



UNIVERSIDAD METROPOLITANA DE CIENCIAS DE LA EDUCACIÓN  
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS  
INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA

Tesis: “Estudio del uso de recursos de alimentación en castas de colonias de la termita endémica *Neotermes chilensis* (Blattodea, Kalotermitidae) y factores involucrados en la producción de alados”

TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE MAGÍSTER EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN  
ENTOMOLOGÍA

Por:

Chris Alejandra Arauco Reyes

Director de Tesis

Dr. Luis Flores Prado

Co-Director de Tesis

Dr. Daniel Aguilera Olivares

SANTIAGO – CHILE

Mayo 2023

**INSTITUTO DE ENTOMOLOGIA**  
**UMCE**  
**INFORME DE APROBACIÓN**  
**TESIS DE MAGISTER**

Se informa al Instituto de Entomología que la Tesis de Magíster presentada por el  
candidato,

Chris Alejandra Arauco Reyes

Ha sido aprobada por la comisión de evaluación de la tesis como requisito para optar al Grado de Magíster en Ciencias con Mención en Entomología en el examen de Defensa de Tesis rendido el día \_\_\_\_\_, de mes \_\_\_\_\_ del año \_\_\_\_\_.

**Director de Tesis:**

Dr. Luis Flores-Prado

Calificación:

Firma:

**Director de Tesis:**

Dr. Daniel Aguilera Olivares

Calificación:

Firma:

**Comisión de Evaluación de la Tesis:**

MSc Patricia Estrada

Calificación:

Firma:

Dr. Alberto Arab

Calificación:

Firma:



## IDENTIFICACIÓN DE TESIS/INVESTIGACIÓN

Título de la tesis: Estudio del uso de recursos de alimentación en castas de colonias de la termita nativa *Neotermes chilensis* (Blattodea, Kalotermitidae) y factores involucrados en la producción de alados.

Fecha:

Facultad: Ciencias Biológicas.

Departamento: Instituto de Entomología.

Programa: Magíster en Ciencias con Mención en Entomología.

Grado: Magister en Ciencias con Mención en Entomología.

Profesor Director de Tesis: Luis Flores Prado

Profesor Co-Director de Tesis: Daniel Aguilera Olivares

## AUTORIZACIÓN

Se autoriza la reproducción total o parcial de este trabajo de investigación para fines académicos por cualquier medio o procedimiento, siempre que se haga la referencia bibliográfica que acredite el presente trabajo y sus autores/as, y a su vez el alojamiento de éste en el repositorio institucional SIBUMCE del sistema de bibliotecas UMCE.

---

Chris Alejandra Arauco Reyes

Santiago de Chile, 26 de mayo, 2023.

## DEDICATORIA

*Dedicado a la valiente y soñadora  
yo de 10 años y a mis amados hijos,  
quienes son mi fuente inagotable de  
amor y motivación.*

## AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento al Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación y sus docentes, por haberme otorgado la beca de financiamiento para cursar el programa de magister. Esto me significó una oportunidad invaluable.

Agradezco sinceramente a los docentes que integraron mi comisión evaluadora, integrada por la profesora Patricia Estrada y el profesor Alberto Arab. Sus aportes fueron muy valiosos y fundamentales para lograr un documento integral.

También quiero expresar mi gratitud con mis profesores guías Luis Flores y Daniel Aguilera por su entrega, dedicación y orientación durante todo el proceso. Su apoyo ha sido un aporte invaluable en mi crecimiento académico.

No puedo dejar de mencionar a mi compañero de ruta Rodrigo y a mis hijos Emilio e Ignacia. Su comprensión y apoyo incondicional han sido pilares fundamentales en este proceso, en el que juntos hemos aprendido de la paciencia y perseverancia.

También quiero agradecer a mi amiga Claudia Lefimil, quién con sus conocimientos y sincera amistad, ha estado presente en este proceso, brindándome su apoyo y acompañándome en muchas conversaciones que me ayudaron a resolver dudas y hasta reflexiones existenciales.

Por último, pero no menos importante, quiero agradecer a mi querido profesor de pregrado, Luis Cerda. Su dedicación y entrega continua en mi formación profesional y personal han dejado una huella profunda en mí. Sus enseñanzas y sabiduría me han guiado a lo largo de mi trayectoria académica y han sido la base de mi desarrollo.

A todos ustedes, mi más profundo agradecimiento. Su apoyo, conocimientos y confianza

han sido el motor que me ha impulsado a alcanzar mis metas. Estoy enormemente agradecida y comprometida a continuar creciendo y contribuyendo en este campo de estudio.

# ÍNDICE

	Pag.
RESUMEN.....	7
I. INTRODUCCIÓN .....	8
II. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA .....	16
III. HIPÓTESIS .....	18
IV. OBJETIVOS .....	19
V. CAPÍTULO 1: Análisis de desgaste mandibular en castas de la termita nidificadora de una pieza, <i>Neotermes chilensis</i> (Blattodea: Kalotermitidae).....	20
VI. CAPÍTULO 2: Estado del arte de las variables involucradas en la producción de alados.....	35
VII. CONCLUSIONES.....	56
VIII. REFERENCIAS .....	57
IX. ANEXOS.....	60

## RESUMEN

En termitas, las castas que no se pueden alimentar por sí solas son alimentadas por trofalaxis por la casta de obreras. Respecto específicamente de la alimentación de la casta de alados, la información es escasa. Dado que los alados son una casta que no reporta beneficio directo al nido y que los alados se alimenten en el nido natal es un costo para la colonia, es posible hipotetizar que los éstos no se alimentan por sí solos al interior del nido y, por lo tanto, sus mandíbulas no exhibirán desgaste mandibular. Con objeto de probar la hipótesis planteada, se determinó en la termita endémica de Chile *Neotermes chilensis* (Blanchard, 1981) (Blattodea: Kalotermitidae), el Índice de Desgaste Mandibular para: pseudo-obreras, pre-alados, alados blancos, alados que emergieron del nido y reproductores primarios. Se comparó el desgaste mandibular de los alados antes de salir del nido, con las castas en que se sabe que presentan actividad de alimentación, con el objeto de determinar si desgastan o no sus mandíbulas producto de alimentación. Los resultados muestran que, el desgaste mandibular de las hembras y machos alados fue significativamente el menor y el desgaste mandibular de pre-alados es significativamente mayor. Estos resultados sugieren que los alados no se alimentan por sí solos, y se alimentan con mayor intensidad como pre-alados para preparar el cuerpo para la etapa reproductiva y detienen la ingesta de alimento una vez alcanzado su desarrollo adulto en el nido. Por otro lado, el desgaste mandibular es similar entre pseudo-obreras y reproductores primarios, probablemente debido al intenso uso que estos le dan a sus mandíbulas, y los alados blancos exhiben desgaste mandibular similar, probablemente debido a que aún no terminan de esclerosar sus mandíbulas. Además, se realizó una revisión bibliográfica sobre los factores endógenos y exógenos a la colonia que estarían regulando la producción y/o el tamaño de la casta de alados. La revisión bibliográfica evidenció que la información es escasa, y lo poco estudiado muestra que la temperatura y la edad de la colonia, son factores que influyen en la producción de alados al interior del nido.

**Palabras claves:** Desgaste, mandíbulas, alados, producción.

## I. INTRODUCCIÓN

### 1. Antecedentes generales de las termitas

Las termitas corresponden a un grupo de insectos pertenecientes al Orden Blattodea (Inward et al. 2007), cuya característica distintiva en términos conductuales es formar colonias altamente eusociales, es decir, constituyen castas o agrupaciones con las siguientes características: i) cuidado continuo de los individuos inmaduros, ii) cuidado cooperativo de tales individuos, iii) división de la labor reproductiva (i.e. formación de castas o subgrupos de individuos especializados en diferentes tareas, además de la pareja reproductiva), iv) sobreposición de generaciones adultas dentro de la colonia y v) diferenciación morfológica de las castas (Thorne 1997). Así, en una colonia habita una familia de termitas, genéticamente emparentadas, que están organizadas en castas morfológica y funcionalmente diferentes (Eggleton 2011, Korb & Hartfelder 2008).

Las principales castas presentes en una colonia de termitas son los reproductores, soldados y obreras: 1) La casta de reproductores involucra a tres tipos de individuos; los reproductores primarios, que se encargan de poner huevos para iniciar la colonia e incluyen a la reina y el rey; los neoténicos o reproductores secundarios, que complementan la labor de los reproductores primarios o los reemplazan si estos mueren, y los alados, individuos adultos que abandonan el nido en el que nacen para transformarse en reproductores primarios, una vez encuentran pareja y sustrato para nidificar que, dependiendo de la especie, es suelo o madera (Roisin & Korb 2011, Eggleton 2011). 2). La casta de soldados, cuya función es proteger y defender al nido de invasores, depredadores o escoltar a las obreras que salen a forrajear (Eggleton 2011) y 3) Las obreras, que están encargadas de construir y reparar el nido, alimentar a los demás individuos de la colonia que no pueden alimentarse por sí mismos, y en algunas especies, estas salen del nido para forrajear (Eggleton 2011).

Cuando los individuos alados vuelan y forman enjambres para encontrar parejas reproductivas, iniciarán una nueva colonia una vez se posen sobre un sustrato (Eggleton 2011). Luego, la pareja real pierde sus alas y construyen una pequeña galería o “cámara nupcial” en el sustrato elegido, sitio donde se aparean y ocurre la oviposición (Eggleton 2011). Los individuos de la primera generación que emergen desde los huevos, son alimentadas por la pareja reproductiva hasta que sean independientes, es decir, cuando están en condiciones de alimentarse por sí mismas y se encargan de agrandar el

tamaño del nido, alimentar las siguientes generaciones, todas estrechamente emparentadas con la pareja real (Costa-Leonardo et al. 2009, Eggleton 2011). Es común que en literatura de termitas se les denomine “larvas” a los individuos inmaduros que, por el débil desarrollo de sus mandíbulas, no son capaces de alimentarse por sí mismos; sin embargo, las termitas al ser hemimetábolos, no poseen este estadio como en el caso de las especies holometábolos.

De acuerdo con los hábitos de nidificación, existen especies que se alimentan en un sustrato distinto de donde construyen el nido (nidificadoras de múltiples piezas) y otras que fundan sus colonias en el mismo sustrato donde forrajean, vale decir, construyen su nido y se alimentan donde mismo (nidificadoras de una pieza) (Korb & Hartfelder 2008). En este caso, los individuos jamás abandonan el nido, excepto los alados, que salen a formar enjambres para buscar parejas reproductivas (Eggleton 2011, Korb & Hartfelder 2008). En nidos de termitas nidificadoras de una pieza, en la medida que la colonia aumenta de tamaño, también aumenta el sistema de galerías dentro de ellas, y con esto, el recurso de nidificación y alimentación al ser finito, se vuelve escaso. Así, el crecimiento y maduración de la colonia se limitan por la disponibilidad del sustrato donde la colonia fue fundada (Evans 2011).

El patrón de desarrollo de la casta de obreras puede ser de dos tipos: las que siguen la vía bifurcada y las que siguen la vía lineal. Las primeras corresponden a ninfas que luego de una o dos mudas se define si el individuo será alado, soldado u obrera, todos de castas terminales, vale decir, con desarrollo de adultos y no vuelven a mudar. Las obreras con este tipo de desarrollo también se denominan obreras verdaderas, dado que corresponde a una casta terminal (Roisin & Korb 2011). Por otro lado, el tipo de termitas con patrón de desarrollo que sigue la vía lineal corresponde a ninfas que dan origen a obreras inmaduras denominadas también pseudo-obreras, dado que no corresponden a una casta terminal y estas mismas, luego de sucesivas mudas, pueden transformarse en soldados con desarrollo terminal o en ninfas de alados o neoténicos o bien, seguir como obreras en estado inmaduro (Watson & Sewell 1985, Roisin & Korb 2011). Las pseudo-obreras, al igual que las obreras verdaderas, tienen por función alimentar individuos inmaduros y de castas terminales que no puede hacerlo por sí mismos (Eggleton 2011, Roisin & Korb 2011).

Las termitas nidificadoras de piezas separadas poseen obreras verdaderas y las nidificadoras de una sola pieza presentan pseudo-obreras (Roisin & Korb 2011). Independiente del tipo de obrera, se conocen tres grupos de individuos que deben ser alimentados por las obreras. Uno de ellos corresponde

a los soldados, ya que sus mandíbulas se han modificado y cumplen la función de defender la colonia, pero no pueden roer la madera (Evans 2011). Otro grupo corresponde a los reproductores primarios, ya que luego de fundar su propia colonia, reproducirse y alimentar a su primera generación de obreras, desgastan sus mandíbulas y no las podrán volver a renovar (Eggleton 2011). Por último, los individuos inmaduros, que también necesitan ser alimentados por trofalaxis, ya que llevan poco tiempo de haber eclosionado del huevo y aún no han esclerosado lo suficiente sus mandíbulas para roer la madera (Eggleton 2011).

Los antecedentes expuestos, indican claramente cómo obtienen el alimento las obreras, tanto para sí mismas, como para entregar por trofalaxis a los reproductores primarios, soldados e individuos inmaduros. Sin embargo, no es claro cómo obtienen el alimento los alados, ya sea que se alimenten por sí mismos o sean alimentados por las obreras. Si los alados al interior del nido tienen o no la capacidad de alimentarse por sí solos, ha sido un fenómeno poco estudiado. En consecuencia, un problema de investigación pendiente en el contexto de la biología conductual y de nidificación de termitas, es si los alados de especies nidificadoras de una sola pieza, son capaces o no, de alimentarse por sí solos al interior del nido, antes de salir de este para buscar pareja reproductiva y fundar sus propias colonias. Al respecto, la evidencia que demuestra que los alados son alimentados por las obreras es escasa (Cabrera & Rust 1998). Así como también, ha sido difícil detectar el estado nutricional de esta casta en la mayoría de las especies de termitas (Khan et al. 2019). La alimentación de alados por parte de pseudo-obreras, en termitas nidificadoras de una sola pieza, tendría por consecuencia que los recursos para forrajear y nidificar al interior de la colonia, tanto como la fuerza de trabajo que corresponde a las pseudo-obreras y ninfas, se vean reducidos. Además, esto iría en desmedro de la alimentación de los soldados, casta relevante para la integridad de la colonia dada su función de defensa (Watson & Sewell 1985, Eggleton 2011). Complementariamente, pareciera que la alimentación de los alados no es beneficiosa para la colonia natal dado que se preparan para abandonarla (Aguilera-Olivares et al. 2015).

