel del segmento intestinal. El segmento mixto que comunica con el intestino medio probablemente le debe su actividad celolítica al fluido que recibe del intestino medio.

Añadimos, de manera personal, que la válvula entérica (véase fig. 172, 179) se opone al reflujó del contenido de la panza rectal hacia el intestino medio.

Fisiológicamente, el segundo y tercer segmento intestinal son independientes. La estructura de la pared de la panza no evoca función secretora alguna y no parece ser capaz de producir enzimas digestivas. Asimismo, nos inclinamos a atribuir la génesis de la celulasa y la celobiasa de dicha panza a las bacterias que están en su contenido y no a sus paredes.

Mannesmann (1969) estudió la flora bacteriana de dos *Nasutitermes* americanas, *N. nigriceps* de Guatemala y *N. peruanus* de Perú. Los cultivos aerobios y anaerobios tenía por inóculo el contenido del intestino posterior. El número de cultivos con actividad celolítica fue reducido. Al cabo de 6 semana con 60 recipientes de cultivo, 16 mostraron un fuerte inicio de ataque a las tiras de papel. La celolisis se observó en ambos tipos de cultivo aerobio y anaerobio, pero no se identificó a las bacterias. Estas observaciones no permiten afirmar si estos microbios juegan un rol efectivo en la digestión de la madera en el insecto.

El equipo australiano de O'Brien y sus colaboradores (1979) confirmó, en *Nasutitermes exitiosis* y de paso en *N. walkeri*, los hechos reportados por Potts y Hewitt: la *Nasutitermitinae* elabora por sí misma las enzimas con las cuales digiere la madera. El 19% de celulosas se localizan en el intestino anterior, el 59% en el intestino medio, el 14% en el segmento mixto y el 8% en el intestino posterior.

El intestino anterior de *N. walkeri* solo asume el 3% de la actividad celulásica total.

Los autores australianos administraron a sus termitas, por vía oral, un antibiótico poderoso, la tetraciclina. Cuatro días después de la ingestión, las bacterias prácticamente desaparecieron y la actividad celulásica del insecto es la misma en los sujetos tratados y los sujetos que no tomaron el antibiótico. La mortalidad es idéntica en *Nasutitermes* tratados y no tratados, pero a partir del día 16 aumenta considerablemente en los sujetos tratados y la cría se detiene.

El hambre causa la desaparición de la flora bacteriana y el incremento repentino de la mortalidad a partir del día 12 luego de la desaparición de las bacterias.

Estos experimentos son difíciles de interpretar. Los australianos van demasiado rápido al afirmar que la desaparición de la flora microbiana no altera la actividad celulásica que sería un hecho exclusivo de la termita. ¡Pero cómo olvidar que las "sin flora" debido al antibiótico o por el ayuno mueren 15 días después del inicio del tratamiento!

Un hecho evidente a partir de los experimentos mencionados anteriormente: la esperanza de vida de las termitas tratadas es considerablemente reducida. *Por lo tanto, la desaparición de las bacterias ejerce un poderoso efecto perjudicial en los insectos.*

Es posible que las bacterias no jueguen un papel en la celulolisis, pero ahora estamos en posición de suponer que sintetizan una sustancia indispensable para la supervivencia de la termita.

Eutick y sus colaboradores (1978), al hacer ingerir metronidazol a *Nasutitermes exitiosus*, hicieron desaparecer de forma selectiva las "espiroquetas" de la flora intestinal, mientras que las bacterias permanecieron intactas. La permanencia de la termita en una atmósfera de oxígeno puro produce el mismo efecto.

La esperanza de vida de las *Nasutitermes* sin espiroquetas es extremadamente corto, de 13 a 22 días, aunque en la obrera normal (según Eutick y colaboradores) llega aproximadamente a los 250 días. Es importante resaltar el hecho de que las "espiroquetas" de *Nasutitermes* no murieron por el ácido fucsina, *veneno específico de las verdaderas espiroquetas*. Por otro lado, las espiroquetas de las que hablan los autores australianos no han llevado a ningún estudio citológico, así que nos preguntamos si se trata de verdaderas espiroquetas.

Si recordamos el estudio de Potts y Hewitt (1973), podemos leer: "The predominance bacterial species in the paunch were spirilla of various sizes while small rods (probably Gram-positive) and streptococci made up the remainder".

Ahora bien, las "espiroquetas" de O'Brien no son bacterias, ¡sino espirillas! De ahí que no les afecte el ácido fucsina. Recordemos que, según Cleveland (1928), la destrucción de las espiroquetas por ingestión de ácido fucsina no tiene efecto en la salud de las termitas (*Zootermopsis*). Leleng, Margulis y Cheung (1979) no señalan espiroquetas en las Termitidae, pero descubrieron pequeñas espiroquetas del tipo treponema en el intestino posterior de una *Nasutitermes* de Puerto Rico (*N. costalis?*).

Un estudio de la celobiasa en *Nasutitermes exitiosus* y *N. walkeri* del espipo australiano de S. E. McEwen (1980) permitió localizar esta enzima: 8% de actividad total en el intestino anterior, 92% en el intestino medio en *N. exitiosus* y 2% en el intestino anterior, 97% en el intestino medio y 1% en el intestino posterior en *N. walkeri*. Después de una permanencia de 28 horas en una atmósfera de oxígeno puro, las enzimas del intestino medio no sufrieron cambios.

Estos resultados nos llevan a pensar que la celobiasa es producida por el epitelio del intestino medio, pero en su estudio S. E. McEwen y colaboradores no hablan acerca de la duración de supervivencia de las termitas tratadas, lo cual es una fuerte laguna lamentable.

El equipo de Eutick y colaboradores (1978), al contrario de Mannesmann (1969), no pudo aislar bacterias celulolíticas partiendo del contenido intestinal de *Nasutitermes exitiosus*.

Este conjunto de investigaciones, a pesar de que muestra una ausencia de espíritu de síntesis, impone más o menos la idea que en las Nasutitermitinae las enzimas digestivas son elaboradas por la pared intestinal. El rol de las bacterias del intestino posterior aún no se ha descubierto. Asimismo, está establecido que la destrucción de las espirillas causa la muerte

de *Nasutitermes* al día 12 luego del tratamiento con oxígeno. Es un hecho importante que necesita explicación.

SUB-FAMILIA DE TERMITINAE

La digestión de la madera en estas termitas sigue sin conocerse mucho. Los trabajos de Kovoov (1968) no resolvieron el problema, pero se inclinan a admitir que las bacterias simbióticas y celulolíticas participan en la degradación de la celulosa y lignina. Sin repetir lo que ya hemos dicho, haremos mención de que Kovoov (1968) investigó en *Microcerotermes edentatus* los ácidos grasos volátiles. Para este propósito, preparó suspensiones de tubos digestivos enteros en alcohol o segundas panzas aisladas, mientras que los ácidos volátiles se liberan al vapor y se determinan con una técnica de cromatografía sobre papel. Kovoov no procedió a la caracterización química de las manchas en el papel. Sin embargo, su experimento aporta en favor a la existencia, en el intestino medio de *Microcerotermes edentatus*, de por lo menos tres ácidos grasos volátiles: los ácidos acético, propiónico y butírico, siendo los dos primeros los predominantes.

Kovoov (1968) estudió la repartición de las bacterias en los segmentos sucesivos del intestino posterior de *Microcerotermes edentatus*. En el segmento mixto, se encuentra una población bacteriana gram-negativa casi sin mezclas del tipo *Fusiformis*, la cual es aislada del órgano de la luz por dos pliegues de la pared intestinal. El primer bolsillo o panza contiene una flora bacteriana variada con predominancia de *Fusiformis*. El segundo bolsillo, más voluminoso, está habitado por una gran cantidad de bacterias. La intima se muestra revestida de un vellón de bacterias variadas y se puede observar que en la región posterior de la panza las bacterias finas y largas se disponen en largas formas.

Asimismo, las bacterias están presentes en un número relativamente grande en los segmentos posteriores del intestino.

Holdaway (1939) pudo conservar durante 18 meses una población de *Amitermes minimus* de Australia al alimentarlas solo con madera de roble. Del intestino de esta termita, Hungate (1946 a) aisló dos bacterias celulolíticas: una *Clostridium sp.* y *Micromonospora propionici*. Consagró un estudio a esta segunda especie que pertenece al grupo de los actinomicetos. Sin embargo, no parece ser propia de las termitas, ya que fue encontrada en un cultivo hecho a partir del contenido de la panza de un bóvido.

Su fuente de glúcidos son la glucosa o la celulosa, pero solo se desarrolla en un ambiente suplementado con extracto de hígado, levadura y un apoto de hierba seca. Los productos de su acción se indican en la siguiente tabla:

Sustrato	Producidos en milimoles		
	CO ₂	Ácido acético	Ácido propiónico
80 mg glucosa	0,275	0,280	0,392
100 mg glucosa	0,259	0,325	0,455
586 mg celulosa		0,87	1,73

Los metabolitos de los que podría disponer la termita son los ácidos acético y propiónico bajo la forma de sales.

Esta fermentación, a la temperatura de laboratorio, es lenta y podemos deducir que su utilidad para la termita debe ser muy reducida. Es más probable que *Micromonospora* sea el único agente de la fermentación en el intestino de la termita.

Estas investigaciones, sin ser concluyentes, aportan hechos que aparentemente son favorables para la idea de que las bacterias intestinales de las Termitinae digieren, en calidad de simbiosis, la celulosa y los insectos usan los productos terminados de su fermentación.

SUB-FAMILIA DE APICOTERMITINAE

Por lo que sabemos, ninguna de estas termitas ha sido objeto de algún estudio relativo a su alimentación o a su modo de digestión de la celulosa.

Estas son las termitas con el intestino posterior más voluminoso y el más largo. Es seguro de que, en este segmento, las materias alimenticias permanecen largo tiempo como en la panza rectal de una larva de cetonía, el ciego de un conejo o de un caballo. En el caso de los mamíferos, en estos espacios del intestino grueso, la celulosa sufre una intensa fermentación bacteriana cuyos productos terminados con sales de ácidos grasos que sirven de metabolitos. Es posible que en todos los animales vegetarianos los procesos químicos sean los mismos o análogos.

La termita encuentra en el humus un alimento complejo y heterogéneo, donde la celulosa se mezcla con productos de la descomposición de las plantas y elementos minerales. Además, el humus alimenta a poblaciones microbianas y fúngicas abundantes y muy variadas. Una proporción significativa de la celulosa que contiene el humus ha experimentado la acción microbiana o fúngica y probablemente por este hecho las moléculas se han recortado.

El alimento del que se alimentan los isópteros humívoros difiere notablemente de aquel que es el sustento de las otras termitas.

BIBLIOGRAFÍA

- O'BRIEN (G. W.), VEIVERS (P. C), McEWEN (S. E.), SLAYTOR (M.) et O'BRIEN (R. W.), 1979. - The origin and distribution of cellulase in the termites *Nasutitermes eximius* and *Coprotitermes acrelli*. *Insect Biochem.*, 9, 619-625.
- EUTICK (M. L.), O'BRIEN (R. W.) et SLAYTOR (M.), 1978. - Bacteria from the gut of Australian termites. *App. enviro Microbiol.*, 35, 823-828.
- EUTICK (M. L.), VEIVERS (P.), O'BRIEN (R. W.) et SLAYTOR (M.), 1978. - Dependence of the higher termite, *Nasutitermes eximius* and the lower termite, *Coprotitermes acrelli*, on their gut flora. *J. Insect physiol.*, 24, 363-368.
- FRENCH (J. R.), 1975. - The role of termite hindgut bacteria in wood decomposition. *Marer. Org.*, 10, 1-13.
- HOLDAWAY (F. G.). 1933. - Composition of different regions of mounds of *Ellermeria eximiosa* Hill. *J. Coll. Sci. and Ind. Res. Australia*, 6, 160-165.
- HUNGATE (R. E.), 1946. - Studies on cellulose fermentation. I. An anaerobic cellulose decomposing Actinomycete, *Micromonospora propionici*. *J. Bact.*, 51, 51-56.
- KOVOOR (J.). 1964 a. - Modifications chimiques d'une sciure de bois de peuplier sous l'action d'un Termitidé : *Microcerotermites edillarls* (Wasmann). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 258. 2887-2889.
- KOVOOR (J.). 1964 b. - Modifications chimiques provoquées par un Termitidé (*Microcerotermites edillarls*) dans du bois de peuplier sain ou partiellement dégradé par des champignons. *Bull. bio. Fr. Be/g.*, 98, 491-510.
- KOVOOR (J.), 1967. - Présence d'acides gras volatils dans la panse d'un Terme supérieur (*Microcerotermites edenarls* Wasmann; *Amitermitinae*). *C. R. Acad. Sci.*, 264, 486-488.
- KOVOOR (J.), 1968. - L'intestin d'un Terme supérieur (*Microcerotermites edenarls* Wasmann; *Amitermitinae*). *Histophysologie et flore bactérienne symbiotique*. *Bull. Bio. Fr. Be/g.*, 102, 45-84.
- KOVOOR (J.), 1970. - Présence d'enzymes cellulolytiques dans l'intestin d'un Terme supérieur *Microcerotermites edenarls*. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 12, 65-71.
- McEWEN (S. E.), SLAYTOR (M.) et O'BRIEN (R. W.), 1980. - Cellulase activity in three species of Australian termites. *Insect biochem.*, 10, 563-567.
- MANN (R.), 1969. - Vergleichende Untersuchungen ueber den Einfluss der Temperatur auf die Darm-Symbioten von Termiten und ueber die regulatorischen Mechanismen bei der Symbiose. Part. I. *Zeits. angew. Zool.*, 56, 385-440.
- POTTS (R. C) et HEWITT (P. H.), 1973. - The distribution of intestinal bacteria and cellulase activity in the harvester Termite *Trinervitermes rinervoides* (*Nasutitermitinae*). *Insectes sociaux*, 20, 215-220.
- POTTS (R. C) et HEWITT (P. H.), 1974 a. - The partial purification and some properties of the cellulase from the Termite *Trinervitermes rinervoides* (*Nasutitermitinae*). *Comp. biochem. Physiol.*, 47 B. 317-326.
- POTTS (R. C) et HEWITT (P. H.), 1974 b. - Some properties and reaction characteristics of the partially purified cellulase from the Termite *Trinervitermes rinervoides* (*Nasuti*). *ibid.*, 47 B, 327-337. To (L.),
- MARGULIS (L.) et CHEUNG (A. T. W.), 1979. - *Pilotinas* and *Hollandinas* : distribution and behaviour of large Spirochaetes symbiotic in termites. *Microbics*, 22, 103- 133.
- TRACEY (M. V.) et YOUATT (G.), 1958. - Cellulase and chitinase in two species of Australian termites. *Enzymologia*, 19, 70-72.
-

CAPÍTULO XII

LA DIGESTIÓN DE LA MADERA POR LAS MACROTERMITINAE, O TERMITAS DE LOS HONGOS

ANTECEDENTES

La primera mención de construcciones fúngicas de las Macrotermitinae se encuentra en el estudio de J. G. Koenig, natural de Livonia, publicado en 1779 en el *Boletín de la sociedad de naturalistas (Naturfreunde) de Berlín*. Este trabajo concierne a una termita, mal llamada por Koenig como *Termes fatale*. Este binomio designa, según Emerson (1925), una *Termes* verdadera *Termes fatalis* que habita en la antigua Guayana Holandesa (Surinam). La termita observada por Koenig vive en India, en las proximidades de la villa de Tanschaur. Al parecer, según la descripción del nido, que se trata de una *Odontotermes*. Koenig nota la ausencia de depósitos con provisiones, pero habla de tipos de esponjas (mucor stipulatus capsulis globosis decompositis niveis) que posiblemente servían de alimento para los más jóvenes.

Dos años más tarde, Smeathman (1781) publicó un estudio relativamente preciso del nido de *Bellicositermes (Termes) bellicosus* ⁽²¹⁾ y de sus habitantes, observado en Sierra-Leona. Describe de forma exacta lo que nombra guarderías y las interpreta como tales. Estas guarderías corresponden exactamente a lo que se llama hoy en día jardines o ruedas de hongos (fig. 204). El texto del viajero inglés se citará: "Las guarderías o cámaras destinadas a los nidos de jóvenes *Termes* se encuentran dispersas en un molde formado por glóbulos blancas de un tamaño cercano al de la cabeza de un alfiler. Al principio pensamos que eran huevos, pero al examinarlos con un microscopio, vimos que eran pequeños hongos muy similares a aquellos que usamos en nuestra cocina. Tienen una apariencia muy blanca en su totalidad y, si se les rompe, se dividen en una infinidad de parcelas brillantes de forma un poco ovalada y sólida. Observé también una especie de moho que me pareció pequeños hongos".

²¹ Nombrado durante mucho tiempo por error como *Bellicositermes natalensis*. *B. natalensis* es una especie de África del Sur.

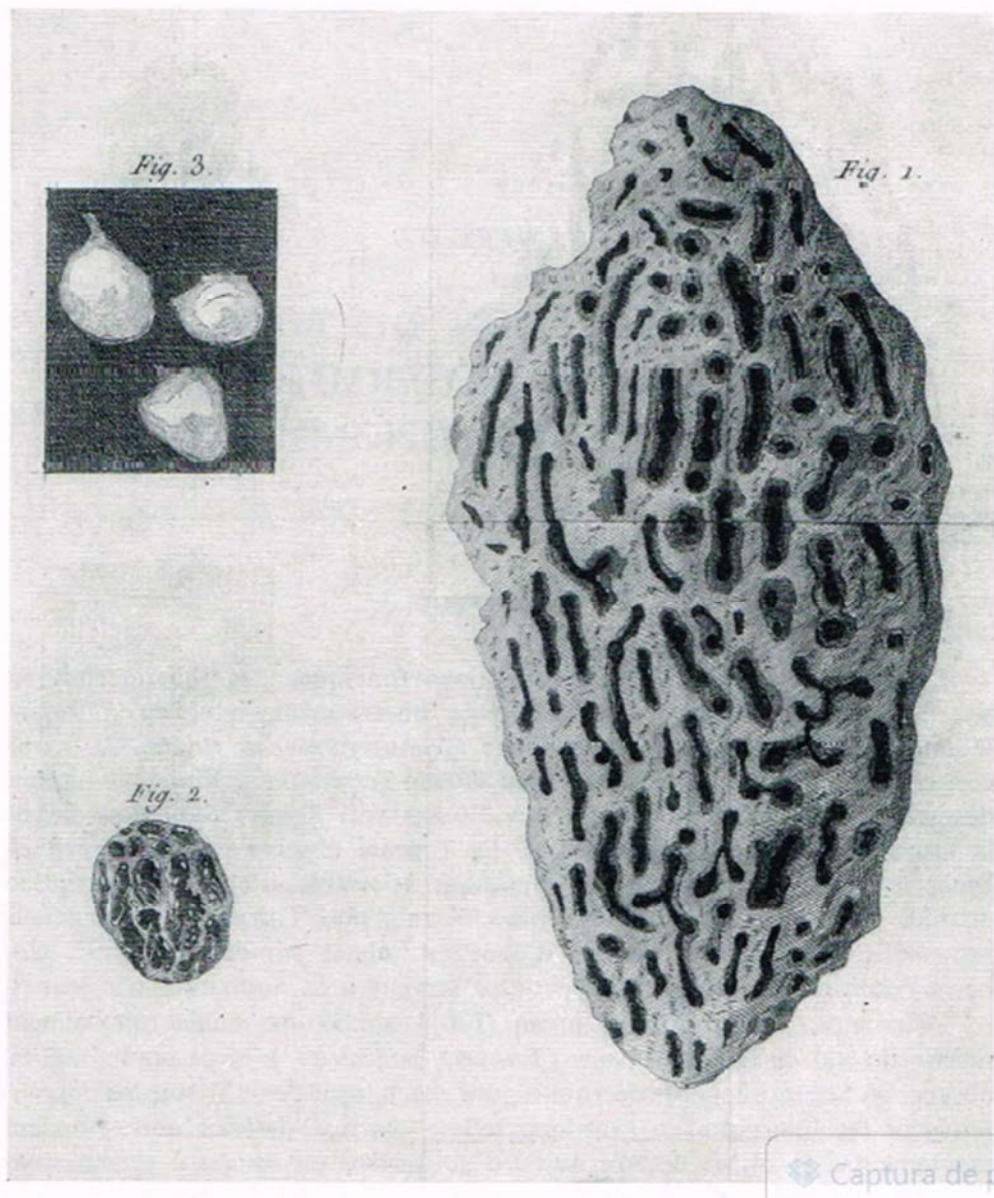


FIG. 204. - *Bellicositermes (Macrotermes) bellicosus*, según SMETHMAN, 1781. 1, una guardería; 2, pequeña guardería con huevos, las termitas, los hongos y el moho, al momento en el que se le retira del nido; 3, los hongos vistos a través de una lentilla (traducción de CYRILLE RIGAUD, 1786). La representación más antigua de ruedas con hongos.

Y en la parte inferior del ejemplar de la traducción en francés, se lee lo siguiente: "M. Koenig, quien observó a estos hongos en las Indias orientales, pensó que estaban destinados a la alimentación de las jóvenes termitas: lo cual podría llevar a creer que estos insectos poseen un medio propio para determinar el crecimiento en ese entorno".

Debido a que Smeathman reconoció la naturaleza fúngica de los filamentos y micotetos desde el siglo XVIII, se planteó el problema del "cultivo" de hongos por parte de las termitas.

Kirby y Hagen (1815) retomaron por su cuenta las observaciones de Smeathman e interpretaron las ruedas como guarderías hechas de excrementos y cubiertas de moho. Para Hagen (1855), es muy probable de que se compongan de materiales vegetales.

En 1849, T. S. Savage, un misionero, confirma las observaciones de Smeathman acerca de *Bellicositermes bellicosus*. Asimismo, señala la existencia de cámaras de incubación que contienen una materia que, seca, es amarilla y granulenta. Esta materia está llena de caminos o de células que se encuentran en los huevos y en los jóvenes en diferentes estadios de desarrollo. El hongo que crece en las guarderías sería un *Trichia*. Asimismo, encontró los grupos de briznas de paja observadas por Smeathman.

El estudio de los hongos de las ruedas había sido iniciado dos años antes por el reverendo Berkeley (1847), quien había recibido de Ceilán un agárico que crece en los termiteros y donde los pies se hundían a más de un metro en el nido. Le dio por nombre *Lentinus cartilagineus*. Berkeley y algunos botánicos describieron diversos hongos en los termiteros y los atribuían erróneamente a los géneros *Lepiota* y *Armillaria* que ya era conocido (para el detalle histórico de la parte botánico recomendamos el estudio de R. Heim, 1941).

Gibbon (1874) hizo conocer la existencia de grandes hongos que se originan en las ruedas construidas por las termitas.

Holtermann (1898) estudió un agárico al que llamó *Pluteus rajap* que crecía sobre las ruedas de una termita indeterminada y ¡convertía la rueda en el esclerocios del hongo! Encontró este agárico en los nidos de termitas de Ceilán, de Singapur, de Java y Borneo. Luego, publicó un año después un estudio mediocre sobre su *Pluteus*, en el cual no encontramos nada digno de reportarse. Hemmings y Nyman (1899) causaron una gran confusión en la nomenclatura de los hongos que crecen en los termiteros al darles muchos nombres a una misma especie.

Tragardh (1904) estudió las ruedas de *Odontotermes vulgaris* (determinación dudosa). Este investigador da una buena descripción de los micotetos y algunas reseñas acerca del micelio y la producción de conidios.

Desde 1875, Berkeley y Broome habían señalado que, sobre las ruedas de una termita de Ceilán, retirados del nido, crecían los aparatos fructíferos de ascomicetos del género *Xylaria*, los cuales fueron revisados por Penzig y Saccardo (1897) y Doeflein (1905).

A Petch (1906 a 1913) le debemos la primera contribución precisa acerca de los hongos de los termiteros. Dio una descripción exacta de los micotetos, conidios y clasificó en los géneros *Pluteus* y *Volvaria* los hongos que estudió. No dejó de lado los *Xylaria*, donde precisó las condiciones en las cuales se producen sus aparatos esporógenos. Asimismo, en un trabajo en conjunto, Petch (1913) resume nuestros conocimientos acerca de los hongos de los termiteros. La cita que extrajimos nos muestra que aún estaba incompleto y era impreciso: "Todos los micólogos que estudiaron este sujeto tuvieron por objetivo establecer una relación entre el hongo con conidios (*Aegerita Duthiei*) y uno de los otros hongos de los termiteros, pero hasta ahora todos estos ensayos no han tenido éxito. Sobre esta relación los hongos de las termitas no difieren de aquellos de las hormigas

cortadoras, estudiadas por Moeller, ni de los hongos *Ambrosia* que se encuentran en las galerías de diferentes insectos xilófagos. En cualquier caso, no se ha establecido la prueba de una relación entre los hongos cultivados por el insecto y una forma superior".

Son numerosos los micólogos y entomólogos que, de 1906 a 1927, estudiaron a los hongos de los termiteros: Escherich (1908, 1911), Weiss (1906), (citado según R. Heim, 1941), Jumelle y Perrier de la Bathie (1907, 1910), Sjostedt (1908), van Hoehnel (1908), Warren (1909), Bequaert (1913), Bugnion (1910), Silvestri (1914-1920), Cl. Fuller (1915), Brown (1918), Bottomley y Fuller (1921). Sus investigaciones siempre limitadas y circunstanciales no significaron mayor aporte que las investigaciones de Petch.

Solo tuvo un interés histórico.

Bathellier (1927) contribuyó considerablemente a incrementar nuestro conocimiento sobre las termitas cultivadoras de hongos. Afirmó que las ruedas no se componen de materias de excrementos. Claramente vio que las *Xylaria* viven en la rueda, pero solo se desarrollan cuando se separa la rueda de la termita y se mantiene en humedad. Asimismo, comenzó un estudio preciso del micelio de los agaricales y micotetos.

Kemmer (1934) en su monografía de las termitas de Java y de Célebes proporciona información acerca de las ruedas de muchas especies de *Macrotermes*, *Odontotermes* y *Microtermes*.

Desde 1937, me interesé en la fabricación de las ruedas con hongos, en su composición y en su papel en la vida del termitero ya sea de manera individual (1937, 1944, 1945, 1959, 1979) o en colaboración con R. Hein (1950) y Ch. Noirot (1949, 1951, 1957, 1958).

Las Macrotermitinae son los únicos isópteros cultivadores de hongos. Todas contruyen ruedas de la misma composición y evolución. Solo *Sphaerotermes sphaerotherax*, cuya biología no se ha comprendido por completo, es una excepción. Su caso es objeto de estudio en el tomo II.

El texto de este capítulo se ha obtenido en parte de nuestras publicaciones, muchas de las cuales se firmaron con Charles Noirot. Cualquier cita de otros autores se ha señalado expresamente.

FORMA Y TAMAÑO DE LAS RUEDAS

"La rueda con hongos no es solo una masa de materiales vegetales, ya que posee una textura y arquitectura bien definidas, una característica de la especie, las cuales son el fruto de una actividad constructora precisa. Por otro lado, las diferentes especies de un mismo género poseen ruedas con características en común. Así, la rueda de hongos puede servir de forma genérica". (Grassé y Noirot, 1958, pág. 114).

Bellicositermes. - Las ruedas de *Bellicositermes* tienen un aspecto cerebriforme y característico (fig. 205 A). Las lámminas se separan por grietas o espacios bastante anchos que atraviesan la rueda en todo su espesor, y cuando la grieta es corta, se convierte en un

pozo. Las sólidas paredes que separan los dos "valles" sucesivos son perforadas por pequeños orificios o corredores apropiados para el tamaño de las obreras. Todas las ruedas son de color beige claro, pero los aportes de materiales frescos desentonan y se ven por completo en la superficie. En Oubangui, sobre las ruedas de túmulos gigantes (*Bellicositermes subhyalinus s. sp. rex*), observamos áreas e islas verdosas que corresponden a depósitos de hierba ricos en fragmentos de gránulos que conservaron sus cloroplastos. Las bolas, elementos constitutivos de la rueda, conservan su individualidad y no se fusionan, sino que se adhieren las unas a las otras para formar un todo coherente.

Las ruedas de *Bellicositermes* varían mucho en tamaño. Las que retiramos de las grandes cámaras marginales de los túmulos gigantes de *B. subhyalinus rex* alcanzan de 35 a 40 cm de largo por 10 a 12 cm de ancho (quizá más) y 7-8 cm de alto. El promedio es muy pequeño. En un mismo habitáculo encontramos alveolas de pequeñas dimensiones, 3-4 cm, con una rueda que los rellena, y grandes cámaras con ruedas anchas.

La rueda, mientras está en un termitero normal, se muestra frágil y desmenuzable, se desploma al menor golpe. Fuera del nido y al aire libre por unos días la hacen tomar una coloración marrón y volverse resistente.

Las bolas de pulpa de madera o *miloesferas* que conforman las ruedas tienen un diámetro que sobrepasa en milímetro. No poseen una forma esférica perfecta pero son bastante aplanadas según su eje vertical. Asimismo, se adhieren lo suficiente unas a otras para formar un todo coherente.

Tal y como estableceremos más adelante, la rueda no deja de crecer mediante el aporte de materiales nuevos y su tamaño varía. Otro factor que condiciona la dimensión de la rueda es la célula que la contiene. Ahora bien, la construcción de la cámara de rueda es anterior a la de la rueda. Nos ha parecido que a modo de regla general, la cámara no está agradada para permitir el aumento de tamaño de la rueda con hongos salvo en el caso de un termitero joven que pasa de la situación subterránea a la situación al aire. Cuando el nido aún es subterráneo (tomo II y fig. 205), la rueda casi única forma un todo voluminoso y coherente. Láminas y columnas de arcilla la atraviesan y pasan por sus valles. Esta rueda enorme llena en gran parte el interior y algunas ruedas pequeñas se han encontrado de forma independiente. En conclusión: la rueda es única y enorme en los termiteros jóvenes de *Bellicositermes* y se divide en los nidos más antiguos (Grassé, 1944-1945).

Macrotermes (fig. 205 B, 207 A).- Las ruedas de *Macrotermes* s. st. diferente bastante de aquellas del género anterior. Tienen un aspecto de empanadas planas atravesadas de parte en parte por alveolos verticales, lo cual es constante en las especies que hemos estudiado: *M. muelleri*, *M. nobilis*, *M. ivorensis*. En general, la superficie superior de la rueda es marrón. En algunas (*M. muelleri*), hemos visto manchas verdosas de clorofila. La rueda de *Macrotermes* (?) *gilvus*, especie del Oriente tropical, es de tipo *Macrotermes*.

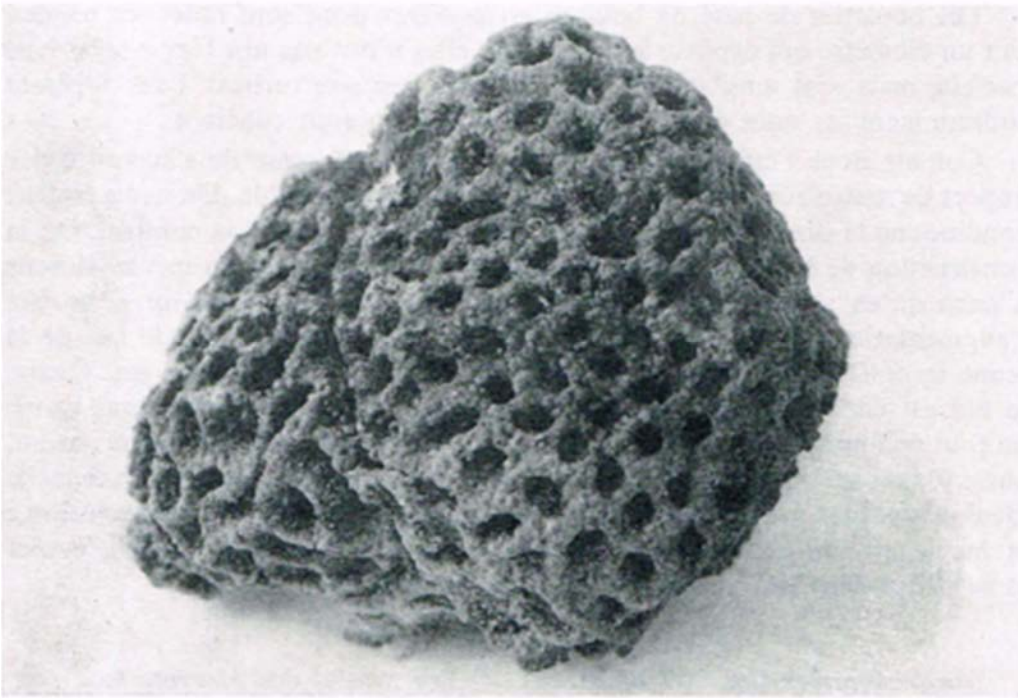
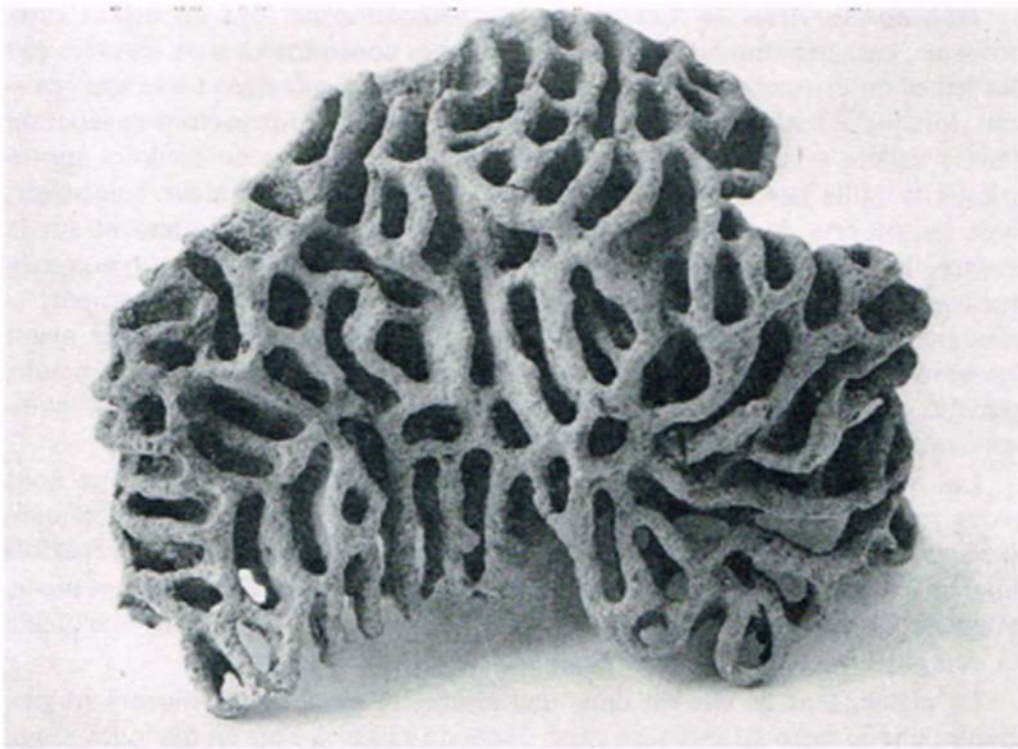


FIG. 205. - Arriba, *Bellicositermes bellicosus*, rueda (x 0.75), Costa de Marfil, Odienné; abajo, *Macrotermes gilvus* (Saigon, Vietnam), rueda ligeramente agradada (fotografías por P.-P. GRASSÉ).

Protermes (fig. 206 A, B). - Las ruedas de este género son muy delicadas, en cúpulas a menudo muy bombeadas y formadas por tabiques verticales que delimitan los conductos que atraviesan la rueda en toda su espesor. De hecho, la rueda tiene un aspecto alveolar muy característico. Una misma cámara contiene muchas ruedas superpuestas y encajadas las unas con las otras. Cuando las ruedas están en grupos de 3 o 4, solo la primera y la segunda son visibles desde el exterior.

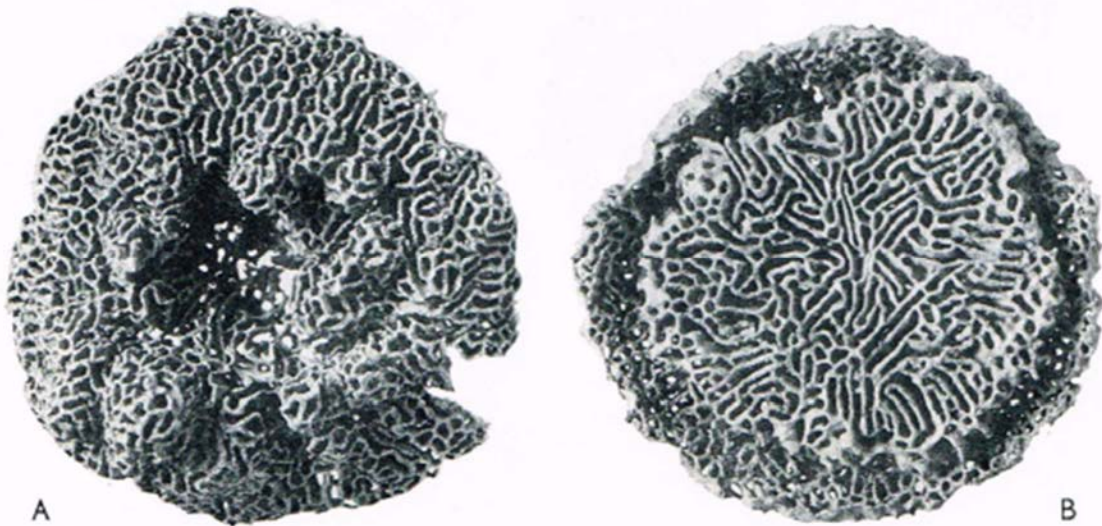


FIG. 206. - Ruedas con hongos de *Protermes prorepens*. A, rueda de forma irregular que llena de forma incompleta la cámara que ocupa, vista desde arriba; B, dos ruedas encajadas la una con la otra, vista desde abajo (x 0,5). Procedencia: Boukoko (República Centroafricana), (según P.-P. GRASSÉ y CH. NOIROT, 1951).

Allodotermes (fig. 207 C). - Las especies de este género edifican ruedas iguales a las de *Protermes*, a razón de una sola rueda por cámara, pero mucho menos regular ⁽²²⁾.

Odontotermes (fig. 208 A y B). - En este género, las ruedas varían bastante de forma. En *O. sudanensis*, *O. magdalanae*, *O. nolaensis* y *O. fulleri* son un poco hemisféricas, con la cara inferior cóncava y se componen de hojas trenzadas de manera compleja, hechas de una o dos capas de bolas.

Existen diferencias muy notables entre las ruedas de diversas especies. En *O. magdalanae*, las hojas son muy delgadas, hechas de un solo cimientado de bolas, convexas hacia arriba mientras se superponen. Asimismo, sus bordes se pliegan en su lugar para ser soldados a la parte inferior de la hoja.

²² RUELLE (1978) retiró la especie *giffardi* del género *Allodotermes* y la insertó en el nuevo género *Megaprotermes*.

