

COMPORTAMIENTO AGONISTICO DE ESPECIES DE OBRERAS DE LAS SUBFAMILIAS NASUTITERMITINAE Y APICOTERMITINAE (INSECTA: ISOPTERA, TERMITIDAE).

Verónica E. ESPÍNDOLA⁽¹⁾; María C. GODOY^(2,3) y Eduardo A. PORCEL⁽²⁾

RESUMEN: Se analizó el comportamiento defensivo y ofensivo de obreras de Nasutitermitinae y Apicotermitinae mediante bioensayos realizados en laboratorio, a fin de establecer si la agresividad resulta más pronunciada en las especies carentes de soldados (Apicotermitinae). Se llevaron a cabo diez alternativas de enfrentamientos, con cinco especies distribuidas en la Provincia de Corrientes (Argentina): *Nasutitermes aquilinus*, *N. corniger*, *N. fulviceps*, *Anoplotermes cingulatus* y *Grigiotermes bequaerti*. En todos los encuentros interespecíficos fueron observadas acciones agresivas. Las diferencias de mortalidad entre especies de cada alternativa resultaron significativas en siete de los enfrentamientos (Test U de Mann-Whitney, $\alpha = 0,05$), en los cuales se estableció una especie más agresiva o "dominante", considerando además los valores del Índice de Agresión Ajustado (IAA). El análisis de la mortalidad total por bioensayo permitió separar las alternativas según el grado de agonismo desarrollado: leve, moderado o fuerte (Kruskall-Wallis, test de comparaciones múltiples de Dwass, Steel, Crichtlow y Fligner, $\alpha = 0,05$); se discuten sus posibles causas. El comportamiento de las obreras resultó semejante para ambas subfamilias y la intensidad de las respuestas agresivas varió para las distintas especies de acuerdo a su oponente, sin que se registre agresividad más acentuada en las obreras de Apicotermitinae.

ABSTRACT: Agonistic Behavior of Workers from the subfamilies Nasutitermitinae and Apicotermitinae (Insecta: Isoptera, Termitidae).

The defensive and offensive behavior of Nasutitermitinae and Apicotermitinae workers was analyzed through laboratory bioassays, in order to establish if the aggressiveness is more pronounced in the soldierless species (Apicotermitinae). Ten pairings of five species distributed within the province of Corrientes (Argentina): *Nasutitermes aquilinus*, *N. corniger*, *N. fulviceps*, *Anoplotermes cingulatus* and *Grigiotermes bequaerti*, were performed. All the interspecific encounters showed aggressive actions. The comparisons of the mortality of both species within each pairing were significantly different in seven of them (Mann-Whitney U test, $\alpha = 0,05$). Considering also the values of the Adjusted Aggression Index (AAI), a "dominant" or more aggressive species was determined for those bioassays. The analysis of total mortality among pairings allowed to separate the alternatives according to the agonism level (slight, moderate or strong) (Kruskall-Wallis, multiple comparisons test of Dwass, Steel, Crichtlow and Fligner, $\alpha = 0,05$). The possible causes are discussed. Worker behavior was similar in both subfamilies and the intensity of aggressive responses for each species showed differences according to the opponent, without greater aggressiveness of Apicotermitinae workers.

Palabras claves: Termites, agonismo, obreras, Nasutitermitinae, Apicotermitinae, especies neotropicales.

Key words: Termites, agonism, workers, Nasutitermitinae, Apicotermitinae, neotropical species

(1) Becaria de SGCYT (UNNE).

(2) Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura (UNNE), 9 de Julio 1449 (3400) Corrientes, Argentina.

(3) E-mail: mcgoday@exa.unne.edu.ar

INTRODUCCIÓN

En los insectos sociales, el comportamiento agonístico es una de las formas en que pueden expresarse las interacciones entre dos o más individuos y comprende respuestas ofensivas y defensivas. La presencia o ausencia de agresión se encuentra ligada al reconocimiento de individuos emparentados, respuestas a competidores y a posibles depredadores (Shelton y Grace, 1996). En estas acciones intervienen diversas señales, tales como componentes químicos de la cutícula, estímulos táctiles, exudados glandulares, patrones táctiles y de comportamiento propios de cada especie, niveles hormonales, o combinaciones de estas señales, pudiendo diferir los mecanismos entre distintas especies de termitas (Gush, 1981; Su y Haverty, 1991; Thorne y Haverty, 1991; Shelton y Grace, 1996; Polizzi y Forschler, 1999).