## 2. La familia Kalotermitidae

Las termitas de la familia Kalotermitidae son por excelencia nidificadoras de una sola pieza. Estas habitan regiones con bosque tropical y semiáridas (Roisin & Korb 2011) y construyen sus nidos en ramas muertas de árboles y arbustos y no requieren contacto con la tierra (Gay & Watson 1982). Los

nidos alcanzan tamaños de entre 300 a 400 individuos, cantidad que varía según el tamaño de la pieza de madera que ocupan (Roisin & Korb 2011). Estas especies presentan patrón de desarrollo de castas de la vía lineal, lo que le otorga plasticidad a la colonia para que los inmaduros totipotenciales se puedan transformar en individuos de la casta que la colonia requiera (Roisin & Korb 2011). Se ha observado que las pseudo-obreras pueden ser originadas de ninfas (pre-alados) que no alcanzan un desarrollo de adultos durante la temporada de formación de enjambres y logran tener mudas regresivas para volver a transformarse en pseudo-obreras nuevamente o en reproductores neoténicos si es necesario (Roisin & Korb 2011). Un alado de especies de la familia Kalotermitidae requiere de 3 a 4 estadios como pseudo-obreras y de 3 a 6 estadios ninfales, dependiendo de la especie, antes de llegar a ser adultos (Roisin & Korb 2011, Watson & Sewell 1985). Las ninfas se pueden diferenciar de las pseudo-obreras por la presencia de sus primordios alares, aunque algunas veces son muy pequeños, lo que los hace difícil de distinguir (Roisin & Korb 2011). En este grupo, tanto las pseudo-obreras como las ninfas forman parte de la fuerza de trabajo y pueden alimentar a castas que no pueden hacerlo por sí solas (Thorne 1997, Cabrera & Rust 1998).

Una especie de la familia Kalotermitidae presente en Chile es *Neotermes chilensis* (Blanchard 1851), la que ha sido descrita como endémica de Chile, distribuida entre la Región de Coquimbo; Punta Colorada (29°39' S) y la Región del General Bernardo O'Higgins; Santa Cruz (33°39' S) (Camousseight & Vera 2005). Esta termita es monógama, con hábitos de nidificación de una sola pieza, en sustratos leñosos y secos (Ripa & Luppichini 2004). Su época de dispersión en forma de grandes enjambres ocurre una vez al año, entre los meses de diciembre y abril, con un incremento durante las últimas dos semanas de marzo (Aguilera-Olivares et al. 2016). *N. chilensis* es una especie que no discrimina por parentesco para reproducirse, como un mecanismo directo para evitar la endogamia. Sin embargo, su dispersión durante la temporada de formación de enjambres constituye un mecanismo que indirectamente les permite evitar la endogamia en sus poblaciones al disminuir las probabilidades de encontrarse con individuos de su misma colonia (Aguilera-Olivares et al. 2015). Por otra parte, los soldados de una colonia de *N. chilensis* sí son capaces de discriminar por parentesco gracias a los compuestos cuticulares, los cuales le permite a los soldados reconocer a sus compañeros de nido y defender a la colonia de posibles invasores (Aguilera-Olivares et al. 2016). Así mismo, se ha demostrado que la proporción de soldados aumenta en sustratos multicoloniales durante la

temporada de enjambres, lo que proporcionaría mayor defensa a las colonias en condiciones en que aumenta la probabilidad de invasión del nido (Aguilera-Olivares et al. 2017).

Por otra parte, los últimos antecedentes en *N. chilensis* indican que los reproductores fundadores de la colonia (padres de las obreras) y los alados (futuros fundadores de una colonia), tienen el mismo perfil químico-cuticular, pero es distinto en comparación con el perfil químico de la casta de obreras (Aguilera-Olivares et al., datos no publicados). Llama la atención la diferencia de perfiles químico-cuticulares entre obreras y alados, considerando que estos últimos se producen después de la última muda de las obreras. Así, la similitud química entre alados y reproductores que iniciaron la construcción del nido y fundaron la colonia (i.e., los padres de las obreras que se encargan de alimentarlos) podría haber evolucionado como una estrategia que posibilita que las termitas en su estadio adulto sean alimentadas por las obreras y así eviten desgastar sus mandíbulas antes de iniciar la construcción de su propio nido. Pero si las obreras alimentan a la casta de alados, considerando que no serían capaces de distinguirlos químicamente de la casta de reproductores fundadores de la colonia, significa que los alados estarían usando recursos que son limitados para la colonia, considerando que *N. chilensis* es nidificadora de una pieza, la disponibilidad del sustrato donde nidifica y se alimenta constituiría un factor limitante para el crecimiento de la colonia, como ha sido sugerido para las termitas de este tipo (Korb 2019).

### 3. Alimentación de las termitas

Un estudio reciente reporta que los alados de la termita subterránea *Reticulitermes flavipes* (Blattodea: Rhinotermitidae) se alimentan por sí solos (Khan et al. 2019). Sin embargo, otro estudio sugiere que los alados de la termita de madera seca *Incisitermes minor* (Blattodea: Kalotermitidae) no se alimentan por sí mismos directo de la madera. Por otro lado, también se detectó que los alados obtienen alimento por trofalaxis de las pseudo-obreras y ninfas, pero con una muy baja eficiencia (Cabrera & Rust 1998). Los resultados de ambos estudios mencionados son distintos entre sí, pero congruentes con la ecología de las especies si se considera que se pertenecen a familias distintas y con hábitos de nidificación totalmente diferentes. Si los resultados expuestos por Cabrera & Rust (1998) sobre *I. minor* son representativos de termitas de una pieza de la familia Kalotermitidae, se abre una posibilidad para que también se detecte alimentación de alados por parte de las obreras en otras termitas similar biología

de nidificación, que además son cercanamente emparentadas (o al menos pertenecen a la misma familia), como es el caso de *N. chilensis*.

Algunos estudios en insectos que nidifican en madera, han considerado rasgos fenotípicos de la mandíbula, para comprender cómo éstos afectan su biología de nidificación y adecuación biológica. Por ejemplo, Flores-Prado et al. (2014) utilizaron el área de la mandíbula de las hembras de la abeja carpintera *Manuelia postica* (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae), las que construyen sus nidos en ramas o tallos secos de algunas especies vegetales, para vincular dicho atributo con algunas características físicas de las ramas y tallos de las especies de plantas hospederas, así como con las dimensiones de los nidos y la adecuación biológica de las abejas, en las distintas plantas hospederas. Los resultados obtenidos por Flores-Prado et al. (2014) demostraron que el área mandibular es relevante para escoger las plantas hospederas donde las abejas construyen los nidos que, a su vez, les reportan mayor adecuación biológica. Las abejas de mayor área mandibular seleccionan la especie hospedera cuyo tallo presenta mayor diámetro y densidad de materia vegetal, pero también es donde existe mayor número de prole de las abejas. De esta forma, los autores plantean que el desgaste mandibular por construcción de nidos en los hospederos óptimos sería menor en las abejas con mayores tamaños de mandíbulas, en comparación con las abejas que tienen mandíbulas más pequeñas. Al igual que en la abeja carpintera *M. postica*, las mandíbulas de las termitas son altamente relevantes para construir el nido donde vivirán y se desarrollarán, así como para desarrollar funciones de alimentación, a sí mismas y a su primera descendencia, por lo tanto, el estudio de las mandíbulas en termitas también puede ser utilizado para comprender más en profundidad su biología de nidificación.

Las mandíbulas de las termitas están compuestas por un grupo variado de dientes en el borde apical, con puntas agudas que utilizan para arrancar el sustrato y en la parte basal presentan una placa molar fuertemente surcada que frota una contra otra para moler el sustrato, sea este tierra o madera. La placa molar izquierda es cóncava y la derecha, convexa (Eggleton 2011) lo que les permite acoplarse perfectamente. La mandíbula derecha de obreras y adultos de *N. chilensis* ha sido descrita por Camousseight & Vera (2005), quienes indican que se caracteriza por presentar un diente apical, dos dientes marginales y una placa molar, esta última con una longitud casi igual a la del margen posterior del segundo diente marginal.

Por todo lo anterior, cabe preguntarse si efectivamente los alados de termitas nidificadoras de una sola

pieza no desgastan sus mandíbulas como consecuencia de alimentarse por sí solos, lo cual es beneficioso para ellos cuando deban comenzar a construir sus propios nidos. Considerando que los alados son una casta de individuos que pronto abandonarán el nido y utilizar recursos limitados significaría un costo que deben asumir quienes se quedan la colonia, se puede hipotetizar que los alados no se alimentan por sí solos al interior del nido para evitar el uso de recursos para forrajear y nidificar en la colonia natal. Responder la pregunta planteada es un aporte que entregaría evidencia en termitas nidificadoras de una pieza respecto del mecanismo de alimentación en la casta de alados y complementaría los hallazgos de Cabrera & Rust (1998). Para hacerlo, es necesario determinar si existe desgaste mandibular en alados, para lo cual se requiere estudiar las mandíbulas de aquellas castas que se conoce que sí roen la madera y comparar sus niveles de desgaste con los individuos alados.

#### 4. Producción y emergencia de alados en la colonia

La regulación numérica de individuos por castas requiere un sistema extenso de comunicación y mecanismos de retroalimentación. Existen factores endógenos y exógenos a la colonia que regulan constantemente la producción de castas. Por ejemplo, Chouvenc & Su (2014) muestran que existe una proporción en la cantidad de individuos de soldados y obreras de *Coptotermes gestroi*, y que el aumento del número de soldados depende del número de obreras disponibles, especialmente en colonias incipientes, lo cual implica minimizar el costo de crianza. También Aguilera-Olivares et al. (2017) relacionan el incremento en la proporción de soldados, respecto de las otras castas, con el riesgo de invasión de termitas a un nido, representado por formación de enjambres de *N. chilensis*, cuyos nidos pueden estar compuestos por una colonia (nido unicolonial) o más de una (nido multicolonial) (Aguilera-Olivares et al. 2017). La proporción soldados/no-soldados es mayor en nidos multicoloniales que en nidos unicoloniales durante el periodo de formación de enjambres.

Dado que la función de alimentación de los individuos de la colonia depende de la disponibilidad de obreras y de sustrato para nidificar y forrajear (i.e. las dimensiones del mismo nido, en el caso de termitas nidificadoras de una pieza), se ha planteado que la proporción y mantención de soldados en una colonia madura (i.e. no incipiente) debería representar un costo mínimo para la colonia (Roux & Korb 2004) lo que significa que el número de soldados aumentará hasta un nivel en que su mantención

puede ser asumida por las obreras y no perecerán por inanición.

Considerando que los soldados representan una proporción mínima de la actividad de alimentación para las obreras, dada su mínima proporción en la colonia (Haverty 1977, Chouvencet et al. 2015, Aguilera-Olivares et al. 2017), y que su función es fundamental para la sobrevivencia de la colonia, puesto que la defienden de depredadores y de la competencia inter e intraespecífica por el uso del sustrato de nidificación (Roux & Korb 2004, Roisin & Korb 2011) para la colonia es beneficioso invertir en su mantención a un costo relativamente reducido (Roux & Korb 2004). En contraposición, los alados representarían una proporción mucho mayor que los soldados en la colonia y su función no reporta beneficios para ésta, pues corresponden a obreras que se transforman en alados y salen del nido para fundar sus propias colonias (Chouvenc & Su 2014, Aguilera-Olivares et al. 2015). Por lo tanto, en un escenario de disminución de recursos disponibles para la alimentación de termitas nidificadoras de una pieza (lo que se produce conforme disminuye el volumen de madera en el que construyen su nido, como consecuencia de un aumento del tamaño de la colonia), cabe preguntarse respecto de los factores endógenos y/o exógenos a la colonia que inciden en la producción de alados que abandonarán el nido, lo cual representaría una estrategia para disminuir el tamaño de la colonia y de este modo, la demanda por sustrato para forrajear.

## II. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los antecedentes expuestos reportan, en síntesis, que en especies de la familia Kalotermitidae, soldados, reproductores primarios, obreras inmaduras que aún no esclerosan sus mandíbulas, corresponden a castas que no son capaces de alimentarse por sí solas y deben ser alimentadas por obreras. Existe un estudio de laboratorio que muestra que alados de *Incisitermes minor* no se alimentan por sí solos; sin embargo, aún existe poca información respecto del comportamiento alimenticio de los alados. Por otra parte, la casta de alados representa una proporción mucho mayor que los soldados, pero no reportan ningún beneficio directo para la colonia, ya que los alados abandonarán el nido para fundar sus propias colonias. Teniendo en consideración todo lo anterior, es probable que los alados de *N. chilensis* no se alimentan por sí solos antes de salir del nido. Esto es algo muy poco estudiado en la familia Kalotermitidae.

Adicionalmente, en termitas nidificadoras de una pieza, conforme aumenta el tamaño del nido, disminuye la oferta de recursos de alimentación. Por lo tanto, independientemente de si los alados se alimentan por sí solos o no, la reducción de la oferta de recursos al interior del nido (a medida que crece la colonia) supondría un aumento de la producción de alados al interior de nidos (los cuales pronto lo abandonarían), en función de reducir el tamaño de la colonia y con ello reducir su demanda de recursos. En termitas nidificadoras de una sola pieza se requiere identificar factores endógenos y/o exógenos a la colonia, potencialmente vinculados con un aumento en la producción de alados al interior del nido, para lo cual se requiere efectuar un estudio documental que permita conocer el estado del arte de los factores reportados a la fecha.

En consecuencia, las preguntas que se pretenden resolver en esta investigación, utilizando a *N. chilensis* como modelo de estudio, son: a) ¿Los alados que se preparan para salir del nido se alimentan por sí solos? b) ¿Qué factores endógenos o exógenos a la colonia, vinculados con la producción y/o emergencia de alados desde los nidos, han sido estudiados en termitas nidificadoras de una pieza?

La primera pregunta fue abordada por medio de un estudio que involucró la estimación de desgaste mandibular de individuos de distintas castas, incluyendo a los alados, para comparar el nivel de desgaste entre los individuos alados e individuos de otras castas en los que se sabe si roen o no madera. La segunda pregunta fue abordada por medio de un estudio documental para revisar la literatura en

profundidad, de modo que no se elaboró una hipótesis vinculada a la pregunta.

### III. HIPÓTESIS

Dado que los alados son una casta que no presenta beneficio directo para la colonia, y que en termitas nidificadoras de una sola pieza el sustrato de forrajeo y nidificación es limitado, los alados de *N. chilensis* no se alimentan al interior del nido, por lo que se espera que no haya desgaste mandibular en esta casta.

## IV. OBJETIVOS

### 1. Objetivo General

Evaluar, en castas de *N. chilensis*, el desgaste mandibular resultante del uso del recurso de alimentación, y los factores endógenos y/o exógenos a la colonia involucrados en la producción de alados.