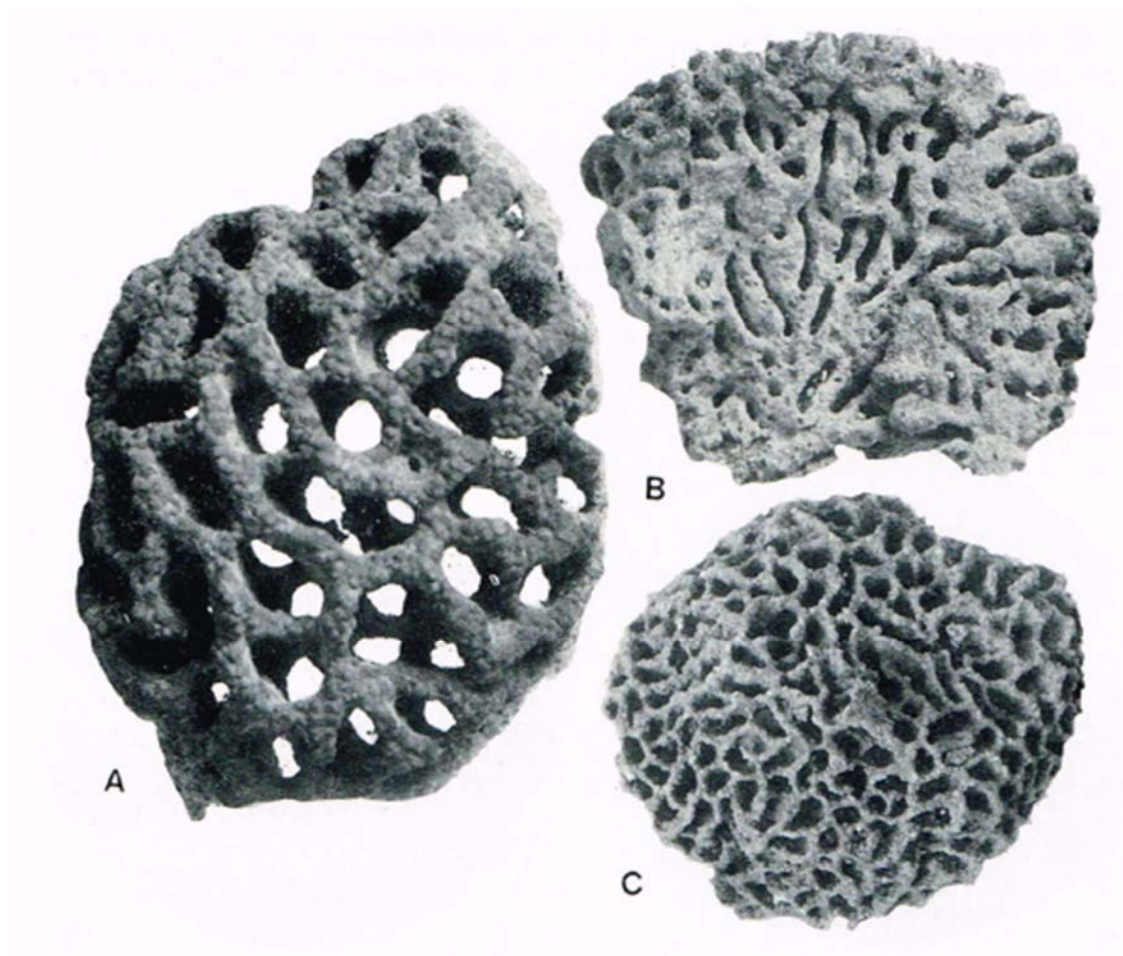


FIG. 207. - Rueda con hongos. A, de *Macrotermes muelleri*, Boukoko, República Centroafricana (x 0,9); B, de *Synacanthotermes heterodon*, Bossembélé, República Centroafricana, vista de perfil (x 0,9); C, *Megaprotermes* (ex *Allodotermes*) *giffardi*, vista desde arriba, Adiopodoumé, Costa de Marfil (x 0,9, fotografía de P.-P. GRASSÉ y CH. NOIROT).

Las láminas verticales unen las diversas etapas, de modo que se encuentran delimitadas en largas cavidades relativamente horizontales y ordenadas en etapas.

En *Odontotermes sudanensis*, las ruedas son menos ligeras, sus hojas más gruesas no tienen una orientación privilegiada, describen curvas complicadas y se pegan entre sí a veces de manera estrecha. La rueda aparece surcada por numerosas cavidades de forma y orientación variada.

Las ruedas de algunas *Odontotermes* tienen una estructura alveolar que es similar a aquellas de las *Protermes*. Tal es el caso de *Odontotermes pauperans* (fig. 209) y de *O. culturarum* de Tanzania (véase la fotografía de Howard y Haverty, 1978).

Las ruedas de *O. nolaensis* tienen un aspecto muy similar, pero más grueso. Aquellas de *O. fulleri* son de apariencia serpenteante, sus hojas dejan entre ellas ranuras estrechas (2 a 3 mm de espesor), ampliándose en el lugar. A menudo una misma cámara contiene dos ruedas superpuestas y encajadas una en la otra, de modo que solo la superior es visible desde el exterior. Dicha posición es similar a la de *Protermes*, pero no tiene la

misma casi constancia. También véase la figura 209 (rueda de una *Odontotermes* indeterminada).

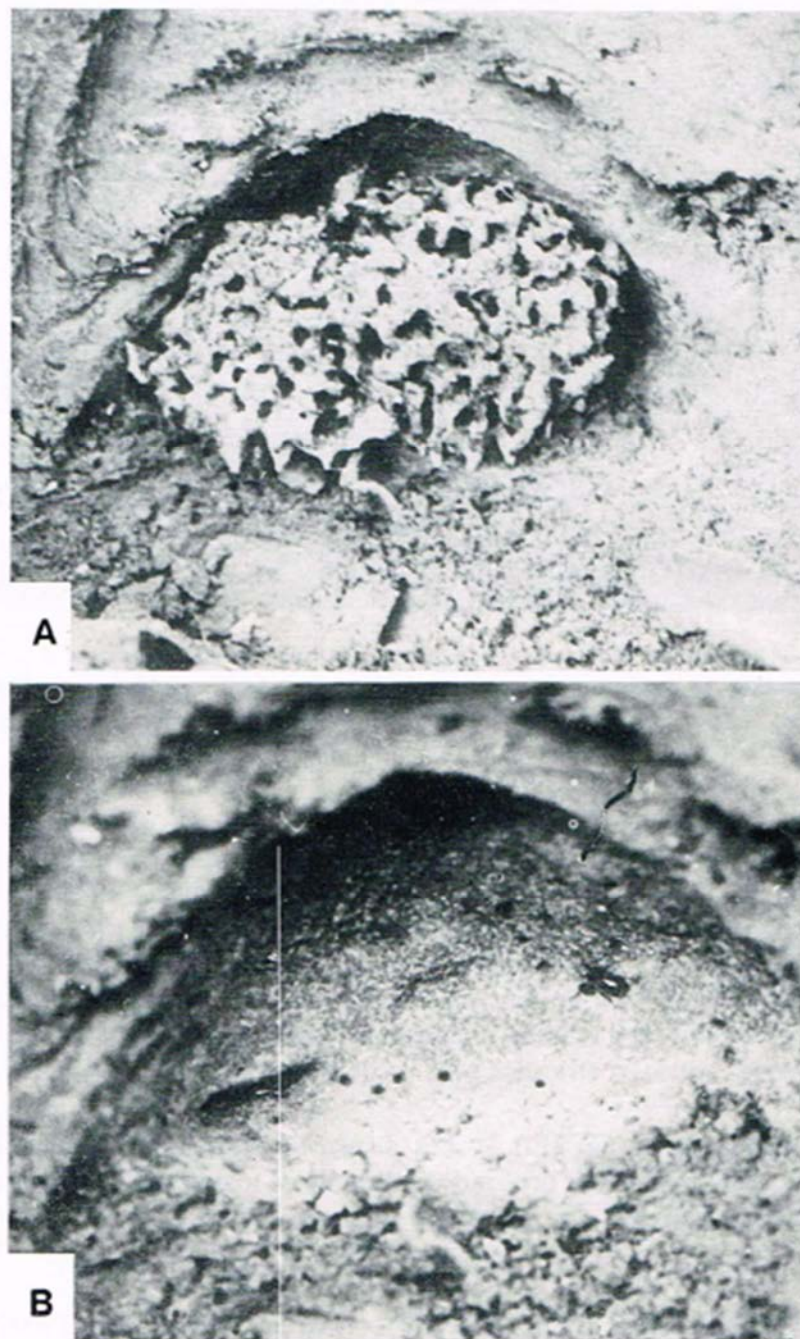


FIG. 208. - *Odontotermes pauperans*. A, rueda con hongos en su cámara; B, la misma cámara sin su rueda. Se resalta el revestimiento granuloso de la pared, las aperturas circulares de las pequeñas galerías y, a la izquierda, una gran galería plana (fotografía J. ROY-NOEL, 1971).



FIG. 209. - Rueda de una *Odontotermes* sp. tomada en un termitero de tipo difuso con ruedas aisladas. Bosque de la isla cerca de Makokou, Gabon (x 0,8 fotografía de P.-P. GRASSÉ y A. R. DEVEZ).

Las *Odontotermes* sudafricanas (*O. badius*, *O. lactericus* y *O. transvaalensis*) estudiadas por Fuller (1915) y por Coaton (1950) cavan una gran cámara subterránea, en la cual construyen la celda real y una voluminosa rueda con hongos que, a menudo, permanece sin divisiones. (¿?) En *O. transvaalensis*, Coaton escribe: "La principal cavidad del nido, que se encuentra a 2 o 3 pies por debajo de la superficie del suelo, es esférica y tiene un diámetro de 3 a 5 pies. Está llena por la masa esponjosa de una rueda con hongos bastante sólida y estratificada". Se trata de la rueda más grande conocida.

Ancistrotermes (fig. 210). - Las *Ancistrotermes* tienen ruedas con textura oolítica, pero surcadas por profundos valles bastante regulares. Sus dimensiones, sin ser considerables, sobrepasan bastante aquellas de las ruedas de *Microtermes*.

Synacanthotermes (fig. 207 B). - Las ruedas de estas termitas son de color beige o sepia claro. Poseen un aspecto laminado típico, se ordenan verticalmente las unas con las otras y a una distancia de 2 milímetros. Se sueldan por sus bordes y se unen por pequeñas particiones irregulares.

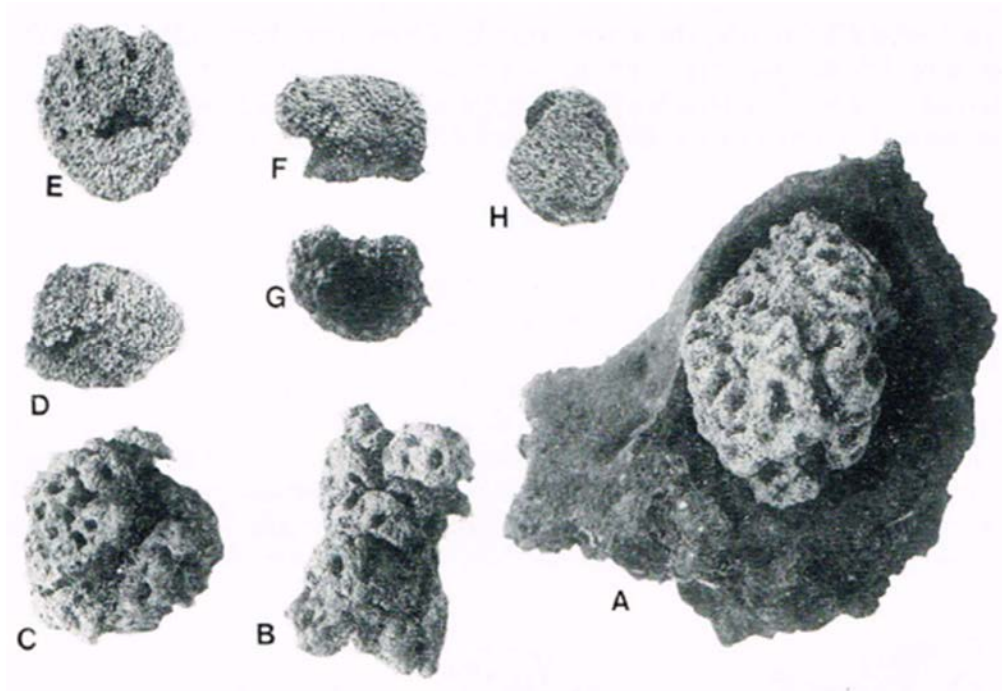


FIG. 210. - A hasta C, *Ancistrotermes cavithorax*: A, rueda en su cámara (x 0,9); B y C, ruedas que muestran una estructura granulosa (x 0,75). D a H, *Microtermes subhyalinus*, ruedas vistas desde arriba, desde abajo y de perfil (x 0,9), (Akakro, Costa de Marfil).

Las ranuras que delimitan establece la comunicación mediante minúsculas compuertas. Asimismo, las hojas están surcadas por una multitud de pequeños callejones sin salida. La textura es netamente oolítica, pero las bolas son más compactas que en los dos géneros precedentes.

Acanthotermes (fig. 211). - El género resalta por el polimorfismo de sus ruedas. Algunas son de tipo sólido y otras huecas, mientras que algunos contienen un nódulo de tierra hueca. A veces la rueda es plana y con la forma de una oreja humana. Se han observado ruedas de tipo mixto: una hoja en oreja a la que se adherió una rueda sólida. Estas ruedas nunca tienen múltiples hojas. En las calas (véase tomo II), a veces las ruedas alcanzan un gran tamaño mediante la unicón con ruedas vecinas después de la reabsorción de las particiones de arcilla de las separan. Al respecto, se puede hablar de *ruedas compuestas*.

Pseudacanthotermes (fig. 212). - Este género, al que particularmente hemos estudiado, posee ruedas que lo caracterizan.

Cada una de ellas se compone de unidad soldadas muy íntimamente entre sí y cada unidad es una lámina vertical con proyecciones en los bordes y surcos en una o dos caras. Las diferentes unidades de una cámara se disponen a manera de piezas de un rompecabezas, las proyecciones de una se intrinca con las de la otra y se unen a través de puentes o en toda su altura. En una misma cámara, la unión no se puede extender a todas las

unidades y algunas permanecen separadas. Las ruedas son de color sepia, quizá tirando hacia marrón.

Microtermes (fig. 213). - Hemos estudiado con cuidado las ruedas de *Microtermes subhyalinus* (región de Man, Costa de Marfil), las cual ofrecen varias particularidades. Se presentan con una forma globular y de esfera truncada que reposa en su sección. Sus dimensiones extremas alcanzan 18 mm x 15 mm por una altura de 12 mm, así como 14 mm x 12 mm por una altura de 12,5 mm. Su superficie es poco accidentada, quizá incluso unida sin valléculas. Las miloesferas que los componen miden de 0,5 mm a 0,6 mm en estado fresco y en estado seco son más pequeñas. Son esféricas y están juntas entre sí como perlas en una bolsa. El aspecto oolítico de la rueda es llamativo. Asimismo, el color de la rueda en su totalidad es beige claro. La masa de miloesferas descansa sobre una base de color marrón oscuro o negruzco, la cual tiene una forma de cúpula elevada.

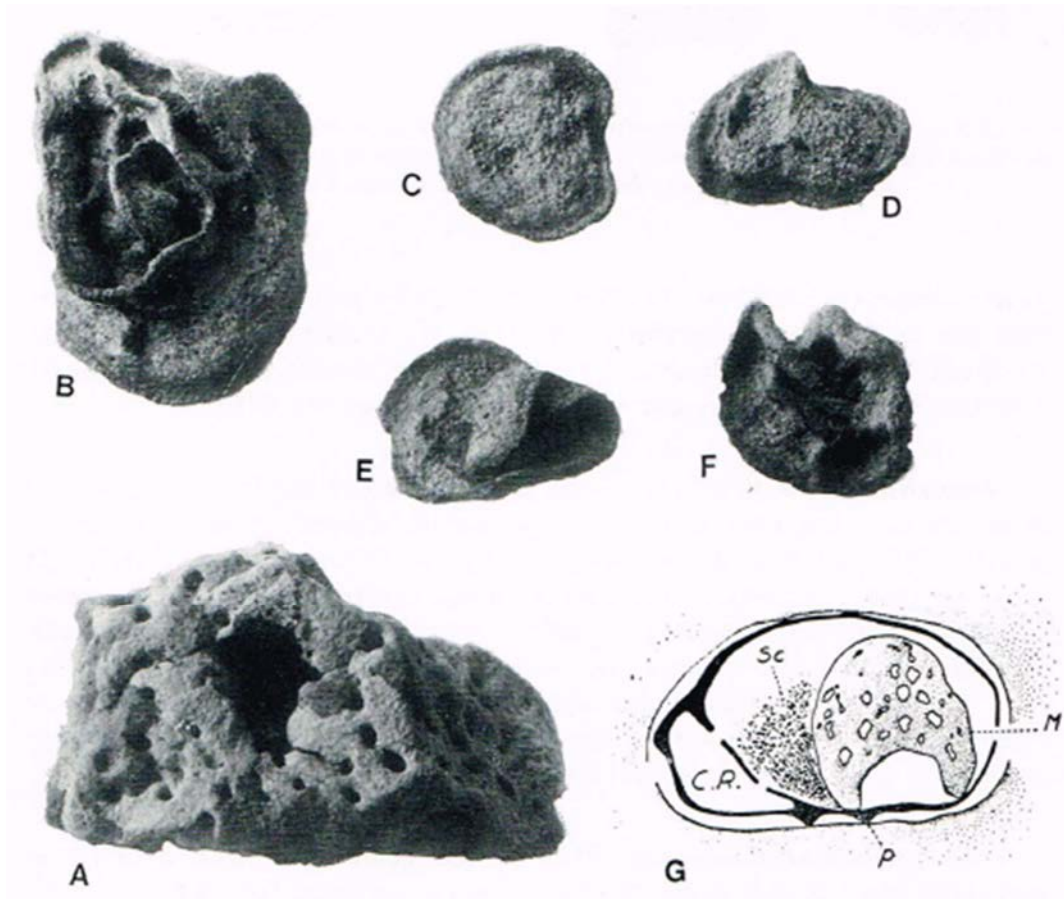


FIG. 211. - *Acanthotermes acanthothorax*. A hasta F, diferentes formas de ruedas con hongos que se pueden encontrar en un mismo nido. Las formas C a F relativamente auriculares son absurdas y en inicio de formación. A es típico; G, nido muy joven (x 1,5); C, R., celda real; M, primera rueda con hongos; P, pilar; Sc, aserrín (según P.-P. GRASSÉ y CH. NOIROT, 1951).

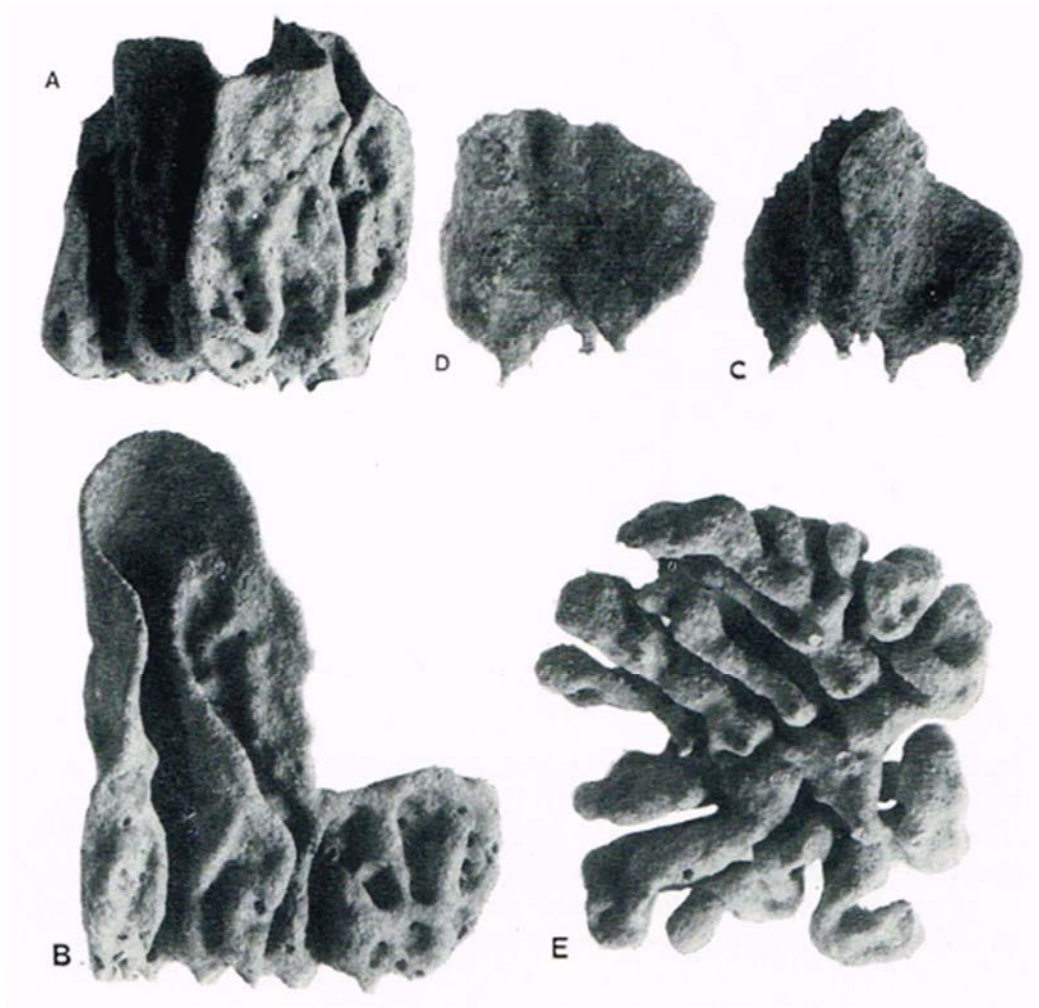


FIG. 212. - *Pseudacanthotermes militaris*, ruedas con hongos. A y B, elementos de rueda típica; C y D, elementos en curso de construcción; E, rueda atípica con elementos unidos (Boukoko, República Centroafricana), (fotografía por P.-P. GRASSÉ y CH. NOIROT, 1951).

Hoy en día sabemos que representa la parte antigua y alimenticia de la rueda. Tiene la misma estructura oolítica que el resto de la construcción, pero las miloesferas (químicamente modificadas) se unen íntimamente entre sí y solo se les distingue con la lupa. Esta parte de la rueda no produce micotetos. La capa de micelio recubre la totalidad de la rueda y sobre las regiones claras da lugar a micotetos (0,05 a 0,3 mm).

En varias partes se erigen tallos blancos con punta negra que miden a lo sumo 1 mm de alto por un diámetro de 70 μm (fig. 213). Cada uno es un racimo de filamentos de micelio presionados unos contra otros y en continuidad con la capa, además de no llevar ni conidios ni peritecios: se les llama *micoestelas* (Grassé, 1937). Con el tiempo se oscurecen sin dar lugar a elementos vegetativos reproductores, ya que son estériles. No tienen nada que ver con los *Xylaria*, verdaderos saprofitos.

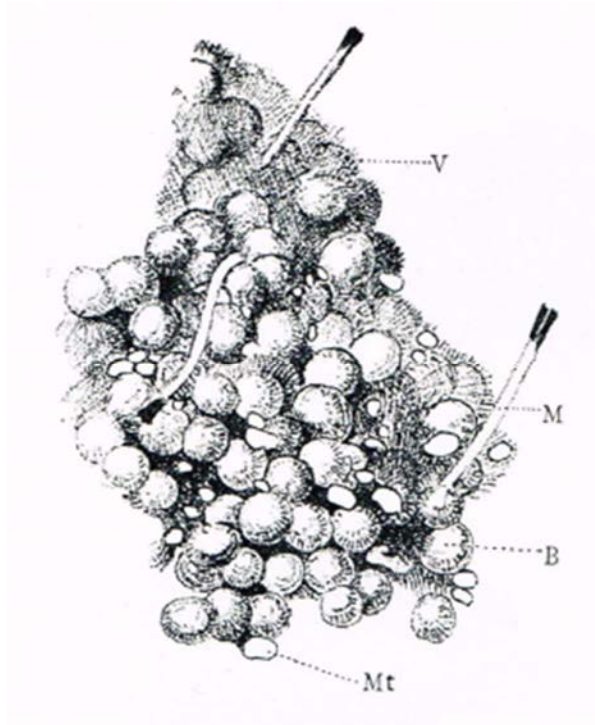


FIG. 213. - *Microtermes subhyalinus*, fragmento de rueda muy agradado. *B*, miloesfera; *M*, micoestela; *Mt*, micoteto; *V*, capa de micelio (según P.-P. GRASSÉ, 1935).

Sobre las ruedas de *Microtermes vadschagga*, la capa es tan gruesa que toma el aspecto de moho y forma micotetos normales.

La rueda de algunas *Microtermes*, *M. toumodiensis* por ejemplo, está surcada de valles relativamente profundos y quizá paralelos.

LOS MATERIALES DE LAS RUEDAS

Resaltaremos que las ruedas no son construidas por todas las Macrotermitinae con los mismos materiales. Las *Macrotermes* utilizan exclusivamente redondelas de hojas muertas o de hojas verdes. Las *Macrotermes ivorensis* practican el almacenamiento en dos tiempos: las redondelas que se acaban de recolectar luego son amasadas fuera del nido, propiamente dicho, en largas galerías subterráneas (luego del oscurecimiento), entrepuestas en el nido mismo (véase el tomo II para obtener la descripción de los nidos). *M. muelleri* amasa su recolección directamente en el nido, en las cámaras o galerías situadas entre las cámaras con ruedas.

Bellicositermes subhyalinus variación *rex*, autora de los túmulos gigantes de Camerún del Este y del Sur de la República Centroafricana, recoge de noche y de forma selectiva briznas de paja de hierbas secas o verdes y las seccionan mediante cortes con la mandíbula.

Pseudacanthotermes, *Odontotermes*, *Acanthotermes* y *Ancistrotermes* utilizan pequeñas piezas de madera (y algunas *Bellicositermes bellicosus*), las cuales una vez amasadas se asemejan a un serrín bastante grueso.

Sin embargo, todos estos materiales tienen la característica en común de que poseen en abundancia la celulosa y la lignina en cantidad desigual.

Para construir sus ruedas, las Macrotermitinae utilizan dos técnicas diferentes.

Primera técnica: Las Macrotermitinae de los géneros *Protermes*, *Odontotermes*, *Ancistrotermes*, *Synacanthotermes*, *Allodotermes*, *Microtermes*, en expedición alimenticia, comen en el lugar (madera, estiércol de ganado) y forman una *miloesfera* que, sin duda, depositan en una rueda en su retorno al nido.

Segunda técnica: Es practicada por los géneros *Bellicositermes*, *Pseudacanthotermes*, *Acanthotermes*, *Macrotermes* (²³). Las colonias de obreras recolectoras transportan al nido los fragmentos de vegetales que reúnen en racimos (*piezas de madera*) que rocían con saliva.

Las especies de estos cuatro géneros efectúan salidas nocturnas durante las cuales recolectan el material de sus ruedas. Según mi información, no se ha añadido nada importante a mis observaciones de 1937, 1944-1945 y a aquellas realizadas en 1951, en colaboración con Ch. Noirot. Aquí se presenta lo esencial:

La recolección de los materiales

Se realiza por las colonias de obreras acompañadas de los soldados y casi siempre de *noche*.

Las *Bellicositermes* s. st. (*B. bellicosus*, *B. subhyalinus*) salen de su termitero poco después de la puesta del sol, por los orificios que casi siempre están cavados en el suelo a dos o tres metros, a veces a más o a menos metros, del termitero epigeal.

Las salidas se hacen en filas cerradas. Los insectos forman una columna que se ensancha a medida que se alejan del nido. Luego, una vez en los lugares de recolección, las termitas se dispersan, pero casi no se alejan unas de otras (4,5 o 6 cm, raramente más).

Las termitas cortan los tallos, las hojas de hierba tiradas en el suelo o trepan a las plantas secas que aún están verdes y las cortan en trozos muy pequeños que sostienen entre las mandíbulas y llevan a su nido.

Al amanecer todas las termitas ya regresaron a su hogar. Sin embargo, las *Bellicositermes bellicosus*, las *Odontotermes* y otros géneros utilizan también las partículas de madera que recolectan durante el día al abrigo de las placas de arcilla. Las obreras

²³ No sabemos cómo *Sphaerotermes sphaerotherax* confecciona las innumerables ruedas pequeñas encerradas en sus nidos. Ignoramos todo acerca de los comportamientos de los géneros orientales: *Euscaiotermes* y *Hypotermes*, relativamente cercanos al género *Odontotermes*.

también se alimentan de madera y de otra materia vegetal rica en celulosa que digieren por intermedio de sus bacterias simbióticas o de sus propias enzimas.

Los materiales almacenados

Los racimos de serrín de madera en los nidos de *Bellicositermes bellicosus* están almacenados en las cámaras del habitáculo. A veces, en los termiteros jóvenes con habitáculo envuelto, hemos encontrado grandes racimos de serrín en el techo del habitáculo. A veces están modelados de manera similar a una rueda.

En el caso de *Macrotermes (?) gilvus*, especie indomalasia, la presencia de serrín de madera (la misma composición que en *Bellicositermes bellicosus*) no sería constante. No obstante, ¿se excavaron integralmente los nidos?

Al parecer, la recolección se realiza por la noche por las obreras recolectoras (Kalshoven, 1956).

En el caso de *Pseudacanthotermes spiniger*, el serrín de madera se encuentra en la cámara con rueda común de los mismos. En *Pseudacanthotermes militaris*, las masas de serrín se almacenan en cámaras particulares que son a veces unas bolas de un centímetro o más de diámetro o hebras relativamente arqueadas. Al serrín, a menudo hecho de partículas de madera, a veces se le añaden restos vegetales variados. En Boukoko (República Centroafricana) las hemos visto hechas de todo tipo de pequeños fragmentos de hojas.

En *Acanthotermes acanthothorax*, el serrín está a menudo situado cerca de la rueda y forma una bola (2 cm de diámetro) o una bola con forma de aceituna (hasta 3 cm de eje largo). Algunas se ha observado una bola por encima. El serrín de madera es muy abundante en la zona laminada del habitáculo alrededor de la celda real.

Las *Macrotermes* s. st. se comportan de manera diferente. Al momento del crepúsculo de la tarde, salen de su termitero por los orificios en la parte inferior de la muralla o del suelo desde las galerías. Tienen preferencia por las hojas. El porcentaje de paja y de restos de madera llevados al nido es extremadamente bajo (menos del 1%).

No creo que las obreras de *Macrotermes* s. st. coman otra cosa que no sean hojas no tratadas (en pequeña cantidad) o de la rueda. La presencia de las obreras de *Macrotermes* en las ramas o troncos muertos es muy rara, al punto que suponemos que es accidental.

A la salida del termitero, las obreras (acompañadas de soldados) salen en columna, la cual se dispersa al llegar al lugar de la recolección. En Gabón he visto millones de veces el trabajo nocturno de las obreras de *Macrotermes muelleri*. A la menor perturbación del suelo, responden con golpes en el suelo y en las hojas muertas con cortes repetidos. La multitud de pequeños sonidos da la impresión de escuchar un chisporroteo, de granos de lluvia que caen al suelo. Las *Macrotermes* africanas cortan rodajas en las hojas muertas de la litera forestal o en las hojas verdes de las plantas bajas. Estas rodajas (fig. 214) son un poco inferiores al tamaño del confeti al cual se asemejan.

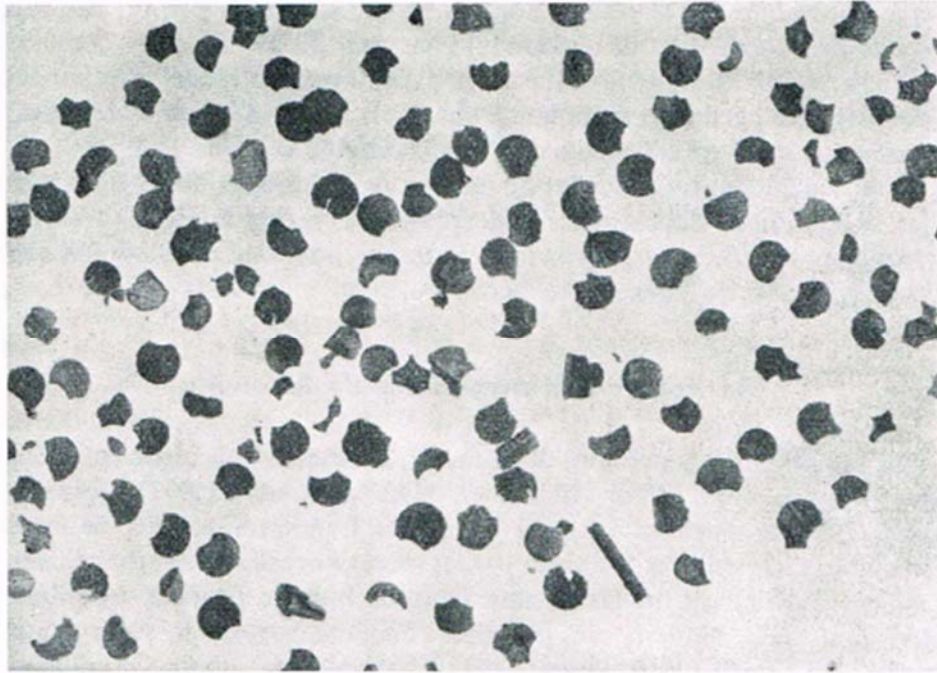


FIG. 214. - Algunos confetis de *Macrotermes muelleri* tomados en el termitero y dispersos en el soporte (tomada por P.-P. GRASSÉ y NOIROT, 1951).

Están almacenadas en las cámaras que llenan o en las galerías de gran diámetro (3-4 cm), donde forman hebras largas de a veces 20 cm. Por otro lado, en el bosque primario de los alrededores de Makokou (Gabón), recolecté por litros los confetis de *Macrotermes muelleri*. Son húmedos, pero están menos remojados de saliva que el serrín de *Bellicositermes*.

Dentro y sobre los montones de serrín de *Bellicositermes bellicosus* vive una fauna variada. Se han descrito muchas especies de colémbolos de la familia de los cifodéridos. Ahí encontramos (1941) un carábido en estado larva y la versión adulta de *Perigona termitis* (descrita por Jeannel, 1941). En el líquido que remoja el serrín y que está lleno de las bacterias, viven los gusanos de una mosca, la cual no pude determinar. En este serrín se establece una biocenosis: saliva pura o diluida con el agua tomada de las fuentes subterráneas, bacterias abundantes, larvas de dípteros, larvas y adultos de *Perigona*, adultos de colémbolos.

Dentro y sobre este serrín, con líquido orgánico, no se desarrolla *ningún* hongo. Hemos buscamos en vano los filamentos micelinos o los elementos unicelulares. ¿Sería necesario entonces concluir que la saliva de las obreras contiene un antifúngico? No es imposible, pero entonces, ¿por qué razón los materiales, luego de su pasaje por el tubo

digestivo y después de formar miloesferas, son propicios a la vegetación de micelios de *Termitomyces* y de *Xylaria* (²⁴), (véase la página 325)?

¿Qué significado biológico podría tener el almacenamiento de las rodajas de hojas, partículas de madera, etc.? Lo ignoramos por completo, así como también ignoramos los motivos de la insalivación del serrín de madera.

Con el serrín y las rodajas de hojas que ingieren, las *Bellicositermes* y las *Macrotermes* elaboran las miloesferas que sirven para fabricar las ruedas con hongos. En ambos géneros el tránsito intestinal es tan rápido que la clorofila sale del intestino sin alteración.

La naturaleza de los materiales de la rueda

El desacuerdo ha reinado entre los biólogos acerca de la naturaleza de los materiales de la rueda hasta 1979. Para Bathellier (1927), Grassé (1937), Grassé y Noirot (1958) la rueda se compone de fragmentos menudos de madera, de hojas, de tallos de hierbas amasadas por las piezas bucales y bañadas de saliva. La rueda equivaldría a la ruma de racimos de madera de álamo húmedas sobre la cual crece la *Pholiota aegerita* (del álamo). Para otros (Petch, 1913; Sands, 1960; Josens, 1972), la rueda se compone de excrementos depositados por las obreras de las termitas, no es más que una pila de estiércol comparable a las ruedas de paja y estiércol sobre las cuales se cultiva, en la oscuridad, el hongo de capa, el cual también es un agarical (*Agaricus hortensis*). Merece que se resalten los argumentos a favor de ambas afirmaciones.

Los fragmentos vegetales que componen la rueda, depositados frescos, no muestran señal alguna de digestión. A menudo, la clorofila permanece ahí invisible e inalterada, mientras que los excrementos de las Macrotermitinae son muy poco abundantes, casi líquidos, rojizos y pobres en restos vegetales. En el microscopio, se descubrió partículas minerales, sobre todo gránulos de cuarzo. Defecadas sobre un sustrato (pared de las cámaras y galerías del habitáculo), eran circulares y casi siempre rojizas. Sin embargo, con respecto a estos argumentos positivos, se opone la observación hecha *de visu* en los termiteros experimentales de *Ancistrotermes guineensis* por Sans (1960). Este autor vio a las obreras depositando "bolas fecales" en las ruedas en construcción. Estas expulsan una masa "de excrementos", "semi-fluidos" que se hincha y se convierte en un "oolito". *Estas*

²⁴ Los *Xylaria* que se desarrollan sobre las ruedas retiradas del termitero no parecen estar sometidos a este hábitat y se desarrollan también en la madera en putrefacción. Los *Xylaria nigripes* y *X. furcata* se obtuvieron por los Batra (1977 *b*) a partir de las ruedas de *Odontotermes obesus* y de *O. gurdaspurensis*.

Sobre las ruedas retiradas del termitero, los Batra (1977 *a*) vieron crecer, además de los *Xylaria*, otros hongos: *Aspergillus*, *Chaetomium*, *Cunninghamella*, *Fusarium*, *Neoskofitzia*, *Penicillium*, *Saccobolus*, *Trichoderma* y *Verticillium*.

observaciones fueron verificadas por nosotros, son exactas. Hemos visto muchas veces en Gabón a Macrotermes muelleri operar de esta manera.

Por otro lado, Alibert (1964), utilizando alimentos coloreados por la fluoresceína, vigiló el crecimiento y consumo de la rueda por las obreras, los únicos individuos del termitero que se alimentan por sí mismas. Alibert constató que los confetis almacenados en el nido y coloreados por fluoresceína son utilizados para hacer crecer las ruedas, además que los aportes son bastante fluorescentes cuando se los somete a una radiación de $\lambda = 3650$ Å. La parte inferior y la más antigua de la rueda, modificada por el micelio de *Termitomyces*, está plagada de obreras (observaciones hechas en *Macrotermes muelleri* y *M. lilljeborgi*).