Si bien la mayor parte de los estudios realizados sobre comportamiento agonístico de isópteros incluyen obreras y soldados, algunos autores han trabajado exclusivamente con obreras, destacándose los estudios de Clément (1978) con *Reticulitermes lucifugus* (Rossi) y *R. banyulensis* Clément, Chambers (1988) con *Coptotermes formosanus* Shiraki y *R. flavipes* (Kollar), Thorne (1982) con *Amitermes beaumonti* Banks, *Armitermes chagresi* Snyder, *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) y *N. ephratae* (Holmgren), Delaplane (1991) con *C. formosanus*, Grace (1996) con *R. flavipes*, Leponce *et al.* (1996) con *N. princeps* (Desneux), *N. novarumhebridarum* (Holmgren) y *Microcerotermes biroi* (Desneux), Shelton y Grace (1997) con *C. formosanus*, Polizzi y Forschler (1998) con *R. flavipes* y *R. virginicus* (Banks) y Polizzi y Forschler (1999) con *R. flavipes* y *R. hageni* Banks. Estos estudios muestran que, aunque los soldados han sido tradicionalmente considerados como la casta encargada de la defensa de los nidos, las obreras cumplen también una activa participación en los enfrentamientos. Su rol defensivo se ve potenciado por constituir la casta numéricamente más importante de las colonias.

Dentro de la familia Termitidae, la subfamilia Nasutitermitinae posee soldados que desarrollan una defensa química, basada en la secreción de la glándula frontal alojada en la cabeza. El producto glandular viscoso es emitido a través de un poro situado en el extremo de una prolongación del rostro conocida como "naso", e inmoviliza a los eventuales oponentes.

Por la ausencia de la casta de soldados, la subfamilia Apicotermatinae es considerada a menudo poco atractiva para su estudio, existiendo escasos antecedentes que detallen su comportamiento. Los principales trabajos referidos a especies neotropicales tratan los aspectos morfoanatómicos de obreras (Mathews, 1977; Fontes, 1985, 1992). Los miembros de esta subfamilia son inquilinos habituales de los montículos de otras termitas.

En el presente trabajo fue analizado el comportamiento defensivo de las obreras de ambas subfamilias, con el objeto de comprobar si la agresividad resulta más pronunciada en las especies carentes de soldados (Apicotermatinae), en las cuales las obreras constituyen la única casta encargada de la defensa de las colonias.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los especímenes estudiados fueron obreras de *Nasutitermes aquilinus* (Holmgren), *N. corniger*, *Nasutitermes fulviceps* (Silvestri), *Anoplotermes cingulatus* (Burmeister) y *Grigiotermes bequaerti* Snyder y Emerson.

Para la realización de las experiencias, las obreras fueron colectadas de nidos arbóreos (*N. aquilinus*, *N. corniger*) y de montículos (*N. fulviceps*, *A. cingulatus*, *G. bequaerti*), provenientes de diferentes localidades de los Departamentos Capital (27°28'S; 57°50'W) y San Cosme (27°22'S; 58°31'W) de la Provincia de Corrientes (Argentina). Los nidos se transportaron al laboratorio y se acondicionaron en contenedores de vidrio por un lapso no mayor a cinco días, en cuyo transcurso fueron realizadas las experiencias.

El comportamiento agonístico se analizó por medio de bioensayos de diez minutos de duración, en cada uno de los cuales se enfrentaron dos especies. Fueron realizadas todas las combinaciones posibles de pares de especies (10 alternativas), con treinta repeticiones cada una. En cada bioensayo intervinieron 20 obreras (10 de cada especie), las cuales se depositaron simultáneamente en placas de Petri de 10 cm de diámetro, con sustrato de papel filtro levemente humedecido con agua de grifo. Las placas y el sustrato de papel de filtro fueron reemplazadas antes del inicio de cada experiencia.

El desarrollo de los enfrentamientos fue registrado por un observador bajo lupa binocular (7x a 40x aumentos). Para cada experiencia, se contabilizaron las acciones interespecíficas de agresión (mordida que resulta siempre en daño para el oponente) y el número total de interacciones observadas entre obreras de ambas especies (Gush, 1981; Thorne, 1982). Fue registrado además el estado de los individuos participantes al finalizar los bioensayos, clasificándolos en heridos leves (con amputación parcial de patas y antenas), muertos (en esta categoría se incluyeron los heridos graves, con lesiones en cabeza o abdomen, que mueren en breve lapso) e individuos sin daño.