### 2. Objetivos específicos

1.- Estimar el desgaste mandibular en reproductores primarios, alados blancos, pre-alados y pseudo-obreras, colectados al interior de nidos unicoloniales, así como de alados recién emergidos, tanto en hembras como en machos de la termita *N. chilensis*

2.- Comparar el índice de desgaste mandibular de alados de *N. chilensis* con las castas que desgastan sus mandíbulas (reproductores primarios y pseudo-obreras), y con aquellas en que no se espera un desgaste mandibular (pre-alados y alados blancos) para determinar si los alados desgastan o no sus mandíbulas

3.- Revisar el estado del arte de las variables involucradas en la producción de alados en termitas que anidan y forrajean en una sola pieza, como lo hace *N. chilensis*

## V. **CAPÍTULO 1: Análisis de desgaste mandibular en castas de la termita nidificadora de una pieza, *Neotermes chilensis* (Blattodea: Kalotermitidae)**

### **Introducción**

Las termitas son organismos altamente eusociales (Inward et al. 2007) y se pueden detectar principalmente cuatro castas morfológica y funcionalmente diferentes entre sí (Eggleton 2011, Korb & Hartfelder 2008): Reproductores primarios, cuya función es construir la cámara nupcial, aparearse, poner huevos y cuidar de la primera generación de descendientes. Esta casta está representada por la reina y el rey, los individuos fundadores de la colonia (Eggleton 2011); Soldados encargados de defender a la colonia de posibles invasores o depredadores, de forma mecánica con sus mandíbulas modificadas, química, gracias a glándulas frontales productoras de sustancias tóxicas o bien, una mezcla de ambos tipos de defensas (Eggleton 2011); Alados, que corresponden a la casta de dispersión de la colonia, es decir, quienes dejan el nido durante la temporada de formación de enjambres para encontrar pareja, construir y fundar sus propias colonias y llegar a transformarse en reproductores primarios (Roisin & Korb 2011, Eggleton 2011). Finalmente, las obreras o pseudo-obreras, dependiendo de la especie, cuya función es el cuidado y construcción del nido y alimentación de juveniles y otras castas que no pueden hacerlo por sí solas (Eggleton 2011).

Las obreras, también llamadas obreras verdaderas, corresponden a una casta terminal, como los individuos de las castas reproductores primarios y soldados, lo que significa que nunca más vuelven a mudar su exoesqueleto (Roisin & Korb 2011). Por otro lado, las pseudo-obreras corresponden a una casta que no ha alcanzado su etapa terminal y siguen presentando mudas, pudiendo llegar a transformarse en alados (luego de 5 a 6 estados ninfales), en soldados (luego de un estadio como pre-soldado) o mantenerse como pseudo-obreras por toda su vida (Watson & Sewell 1985, Roisin & Korb 2011).

El aumento del tamaño de la colonia está relacionado, entre otros, con la eficiencia de alimentación de los individuos y de la fuerza de trabajo (Su & La Fage 1987). La fuerza de trabajo está representada por la casta de obreras o pseudo-obreras (Watson & Sewell 1985, Thorne 1997, Roisin & Korb 2011) y algunos reportes recientes señalan que ninfas también pueden realizar estas labores (Khan et al. 2019, Cabrera & Rust 1998). Obreras y pseudo-obreras, además de construir y mantener el nido,

alimentan a aquellos compañeros de colonia que no pueden hacerlo por sí mismos: los individuos juveniles, cuyas mandíbulas aún no están suficientemente esclerosadas para roer la madera; los soldados, dado que tienen sus mandíbulas modificadas en tamaño y forma no aptas para roer la madera; y los reproductores primarios, quienes han desgastado sus mandíbulas luego de fundar la colonia y de alimentar a la primera generación de obreras (Eggleton 2011).

Considerando que la casta de soldados defiende a la colonia de invasores y depredadores (Eggleton 2011), el trabajo de alimentación que esta casta demanda de las obreras y pseudo-obreras es coherente con el beneficio directo que los soldados reportan a la colonia. En contraste, los alados corresponden a una casta de mayor número de individuos que los soldados (Eggleton 2011) y no reportan ningún beneficio directo para la colonia natal, dado que se preparan para abandonarla (Aguilera-Olivares et al. 2015). Considerando que el tamaño de la casta de alados es de mayor proporción que la casta de soldados, la alimentación de alados por parte de las pseudo-obreras significa un uso de recursos de trabajo (obreras) y alimentación (sustrato), que son limitados para una colonia de termitas nidificadoras de una sola pieza.

Reportes sobre el comportamiento alimenticio de alados al interior del nido son escasos. Khan et al. (2019) informó que los alados de la termita subterránea *Reticulitermes flaviceps* (Blattodea: Rhinotermitidae) sí se alimentan por sí solos, aunque la especie estudiada corresponde a alados que permanecen 5 meses en el interior del nido, lo que hace altamente probable que estos alados tengan necesidades nutricionales mientras permanecen en el interior del nido. Por otro lado, Cabrera & Rust (1998) reportan que los alados de la termita nidificadora de una sola pieza seca *Incisitermes minor* (Blattodea: Kalotermitidae), es alimentada por trofalaxis realizada por las pseudo-obreras y ninfas de la colonia, aunque la cantidad de alimento recibida es significativamente menor que la recibida por todas las otras castas estudiadas. Estos hallazgos indican que los alados de una especie se alimentan por sí solos, pero no los de otra especie, lo que puede ser reflejo de su ecología y que pertenecen a familias distintas.

Estudios referidos a insectos perforadores de la madera han estudiado el tamaño de las mandíbulas para comprender cómo se relaciona este carácter morfológico con algún atributo de la adecuación biológica del insecto. Flores-Prado et al. (2014) estimaron el área de la mandíbula de hembras de la abeja carpintera *Manuelia postica* (Apidae: Xylocopinae), para determinar si existe asociación con el

uso de sus hospederos de nidificación, considerando que usan sus mandíbulas para construir nidos en tallos secos y ramas muertas de arbustos y árboles. El estudio de Flores-Prado et al. (2014) propuso que las abejas que poseen mandíbulas más grandes utilizan madera de mayor densidad y obtienen un mayor beneficio en cuanto a su adecuación biológica, comparadas con las abejas de mandíbulas más pequeñas, las cuales estarían expuestas a un mayor desgaste mandibular. En tal sentido, en especies de termitas que usan sus mandíbulas para roer el sustrato del que se alimentan, y para construir sus nidos, resulta interesante conocer si existen diferencias en el uso de las mandíbulas, evaluado por medio del desgaste mandibular, en función de los beneficios que se obtienen, a nivel colonial o individual.

La termita nidificadora de una sola pieza, *Neotermes chilensis* (Kalotermitidae) (Blanchard 1851), es una especie endémica de Chile, que habita entre las regiones de Coquimbo y del General Bernardo O'Higgins (Camousseight & Vera 2005), que construye sus nidos en sustratos leñosos muertos (Ripa & Luppichini 2004), cuya morfología mandibular ha sido descrita por Camousseight & Vera (2005). Esta especie pertenece a la misma familia de *I. minor* y tienen similar comportamiento de nidificación (Cabrera & Rust 1998). Considerando lo anterior, y que el desgaste mandibular puede ser utilizado como un indicador para explicar el comportamiento alimenticio en termitas, cabe preguntarse si los alados de *N. chilensis* que se desarrollan en nidos construidos en condiciones de campo, desgastan o no sus mandíbulas, por la acción de roer la madera para alimentarse por sí solos, vinculando los resultados con algún beneficio para los individuos o para la colonia. Dado que la casta de alados no reporta beneficio directo para la colonia, lo cual además es coherente con la pronta salida del nido, como ha sido reportado previamente (Aguilera-Olivares et al. 2015), se hipotetiza que los alados de *N. chilensis* no se alimentan por sí solos mientras permanecen al interior del nido, lo cual podría ser beneficioso para ellos pues no desgastan las mandíbulas que luego deben utilizar cuando funden su propia colonia.

## **Materiales y métodos**

### a) Área de estudio y colecta

La muestra de estudio corresponde a ejemplares de la termita endémica *N. chilensis* (Blanchard 1851). Todas fueron colectadas del interior de escapos florales de la especie nativa *Puya alpestris* ssp. *zoellneri* (ex *P. berteroniana* – Zizka et al. (2013) (Bromeliaceae), la cual es una población que crece

en la localidad de Las Chilcas (32°52'S; 70°52'W), Región de Valparaíso, Chile. El clima de la zona de estudio es Mediterráneo, se caracteriza por tener inviernos fríos y lluviosos y veranos cálidos y secos, el paisaje es montañoso y rocoso, donde crece el matorral esclerófilo chileno. La vegetación predominante está compuesta por cactus como *Echinopsis chilensis* (Colla) H. Friedeich & G. D. Rowley (Cactaceae) y arbustos xerofitos espinosos como *P. alpestris*, *Adesmia arborea* Bert. Ex Savi (Fabaceae) y *Colliguaya odorifera* Mol. (Euphorbiaceae) (Gajardo 1994, Aguilera-Olivares et al. 2015).

#### b) Material de estudio y método de muestreo

El material de estudio corresponde a una colección de termitas obtenidas entre los años 2011 y 2014 durante la época de formación de enjambres (febrero-marzo), preservadas en alcohol al 70% y debidamente etiquetadas hasta la fecha. Los ejemplares fueron extraídos de 42 escapos florales de *P. alpestris* con presencia de colonias de *N. chilensis*, que fueron trasladados desde Las Chilcas al laboratorio de Biología de la Sociabilidad en el Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago.

De la colección de individuos obtenida de los escapos, se extrajo una muestra de 187 individuos distribuidos en 9 grupos, clasificados como castas: 25 reproductores primarios hembras y 16 machos, 14 alados hembras y 14 machos, 21 alados blancos hembras y 19 machos, 19 pre-alados hembras y 19 machos y 40 pseudo-obreras. A excepción de las obreras, todas las castas fueron sexadas y tratadas como grupos separados con el objeto de determinar si existen diferencias de desgaste mandibular entre ambos sexos de una misma casta.

Todos los reproductores primarios, alados blancos, pre-alados y pseudo-obreras fueron colectados del interior de los 42 nidos extraídos de Las Chilcas y los alados (i.e. alados maduros) fueron colectados fuera del nido, en 20 escapos envueltos en una malla de tul.

De este modo, se logró obtener muestras de la casta de alados en momentos diferentes de su desarrollo; como pre-alados, antes de alcanzar su desarrollo completo, como alados blancos, que corresponden a alados recién formados en su colonia natal, cuyos cuerpos no están esclerosados y los alados maduros, que corresponden a los individuos que han abandonado su nido natal.

c) Identificación de sexo de reproductores primarios, alados, alados blancos y pre-alados

Para identificar el sexo de cada individuo se procedió según la descripción de las estructuras genitales de la familia Kalotermitidae realizada por (Muller & Korb 2008). La presencia o ausencia de un par de estiletes presentes en el noveno esternito abdominal, estructura que en su base es continua y se divide en dos hacia el extremo, dando el aspecto de dos estiletes. En las castas terminales, los machos presentan esta estructura y las hembras no (Muller & Korb 2008). Por otro lado, los estiletes están presentes en ambos sexos de los individuos de castas inmaduras, pero un puente amplio en la base de la división separa el estilete en hembras, mientras que este puente no se observa en machos.

La descripción anterior no se ajustó completamente a lo observado en ninfas de *N. chilensis*, ya que el puente que diferencia a las hembras de machos no siempre fue lo suficientemente ancho o angosto para determinar el sexo de cada ejemplar. Sin embargo, se detectó que lo anterior, desde la base hacia el ápice del estilete, la separación es de modo convergente en hembras y paralela en machos (Figura 1), lo cual complementa la descripción anterior para determinar el sexo en ninfas de *N. chilensis*.

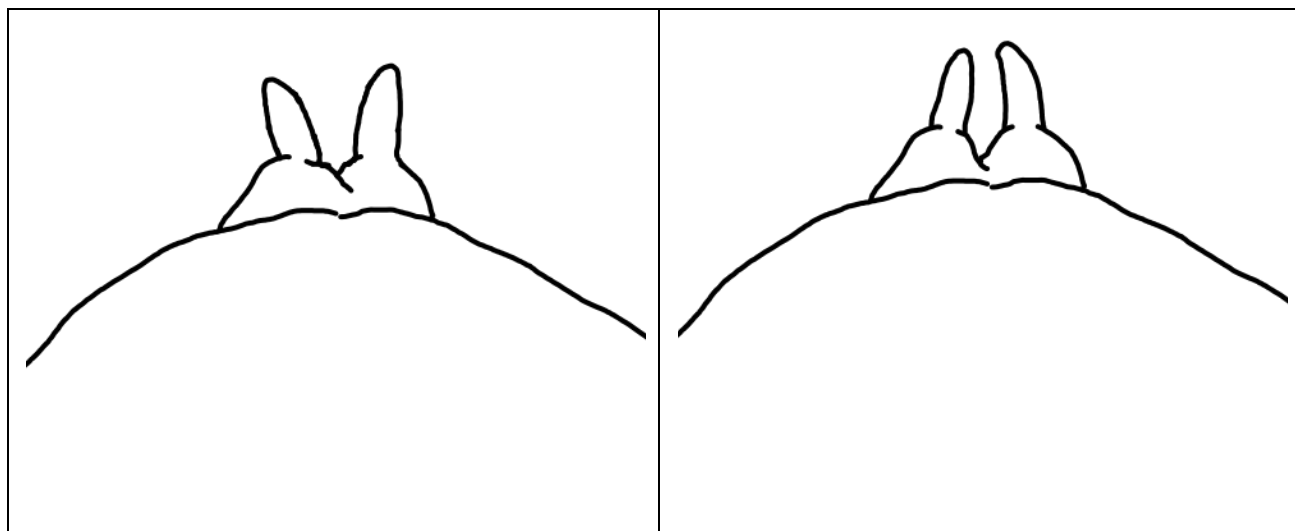


Figura 1: Diagrama del noveno esternito de pre-alados. a) pre-alado hembra y b) pre-alado macho.

d) Estimación de índice de desgaste mandibular

Para determinar el índice de desgaste mandibular, se obtuvieron imágenes del borde interno de la

mandíbula izquierda de cada uno de los 187 individuos (Figura 2). En cada imagen se identificó la base y la cúspide del diente apical y la base de la placa molar (Fontes 1987, Deligne 1999, Camousseight & Vera 2005). Las imágenes fueron obtenidas utilizando un estereomicroscopio Leica (10X/22, 4,5X).