Josens (1972) repitió los experimentos de Alibert en *Ancistrotermes cavithorax* y *Microtermes toumodiensis*, sustituyendo el negro del humo en la fluoresceína. Algunas horas después de haber proyectado este negro en los alimentos, notó que el tubo digestivo de las obreras se ennegreció y que luego las bolas nuevamente depositadas estaban coloreadas por el negro del humo. Josens estuvo muy cerca de descubrir la verdad, ya que vio la diferencia que existe entre los excrementos del insecto y las miloesferas (*μυλος*, rueda; *σφαίρα* esfera, bola) de la rueda y, después de nosotros, que los excrementos forman la capa "rojiza" y delgada (menos de 1 mm) donde las obreras alinean el palco real y las cámaras con ruedas.

La verdad es que todos los naturalistas se equivocaron, incluidos nosotros: un fenómeno totalmente imprevisto los eludió. Nosotros lo descubrimos mientras estudiábamos la biología de la termita de Mueller (*Macrotermes muelleri*), la cual infesta las pequeñas islas cubiertas de bosques que se encuentran en Ivindo (Gabón). Cuando cayó la noche, por centenas de miles por no decir millones, las *Macrotermes* salieron de sus nidos. Soldados grandes y pequeños acompañaban las columnas de obreras (pequeñas y grandes), las cuales iban a cortar las rodajas grandes como un confeti, en el limbo de hojas muertas o aún verdes en el suelo. Un ir y venir continuo se estableció entre el lugar de recolección (donde se dispersa la columna de recolectoras) y el termitero temporalmente perforado de orificios para comunicarlo con el exterior. Las obreras llevaron su confeti entre las mandíbulas y volvieron a entrar al nido para depositarlos en las galerías cuyo diámetro varía entre 30 y 40 mm. El montón de confetis formó grandes hebras oscuras y cubiertas de saliva por las obreras.

Llenan las galerías en longitudes de 5 a 15 cm y se conservan intactas en el suelo, no se desarrolla *ningún* hongo. Por el contrario, el líquido (saliva) que los cubre está lleno de bacterias. El montón de confetis, durante algunos días o quizá menos, no se tocan por parte de las obreras, las cuales al término de este tiempo se lo comen. Los desgarran sin cuidado entre sus mandíbulas, los mastican brevemente y luego los ingieren. El bolo alimenticia viaja bastante rápido por las porciones anterior y medio del tubo digestivo y llega a la panza rectal, donde según nuestras observaciones permanece poco tiempo, unas cuantas horas, aparentemente sin experimentar una digestión en cuanto a la celulosa y lignina.

Por lo general, los excrementos no permanecen en la panza rectal y se recolectan en el recto donde el intestino termina. Al momento de la fabricación o del agrandamiento de la rueda, la panza está llena de materias ingeridas y poco aplastadas, así como también está separada del recto por un paso estrecho (4° segmentos del intestino posterior). La masa del contenido de la panza solo toma forma luego de haber cruzado el pequeño estrecho. Esta pasa, relativamente en bloque, por el recto dilatado (fig. 215 A) y ahí toma una forma esférica. Después de haberla expulsado, la obrera la modela en miloesfera con la boca, siendo la hipofaringe su utensilio principal. Sobre la rueda, la miloesfera se endurece un poco, pero la rueda fresco es muy frágil (una vez retirada del termitero, se seca y se vuelve dura y resistente). Al momento de la expulsión de la miloesfera, el abdomen ejecuta movimientos laterales de ir y venir y su pared nunca deja de contraerse.

Todas nuestras observaciones han concordado: los materiales destinados a la edificación de las ruedas, ligeramente aplastados, permanecen un tiempo en el tubo digestivo sin sufrir aparentemente alguna acción digestiva y la clorofila de las hojas no se ve alterada, ya que se vuelve a encontrar en los aportes *recientes* efectuados sobre las ruedas (Grassé y Noirot, 1958; *Bellicositermes subhyalinus rex*).

No puede decirse que *la masa que sale del ano y conformada en esferas por las obreras difiere completamente de los excrementos del insecto*. He aquí las pruebas:

En primer lugar, los excrementos son muy fluidos, pobres en restos vegetales y de tamaño pequeño. En los excrementos de *Macrotermes muelleri*, de *Bellicositermes subhyalinus* y *B. bellicosus*, son frecuentes las partículas de materia mineral, la mayoría nos han parecido cuarzo. Los excrementos se almacenan por todo el termitero, a menudo contra las paredes, ya que los insectos levantan el abdomen para extenderlos. A veces son muy numerosos y tapizan las galerías del nido, la celda real y las cámaras con ruedas.

En segundo lugar, las miloesferas están hechas de una pasta compuesta de restos de lignina, fragmentos de hojas, etc. muy reconocibles y muy empapados de un líquido de origen intestinal. Por otro lado, aunque en algunos restos vegetales que contienen las heces no se haya ningún resto de clorofila, esta se ve en los fragmentos de hojas o de pilas que forman las miloesferas.

En tercer lugar, durante dieciséis meses, hemos mantenido en perfecto estado de salud un grupo de *Bellicositermes subhyalinus*. Durante este largo periodo de tiempo, los únicos excrementos depositados por estas termitas fueron excrementos en máculas rojizas, nunca observamos un excremento que se asemeje a una miloesfera de rueda con hongos. Esto ilustra de manera perfecta el hecho de que la miloesfera no tiene nada que ver con los excrementos.

En el intestino posterior, se lleva a cabo una selección donde los materiales de la rueda se separan de los excrementos. Asimismo, por un mecanismo similar los excrementos

se distinguen del alimento proctodeal de las Kalotermitidae, Rhinotermitidae y otras termitas con zooflagelados simbióticos. El alimento proctodeal y las miloesferas se asemejan a los cecotropes (bolas hechas del contenido cecal) de los mamíferos lagomorfos, fagocitados durante la noche por su propio productor y distintos de los excrementos.

En el termitero, las miloesferas *nunca* son usadas en las paredes o el sustrato, ya que están reservadas exclusivamente para la construcción de las ruedas. Esto prueba que su naturaleza no está relacionada con los excrementos. Por el contrario, las Macrotermitas depositan con frecuencia sus excrementos sobre las ruedas tal y como lo hacen con cualquier otro sustrato en el nido. El breve tránsito intestinal de los materiales de la rueda lleva a interrogarnos sobre su papel en el caso de las Macrotermitas que almacenan en su nido los materiales de las futuras ruedas (*Bellicositermes*), (restos de césped, vivo o muerto, madera), *Macrotermes* (rodajas de hojas), *Acanthotermes* (fragmentos de madera).

Las otras termitas cultivadoras de hongos: las *Ancistrotermes*, *Microtermes*, *Odontotermes* no almacenan sus recolecciones en galerías ni en cámaras dentro de su nido. Los materiales recolectados en el ambiente exteriores se utilizan *inmediatamente* para la edificación de las ruedas, la cual siempre es progresiva. No hemos podido estudiar *de visu*, como sí lo hicimos en *Macrotermes muelleri*, la fabricación de las ruedas, pero su estructura muy oolítica y su textura examinada en el microscopio nos da a pensar que todo sucede como en las *Macrotermes*, excepto la recolección. Supongo que en todas las Macrotermitinae, el pasaje de los materiales de la rueda en el tubo digestivo tiene por objetivo cubrirlos de un líquido que, sobre la muela, favorece el acceso del micelio de *Termitomyces* (²⁵).

El estado de saciedad del tubo digestivo de las obreras varía considerablemente de un sujeto a otro. En muchos de ellos, el intestino medio está un poco vacía y la panza rectal está media llena y a veces flácida. Sin embargo, en otros, el intestino está lleno de restos de madera, hierba y hojas. Josens (1972) representó en corte sagital una obrera de *Microtermes toumodiensis* y de *Pseudacanthotermes militaris*, cuya panza y recto están llenos de restos de madera comparables a aquellos de las miloesferas (observación de Jonsens), *es decir, no están digeridos*. Las obreras de *Ancistrotermes cavithorax* y de *Odontotermes* (fig. 215), fotografiadas *in toto* (cuerpo delgado con eugenol), tienen la panza y el recto llenos de grietas. Esta constancia de la saciedad intestinal no está de acuerdo con nuestras observaciones, ni con el comportamiento y fisiología digestiva de la termita. Todo tiene explicación cuando se sabe que los individuos representados por Josens se alimentaron en un "área trófica". Se atiborraron de madera u otros materiales (²⁶).

²⁵ JUMELLE y PERRIER DE LA BATHIE (1910), acerca de las ruedas de "Termes" perrieri, hablaban de los bosques de Madagascar, un cemento que une las "bolas de conidios". Este cimientto sería rico en materias minerales, lo que explicaría según ellos la abundancia de cenizas provenientes de la rueda incinerada. Estos autores no separaron con claridad los excrementos verdaderos del resto de la rueda, no se ve bien lo que podría ser el cimientto. Sin embargo, no hay necesidad de descartar la posibilidad de que las obreras retoquen la rueda después del depósito de las miloesferas, utilizando las piezas bucales y sus hipofaringes. Según CACHAN (1949-1951), *Termes perrieri*, al nunca haber descrito, no tiene una existencia "sistemática". Cree que esta "especie" corresponde a *Microtermes kauderni* (Holmgren, 1909), pero esta termita tiene un nido muy diferente del de las *Microtermes* verdadera. El problema debe reconsiderarse.

²⁶ En el intestino posterior de *Bellicositermes* hemos encontrado, aparte de una flora bacteriana muy abundante, un cilio del género *Nyctotherus*, pequeños flagelos del tipo *Eutrichomastix*, muchos bacteriófagos y una pequeña ameba (¿Endamoeba?).

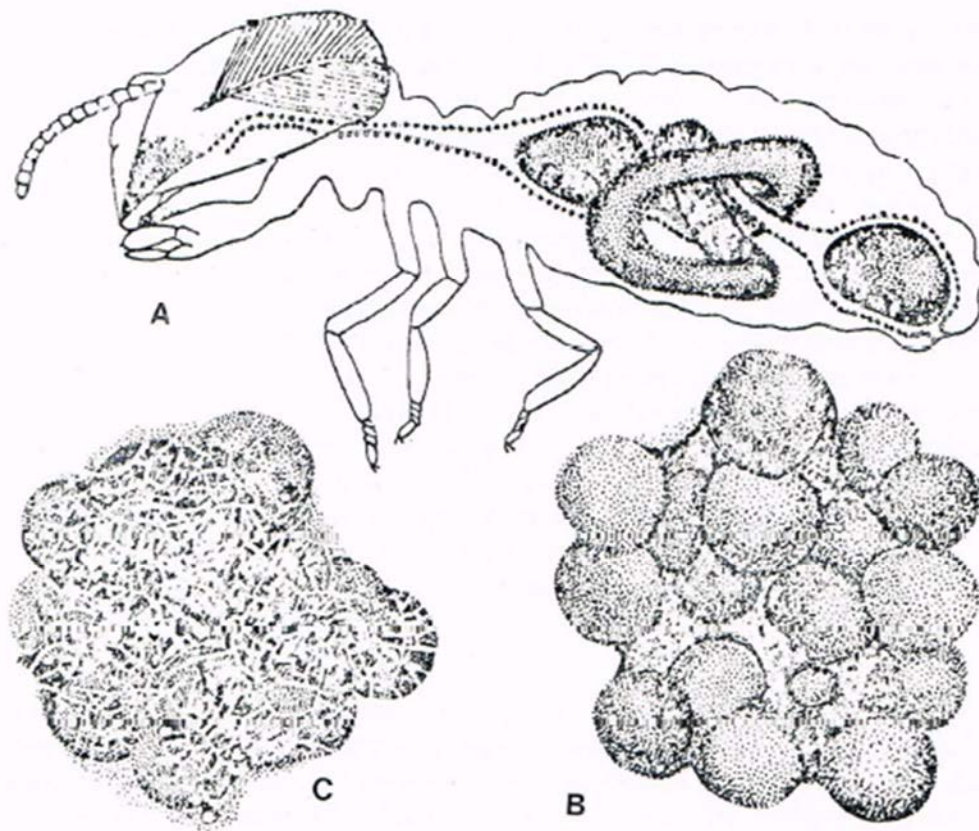


FIG. 215. - *Ancistrotermes cavithorax* (Lamto, Costa de Marfil). A, gran obreas llevada al lugar donde se recoge el alimento; miloesfera en curso de formación en el recto; B, detalle de un depósito reciente de miloesferas sobre una rueda preexistente; C, la misma parte recubierta de micelio x 2,3 (según G. JOSENS, 1972).

LA CONSTRUCCIÓN DE LAS RUEDAS

Las Macrotermitinae, como constructoras, no utilizan para su nido materiales minerales del ambiente exterior. Sus excrementos de volumen reducido al extremo no son adecuadas para la construcción.

Las ruedas, como lo vamos a mostrar, son hechas con un material particular que se elimina por el ano, bajo la forma de una gota esférica pastosa: la miloesfera. La edificación de la rueda es progresiva y es un modelo constante para cada especie determinada. Incorpora una potencialidad latente del sistema nervioso central, bajo la dependencia de los genes, es decir, de las moléculas de ADN. La rueda traduce y exterioriza algunas facultades internas del insecto. Se tiene el derecho de considerar el modelo rueda como parte del patrimonio de la especie.

La formación de la primera rueda en *Acanthotermes acanthothorax* y *Bellicositermes bellicosus* (fig. 215) se observó por Grassé y Noirot (1951, 1955).

En el caso de *B. bellicosus*, en cría experimental, algunos días (6 o 7) después de la construcción del habitáculo, las obreras contruyeron la primera rueda que se asemeja a una bola. Luego perdió su forma subsférica y se volvió de tipo tabular, con pies cortos y cónicos (fig. 216). Luego pasará muy gradualmente a una estructura cerebriforme.

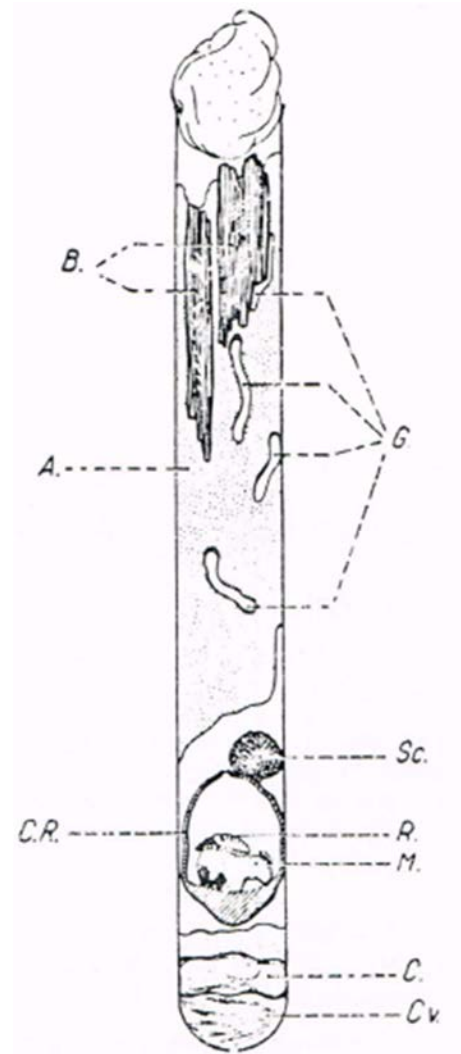


FIG. 216. - Cría experimental de *Bellicositermes bellicosus* (*ex-natalensis*) que muestra la primera rueda con hongos de la sociedad. A., arcilla; B., madera; C.R., pared del habitáculo; Cv., lana de vidrio; G., galería ascendente que conduce a la madera, cavada por las obreras; M., rueda con hongos; R., reproductoras fundadoras; Sc., masa de restos de madera (según P.-P. GRASSÉ y CH. NOIROT, 1955).

En el caso de *Acanthotermes*, la primera rueda tiene la forma de pequeña cúpula perforada con varios agujeros y excavada en su parte inferior (fig. 211).

La rueda joven de *Ancistrotermes cavithorax*, por lo general, es masiva y globular, sin alveolo o valle que marque su superficie y reposa en el fondo de su caja a través de 5 a 8 pequeñas patas muy cortas, apenas distintas del resto de la masa (Josens, 1972, pág. 121). También se han señalado variantes de la forma. En *Ancistrotermes latinotus*, he seguido los estados por los que pasa la rueda a lo largo de su fabricación (Grassé y Heim, 1950), (fig. 217). Las obreras proceden de inmediato con la construcción de la cámara que contendrá la rueda. Esta es cavada en la tierra o proviene de la transformación de los espacios del

termitero extranjero que *Ancistrotermes* ha invadido (*Cubitermes*, en este caso). La cámara está revestida interiormente de una arcilla cubierta y su suelo es aproximadamente horizontal. Las obreras proceden a la construcción de la rueda con la construcción de bosquejos separados, los cuales más tarde se convierten en coalescentes y forman un todo coherente.

a) Pequeñas masas de miloesferas se depositan sobre el piso a distancias variables la una de la otra y muchas reposan sobre pilares delgados (fig. 217 a y b).

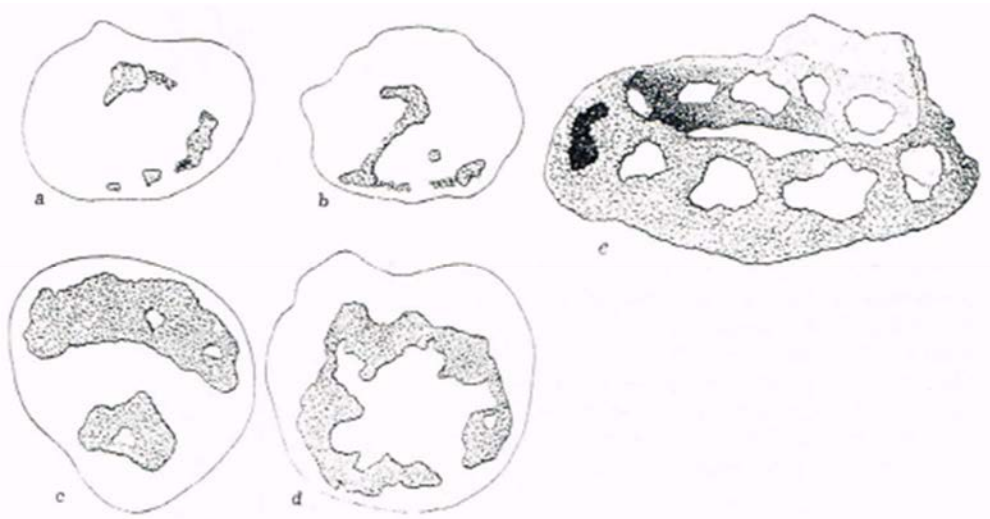


FIG. 217. - *Ancistrotermes latinotus*. a, b, c, d, bosquejos confluentes de ruedas, vistas desde arriba, la línea del contorno marca el límite del piso de las cámaras; e, bosquejo de rueda en forma de corona; a la derecha, una parte en curso de elevación; la pared aún está calada (a hasta d, tamaño natural, e x 2, según P.-P. GRASSÉ y R. HEIM, 1950).

b) Cada masa aumenta de tamaño debido a los depósitos de miloesferas (fig. 217 c). Al principio sucede en el plano horizontal y luego envía prolongaciones que se aproximan a sus vecinas con los cuales se unen (fig. 217 d).

c) A menudo, los bosquejos diseñan una corona hecha de piezas, separadas al principio y luego unidas por puentes (fig. 217 e). Los bosquejos aún pueden tener la forma de una media luna o una losa irregular.

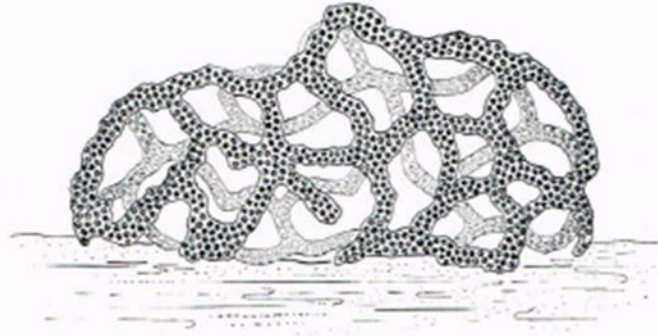
d) La rueda bosquejada se eleva y toma la forma de una cúpula abierta desde arriba: en este estado, sus paredes están caladas. La cúpula reposa sobre el piso en todo su borde inferior.

e) La pared de las ruedas se ensancha progresivamente y así la construcción se vuelve cada vez más grande, pero las obreras la excavan de valléculas. Algunas ruedas solo se apoyan en el suelo con pequeñas proyecciones cónicas.

La disposición y la ubicaciones de los bosquejos están en relación con el volumen y la forma de la cámara.

El modo de construcción por confluencia de bosquejos probablemente no es el único utilizado por *A. latinotus*. En efecto, en algunas cámaras, se ha encontrado un bosquejo único que se incrementa por aposición de miloesferas (fig. 218).

FIG. 218. - Bosquejo iluminado de una rueda de *Protermes minutus* (según P.-P. GRASSÉ, 1945).



La *Ancistrotermes*, como todas las Macrotermitinae, procede con los remanentes parciales de su nido: agrandar una cámara y abrir o cerrar una galería. Las ruedas se agrandan, así como las cámaras que las albergan.

Los velos de micelio aparecen muy temprano sobre los pequeños bosquejos cuando aún no están separados. Esto prueba que todos contienen los elementos reproductores del hongo y conidios de diversos tipos. Los micotetos se muestran un poco más tarde sobre los bosquejos más avanzados y son relativamente pequeños.

En el caso de *Pseudacanthotermes militaris*, la rueda tiene por punto de partida a las unidades distintas que se unen con la siguiente y que ya hemos descrito.

Hemos podido observar varios estadios de la construcción de las ruedas con hongos por *Protermes minutus* (1945, Costa de Marfil).

1° El punto de partida de la rueda son algunas columnas o pilares hechos de bolitas de madera masticada. Estas columna, bastante cilíndricas, son dispuestas en un círculo relativamente regular, el cual marca a la vez la periferia de la futura rueda y la línea de contacto de esta con el suelo del recinto. Llegada a una cierta altura (menos de 1 cm), se inclinan hacia el interior y se bifurcan. Poco a poco, sus "ramas" se unen y realizan una red cuya forma general evoca a una cúpula iluminada (fig. 218). Toda la estructura es muy frágil, no fui capaz de retirar intacta esta construcción de su alveolo. No se observan ni velos de micelio ni micotetos en este estadio, aún no han tenido tiempo de crecer.

Posteriormente, las obreras llenan los vacíos en la red, dejando solo los espacios estrechos que le dan a la rueda final su aspecto alveolar. En ningún momento se adhiere el bosquejo de la rueda a su soporte.

2° *Protermes* tiene la costumbre de construir a menudo dos o a veces tres ruedas almacenadas y juntas unas con otras. Las ruedas internas secundarias no parecen estar construidas por confluencia. En efecto, hemos encontrado sus bosquejos, los cuales son pequeñas bolas abundantes sin alveolos. Su construcción se lleva a cabo por medio de aposiciones sucesivas de materiales y no parece estar precedida por un bosquejo alveolar como en el caso anterior. Posteriormente, estas son perforadas y finalizadas de modo que se asemejen a la rueda primaria. Es muy probable de que las ruedas secundarias externas sean construidas por confluencia, por encima de la rueda primaria.

Sin embargo, en algunos casos hemos tenido la impresión de que la rueda inicial está cortada en dos a la mitad de la altura. Este modo de segmentación sería excepcional.

LOS HONGOS DE LAS RUEDAS

El micelio y los micotetos

En el espesor de las ruedas de todas las Macrotermitinae (excepto las *Sphaeroterme*s), vegeta el micelio privilegiado de un hongo basidiomiceto de la línea de los Agaricaceae, propio de las Macrotermitinae y perteneciente al género *Termitomyces* (véase el diagnóstico detallado al respecto ortogado por R. Heim, 1941, pág. 69).

Vista desde el exterior, la rueda, al menos en su región superior, está revestida de una especie de recubrimiento al que hemos llamado con el nombre de *terciopelo* (1937) y que corresponde al micelio que crece sobre la rueda. También se percibe, a veces localizados en una región de la rueda, cuerpos de un blanco puro en forma de pera, llevados por un corto pedículo. Se trata de los micotetos. Este término se creó por Bugnion (1910) para reemplazar los términos alemanes *Myzelkoepchen*, *Knoetchen* y *Spheren* (Doflein, 1905) y también al término francés *pelota conidia* (Jumelle y Perrier de la Bathie, 1907), ⁽²⁷⁾. Su tamaño varía de 0,3 mm a 2 mm, según las especies consideradas. En 1937, el estudio de la rueda de *Protermes minutus* practicado según las técnicas histológicas (fijación, cortes, coloración) nos reveló la presencia de filamentos de micelio diferentes en la masa de la rueda. Distinguimos 3 tipos: "Los más pequeños tienen aproximadamente 1 µm de diámetro, se destacan especialmente por la profundidad y en algunos lugares forman enredos complejos que, sobre los cortes, llaman la atención por su fuerte color rosado (eosinofilia). A lo largo de toda la rueda circula un micelio más grande (3 µm de diámetro) que nunca se une a la red. Por último, existen otros filamentos de tamaño intermedio (1,5 µm a 2 µm de diámetro) que salen de la rueda para formar el "terciopelo" y los "micotetos" (Grassé, 1937, pág. 67). Y a continuación, escribimos: "creo poder afirmar que el final del micelio... pertenece a *Xylaria*. Mientras que la rueda está en el termitero, este vegeta de alguna manera en el interior de la masa. No se vuelve exhuberante a menos que se modifique el entorno".

Mientras la rueda está en buenas condiciones y en su lugar en el nido, el micelio de *Xylaria* vegeta en la rueda sin presentar aparato esporífero o esporas. Sobre la rueda retirada del nido y colocada por ejemplo en una cámara húmeda, aparecen muy rápidamente en menos de 48 horas las principales características de *Xylaria* que no aparecen subordinadas a los termiteros y viven saprófitos en la masa de ruedas (fig. 219). No hemos observado nada en el comportamiento de las obreras que se asemeja a la erradicación de un micelio extranjero.

²⁷ Si JUMELLE y PERRIER DE LA BATHIE recolectaron numerosos hechos exactos, entonces fueron micólogos muy perspicaces, ya que según ellos "todo prueba que sería el micelio de *Xylaria* el que las obreras, y solo las obreras, de *Termes perrieri* saben mantener bajo una forma limpia, llena de bolas conidiales (=micotetos)". Sin embargo, esta interpretación se invirtió por completo.

FIG. 219. - Masas de *Xylaria termitum* (Ascomiceto) que crece sobre una rueda del termitero abandonado por sus habitantes. Estas formaciones se asimilan con los esclerocios. *Microtermes* indeterminada de Madagascar (según R. HEIM, 1977).

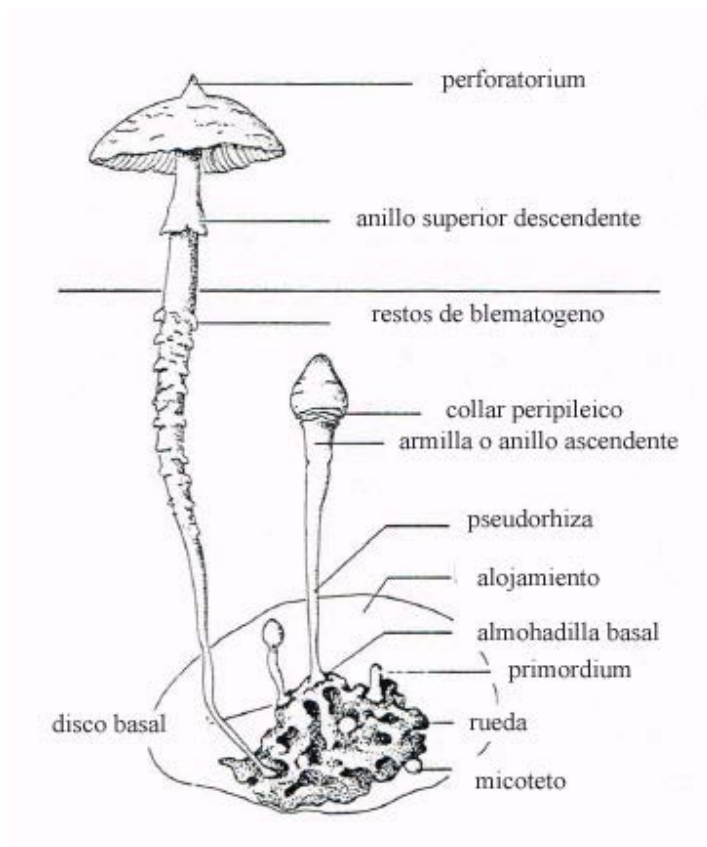
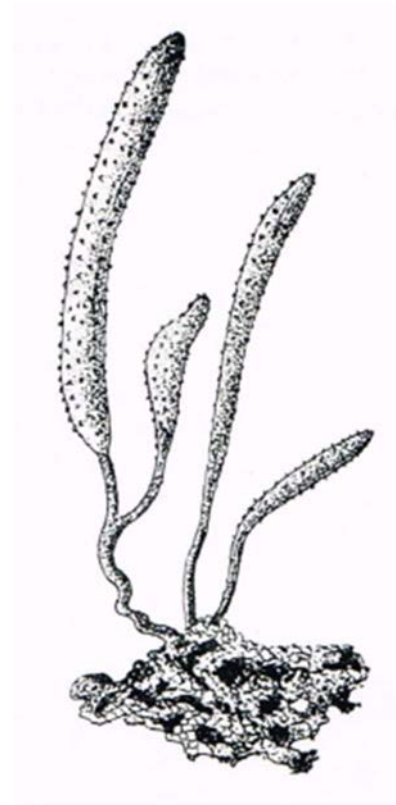


FIG. 220. - Esquema que muestra las relaciones de un Agárico (*Termitomyces*) con la rueda. Nomenclatura de las partes del hongo (según R. HEIM, 1977).

En 1944, escribí: "El paro en el crecimiento de *Xylaria* y otros saprófitos tiene probablemente diversas causas que no están directamente relacionadas con las termitas: 1) microclima del termitero; 2) composición química del entorno; 3) acción inhibitoria y esterilizante del micelio de las *Termitomyces* con respecto a otros hongos (secreción de una sustancia antibiótica)". En la actualidad, añadiría que no descartamos la posibilidad de que tengan ciertas sustancias (saliva o fluido rectal) que actúan en el desarrollo de los hongos.

Roger Heim (1941) dio a conocer en detalle la estructura de diversos estados de *Termitomyces* y su ciclo biológico (fig. 220). Acerca de los *Termitomyces*, anfitriones de las ruedas, solo vamos a dar los datos más resaltantes.

El micelio que actúa dentro o sobre la rueda se compone de filamentos estrechos (1,8 a 3,4 μm de diámetro), flexuosos, cortados en pedazos raros, ramificados, con anastomosis y lugares inflamados.

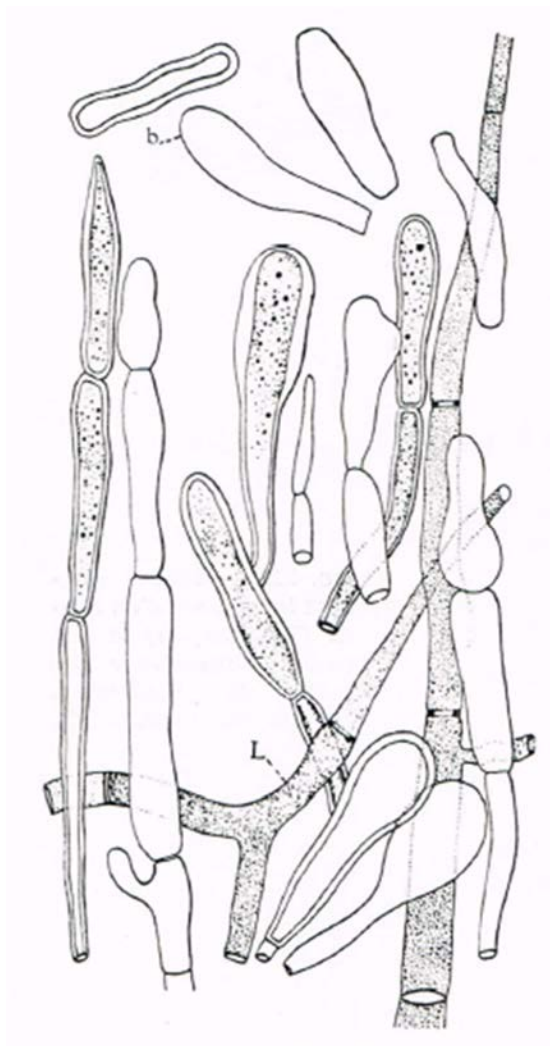


FIG. 221. - *Termitomyces fuliginosus*, porción del micelio que cubre la rueda de una termita indeterminada (terciopelo); algunos elementos celulares (*b*) se desprenden del micelio y corresponden a blastosporas cilíndricas. *L*, filamentos con plasma granulado, acidofilo o lacticíferos (según R. HEIM, 1977).

FIG. 222. - Elementos constituyentes de un micoteto de *Termitomyces schimperi*, sobre la rueda de *Bellicositermes subhyalinus*. A, B, C, filamentos conidióforos que dan esferocitos; D a G, formación de conidios de hongos (blastosporas); H, un esferocito aislado. Modelo hecho según el estado vivo (según P.-P. GRASSÉ, 1945).

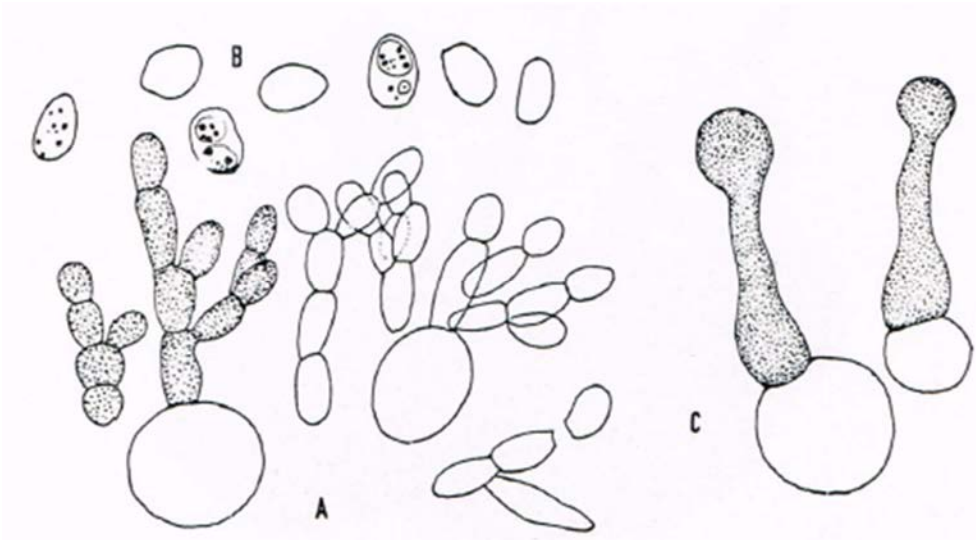
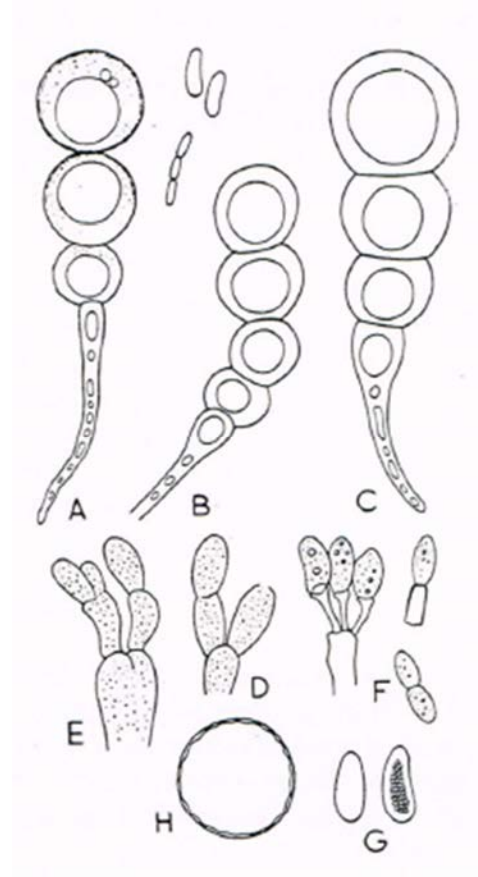


FIG. 223. - Elementos constituyentes de un micoteto de *Termitomyces striatus* sobre la rueda de *Pseudacanthotermes militaris*. A, filas de conidios ovoides con ramificaciones dicotómicas que nacen de grandes células esféricas o esferocitas; B, conidios aislados; C, germinación de esferocitos situados en la periferia delmicoteto (según R. HEIM, 1977).

En sus extremidades, los filamentos se alargan y se compartimentan, dando elementos de tamaños y formas variadas que se separan los unos de otros. Entre estos elementos, siempre hay elipsoides o esferoides de 12 a 15 μm de diámetro: corresponden a los esferocitos libres de micólogos.

Los micotetos nacen del terciopelo micelino y pasan luego de su formación por una fase de estabilidad. Presentan la siguiente estructura: un grupo cerrado de filamentos micelinos se erige completamente por encima del terciopelo y fuera de la rueda (fig. 221 y 222). Estos filamentos, en su extremidad libre, forman grandes células (15 a 25 μm de diámetro) esféricas o esferocitas que se consideran como conidios, los cuales a su vez engendran las cadenas de conidios ovoides que se asemejan a levadura (fig. 223). En la periferia del micoteto, los esferocitos otorgan elementos columniformes de significado desconocido (fig. 217).

Los conidios permanecen relativamente fijos a los elementos que los formaron, lo que explica la coherencia del micoteto.

El carpóforo (fig. 225, 226, 228)

Bajo ciertas condiciones bioclimáticas, algunos micotetos se transforman en un cono que se extiende y donde se encuentran 4 tipos de elementos constituyentes, según R. HEIM (1940-1977): 1° los *esferocistos* provenientes de la cima del micoteto y de los conidios ovoides; 2° los *filamentos micelinos* relativamente circonvolucionados, divididos en células con dos núcleos; 3° los *filamentos conectores* estrechos; 4° *filamentos lactíferos* (o *vasiformes*) a menudo bastante largos.



FIG. 224. - Pseudorhiza que se desarrolla a partir de micotetos y del terciopelo micelino sobre una rueda de *Ancistrotermes latinotus* (x 1,6). Algunos de estos pseudorhiza portan un bosquejo que permanecerá estéril (según P.-P. GRASSÉ y R. HEIM, 1950).

FIG. 225. - Corte en el nido de *Ancistrotermes latinotus* (Bossembélé, República Centroafricana), (x 0,7) que muestra el agárico termitófilo, *Termitomyces medius*, completamente desarrollado con su sombrero o carpóforo. Al pie se encuentran numerosos primordios cónicos (según P.-P. GRASSÉ y R. HEIM, 1950).