Con el objeto de conocer la ventaja competitiva de las especies se aplicó el Índice de Agresión Ajustado (IAA) (Chambers, 1988), el cual se obtuvo calculando el Índice de Agresión (IA) para cada especie, de acuerdo a la siguiente fórmula: $IA = (ai/i) \cdot 100$, siendo ai el número de interacciones de agresión e i el número total de interacciones observadas. Obtenido este valor, se determinó el Índice de Agresión Ajustado: $IAA = (IA_{especie1}) - (IA_{especie2})$. Los valores positivos indicaron una ventaja competitiva de la especie 1, los valores negativos señalaron la ventaja para la especie 2, y los valores cercanos a cero demostraron similitud en competitividad para ambas especies.

La normalidad de las variables diferencias de mortalidad entre especies por enfrentamiento y mortalidad total entre enfrentamientos se testeó a través del test de Kolmogoroff- Smirnov y el supuesto de homogeneidad de variancia mediante el test de Levene, con $\alpha = 0,05$. Con el fin de comparar la mortalidad de cada especie, por enfrentamiento, se utilizó el Test U de Mann- Whitney ($\alpha = 0,05$). Para detectar diferencias en la mortalidad total entre los enfrentamientos se utilizó el test de Kruskall-Wallis, en tanto que, las diferencias a posteriori entre cada uno de los enfrentamientos fueron testeadas mediante la aproximación para muestras grandes del test de comparaciones múltiples de Dwass, Steel, Critchlow y Fligner, con una tasa de error tipo I por experimentación del 5% (Hollander y Wolfe, 1999).

RESULTADOS

En todos los encuentros interespecíficos fueron observadas acciones agresivas, aunque en algunos de ellos sólo demostraron agresividad parte de las obreras participantes. Entre las experiencias de cada alternativa, la intensidad de los ataques evidenció variaciones.

En nueve de las alternativas realizadas existió correspondencia entre los valores del IAA y la mortalidad de las especies participantes, con mayor ventaja competitiva para la especie que registró menor número de muertos en cada alternativa (Tabla 1). Los valores del IAA obtenidos permitieron establecer, para los enfrentamientos entre especies de la subfamilia Nasutitermitinae, la existencia de ventaja competitiva de *N. corniger* y para los enfrentamientos entre obreras de Apicotermitinae, mayor competitividad de *A. cingulatus*. En los enfrentamientos entre ambas subfamilias, se evidenció mayor ventaja competitiva de *A. cingulatus* sólo sobre *N. corniger*, y de *G. bequaerti* sobre dos de las Nasutitermitinae (*N. corniger* y *N. fulviceps*).

Los datos de las diferencias de mortalidad entre especies por enfrentamiento, no se ajustaron a la distribución normal en seis de las alternativas, por lo que se decidió utilizar el test no paramétrico de Mann-Whitney. Similarmente, la mortalidad total entre enfrentamientos no presentó distribución normal ($d = 0,103$; $p < 0,01$) ni cumplió el supuesto de homogeneidad de variancias entre grupos ($F = 8,49$; $p = 0,000$).

Las diferencias entre las mortalidades de cada especie por enfrentamiento, resultaron altamente significativas para siete de las alternativas (Test U de Mann-Whitney, $\alpha = 0,05$), lo que en concordancia con los valores del IAA, sugieren para algunos enfrentamientos, una especie más agresiva o "dominante" (Tabla 1).

La mortalidad total entre los distintos enfrentamientos presentó diferencias significativas (Kruskall-Wallis: $H = 194,77$, $p = 0,000$) y resultó en la formación de cinco grupos homogéneos (test de comparaciones múltiples de Steel, Dwass, Critchlow y Flinger, $\alpha = 0,05$) (Tabla 2). En el grupo **a** se ubica únicamente el enfrentamiento *N. aquilinus* - *N. corniger*, que puede considerarse como de agonismo fuerte (mortalidad total mediana igual a 13,5). Los grupos **b** y **c** incluyen a un total de seis alternativas de agonismo moderado (con mortalidad total mediana entre 10,0 y 8,0), en tanto que los grupos restantes (**d** y **e**) comprenden a los enfrentamientos que corresponderían a un agonismo leve (mortalidad total mediana inferior a 5).