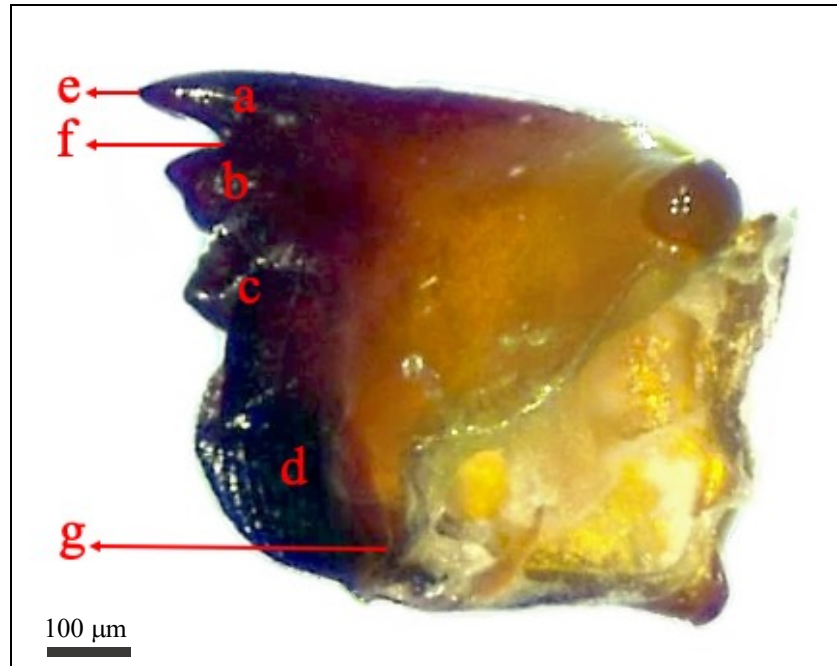


Figura 2: Mandíbula izquierda de alado blanco, donde: a es el diente apical, b es el primer diente marginal, c es el segundo diente marginal, d es la placa molar, e es el ápice del diente apical, f es la base del diente apical y e es la base de la placa molar.

Las imágenes fueron analizadas con el programa ImageJ 1.53a, en el que se obtuvo y midió la Longitud del Diente Apical (LDA) y la Longitud del Borde Externo (LBE). La LDA corresponde a la distancia entre la base y el ápice del diente apical y la LBE a la distancia entre el ápice del diente apical y la base de la placa molar (Figura 3). Por lo tanto, el Índice de Desgaste Mandibular (IDM) se estimó mediante la relación  $LDA/LBE$ , donde los valores cercanos a 0 representan un alto desgaste mandibular y los valores cercanos a 1 representan un bajo desgaste mandibular. Esta metodología ha sido aplicada en estudios para hormigas (Mony et al. 2007) y abejas (Abarca 2015). El procedimiento anterior fue replicado tres veces, lo que significó obtener 3 veces el valor del IDM de cada muestra y su promedio fue usado como dato para el análisis estadístico.

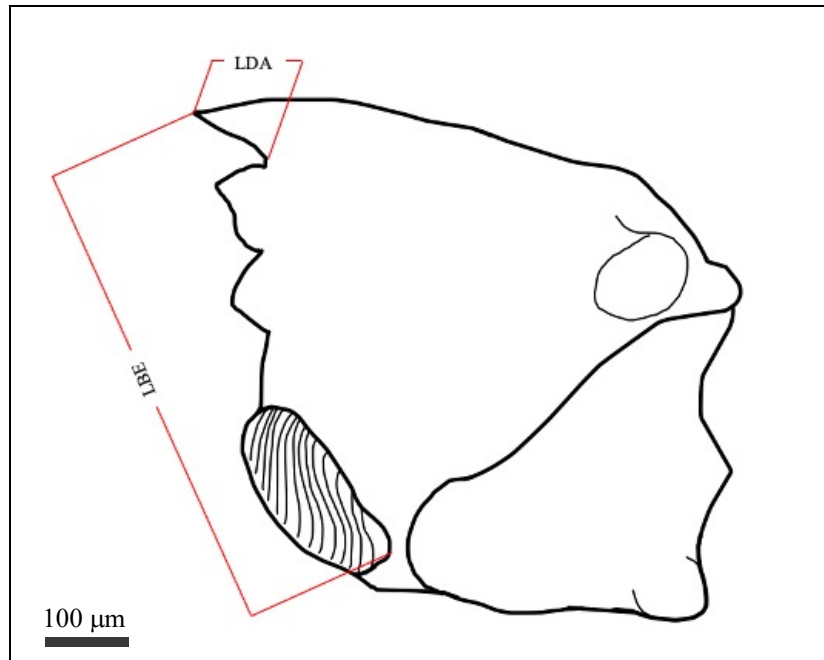


Figura 3: Diagrama de la mandíbula izquierda donde: LDA corresponde a la Longitud del Diente Apical y LBE a la Longitud del Borde Externo.

Finalmente, los datos fueron analizados con el paquete estadístico PAST 3.0, donde el IDM estimado para los reproductores primarios hembras y machos, alados hembras y machos, alados blancos hembras y machos, pre-alados hembras y machos y pseudo-obreras fueron comparadas con la prueba estadística para datos no paramétricos PermANOVA, con distancia Euclidiana y 9.999 permutaciones.

## Resultados

Los resultados del análisis *a posteriori* PermANOVA se presentan en el Anexo 1 y muestra diferencias significativas entre las muestras comparadas ( $F=19,57$ ;  $P<0,001$ ). Los valores de significancia  $p$  de comparación entre pares se despliegan en el Anexo 1. El análisis muestra que los alados hembras y machos exhiben el menor desgaste mandibular (expresado en valores de IDM cercanos a 1) y diferencias significativas a todas las otras castas estudiadas. Por otro lado, la casta de pre-alados, tanto hembras como machos, muestran el mayor desgaste mandibular (expresado en valores de IDM cercanos a 0) y son significativamente diferentes a todas las otras castas. Valores medios de IDM presentan todas las otras castas; pseudo-obreras, reproductores primarios hembras y machos y alados blancos hembras y machos (Figura 4), aunque entre ellas se presentan algunas diferencias

significativas. La casta pseudo-obreras tiene IDM similar con ambos sexos de la casta de reproductores primarios. Por otra parte, machos y hembras de alados blancos exhiben mayor desgaste mandibular que los machos y hembras de alados, algo que no se esperaba encontrar. Finalmente, todas las castas no presentan diferencias significativas de IDM entre sexos y, por lo tanto, las hembras desgastan sus mandíbulas a niveles similares que los machos, tanto en la casta de alados como los pre-alados, alados blancos y reproductores primarios.

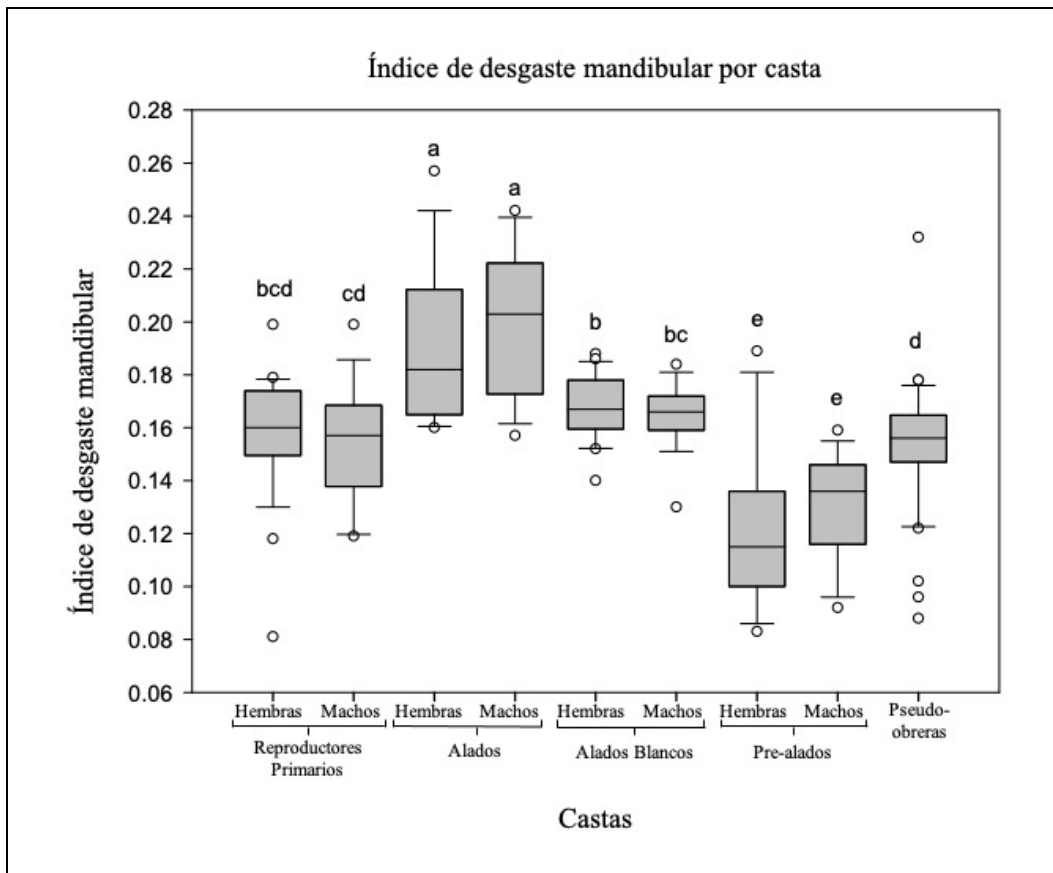


Figura 4: Índice de Desgaste Mandibular de las castas estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas.

## Discusión

De acuerdo con los resultados, el IDM de la casta de alados, tanto hembras como machos, es significativamente menor que todas las otras castas, lo cual indica que estos individuos no están utilizando sus mandíbulas para alimentarse, o de hacerlo, su uso es mínimo en comparación con las otras castas en que sí se sabe del uso de mandíbulas para alimentación. Esto es concordante con lo expuesto por Cabrera & Rust (1998), quienes reportan que alados de *I. minor*, especie de Kalotermitidae nidificadora de una pieza, no se alimentan por sí solos o, si lo hacen, su alimentación es mínima. Sin embargo, de acuerdo con los resultados del presente estudio, no es posible afirmar ni negar que sean alimentados por la casta de pseudo-obreras, comportamiento que sí pudieron registrar Cabrera & Rust (1998), quienes demostraron que los alados de *I. minor* son alimentados por trofalaxis por las pseudo-obreras y por los pre-alados, aunque lo hacen significativamente menos de lo que alimentan a otras castas. De cualquier modo, es claro que los alados no se alimentan por sí solos antes de salir del nido, y si los alados son alimentados por trofalaxis, aunque sea en mínimas cantidades, es una pregunta pendiente que puede orientar una futura investigación.

Un estudio reciente indica que los alados de la termita subterránea *R. flaviceps* se pueden alimentar por sí solos directo de la madera, alados que permanecen 5 meses en el nido natal desde su última muda hasta que salen a formar enjambres (Khan et al. 2019). De acuerdo con lo observado en *N. chilensis*, los alados permanecen solo 3 meses aproximadamente en el nido (Aguilera D., observación personal), lo cual es mucho menos que *R. flaviceps*, de modo que la probabilidad de que alados de *N. chilensis* tengan la necesidad de alimentarse es menor, comparada con las termitas que permanecen por mayor tiempo en el nido. En el caso de *R. flaviceps*, los alados se alimentan por sí solos y no por trofalaxis realizada por las obreras. Análogamente, considerando que los recursos son limitados en un nido de termitas que nidifican en una sola pieza, y la fuerza de trabajo está representada por las pseudo-obreras y los pre-alados, a partir de los resultados presentados en esta investigación inferimos que los alados de *N. chilensis* además de no alimentarse por sí solos, es poco probable que lo hagan mediante trofalaxis por parte de las obreras. También puede ocurrir que los alados no se alimenten estando dentro del nido, y mientras esperan el momento de salir, consuman sus propias reservas acumuladas durante los estadios de ninfas, lo que podría ser objeto de futuros estudios.

Por otro lado, los resultados presentados también muestran que hembras y machos de pre-alados tienen

significativamente el mayor desgaste mandibular (IDM más cercano a cero) entre todas las castas. Insectos que exhiben una corta vida como adultos, se alimentan lo suficiente en sus estadios larvarios, al menos para poner huevos y lograr reproducirse (Klowden 2007). Sin embargo, no se encuentran referencias de este comportamiento en termitas, que como adultos pueden vivir más de veinte años (Connétable et al. 2012). Lo que sí se sabe es que en algunas especies de termitas, la tarea de alimentar no es exclusiva de obreras y, dependiendo de la especie, también lo es de ninfas o pre-alados (Eggleton 2011, Cabrera & Rust 1998). Ambas castas también pueden alimentar a quienes no pueden hacerlo por sí mismos, como los inmaduros y los soldados (Eggleton 2011, Cabrera & Rust 1998), y los reproductores primarios después de que ellos dejan de alimentar a la primera generación de pseudo-obreras (Eggleton 2011).

De acuerdo con reportes preliminares y el presente estudio, es posible interpretar para *N. chilensis* que el mayor desgaste mandibular en pre-alados, y menor en alados, resulta del efecto de una intensa actividad de alimentación de ellos como ninfas, con el objetivo de preparar su cuerpo para el próximo estadio y llegar a ser alados en las mejores condiciones nutricionales, algo que podría asegurar el éxito en su proceso de búsqueda de pareja para fundar sus propias colonias. La etapa en que ellos alcanzan su edad adulta y dejan el nido natal para formar enjambres, encontrar pareja reproductiva, fundar sus propios nidos y reproducirse, podría requerir un alto consumo de energía que antes no era requerido al interior del nido. Adicionalmente, luego de encontrar pareja reproductiva, ellos deben construir su cámara nupcial, alimentarse por sí mismos y a su primera generación de obreras por trofalaxis hasta que éstas alcancen una edad funcional y se puedan alimentar por sí solas. En este sentido, proponemos que desde que ellos se transforman en alados blancos hasta el abandono del nido, deben mantener sus mandíbulas útiles. Por lo tanto, el alto consumo de alimento de los pre-alados, expresado por el alto desgaste mandibular respecto de las otras castas, incluyendo a las pseudo-obreras, podría explicarse para llegar en óptimas condiciones a su adultez y asegurar el éxito fundando sus propias colonias y también a una actividad de alimentación de otras castas de la colonia, tal y como lo hacían en su estadio anterior como pseudo-obreras. Esto sugiere que las ninfas alimentan a otras castas pero esta no es su prioridad en el nido.

El IDM que exhiben las pseudo-obreras, en niveles de desgaste intermedio entre alados y pre-alados, se sustenta por lo que ya se sabe de esta casta; construyen y mantienen el nido y alimentan a otras castas (Khan et al. 2019, Cabrera & Rust 1998, Eggleton 2011, Roisin & Korb 2011). Sumado a ello

es la capacidad que tiene esta casta de seguir mudando, lo que les permite renovar sus mandíbulas constantemente con cada muda (Thorne 1997). Esto puede explicar el alto nivel de variación de los valores observados en esta casta, ya que es posible haber seleccionado en la muestra que se midió individuos con niveles variados en el uso de sus mandíbulas, desde los recién mudados hasta aquellos próximos a volver a mudar. El IDM que se observa en la casta de reproductores primarios, que es similar al de las pseudo-obreras, puede ser reflejo del uso que le han dado a la construcción de su cámara nupcial y de alimentar a su primera generación de juveniles (Roisin & Korb 2011), los cuales al alcanzar una edad funcional, comienzan a realizar labores de cuidado y construcción del nido. Adicionalmente, las castas de pseudo-obreras y reproductores primarios, hembras y machos, no presentan diferencias significativas entre sí. El hecho de que los pre-alados exhiban un desgaste mayor, es un indicador de que las mandíbulas pueden llegar a ser más desgastadas de lo que se observa en las castas de pseudo-obreras y reproductores primarios, pero algún factor estaría impidiendo que éstos últimos las desgasten aún más. Es probable que en la casta de pseudo-obreras sea efecto también de la amplia variación en los valores de desgaste. Sin embargo, los reproductores primarios exhiben el uso máximo que le dan, (dado que corresponden a parejas reproductivas provenientes de colonias con pseudo-obreras ya funcionales), por lo tanto, esto sugiere que ellos mantienen un umbral de desgaste que les permite seguir utilizando sus mandíbulas, probablemente para ser usadas en caso de muerte de su primera generación de pseudo-obreras.