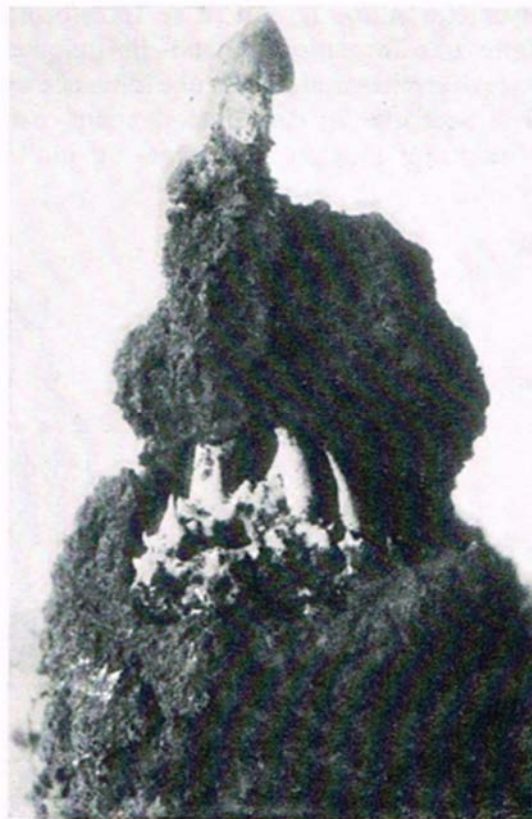


FIG. 226. - Carpóforo de *Termitomyces mammiformis* coronado por su perforatorium (imitación de H. HEIM, 1977).

Se desprende de los estudios de R. Heim que un micoteto es un primordio latente de pseudorhiza bloqueado en su desarrollo. En cantidades muy pequeñas, los micotetos de un

termitero se transforman en *pseudorhiza* (fig. 224 a 227). ¿Depende esta transformación únicamente de las condiciones del microclima o es que las termitas ejercen una influencia sobre la vegetación fúngica de la rueda? Es posible que ambos intervengan, pero no tenemos conocimiento de hechos que demuestren la acción favorecedora o inhibidora de las termitas sobre las *Termitomyces*.

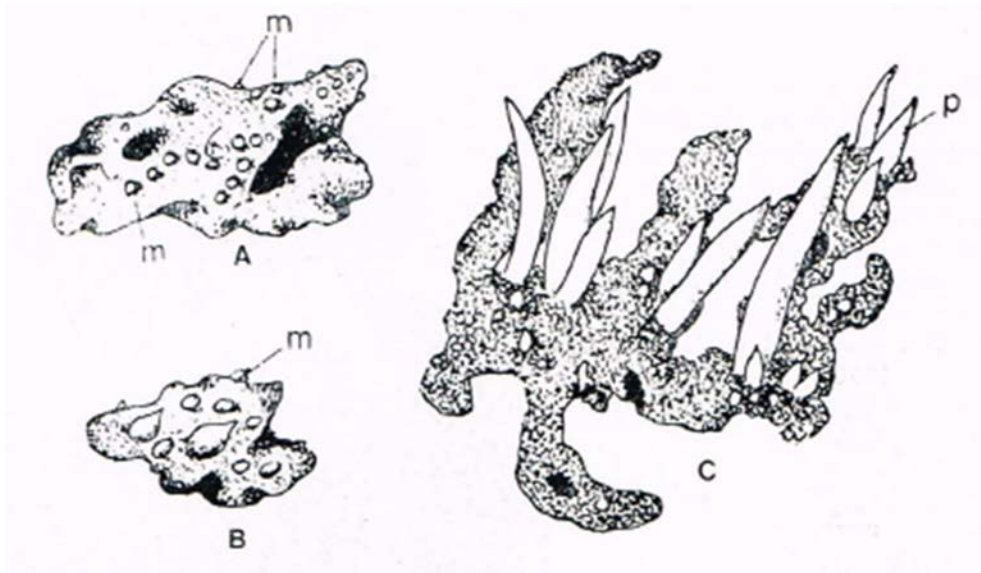


FIG. 227. - *Termitomyces striatus* sobre las ruedas de *Pseudacanthotermes militaris* (La Maboké, República Centroafricana). A, rueda con micotetos (m); B, micotetos iniciando pseudorhiza; C, estadio más avanzado; p, bosquejo de la pseudorhiza (según R. HEIM, 1977).

El cordón que se convierte en el micoteto se extiende y se dirige hacia lo alto (geotaxis negativa): se trata de la pseudorhiza. En su cima, las células se organizan y se anuncian el sombrero que florecerá fuera del termitero (fig. 225). El detalle de la organogénesis del carpóforo fue otorgado por R. Heim en sus diversos estudios sobre el tema y en su libro de 1977. La pseudorhiza efectúa su ascenso hacia el aire libre a través de la capa de tierra que la corona o a través de la pared dura del termitero (caso de *Bellicositermes* y *Macrotermes*) y todo "gracias al movimiento casi totalmente helicoidal que lo impulsa y que colabora con el rol perforador de la cima piléica", (R. Heim, 1977, pág. 25), (pileus = cima del carpóforo). Las figuras 224 a 228 completan nuestro texto. La cima de la pseudorhiza es una formación anatómica adaptativa propia del género *Termitomyces* y que Heim llama *perforatorium*. Este es desigual, muy duro y empuja la tierra muy compacta en la que penetra (atraviesa los gruesos muros de los termiteros de *Bellicositermes* y de *Macrotermes*).

Al aire libre, el carpóforo desarrolla un gran tamaño, lo cual no deja de ser un problema para el biólogo.

En un termitero que dio lugar a 150 carpóforos de *Termitomyces robustus*, R. Heim (1977) observó largos cordoncillos delgados y blancos, enredados con otros que son los

rizomorfos, los cuales representan una fase vegetativa del hongo durante su vida de hipogeo, así como se forman también numerosos basidiomicetos no termitófilos. Hemos encontrado algunos *rizomorfos*, tal y como los representó R. Heim (1977, fig. 3), en los termiteros de *Bellicositermes subhyalinus* y de *Odontotermes sp.*, de *Protermes minutus*. En todos los casos, se trataba de sociedad poco prósperas. En el caso de *Odontotermes*, los rizomorfos emanaban de ruedas que sufrían de sequedad.

Parece que cada género de Macrotermitas, véase cada especie, tienen sus propios *Termitomyces*, esa es la opinión del naturalista más competente en la materia, R. Heim.

He aquí la lista de *Termitomyces* cuyos anfitriones son conocidos:

<i>Termitomyces schimperi</i>	—————→	<i>Bellicositermes subhyalinus</i> (Heim, 1963)
<i>Termitomyces medius</i> (fig. 225)	→	<i>Ancistrotermes latinotus</i> (Grassé y Heim, 1950; Coaton, 1961)
<i>Termitomyces entomoloides</i>	—————→	<i>Protermes minutus</i> (Heim, 1963)
<i>Termitomyces robustus</i>	—————→	<i>Acanthotermes acanthothorax</i> (?)
<i>Termitomyces fuliginosus</i>	—————→	<i>Acanthotermes acanthothorax</i> (Heim, 1958) (Heim, 1977) (1)
<i>Termitomyces striatus</i> (fig. 227)	→	<i>Pseudacanthotermes militaris</i> (Heim, 1948)
<i>Termitomyces letestui</i>	—————→	<i>Bellicositermes natalensis</i> (?) (Heim, 1958)
<i>T. albuminosus</i> (s. l.) englobant		
<i>T. cartilaginosus</i>	—————→	<i>Odontotermes redemanni</i> (Petch, 1906)
—	—————→	<i>O. obscuriceps</i>
—	—————→	<i>O. horni</i> (Bathellier, 1927)
—	—————→	<i>O. sundaicus</i>
—	—————→	<i>Microtermes insperatus</i> (Kemner, 1934)
—	—————→	<i>O. obesus</i> (Bose, 1934)
—	—————→	<i>Odontotermes badius</i> (Coaton, 1961)
<i>Termitomyces eurhizus</i>	—————→	<i>Odontotermes gurdospurensis</i> (Batra y Batra, 1968).*

El estudio botánico de todos los *Termitomyces* asiáticos se debe retomar desde el principio. A menudo ha sido realizado por no especialistas y aporta a veces piezas mal conservadas.

La producción de carpóforos por parte de los micotetos de las ruedas parece, en general, relacionada a un ciclo estacional, aunque el microclima del interior de los grandes termiteros varía poco a lo largo del año. Sin embargo, es posible que solo sea necesario un ligero cambio de temperatura para desencadenar el crecimiento de los pseudorhiza. No se ha estudiado sistemáticamente la ecología de las termitas y de sus anfitriones en sus relaciones con el microclima, por lo que revela muy poca información.

A falta de estadísticas, diremos que en la sabana la salida de los carpóforos se realiza sobre todo al principio de la temporada de lluvias, en el bosque durante la misma estación.

Sin embargo, es importante decir que algunos termiteros no presentan nunca carpóforos, mientras que otros muy conocidos por los africanos de las cercanías, los tienen todos los años.

No descartamos la opinión según la cual las termitas intervendrían en la rueda y desempeñarían un papel importante en la formación de la pseudorhiza o en su inhibición.

Hemos encontrado muchas veces en los nidos de *Bellicositermes*, *Macrotermes* y *Odontotermes* con pseudorhiza secas, relativamente largas y dejadas intactas por los habitantes (con respecto a las plantas cuyas raíces penetran en el termitero).

En la producción de carpóforos a partir de los micotetos, nos hemos sorprendido por la velocidad y gran crecimiento de la pseudorhiza y de su parte superior.



FIG. 228. - *Termitomyces giganteus* (especie no descrita), carpóforos adultos, recogidos en La Maboké, República Centroafricana (tomada por R. HEIM, 1977).

La mayoría de veces, la pseudorhiza y carpóforo pesan mucho más que la rueda que los soporta, como en el caso extremo de *Termitomyces giganteus*, ¡cuyos carpóforos pesan hasta 2,500 kg con un diámetro de 35 cm! (R. Heim, 1977, pág. 186), (fig. 228). Especie no descrita.

¿De dónde saca el hongo los materiales (agua, sales minerales, nitrógeno) necesarios para su rápido crecimiento? El problema no ha logrado retener atención alguna, a pesar de su evidencia. Por ahora, la palabra la tienen los micólogos.

La transmisión de *Termitomyces* de una colonia a otra no ha sido objeto de algún estudio a profundidad (²⁸). Hemos encontrado esferocistos en las larvas y ninfas. Recordemos que las ninfas de *Bellicositermes* y *Macrotermes*, un poco antes de experimentar la muda imaginal, son alimentadas a la fuerza con una pasta de madera por las obreras. Estas tienen su tubo digestivo lleno, incluido el intestino medio. El bolo alimenticio parece estar hecho de la materia de las ruedas que carcomen las obreras y que guardan en su buche para verterlo en el cibario de las ninfas (o soldados). En el bolo alimenticio se observa conidios (esferocitos) como los que se observan en los micotetos, ¿pero estos elementos escapan de la digestión enzimática en el intestino medio o su membrana es atacada por las enzimas de las bacterias simbióticas? Los imagos ya no tienen el intestino lleno de materia, pero hemos visto esferocistos y conidios. Los imagos alados permanecen varios días en el nido antes de emigrar. ¿Será posible que los conidios se fijen en su superficie, pero que permanezcan ahí solo hasta la construcción de la primera rueda? No podemos afirmarlo.

También se puede suponer que las termitas no intervienen en la transmisión de los hongos, ya que la reproducción de estos estaría asegurada por las esporas resistentes producidas por el carpóforo y esparcidas por la naturaleza. La presencia constante de *Termitomyces* en todas las ruedas no se explica bien a través de un mecanismo aleatorio. Sin embargo, en favor de tal modo de transmisión, se puede resaltar que las *Xylaria*, simples saprófitos, también son constantes y que la espora es su único agente de transmisión.

También debemos recordar que las ruedas que construyeron las *Ancistrotermes* criadas por Sands (1960) permanecieron estériles.

El caso particular de Termitomyces microcarpus

Este hongo, que no hemos observado y que solo conocemos a través de libros, tienen singularidades que personalmente no comprendemos.

²⁸ RUYOOKA (1979), al cultivar en un entorno que contenía 2% de agar y 2% de un extracto de malta de inóculos en el intestino de *Bellicositermes* (*subhyalinus?*) de todas las castas, vio el desarrollo de micelios, de los cuales algunos atribuye a *Termitomyces* y otros a fungi imperfecti. A sus investigaciones les falta rigor.



FIG. 229. - *Termitomyces microcarpus*. Carpóforos agrupados sobre el "panal" hecho de fragmentos de ruedas expulsadas por las termitas de su nido (Camerún x 0,8, según R. HEIM, 1952).

Al ser de tamaño pequeño (campanas que miden de 10 a 17 mm de diámetro), no crece sobre las ruedas que están en el termitero como es el caso de las *Termitomyces* estudiadas en las páginas anteriores, sino que se trata de un panal micótico grueso de 1 a 2 cm, constituido por fragmentos de micotetos y primordias granuliformes, irregularmente globulosas de 0,2 a 2 mm de diámetro aproximado, soldados sin apretarse y cimentados por filamentos micelinos mezclados con micelas de arcilla depositadas por las termitas (*Bellicositermes natalensis* = *B. bellicosus*), (R. Heim, 1977, pág. 112), (fig. 229).

Este hongo, al que todos los autores ven vivo en relación a las termitas, fue encontrado en los siguientes países: Indochina, Ceilán, India, Sudáfrica, Congo - Kinshasa, Congo - Brazzaville, República Centroafricana, Camerún, Sierra Leona, Guinea Superior, donde viven las Macrotermitinae.

Petch (1913), muy intrigado por *T. microcarpus* al que llama *Entoloma microcarpum*, propone dos hipótesis. La primera: las pequeñas masas blancas encontradas en el zócalo micótico serían los homólogos de los micotetos. Después de un periodo de cultivo en el termitero, el hongo perdería su vigor y tendría necesidad de un rejuvenecimiento. Las termitas portarían micotetos fuera del nido, en la superficie, donde se desarrollarían los carpóforos. Luego, las termitas recolectarían las esporas que van a utilizar para sembrar nuevas ruedas. La segunda hipótesis: el *T. microcarpum* se desarrollaría de forma normal bajo el suelo desnudo y encontraría en los termiteros demolidos un sitio favorable para su desarrollo. Esta segunda hipótesis está en completo desacuerdo con los hechos conocidos. Bottomley y Fuller (1921) reportaron varias observaciones concernientes a *Termitomyces microcarpus*. Estas fueron de dos tipos: 1° *Odontotermes badius* transporta fragmentos de ruedas y posiblemente tierra fuera de su nido. Sobre estos "escombros" tomados en una red micelina, algunas horas más tarde, crecen micotetos que son los primordia de los pequeños agáricos. 2° Una pequeña cantidad de escombros desarrollados en un papel da luego de 36 horas pequeños agáricos cuyas campanas, blancas y cónicas, miden de 4 a 8 mm de diámetro. Los montículos examinados en el microscopio revelan estar compuestos de materia vegetal y de partículas terrosas, unidos por el micelio ramificado.

Por otro lado, estos dos autores otorgan las fotografías de dos termiteros de *Odontotermes badius*, cubiertos por centenares de *Termitomyces microcarpus*.

Asimismo, Bottomley y Fuller (1920) encontraron parterres de *Termitomyces microcarpus* en relación con los termiteros de *Odontotermes transvaalensis* y *O. angustatus* (tomado por Fuller como *O. vulgaris*). Ambos vieron los pequeños orificios a través de los cuales las obreras de estas tres especies expulsarían de su nido los fragmentos de ruedas que depositan sobre una capa espesa, por encima o cerca de su hogar. Al poco tiempo, los fragmentos se ven unidos por un fieltro micelino, el cual rápidamente da lugar a carpóforos.

Coaton (1950, 1953, 1961) publicó información interesante acerca de los hongos termitófilos de África austral. De inmediato vemos que refutan la idea según la cual, en esta región, los *Termitomyces* no formarían carpóforos a partir de las ruedas. Coaton volvió a encontrar a *Termitomyces medius* naciendo de las ruedas de *Ancistrotermes latinotus*, así como también observó un *Termitomyces sp.* salir de las ruedas de *Odontotermes badius*. Este hongo se asemeja mucho a *T. albuminosus* (Berkeley) que crece sobre las ruedas de *Odontotermes obesus* (Base, 1923; Bakshi, 1951). Coaton observó con cuidado a los *Termitomyces microcarpus* creciendo sobre los lechos de fragmentos de ruedas expulsados de sus nido por las *O. badius* de la región de Pretoria. En verano, las parterres con matas de *Termitomyces microcarpus* son extremadamente frecuentes y revelan la presencia de nidos de esta termita (el texto del autor sudafricano se complementa con excelentes fotografías y aclara todas las dudas).

Según Coaton (1961), dos causas incitan a las obreras a llevar fuera del nido a los fragmentos de ruedas para obtener la fructificación: la primera es la necesidad de las aladas de disponer de esporas con el fin de transmitir el hongo a nidos nuevos recientemente fundados y la segunda es la necesidad de mantener sobre las ruedas al hongo bajo una forma conidia (eliminación de las ruedas que portan la primordia de pseudorhiza).

Sin embargo, al expresar estas hipótesis, Coaton olvida que en el mismo estudio ha descrito la producción por parte de *Odontotermes badius* de un *Termitomyces* sobre las ruedas del nido y de un *Termitomyces* (*T. microcarpus*) y que ha observado que las emigrantes de *Odontotermes badius* no coinciden con el crecimiento, fuera del nido, de los carpóforos de *T. microcarpus*.

Los hechos revelados por Coaton (1961) informan que dos especies de *Termitomyces* pueden crecer en las ruedas de un mismo termitero de *Odontotermes badius*, pero en condiciones de entorno diferentes. La rueda entera, ubicada dentro del nido, engendra *T. albuminosus* ⁽²⁹⁾ y la rueda llevada fuera del nido da lugar a *T. microcarpus*.

¿Qué concluyen estos hechos? La rueda no contiene una sola especie de micelio, sino que tiene como mínimo dos. Esta es la opinión con la que coincidimos desde 1937. Otra interpretación se nos viene a la mente, pero le damos poco crédito. La rueda solo contiene una especie de micelio que, según el entorno donde esté ubicado, da lugar a

²⁹ En Pretoria, COATON encontró un cultivo abundante de *Termitomyces microcarpus* en las cámaras subterráneas cercanas a la superficie y recubiertas por una capa de arcilla. Vio que hasta 17 hongos nacían de una misma rueda. El investigador no da el nombre de la especie de *Termitomyces* que perfora la bóveda de arcilla para ir hacia afuera. Si se trata de una tercera especie de *Termitomyces* sería sorprendente, pero no imposible.

carpóforos del tipo *albuminosus* (*Eutermatomyces* de R. Heim) o del tipo *T. microcarpus* (*Praetermitomyces* de R. Heim). Se trataría de dos morfosis de una misma especie. Al cultivar en los ambientes apropiados al micelio de las ruedas de *Odontotermes badius*, se podrá saber si pertenecen a una sola especie o si se trataría de dos especies. También se podría admitir como se hizo con las *Xylaria*, el hecho de que *T. microcarpus* existe en la pared de la rueda en estado de esporas que no germinan ni vegetan a menos que sean llevadas a un entorno conveniente. No obstante, existe un punto importante al que nadie le ha prestado atención, el cual es el hecho de que, contrariamente a la regla, los fragmentos de ruedas llevados fuera del nido dan lugar a *Termitomyces* y alguna *Xylaria*. Es muy probable de que la termita desempeñe un papel en este asunto tan complicado, ya que debe depender de ella la ausencia del ascomiteto. ¡He aquí un bello sujeto de investigación!

LA DINÁMICA Y EL VALOR ALIMENTICIO DE LA RUEDA CON HONGOS

Desde 1910, Jumelle y Perrier de La Bathie establecieron, con ayuda de cultivos, que las obreras comen los fragmentos de la rueda. Sus observaciones sobre el consumo del terciopelo micelino y de los micotetos por parte de las larvas no son convincentes. Estas observaciones dan a entender que este consumo es cuantitativamente grande. Sin dar razones precisas, estos investigadores estiman que las larvas son alimentadas por las obreras.

Kalshoven (1936) observó que las *Macrotermes*, *Odontotermes* y *Microtermes* se alimentan de la parte inferior de las ruedas cuando estas han obtenido un cierto grado de maduración, así como también vio que los aportes de materiales compensan la retirada de la materia. Fue debido al artículo de Sands (1969) sobre la asociación de las termitas con los hongos que conocí el pequeño estudio en holandés de Kalshoven, al quien conocía, pero nunca me había ofrecido esta publicación.

Los trabajos de Grassé y Noirot (1957, 1958) demostraron que la rueda no es una edificación del todo estable, construida una sola vez, se trata de una estructura en perpetua transformación. A pesar de que consideradas globalmente las ruedas presentan un aspecto constante para una especie determinada, su aparente estabilidad resulta del equilibrio entre la construcción y la destrucción. Por lo tanto, es necesario considerarlas desde un punto de vista dinámico y no estático.

Uno de los casos más íntegros y mejor dilucidado es el de las *Macrotermes*.

La comparación de las caras superior e inferior de su rueda revela un fenómeno importante: la parte superior está intacta, pero la inferior está picada por las obreras y por esta razón no está cubierta del terciopelo micelino (planchas I y II), (fig. 230).

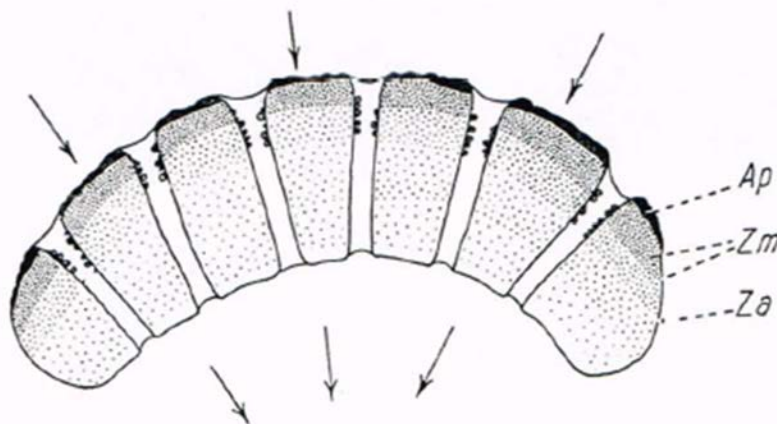


FIG. 230. - Corte teórico esquematizando la evolución de una rueda de *Macrotermes*. Ap, aportes; Zm, zona de micotetos; Za, zona alimenticia consumida por las obreras (según P.-P. GRASSÉ y CH. NOIROT).

Ahora bien, el consumo de la zona inferior de la rueda va a la par con los aportes constantes de miloesferas sobre la cara superior de la rueda. El aporte y el consumo se compensan a pesar de que una vez construida a rueda, esta permanece con una apariencia casi igual. Todas las obreras de *Macrotermes*, sea cual sea la especie, se comportan de la misma manera.

Se han constatado hechos idénticos e igualmente íntegros en las termitas del género *Protermes*, *Odontotermes* y *Bellicositermes*.

En el caso de *Acanthotermes*, las ruedas globulosas son consumidas desde dentro y parcialmente ahuecadas.

Alibert (1964), en *Macrotermes lilliborgi*, y Josens (1972), en *Bellicositermes*, *Ancistrotermes* y *Microtermes*, confirmaron las observaciones de Grassé y Noirot. Josens dio a conocer una iconografía excelente del renovamiento de las ruedas de *Microtermes toumodiensis* (fig. 231), de *Ancistrotermes cavithorax* (fig. 232) y de *Odontotermes sp.* Josens (1972) estima que 38 ± 2 días es el tiempo de renovación completo de una rueda por una *Odontotermes sp.*, de las sabanas de la Costa de Marfil. La renovación de las ruedas de *Ancistrotermes cavithorax* y de *Microtermes toumodiensis* se efectúa a menor velocidad, aproximadamente en 2 meses.

Creemos que podemos concluir que la rueda con hongos es una edificación en perpetua evolución, la cual está relacionada con la acción doble que sobre ella ejercen las obreras.

Del conjunto de nuestras investigaciones, está claro que el material de la rueda es un alimento regular de las obreras de Macrotermitinae (el caso de *Sphaerotermes* es aparte).

Las obreras roen las partes más antiguas de la rueda e ingieren así un material que ha experimentado la acción prolongada del micelio de *Termitomyces* (en la *Xylaria* el micelio es menos abundante).

Los micotetos se localizan en las partes de edad media de la rueda (fig. 230) y este hecho es muy claro en *Protermes* y *Macrotermes*. Los micotetos crecen en las caras verticales de los alveolos de la región media, entre la zona de aportes (superior) y la zona comestible (inferior).

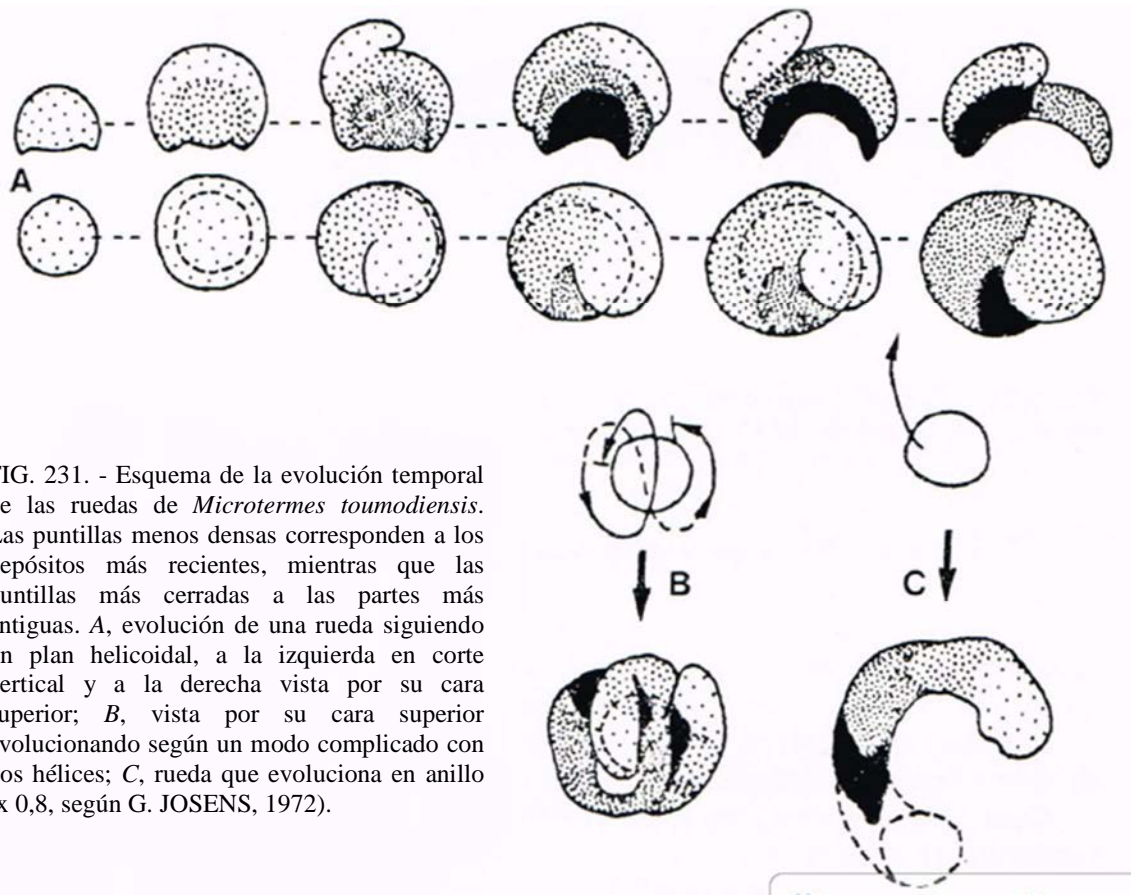


FIG. 231. - Esquema de la evolución temporal de las ruedas de *Microtermes toumodiensis*. Las puntillas menos densas corresponden a los depósitos más recientes, mientras que las puntillas más cerradas a las partes más antiguas. A, evolución de una rueda siguiendo un plan helicoidal, a la izquierda en corte vertical y a la derecha vista por su cara superior; B, vista por su cara superior evolucionando según un modo complicado con dos hélices; C, rueda que evoluciona en anillo (x 0,8, según G. JOSENS, 1972).

En las ruedas jóvenes de *Acanthotermes* del tipo auricular, los micotetos tienen una localización precisa (fig. 227) en la zona media entre la zona de aportes y la zona comestible. Todo da a entender que los micotetos solo crecen sobre un soporte de lignina que, durante cierto tiempo, experimentado la acción de las enzimas de *Termitomyces*.

El primer análisis químico de las ruedas con hongos fue realizado por Andrews (1916), (especie indeterminada).

He aquí el detalle: sílice 19,09 %, materia orgánica 75-78%; ácido fosfórico 0,35%, calcio 1,45%, magnesio 0,60 %, nitrógeno 1,98%, agua 11,9%, todo en la materia seca.

Coaton dio para *Bellicositermes natalensis* las proporciones aquí indicadas: materia mineral 12%, lignina 15%, hidratos de carbono 42%.

En 1962, Becker y Seifert analizaron la materia de las ruedas de *Odontotermes obesus* y de *O. redemanni*. Para la primera especie, el contenido total de ceniza varía entre 16,3 y 17,5% y entre 10,7 y 11,2 para la segunda especie. En ambas especies, la lignina va de 26,6 a 29,9 % y los hidratos de carbono de 59,1 a 59,9 %.

La materia mineral representa las partículas de tierra (sílice y otros) que están contenidas dentro de las miloesferas. Sin embargo, las obreras también depositan granos de arena y bolas de arena entre las miloesferas, pero esta práctica es poco común.

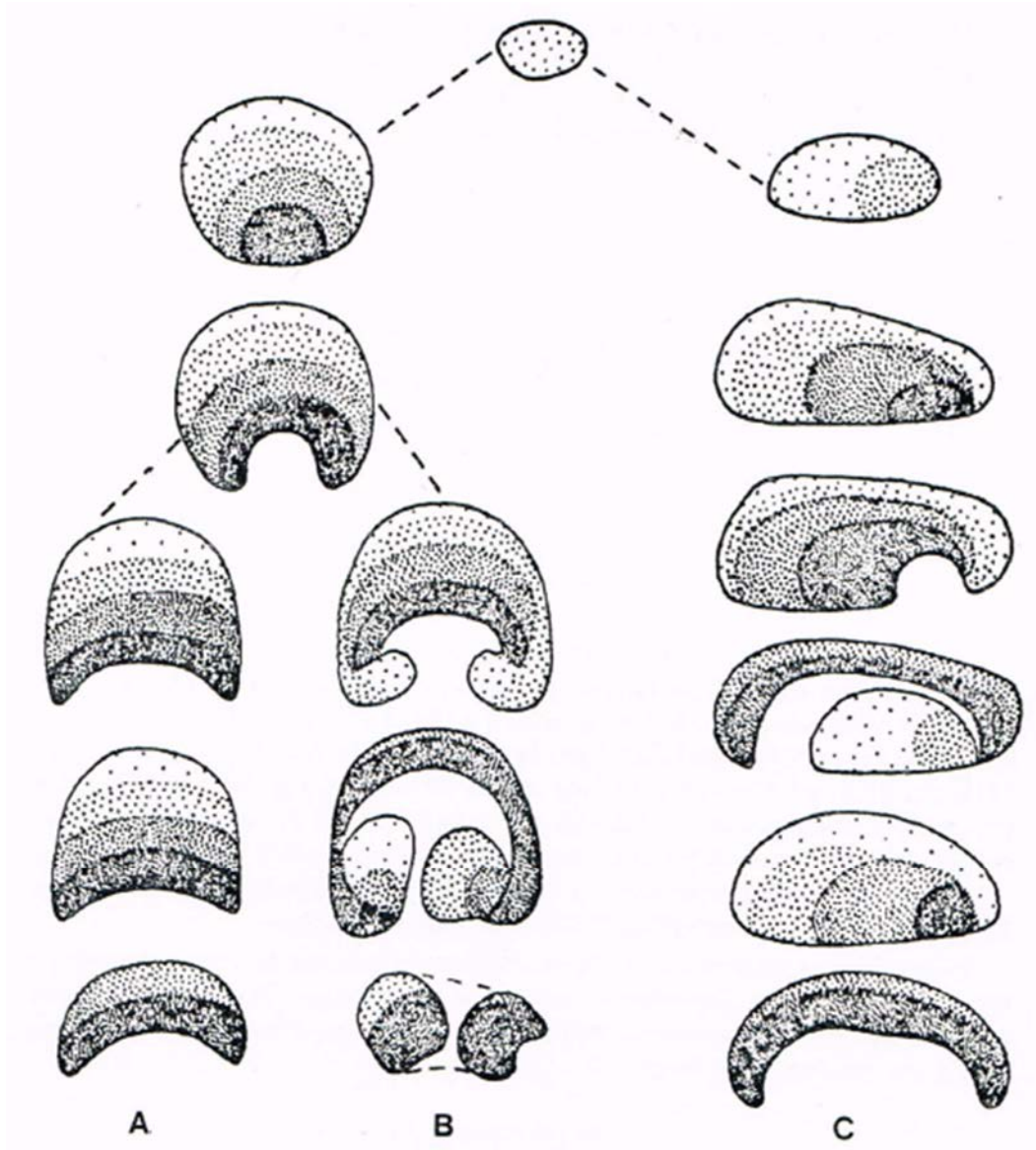


FIG. 232. - Evolución temporal de las ruedas de *Ancistrotermes cavithorax*. Todas las ruedas están representadas en corta siguiendo un plano vertical. Las puntillas menos densas corresponden a los depósitos más recientes y las puntillas más cerradas corresponden a las partes más antiguas. En A, esquema de evolución simétrica con renovación en la parte superior; en B, esquema de evolución simétrica con renovación latero-basal y central, y en C, esquema de evolución asimétrica. Escala de alrededor de 1/2 (según G. JOSENS, 1972).

A partir de 1970, los análisis fueron más completos y más detallados, tal es el caso de aquellos que fueron efectuados por Cmelik y Douglas (1970) en *Bellicositermes goliath* y *Odontotermes badius* de Rhodésie.

Aquí se presenta la tabla indicando la composición química de las ruedas según la especie:

PORCENTAJE DE MATERIA SECA				
	<i>B. goliath</i> A	<i>B. goliath</i> B	<i>O. obesus</i> A	<i>O. obesus</i> B
Humedad	9,7	8,9	12,9	10,7
Nitrógeno	1,6	1,6	1,34	1,24
Cenizas totales	9,9	10,3	23,9	31,5
Cenizas insolubles en ácido	4,5	6,1	18,1	26,7
Lignina	42,4	44,2	23,6	23,9
Extraído con cloroformo	2,4	1,2	3,0	2,9
Extraído con alcohol etílico	7,7	7,3	5,7	8,2
Nanitol	2,0	—	0,7	—

Estos análisis revelan que existen diferencias químicas entre las ruedas de las dos especies. Las cenizas totales son casi 3 veces más abundantes en *Odontotermes badius* que en *Bellicositermes goliath*, mientras que el contenido de lignina es dos veces más fuerte en la segunda que en la primera especie. Sin embargo, estos análisis no aportan ninguna información acerca de la naturaleza de los materiales utilizados por las obreras constructoras y dejan de lado por completo el problema de la celulosa, de sus estados y de los productos de la degradación después de la acción de las enzimas de *Termitomyces*.

Los análisis efectuados en las ruedas de *Bellicositermes subhyalinus* de Kenya por Abo-Khatwa (1976, 1977) son muy instructivos.

Dan a entender que una gran fracción de la celulosa se metaboliza por el *Termitomyces*. Las cifras relativas al nitrógeno total y al ácido úrico son muy bajas y confirman que la rueda no se compone de excrementos, como se había creído durante mucho tiempo.

En porcentaje

Agua: 8,3 - 10 (rueda seca)	Clorofila: 0,005
Agua: 46,7 - 47,4 (rueda fresca)	Nitrógeno total: 1,20
Cenizas: 12,1 - 12,5	Lípidos totales: 1,80 - 2,10
Fibras no digeridas: 23,5 - 25	
Lignina: 14,8 - 18	P (ppm): 236
Celulosa: 7 - 8,7	Ca (me %): 11,6
Azúcares reductores: 1 - 2,4	Mg (me %): 7
D manitol: 5,5 - 6,9	Na (me %)
Ácido úrico: 0,05 - 0,1	

pH: 6,1 - 6,5

En los micotetos, el contenido de nitrógeno es de 7,9 %, es decir, que es mucho más elevado que en los materiales de la rueda, donde alcanza solamente 1,2 %. Asimismo, Abo-

Khatwa vio en los micotetos una fuente de nitrógeno para las termitas. Por otra parte, los lípidos se encuentran presentes en cantidades casi iguales en el hongo y en la rueda (2,1 %).

Los análisis relativos a la celulosa contenida en las ruedas han sido ejecutados según nuestro deseo por el *Instituto de química de Mulhouse*. Ellos mostraron que la celulosa está presente en gran parte bajo la forma de moléculas cortas.

No se ha llevado a cabo ninguna investigación acerca de las eventuales modificaciones de la lignina en la rueda.

Estos análisis informan muy poco acerca de la acción que ejerce *Termitomyces* sobre la madera de la rueda. La D manitol puede provenir del hongo o de la madera, no se sabe.

Solo los análisis diferenciales concernientes por separado a la zona de aportes, la zona con micotetos y la zona estéril dan información de aquellas modificaciones químicas que tienen lugar en la intimidad de la rueda bajo la influencia de las enzimas sintetizadas por el hongo.

Examiné el contenido intestinal de cientos de obreras larvas y ninfas de *Bellicositermes*, tanto de *subhyalinus* como de *bellicosus*, así como también de diversas *Odontotermes* (especialmente *O. pauperans*).

El intestino medio de las obreras prácticamente nunca está alargado por su contenido, el cual varía en composición de un individuo a otro según los alimentos tomados.

1° El contenido del buche y del intestino medio de las recolectoras en las *Odontotermes* se compone de restos vegetales variados con una gran predominancia de la madera, mientras que los restos son de dimensiones relativamente grandes. Los filamentos micelios y los conidios son poco numerosos o casi inexistentes.

2° Las obreras que se alimentaron de la rueda tienen un contenido intestinal más homogéneo, donde los fragmentos de madera, más pequeños que en el caso anterior, están modificados al punto que es difícil saber de qué parte provienen. Los filamentos micelinos, generalmente muy alterados, y los conidios en grandes cantidad son muy visibles.

El contenido del buche y del intestino medio se asemeja al de las *Odontotermes* alimentadas con ruedas.