Aspectos generales del comportamiento: Las obreras de ambas subfamilias evidenciaron características etológicas comunes, tales como reconocimiento intraespecífico e interespecífico a través de toques antenales, de palpos maxilares y labiales. En algunas ocasiones, con posterioridad a estos contactos, se observó palpación de tórax y abdomen entre obreras de la misma especie con estos apéndices.

Tabla 1: Bioensayos entre obreras de Nasutitermitinae, de Apicotermitinae y de ambas subfamilias entre sí. Valores del Índice de Agresión para cada especie (IA), porcentaje promedio del estado final de los individuos participantes (\pm DS), valores del Índice de Agresión Ajustado (IAA) y diferencias en la mortalidad por especies en cada enfrentamiento (Test U de Mann -Whitney, $\alpha= 0,05$).

Especies	IA	Estado Final de los individuos ($\bar{x} \pm DS$)			IAA	Diferencias en la mortalidad por especie en cada enfrentamiento ^a		
		Heridos leves	Sin daños	Muertos		U	Z	P
<i>N. aquilinus</i>	27,17	1,33 \pm 4,34	0,33 \pm 1,82	98,33 \pm 5,92				
<i>N. corniger</i> +	31,87	13,00 \pm 18,78	45,00 \pm 34,21	42,00 \pm 33,25	- 4,70	39,00	-6,07	0,0000 ***
<i>N. aquilinus</i> +	36,14	16,00 \pm 22,06	74,66 \pm 31,15	9,33 \pm 18,18				
<i>N. fulviceps</i>	23,46	21,00 \pm 20,73	13,33 \pm 15,82	65,66 \pm 30,24	12,68	82,00	- 5,44	0,0000 ***
<i>N. corniger</i> +	35,29	3,33 \pm 5,46	71,33 \pm 15,25	25,33 \pm 15,47				
<i>N. fulviceps</i>	24,36	30,00 \pm 18,56	0,00 \pm 0,00	70,00 \pm 18,56	10,93	34,50	- 6,14	0,0000 ***
<i>A. cingulatus</i> +	34,09	26,66 \pm 23,82	0,33 \pm 1,82	32,33 \pm 19,94				
<i>G. bequaerti</i>	24,10	26,66 \pm 23,53	10,66 \pm 16,80	62,66 \pm 28,03	9,99	177,5	- 4,02	0,0005 ***
<i>A. cingulatus</i>	23,76	16,33 \pm 13,76	11,66 \pm 15,77	72,00 \pm 14,23				
<i>N. aquilinus</i> +	26,88	19,33 \pm 13,62	66,00 \pm 18,30	14,66 \pm 16,96	- 3,12	8,00	- 6,53	0,0000 ***
<i>A. cingulatus</i> +	33,33	40,66 \pm 24,48	46, \pm 24,85	13,33 \pm 11,54				
<i>N. corniger</i>	28,94	42,00 \pm 23,10	22,66 \pm 16,17	35,33 \pm 19,95	4,39	157,00	- 4,33	0,0000 ***
<i>A. cingulatus</i>	28,38	21,66 \pm 20,69	24,66 \pm 24,73	53,66 \pm 27,35				
<i>N. fulviceps</i>	31,76	16,66 \pm 22,48	36,66 \pm 30,43	46,66 \pm 36,70	- 3,38	404,50	- 0,67	0,5011
<i>G. bequaerti</i>	21,21	8,66 \pm 10,74	1,33 \pm 4,34	90,00 \pm 10,50				
<i>N. aquilinus</i> +	34,09	14,33 \pm 16,12	70,00 \pm 25,05	15,66 \pm 18,51	-12,88	0,00	- 6,65	0,0000 ***
<i>G. bequaerti</i>	22,67	5,66 \pm 8,58	91,00 \pm 10,28	3,33 \pm 5,46				
<i>N. corniger</i>	15,48	8,33 \pm 8,74	88,66 \pm 10,74	3,00 \pm 5,34	7,19	435,5	- 0,21	0,8302
<i>G. bequaerti</i>	20,75	1,66 \pm 3,79	95,00 \pm 7,76	3,33 \pm 7,11				
<i>N. fulviceps</i>	12,08	5,00 \pm 7,31	86,00 \pm 19,22	9,00 \pm 13,98	8,67	313,5	- 2,02	0,0435 *

+ Especie más agresiva o "dominante"

^a (*) diferencias moderadamente significativas, (***) diferencias altamente significativas

Tabla 2: Comparaciones entre las distintas alternativas, de la mortalidad total por enfrentamiento (Test de Comparaciones Múltiples de Dwass, Steel, Critchlow y Fligner, $\alpha = 0,05$). Los grupos indicados con las mismas letras no presentaron diferencias significativas.