Sorpresivamente, los alados blancos hembras y machos no tienen diferencias significativas pero exhiben mayor desgaste mandibular que alados hembras y machos. Esto solo podría explicarse debido a que los alados blancos utilizados en el estudio aún estaban en proceso de esclerotización y, por lo tanto, la cutícula no estaba suficientemente expandida y quitinizada. Cuando se produce la ecdisis en el proceso de muda, la nueva cutícula es suave y aún no está esclerotizada. Inmediatamente después de la ecdisis, la cutícula comienza a expandirse, producto de la quitinización, para alcanzar el crecimiento por el que se produjo la muda (Klowden 2007). Estudios más recientes muestran que inmediatamente después de ocurrida la ecdisis, la mandíbula de las obreras son suaves y arrugadas, y el proceso de esclerotización del diente apical tarda más que todas las demás estructuras de la estructura bucal, alcanzando más de 36 horas desde ocurrida la ecdisis (Kakkar et al. 2016). En consecuencia, no sería apropiado usar los resultados de IDM de los alados blancos para compararlo con el IDM de los alados maduros que aún no emergen del nido. Más aún, es altamente probable que estos alados blancos jamás hayan utilizado sus mandíbulas para roer el sustrato si no tenían sus

mandíbulas esclerosadas. Algunos de los alados utilizados corresponden a una muestra colectada el día 10 de marzo del año 2014, año en que se registró la producción de enjambre de mayor envergadura (22 de marzo), por lo que es muy probable que estos alados blancos hubiesen podido salir en ese evento de enjambrazón, sólo 12 días después de colectados. A su vez, la razón para no haber encontrado alados suficientemente esclerotizados al interior del nido, podría ser producto de que ellos salen del nido apenas alcanzan un nivel de esclerotización que los vuelve autónomos de roer por sí mismos el sustrato.

Como se muestra en el Anexo 1, el análisis *a posteriori* indicó que el IDM no tiene diferencias significativas entre hembras y machos de cada casta. Esto no tendría sentido, considerando que las hembras aladas pueden llegar a pesar más que los machos alados que se pueden encontrar en un enjambre (Chouvenc et al. 2017). Aunque la razón puede deberse a que, probablemente, todos desgasten sus mandíbulas hasta un umbral determinado y luego lo complementen alimentándose por trofalaxis y, posiblemente, las hembras lo hagan más que los machos. Es más, el mínimo de alimentación que puedan recibir los alados, es probable que lo obtengan principalmente las hembras; sin embargo, este resultado constituye un fenómeno que requiere más estudios.

## Referencias

- Abarca, E. (2015). Variaciones fenotípicas y de nidos entre abejas carpinteras pertenecientes a la tribu Manuelliini (Hymenoptera: Apidae), vinculadas al uso de diferentes hospederos de nidificación. Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias mención en Entomología, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago, Chile.
- Aguilera-Olivares, D., Flores-Prado, L., Véliz, D., & Herman, N. (2015). Mechanisms of inbreeding avoidance in the one piece dry-wood termite *Neotermes chilensis*. *Insectes Sociaux*. 62: 237-245.
- Blanchard, E. (1851). I Termianos. Págs. 87-91 en C. Gay (Ed.), *Historia física y política de Chile*, Vol. 6. Maulde y Renou. Paris, Francia.
- Cabrera, B., & Rust, M. (1998). Caste differences in feeding and trophallaxis in the western drywood termite, *Incisitermes minor* (Hagen) (Isoptera, Kalotermitidae). *Insectes Sociaux*. 46: 374-382.
- Camousseight, A., & Vera, A. (2005). Acerca de la validez de las subespecies de *Neotermes* (Isoptera: Kalotermitidae) descritas de Chile. *Bosque*. 26: 39-45.
- Chouvenc, T., Scheffrahn, R., Mullins, A., & Su, N.-Y. (2017). Flight Phenology of Two *Coptotermes* Species (Isoptera: Rhinotermitidae) in Southeastern Florida. *Journal of Economic Entomology*, 110: 1693–1704.
- Deligne, J. (1999). Functional morphology and evolution of a carpenter's plane-like tool in the mandibles of termite workers (Insecta Isoptera). *Belgian Journal of Zoology*. 129: 201-218.
- Eggleton, P. (2011). An introduction to termites: Biology, taxonomy and functional morphology. Págs. 1-26 en D. Bignell, Y. Roisin & N. Lo (Edits.), *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer. Dordrecht, Netherlands.
- Flores-Prado, L., Pinto, C., Rojas-Céspedes, A., & Fontúrbel, F. (2014). Strong selection on mandible and nest features in a carpenter bee that nests in two sympatric host plants. *Ecology and*

Evolution. 4: 1820– 1827.

- Fontes, L. (1987). Morphology of the alate and worker mandibles of the soil-feeding nasute termites (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) from the Neotropical region. *Revista Brasileira de Zoologia*. 3: 503-531.
- Gajardo, R. (1994). *La vegetación natural de Chile. Clasificación, y distribución geográfica*. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- Inward, D., Beccaloni, G., & Eggleton, P. (2007). Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters*. 3: 331-335.
- Kakkar, G., Chouvenc, T., & Su, N.-Y. (2016). Postecdysis sclerotization of mouthparts of the Formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Economic Entomology*. 0: 1-8.
- Khan, Z., Zhang, M., Meng, Y., Zhao, J., Kong, X., Su, X., & Xing, L. (2019). Alates of the termite *Reticulitermes flaviceps* feed independently during their 5-month residency in the natal colony. *Insectes Sociaux*. 66: 425-433.
- Klowden, M. (2007). *Physiological Systems in Insects (Segunda edición)*. Elsevier. Idaho, Estados Unidos.
- Korb, J., & Hartfelder, K. (2008). Life history and development - a framework for understanding developmental plasticity in lower termites. *Biological reviews* 83: 295-313.
- Mony, R., Fisher, B., Kenne, M., Tindo, M., & Dejean, A. (2007). Behavioural Ecology of Bark-digging Ants of the Genus *Melissotarsus*. *Functional Ecosystems and Communities*. 1: 121-128.
- Muller, H., & Korb, J. (2008). Male or female soldier? An evaluation of several factors which may influence soldier sex ratio in lower termites. *Insectes Sociaux*. 55: 213-219.

- Ripa, R., & Luppichini, P. (2004). Especies de termitas de importancia económica presentes en Chile. Págs. 73-105 en R. Ripa, & P. Luppichini (Edits.), *Termitas y otros insectos cilófagos en Chile: Especies, biología y manejo*. Colección de libros INIA N°II. Santiago, Chile.
- Roisin, Y., & Korb, J. (2011). Social organization and the status of workers in termites. Págs. 133-164 en D. Bignell, Y. Roisin, & N. Lo (Edits.), *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer. Dordrecht, Netherlands.
- Su N.-Y. y La Fage J.P. (1987). Effects of soldier proportion on the wood-consumption rate of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 13: 145-151.
- Thorne, B. (1997). Evolution of eusociality termites. *Annual reviews of ecology and systematics*. 28: 27-54.
- Watson, J., & Sewell, J. (1985). Caste development in *Mastotermes* and *Kalotermes*: Which is primitive?. Págs. 27-40 en J. Watson, B. Okot-Kotber, & C. Noirot (Edits.), *Caste differentiation in social insects: Current themes in tropical science*. Pergamon Press. Nairobi, Kenia.
- Zizka, G., Nargar, K., & Novoa, P. (2013). Taxonomic revision of the Chilean *Puya* species (Puyoideae, Bromeliaceae) with special notes on the *Puya alpestris*-*Puya berteroniana* species complex. *Britonia*. 65:387-404.

## VI. CAPÍTULO 2: Estado del arte de las variables involucradas en la producción de alados

### Introducción

Se realizó una revisión bibliográfica de investigaciones realizadas en las distintas familias de termitas, publicadas en revistas científicas de corriente principal, entre 1991 y 2020. Se efectuó una búsqueda en la plataforma “Web of Science”, utilizando las siguientes palabras clave en inglés: “alate”, “production” y “termite”. La búsqueda arrojó 45 publicaciones, las que fueron leídas para tomar la decisión de seleccionarlas o no, de acuerdo con la inclusión de algunos de los siguientes fenómenos de estudio: variables bióticas y/o abióticas que están vinculadas con *i*) la producción de alados al interior del nido, *ii*) la frecuencia y/o tamaño de enjambres producidos y *iii*) la frecuencia y/o cantidad de alados colectados fuera de los nidos. En su contenido, solo 8 se refieren a la producción de termitas aladas. La revisión de estos 8 trabajos consideró: a) el tipo de variables estudiadas, categorizadas en endógenas (ej., genéticas, fisiológicas, del desarrollo) y exógenas (ej., interacciones ecológicas, factores abióticos, oferta de recursos), b) los resultados obtenidos (ej. existencia o ausencia de asociación o efecto de la(s) variable(s) independientes respecto de la variable dependiente), c) el tipo de estudio (ej., de campo y/o de laboratorio, experimental y/o no manipulativo), d) la localidad donde se realizó el estudio, y e) la especie de termita. Se analizaron los antecedentes recopilados, se discutieron en cuanto a su contribución explicativa para la producción de alados, se concluyó respecto de qué variables, especies y regiones han concentrado mayor parte de la investigación, y cuáles son los vacíos de conocimiento. Finalmente, se argumentó sobre qué especies de termitas presentes en Chile pueden contribuir a suplir tales vacíos.

#### 1. Antecedentes generales de la revisión bibliográfica.

La presente revisión bibliográfica, debió que la oferta de artículos científicos producidos los últimos 30 años, pertinentes a abordar el efecto de las variables bióticas y abióticas sobre la producción de alados al interior del nido en termitas, o la relación de estas variables con la formación de enjambres o la cantidad de alados que emergen de los nidos, es muy reducida. De un total de 45 artículos encontrados, 8 trabajos se refieren a la producción de alados para su revisión, tanto al interior del nido como en vuelo (Tabla 1). De esta selección, una publicación estudia la producción de alados al interior del nido y la fenología del vuelo, otras tres estudian solo la producción de alados dentro del nido y

cuatro estudian solo la fenología del vuelo (Tabla 2).

Todos los artículos estudian especies colectadas en regiones de clima tropical y subtropical, excepto por un estudio realizado en College Park, Maryland, USA (Thorne et al. 2002), donde el clima se caracteriza por tener inviernos muy fríos con temperaturas que llegan a los -3°C y veranos cálidos, lluviosos y húmedos, con temperaturas que alcanzan los 33°C, (Servicio de Información Meteorológica Mundial), lo que corresponde a un clima continental con veranos cálidos (Servicio de Meteorología y Climatología de Navarra).

Tabla 1: Datos bibliográficos de los artículos seleccionados a partir de la búsqueda realizada en la plataforma “Web of Science”.

TÍTULO DE LA PUBLICACIÓN	AUTOR/ES	AÑO	ORIGEN DE LAS MUESTRAS
Characteristics of dispersal flight and disperser production in an Asian dry-wood termite, <i>Neotermes koshunensis</i> (Isoptera, Kalotermitidae)	Sugio, Miyaguni & Tayasu.	2018	Nishihara, Okinawa, Japón
The Scaling of Growth, Reproduction and Defense in Colonies of Amazonian Termites	Pequeno & Franklin.	2018	Manaos, Amazonas, Brasil
Flight Phenology of Two Coptotermes Species (Isoptera: Rhinotermitidae) in Southeastern Florida	Chouvenc, Scheffrahn, Mullins & Su.	2017	Miami, Florida, USA.
Dispersal flight and colony development in the fungus-growing termites <i>Pseudacanthotermes spiniger</i> and <i>P. militaris</i>	Connétable, Robert & Bordereau.	2012	Franceville, Gabón Nkayi, Congo.
Flight Activity and Flight Phenology of the Asian Subterranean Termite, <i>Coptotermes gestroi</i> (Blattodea: Rhinotermitidae)	Neoh & Lee.	2009	Penang, Malasia
Longevity of kings and queens and first time of production of fertile progeny in dampwood termite (Isoptera; Termopsidae; <i>Zootermopsis</i> ) colonies with different reproductive structures	Thorne, Breisch & Haverty.	2002	College Park, Meryland, USA.

TÍTULO DE LA PUBLICACIÓN	AUTOR/ES	AÑO	ORIGEN DE LAS MUESTRAS
Swarming behavior of the economically most important termite, <i>Coptotermes havilandi</i> (Isoptera: Rhinotermitidae), in southeastern Brazil	Ferraz & Canello.	2001	Sao Paulo, Brasil
Alate production, flight phenology, and sex-ratio in <i>Coptotermes formosanus</i> Shiraki, an introduced subterranean termite in New Orleans, Louisiana	Henderson	1996	Lake Charles y New Orleans, Louisiana, USA.

Tabla 2. Fenómeno de estudio y tipo de investigación de los trabajos seleccionados.

FENÓMENO DE ESTUDIO	CITA	TIPO DE INVESTIGACIÓN
Fenología del vuelo	Sugio et al. 2018	Laboratorio, manipulativo. Campo, uso de trampas.
	Chouvenc et al. 2017	
	Neoh & Lee 2009	Campo, uso de trampas.
	Ferraz & Canello 2001	
	Henderson 1996	
Producción de alados	Connétable et al. 2012	Laboratorio, manipulativo.
	Thorne et al. 2002	
Producción de alados en nido	Pequeno & Franklin 2018	Campo, colecta en nidos.
	Sugio et al. 2018	Campo, uso de trampas. Laboratorio, manipulativo.

Todos los artículos que estudian la fenología del vuelo corresponden a estudios de campo que consistieron en ubicar trampas de luz para colectar alados durante temporadas de enjambres y estimar

su tamaño por medio del número de alados colectados por enjambre, a excepción de Neoh & Lee (2009), quienes para el mismo objetivo utilizaron trampas pegajosas. Por otro lado, los estudios de producción de alados al interior del nido se realizaron a partir de estudios de laboratorio manipulativos, donde se establecieron colonias y fueron mantenidas bajo condiciones de temperatura y humedad relativa controladas (Tabla 2). La excepción en este último caso, corresponde al estudio de Pequeno & Frankin (2018), el que corresponde a un estudio de campo, que consistió en colectar muestras de termitas desde los domos de tierra construidos por 3 especies de termitas del amazonas de Brasil, de la familia Termitidae, muestras con las que se estimaron los tamaños de las colonias y sus castas.