Los Batra (1966, 1979) estudiaron el contenido intestinal de dos *Odonototermes* indias (*O. obesus* y *O. guardaspurensis*) y de una *Microtermes* sp. Según ellos, el tubo digestivo de los soldados y de las reproductoras funcionales no contenían ni fragmentos de micelio ni conidios. Asimismo, encontraron en el intestino de los imagos alados al micelio y los conidios de *Termitomyces* "pulverizados". Estos investigadores no hablan de la pasta de madera que llena el tracto digestivo de las ninfas próximas a la muda imaginal y tampoco de la gran abundancia de bacterias en el intestino posterior de las obreras y de los soldados. El intestino medio de las obreras grandes y pequeñas contiene fragmentos de madera, de micelio y de conidios diversos. Las levaduras señaladas no son levadura, sino que son elementos aislados y elipsoideos formados por *Termitomyces*. R. Heim los pensó de forma variada.

Según estos mismos autores, las obreras, los soldados, las larvas y las ninfas intercambiarían un alimento proctodeal constituido por materiales fecales. Son los *únicos termitólogos* que les atribuyen un alimento proctodeal a las Macrotermitinae.

El alimento proctodeal en las termitas con zooflagelados nunca es de material fecal.

Añadimos también que a menudo en el contenido intestinal de obreras y soldados encontramos esporas y filamentos micelinos que no pertenecerían a *Termitomyces* de las ruedas. Es posible que provengan de la madera infiltrada en el micelio o de los restos de tallos o de hojas parasitadas por un hongo.

En algunos casos, el contenido intestinal es muy rico en conidios y en filamentos micelinos que parecen provenir de los micotetos. Asimismo, Noirot (1955) observó que las obreras pequeñas de *Bellicositermes bellicosus* que se van a transformar en soldados blancos son "cebadadas con intensidad por las otras obreras y acumulan reservas considerables. El examen del tubo digestivo de los individuos aún lejos de realizar la muda (cuando el vaciado intestinal aún no ha sucedido) muestra la presencia de alimentos sólidos, sobre todo en el intestino posterior. Ahí se puede encontrar una masa de color marrón claro y muy fina que se muestra forma casi por completo de conidios-levaduras provenientes de las ruedas con hongos, con filamentos de apariencia micelina por todas partes. No hemos visto restos de lignina o herbáceos identificables", (pág. 520).

Las ninfas de la última edad de *Bellicositermes* y de *Microtermes* son alimentadas por las obreras con una pasta espesa hecha de madera aplastada con conidios y filamentos micelinos, el tubo digestivo literalmente está atiborrado de esta pasta. El tejido adiposo de estas ninfas, el cual está muy desarrollado, pasa a los imagos alados, ya que constituye una reserva alimenticia que los individuos fundadores utilizan antes de ser alimentados por sus descendencia.

Tales ejemplos refuerzan la idea de que las obreras practican la alimentación diferencial en relación con la casta y el estadio de desarrollo individual.

Las larvas que son alimentadas con saliva no tienen prácticamente ningún elemento en su tracto digestivo. He visto algunos corpúsculos que se asemejaban a los conidios esféricos, pero no pude asegurar la exactitud de esta afirmación. Los Batra hicieron acotaciones similares.

En conclusión: el alimento fundamental y normal de las obreras, las únicas que se alimentan por sí mismas, es la parte inferior de las ruedas (Noirot y Grassé, Alibert, Josens). Los micotetos, cuya masa total es muy pequeña para cubrir las necesidades de las obreras y de las crías, solo puede desempeñar un papel de alimento de calidad (vitaminas, factor de crecimiento, enzimas) en la nutrición de las Macrotermitinae (³⁰).

³⁰ Algunos biólogos (KOENIG, 1778; DOFLEIN, 1905, 1906; ESCHERISCH, 1909; BUGNION, 1910) vieron en los micotetos el alimento de la pareja real y de las crías. Se trata de una opinión insostenible. Los reyes y reinas son alimentados con saliva por las obreras alimentadoras. Su contenido intestinal es exclusivamente líquido.

FULLER (1920), con respecto a *Bellicositermes natalensis*, escribió lo siguiente: "Aparentemente iguales al momento del nacimiento, los jóvenes se ven rodeados de un tipo de alimentación particular y sus piezas bucales están lo suficientemente bien desarrolladas para arrancar las partes del delicado tejido que compone a los micotetos". ¡Es bueno decir que es bastante fácil demostrar que las formas inmaduras se alimentan regularmente a expensas de las células que componen a los micotetos!

En verdad, FULLER no aportó ni un solo hecho favorable a su tesis. A pesar de largas horas de observación, nunca he visto a una larva de Macrotermitinae haciendo micotetos. Las piezas bucales son demasiado suaves como para moler cualquier cosa.

LOS MICOTETOS, FUENTE DE ENZIMAS CELULÍTICAS PARA LAS MACROTERMITINAE

Se supone que el intestino anterior (¿glándulas salivales?) y el intestino medio de las Macrotermitinae elaboran la celulasas. Misra y Ranganathan (1954) las encontraron en un extracto del intestino de *Odontotermes obesus* (paredes y contenido no separado), pero al descubrir que la actividad celulásica alcanza su valor máximo en el segmento posterior del intestino, dedujeron que las enzimas son elaboradas por las bacterias que llenan la panza.

	% de hidrólisis (a 35° C ± 1° C al cabo de 24 horas)	
	Celulosa	Celobiasa
Intestinos anterior y medio	0	6
Intestino posterior	15	57

Abo-Khatwa (1978) fue el primero en sostener que los micotetos de *Termitomyces* serían la fuente de celulasas de Macrotermitinae.

Fundamenta su hipótesis en el fuerte contenido de celulasa de los micotetos. La tabla siguiente resume lo esencial de la parte analítica de sus investigaciones.

Impresionado por el hecho de que el contenido del intestino medio ejerce el 96,4 % de la actividad celulósica intestinal y las paredes solamente 3,5 %, Abo-Khatwa atribuye a los micotetos el aporte en celulosas FP (= celulosas 1). Este razonamiento, a pesar de su aspecto lógico, no está exento de crítica. En efecto, a pesar de su poca actividad enzimática, el epitelio del intestino medio puede ser el productor de la enzima celulosa 1, pero si la rechaza en el orificio del tubo digestivo a medida que se forma, el análisis solo puede encontrar poca cantidad en el lugar de la síntesis. Abo-Khatwa, por el contrario, atribuye la producción de la celobiasa al intestino medio.

Los Martin (1978, 1979) repitieron las investigaciones de Abo-Khatwa, sin conocerlas. Operaron en *Bellicositermes natalensis* de la región de Pretoria. También revelaron en el intestino medio de esta termina la presencia de tres enzimas que intervienen en la digestión de la celulosa: celulosa 1, celulosa x y celobiasa. Estas enzimas se encuentran en la panza rectal pero en menor cantidad.

Los extractos del intestino medio y de las glándulas salivales no manifiestan *ninguna* actividad celulásica 1. Los Martin concluyen que la enzima de contenido intestinal proviene de los micotetos ingeridos por la obrera.

ACTIVIDAD CELULÁSICA DE LOS MICOTETOS
Y DEL INTESTINO DE *Bellicositermes subhyalinus* ⁽¹⁾

	Celulasa (F. P.)	Celulasa (C. M.)	Celobiasa
Micoteto fresco 1 mg	3,77	6,15	0,34
Micoteto seco 1 mg	2,00	4,75	0,32
Rueda fresca 10 mg	0	0	0
Rueda seca 40 mg	0,2	0,35	0
Grandes obreras			
intestino entero	1,82	2,84	0,84
intestino medio	75,3	41,8	47,5
a) contenido	96,4	67,2	45,9
b) paredes	3,5	32,8	54,1
Panza	19	43,3	52,2
Recto o cólon	5,7	14,8	0

⁽¹⁾ Medida en umoles de azúcar reducida y producida por hora a 50° C (pH 4,8) y por unidad simple (según N. ABO-KHATWA, 1978).

Véase la tabla que expresa los resultados aquí descritos:

ACTIVIDAD CELULOLÍTICA, XINALOLÍTICA Y PECTINOLÍTICA
DEL JUGO INTESTINAL DE *B. natalensis* (OBRERAS), MICOTETOS Y RUEDAS

	Unidades de actividad ($\times 10^3$) ⁽¹⁾				
	C ₁	C _x	β - Glucosidasa	Xilanasa	Pectinasa
Buche (tejidos + contenido)	...	1.3 \pm .4(5)	...	1.1 \pm .3(4)	...
Intestino medio (tejidos + contenido)	7.6 \pm .8(7)	31.9 \pm 2.6(6)	23.1 \pm .7(3)	27.0 \pm 2.6(3)	2.6 \pm .1(3)
Panza (tejidos + contenido)	.6 \pm .2(5)	10.3 \pm 1.4(5)	.6 \pm .2(3)	13.5 \pm 1.2(3)	1.1 \pm .6(3)
Recto (tejidos + contenido)	.8 \pm .3(3)	8.4 \pm 2.8(3)	...	10.6 \pm 1.1(3)	1.1 \pm .6(3)
Glándula salival	.2 \pm .1(5)	12.0 \pm 2.3(7)	.1 \pm .05(3)	3.3 \pm .5(3)	.5 \pm .3(3)
Tejido del intestino medio	.0 \pm 0(3)	5.5 \pm 2.4(3)	.2 \pm .05(2)
Micotetos	8.8 \pm .9(4)	26.6 \pm 7.6(6)	3.1 \pm 1.4(2)	25.7 \pm 4.7(2)	3.8 \pm .6(2)
Material de la rueda	.1 \pm .1(3)	.6 \pm .5(3)

⁽¹⁾ La unidad de actividad por termita, o por peso seco de material fúngico: la cantidad de enzima requerida para liberar 1 μ M de equivalentes reductores (C₁, C_x, xilanasa, pectinasa) o p-nitrofenol (B-glucosidasa) por minuto en las condiciones de ensayo (según M. M. MARTIN y J. S. MARTIN, 1979).

Estos resultados difieren al menos en dos puntos de aquellos de Abo-Khatwa, quien detecta una actividad no muy significativa de celulasa 1 en la pared del intestino medio y que no revela actividad enzimática alguna en el material que compone la rueda (³¹).

El hecho de que el hongo y la termita dispongan de las mismas enzimas no es nada sorprendente, ya que uno y otro tienen los mismos alimentos: la celulosa y la lignina.

Antes de seguir, debemos recordar que del conjunto de estudios efectuados sobre las ruedas con hongos y su rol se desprenden algunos hechos establecidos sólidamente:

1° La rueda se compone de materiales ricos en celulosa que han transitado rápidamente por el tubo digestivo sin ser digeridos.

2° Las obreras de Macrotermitinae se alimentan de las partes bajas de las ruedas, aquellas que son más antiguas y que han experimentado la *acción celuloítica del micelio* de los *Termitomyces* y es posible que también de *Xylaria*.

3° Las obreras se alimentan de micotetos y pican el terciopelo micelino, pero en *pequeñas cantidades* (lo que explica el número relativamente bajo o muy bajo de conidios de diversos tipos presentes en su contenido intestinal), (³²).

4° El intestino medio (y es posible que también las glándulas salivales) produce celulasas x y B-glucosidasas. Es posible que el epitelio del intestino medio elabora la celulasa 1.

Las partes de la rueda que comen las obreras son aquellas que han experimentado durante un largo tiempo la acción de las celulasas, gracias a las cuales se nutre el hongo *Termitomyces*. Este es un hecho establecido sólidamente e indiscutible.

Se sabe que la celulosa y la lignina están profundamente modificadas por el micelio del agarical, pero no se puede afirmar que la celulosa cristalina esté exenta de la parte de las ruedas mordidas por las termitas, aunque parece que es probable.

En tal incertidumbre, se vuelve legítimo de hacer la siguiente pregunta: en el intestino medio de las obreras, ¿la ausencia de la celulosa 1 tiene que ver con la ausencia de la celulosa cristalina en el alimento ingerido?

Los Martin razonaron como si la rueda consumida se compusiera de madera normal, con una mezcla de celulosas. Ahora bien, las partes de la rueda consumidas que han pasado, como mínimo, por una digestión previa, poseen celulosas en estado de moléculas cortas y la lignina está parcialmente degradada.

³¹ Esta última diferencia puede depender de la parte de la rueda analizada. Recordemos que la parte consumida por la termita no tiene micotetos y que la red micelina debe estar relativamente regresionada.

³² Otra cuestión. ¿Cómo puede permanecer tan fuerte la actividad celulásica en los segmentos intestinales posteriores con la cantidad tan débil de micotetos absorbida por las obreras? cantidad ínfima comparada con la masa de la rueda consumida. La observación del comportamiento de las obreras es esencial para interpretar justamente estos hechos, no hay que olvidarlo.

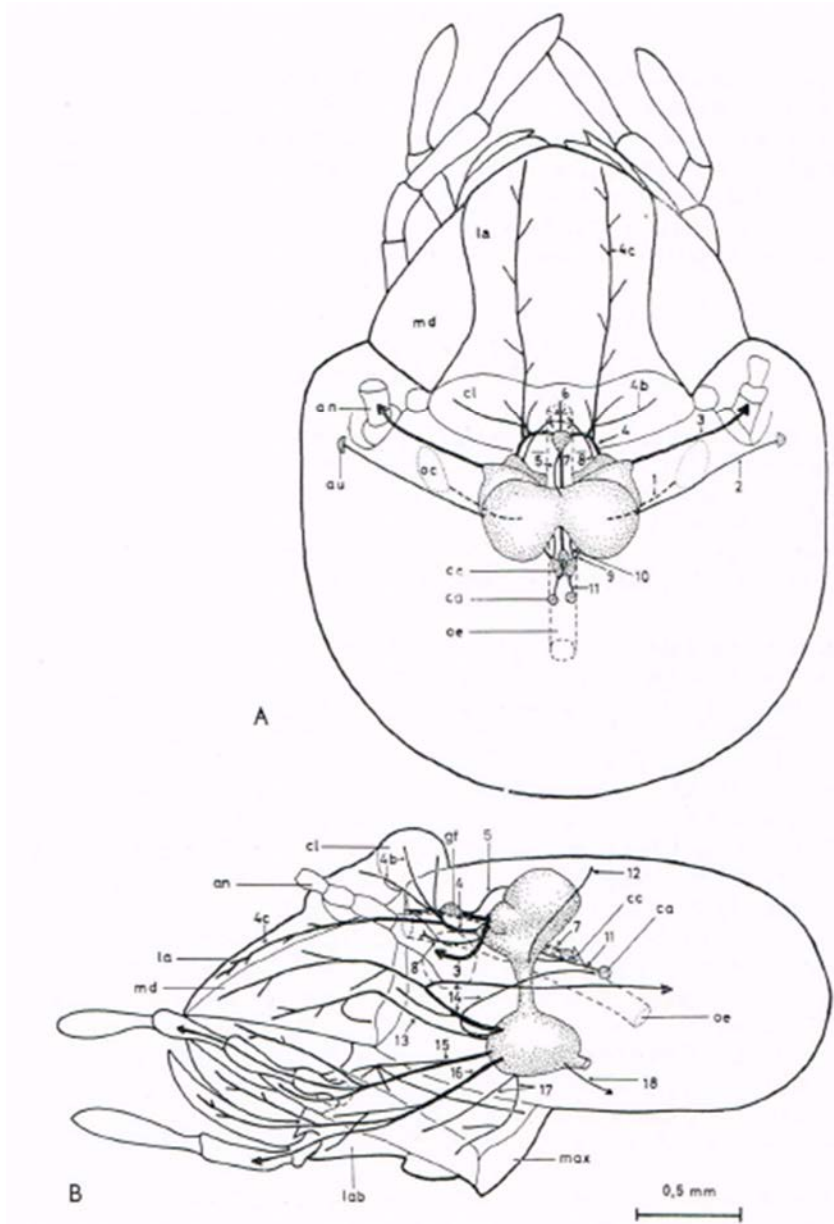


FIG. 114. - Sistema nervioso cefálico de *Bellicositermes bellicosus* obrera, visto en el sitio, la cabeza supuestamente transparente. A, vista dorsal; B, vista lateral izquierda; 1, nervio ocelar (añadido, solo existe en el imago alado); 2, rudimento del nervio óptico; 3, nervio antenal; 4, nervio fronto-labral; 4b, grupo que inerva el clípeo y la musculatura labral; 4c, nervio labral; 5, nervus connectivus; 6, nervus procurrans; 7, nervus recurrens; 8, nervio esofágico; 9, nervio lateral del cuerpo cardíaco; 10, nervio mediado del cuerpo cardíaco; 11, nervio de los cuerpos alados; 12, nervus tegumentalis tritocerebri; 13, nervio hipofaríngeo; 14, nervio mandibular; 15, nervio maxilar; 16, nervio labial anterior; 17, nervio labial posterior; 18, nervio yugal.

Ansart y sus colaboradores (1960), al practicar crías experimentales de *Odontotermes*, reportaron que una cierta ración de micotetos es indispensable en Macrotermitinae para mantener el equilibrio fisiológico, ya que sin ello su longevidad se ve disminuida.

Los Martin (1979), llevados por su entusiasmo de jóvenes investigadores, lo cual es muy natural, olvidaron el proverbio "el que mucho abarca, poco aprieta". Eso es lo que hacen al atribuirle un origen exógeno a la celulasa 1, gracias a la cual las *Trinervitermes* nervoides digerirían la celulosa. Ahora bien, las *Trinervitermes* se alimentan de hierbas y de hojas muertas que *no han sido atacadas* por los hongos. Las pajas de hierba y fragmentos de hojas son amasados en las partes altas y secas de los pequeños domos que las *Trinervitermes* edifican en la superficie de las sabanas, por encima de la red de galerías que conduce en profundidad a las cámaras de vivienda. En estas masas de pajas de hierbas, siempre secas, *no se desarrolla ningún hongo*. La hipótesis de los Martin no tiene fundamento. También añado que no sabemos si todas las especies de *Trinervitermes* hacen "provisiones" de restos vegetales.

Los Martin (1979) interpretan ciertos hechos a su manera para mantener su tesis. Por ejemplo, en París desde fines de marzo de 1939 hasta el 10 de junio de 1940, he conservado viva y en estado próspero una gran población de obreras y de soldados de *Bellicositermes* sin rueda con hongos, sin *ningún* micoteto. Los Martin basan su tesis suponiendo que la madera con la que yo alimentaba a mis *B. bellicosus* estaba infestada de hongos, fuente de celulasas que les permiten a las obreras subsistir. Aprovecho la ocasión para precisar que la madera con la que proveía a las *Bellicositermes* era la misma con la que alimentaba a mis crías de *Kalotermes* y de *Reticulitermes*. Por rigor científico, diría que no elimino la eventualidad en la que algunos fragmentos de madera hayan podido tener una ligera infiltración miceliana, pero en cualquier caso no se trataría de madera podrida ni digerida previamente. Esta madera muy seca, en el caso de una problemática de contaminación miceliana, contendría una cantidad infinitesimal de celulasas.

Sin rechazar la idea de que los micotetos ingeridos llevan celulasas y vitaminas a las obreras de Macrotermitinae, admitimos que las obreras poseen otras dos fuentes de celulasas: 1° aquellas que elaboran por sí mismas y 2° aquellas que son sintetizadas por sus bacterias simbióticas. Estas dos fuentes son suficientes para mantener el equilibrio nutricional del insecto.

OTROS ROLES SUPUESTOS DE LAS RUEDAS CON HONGOS

Como registro, indicaremos que los antiguos autores como Smeathman, Savage y algunos otros supusieron que las ruedas serían las fuentes de alimentación de las crías, aunque es verdadero que las larvas de todas las edades y de todas las castas abundan sobre ella, a veces al punto de estar en contacto entre ellas. Ahí encuentran humedad y una temperatura constante, además que el terciopelo micelino forma una alfombra conveniente para el tegumento blando y permeable de las crías. Hemos encontrado ruedas de *Bellicositermes*, cuyas grietas estaban llenas de huevos. No obstante, las crías y los huevos

se encuentran también abundantemente en las cámaras sin ruedas, situadas en el interior o quizá en el exterior del habitáculo (es el caso de *B. subhyalinus* y de numerosas especies de *Odontotermes*).

Según Ghidini (1938) las ruedas ricas en agua favorecerían el mantenimiento de un alto grado de humedad al interior del nido. Luscher (1951) comparte esta opinión y sostiene que las fermentaciones (*sic*) que tienen lugar en la rueda producirían calor, lo cual contribuiría a incrementar y estabilizar la temperatura del habitáculo. La temperatura elevada (29° C) que reina en el habitáculo de *Bellicositermes* de Costa de Marfil, por ejemplo, se debe más al metabolismo de los insectos mismos y a la temperatura exterior que a *Termitomyces* (³³). En el caso de *Nasutitermes exitiosis*, no cultivadora de hongos, la temperatura del centro del nido habitado es superior de 8 o 10° C a la temperatura de un nido inhabitado.

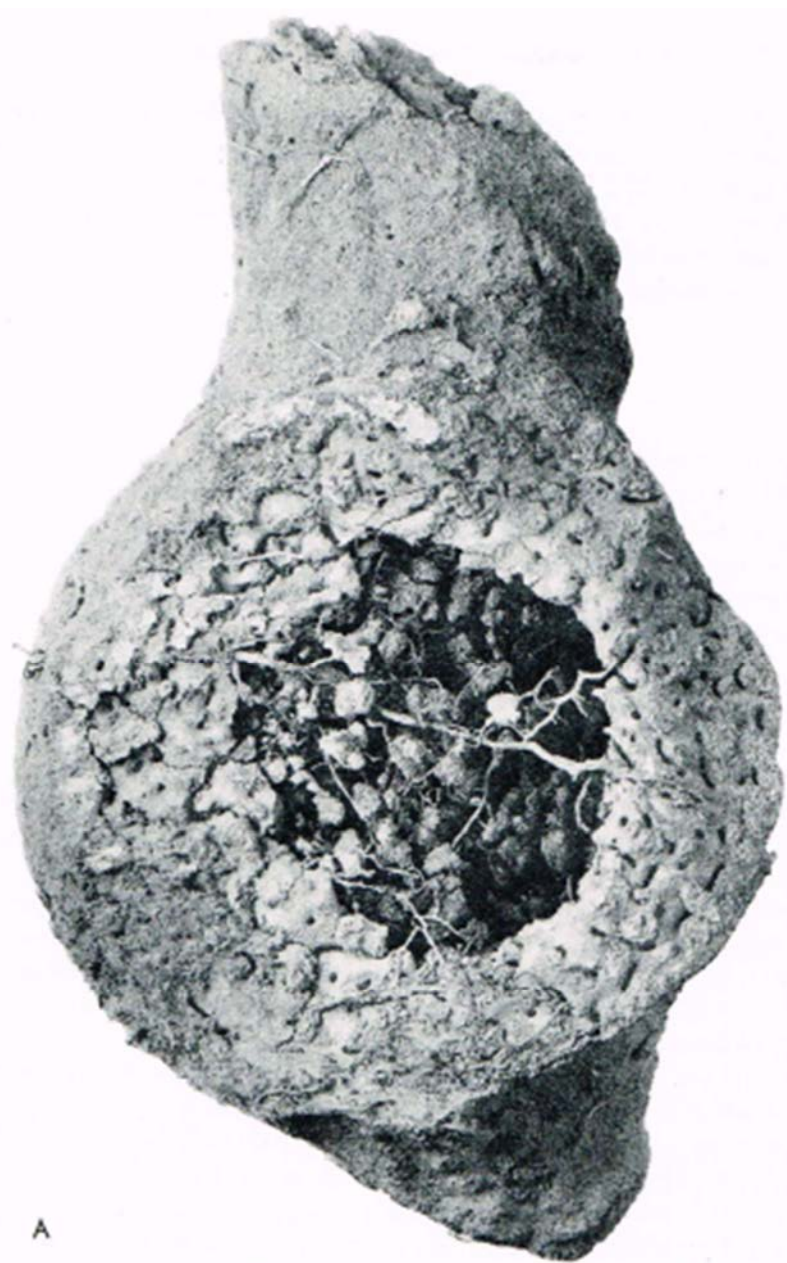
R. Heim (1940, 1947) expresó la idea que la confección de la rueda es una serie de actos gratuitos y sin finalidad, una especie de actividad vacía. Cuando se demostró el valor alimenticio de la rueda (Grassé y Noirot, 1958; Alibert 1964; Sands, 1969; Josens, 1972), se rechazó esta interpretación.

EL CASO DE "SPHAEROTERMES SPHAEROTHORAX"

Esta termita ocupa un lugar entre las *Macrotermitinae* (Grassé y Noirot, 1948). Sus construcciones y muros se describen en el tomo II de este estudio.

FIG. 232 bis. - *Sphaerotermes sphaerothorax*. A, se muestran las pequeñas ruedas pegadas a radiceles que forman un cuero muy denso (x 0,5); B, fragmento de cuero radicular con una gran cantidad de ruedas (x 1,2), (según P.-P. GRASSÉ y CH. NOIROT, 1948).

³³ Durante 12 meses en Pretoria, GEYER (1951) registró continuamente la temperatura: 1° en la rueda grande del nido de *Odontotermes badius* situado a una profundidad de 45 cm, 2° en el suelo al mismo nivel. Las temperaturas medias de la rueda se clasifican entre 12,9° C (en julio) y 23,7° C y del suelo entre 11,8° C y 22,5° C (en diciembre). La diferencia entre las temperaturas del termitero y del suelo es muy ligera como para atribuírsela a la rueda con hongos y, como lo resaltó juiciosamente GEYER, la temperatura de la rueda varía como la del piso. En estas condiciones, no se puede atribuir un rol regulador a las ruedas (cf. La regulación térmica activa de la sociedad).



A

B



Es estrictamente xilófaga y no prepara restos de madera. Sobre sus pequeñas ruedas, muy numerosas y fijas con raicillas, no crece ningún hongo (fig. 232 bis). Su significado es desconocido.

Pochon, Barjac y Roche (1959) aislaron a partir de la rueda de *Sphaerotermes*, un florero celulolítico compuesto de *Clostridium*, de *Plectridium*, bacterias humícolas y una bacteria vecina de *Ruminobacter* o de *Ruminoccus* de la panza de los rumiantes. La celulosa fermentada en un medio anaerobio otorga ácidos volátiles, especialmente acético y butírico. ¿Esta bacteria habita también en el intestino posterior de *Sphaerotermes*? Lo ignoramos. Solo sabemos que en un cultivo anaerobio, la celulolisis es apreciable al cabo de 12 días.

Pochon y sus colaboradores terminan su artículo de la siguiente manera: "Si bien la absorción y la utilización de estos ácidos (ácido acético y butírico) por las termitas es controversial, parece que hace falta orientarse hacia un mecanismo de nutrición aún más cercano del que es ahora universalmente aceptado para los rumiantes".

CONCLUSIÓN

La asociación termita - hongo presenta las características de una simbiosis, ya que es obligatoria y tiene beneficios mutuos. El hecho de que opere no directamente, sino por medio de una construcción (la rueda), no se opone a que esta asociación sea una simbiosis. La forma vegetativa y la forma reproductora de *Termitomyces* solo existe en relación íntima con la rueda. No se ha encontrado ningún *Termitomyces* ni termitófilo independiente de las ruedas. A la inversa, no existe *Macrotermitinae* sin *Termitomyces*, la única excepción es la enigmática *Sphaerotermes*.

El micelio de *Termitomyces* no permanece incluido en la masa de la rueda y forma una capa continua, el terciopelo, sobre el cual se elevan por todas partes grupos de filamentos conidióforos o micotetos. Esto no se ha observado en los otros Basidiomicetos lignícolas: *Amadouviens*, *Lenzites*, etc., donde solo el carpóforo se desarrolla en la superficie de la madera, en el exterior. Nada es comparable al terciopelo y micotetos. El carpóforo de *Termitomyces* se distingue por la longitud de su pseudorhiza y por la presencia de una silla cónica en el centro de la cara superior, el perforatorium, gracias al cual se perfora la capa de tierra situada por encima de la rueda original y la pared del termitero. Las características adaptativas de *Termitomyces* a la vida termitícola son evidentes.

Las *Macrotermitinae*, gracias al agárico, disponen con la rueda de un alimento digerido previamente. Por otro lado, es posible que las termitas encuentren en los micotetos un alimento rico en proteínas, sustancia de crecimiento y celulasas.

Es muy probable que las bacterias del intestino posterior den el último toque a la digestión de la celulosa y de la lignina, lo cual explica la ausencia de restos de lignina en los excrementos de las obreras, excrementos casi líquidos y poco abundantes, los cuales son excepcionales entre los isópteros.

Si bien la historia natural de las termitas cultivadoras de hongos parece conocida a grandes rasgos, aún quedan puntos que permanecen desconocidos. Faltan precisar los eventos químicos que tienen lugar en la rueda, así como la producción de celulasas por las

obreras de las termitas. El rol de las bacterias en la panza rectal no será conocido a profundidad hasta que se realice un estudio fuerte y perfectamente objetivo.

Según nuestros conocimientos actuales, se concluye que las Macrotermitinae poseen relaciones simbióticas estrechas:

1° con los hongos basidiomicetos del género *Termitomyces*, a quienes les deben la digestión previa de la celulosa y de la lignina y un aporte alimenticio en celulasas.

2° con las bacterias celulolíticas (cf. *Sphaerotermes*) contenidas en el intestino posterior. Las bacterias que efectúan la digestión total de las celulosas.

Sin embargo, no se puede olvidar que las Macrotermitinae son capaces, gracias a sus enzimas, de digerir la madera por sí misma y de subsistir durante meses sin comer ni ruedas ni hongos.

El experimento efectuado al día de hoy es muy fragmentado como para poder dividir entre lo que corresponde a las termitas, a los hongos de las ruedas y a las bacterias del intestino posterior. Nos inclinamos a creer que todos son parte de la digestión de la celulosa y de la lignina. Los sustitutos se producen probablemente cuando una de estas partes está ausente o en estado deficiente.

BIBLIOGRAFÍA

- ABO-KHATWA (.), 1976. - Natural products from the tropical termite *Macrotermes* sllb-hya/inlls: chemical composition and fonction of « fungus gardens ». Proc. Pont. Acad. Sci., 1-21.
- ABO-KHATWA (N.), 1977. - Biochemistry of « fungus combs» and their role in the nutrition of the termites. Proc. VIIIth Congr. U. I. S. S. I. Wageningen, 253-256.
- ABO-KHATWA (.), 1978. - Cellulase of fungus-growing Termites: a new hypothesis on its origine. Experientia, 34, 559-560.
- ALASOADURA (S. O.), 1966. - Studies in the higher fungi of igeria. JI. Macrofungi associated with termite nests. Nova HedlVigia, 11, 387-393.
- ALIBERT (J.), 1964. - L'évolution dans le temps des meules a champignons construites par les Termites. C. R. Acad. Sci., Paris, 258, 5260-5263.
- ANDREWS (E. A.), 1916. - Termites in Luskerpore Yalley. India n Tea Ass. Sci. Dept. Quart. Journ., 2, 54-72.
- ANSAT CA.), CHEEMA (P. S.), KOSKHI (T.), PETRI (S. L.) et RANGA ATHAN (S. K.), 1960.- Laboratory culturing of Termites. Proceed. New Delhi SYlllp., UNESCO, Paris, p. 121-125.
- BAKSH I (B. K.), 1951. - Fungi in the nest of *Odontoterllies* obesus. Indian Phytopathol., 4, 1-4.
- BATHELLIER (J.), 1927. - Contribution a l'étude systématique et biologique des Termites de l'Indochine. Fallne Colonies Franc., 1, 125-365.
- BATHELLIER (J.), 1927. - Note sur les cultures mycéliennes réalisées par les Termites indo-chinois. C. R. Acad. Sci., Paris, 184, 1581-1583.
- BATRA (L. R.) et BATRA (S. W. T.), 1966. - Fungus-growing Termites of tropical India and associated fungi. J. Kansas Entom. Soc., 39, 725-738.
- BATRA (L. R.) et BATRA (S. W. T.), 1979. - Termite-fungus mutualism. In: BATRA (L. R.), Insect jllnglls symbiosis, Montclair, NJ, Allanheld, p. 117-163.
- BATRA (S. W. T.), 1975. - Termites (Isoptera) eat and manipulate symbiotic fungi. J. Kallsas Enrom. Soc., 48, 89-92.

- BECKER (G.) et SEIFERT (K.), 1962. - Ueber die chemische Zusammensetzung des Nest- und Galerienmaterials von Termiten. IIIsectes sociaux, 9, 273-289.
- BEELI (M.). 1931-1932. - Note sur un champignon des Termitières. Rev. Zool. bot. Afr., 21.
- BEELI (M.), 1936. - Flore icolographique des champignons du COLIGO, fase. 2.
- BEQUAERT (J.), 1912-1913. - Notes biologiques sur quelques Fourmis et Termites du Congo belge. Rev. Zool. afr., 2, 396-431.
- BERKELEY (M. J.), 1847. - Decades of fungi. Ceylan fungi. Hooker's J. Bot. London, 6, 479-514.
- BERKELEY (M. J.), 1896. - White ants as cultivators of fungi. Amer. Nat., 30,
- BERKELEY (M. J.) et BROOME (e. E.), 1871 a. - Note Trans. Linn. Soc. London (Bot.), 27, 149-152.
- BERKELEY (M. J.) et BROOME (e. E.), 1871 b. - The fungi of Ceylan. J. Linn. Soc. London, 11, 494-567.
- BERKELEY (M. J.) et BROOME (e. E.), 1875. - Enumeration of the fungi of Ceylan. Ibid., 14, 29-140.
- BONNIER (G.), 1907. - Les Termites champignonnistes. La Revue, Paris. 48-55.
- BOSE (S. R.), 1923. - The fungi cultivated by the Termites of Barkuda. Records Indian Mus., 25, 253-258.
- BOTTOMLEY (A. M.) et FULLER (CL.), 1921. - The fungus food of certain Termites. S. Afr. J. Nat. Hist., 3, 139-144 et 223.
- BROWN (W. H.), 1918. - The fungi cultivated by Termites in the vicinity of Manila and Los Baños. Philippine J. Sci., C, Botany, 13, 223-231.
- BUGNON (G.), 1910. - Observations relatives à l'industrie des Termites. Ann. Soc. Ent. Fr., 79, 129-144.
- BUGNON (E.), 1913. - Les mœurs des Termites champignonnistes (de Ceylan). Bibliol. Rev. Suisse, 1-32.
- CHEO (e. e.), 1942. - A study of *Callibia albiminosa* (Berk.) Petch. the termite growing fungus, in connection with *Aegerita thierii* (Termito sphaeria (Berk.) Ciferri). Sci. Red. Acad. Sci., 1, 243-248.
- CHEO (e. C.), 1948. - Notes of fungus-growing termites in Yunnan, China. L'Asie, 2, 139-147.
- CIFERRI (R.), 1935. - Sulla posizione sistematica dell'*Aegerita thierii* fungo dell'« ambrosia » dei Termiti. Atti. Ist. Bot. Univ. Padova, 6, 229-246.
- CMELIK (S. H. W.) et DOUGLAS (e. e.), 1970. - Chemical composition of « fungus gardens » from two species of termites. Comp. biochem. physiol., 36, 493-502.
- COATON (W. G. H.), 1950. - Infestation of buildings in South Africa by sub-terranean Wood-destroying Termites. U.S. Soil Afr., Dept. Agric., B.I., 299, ser. ent. no 30, 89 p.
- COATON (W. G. H.), 1953. - Termites and their control in cultivated areas in South Africa. Dep. Agric. Bull., no 305, Divis. Entom., 28 p.
- COATON (W. G. H.), 1961. - Association of Termites and fungi. Afr. Wildl. J., 15, 39-54.
- DAS (S. R.), MAHESHWARI (K. L.), IGAM (S. S.), SHUKLA (R. K.) et TANDON (R. N.), 1962. - Micro-organisms from the fungus gardens of the Termite *Odonotermes obesus* (Rambur). Proc. New Delhi symp., 196, 163-166, UNESCO, Paris.
- DAYAL (H.), NICAM (S. S.) et SAXENA (M. S.), 1965. - Role of *Odonotermes* species of *Odonotermes obesus* (Isoptera). Defense Sci. J., 15, 48-50. DE W. G., 1956. - Some Xylariids of tropical America. Kew Bull., 11, 401-444. DENNIS (R. W. G.), 1958. - Some Xylophagous fungi of tropical Africa. Rev. biol., Lisboa, 1, 175-208.
- DIXON (P. A.), 1965. - The development and liberation of conidia of *Xylophaga* (Fr.) Dennis. Brit. mycol. Soc. Trans., 48, 211-217.
- DOFFLEIN (F.), 1905. - Die Pilzkulturen der Termiten. Verh. deut. zool. Ges., 15, 140-149 (traduit en anglais in Spolia Zeylanica, 1906, 3, 203-209).

- DOFLEIN (F.), 1906. - Die Pilzzuchtenden Termiten. Ostasielfahrer Erlebnisse. Beobachtungen in China, Japan, Ceylon, 454-473.
- ESCHERICH (K.), 1909 a. - Die pilzzuchtenden Termiten. *Bioz. Centralblatt*, 29, 16-27.
- ESCHERICH (K.), 1909 b. - Die Termiten oder weissen Ameisen. Leipzig, W. Klinikhardt, 198 p.
- ESCHERICH (K.), 1911. - Termitenleben in Ceylon. G. Fischer, Jena, 263 p.
- FULLER (CL.), 1915. - Observations on some south-african Termites. *Ann. Entomol. Mus.*, 3, 329-504.
- FULLER (CL.), 1920. - Studies on the post-embryonic development of the antennae of Termites. *Annl. Entomol. Mus.*, London, 4, 235-295.
- GEYER (J. W.), 1951. - A comparison between the temperatures in a termite supplementary fungus garden and in the soil at equal depths. *J. entom. Soc. South Africa*, 14, 36-43.
- GHIDINI (G. M.), 1938. - La presumibile funzione delle spugne legnose nei nidi dei Termitidi. *Riv. Biol. (Roma)*, 1, 261-267.
- GIBBON (W. F.), 1874. - Lettre publiée in *Grevillea*, 3, 479.
- GRASSÉ (P.-P.), 1937. - Recherches sur la systématique et la biologie des Termites de l'Afrique occidentale française. 1^{re} partie. Termitinae. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 106, 1-100.
- GRASSÉ (P.-P.), 1944-1945. - Recherches sur la biologie des Termites champignonnistes (Macrotermitinae). *Ann. Sci. Nat., Zool., bio-anim., II e sér.*, 6, 97-171 et 7, 115-146.
- GRASSÉ (P.-P.), 1949. - Ordre des Isoptères ou Termites. In *Traité de Zoologie*, IX, p. 408-544, Masson, Paris.
- GRASSÉ (P.-P.), 1959. - Un nouveau type de symbiose ; la meule alimentaire des Termites champignonnistes. *Nature*, n° 3293, 385-389.
- GRASSÉ (P.-P.), 1978. - Sur la véritable nature et le rôle des meules et champignons construites par les Termites Macrotermitinae. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 287, sér. D, 1223-1226.
- GRASSÉ (P.-P.) et HEIM (R.), 1950. - Un Termitomyces sur meules d'un *Allotermes* africain. *Rev. Sci., Paris*, 88, 3-13.
- GRASSÉ (P.-P.) et JEAUME (R.), 1941. - Un Carabique termitophile nouveau de l'Afrique tropicale. *Rev. franc. Entom.*, 8, 135-149.
- GRASSÉ (P.-P.) et OIROT (CH.), 1948. - Sur le nid et la biologie de *Sphaeroterme sphaerotherax* (Sjostedt). Terme constructeur de meules sans champignons. *Annl. Sci. Nat., Zool. Bio. anim.*, 1^{re} série, 10, 150-169.
- GRASSÉ (P.-P.) et OIROT (CH.), 1955. - La fondation de nouvelles sociétés de *Beitermes natalensis*. *Insectes sociaux*, 2, 212-220.
- GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (CH.), 1957. - La signification des meules et champignons des Macrotermitinae (Isoptères). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 224, 213-219.
- GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (CH.), 1958. - La meule des Termites champignonnistes et sa signification symbiotique. *Ann. Sc. nat. Zool. Bio. anim.*, 1^{re} série, 20, 113-129.
- GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (CH.), 1961. - Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des Termites champignonnistes du genre *Beitermes* Emerson. *Insectes sociaux*, 8, 311-359.
- HEGH (E.), 1922. - Les Termites. Imprimerie Indus. et Financ., Bruxelles, 756 p.
- HEIM (R.), 1938. - Observations sur la flore mycologique malgache. VI. Les champignons des termitières. Première note; Basidiomycètes. *Boz. Soc. Broteriana*, 13, 1^{re} sér., 45-63.
- HEIM (R.), 1939. - Observations et suggestions préliminaires concernant une mission d'études scientifiques récemment accomplie en Côte d'Ivoire et en Guinée française (février-mai 1939) (p. 59). *Acad. Sci. Coloniales, Soc. d'édit. géog., maritime, colo.*, Paris, 1-19.
- HEIM (R.), 1940 a. - Culture artificielle des mycotètes d'un *Agaric* termitophile africain. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 210, 410-412.
- HEIM (R.), 1940 b. - Les champignonnières des Termites et les grands champignons d'Afrique tropicale. *Rev. Biol.*, 20, 121-127.