Enfrentamiento	Grupo	Mortalidad Total Mediana
<i>N. aquilinus</i> - <i>N. corniger</i>	a	13,5
<i>G. bequaerti</i> - <i>N. aquilinus</i>	b	10,0
<i>A. cingulatus</i> - <i>N. fulviceps</i>	bc	10,5
<i>N. corniger</i> - <i>N. fulviceps</i>	bc	10,0
<i>A. cingulatus</i> - <i>G. bequaerti</i>	bc	9,5
<i>A. cingulatus</i> - <i>N. aquilinus</i>	bc	8,5
<i>N. aquilinus</i> - <i>N. fulviceps</i>	c	8,0
<i>A. cingulatus</i> - <i>N. corniger</i>	d	5,0
<i>G. bequaerti</i> - <i>N. fulviceps</i>	e	1,0
<i>G. bequaerti</i> - <i>N. corniger</i>	e	0,0

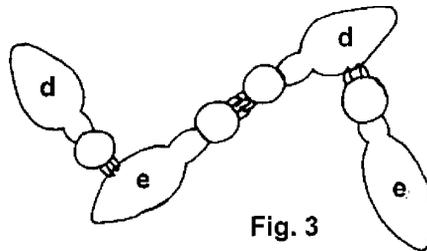
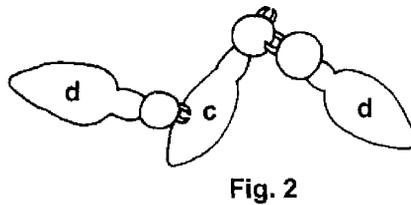
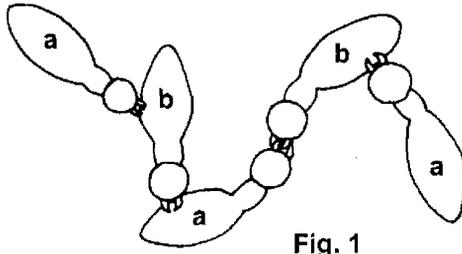
Ante individuos de otra especie, luego del reconocimiento antenal, se produjeron generalmente actitudes de amenaza, mediante apertura y cierre de mandíbulas dirigidas hacia el oponente, así como de alarma, representadas por movimientos oscilatorios de todo el cuerpo de las obreras. En situaciones de excitación, fueron frecuentes notables contracciones abdominales de las obreras, con eliminación de gotas fecales sobre el sustrato. En obreras de ambas especies de Apicotermitinae se observó un fenómeno defensivo consistente en la ruptura parcial de la cutícula abdominal por violentas contracciones musculares con eliminación del contenido intestinal.

Las demostraciones de agresividad consistieron principalmente en ataques recíprocos con formación, algunas veces, de cadenas de obreras que resultaban mutuamente heridas en cabeza o abdomen (Figs. 1, 2 y 3). Se registraron ataques simultáneos de grupos de obreras hacia un oponente y decapitación de individuos por la acción cortante de las mandíbulas, que actuaron como principal elemento ofensivo durante los encuentros. Las localizaciones más frecuentes de heridas fueron: patas, pleuras abdominales, cuello y cabeza.

DISCUSIÓN

La existencia de acciones agresivas en encuentros interespecíficos en laboratorio, y las variaciones en la intensidad entre las respuestas agonísticas, han sido registradas previamente (Nel, 1968; Clément, 1978; Gush, 1981; Thorne, 1982; Thorne y Haverty, 1991), mencionándose como posibles factores responsables de las variaciones en la intensidad de las agresiones intraespecíficas e interespecíficas a las especies, poblaciones, colonias, castas e individuos involucrados, así como también las estaciones del año, los períodos de mantenimiento de los individuos en laboratorio y el tamaño de los recipientes en que se realizan las experiencias (Clément, 1978; Thorne, 1982; Thorne y Haverty, 1991; Shelton y Grace, 1997; Polizzi y Forschler, 1998, 1999).

Figs. 1-2-3: Representaciones esquemáticas de algunas acciones agresivas de obreras de Termitidae, observadas en los bioensayos. a: *N. aquilinus*, b: *N. corniger*, c: *N. fulviceps*, d: *G. bequaerti*, e: *A. cingulatus*.