De los artículos seleccionados para esta revisión bibliográfica, sólo un estudio es un reporte de la familia Kalotermitidae, todos los otros se enfocan en las familias Termopsidae (1 artículo), Termitidae (2 artículos) y Rhinotermitidae (4 artículos) (Tabla 3). Dentro de estos trabajos, existen aquellos que estudian a más de una especie, lo que hace un total 12 especies estudiadas y las familias que mayor representación tienen en estos análisis, son Rhinotermitidae y Termitidae con 5 veces estudiadas cada una (Tabla 4), las cuales todas son especies que forman nidos subterráneos. Del resto, una anida en madera húmeda y una en madera seca, esta última correspondiente a la especie *Neotermes koshunensis* (Kalotermitidae), única representante de su familia en la búsqueda y único estudio con enfoque en producción de alados al interior del nido detectado en la plataforma “Web of Science” entre los años 1990 y 2021 (Tabla 4).

Tabla 3: Resumen de representación de familias estudiadas en los artículos revisados.

<b>FAMILIA</b>	<b>CANTIDAD DE ESTUDIOS</b>	<b>CANTIDAD DE ESPECIES</b>
Rhinotermitidae	4	5
Termopsidae	1	1
Termitidae	2	5
Kalotermitidae	1	1
<b>TOTAL</b>	<b>8</b>	

Tabla 4: Resumen de especie y familia estudiadas, sus sistemas de nidificación y tipo de estudio por artículo.

<b>ESTUDIO</b>	<b>ESPECIE</b>	<b>FAMILIA</b>	<b>SISTEMA NIDIFICACIÓN</b>
Sugio et al. 2018	<i>Neotermes koshunensis</i>	Kalotermitidae	Madera Seca
Pequeno & Franklin 2018	<i>Neocapritermes braziliensis</i>	Termitidae	Subterránea
	<i>Labiotermes labralis</i>		
	<i>Anoplotermes banksi</i>		
Chouvenc et al. 2017	<i>Coptotermes formosanus</i>	Rhinotermitidae	Subterránea
	<i>Coptotermes gestroi</i>		
Connétable et al. 2012	<i>Pseudacanthotermes spiniger</i>	Termitidae	Subterránea
	<i>Pseudacanthotermes militaris</i>		
Neoh & Lee 2009	<i>Coptotermes gestroi</i>	Rhinotermitidae	Subterránea
Thorne et al. 2002	<i>Zootermopsis nevadensis</i>	Termopsidae	Madera húmeda
Ferraz & Canello 2001	<i>Coptotermes havilandi</i>	Rhinotermitidae	Subterránea
Henderson 1996	<i>Coptotermes formosanus</i>	Rhinotermitidae	Subterránea

a) Producción de alados al interior del nido

La bibliografía encontrada referente a la producción de alados al interior del nido corresponde a 4 artículos; Sugio et al. (2018) y Thorne et al. (2002) estudian la relación de factores exógenos con la producción de alados al interior del nido, Pequeno & Franklin (2018) analizan la relación de factores endógenos de la colonia y por último, el estudio de Connétable et al. (2012) que, respecto de la producción de alados, corresponde a un reporte de la respuesta de colonias sometidas a distintos ensayos en laboratorio, desde su fundación hasta la muerte del nido, la cual se habría producido por traslado de las colonias y no por muerte natural.

i) *Factores endógenos estudiados sobre la producción de alados al interior del nido.*

Uno de los factores endógenos estudiados corresponde a la edad en que comienzan a producirse alados en una colonia. De acuerdo con los hallazgos de Connétable et al. (2012), la producción de alados de *P. militaris* (Termitidae) no comienza antes de los 4 años de edad de fundada la colonia y aumenta paulatinamente cada año, a lo sumo hasta los 20 años. *P. spiniger* (Termitidae) también fue evaluada por Connétable et al. (2012) y no comienzan a producir alados antes de los 7 años de fundada la colonia, y una vez que lo hacen, el número de alados aumenta en cada temporada hasta los 15 años, edad en que la producción comienza a disminuir. Por otra parte, según Thorne et al. (2002) los alados de la termita de madera húmeda *Z. nevadensis* (Termopsidae), se producen desde 3 a 6,5 años desde que estos eclosionan en sus nidos de origen.

Considerando que la disponibilidad de recursos en una colonia es limitada, y que por tanto, invertir recursos en crecimiento de la colonia expresado en número de obreras, disminuiría la disponibilidad de recursos para otras funciones, Pequeno & Franklin (2018) estudiaron si el tamaño de la casta de obreras afecta la cantidad de alados producidos en tres especies de la familia Termitidae (*N. braziliensis*, *L. labralis* y *A. banksi*) que habitan en el Amazonas de Manaus, Brasil. En las tres especies no existe correlación entre el número de obreras y alados, por tanto, el tamaño de la casta de obreras no incide en el número de alados producidos.

Todos los casos mencionados anteriormente corresponden a reportes donde se estudian especies de la familia Termitidae y no se encontró ninguno referente a especies de la familia Kalotermitidae o por lo menos, a cualquier especie nidificadora de una sola pieza seca o húmeda que pueda ser usada como referencia más vinculada a *N. chilensis*, por su pertenencia a la misma familia o por su tipo de nidificación.

ii) *Factores exógenos estudiados sobre la producción de alados al interior del nido.*

Solo dos publicaciones revisadas estudian factores exógenos que podrían afectar la producción de alados. Uno de estos analizó factores abióticos ambientales como temperatura, humedad relativa, precipitaciones, presión atmosférica y velocidad del viento. El otro abordó la competencia

intraespecífica.

Sugio et al. (2018) estudiaron el efecto de los factores ambientales sobre la producción de alados al interior de nidos de *N. koshunensis* (Kalotermitidae), en condiciones de campo. En este estudio, los autores detectaron que la producción de alados al interior del nido es afectada significativamente por la temperatura, humedad relativa, precipitaciones y presión atmosférica. Específicamente, el incremento de la producción de alados al interior del nido se correlaciona con el incremento de la temperatura, humedad relativa y precipitaciones, la disminución en la producción de alados al interior del nido, se correlaciona con el aumento de la presión atmosférica y no se observaron variaciones en la producción de alados producto de la velocidad del viento.

El estudio sobre la competencia intraespecífica y su efecto sobre la producción de alados fue realizado en *Z. nevadensis* (Termopsidae), termita nidificadora de una pieza de madera húmeda. Para ello, Thorne et al. (2002) provocaron que dos colonias de la misma edad se conecten en un mismo sustrato para permitirles contacto e interacción. Esto produjo que los reproductores primarios de una de las colonias mueran y los individuos que sobrevivieron, pasaron a formar parte de la otra colonia. Esto generó que colonias expuestas a competencia intraespecífica, comiencen a producir alados significativamente a más temprana edad, o a producirlos significativamente en mayor número, comparado con colonias que no son sometidas a este tratamiento. Esto indicaría que la competencia intraespecífica afecta la producción de alados, acelerando el proceso o aumentando la cantidad producida.

#### b) Fenología del vuelo de alados

Se identificaron 5 artículos que estudian la fenología del vuelo (Tabla 2). En ellos, variables abióticas ambientales como presión atmosférica, temperatura, humedad relativa y precipitaciones fueron registradas y, en algunos, fueron usadas para determinar su relación con la formación de enjambres, estimar su abundancia en número de individuos colectados diariamente y la frecuencia diaria con la que se forman. Todos estos trabajos corresponden a estudios de campo de 7 especies que forman sus nidos en zonas de clima tropical y subtropical; 5 subterráneas y 1 de madera seca (Tablas 2 y 4).

Las especies más estudiadas con enfoque en la fenología del vuelo pertenecen al género *Coptotermes*

de la familia Rhinotermitidae; *C. formosanus* en los artículos de Chouvenc et al. (2017) y Henderson (1996) y *C. gestroi* también en el artículo de Chouvenc et al. (2017), así como en el de Neoh & Lee (2009) y Ferraz & Canello (2001). En este último se consideró a *C. havilandi* como sinónimo de *C. gestroi* (Rust & Su, 2012). Por otro lado, en los últimos 30 años solo se encontró un reporte de fenología del vuelo de una especie de la familia Kalotermitidae, denominada *N. koshunensis* en el estudio de Sugio et al. (2018) (Tabla 4).

La tabla 5 representa el resumen de publicaciones que estudian la fenología del vuelo y el alcance que los factores extrínsecos pueden tener en ello. Chouvenc et al. (2017) y Ferraz & Canello (2001) usan la estadística descriptiva para señalar los rangos meteorológicos en que se producen los enjambres de mayor y menor tamaño, Henderson (1996) solo cuantifica los alados detectados durante 3 temporadas en enjambres, sin relacionarlo a variables abióticas ambientales. Neoh & Lee (2009) y Surgio et al. (2018) utilizan análisis estadísticos para explicar la existencia o ausencia del efecto de las variables ambientales sobre el comportamiento de los enjambres.

Tabla 5: Estudios publicados sobre la fenología de vuelo de termitas y variables abióticas ambientales asociados. T= temperatura, HR= Humedad Relativa, PP= Precipitaciones, VV= Velocidad del Viento y PA= Presión Atmosférica.

CITA	CONSIDERA O NO FACTORES EXTRÍNSECOS (VARIABLES ABIÓTICAS AMBIENTALES)	MÉTODO	T	HR	PP	VV	PA
Surgio et al. 2018	Sí	Estadística cuantitativa	sí	Sí	Sí	Sí	Sí
Chouvenc et al. 2017	Sí	Estadística descriptiva	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí
Neoh & Lee 2009	Sí	Estadística cuantitativa	Sí	Sí	No	No	Sí
Ferraz & Canello 2001	Sí	Estadística descriptiva	Sí	Sí	No	No	No
Henderson 1996	No	No presenta	No	No	No	No	No

i) *Periodos de vuelo*

El periodo de vuelo fue reportado en todas las publicaciones revisadas y muestran que varía entre especies y también dentro de una misma especie. La *N. koshunensis* (Kalotermitidae), registra periodos de vuelo de 7 meses entre abril y noviembre (Sugio et al. 2018). Las termitas subterráneas de *C. formosanus* (Rhinotermitidae), que habitan en New Orleans, Estados Unidos, tienen periodos de vuelos de entre abril y julio, en las temporadas de vuelos de los años 1993 y 1995 (Henderson 1996). Mientras que, en Miami, Estados Unidos, para la misma especie se registran 5 meses de periodo de vuelo, entre los meses de febrero y julio, durante las temporadas entre los años 1995 y 2016 (Chouvenc et al. 2017). Por otro lado, en el mismo estudio de Chouvenc et al. (2017), donde paralelamente se estudió la especie *C. gestori* (Rhinotermitidae), se determinó un periodo de vuelo que se prologa por 3 meses entre febrero y mayo. Sin embargo, en Pulau Pinang (Malasia), aunque su

periodo de vuelo se extendía por todo el año, los enjambres de mayor número de alados ocurren durante 5 meses entre enero y junio (Neoh & Lee 2009) y en Manaus, Brasil, *C. gestroi* como *C. havilandi* (Rhinotermitidae), el periodo vuelo abarca hasta 9 meses entre julio y abril del siguiente año (Ferraz & Canello 2001).

De las especies que reportan horario de vuelo, *N. koshunensis*, produce enjambres mayoritariamente con nada o poca presencia de luz, entre las 20:00 y 04:00 horas del día siguiente (Sugio et al. 2018). Las especies subterráneas de la familia Rhinotermitidae, generan enjambres indistintamente en horas de luz o ausencia de luz, algo crepuscular *C. formosanus* que vuela entre las 19:00 y 01:00 de la madrugada en New Orleans y menos crepuscular *C. gestroi* como *C. havilandi*, que puede observarse formando enjambres entre las 15:00 y las 00:00 en Sao Paulo, aunque los enjambres de mayor tamaño se observaron entre las 18:00 y las 19:00 horas (Ferraz & Canello 2001).

ii) *Factores endógenos estudiados en la fenología del vuelo de termitas*

Sugio et al. (2018) registran las variables abióticas ambientales diarias y mensuales, y la producción mensual de enjambres, siendo el único de los documentos revisados que estudia la asociación de un factor endógeno y la producción de enjambres. En este análisis, los autores estimaron que el tamaño promedio de enjambres se correlaciona con la temperatura media mensual como factor exógeno y con el número de alados al interior de nidos de campo, como factor endógeno, y esta última variable presenta una relación mucho más fuerte que la temperatura.

iii) *Factores exógenos estudiados en la fenología de vuelo de termitas*

Los factores exógenos estudiados corresponden principalmente a variables abióticas ambientales; temperatura, humedad relativa del aire, presión atmosférica, precipitaciones, velocidad del viento y sincronización de enjambres con eventos de lluvia. El rango de temperatura promedio diaria en que se desarrollan las especies estudiadas, varía entre los 17 y 33°C, pero la actividad de vuelo se concentra con mayor frecuencia y número de alados (promedio diario) entre los 22 y 33°C (Tabla 5). Los artículos Sugio et al. (2018) y Neoh & Lee (2009) determinan que la temperatura es una variable que se relaciona positivamente con la producción de alados en enjambres de *N. koshunensis*, termita

nidificadora de una sola pieza de madera seca y *C. gestroi*, termita subterránea nidificadora de múltiples piezas, respectivamente. Sin embargo, Neoh & Lee (2009) detectan que esta relación es débil.

Ferraz & Canello (2001) señalan que la producción de enjambres de *C. gestroi* no tiene una clara asociación con la temperatura y otras variables atmosféricas, como humedad relativa y precipitaciones, posteriormente Neoh & Lee (2009) estudian la frecuencia con que se producen los enjambres, indicando que no existe relación estadística entre estas variables. Por otro lado, Ferraz & Canello (2001) observan que los enjambres de mayor tamaño se producen en rangos de temperaturas entre 22 y 27°C en Sao Paulo, y Chouvinc et al. (2017) determinan que es entre 21,7 y 28,6°C, para la misma especie en Miami (Tabla 6).

Respecto de la humedad relativa, Ferraz & Canello (2001) reportan que el vuelo se produce entre 35 y 90% de humedad relativa en *C. gestroi* y Neo & Lee (2009) reportan que entre el 59 y 95% para la misma especie (Tabla 6). Si bien son rangos extremadamente amplios, Ferraz & Canello (2001) observan que los enjambres de mayor tamaño se registraron entre 35 y 71% de humedad relativa y Neo & Lee (2009) reportan que la mayoría de los enjambres ocurren en un rango de humedad relativa entre 83-84% y estiman que no existe correlación entre la humedad relativa y número de alados en enjambres. Estos resultados son concordantes con lo determinado por Chouvinc et al. (2017) en especies de la misma familia (*C. gestroi* y *C. formosanus*), quienes concluyen que la humedad relativa es altamente variable entre los enjambres de mayor tamaño. Por otra parte, Sugio et al. (2018) determina que la humedad relativa tiene una correlación positiva en la producción de alados diario en enjambres de *N. koshunensis* (Kalotermitidae).