- HEIM (R.), 1940 c. - Études descriptives et expérimentales sur les Agarics termitophiles d'Afrique tropicale. Mélll. A cad. SCi., Paris, 64, 1-74.
- HEIM (R.), 1941 -1942. - ouveilles études descriptives sur les Agarics termitophiles d'Afrique tropicale. NOI/v. Arch. Mus. nato "ist. nat., Paris, 18, 107-166.
- HEIM (R.), 1942. - Les champignons des termitières; nouveaux aspects d'un probleme de biologie et de systématique générale. Rev. Sci., Paris, 80, 69-86.
- HEIM (R.), 1948. - Nouvelles réussites culturales sur les Termitomyees. C. R. Aead. Sei., Paris, 226, 1488-1491.
- HEIM (R.), 1951. - Les Termitomyees du Congo beige récoltés par Madame Goosens-Fontana. Bu//. Jardin botan. Bruxel/es, 21 , 205-220.
- HEIM (R.), 1952 a. - Les Termitomyees du Cameroun et du Congo fran~ais. Mém. Soco He/vérique Sei. Nat. (Deutse/ir. Schweiz. Natllrforseh. ges.), 80, 1-29.
- HEIM (R.), 1952 b. - Classement raisonné des parasites, symbiotes, commensaux et sapro- phytes d'origine fongique, associés aux Termites. 6th Congr. intern. Pat/;. comp., Madrid, p. 15-21.
- HEIM (R.), 1958. - Termilomyees. In Flore leonographique dll Congo. Fase. 7. 139-151 , Jardin boto État, Bruxelles.
- HEIM (H.), 1963. - Les Termilolllyees de la République Centrafricaine. r. Cahiers Maboké, 67, 336-364.
- HEIM (R.), 1977. - Termiles el ehalllpignons. Boubée, édit., Paris, 207 p.
- HESSE (P. R.), 1957. - Fungus combs in termite rrounds. East afrie. agrie. 1.. 23, 104-108.
- HOHNEL (F. VON), 1908. - Ueber Termitenpilz. Sitz. ber. K. Akad., Wissellse/;. Wiell. , math. naturw. K!., 117, 985-999.
- HOLTERMA (C), 1899. - Pilzbauende Termiten. Sci/lvendener Bol. Ullterslleh. , Berlin 411-420.
- JOSE s (G.), 1971. - Le renouvellement des meules construites par quatre Macrotermitinae (Isopteres) des savanes de Lamto-Pacobo (Cote d'Ivoire). C. R. Aead. Sei. . Paris, 272, 3329-3332.
- JOSENS (G.), 1972. - Étlldes bi%gique el ée%giqille des Termites (Isoptera) de /a savalle de Lamfo-Pakobo (Côte d'Ivoire) . These Univ. libre Bruxelles, 262 + 23p.
- JUMELLE (H.) et PERRIER DE LA BATHIE (H.), 1907. - Termites champignonnistes et champignons des territières á Madagascar. Rev. gén. Bol., 22, 30-64.
- JUMELLE (H.) et PERRIER DE LA BATHIE (H.), 1907 a. - Les Terrnites champignonnistes á Madagascar. C. R. Aead. Sei., Paris, 144, 1449-145 1.
- JUMELLE (H.) et PERRIER DE LA BATH IE (H.), 1907 b. - Les champignons des termitières de Madagascar. C. R. Aead. Sei., Paris, 145, 274-276.
- JUMELLE (H.) et PERRIER DE LA BATHIE (H.), 1910. - Terrnites champignonnistes et charnpignons des territières de Madagascar. Rev. gén. BOI. , 22, 30-64.
- KALSHOVEN (L. G. E.), 1936. - Onze Kennis van de Javaansche Termieten. Hallde/. Ned. Ind. Natullnv. Cong., 7, 427-436.
- KALSHOVEI (L. G. E.), 1956. - Observations on Maerotermes gi/vlls in Java. Accurnulation of finely cut vegetable rnatter in nests. fnseeles Soeiaux, 3, 455-461.
- KIRBY (W.) et SPENCE (W.), 1815-1817. - Introdlllelion to entom%gy, tome 1. 505-5 12; tome ll, 26-44.
- KUTH (P.), 1889. - Termiten und ihre Pilzgarten. ll/ust. zeilsch. E1110/1/., 4. 257-259.
- KOENIG (J. G.), 1779. - Naturgeschichte der sogenannten weissen Ameisen. Beschiift. Ber/ill Cesel/. Nalllr. Frellnde, 4, 1-28, 1 pI.
- KOVOOR (J.), 1964. - Modifications chirniques provoquées par un Terrnite (Microcerolerllles edenlalus) dans du bois de peuplier sain ou partiellement dégradé par des champignons. Bul/. bio/. Fr. Be/g., 98, 491-509.
- LÜSCHER (M.), 195 1 a. - Significance of « fungus gardens » in termite nests. Nafllre, 167, 34-35.

- MARTIN (M. M.) et MARTIN (J. S.), 1978. - Cellulase digestion in the midgut of the fungus-growing Termite, *Macrotermes natalensis*: the role of acquired digestive enzymes. *Science*, 199, 1453-1455.
- MARTIN (M. M.) et MARTIN (J. S.), 1979. - The distribution and origin of cellulolytic enzymes of the higher termite, *Macrotermes natalensis*. *Physiol. Zoology*, 52, 11-21.
- RAI GANATHAN (V.), 1954. - Digestion of cellulose by Mound building termite, *Termites (Cyclopteris) obesilis* (Rambur). *Proceed. Ind. Acad. Sci.*, 39, 100-113.
- LUND (A. E.), 1963. - Subterranean termites and fungi. Theoretical interactions. *Psycologia*, 31, 78.
- NOIROT (CH.), 1959. - Sur le nid et la biologie de *Macrotermes gilvus* Holmgr. dans les rizières du Cambodge. *Insectes sociaux*, 6, 179-185.
- OTIENO (N. C.), 1964. - Contributions to a knowledge of termite fungi in East Africa the genus *Termitomyces* Heim. *Proc. East Afr. Acad.*, 2, 108-120.
- OTIENO (N. C.), 1968. - Further contributions to a knowledge of termite fungi in East Africa; the genus *Termitomyces* Heim. *Sydowia Ann. Mycol.*, 22, 160-165.
- PATOUILLARO (.), 1916. - Une Lépiote africaine des nids de Termites. *Bull. Société Mycol. Fr.*, 32.
- PENZIG (O.) et SACCAROO (P.-A.), 1897. - Diagnoses fungorum novorum in insula Java collectorum. Series secunda. *Malpighia*, 2, 486-530.
- PETCH (T.), 1906. - The fungi of certain Termite nests (*Termites redemanni* Wasm. and *T. obscuriceps* Wasm.). *Ann. Roy. Bot. Garden Peradeniya, Ceylan*, 3, 185-270.
- PETCH (T.), 1907. - Insects and fungi. *Sci. Progress*, 2, 229-238.
- PETCH (T.), 1913 a. - Termite fungi a résumé. *Ann. Roy. Bot. Garden Peradeniya, Ceylan*, 5, 303-341.
- PETCH (T.), 1913 b. - White ants and fungi. The black Termite (*Eutermes monoceros* König) of Ceylan. *Ann. Roy. Bot. Garden Peradeniya, Ceylan*, 5, 389-420.
- PETCH (T.), 1917. - Note on the emergence of winged Termites. *Spolia Zeylan*, 19, 395-397.
- POCHON (I.), BARJAC (H. DE) et ROCHE (A.), 1959. - Recherches sur la digestion de la cellulose chez le Termite *Sphaerotermites sphaerolhorax*. *Ann. Inst. Pasteur*, 96, 352-355.
- RAMBUR (J. P.), 1842. - Histoire naturelle des Insectes. Névropylétes, 534 p., 12 pl., Paris.
- ROHRMANN (G.), 1979. - The origin, structure and nutritional importance of the comb in two species of Macrotermitinae (Isoptera: Termitidae). *Pedobiologia*, 19.
- ROONWAL (M. L.), 1962. - Biology and ecology of Oriental Termites. N° 5. Mound structure, nest and moisture-content of fungus combs in *Odontotermes obesus* with a discussion on the association of fungi with Termites. *Rec. Ind. Mus.*, 58, 131-150.
- RUELLE (I. E.), 1970. - A revision of the Termites of the genus *Macrotermes* from the Ethiopian region. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entomology*, 24, n° 9, 363-444.
- RUELLE (J. E.), 1978. - *Megaprotermes*, a new genus of the subfamily Macrotermitinae (Isoptera). *J. Ecol. Soc. Sth. Africa*, 41, 17-23.
- RUYOOKA (D. B. A.), 1979. - Fungi associated with *Macrotermes* near *subhyalinus*. *Ann. Report, Intern. Centre of Insect Physiol. and Ecol.*, 6 (1978), 32-33.
- SANOS (W. A.), 1956. - Some factors affecting the survival of *Odontotermes badius*. *Insectes Sociaux*, 7, 251-259.
- SANOS (W. A.), 1960. - The initiation of fungus comb construction in laboratory colony of *Ancistrotermes guineensis* Silv. *Insectes Sociaux*, 7, 251-263.
- SANOS (W. A.), 1969. - The association of Termites and fungi. In: KRISHNA (K.) et WEESNER (F. M.), *Biology of Termites*, vol. 1, Acad. Press, N. Y., p. 495-524.
- SANNASI (A.), 1969. - Possible factor responsible for the specific growth of *Xylaria nigripes* in the « fungus gardens » of the mounds of the termite, *Odontotermes redellanni*. *Ent. exp. appl.*, 12, 183-190.

- SAVAGE (T. S.), 1849. - Observations on the species of Termitidae of West Afrika described by Smeathman as *T. bellicosus* and by Linnaeus as *T. fatalis*, Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, 4, 211-221.
- SILVESTRI (F.), 1914-1920. - Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi et Termitofili dell'Africa occidentale. Boll. Lab. Zool. gen. e agro dell reale Scuola sup. agric. Portici 9, 3-146, 14, 265-319.
- SJOSTEOT (Y.), 1907. - Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen zoologischen Expedition nach Kilimandjaro ... , 1905-1906, Bd. 3, 15, Corrodentia, n° 1, Termitidae, Upsala.
- SMEATHMAN (H.), 1781. - Some account of the Termites which are found in Africa and other hot climates. Phil. Transac. Roy. Soc. London, 71, 139-192, 4 pl. (traduit en français par Cyrille RIGAUO, sous le titre : Mémoire pour servir à l'histoire de quelques Insectes connus sous les noms de Termes ou Fourmis blanches, 1786, Paris, Chez Née de La Rochelle, 63 p., 7 planches dépliantes).
- TRAGARDH (L.), 1903. - Termiten aus dem Sudan. Jagerskiold, Res. swed. zool. Exped. Egypt White Nile, 12, 1-47.
- WARREN (e. B.), 1909. - Note on the life histories of Natal Termites, based on the observations of the late M. G. D. Haviland. Ann. Natal Mus., 2, 113-128.
- YOKOE (Y.), 1964. - Cellulase activity in the Termite *Leucotermes speratus*, with new evidence in support of a cellulase produced by the Termite itself. Sci. Papers Coll. Gen. Educ. Univ. Tokyo, 14, 115-120.
- ROHRMANN (G. F.) et ROSSMAN (A. Y.), 1980. - Nutrient strategies of *Macrotermes uzukii* (Isoptera: Termitidae). Pedagogia, 20, 61-73.
- COLLINS (N. M.), 1981. - Consumption of wood by artificially isolated colonies of the fungus-growing Termite *Macrotermes bellicosus*. Ent. exp. and appl., 29, 313-320.
-

CAPÍTULO XIII

LOS ALIMENTOS ELABORADOS Y LA TROFALAXIA

Todas las sociedades de insectos altamente estructuras producen alimentos elaborados, los cuales son muy diferentes de los alimentos en bruto.

Las abejas y aborros secretan la jalea real destinada a la alimentación de las reinas (larvas y adultas), obreras y machos (larvas durante los tres primeros días de la vida post-embrionaria).

La jalea real proviene del 3er par de glándulas cefálicas postbucales (glándulas hipofaríngeas de los apicultores = glándulas salivales anexas al 3er segmento cefálico postbucal).

En el caso de las termitas, los alimentos elaborados son de distintos tipos:

En primer lugar está el *alimento estomodeal*, el cual es secretado por las glándulas salivales, pero a menudo el contenido del buche está mezclado con saliva en proporción relativamente cuantiosa.

En segundo lugar está el *alimento proctodeal*, compuesto del contenido de la panza rectal, pero es completamente distinto de los excrementos.

Estos dos tipos de alimentos condicionan el desarrollo y la supervivencia de los miembros de la sociedad, lo cual los vuelve dependientes unos de otros.

Los intercambios de alimento o *trofalaxia*, así como la producción de los alimentos elaborados, confieren a las sociedades de insectos una de sus características más originales.

ALIMENTOS ESTOMODEALES

Las termitas, sea cual sea la familia a la que pertenezcan, intercambian de boca a boca los alimentos que son los productos de su propio trabajo o los alimentos en bruto poco modificados.

Alimentos sólidos mezclados con saliva y regurgitados por las obreras

Caso de los soldados. - Las obreras y las larvas maduras de las termitas inferiores, las obreras de las Termitidae, alimentan a los soldados de boca. Las obreras regurgitan el

contenido de su buche, compuesto por pequeños fragmentos de madera junto con una cantidad relativa de saliva que los fluidifica y les provee también el alimento proctodeal, entre las mandíbulas que el soldado abre tanto como puede.

Estimamos que los soldados encierran en su panza rectal suficientes zooflagelados para metabolizar la madera que les sirven. Si bien el aparato digestivo del soldado está hecho como el de las larvas o imagos, aún así es más pequeño y la masa de sus simbioses es menor que aquella de las larvas maduras.

Los soldados de las Macrotermitinae son alimentados como los de Kalotermitidae, con una mezcla de alimentos y saliva regurgitados. Para los soldados de *Nasuti*, la proporción de alimentos sólidos regurgitados es mucho menor y la saliva es mucho mayor.

Caso de las obreras y de las crías. - Las obreras practican entre ellas los intercambios de alimentos estomodeales y proctodeales, pero con poca frecuencia. Se puede estar una hora observándolas sin ver dicho acto en un grupo de 150 a 200 *Reticulitermes*.

Los intercambios más frecuentes son aquellos que se efectúan entre las obreras o pseudoergados y las larvas jóvenes. Con respecto a la transmisión de zooflagelados simbióticos, hemos indicado cómo se realizan los intercambios estomodeales y proctodeales.

Alimentos estomodeal líquido

De hecho, se trata de saliva pura. Las obreras que la producen la dan por la boca a los soldados blancos, a las larvas y las reproductoras funcionales (reina y rey).

Soldados blancos. - En todas termitas, el estado de soldado blanco que prece al soldado definitivo no posee la facultad de mordisquear la madera, ya que no se lo permiten sus piezas bucales blandas. Por lo tanto, es alimento a la boca como una larva joven. Su tubo digestivo permanece de un blanco traslúcido y no parece contener restos de lignina.

Larvas y ninfas. - Las larvas y ninfas de las Termitidae son alimentadas exclusivamente con saliva por las obreras. Las autopsias que hemos practicado no nos mostraron una cantidad apreciable de fragmentos de madera en el contenido intestinal. Por otro lado, la flora intestinal bacteriana nunca es demasiado abundante como en las obreras adultas. Debido a que la saliva es suficiente para asegurar su crecimiento, se debe concluir que en la saliva están presentes los dos tipos de alimentos fundamentales, es decir, proteínas, glúcidos y posiblemente lípidos. Nuestra ignorancia acerca de la composición química de la saliva no facilita la comprensión de la alimentación de los isópteros.

Las ninfas del último estadio de Macrotermitinae reciben alimentos sólidos en gran cantidad, al punto de tener el tubo digestivo lleno, los cuales nos han parecido ser *únicamente* fragmentos de ruedas con hongos y micotetos, finamente molidos y amasados por las obreras y tomando la consistencia de una pasta ligeramente amarillenta.

El caso de las termitas con zooflagelados simbióticos es más complejo (véase pág. 267), ya que está relacionado con la transmisión de simbioses. Desde la publicación del

estudio de Grassé y Noirot (1946), no se ha escrito nada muy importante acerca de la materia.

Los individuos de la primera edad de *Reticulitermes lucifugus* siempre están desprovistos de flagelados. Su tubo digestivo, cuya panza rectal apenas está indicada, está sin embargo llena de líquido y de madera finamente triturada, de bacilos móviles del tipo *Flexilis* y de grandes espiroquetas del género *Pilotina*.

Reproductoras funcionales. - Las emigradoras son ricas en tejido graso (véase el tomo II) y su tubo digestivo está generalmente casi vacío, siempre con un pequeño contenido en la panza rectal sea cual sea la familia a la que pertenezca el individuo. En el caso de las termitas con zooflagelados, la panza encierra una muestra completa de la fauna y de la flora bacteriana de la especie (véase la pág. 267).

Las reproductoras de reemplazo del tipo neoténico, en las termitas con zooflagelados, poseen una panza rectal como la de las larvas maduras, es decir, está atiborrada de simbioses. Progresivamente, estos individuos se quedan sin fauna al ser alimentados exclusivamente por saliva, ya no tienen más madera en su panza y los flagelados desaparecen al no ser alimentados. Debemos señalar que, en algunas reinas maduras de *Reticulitermes* y *Kalotermites*, hemos encontrado en la panza rectal uno o dos ejemplares de un gran protozoo, relativamente amiboideo, que no hemos podido identificar. Por lo general, el intestino posterior de los reyes y reinas no contiene organismos simbióticos. La saliva es el alimento exclusivo de las reproductoras funcionales.

ALIMENTO PROCTODEAL

Este alimento existe en todas las termitas que albergan en su panza rectal una fauna de zooflagelados simbióticos. Se compone exclusivamente del contenido de la panza, es decir, de un fluido en el cual nada innumerables flagelados, espiroquetas y bacterias. De ninguna manera debe confundirse con las materias fecales que, en *Mastotermitidae*, *Termopsidae* y *Kalotermitidae*, forman excrementos moldeados, cuya superficie porta un relieve que corresponde a los pliegues del recto. El excremento solo contiene residuos y toda la madera no utilizada por los zooflagelados. La clasificación es rigurosa y ningún flagelado es arrastrado en las heces. Por otra parte, en las materias fecales, no se distingue nada que correspondería a la lignina que es separada de la celulosa por los flagelados que digieren la madera.

El solicitante de alimento proctodeal, ubicado detrás de donante, toca con las antenas la espalda del abdomen y desencadena un refle de expulsión del excremento en formación en el segmento terminal (el 5to) del intestino posterior. De este excremento, el cual normalmente no se usa de alimento, sale una gota de líquido lactescente o simplemente turbia que la termita solicitante aspira. A menudo, por no decir casi siempre, el donante expulsa una gota del contenido de su panza rectal. Todo sucede como si su recto terminal no contuviera materias fecales. ¿El solicitante puede reconocer a las larvas u obreras con recto vacío? Nos lo preguntamos. Las reproductoras funcionales, el rey y la reina, no toman alimento proctodeal.

El alimento contiene fragmentos de madera no fagocitados que flotan en un líquido, opalescente cuando se le ve sobre un cierto espesor, y una multitud de flagelados

simbiontes (con la excepción de especies fijas a las paredes de la panza rectal: *Pyrronympa* en *Reticulitermes*, *Microrhopalodina* en *Kaloterms flavicollis*, ...).

LOS INTERCAMBIOS DE ALIMENTOS INTERINDIVIDUALES: LA TROFALAXIA

El primero biólogo que observó en los insectos el fino intercambio de alimentos elaborados fue Roubaud (1916). Observó los intercambios alimenticios de boca a boca entre las larvas y los adultos alimentadores de las avispas africanas del género *Belonogaster*. Designó esta práctica con el término de *ecotrofobiosa*. En 1918, sin conocer aún el estudio del biólogo francés, Wheeler (1918), al estudiar el comportamiento de las larvas de las hormigas y otros himenópteros sociales, lo sustituyó por *trofalaxia*, término utilizado actualmente en todo el mundo.

Los intercambios estomodeales

Se producen en los isópteros no Termitidae entre las larvas, a menos de edades diferentes. Las larvas jóvenes (1er y 2do estadio) desde el principio son alimentadas exclusivamente por las larvas maduras, las cuales poseen una fauna intestinal completa. Estas reciben un alimento compuesto exclusivamente de saliva. Luego, a partir del 3er estadio, continúan siendo alimentadas a través de la boca, pero con la saliva se mezclan fragmentos de madera provenientes del buche.

Entre larvas de edades diferentes y entre larvas y obreras. - Una regla se aplica para todos los isópteros: la larva del primer estadio es alimentada obligatoriamente a la boca por las larvas o pseudoergados (Kalotermitidae, Mastotermitidae, Termopsidae) o por las larvas y obreras (Rhinotermitidae, Hodotermitidae). El alimento distribuido a las larvas de esta edad es saliva casi pura. Por ejemplo, aquellas de *Reticulitermes lucifugus* reciben un alimento que contiene solo un poco de madera finamente aplastado.

En el caso de las Termitidae, las alimentadoras son únicamente las obreras. Desde el exterior nada las distingue de las otras obreras, pero es posible que constituyan una clase particular. Examinaremos su caso en el capítulo dedicado al politeísmo.

En las termitas con zooflagelados simbióticos, la madera observada en el tubo digestivo de las larvas jóvenes puede provenir del alimento proctodeal (véase más adelante).

El intercambio se realiza de la siguiente manera: el individuo donador y el individuo receptor se colocan frente a frente, piezas bucales contra piezas bucales. El receptor (que puede ser solicitante) abre las mandíbulas y sus antenas rozan la cabeza del donador. Las antenas se tocan sin poder detectar la existencia de algún ritual en este proceso. Las caricias del receptor parecen provocar la expulsión del alimento estomodeal, el cual proviene según el caso de los depósitos salivales o de estos depósitos y del buche.

El donador toca las antenas del receptor, lo cual determina la apertura de las piezas bucales, abriéndose también el cibario y el reflejo de aspiración.

Asimismo, a menudo hemos observado que los receptores solicitantes, al pasar o entrar en contacto con sus congéneres, "abren" espontáneamente la boca, de modo que están listos para recibir el alimento.

En el caso de la larva recién nacida o muy joven, la alimentación a la boca parece ser realizada por las larvas maduras o por las obreras, sin que haya una solicitud verdaderamente marcada por parte del receptor. No obstante, la observación de los intercambios trofaláxicos es tan difícil de realizar en condiciones normales que todo lo dicho aún está incompleto o sujeto a revisión.

Intercambios entre larvas de la misma edad o entre obreras. - Esta trofalaxia existe, no hay duda, pero su frecuencia es aparentemente mucho menor, ya que se le observa muy raramente. Esto no significa gran cosa, ya que el observador perturba a los actores con la luz, por más débil que sea.

Intercambios entre soldados y larvas u obreras. - El soldado blanco y el soldado adulto, los cuales no saben alimentarse por sí mismo, son alimentados en las Termitidae exclusivamente por las obreras, mientras que en otros isópteros son alimentados por las larvas maduras o por las obreras si es que están presentes.

El soldado adulto es muy solicitante. He podido observar su comportamiento en buenas condiciones en criaderos de *Bellicositermes bellicosus* y *B. subhyalinus*. Parado sobre sus patas, con el cuerpo oblicuo con respecto al sustrato, el soldado levanta la cabeza, la agita ligeramente de derecha a izquierda y viceversa, mientras que las antenas giran alrededor de su punto sobre la cabeza y las mandíbulas se abren. El soldado en esta condición no golpea el piso por gula. No creemos que emita señales vibratorias mecánicas.

Durante el tiempo de los intercambios, el soldado mueve sus antenas, las cuales tocan la cara o las antenas del donador, mientras que las antenas del donador se mueven poco. El soldado blanco recibe el alimento estomodeal hecho casi exclusivamente de saliva. Al soldado adulto se le distribuye una mezcla de saliva con contenido de buche.

Intercambios entre las larvas maduras, pseudoergadas u obreras con las reproductoras (ninfas, adultos imaginales y neoténicas)

En primer lugar, en la nueva colonia (sujetos de la primera camada), la reina (no sabemos nada del comportamiento del rey) alimenta a sus larvas a la boca, estamos seguros de haberla observado muchas veces en nuestros criaderos de *Kaloterms flavicollis*, *Reticulitermes lucifugus* y *Bellicositermes subhyalinus*.

Las obreras jóvenes de la última especie (aquellas de la primera camada), invirtiendo la situación, se vuelven donadoras y proveen a su madre la saliva nutritiva que ella necesita, ya que sus reservas alimenticias (tejidos adiposos, músculos alares) se agotan (Grassé y Noirot, 1955).

En segundo lugar, los donadores en las termitas no Termitidae son las larvas del 3er estadio a más o las obreras. Es decir, los individuos activos y que toman alimento en bruto.

En tercer lugar, los soldados blancos y los soldados adultos son alimentados obligatoriamente por sus congéneres. Han perdido el reflejo de la "toma del alimento en bruto" (Grassé, 1939).

Recordemos que todas las crías de las Termitinae reciben su alimentación de las obreras. Bathellier (1927) pretendió afirmar que las larvas maduras o las obreras que alimentan al soldado blanco pueden roer la madera. Nosotros no lo creemos así, ya que nunca lo hemos observado. El error de Bathellier se debe sin duda a que las larvas gruesas reciben un alimento estomodeal rico en fragmentos de madera amasados en el buche del donador.

Los intercambios proctodeales

Solo se practican por las termitas portadoras de zooflagelados simbióticos.

Las larvas del 1er y 2do estadio no toman alimento proctodeal, lo cual señala la ausencia de zooflagelados en su panza rectal. Los momentos de la primera toma varían según el género de la termita considerada.

Los intercambios proctodeales se efectúan según el ritual descrito en la página 366. Entre larvas de diversas edades, entre larvas y obreras, entre obreras y entre larvas maduras u obreras y soldados (Alibert, 1960).

Son bastante frecuentes, tal y como lo atestigua la velocidad en la que los individuos sin fauna recuperan sus simbioses artificialmente cuando se les introduce en un grupo de individuos normalmente provistos de zooflagelados.

En el caso de las Termitidae, la utilización de isótopos radioactivos confirmó el hecho de que todas las larvas jóvenes (como las reproductoras funcionales) reciben en principio únicamente la saliva y en estados más avanzados reciben la saliva mezclada con madera (Alibert, 1963, sobre *Cubitermes fungifaber*).

La distribución trofaláxica de los alimentos dentro del termitero

Goesswald y Kloft (1958) fueron los primeros que aplicaron la técnica de marcadores radioactivos en este tema: seguir el pasaje de los alimentos de un individuo a otro (pensamiento social según Buscalioni y Comes, 1910). Utilizaron el isótopo radioactivo del fósforo ³²P.

El isótopo marcador que pasa por las secreciones de las glándulas tegumentarias puede ser tomado por otros individuos sin que haya trofalaxia. Ahora bien, el tocamiento es una práctica extremadamente frecuente entre las termitas. Para evitar la contaminación por contacto con la madera con radiación, Goesswald y Kloft (1958) recubrieron la placa de esta madera con una hoja plástica perforada en algunos sitios. La termita tiene ahora acceso a la madera radioactiva, pero no mancha la superficie.

Los resultados obtenidos confirmaron nuestras observaciones por completo y precisaron algunos puntos que habían permanecido en la incertidumbre.

Alibert (1969) ofreció a *Kalotermes flavicollis* papel filtro que había sido sumergido en una solución de sal de ³²P, luego seco.

McMahan (1963, 1969) utilizó el estroncio radioactivo ^{83}Sr como marcador. Constató que los soldados de *Cryptotermes brevis* aislados en las cúpulas en madera de labra, al cabo de 7 días, no habían tomado ningún alimento, pero habían adquirido una radioactividad desde que se habían juntado con las larvas.

El cese de la toma de alimento de los individuos que iban a morir fue confirmado por el marcaje radioactivo.

La observación y el marcaje por isótopos radioactivos confirma que el alimento proctodeal, cuya naturaleza hemos precisado, solo existe en las termitas con zooflagelados (véase la pág. 267, el modo de transmisión de dichos protozoarios). Todos los individuos lo intercambian, ya sean larvas del 2do estadio y más, obreras y soldados. Solo la pareja real no participa, su alimento es la saliva pura.

Estos hechos fueron confirmados utilizando el marcaje por isótopos radioactivos.

La frecuencia de los intercambios trofaláxicos

Alibert (1959) mostró que, en *Kaloterms flavicollis*, después de la introducción de individuos convertidos en radioactivos por la ingestión del papel filtro impregnado de ^{32}P , al cabo de 12 horas el 40% de la colonia era radioactiva, luego de 20 horas el 70% y finalmente al cabo de 35 horas ¡el 100%! Hechos similares fueron revelados por Miss McMahan en *Cryptotermes brevis*: al introducir un solo individuo radioactivo en un grupo de 25 sujetos, al cabo de 96 horas todos estaban contaminados. Si el grupo cuenta 200 miembros, solo el 50% lo está.

La importancia numérica del grupo condiciona la frecuencia de intercambios trofaláxicos entre los individuos que lo componen (Goesswald y Kloft, 1963).

Al cabo de un cierto tiempo, el grupo perdió una parte de su radioactividad debido a que una fracción importante de la madera ingerida pasa a los excrementos y se ve expulsada. La radioactividad solo se mantiene mediante el isótopo radioactivo metabolizado y fijo en las células (véase también Goesswald y Kloft, 1963).

Sen-Sarma y Kloft (1965), al utilizar como marcador a ^{131}I , constataron que la eliminación de la sustancia radioactiva es más lenta en los individuos agrupados que en un sujeto aislado. La mitad del marcador se elimina en 354 horas por el solitario y en 580 horas por los 5 individuos que viven juntos. La diferencia está en que la termita solitaria expulsa el marcador directamente en sus excrementos, los cuales en grupo se intercambian varias veces entre los individuos antes de ser eliminados, lo cual retarda su expulsión. Se trata de una consecuencia social.

BIBLIOGRAFÍA

- AUBERT (J.), 1959. - Les échanges trophallactiques chez le Termite a COLL jaune (Calotermes flavicollis Fabr.) étudiés a l'aide du phosphore radio-actif. C. R. Acad. Sci. 248, 1040-1042.
- AUBERT (J.), 1960. - Les échanges trophallactiques entre Termites sexIIés et larves de jeunes fondations de colonies et de sociétés plus ilgées (Ca/otermes f/avicollis Fabr.). C. R. Acad. Sci. , 250, 4205-4207.
- AUBERT (J.), 1963. - Échanges trophallactiques chez un Termite Sllpérieur. Contamination par le phosphore radio-actif de la population d'un nid de CI/bilermes fUl/gifaber. [nsectes Social/x , 10, 1-12.
- AUBERT (J.), 1965. - Mue et trophallaxie proctodéale chez Calotermes flavicollis. C. R . A cad. Sci., Paris, 261, 3207-3210.
- AUBERT (J.), 1967. - Influence de la société et de l'individu sur la trophallaxie chez Ca/o- termes flavicollis Fabr. et CI/bitermes fl/ngifaber (Isoptera). Colloqlles interno C. N. R. S. , Paris. L 'ejfet de groupe chez les animal/x, 1-49.
- BATHELLIER (J.), 1927. - Contriblltion a l'étude systématique et biologique des Termites de l'Indochine. Fal/ne Colonies Franr;aises, 1, 125-365.
- GOSSWALD (K.) et KLOFT (W.), 1958. - Radioaktive Isotope zur Erforschllng des Staaten- lebens der Insekten. Umschau Forsch. Wiss. Techn., 58, 743-745.
- GOSSWALD (K.) et KLOFT (W.), 1959. - Zur Laboratoriumsprüfung von Textilien auf Ter- mitenfestigkeit mit Ka/otermes f/avicollis Fabr. Entomo/. Exp. App/ .. 2, 268-278.
- GOSSWALD (K.) et KLOFT (W.), 1964. - Tracer experiments on food exchange in ants and Termites. In: BOUILLON (A.), Études sur les Termiles africains, Masson, Paris, p. 175-178.
- GRASSÉ (P.-P.), 1939. - Comportement et particularités physiologiqlles des soldats de Ter- mites. BI/l/. Soco Zoo/. Frauce, 64, 251 -262.
- GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (CH.), 1955. - La fondation de nouvelles sociétés par Bellicositermes uata/ensis. Insectes Social/x, 2, 212-220.
- GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (CH.), 1959. - L'évolution de la symbiose chez les Isoptères. Experientia, 15, 365-372.
- HARRIS (W. V.) et SANDS (W. A.), 1965. - The social organization of termite colonies. Symp. Zoo/. Soco Londou, 14, I 13-131.
- MeMAHAN (E. A.), 1963. - A study of termite feeding relationships, using radioisotopes. Ann. Entomo/. Soco Anl., 56, 74-82.
- Me MA HAN (E. A.), 1966. - Food transmission within the Cryplolermes brevis colon y (Isop- tera: Kalotermitidae). Aun. Entomo/. Soco Am., 59, 1131-1137. MeMA HAN (E. A.), 1968. - Radiation and the termites at El Verde. lu: ODUM CH. T.), ed., A Tropica/ Rain Forest. A. E. C. Office of Technical Information, Washington, D. C.
- Mc M AHAN (E. A.), 1969. - Feeding relationships and radioisotopes techniques. In: KRISH NA (K.) et WEES ER (F. M.), eds., Biology of Termites, Academic Press, N. Y. and London, 1, 387-406.
- NEL (J. J. C.) et HEWITT (P. H.), 1969. - A study ofthe food eaten by a field population of the harvester Termite, Hodotermes mossarnbicl/s (Hagen) and its relation to population density. J. elll. Soco Slh Africa, 32, 123-131.
- NOIROT (CH.), 1952. - Les soins et l'alimentation des jeunes chez les Termites. Ann. Sci. nal., Zool. Biol. anim., 11 e sér., 14, 405-414.

- ROUBAUD (E.), 1916. - Recherches biologiques sur les Guepes solitaires et sociales d 'Afrique. Ann. Sci. nat., Zool., 1, sér. 10, 1-160.
- SEN-SARMA (P. K.) et KLOFT (W.), 1965. - Trophallaxis in pseudoworkers of *Kaloterms flavicollis* (Fabr.) using radioactive P31. Proceed. Zool. Soco Ca/cl/Ita, 18, 41-46.
- WHEELER (W. M.), 1918. - A study of some ant larvae with a consideration of the origin and meaning of the social habit among Insects. Proc. amerophi/os. Soc., 57, 293-343.
-

CAPÍTULO XIV

EL APARATO RESPIRATORIO Y LA RESPIRACIÓN

Este aparato, como en todos los insectos con raras excepciones, se compone de un sistema complejo de túbulos ramificados, las *tráqueas*, que se comunican con la atmósfera exterior por orificios, los *estigmas*, que se sitúan en los pleuritos del mesotórax, metatórax y abdomen, en razón de un par por segmento.

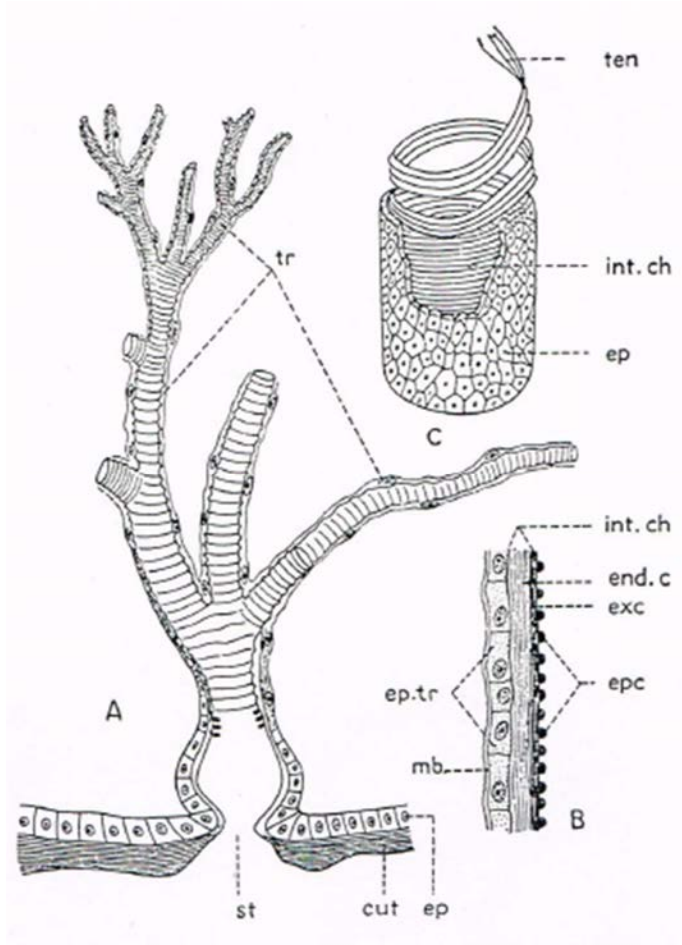
Estructura de las tráqueas y de las traqueolas

La estructura de las tráqueas y de las traqueolas es de tipo sencillo, el mismo que se observa en la inmensa mayoría de insectos pterigotos. Asimismo, está descrito en todos los manuales de entomología. El sistema traqueal adquiere, en la reina fisogastría (véase el capítulo *Fisogastría de las reinas*), particularidades que han sido estudiadas por Bordereau (1979) con minucia.