Al intentar establecer una jerarquía definida de especies de acuerdo a la intensidad de su agresividad, es posible determinar a *N. corniger* como la de comportamiento agresivo más notable entre las Nasutitermitinae y a *A. cingulatus* entre ambas Apicotermiteinae. Sin embargo, al considerar en conjunto las especies de ambas subfamilias,

no resulta posible establecer un orden general, por las variaciones observadas en las respuestas agonísticas de cada especie. Los resultados obtenidos no permiten determinar que la agresividad se encuentre más acentuada en las Apicotermitinae carentes de soldados, ya que en los enfrentamientos en que participaron estas especies el agonismo fue moderado o leve y varió de acuerdo a la especie a que pertenecían los ocasionales adversarios.

La correspondencia observada entre los valores del IAA y la mortalidad por especie, permite considerar al número de individuos muertos como un indicador de la agresividad evidenciada durante los enfrentamientos.

Si bien resulta conveniente recordar que la situación artificial en que se realizan los enfrentamientos puede alterar la reacción de las termitas a diferentes estímulos y que sus reacciones pueden diferir de aquellas registradas en condiciones naturales, en la subfamilia Nasutitermitinae, la marcada agresividad puesta de manifiesto entre *N. aquilinus* y *N. corniger* podría atribuirse a que ambas termitas poseen el mismo tipo de nidificación (arbórea) y son estrictamente xilófagas. La distribución simpátrica de ambas especies y la utilización de los mismos recursos acentuarían la manifestación de interacciones agresivas, ya que, potencialmente, podrían competir por el espacio y el alimento, hecho que destacan Thorne y Haverty (1991) para experiencias realizadas en otras especies de *Nasutitermes*.

El agonismo moderado y leve observado en los enfrentamientos de ambas Apicotermitinae entre sí y con *N. fulviceps*, y la imposibilidad de establecer una especie dominante en ellos, se debería, según estimamos, a que las tres especies, que han sido halladas por nuestro grupo de trabajo conviviendo en el interior de montículos de *N. fulviceps*, manifestarían un cierto nivel de tolerancia o evitamiento, ya observado en otras especies que comparten un mismo nido. En muchos casos no existe comunicación entre los sistemas de galerías de las distintas especies, y eventualmente, una de ellas puede desplazar del nido a las restantes, posiblemente mediante agonismo (Noirot, 1970; Thorne y Haverty, 1991; Grassé, 1986).

En las restantes alternativas de bioensayos con agresión moderada o leve, las especies enfrentadas no compiten habitualmente en la naturaleza, ya que presentan diferentes tipos de nidificación y hábitos alimenticios. En estos casos, la agresión observada podría tener como objetivo el mantenimiento de la cohesión de la colonia, mencionado como otra de las funciones del comportamiento agonístico, en ausencia de competencia y depredación (Shelton y Grace, 1996).

Los principales aspectos del comportamiento de obreras, observados durante los bioensayos, tales como toques antenales, palpaciones, movimientos oscilatorios y ataques con mandíbulas abiertas, constituyen interacciones frecuentes en distintas especies de isópteros (Clément, 1978; Gush, 1981; Chambers, 1988; Laponce *et al.*, 1996) y han sido previamente registradas por Arbino y Torales (1990) para *N. corniger*.

Estimamos que el fenómeno defensivo con pérdida de contenido intestinal, observado en obreras de *A. cingulatus* y *G. bequaerti* corresponde al mecanismo denominado dehiscencia abdominal. Esta reacción, citada por Sands (1972) para algunas especies neotropicales del género *Anoplotermes* Müller y por Fontes (1985) para el género *Ruptitermes* Mathews, se desencadena ante perturbaciones mecánicas o presencia de agresores (hormigas, otras termitas, etc.) y representa un comportamiento altruista que tiene como consecuencia la muerte inevitable del individuo.

CONCLUSIÓN

El comportamiento de las obreras resultó semejante para ambas subfamilias, evidenciándose un rol sumamente activo de esta casta en la defensa de las colonias. La intensidad de las respuestas agresivas resultó variable para las distintas especies de acuerdo a su oponente, sin que se registre agresividad más acentuada en las obreras de la subfamilia Apicotermittinae.