Chouvinc et al. (2017) indicaron que la presión atmosférica es altamente variable durante la ocurrencia de los enjambres de mayor tamaño de *C. gestroi* y *C. formosanus*, en Miami, Neoh & Lee (2009) determinaron que los enjambres de mayor tamaño se correlacionan con una menor presión atmosférica para *C. gestroi* en Penang, Malasia, lo cual es coincidente con el estudio de Sugio et al. (2018) con *N. Koshunensis* en Okinawa, Japón.

Respecto de las precipitaciones, la información encontrada es totalmente opuesta entre los grupos de termitas subterráneas nidificadoras de múltiples piezas y la única termita nidificadora de una sola

pieza de madera estudiada. Neoh & Lee (2009) en Penang (Malasia), Ferraz & Canello (2001) en Sao Paulo (Brasil) y Chouvenc et al. (2017) en Miami, Estados Unidos, determinaron que no tiene relación de la ocurrencia de vuelo de alados que forman enjambres con los eventos de lluvia. Es más, según Neoh & Lee (2009) en Penang, Malasia, la presencia o ausencia de lluvia, no fue impedimento para que se produjeran enjambres de *C. gestroi*. Según Ferraz & Canello (2001) en Sao Paulo, Brasil, los enjambres de *C. gestroi*, no se producen necesariamente posterior a días de lluvia, inclusive los enjambres de mayor envergadura se producen en días sin lluvia. Por otra parte, Sugio et al. (2018) en Okinawa, Japón, determinaron que, el incremento de las precipitaciones diarias se correlaciona con una disminución en la actividad de vuelo de *N. koshunensis*.

Por último, la velocidad del viento fue considerada por Chouvenc et al. (2017) en *C. formosanus* y *C. gestroi*, quienes observan que los enjambres de mayor tamaño de ambas especies ocurren mayoritariamente cuando la velocidad del viento es menor a 5 km/h (Tabla 5). Complementariamente, los hallazgos de Sugio et al. (2018) en *N. koshunensis* son más concluyentes y descartan la velocidad del viento como un factor significativo en la formación de enjambres de mayor o menor tamaño.

Tabla 6: Valores registrados de Horario de Vuelo, Temperatura promedio diaria registrada en grados Celcius (°C), Humedad Relativa en porcentaje (%), Presión Atmosférica en hecto Pascales (hPa) y Precipitaciones en milímetros (mm), durante la ocurrencia de enjambres. Las casillas que indican Rango y Concentrado, se refieren al tamaño de los enjambres, donde Rango es el rango de dicha variable en que se detectó la formación de enjambres y Concentrado el rango de la variable en que los enjambres de mayor envergadura se produjeron.

CITA	HORARIO DE VUELO	TEMPERATURA (°C)	HUMEDAD RELATIVA (%)	PRESIÓN ATMOSFÉRICA (HPA)	VELOCIDAD DEL VIENTO (KM/H)	PRECIPITACIONES (MM)
Surgio et al. 2018	20:00-04:00	Sin registro				
Chouvenc et al. 2017 <i>C. gestroi</i>	Sin registro	Rango 20,1 – 28,3 Concentrado 22,1 – 27,9	Sin registro		Mayormente <5km/h	Sin registro
Chouvenc et al. 2017 <i>C. formosanus</i>	Sin registro	Rango 23,3 – 29,6 Concentrado 24,4 – 29,6	Sin registro		Mayormente <5km/h	Sin registro
Neoh & Lee 2009	Sin registro	Rango 24 – 29 Concentrado 27 - 28	Rango 59 – 95 Concentrado 83 - 84	Rango 1006 - 1013 Concentrado 1009 - 1010	Sin registro	
Ferraz & Canello 2001	Rango 15:00 - 00.00 Concentrado 18:00 - 19:00	Rango 17-31 Concentrado 22-27	Rango 35-90 Concentrado 35-71	Sin registro		Rango 0-15 Concentrado 0
Henderson 1996	19:00 – 01:00	Sin registro				

- c) Incidencia de variables abióticas ambientales en dos especies, cuyos análisis no fueron realizados por los autores.

Dos de los trabajos presentan datos de registros de alados en época de formación de enjambres, así como también de número de enjambres registrados. Estos corresponden a Henderson (1996) y Ferraz & Canello (2001), los cuales consideramos como un valioso aporte para el grupo estudiado por estos autores, ya que el primero determina el periodo de vuelo y el tamaño de enjambres de *Coptotermes formosanus* y el segundo, además de determinar el periodo en que se forman enjambres de *C. gestroi* (especie sinónima de *C. havilandi*), establece los rangos de temperatura y humedad relativa en que se forman los enjambres. Sin embargo, en ambos casos, aun cuando se dispone de datos climatológicos almacenados por las estaciones meteorológicas de libre disposición, no se consideraron para analizar si se relacionan o no con la producción de enjambres, o la cantidad de alados colectados durante el período de formación de enjambres, muy probablemente porque los objetivos de dichos estudios fueron otros. Por lo tanto, y dada la poca información encontrada respecto de variables meteorológicas y su incidencia o asociación con la formación de enjambres (o cantidad de alados colectados), se detecta una oportunidad de mejora para producir conocimiento en tal sentido. Para la revisión aquí presentada, se extrajeron datos desde los gráficos reportados en los dos trabajos previamente citados, cuyo análisis será detallado a continuación.

En el artículo de Henderson (1996), se presentan 3 gráficos de barras con datos del número alados de *C. formosanus* colectados diariamente en trampas de luz, en Louisiana, New Orleans, Estados Unidos. De estos gráficos se extrajeron los datos registrados entre 16 de abril y 16 de junio de 1993, 1 de mayo y 5 de junio de 1994 y 18 de abril y 26 de junio de 1995, lo que corresponde a 158 días registrados. Estos se correlacionaron con los datos de temperatura promedio diaria y total de precipitaciones diarias. Todos los antecedentes de temperatura y precipitaciones fueron obtenidos desde bases de datos de libre disposición de la estación meteorológica “New Orleans Airport”.

Con el artículo de Ferraz & Canello (2001) se procedió del mismo modo que con los gráficos de reportados por Henderson (1996), con la diferencia que los datos reportados por Ferraz & Canello (2001) corresponden al número mensual de enjambres de *Coptotermes havilandi* que se produjeron desde junio de 1997 hasta mayo del año 2000, lo que hace un total de 36 meses registrados. Estos se correlacionaron solo con la temperatura promedio mensual, información que se obtuvo desde bases

de datos de libre disposición de la estación meteorológica “Parque Estadual Alberto Loeffgren” de São Paulo.

Ambas estaciones meteorológicas comparten sus datos por medio del sitio de internet de “National Centers for Environmental Information – National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA)”. Para el análisis estadístico de los datos, dado que en ambos casos no presentaron una distribución normal, se analizaron mediante la correlación no paramétrica de Spearman. Los resultados se presentan a continuación:

*i) Número total de alados diarios*

Los resultados muestran que el número de alados diarios, colectados por Henderson (1996), sí tiene relación con la temperatura promedio diaria, aunque esta es débil ( $p=0,0025$ ,  $R=0,24$ ), mientras que no tienen ninguna relación con las precipitaciones totales diarias ( $p=0,84$ ,  $R=0,016$ ), ni tampoco con las precipitaciones totales diarias ocurridas un día antes ( $p=0,77$ ,  $R=0,023$ ) de cada día registrado con el número de alados diarios, siendo el mínimo 0 y el máximo 2038 alados colectados.

*ii) Número total de enjambres mensual*

Los resultados muestran que el número de enjambres, registrados por Ferraz & Canello (2001), no tiene relación con la temperatura promedio mensual ( $p=0,07$ ,  $R=0,30$ ).

## **Discusión**

El principal objetivo que inicialmente tuvo la presente revisión bibliográfica fue, revisar el estado del arte de los factores asociados a la producción de alados de colonias de termitas que anidan en una sola pieza, antes de salir a formar enjambres, en especies de la familia Kalotermitidae. No obstante, la bibliografía obtenida en la plataforma utilizada para la búsqueda de documentos, con las palabras claves “Alate”, “Production”, “Termite” entre los años 1990 y 2020, solo entrega 1 artículo donde se estudia una especie de la familia Kalotermitidae, el que sumado a un artículo de Termopsidae, hacen un total de 2 artículos que estudian especies que anidan en una sola pieza de madera (Sugio et al. 2018 y Thorne et al. 2002). Esto dificultó una revisión actualizada con distintos puntos de vista y análisis de la producción de alados en nidos de Kalotermitidae, quienes crecen en condiciones muy diferentes de las termitas subterráneas. La diferencia más importante es que, las especies subterráneas pueden

salir del nido en búsqueda de recurso para forrajear y forman colonias desde cientos de miles a millones de individuos, mientras que las termitas que viven y forrajean en la misma pieza, no salen del nido en búsqueda de más sustrato y forman colonias solo de hasta algunos cientos de individuos (Rust & Su 2012). Por otra parte, las Familias subterráneas Rhinotermitidae y Termitidae son las que tienen mayor representación en estudios de producción de alados en enjambres. Esto puede deberse a que su impacto es mayor o más directo, ya que las especies de estas familias construyen sus nidos en suelo cercano a viviendas, donde encuentran sustrato para forrajear en las construcciones de madera, generando daño a sus estructuras, lo que constituye un problema socioeconómico en muchas ciudades alrededor del mundo (Su & Scheffrahn 1990 y Rust & Su 2012), especialmente *C. formosanus* y *C. gestroi* que han sido detectadas en ciudades de países de todo el mundo como Australia, Malasia, Singapur, Tailandia, Brasil, Estados Unidos, México, entre otros (Lee et al. 2007, Rust & Su 2012 y Chouvenec et al. 2017). A diferencia de las termitas que anidan en una sola pieza seca o húmeda, las que en general, dañan muebles o piezas aisladas de madera estructural en viviendas, pero que, si se detectan a tiempo, pueden ser tratadas con éxito (Su & Scheffrahn 1990 y Rust & Su 2012). Las únicas dos especies encontradas en la presente revisión bibliográfica que anidan en una sola pieza, fueron estudiadas solo en una oportunidad cada una, en los últimos 30 años, y corresponden a especies de menor importancia socioeconómica en el mundo (Su & Scheffrahn 1990 y Rust & Su 2012). Esto evidencia una necesidad por estudiar la biología y ecología de especies, aunque son menos importantes para la economía, sí lo son en términos ecológicos.

Al revisar la literatura en el rango de temporal seleccionado, sobre producción de alados al interior de los nidos, o detección de éstos fuera de los nidos durante el período de formación de enjambres, las primeras menciones las hace Noirot (1985), quien señala que la producción de ninfas en nidos de la familia Termitidae es cíclica y discontinua, y en los meses de invierno no se observa producción, lo que muestra una clara sincronización con factores climáticos. Sin embargo, en ese entonces se desconocían los factores involucrados que desencadenan su desarrollo. Así como también, se desconocían las causas implicadas en la no producción de ninfas de las colonias incipientes (Noirot 1985). De este mismo modo, en la bibliografía revisada se observa que, durante la historia de vida de una colonia, la producción de alados no comienza si no hasta alcanzar cierta madurez del nido, 3 a 7 años (Connétable et al. 2012 y Thorne et al. 2002). Pero una vez alcanzada la edad reproductiva de un nido, la producción varía en cada nueva temporada. Por lo tanto, no se observará la misma respuesta en producción de alados de colonias de distinta edad, y no son comparables aquellas colonias recién

fundadas con aquellas que llevan 10, 15 o 20 años de vida. Por otra parte, según Pequeno & Franklin (2018), el número de obreras no es un factor endógeno que se relacione con la producción de alados al interior de los nidos subterráneos de las termitas de la familia Termitidae; *N. braziliensis*, *L. labralis* y *A. Banksi*. Pese a estos hallazgos, no se puede descartar que la proporción de otras castas sea un factor endógeno que afecte el número de alados producidos en las colonias de *N. chilensis*.

En *Z. nevadensis* (Termopsidae), otra especie nidificadora de una pieza, la producción de alados de aumenta en colonias que logran fusionarse, no sin antes morir los reproductores primarios de una de las colonias (Thorne et al. 2002), lo cual puede deberse a que el sustrato se vuelve aún más limitado si se trata de nidos multicoloniales. En la termita *N. chilensis* se determinó que la producción de soldados aumenta bajo un potencial escenario de competencia intraespecífica, es decir, en aquellos sustratos de nidificación compartidos más de una colonia (Aguilera-Olivares et al. 2017). No obstante, no se evaluó si el número de alados fue mayor o no en nidos multicoloniales comparados con uniceloniales.

De las publicaciones que estudian la fenología del vuelo, se observa que los periodos de vuelo se pueden concentrar en un periodo de tiempo acotado o prolongarse durante todo el año, dependiendo de la especie. Así mismo, también se puede observar tendencia en horarios en que prefieren producir enjambres las especies, siendo los horarios crepusculares los de preferencia para la termita nidificadora de una pieza. Se observa además que existe consenso entre los autores que estudian la fenología del vuelo, en que la temperatura tiene una incidencia o asociación con los eventos donde se colectan mayor cantidad de alados que han abandonado sus nidos. En este mismo sentido, los resultados del análisis realizado con los datos de colecta de alados presentados por Henderson (1996), demuestran que la temperatura es un factor preponderante para la formación de enjambres, dado que el número de alados colectados diariamente tiene relación positiva con la temperatura promedio diaria. Por lo tanto, en la medida que en un día aumente la temperatura ambiental, la cantidad de alados que emergen desde sus nidos se incrementará también, aunque no se puede descartar que existan otros factores afectando la formación de los enjambres. Esto es consistente con estudios posteriores de especies de la misma familia Rhinotermitidae como el realizado por Neoh & Lee (2009) con *Coptotermes gestroi*, así como en *Neotermes koshunensis*, especie de la familia Kalotermitidae estudiada por Sugio et al. (2018). La información presentada por estos autores, así como el análisis efectuado en el presente trabajo con los datos de colecta de alados reportados por Henderson (1996),

sugiere que el tamaño de los enjambres de termitas es afectado por la temperatura ambiente diaria, siendo este un factor preponderante para que las termitas emerjan del nido para formar enjambres.

Del análisis de la relación entre el número mensual de enjambres de *C. gestroi* (especie sinónima de *C. havilandi*), a partir de datos presentados por Ferraz & Canello (2001), con la temperatura promedio mensual, informada por la estación meteorológica Parque Estadual Alberto Loefgren de Sao Paulo, se observa que el número mensual de enjambres producidos no es afectado por la temperatura promedio mensual. Sin embargo, la correlación mostró estar muy cerca una relación significativa ( $p=0,07$ ), resultados que podrían alcanzar la significancia estadística si se aumenta el tamaño de la muestra. Esto tendría mayor congruencia con los hallazgos de Surgio et al. (2018), quien observa una leve pero positiva relación de la actividad mensual de enjambres con la temperatura promedio mensual y a su vez, una fuerte relación de estos con el número de alados producidos al interior del nido.