La pared de las tráqueas posee una estructura muy similar a la del tegumento. Su modo de desarrollo embrionario explica la similitud: el ectodermo del embrión se invagina en tubos por los costados, en las regiones dorsal-laterales y justo por encima de la base de las patas para los troncos torácicos. Los orificios externos de cada una de las invaginaciones tegumentarias representan los futuros orificios respiratorios o *estigmas*. La parte tubular de la invaginación muestra el bosquejo de la tráquea que seguirá su desarrollo al alargarse y ramificarse. La base epitelial que constituye la matriz está formada por células planas y poligonales que continúan con las células epidérmicas que recubren el cuerpo.

Hacia el exterior, el epitelio está provisto de una membrana basal y secreta sobre su cara interna (luz de la tráquea) una íntima gruesa cuticular que corresponde al conjunto de la cutícula con endocutícula, exocutícula y epicutícula (fig. 233). En algunos lugares, esta cutícula se ensancha en anillos transversales o en espirales y el conjunto forma un filamento espiralado que refuerza las paredes de la tráquea, lo que le da un aspecto de anillo y mantiene abierta la luz. Se le designa a este filamento con el nombre de *taenidium* o *tenidio*. Este está formado únicamente por la epicutícula (fig. 234).

FIG. 233. - Estructura de una tráquea. A, esquema de un tronco traqueal; *cut*, cutícula; *ep*, epidermis; *st*, estigma; *tr*, ramificaciones de la tráquea. B, corte de la pared de una tráquea; *epc*, epicutícula; *exc*, exocutícula; *end. c*, endocutícula; *ep. tr*, epitelio traqueal; *int. ch*, intima quitinosa; *mb*, basal. C, porción de una tráquea con tenidio (*ten*) desenrollado (según R. SNODGRASS, 1935).



El tenidio constituye raramente un filamento continuo de un extremo a otro de la tráquea. El ensanchamiento espiralado se compone en realidad de una serie de filamentos donde cada uno efectúa solo un cierto número de vueltas. Cuando se rompe una tráquea, se puede ver salir desde el punto de ruptura algunas vueltas hechas de algunos filamentos relativamente contiguos y cada uno es un tenidio (fig. 233 C). Es posible que el tenidio, en lugar de verse interrumpido, continúe de un extremo al otro de un tronco traqueal. Las últimas ramificaciones de las tráqueas solo están cubiertas por una delgada capa de epicutícula, la cual se muestra muy permeable al agua (fig. 233). La cutícula de las tráqueas y traqueolas de los imagos hembra ha sido estudiada por Bordereau (1979).

La pared traqueal es extremadamente delgada, de 1 a 2 μm . La epicutícula está hecho de una *capa externa* laminar con un espesor de 7 a 10 μm y una *capa interna* similar con un espesor de 15 a 20 μm , cuyo rastro se pierde a nivel de los tenidios.

La epicutícula interna está revestida (excepto los tenidios) con una capa con gránulos finos (60 a 80 μm de espesor). Los tenidios ocupan la cima de los pliegos epicuticulares (fig. 234) y se componen de una sustancia donde se toman los filamentos y las fibrillas que faltan hacia la base. Entre la cutícula y las células epiteliales subyacentes se interpone un espacio de 10 a 25 μm de espesor (fig. 235).

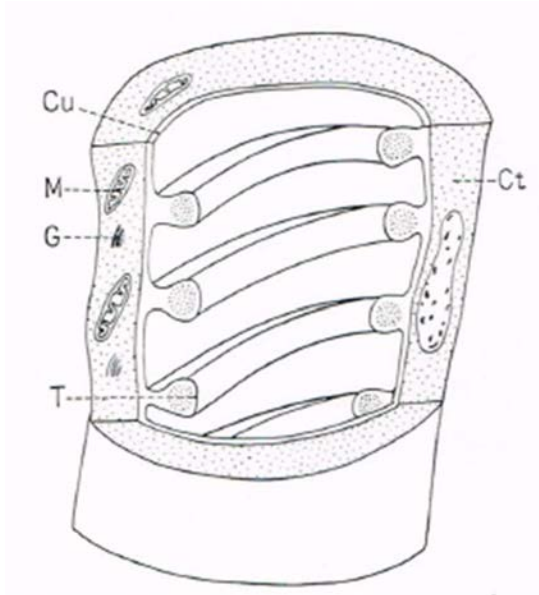


FIG. 234. - Esquema de la ultraestructura de una tráquea. *Ct*, célula traqueal; *Cu*, cutícula; *G*, dictiosoma o aparato de Golgi; *M*, mitocondria; *T*, tenidio.

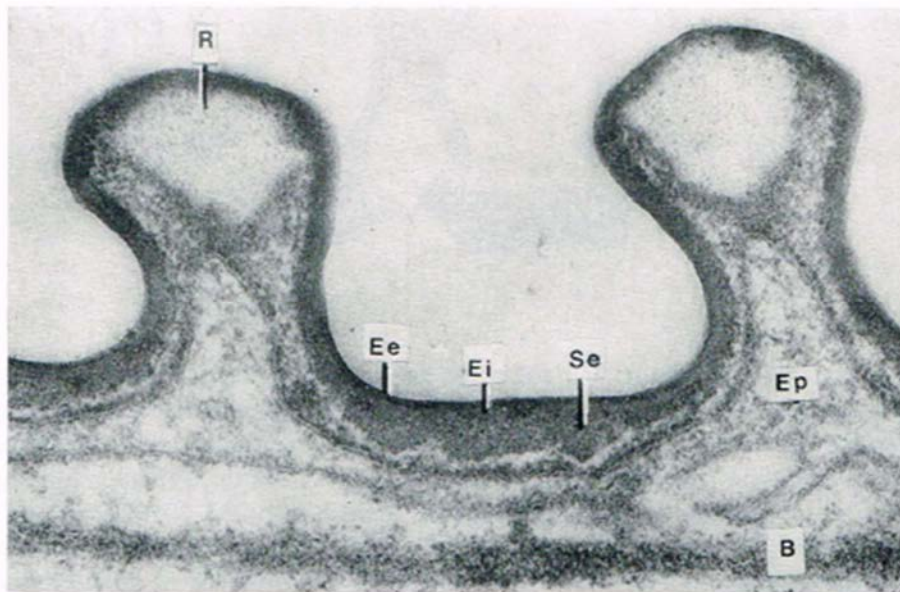


FIG. 235. - Corte de la pared de una pequeña tráquea del imago alado hembra de *Cubitermes fungifaber*. *B*, basal del epitelio traqueal; *Ee*, epicutícula externa; *Ei*, epicutícula interna; *Ep*, epitelio; *Se*, sub-epicutícula; *R*, tenidio (x 11 200, fotografía de C. BORDEREAU, 1979).

Las últimas ramificaciones de las tráqueas muestran un diámetro reducido que mide de 2 a 3 μm . Luego, en la última célula, la *célula traqueolar* (fig. 236), la tráquea termina en su extremidad en un ramo de túbulos muy finos que son las traqueolas, cuyo diámetro varía de un insecto a otro, entre 1 μm y 0,1 μm . La traqueola es un revestimiento muy delgado y supuestamente se renueva al momento de las mudas como el de las tráqueas. No

obstante, los autores dudan de la muda epicuticular de la traqueola. En cada muda, y esto es algo seguro, se forman nuevas traqueolas.

Las traqueolas difieren de las tráqueas en el hecho de que están contenidas en el citoplasma de células particulares, separadas de la matriz de la tráquea: los *traqueoblastos* o *células traqueolares*, vistos por primera vez por Leidig (1851). Estos se ramifican bastante y sus prolongaciones muy finas permanecen aisladas o hacen anastomosis, además que están revestidos de una capa muy delgada de citoplasma

Si se separan en ramo de la extremidad traqueana, a veces permanecen simples o se bifurcan o portan ramas laterales (fig. 236 y 238). Para la mayoría de descriptores, las traqueolas no hacen anastomosis. La duda permanece sin esclarecer con respecto a las traqueolas de los músculos alares.

Las traqueolas pueden abrirse camino de una célula traqueolar a otra al pasar, en algunos casos, por las células traqueolares más pequeñas, las llamadas *células de relevo*. Algunos autores las incluyen entre las *membranas peritoneales* que comprenden a otros tipos celulares. Tales membranas existen en los isópteros, alrededor de los órganos genitales.

No se sabe si, en el caso de las termitas, las traqueolas están llenas de aire o de líquido. Tampoco se sabe cómo terminan los traqueolos. Al parecer, de la pared del intestino posterior no salen células traqueanas o *traqueoblastos*.

Hasta aquí, según nuestra información, no se ha señalado la presencia de *células traqueales* en las termitas.

En cada muda, toda la íntima de las tráqueas junto con la epicutícula de las últimas ramificaciones son expulsadas al exterior y luego regeneradas.

El sistema traqueal

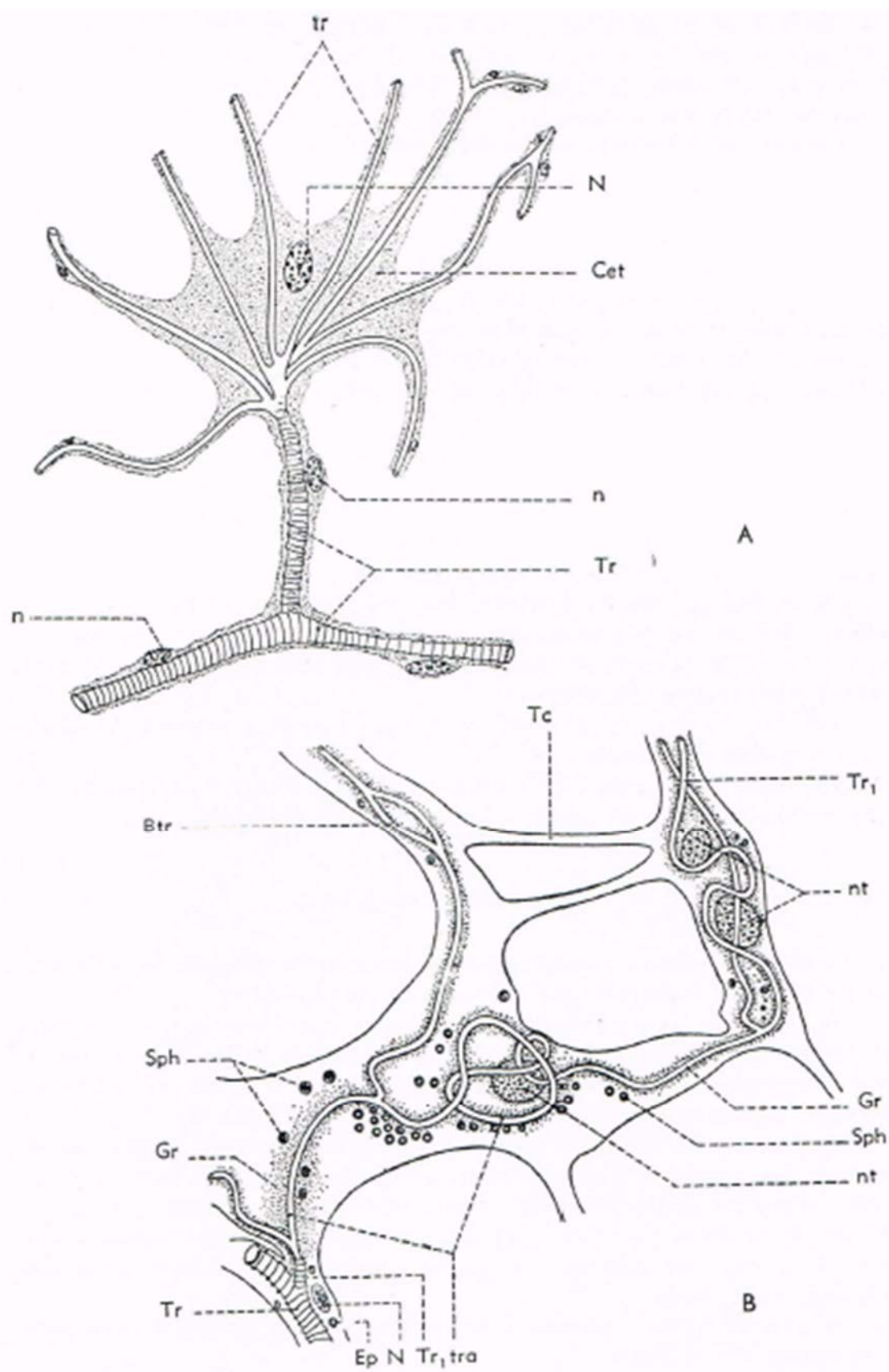
El plan del sistema traqueal de las termitas se asemeja al de los insectos inferiores y se distingue por la ausencia de *sacos traqueales*.

Un par de troncos longitudinales dorsales corren a lo largo del cuerpo y envía ramificaciones a la cabeza. Abajo y en los costados está el *tronco longitudinal lateral*, también llamado estigmático, ya que desde ahí parten las ramas (*ramas estigmáticas*) que conducen a los estigmas (fig. 237).

A nivel de cada segmento, una tráquea transversal fuerte comunica los *dos troncos longitudinales dorsal y ventral* de un mismo costado del cuerpo. Siempre en el abdomen, un tercer tronco ventral va del 1er al 10mo segmento abdominal. Los dos troncos longitudinales ventrales están unidos, a razón de uno por segmento, por los troncos comisurales que bajan en forma de pilar enrollado.

Los canales laterales parten de troncos cortos que se extienden en un tronco *longitudinal*, llamado también *visceral*.

Las tráqueas del 2do y 3er par de patas partes de troncos estigmáticos.



Este plan se realizó en las larvas jóvenes de Macrotermitinae (fig. 237 a 239).

El sistema traqueal de la cabeza, del protórax y del primer par de patas se presenta de manera diferente.

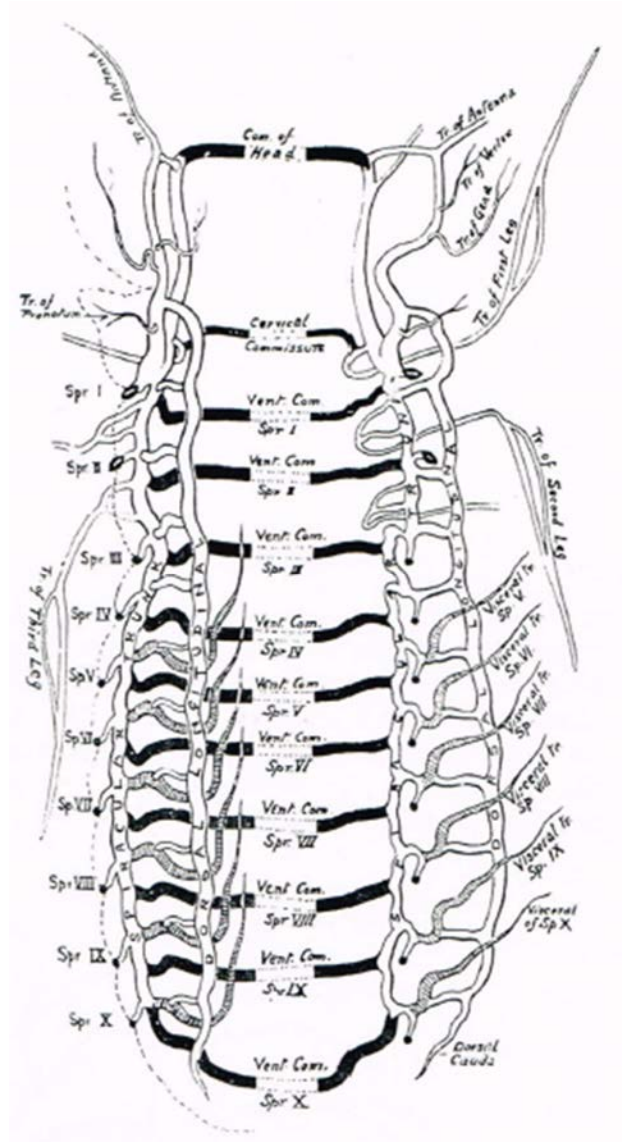


FIG. 237. - Esquema del sistema traqueal de una larva recién nacida de *Bellicositermes*. El costado derecho en vista lateral y el costado izquierdo visto por detrás (según CL. FULLER, 1919).

FIG. 236. - A, célula traqueolar estrellada (Cet); *n*, núcleo del epitelio traqueal; *N*, núcleo de la célula estrellada; *tr*, traqueola; *Tr*, tráquea. B, células traqueolares tomadas de la vaina ovígera de un *Carausius morosus* (Fásmidos) inyectado de índigo blanco; *Btr*, bifurcación y anastomosis traqueolar; *Gr*, granulaciones y *Sph*, esférulas citoplasmáticas que oxidan el índigo blanco; *Ep*, epitelio; *N*, núcleo de este epitelio; *nt*, núcleos de las células traqueolares; *Tr*, tráquea; *Trj*, última ramificación traqueana; *tra*, traqueolas; *Tc*, prolongación citoplasmática sin traqueola (según P. REMY).

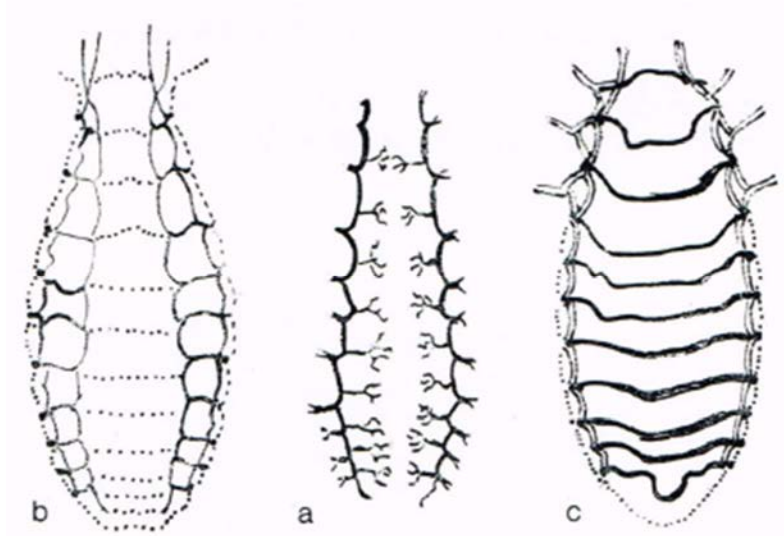


FIG. 238. - *Bellicositermes*. a, crecimiento de ramificaciones traqueales en ramos sobre el tronco longitudinal común; b, la doble conjunción dorsal y lateral, en estrella, entre dos troncos longitudinales de un mismo lado; c, troncos transversales y ventrales que unen los sistemas derecho e izquierdo (según CL. FULLER, 1919).

La estructura más destacable consiste de un tronco grueso en forma de U que se proyecta a partir del protórax, por la cabeza y pasa a través del foramen magnum y reposa en la placa cefálica (fig. 239), es el resultado de una anastomosis de dos troncos estigmáticos (también llamados laterales) en la cabeza (fig. 239). Las patas anteriores reciben un tronco traqueal, el cual parte del tronco estigmático y va a la cabeza (fig. 239 A). Las observaciones de Bordereau (1971) confirman las descripciones de Fueller (1919), (fig. 240).

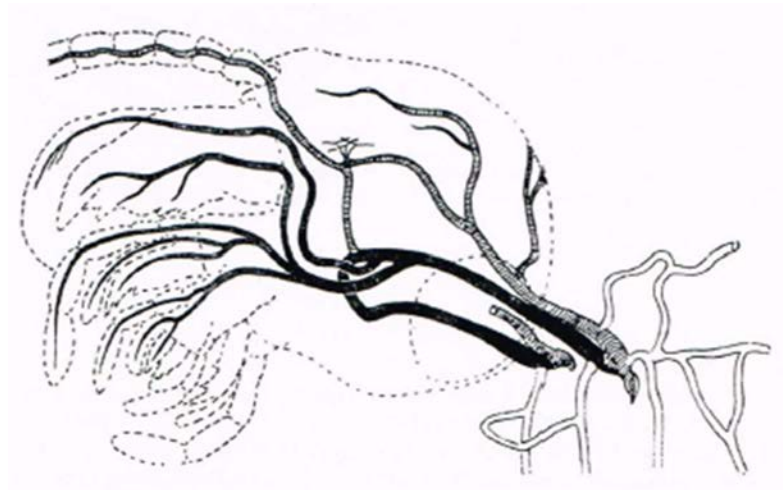


FIG. 239. - Tráqueas cefálicas de una joven Macrotermitinae (según CL. FULLER, 1919).

El desarrollo del sistema traqueal

El plano del sistema traqueal tal y como lo describimos se realiza casi de la misma forma en la larva recién nacida. Se complica un poco a medida que la larva avanza en edad, pero no se vuelve irreconocible a pesar del brote de nuevas ramas.

El principal estudio concerniente a este tema es de Fueller (1919), quien siguió la extensión del sistema traqueal a lo largo del desarrollo post-embriionario, sobre todo en los inicios alares.

De manera general, el sistema traqueal crece como un árbol. La tráquea se alarga por su extremidad libre o se dicotomiza. Las ramas crecen en longitud y en número, mientras que el tronco original se ensancha. En cada región, la disposición final tiene su particularidad y corresponde a un modelo bien definido.

Por ejemplo, en la larva hembra, cada estigma abdominal parte de un tronco traqueal simple, el cual a su vez se subdivide en tres. A medida que la ninfa se ensancha, el número de ramas aumenta y la mayoría de ellas van hacia el inicio ovárico, como los tentáculos de un pulpo y conectan las gónadas con pleuritos.

La transformación que experimenta el sistema traqueal cuando la reina se vuelve fisogastría está descrito en el capítulo dedicado a la fisogastría.

Las uniones o anastomosis se establecen entre los subsistemas que tienen un estigma como punto de origen. Se distinguen dos tipos principales: las uniones longitudinales entre subsistemas de un mismo lado y uniones transversales entre subsistemas simétricos. Las uniones longitudinales pueden ser dobles (fig. 238 y 239).

La traqueación sigue de la misma manera que en la cabeza y los miembros.

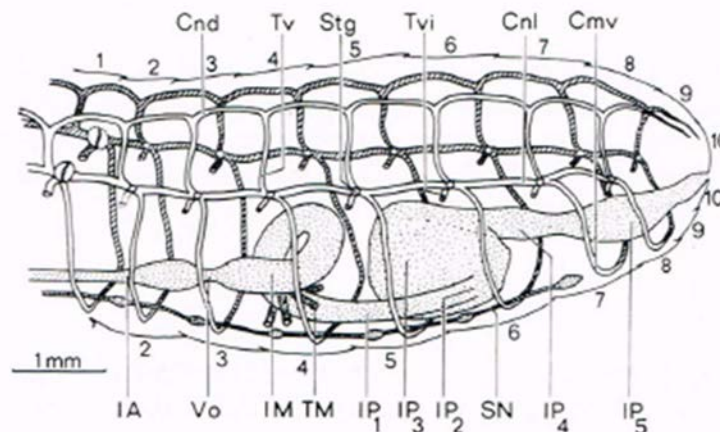


FIG. 240. - Organización general de tráqueas abdominales de una termita. *Stg*, estigmas; *Cnl*, conectivos laterales; *Tv*, tráqueas verticales; *Cmv*, comisuras verticales; *Tvi*, tráqueas viscerales; *IA*, intestino anterior; *IM*, intestino medio; *IP₁* a *IP₅*, segmentos sucesivos del intestino posterior; *SN*, cadena nerviosa ventral; *TM*, tubo de Malpighi; *Vo*, válvula esofágica; *1* a *10*, segmentos abdominales (según C. BORDEREAU, 1971).

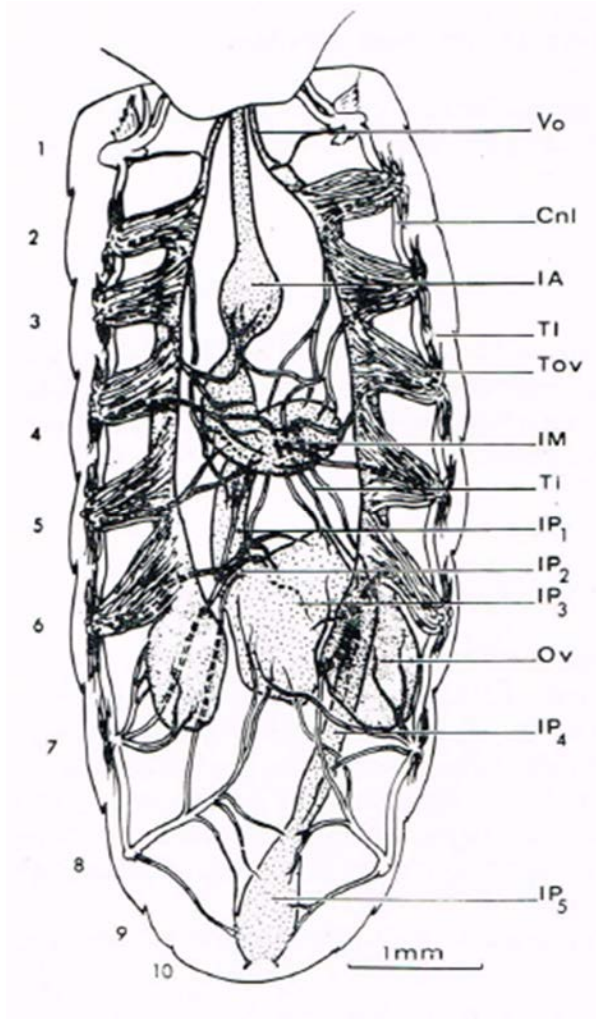


FIG. 241. - Traqueación visceral del imago hembra de *Bellicositermes bellicosus*. *Cnl*, conectivo lateral; *IA*, intestino anterior; *IM*, intestino medio; *IP₁* a *IP₅*, los segmentos sucesivos del intestino posterior; *Ov*, ovario; *Tov*, ramos traqueales del ovario; *Ti*, tráqueas del intestino; *Vo*, válvula esofágica. La traqueación de los ovarios es considerablemente más grande que la de los testículos; *1* a *10*, segmentos abdominales (según C. BORDEREAU, 1971).

La estructura de las traqueolas no varía, excepto en las reinas fisogastras.

La traqueación de los apéndices y de los miembros se realiza a partir de grandes troncos y por medio del crecimiento de tráqueas (brotes) y ramificación. Las tráqueas en cada órgano se disponen según un plan fijo y solamente con fluctuaciones individuales (fig. 240).

Los estigmas

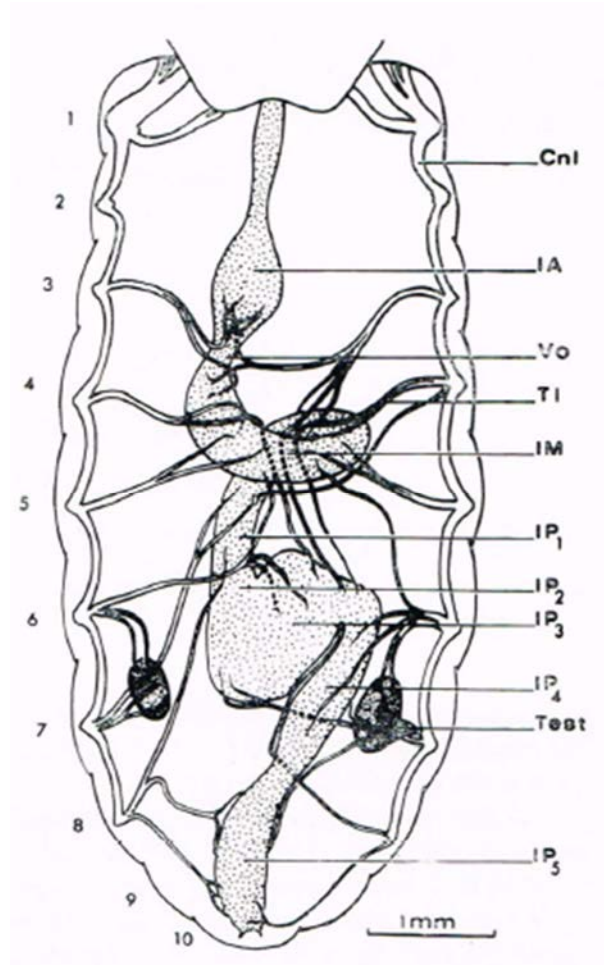
En el caso de los isópteros, los *estigmas* o aperturas respiratorias tienen un número de 10 pares: I (mesotórax), II (metatórax), III a X (ocho primeros segmentos abdominales).

Se abren en cada pleurito de cada lado del cuerpo.

En las termitas no todos tienen la misma estructura.

Fueller (1919) les dedicó un estudio profundo, pero sus descripciones a veces no son del todo claras.

FIG. 242. - Traqueación visceral del imago macho de *Bellicositermes bellicosus*. Mismas letras que en la figura 240; *Test*, testículos (según C. BORDEREAU, 1971).



En la recién nacida, el estigma comprende las partes indicadas aquí (fig. 243):

1° El *poro* rodeado de un borde esclerotizado que continúa por los tegumentos adyacentes.

2° El *atrium*, tubo alargado y superficialmente reticular. En uno de sus extremos, en el costado visceral, se encuentra una pequeña placa que es la pieza resistente. El atrium y la cavidad de la palanca parecen ser continuos.

3° La *palanca* proviene aparentemente de una evaginación de la tráquea y tiene la apariencia de un saco membranoso, pero es rígido, ya que solo su cara visceral es membranosa.

4° El *epitraqueolo* es un segmento tubular membranoso del tronco traqueal que van del atrium al traqueolo. Sobre el costado inferior, está en continuidad con la palanca.

5° El *traqueolo* marca con una protuberancia el inicio del tronco traqueal. Muy esclerotizado, su cara externa está adornada con una red de mallas hexagonales sobresalientes.

La apertura y el cierre del estigma están asegurados por ramos musculares (fig. 243).

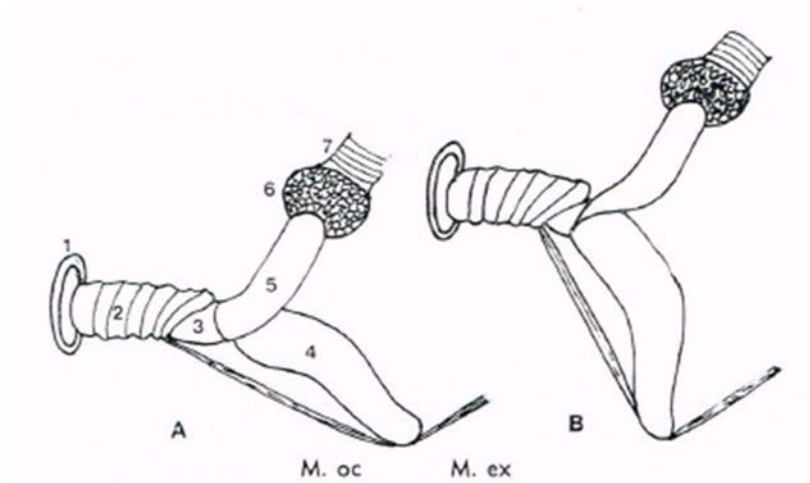


FIG. 243. - Estigma abdominal de una larva recién nacida de *Bellicositermes* o de una *Odontotermes*. A, abierto; B, cerrado. 1, marco circular (= poro); 2, atrium; 3, pieza resistente; 4, palanca; 5, epitraqueolos; 6, traqueolos; 7, tronco traqueal; M. ex, músculo extensor; M. oc, músculo oclisor (imitado de CL. FULLER, 1919).

Uno de ellos, el *músculo oclisor*, se inserta en una proyección de la cara ventral del atrium, un poco hacia adelante de la pieza resistente y de la otra parte sobre la extremidad distal de la palanca.

El segundo músculo, el llamado *músculo extensor*, se inserta en una parte de la misma extremidad de la palanca y, en la otra parte, sobre el tergito (fig. 244).

Progresivamente, muda tras muda, el estigma larvar pasa al estado adulto.

La palanca se convierte progresivamente en una placa esclerotizada y arqueada. La pieza resistente se extiende y se marca con una profunda incisura, y se reduce considerablemente (fig. 244, R). La pared del atrium adyacente a esta pieza envía una fuerte proyección. Una vez esclerotizada, forma la placa mentonera que se convierte en la válvula fija del estigma.

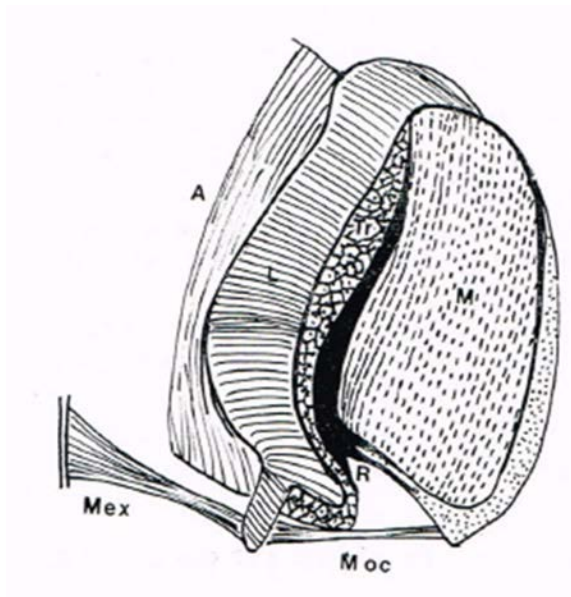


FIG. 244. - III estigma (1er abdominal) del imago hembra de *Bellicositermes natalensis*, vista del exterior. La pieza resistente (R) se encuentra reducida en un borde estrecho de la pieza mentonera (M); L, palanca en forma de lámina arqueada con una proyección en su extremidad inferior; Mex, músculo extensor; Moc, músculo oclisor; A, atrium (según CL. FULLER, 1919).

El epitraqueolos desaparecen englobado por el traqueolos, el cual se extiende y alcanza el nivel de la palanca (*Tos*, fig. 244).

Luego, el atrium disminuye en longitud y se presenta un nuevo borde sobre el antiguo, se trata de la *peritrema*, mientras que la placa mentonera crece y toma una forma auricular.

De aquí en adelante la aurícula se diferencia del aparato de cierre. Por otro lado, la placa mentonera y la palanca, ajustados una a la otra (coaptación), forman ahora las válvulas del dispositivo obturador (fig. 244).

La contracción del músculo ocluser del músculo ocluser afecta a la palanca, la cual adopta una posición vertical o similar. Su cabeza (= extremidad proximal) rechaza la pared del epitraqueolos, en cierto modo la aplasta y borra así su cavidad. El músculo extensor, antagonista del anterior, al contraerse produce el efecto contrario. Cuando la palanca vuelve a su posición horizontal, la luz de traqueolos reaparece.

Le debemos a Jucci (1924) la descripción de los estigmas abdominales 2do y 3ero de *Mastotermes darwiniensis* (soldado).

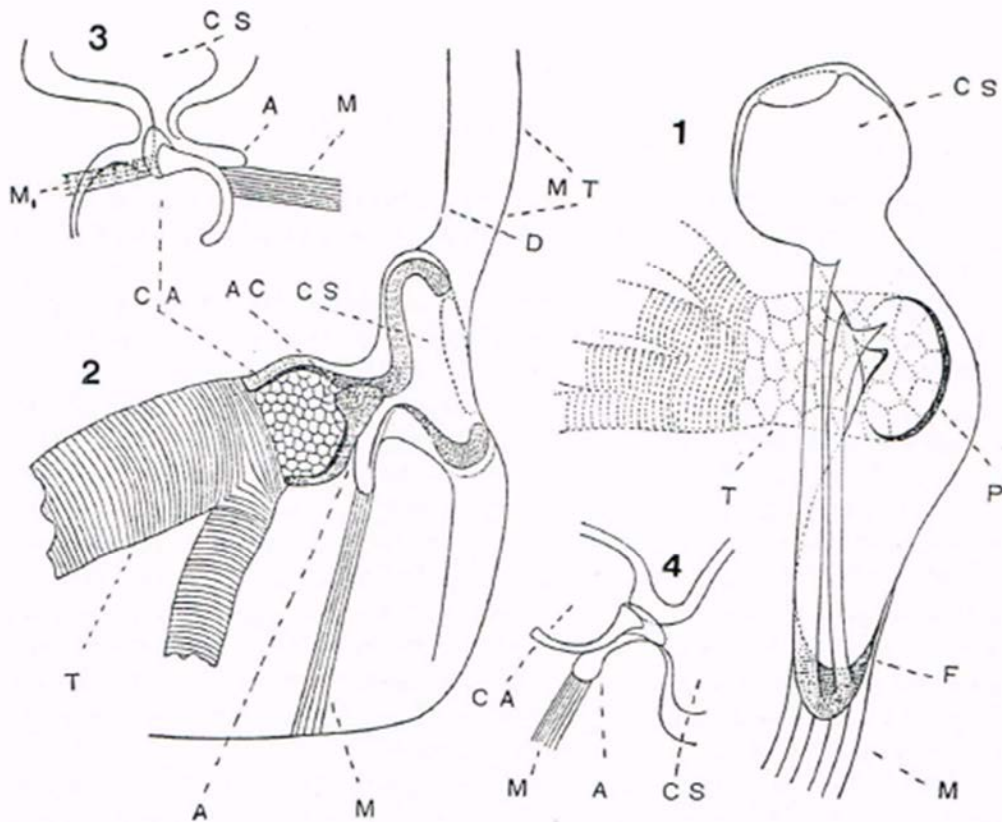


FIG. 245. - Esquemas de estigmas. 1, 2do estigma de un alado emigrante de *Reticulitermes lucifugus*; 2, 2do estigma abdominal del soldado de *Mastotermes darwiniensis*; 3, 3er estigma abdominal del mismo; 4, 2do estigma abdominal del mismo para mostrar la incorporación de la aldaba de la cabeza de la pieza resistente. A, palanca ampulliforme; AC, pieza resistente: cabeza y arco quitinoso; CA, atrium; CS, cúpula estigmática; D, membrana pleural; F, fondo quitinoso de la palanca ampulliforme; M, músculo extensor; M₁, músculo ocluser; MT, margen de terguito; O, peritrema; T, tronco traqueal (según C. JUCCI, 1924).

Es difícil reconocer ahí el dispositivo observado por Fueller (1919) en *Bellicositermes*. No intentaremos unir el esquema dado por el primer autor con el del segundo y nos limitaremos a reproducir los esquemas que ilustra el texto de Jucci.

Si la figura 245 correspondiente al estigma de *Reticulitermes* es exacto, es necesario concluir que la palanca conserva la forma vesicular que en las larvas de *Bellicositermes* (véase Fueller, 1924).