AGRADECIMIENTOS

A la Lic. Gladys J. Torales por la lectura crítica de versiones previas del manuscrito y al Lic. E.R. Laffont, Lic. J. M. Coronel y Sr. J. S. Todaro por su colaboración en la recolección de los insectos.

BIBLIOGRAFÍA

- ARBINO, M.O. y G.J. TORALES, 1990. Aspectos del comportamiento intraespecífico de *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae). *Facena*, 8: 27-33.
- CLÉMENT, J.L., 1978. L'agresion interspécifique et intraspécifique des espèces françaises du genre *Reticulitermes* (Isoptère). *Comptes Rendus Acad. Sci. Paris*, 286: 351-354.
- CHAMBERS, D.M., 1988. The distribution, ecology, and control of the formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki in South Carolina. Ph. D. Thesis. Clemson University. 121 p.
- DELAPLANE, K.S., 1991. Tests for intraspecific agonism in a Louisiana population of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Entomol. Sci.*, 26: 357-359.
- FONTES, L.R., 1985. Potentialities of the appearance of the worker gut "in situ" for the identification of neotropical genera of Apicotermittinae (Isoptera: Termitidae). *Ann. Entomol.*, 3 (2): 1-6.
- FONTES, L.R., 1992. Key to the genera of New World Apicotermittinae (Isoptera: Termitidae) (p. 242-248). En: Quintero, D. & A. Aiello (eds.), *Insects of Panama and Mesoamerica: selected studies*. Oxford University Press, New York.
- GRACE, J.K., 1996. Absence of Overt Agonistic Behavior in a Northern Population of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 28 (1): 103-110.
- GRASSÉ, P.P., 1986. Défence de la société: le nid, l'alarme, les armes, l'agressivité (pp.102-152). En: P.P.Grassé ed., *Termitologia*; Vol.III. Masson, Paris.
- GUSH, T., 1981. Agonistic behavior of termites. *Organization for Tropical Studies*, 3: 362-366.
- HOLLANDER, M. y D.A. Wolfe, 1999. *Nonparametric Statistical Methods*. Second Edition. John Wiley & Sons, New York.
- LEPONCE, M.; Y. ROISIN y J.M. PASTEELS, 1996. Intraspecific Interactions in a Community of Arboreal Nesting Termites (Isoptera: Termitidae). *Journal of Insect Behavior*, 9 (5): 799-817.
- MATHEWS, A.G., 1977. *Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil*. Academia Brasileira de Ciencias. Rio de Janeiro.
- NEL, J.J.C., 1968. Aggressive behavior of the harvester termites *Hodotermes mossambicus* (Hagen) and *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt). *Insectes Sociaux*, 15 (2): 145-156.

- NOIROT, C., 1970. The nests of termites (pp. 73-125). En: K. Krishna y F.M. Weesner eds., *Biology of Termites*, Vol. 2. Academic Press, New York.
- POLIZZI, J.M. y B.T. FORSCHLER, 1998. Intra- and interspecific agonism in *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. virginicus* (Banks) and effects of arena and group size in laboratory assays. *Insectes Sociaux*, 45: 43-49.
- POLIZZI, J.M. y B.T. FORSCHLER, 1999. Factors that affect aggression among the worker caste of *Reticulitermes* spp. Subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Insect Behavior*, 12 (2): 133-146.
- SANDS, W.A., 1972. The soldierless termites of Africa (Isoptera: Termitidae). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Entomol.*, Suppl. 18.
- SHELTON, T.G. y J.K. GRACE, 1996. Review of Agonistic Behaviors in the Isoptera. *Sociobiology*, 28 (2): 155-176.
- SHELTON, T.G. y J.K. GRACE, 1997. Suggestion of an Environmental Influence on Intercolony Agonism of Formosan Subterranean Termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Environmental Entomology*, 26 (3): 632-637.
- SU, N.Y. y M.I. HAVERTY, 1991. Agonistic behavior among colonies of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae), from Florida and Hawaii: Lack of correlation with cuticular hydrocarbon composition. *Journal of Insect Behavior*, 4: 115-128.
- THORNE, B., 1982. Termite - termite interactions: workers as an agonistic caste. *Psyche*, 89: 133-150.
- THORNE, B. y M. HAVERTY, 1991. A review of Intracolony, Intraspecific and Interspecific Agonism in Termites. *Sociobiology*, 19 (1): 115-145.

Recibido/Received/: May-00
Aceptado/Accepted/: Dic-00