Por otro lado, al examinar el tamaño de los enjambres de *C. formosanus* colectados diariamente en trampas de luz por Henderson (1996) y su posible correlación con las precipitaciones totales diarias, o las de los días previos, se pudo determinar en la presente revisión que no existe relación estadísticamente significativa y, por lo tanto, su tamaño y ocurrencia probablemente varían en función de factores intrínsecos y/o extrínsecos, pero distintos de las precipitaciones. Esto es concordante con estudios posteriores como los de Neoh & Lee (2009) y Ferraz & Canello (2001), quienes sugieren que no es posible determinar que los enjambres de *C. gestroi* se produzcan exclusivamente en días lluviosos, así como también concuerdan Chouvenc et al. (2017), quienes determinan que los enjambres de *C. gestroi* y *C. formosanus* no necesariamente se producen un día después de la ocurrencia de lluvias.

De acuerdo con Surgio et al. (2018), los días lluviosos provocan una disminución en la actividad de los enjambres *Neotermes koshunensis* (Kalotermitidae). Considerando que Henderson (1996), Ferraz & Canello (2001), Neoh & Lee (2009) y Chouvenc et al. (2017) estudian termitas de la familia Rhinotermitidae, pero Surgio et al. (2018) estudian a una especie de Kalotermitidae, se puede inferir que enjambres de termitas de distinto comportamiento de nidificación son afectados de modo diferente por las precipitaciones. Probablemente las especies de las distintas familias no solo se ven afectadas de manera distinta por factores exógenos, también responden diferencialmente en la producción de alados, lo que repercute en el tamaño de enjambres, frecuencia y duración de estos, aun cuando estas

termitas crezcan en ambientes con características similares, ya que todas ellas (excepto una especie) fueron estudiadas en ambientes con climas tropicales y subtropicales.

Los estudios revisados son congruentes respecto de la presión atmosférica, y sugieren que es un factor que afecta negativamente en el tamaño de los enjambres. Esto, basándose en los hallazgos de Neoh & Lee (2009) y Sugio et al. (2018), quienes estiman que los enjambres de mayor tamaño tienden a producirse cuando la presión atmosférica disminuye. Sin embargo, no es igual de concluyente la información respecto de la humedad relativa, pues se presentan resultados distintos en todos los casos estudiados. Esto abre una posibilidad de investigaciones futuras, respecto de la influencia y/o asociación de la humedad relativa y la producción de alados, el tamaño de los enjambres y la frecuencia con que se producen.

Todo lo anterior indica que una vez se forman los alados al interior del nido, estos esperan el momento apropiado para comenzar a dispersarse, el que se da una vez se presenten condiciones de temperaturas favorables para que día a día logren una dispersión y formación de enjambres exitosa, lo que podrá asegurar con mayor probabilidad un posterior apareamiento y fundación de sus propios nidos, y de acuerdo con los hallazgos de Sugio et al. (2018), al final de la temporada no será necesariamente la temperatura lo que haya sido un impedimento para que los alados producidos salgan del nido para formar enjambres. Estos autores observaron que una porción de alados no siempre sale del nido y permanece en él durante el invierno hasta la siguiente temporada de enjambres. Complementariamente Connétable et al. (2012), reportaron que, por razones desconocidas, todos los años se produjeron alados al interior de nidos de *P. militaris* (Termitidae); sin embargo, no todos los años se formaron enjambres.

Finalmente, estos estudios muestran que no se puede generalizar respecto de los factores exógenos o endógenos a la colonia, vinculados con la producción de alados, dado que en distintas especies pueden encontrarse respuestas conductuales diferentes frente a similares contextos ecológicos, respuestas que muy posiblemente dependen de la biología de nidificación de las termitas. Esto se refleja, por ejemplo, en los resultados del único estudio en fenología del vuelo en termitas que anidan en una sola pieza, los que son completamente diferentes a lo registrado para termitas subterráneas.

## Referencias

- Aguilera-Olivares, D., Palma-Onetto, V., Flores-Prado, L., & Zapata, V. (2017). X-Ray computed tomography reveals that intraspecific competition promotes soldier differentiation in a one-piece nesting termite. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 163: 26-34.
- Chouvenc, T., Scheffrahn, R., Mullins, A., & Su, N.-Y. (2017). Flight Phenology of Two *Coptotermes* Species (Isoptera: Rhinotermitidae) in Southeastern Florida. *Journal of Economic Entomology*. 110: 1693–1704.
- Connétable, S., Robert, A., & Bordereau, C. (2012). Dispersal flight and colony development in the fungus-growing termites *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris*. *Insectes Sociaux*. 59: 269–277.
- Ferraz, M., & Canello, E. (2001). Swarming behavior of the economically most important termite, *Coptotermes havilandi* (Isoptera: Rhinotermitidae), in southeastern Brazil. *Sociobiology*. 38: 683-694.
- Henderson, G. (1996). Alate production, flight phenology, and sex-ratio in *Coptotermes formosanus* Shiraki, an introduced subterranean termite in New Orleans, Louisiana. *Sociobiology*. 28: 319-326.
- Lee, C.-Y., Vongkaluang, C., & Lenz, M. (2007). Challenges to subterranean termite management in multi-genera faunas in South East Asia and Australia. *Sociobiology*. 50: 213-221.
- National Centers for Environmental Information – National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). <https://www.ncei.noaa.gov>. Consultado el 10 de junio de 2022.
- Neoh, K.-B., & Lee, C.-Y. (2009). Flight activity and flight phenology of the Asian subterranean termite, *Coptotermes gestroi* (Blattodea: Rhinotermitidae). *Sociobiology*. 54: 521-530.
- Noirot, C. (1985). Pathways of caste development in the lower termites. Págs. 41-57 en J. Watson, B.

Okot-Kotber, & C. Noirot (Edits.), Caste differentiation in social insects. Pergamon Press. Nairobi, Kenia.

Pequeno, P., & Frankin, E. (2018). The scaling of growth, reproduction and defense in colonies of amazonian termites. *Sociobiology*. 65: 1-9.

Rust, M., & Su, N.-Y. (2012). Managing Social Insects of Urban Importance. *Annual Review of Entomology*. 57: 355-377.

Servicio de Información Meteorológica Mundial. <https://worldweather.wmo.int/es/home.html>. Consultado el 1 de marzo de 2022.

Servicio de Meteorología y Climatología de Navarra. <http://meteo.navarra.es/definiciones/koppen.cfm>. Consultado el 1 de marzo de 2022.

Su, N.-Y., & Scheffrahn, R. (1990). Economically important termites in the United States and their control. *Sociobiology*. 17: 77-94.

Sugio, K., Miyaguni, Y., & Tayasu, I. (2018). Characteristics of dispersal flight and disperser production in an Asian dry-wood termite, *Neotermes koshunensis* (Isoptera, Kalotermitidae). *Insectes Sociaux*.

Thorne, B., Nancy, B., & Haverty, M. (2002). Longevity of kings and queens and first time of production of fertile progeny in dampwood termite (Isoptera; Termopsidae; Zootermopsis) colonies with different reproductive structures. *Journal of Animal Ecology*. 71: 1030–1041.

## VII. CONCLUSIONES

Los resultados muestran evidencia suficiente para concluir que los alados, tanto hembras como machos, de la termita *Neotermes chilensis* no se alimentan por sí solos mientras permanecen al interior del nido, dado que los alados colectados fuera de los nidos y antes de formar enjambres, no presentan desgaste mandibular en comparación con las otras castas que están al interior del nido (pre-alados, obreras y reproductores primarios).

La bibliografía revisada en la plataforma “Web of Science” referente a la producción de alados al interior del nido es insuficiente para concluir sobre la familia Kalotermitidae en términos generales y evidencia que aún faltan variables endógenas y exógenas que estudiar y que podrían estar influyendo en el tamaño de esta casta respecto del tamaño de las otras castas y de la colonia.

La bibliografía revisada en la plataforma “Web of Science” indica que la edad como factor endógeno y la temperatura como factor exógeno se vinculan con la producción de alados al interior del nido. Esta última variable es el factor más estudiado en cuanto a su asociación con la ocurrencia de formación de enjambres como en el tamaño de estos.

## VIII. REFERENCIAS

- Aguilera-Olivares, D., Flores-Prado, L., Véliz, D., & Herman, N. (2015). Mechanisms of inbreeding avoidance in the one piece dry-wood termite *Neotermes chilensis*. *Insectes Sociaux*. 62: 237-245.
- Aguilera-Olivares, D., José, R., Burgos-Lefimil, C., Flores-Prado, L., & Niemeyer, H. (2016). Nestmate recognition in defense against net invasion by conespecifics during swarming in a one piece nesting termite. *Revista Chilena de Historia Natural*. 89: 1-8.
- Aguilera-Olivares, D., Palma-Onetto, V., Flores-Prado, L., & Zapata, V. (2017). X-Ray computed tomography reveals that intraspecific competition promotes soldier differentiation in a one-piece nesting termite. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 163: 26-34.
- Blanchard, E. (1851). I Termianos. Págs. 87-91 en C. Gay (Ed.), *Historia física y política de Chile*, Vol. 6. Maulde y Renou. Paris, Francia.
- Cabrera, B., & Rust, M. (1998). Caste differences in feeding and trophallaxis in the western drywood termite, *Incisitermes minor* (Hagen) (Isoptera, Kalotermitidae). *Insectes Sociaux*. 46: 374-382.
- Camousseight, A., & Vera, A. (2005). Acerca de la validez de las subespecies de *Neotermes* (Isoptera: Kalotermitidae) descritas de Chile. *Bosque*. 26: 39-45.
- Chouvenc, T., & Su, N.-Y. (2014). Colony age-dependent pathway in caste development of *Coptotermes formosanus* Shiraki. *Insect Sociaux*. 61: 171–182.
- Chouvenc, T., Basille, M., & Su, N.-Y. (2015). The production of soldiers and the maintenance of caste proportions delay the growth of termite incipient colonies. *Insect Sociaux*. 62: 23–29.
- Costa, Leonardo, A., Casarin, F., & Lima, J. (2009). Chemical communication in Isoptera. *Neotropical entomology*. 38: 1-6.
- Eggleton, P. (2011). *An introduction to termites: Biology, taxonomy and functional morphology*.

- Págs. 1-26 en D. Bignell, Y. Roisin & N. Lo (Edits.), *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer. Dordrecht, Netherlands.
- Evans, T. (2011). Invasive termites. Págs. 519-562 en D. Bignell, Y. Roisin & N. Lo (Edits.), *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer. Dordrecht, Netherlands.
- Flores-Prado, L., Pinto, C., Rojas-Céspedes, A., & Fontúrbel, F. (2014). Strong selection on mandible and nest features in a carpenter bee that nests in two sympatric host plants. *Ecology and Evolution*. 4: 1820–1827.
- Gay, F., & Watson, J. (1982). The genus *cryptotermes* in Australia (Isoptera: Kalotermitidae). *Australian Journal of Zoology*. 88: 1-64.
- Haverty, M. (1977). The proportion of soldiers in termite colonies: A list and a bibliography (Isoptera). *Sociobiology*. 2: 199-216.
- Inward, D., Beccaloni, G., & Eggleton, P. (2007). Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters*. 3: 331-335.
- Khan, Z., Zhang, M., Meng, Y., Zhao, J., Kong, X., Su, X., & Xing, L. (2019). Alates of the termite *Reticulitermes flaviceps* feed independently during their 5-month residency in the natal colony. *Insectes Sociaux*. 66: 425-433.
- Korb, J. (2019). Social evolution in termites. Pags. 609-616 en Choe J. C. (Edits.), *Encyclopedia of Animal Behavior*, segunda edición. Academic Press.
- Korb, J., & Hartfelder, K. (2008). Life history and development - a framework for understanding developmental plasticity in lower termites. *Biological reviews*. 83: 295-313.
- Ripa, R., & Luppichini, P. (2004). Especies de termitas de importancia económica presentes en Chile. Págs. 73-105 en R. Ripa, & P. Luppichini (Edits.), *Termitas y otros insectos cilófagos en Chile: Especies, biología y manejo*. Colección de libros INIA N°II. Santiago, Chile.

- Roisin, Y., & Korb, J. (2011). Social organization and the status of workers in termites. Págs. 133-164 en D. Bignell, Y. Roisin, & N. Lo (Edits.), *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer. Dordrecht, Netherlands.
- Roux, E., & Korb, J. (2004). Evolution of eusociality and the soldier caste in termites: a validation of the intrinsic benefit hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*. 17:869–875.
- Thorne, B. (1997). Evolution of eusociality termites. *Annual reviews of ecology and systematics*. 28: 27-54.
- Watson, J., & Sewell, J. (1985). Caste development in *Mastotermes* and *Kaloterme*s: Which is primitive?. Págs. 27-40 en J. Watson, B. Okot-Kotber, & C. Noirot (Edits.), *Caste differentiation in social insects: Current themes in tropical science*. Pergamon Press. Nairobi, Kenia.

## IX. ANEXOS

Anexo 1: Tabla de resultados de análisis *a posteriori* del Índice de Desgaste Mandibular entre pares de castas. Los valores muestran el valor-P no corregidos de la prueba Bonferroni.

	Reproductores Primarios Hembras	Reproductores Primarios Machos	Alados Hembras	Alados Machos	Alados Blancos Hembras	Alados Blancos Machos	Pre-alados Hembras	Pre-alados Machos	Pseudo-obreras
Reproductores Primarios Hembras		0,6975	0,000*	0,0001*	0,103	0,2369	0,000*	0,0001*	0,375
Reproductores Primarios Machos	0,698		0,001*	0,0001*	0,035*	0,0938	0,001*	0,0013*	0,7174
Alados Hembras	0,000*	0,0007*		0,3509	0,002*	0,0013*	0,000*	0,0001*	0,0001*
Alados Machos	0,000*	0,0001*	0,351		0,000*	0,0002*	0,000*	0,0001*	0,0001*
Alados Blancos Hembras	0,103	0,0349*	0,002*	0,0001*		0,555	0,000*	0,0001*	0,0103*
Alados Blancos Machos	0,237	0,0938	0,001*	0,0002*	0,555		0,000*	0,0001*	0,0415*
Pre-alados Hembras	0,000*	0,0007*	0,0001*	0,0001*	0,0001*	0,0001*		0,3792	0,0002*
Pre-alados Machos	0,0001*	0,0013*	0,0001*	0,0001*	0,0001*	0,0001*	0,3792		0,0007*
Pseudo-obreras	0,375	0,7174	0,0001*	0,0001*	0,0103*	0,0415*	0,0002*	0,0007*	