En los imagos de *Bellicositermes* (y también debe ser verdadero en los demás), el aparato respiratorio varía un poco según el sexo (Bordereau, 1971), (fig. 241 y 242). En la hembra, los estigmas II y VII, al contrario del macho, no poseen un atrium, pero se cierran por medio de dos válvulas esclerotizadas. El estigma X está conformado como en el macho. Se señalan algunas diferentes entre las traqueaciones de ambos sexos (véanse las figuras).

Los intercambios respiratorios

Aunque las publicaciones sobre este tema no abundan, se dispone actualmente de algunos datos sobre los intercambios y las necesidades respiratorias de las termitas.

El aparato respiratorio de los isópteros pertenece al tipo holonéustico, donde el aire entra por *todos* los estigmas del insecto. El ritmo de los movimientos respiratorios es desconocido, no se habla de ello en los estudios.

El coeficiente respiratorio de *Reticulitermes* y *Zootermopsis* fue encontrado cerca de la unidad 1/1 (Cleveland, 1925). El retiro de la fauna tiene por efecto su reducción (Cook, 1932). El coeficiente QR se encuentra cerca de la unidad, pero con los sujetos por lo general provistos de sus simbioses. Además del CO₂, encontramos entre los gases rechazados a un gaz no determinado con exactitud: hidrógeno o metano, siendo el QR = 0,986 (valor promedio). En las *Zootermopsis nevadensis* sin fauna después de un día, el QR = 1,003 en promedio y en los sujetos sin fauna después de dos semana, el QR = 0,82, valor que está próximo al QR de los animales sometidos al ayuno. Hungate (1938) confirmó las cifras de Cook y concluyó que la termita, normalmente equipada con simbioses, tiene un metabolismo en el que los hidratos de carbono se oxidan por completo.

Cook (1932) demostró que *Zootermopsis nevadensis* consume la misma cantidad de oxígeno hasta que el contenido de oxígeno de la atmósfera, en la que está ubicado el insecto, baje a 2%. Bajo esta tensión, *Zootermopsis* consume todo el oxígeno disponible.

En la ausencia de este gas, la termita pasa a la anaerobiosis, pero al cabo de dos días su vida corre peligro. Al estar en anaerobiosis, se inmoviliza.

¡Es algo notable el hecho de que las termitas continúan respirando con normalidad en atmósferas que contienen solo el 20% de anhídrido carbónico! La narcosis solo se manifiesta con un contenido más elevado (véase también Skaife, 1955 y Luescher, 1955). En una atmósfera rica en CO₂, el QR permanece cerca del valor uno (Cook, 1932).

Al usar el método manométrico para medir el efecto de la temperatura en los intercambios gaseosos en *Zootermopsis angusticollis*, Cook y Smith (1942) estudiaban al mismo tiempo la producción de hidrógeno por los simbioses intestinales.

Así, como habíamos esperado, la elevación de temperatura aumenta el consumo de oxígeno, la actividad de simbioses, indicado por la producción de hidrógeno, es máxima a una temperatura entre 16° C y 24° C. Cook y Smith confirmaron que por debajo y más allá de las temperaturas entre 16°-29° C, los simbioses alterados ya no sobrevivían. La termita se mantiene durante algunas semanas, pero muere al estar privada del alivio de sus simbioses. La sociedad se desorganiza y se abandona al canibalismo.

Guidini (1939) determinó el consumo de oxígeno y el QR casta por casta en *Reticulitermes lucifugus*.

Aquí sus resultados:

Obreras: QR entre 0,94 y 1

Aladas blancas: QR entre 0,80 y 0,85

Soldados: QR entre 0,92 y 0,93

Ninfas con vainas alares cortas: QR entre 0,78 y 0,80

Obreras sin fauna: QR valor promedio 0,82

Estas cifras son cercanas a las que da Luescher (1955) para *Kaloterme flavicollis* 0,9 y *Zootermopsis nevadensis* 0,89. El consumo de oxígeno es de 540 cm³/g/hora (centímetros cúbicos por gramo y por hora) para *Kaloterme* y de 512 para *Zootermopsis*, por una temperatura de 18.7° C.

Los resultados de Gilmour (1940) parecen no estar tan de acuerdo con los anteriores. Los presentamos tal y como figuran en el estudio original:

El consumo de oxígeno de las larvas de *Zootermopsis nevadensis* sería de 36,6 mm³ por gramo de animal y por hora a una temperatura de 3° C, siendo el QR de 1,09. En los individuos sin fauna, esta baja a 36,1 mm³ por gramo y por hora. El cociente respiratorio es de 0,76 el primer día, 0,59 el tercer día y de 0,57 entre el día catorce y diecisiete (Gilmour, 1940).

Hébrant (1964) constató que el consumo de oxígeno por *Cubitermes exiguus* varía a lo largo del día. Por ejemplo, para un grupo, el consumo máximo (125 mm³/hora) tiene lugar a las 12 horas y media, para otro a las 23 horas (120), para un tercero a las 18 horas (123). Es difícil hablar de un ciclo bien determinado, ya que no hay un ritmo circadiano visible.

Los futuros emigrantes, aproximadamente 1 mes y medio antes del vuelo, muestran un claro aumento en el consumo de oxígeno. ¿Es posible que esté relacionado con la maduración sexual? Asimismo, se registró una baja al comienzo de la temporada de lluvias, cuando se producen las emigraciones.

El mismo autor (Hébrant, 1970) midió durante 3 días consecutivos y de una manera continua, con ayuda de un respirómetro electrolítico, el consumo global de una colonia entera de *Cubitermes exiguus*.

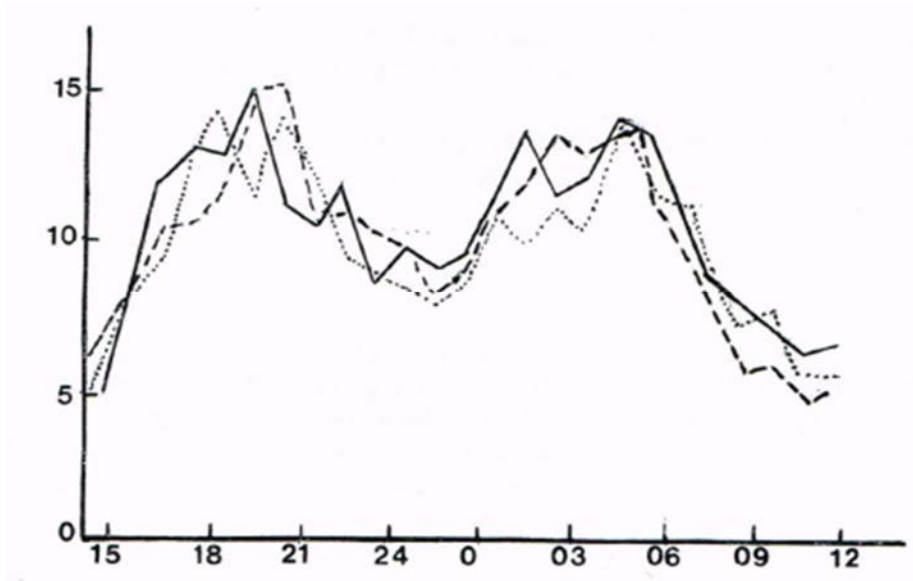


FIG. 246. - Curvas que representan el consumo de oxígeno de una colonia de *Cubitermes exiguus* durante 3 días. En la abscisa se muestran las horas del día y en la ordenada se muestra el consumo de oxígeno en cm³/hora. 1er día, 2do día, 3er día (según F. HÉBRANT, 1970).

Pasa a través de dos máximos, uno hacia las 21 horas y otro entre las 6 y 9 horas (fig. 246).

Se trata de un ritmo circadiano que desaparece cuando la población se retira de su nido. La ausencia del nido perturba gravemente las actividades de las obreras y por consecuencia modifica sus necesidades de oxígeno.

Se recomienda al lector remitirse al tomo II de esta obra para todo lo concerniente a la atmósfera de los nidos de las termitas.

BIBLIOGRAFÍA

- AHRE S (W.), 1930. - Ueber die Kbrpergliederung, die Haut und die Tracheenorgane der Termitenkbnigin. Jena. Zeitscltr. Natunviss., 64, 449-530.
- BONNEVILLE (P.), 1936. - Recherches sur l'anatomie microscopique des Termites. Anemia Biologica, p. 1-127.
- BORDEREAU (C.), 1971. - Le systeme trachéen de la reine physogastre et du roi chez *Bellicositermes natalensis* Hav. (Isoptera, Termitidae). Arch. zoo. exp. gén., 112, 747-760.
- BORDEREAU (C.), 1975. - Croissance des trachées au cours de l'évolution de la physogastrie chez la reine des Termites supérieurs (Isoptera : Termitidae). Intern. J. Insect. Morplt. Embryol., 4, 431 -465.
- BORDEREAU (C.), 1979. - La cuticule de la reine de Termite. Ultrastructure, composition chimique. Étude de sa croissance en l'absence de mue. These Sci. Univ. Dijon, 252 p.
- COOK (S. F.), 1932. - The respiratory gas exchanges in *Termopsis nevadensis*. Biol. Bul., 63, 246-257.

- COOK (S. F.) et SMITH (R. E.), 1942. - Metabolic relations in the Termite Protozoa symbiosis temperature effects. *Journ. cel. comp. Physiol.*, 19, 211-219.
- DAMASCHKE (K.) et BECKER (G.), 1964. - Korrelation der Atmungsintensität von Termiten zu Änderungen der Impulsfolgefrequenz der Atmospheric. *Zeits. Natur. forsch.*, 19 b, 157-160.
- DAY (M. F.), 1938. - Preliminary observations on the environment of *Termitophagus exiguus* Hill (Isoptera). *J. austr. Coll. Sci. Ind. Res.*, 11, 317-327.
- FÜLLER (CL.), 1919. - The wing venation and respiratory system of certain south african Termites. *Ann. Natal. Mus.*, 4, 19-102.
- GHIDINI (G. M.), 1939. - Studi sulle termiti. 6. Ricerche sul quoziente respiratorio nelle diverse caste di *Reticulitermes lucifugus*. *Riv. Biol. Col.*, 2, 385-399.
- GILMOUR (D.), 1940. - The anaerobic gaseous metabolism of the Termite *Zootermopsis nevadensis* Hag. *J. cel. comp. Physiol.*, 15, 331-342.
- HÉBRANT (F.), 1964. - Mesures de la consommation d'oxygène chez *Cubitermes exiguus* Matet. In: *Études sur les Termites africains*, Masson, édit., Paris, p. 153-173.
- HÉBRANT (F.), 1970. - Circadian rhythm of respiratory metabolism in whole colonies of the Termite, *Cubitermes exiguus*. *J. Insect Physiol.*, 16, 1229-1235.
- LÜSCHER (M.), 1955. - Das Sauerstoffverbrauch bei Termiten und die Ventilation des Nestes bei *Macrotermes natalensis* (Haviland). *Acta Tropica*, 12, 289-307.
- RICHARD (G.), 1949. - Les trachées de la patte de *Caloterminus flavicollis* Fab. *Bull. 50c. Zool. Fr.*, 74, 49-52.
- SHIMIZU (K.), 1959. - On the expiration of carbon dioxide by Formosan white ants (en japonais). *Miyazaki Univ. Fac. Agr.*, B, 4, 267-271.
- WHITTEN (J. M.), 1972. - Comparative anatomy of the tracheal system. *Ann. Rev. Entomol.*, 17, 373-402.
-

CAPÍTULO XV

EL APARATO CIRCULATORIO

De los órganos de los isópteros, el estudio del aparato circulatorio es uno de los estudios que han sido más descuidados, junto con el del tubo de Malpighi. Al igual que en todos los insectos, se compone de un tubo cardíaco hecho de una serie de ventrículos, situado inmediatamente bajo la línea media-dorsal casi transparente. Se ve bien desde el exterior y podemos observar los latidos.

No conocemos algú estudio especialmente dedicado a este tema, con la excepción del corto estudio de Basalingappa (1971).

Corazón

El tubo cardíaco (fig. 247) cuenta con 11 cámaras o ventrículos, a razón de una por cada uno de los primeros segmentos abdominales y por el metatórax y mesotórax. Se trata de un tubo continuo que va de la cabeza hasta la extremidad posterior del abdomen. Cada ventriculito, hinchado hacia atrás, es perforado en cada costado por una apertura o *ostium* que lo comunica con la cavidad hemocélica. El ostium proyecta una válvula en la cavidad del ventriculito que flota. No se ha observado innervación del corazón.

Basalingappa (1971) diseñó una tabla del ritmo cardíaco en las diferentes castas de *Odontotermes assmuthi* (por minuto):

<i>Castas</i>	<i>Número de latidos</i>
Reinas de 1 a 6 gramos	27 a 51
Reinas de 7 a 11 gramos	21 a 38
Reyes	23 a 40
Obreras	48 a 88
Soldados	38 a 100
Larvas de obreras	38 a 60
Soldados blancos	30 a 60
Estados de reposo relacionados con la muda	35 a 60

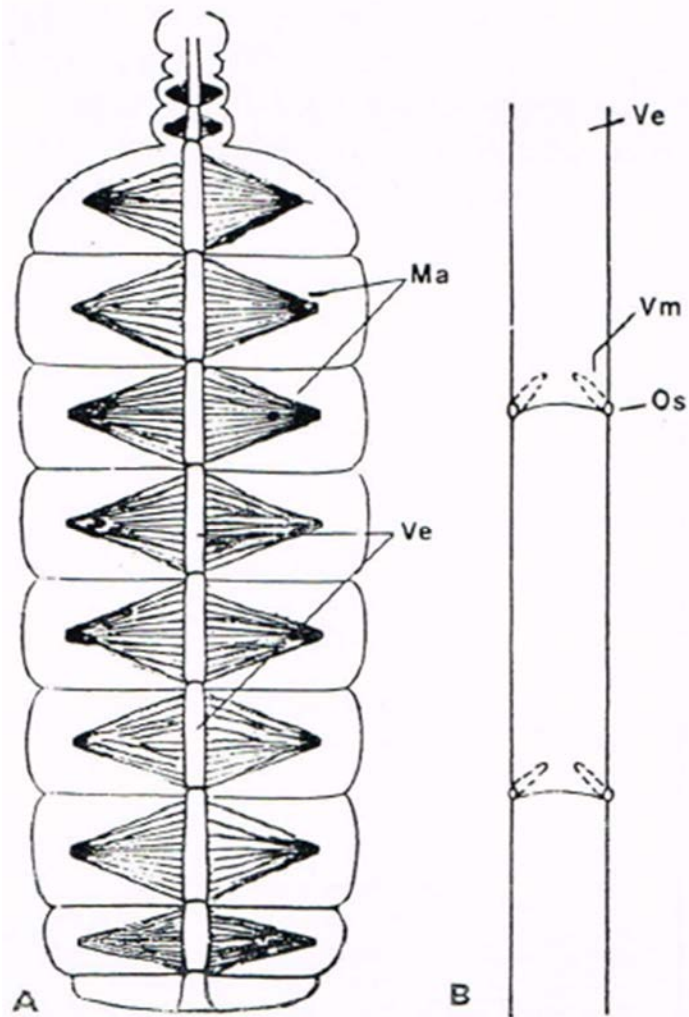


FIG. 247. - *Odontotermes assmuthi*. Corazón de la reina. A, tubo cardíaco visto *in situ*; B, diagrama del tubo cardíaco. Ma, músculos alares; Os, ostium; Ve, ventriculitos; Vm, válvula membranosa (según S. BASALINGAPPA, 1971).

Los corazones de los animales disecados y sumergidos en una solución fisiológica (NaCl 9 g, KCl 2 g, CaCl₂ 0,2 g, NaHCO₃ 0,2 g, glucosa 2g por litro de agua destilada), a la cual se le añade 0,002 % de cloruro de carbamilcolina (similar a la acetilcolina), presentan un ritmo de latidos aumentados de 40 a 50 %.

Esta acción deja suponer que el corazón de las termitas es de tipo neurogénico, pero al no tener conocimientos sobre su inervación, la pregunta permanece sin respuesta. Si nos remitimos al corazón de las cucarachas (*Periplaneta americana*), cuya inervación es conocido y continúa latiendo después de la extirpación de su sistema nervioso, se debe admitir que es miogénico.

Ignoramos si el corazón de los isópteros tiene o no un estimulador.

Los ventriculitos están rodeados por músculos aliformes (fig. 247, Ma) de tipo clásico. De ahí resulta la formación de un diafragma dorsal sobre el cual reposan grupos de *células pericardiales*.

La sangre

La sangre o hemolinfa de los isópteros no se ha estudiado de forma exhaustiva.

Fujii (1964) proporcionó la composición en aminoácidos de la hemolinfa de *Coptotermes formosanus*. Aquí presentamos las cifras: treonina 22,5%, lisina 15%, serina 14,1%, valina 12,9%, alanina 12,1%, cistina 11,9%, leucina 8,5% y tirosina 2,7%. La hemolinfa de los soldados tiene una composición más simple: serina 58,1%, treonina 22,9% y leucina 19%. Esta simplificación, que probablemente tiene que ver con las diferencias en el metabolismo, no se ha explicado.

Cmelik (1969 b) analizó los lípidos de la hemolinfa de la reina de *Bellicositermes natalensis* y *Macrotermes falciger*:

Hemolinfa	<i>B. natalensis</i>	<i>M. falciger</i> (= <i>M. goliath</i>)
Lípidos totales (mg/ml)	6,12	9,11
Colesterol total (ug/ml)	450	764
Ácidos grasos (mg/ml)	—	0,3
<i>Porcentaje de lípidos</i>		
Colesterol total	7,5	8,39
Ésteres de colesterol	1,12	1,66
Colesterol libre	6,38	6,73
Fracción insaponificable	—	41,4
Total de ácidos grasos	—	51,0

La hemolinfa de *Zootermopsis angusticollis* contiene $0,336 \pm 0,070$ de calcio en gammas por miligramo de sangre y $0,418 \pm 0,039$ de magnesio. La relación Ca/Mg es de 0,804 y es de la orden de los insectos fitófagos (Clark y Craig, 1953).

Las células sanguíneas fueron señaladas por muchos autores (Feytaud, 1912; Bonneville, 1936), (³⁴).

Se dispone de una nota corta, no ilustrada, sobre la hemolinfa de *Kalotermes flavicollis* (Padoa, 1942). Le falta bastante precisión. La sangre se toma de una cartada en la base de la pata. No es seguro que este modo de tomar la sangre no deje en gran medida a a las células sanguíneas (hemocitos) pegadas a los órganos (histotropismo), tal y como se observa en numerosos insectos.

La hemolinfa es un líquido incoloro y ligeramente opalescente. Padoa reparte los hemocitos en 5 categorías (después de una tinción de Giemsa):

1° *Pequeños hemocitos* (9-11 μm) o proleucocitos según la nomenclatura de Roseboom (1937). Citoplasma homogéneo, poco coloreable y limitado por un halo claro alrededor del núcleo que tiene una forma redondeada (6-7 μm) y un contenido granuloso.

³⁴ THARABAI y BASALINGAPPA (1975) publicaron una nota breve acerca de la masa sanguínea y de los hemocitos de las reinas de las termitas, los cuales variarían en función de la edad que las caracterizan. Sin embargo, estos autores no dijeron nada más.

2° *Hemocitos de talla mediana*, muy polimorfos, envían a su alrededor pseudópodos filiformes. Citoplasma homogéneo y más abundante que en el tipo anterior. Núcleo de 7 a 9 μm de diámetro, muy cromático (micronucleocitos de Roseboom).

3° *Grandes hemocitos o macronucleocitos* de Roseboom, que miden de 18 a 20 μm de diámetro. Globulosos y alargados, con citoplasma a veces vacuolar o fácil de teñir. Núcleo que mide de 9 a 11 μm , nucleolo casi siempre exéntrico.

4° *Hemocitos granulares*: 18 a 20 μm de diámetro, citoplasma abundante, rico en gránulos cromófilos, relativamente voluminosos sobre todo abundantes en la periferia de la célula y también agrupados en paquetes. A veces más numerosos en uno de los polos y capaces de invadir toda la célula, núcleo esférico, 7-8 μm , un nucleolo bien visible.

5° Núcleos dispersos, aparentemente desnudos, se reencuentran en la hemolinfa. Su origen aún no se ha establecido.

Los "micronucleocitos" son particularmente abundantes en las larvas jóvenes. Los hemocitos granulares son frecuentes en estas mismas larvas y en los soldados.

Grégoire (1953, 1954) se interesó en la coagulación de la hemolinfa en las termitas. Este investigador operó en una termita indeterminada y en *Kaloterme flavicollis* y *Reticuliterme lucifugus*. En todas, la hemolinfa extravasada se coagula rápidamente. Esta coagulación comienza al contacto con los hemocitos hialinos y se propaga en la masa. Los hechos observados en *Reticuliterme* son muy similares. Según Grégoire, este tipo de coagulación se asemeja mucho al tipo I, propio de los insectos ortopteroides. Grégoire observó que, en los soldados de la especie congoleña (probablemente una Termitidae), la coagulación tiene por punto de inicio los hemocitos hialinos que emiten "pseudópodos rectilíneos a lo largo de los cuales se encadenan gránulos intracitoplasmáticos", y alrededor de forman los velos plasmáticos.

Gharagozlou (1965) evocó el caso muy conocido de los *enocitos*. Estas células se encuentran dispersas en todas partes del tejido adiposo al cual no pertenecen. En el caso de las termitas, parece que se trata de *enocitos* que son aparentemente células sanguíneas (*hemocitos*) de gran tamaño, fijados temporalmente o no en los lóbulos adiposos.

No se ha señalado la presencia de verdadero *enocitos* en las termitas, aunque no quiere decir de que no existan. Con duda, reporto como *enocitos* las células grandes que se han encontrado en lugares, incluso en el epitelio epidérmico.

Los pigmentos de la sangre

Las termitas junto con los insectos primitivos Thysanura y Diplura son los menos pigmentados entre las criaturas entomológicas. La mayoría son blancos y sus larvas traslúcidas. Sin embargo, los imagos son rojos, marrón oscuro y negros. Los soldados tienen la cabeza generalmente de color rojo, amarillo pálido o negro (*Cryptotermes*, *Macrotermes*).

Moore (1962) encontró en los extractos alcohólicos de *Nasutitermes exitiosus* sustancias altamente fluorescentes, las *nasutinas*. Estas son los componentes de la hemolinfa, que están presentes en todas las castas, en todos los estadios de desarrollo excepto en las reproductoras aladas, una excepción hasta ahora sin explicación. La nasutina A fue identificada por Moore (1964 a) como una dilactona de 2,2'-dicarboxi-4,6,4',6'-tetrahidroxidifenil. Las nasutinas B y C son la primera: el ácido 3,4,3'-tri-O-metilelágico, la segunda: el ácido 3,3'-di-O-metilelágico (fig. 248).

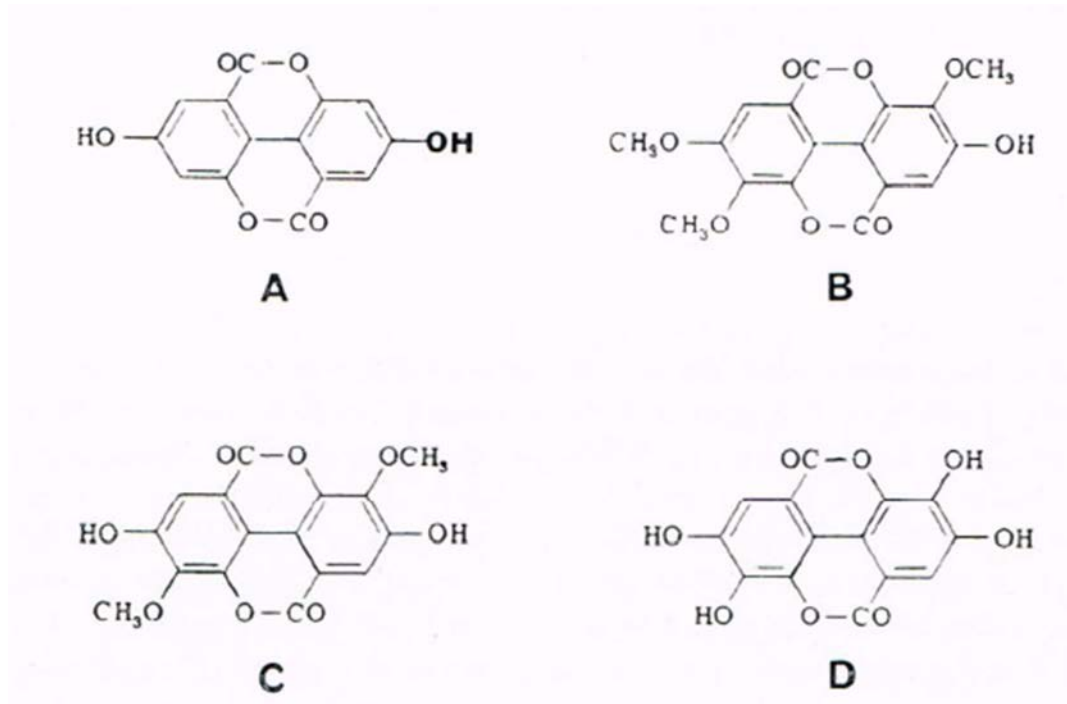


FIG. 248. - Fórmulas de las nasutinas. A, nasutina A; B, nasutina B; C, nasutina C; D, ácido elágico D (según B. P. MOORE, 1969).

La nasutina A existe como pigmento en el castóreo que secretan las glándulas prepuciales del castor. Se trata de una sustancia amarilla brillante, insoluble en el agua, pero es soluble en una solución relativamente alcalina que toma una coloración naranja oscuro. Si se deposita en un papel cromatográfico, se vuelve intensamente fluorescente bajo el flujo de rayos ultravioletas.

La nasutina parece estar elaborada electivamente por las especies de los géneros *Nasutitermes* y *Trinervitermes*. Probablemente tiene un precursor contenido en la madera ingerida y relacionado con el ácido elágico. La *Trinervitermes* metaboliza este compuesto y lo transforma en nasutina. Las otras terminas, aunque no se sabe, no sintetizan la nasutina, incluso si se alimentan de la misma madera.

El rol de la nasutina es desconocido.

Un estudio corto de Piraux y Hahvina (1969) proporcionó un poco de información acerca de las pterinas que extrajeron de las termitas. A todas las especies que estudiaron les dispararon un aceite de fluorescencia violeta. Las pterinas fueron encontradas en todas las

termitas (pterina de base) y la biopterina existe en los imagos de *Odontotermes*. Muchas de las pterinas identificadas pertenecían a los isópteros, estas son: la *ergastopterina* de las obreras de *Cubitermes exiguus*, la *basilicapterina* de la reina de *Bellicositermes natalensis*, la *ninfalípterina* y la *hoplitopterina* respectivamente de las ninfas y de los soldados de esta especie. En el imago de *Odontotermes sp.* existe la *imagopterina*.

Piriaux y Hahvina les dieron diversos roles a estas sustancias, pero a base de puras hipótesis. No hay disponibles resultados de experimentos con ninguna afirmación, especialmente acerca del papel que desempeñaría la pterina en la reversión del fototropismo.

Se ha detectado la presencia de riboflavina en las ninfas de *Cubitermes exiguus*, en las reinas, ninfas y obreras de *Bellicositermes natalensis*, los imagos de *Odontotermes sp.* (Piriaux y Hahvina, 1964).

Los pigmentos tegumentarios, según nuestros datos, aún no han sido estudiados.

Las células pericardiales

Jucci (1924) parece ser el único autor interesado en ellas, ya que las ha estudiado en *Reticulitermes lucifugus*. Estas están distribuidas a lo largo del corazón en 13 pares de masas (3 para el tórax, 10 para el abdomen), (fig. 249). Los ventrículos cardiacos de los segmentos mesotorácico, metatorácico y abdominal están rodeados de *expansiones musculares aliformes*. Es sobre estas que reposan los grupos metaméricos de células pericardiales, las cuales tienen un contorno relativamente poligonal. La citología de estas células es desconocida, pero parece que cambia poco a lo largo de la vida individual. Por otro lado, no se ha estudiado en rol de las células pericardiales en las termitas. Se supondrá que, como en los demás insectos, son elementos purificadores que captan en la hemolinfa sustancia protéicas en grandes moléculas, tales células han recibido el nombre de *atrocitos*.

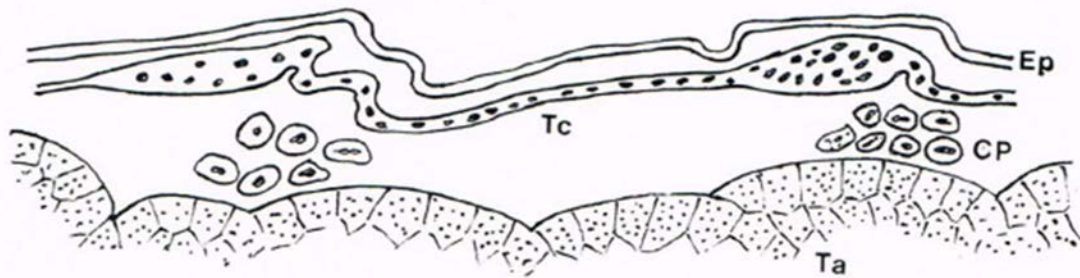


FIG. 249. - Esquema que muestra la ubicación de los grupos de células pericardiales (CP). Ep, epidermis; Tc, tubo cardíaco con hemocitos; Ta, tejido adiposo (imitado de C. JUCCI, 1924).

BIBLIOGRAFÍA

- BASALINGAPPA (S.), 1971. - Observations on the heart of various castes of the Termite *Odonotermes assini*. *Indian Zoologist*, 2, 57-65.
- CLARK (E. W.) et CRAIG (R.), 1953. - The calcium and magnesium content in the hemolymph of certain Insects. *Physiol. Zool.*, 26, 101-107.
- CMELIK (S. H. W.); 1969 a. - The neutral lipids from various organs of the termite *Macrotermes goliath*. *J. Insect Physiol.*, 15, 839-849.
- CMELIK (S. H. W.), 1969 b. - Composition of the neutral lipids from termite queens. *J. Insect Physiol.*, 15, 1481-1487.
- FUJII (.), 1964. - Free amino acids in Formosan Termites. 11. Determination of free amino acids in egg, worker and soldier of formosan Termite by one-dimensional ascending paper chromatography. *Miyazaki Daigaku Nogakubu, Kenkyu Jiho*, 9, 213-216.
- GHARAGOZLOU (L. D.), 1965. - Évolution et rôle du tissu adipeux au cours du développement post-embryonnaire de *Calotermes flavipes*. *Ann. Sci. nat., Zoo. bio. anim.*, 12^e sér., 7, 675-742.
- GRÉGOIRE (CH.), 1953. - Sur la coagulation de l'hémolymphe des Termites. *Arch. Intern. Physiol.*, Liège, 61, 391-393.
- GRÉGOIRE (CH.), 1954. - Sur la coagulation de l'hémolymphe des Termites. 2^e note. *Arch. Intern. Physiol.*, 62, 117-119.
- MOORE (B. P.), 1962. - Coumarin-like substances from Australian-Termites. *Nature*, 195, 1101-1102.
- MOORE (B. P.), 1964. - The chemistry of the nasutins. *Australian Journal of Chemistry*, 17, 901-907.
- PADOA (L.), 1942. - Studi sulle Termiti : 10^a Ricerche citologica sull'emolinfa di *Calotermes flavipes*. *Rev. biol. coloniale*, 5, 13-17.
- PIRAUX (M.) et HAHIRWA (A.), 1964. - Ptéines chez les Termites. In: *Études sur les Termites africains*, Masson, Paris, p. 125-138.
- THARABAI (P.) et BASALINGAPPA (S.), 1975. - Studies on haemolymph and haemocytes and their possible significance in determining the probable age of the termite queen *Odontotermes assini*. *Indian Journal of Comparative Animal Physiology*, Aurangabad, p. 30-31.
-

CAPÍTULO XVI

EL TEJIDO ADIPOSO O CUERPO GRASO

Todos los insectos contienen en su cavidad visceral (cabeza, tórax, abdomen) un tejido particular, difuso, que por su posición evoca el tejido conjuntivo de los vertebrados.

Este tejido deriva del mesodermo proveniente de las paredes de somitas o cavidades coleómicas disociadas. Forma grupos, almohadillas y tiras en las cuales penetra un revoltijo de tráqueas. Para una especie dada, estas diversas "piezas" del cuerpo graso ocupan posiciones fijas. Asimismo, están envueltas en una membrana conjuntiva, la *tunica propria*, que les otorga una gran consistencia.

Se han distinguido en el abdomen de las termitas dos tipos de tejidos adiposos: el *periférico sub-tegumentario* en láminas, por debajo y en parte del vaso dorsal. Luego, por encima de la cadena nerviosa ventral, la *profunda* que rodea las vísceras y se presenta en grupos, cuerdas o tiras comprimidas entre los órganos. Por su ubicación, los lóbulos adiposos están unidos entre sí por tejido conectivo.

El tejido adiposo varía en su disposición e importancia de un estado larvar o ninfal de una casta a otra. Las diversas piezas del cuerpo adiposo se componen de dos tipos de células:

1° Los *adipocitos* que son responsables de las materias grasas.

2° Las *células con concreciones* (= células con uratos) que acumulan los productos del metabolismo proteínico y de sales minerales.

En el cuerpo graso de las termitas se insertan otras células entre las que están los *endolofocitos* y los *enocitos*.

ADIPOCITOS

Estas células en poliedros con caras variables en número, aplicadas unas contra otras, pero no están unidas por desmosomas. Sus grupos están rodeados de una túnica conjuntiva que les da una cierta cohesión. Ningún autor ha encontrado la membrana basal continua más que en los lepidópteros que forman la envoltura del lóbulo o de la tira de tejido adiposo (Baccetti, 1955).

Su estructura ha sido estudiada por diversos autores (Gharagozlou, 1965; Sun Heat, 1978), (fig. 250). El tejido adiposo está sujeto a grandes cambios. Se modifica en gran medida a lo largo de las mudas de la larva y de la ninfa. Por otra parte, en las reproductoras funcionales, el tejido adiposo experimenta una profunda transformación de la cual hablaremos más adelante.

Según Gharagozlou, las células del tejido adiposo periférico son más pequeñas y menos ricas en inclusiones que aquellas del tejido profundo, pero en ambas las inclusiones son de la misma naturaleza.

Las dimensiones de los adipocitos varían de un punto a otro del mismo lóbulo. Los diámetros promedio son de 15-30 μm y las células relativamente aplanadas tienen hasta 80 μm de largo.

El núcleo, con una relativa tensión interna, se deforma según las presiones que le ejercen las inclusiones y es por esta razón que muestra depresiones y marcas variadas. Asimismo, contienen un nucleolo.

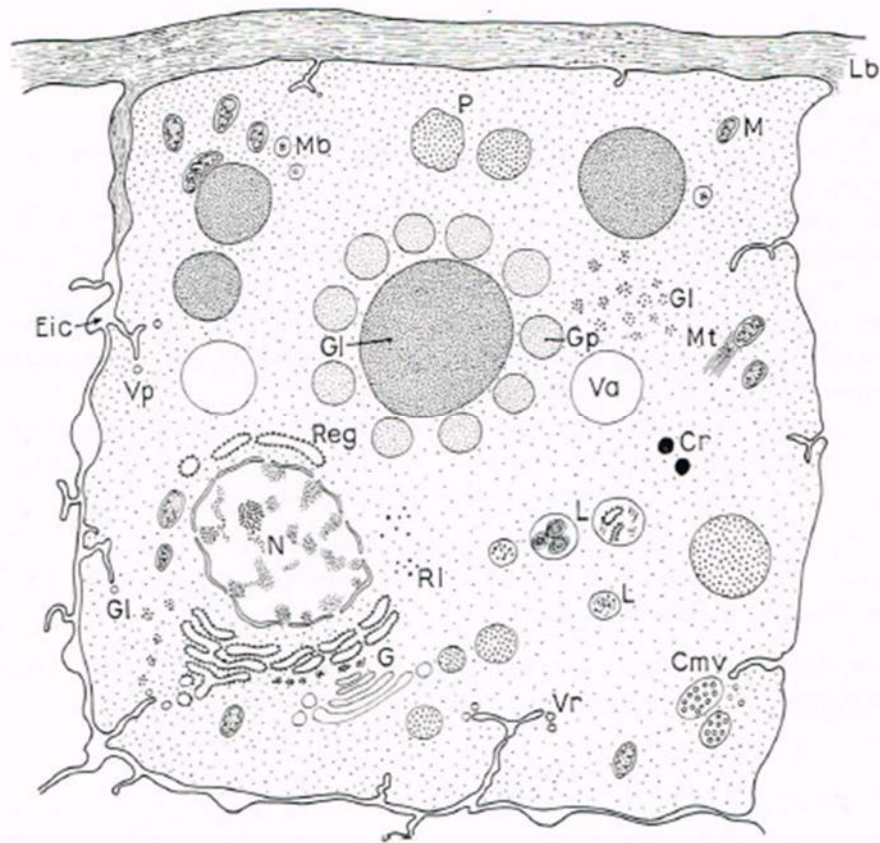


FIG. 250. - Estructura teórica del adipocito. *Cmv*, cuerpo multivesicular; *Cr*, cuerpo residual; *Eic*, espacio intercelular; *G*, aparato de Golgi; *Gl*, glucógeno; *Gl*, glóbulo de lípido neutro; *Gp*, glóbulo de fosfolípido; *L*, lisosoma; *Lb*, lámina basal; *M*, mitocondria; *Mb*, microcuerpo; *Mt*, microtúbulo; *N*, núcleo; *P*, inclusión protéica; *Reg*, retículo endoplasmático rugoso; *Rl*, ribosoma libre; *Va*, vacuola acuosa; *Vp*, vesícula de pinocitosis; *Vr*, vacuola revestida (según R. MARTOJA, 1976).

Las mitocondrias de formas muy variadas a menudo están agrupadas en masas. Los enclaves paraplásmicos caracterizan al adipocito.

Los adipocitos de numerosos insectos acumulan ácido úrico bajo la forma de uratos. En el caso de las termitas, estas no tienen esa facultad y esto parece desprenderse de las investigaciones de Gharagozlou (1965) y de aquellas de Alibert y Martoja (1976). Sin embargo, en el caso de las larvas maduras estabilizadas (pseudergados de Grassé y Noirot), no se puede eliminar la eventualidad de una participación de los adipocitos en la acumulación de uratos: los lóbulos de tejido adiposo periférico son de un color blanco cremoso uniforme. El estudio de estos lóbulos sería muy informativo y nos daría información acerca si los adipocitos realmente tienen una participación en la acumulación de uratos.

Lípidos (fig. 250, G1, Gp y 251). - Pueden ser muy abundantes y se presentan bajo la forma de glóbulos de tamaños irregulares (10 μm o más). Se componen de lípidos neutros (triglicéridos probables) y de ácidos grasos (fracción dominante, hasta 75 % del total). Se les puede evidenciar a través de los reactivos clásicos: negro Sudán B, rojo Sudán III. Los corpúsculos más pequeños, que se pueden teñir con el azul de Nilo, representarían los lípidos ácidos. No se realizó ningún análisis químico de las grasas de las termitas.