



CLASE INSECTA

Orden Isoptera

Miquel Gaju Ricart¹, Carmen Bach de Roca²
& Rafael Molero Baltanás¹

¹ Departamento de Zoología. C-1 Campus de Rabanales. Universidad de Córdoba. 14071. Córdoba (España).

² Calle Mestral, 13. 08230 Matadepera, Barcelona (España).
Correo electrónico para correspondencia: ba1garim@uco.es

1. Breve definición del grupo y principales caracteres diagnósticos

Los Isoptera son insectos sociales que viven en nidos de diversas morfologías que reciben el nombre de termiteros. Vulgarmente se les conoce con el nombre de termitas cuya denominación "tarmes" o "termes" se debe a los romanos. Littre, en su Diccionario de la lengua francesa, emplea el término "termes" como sinónimo de "termite", palabra que etimológicamente significa "gusano roedor". San Isidoro de Sevilla también utilizó este vocablo, pero, en realidad, no es hasta 1758 en que el término es empleado científicamente en el "*Systema Naturae*" (donde se citan estos insectos con el nombre genérico de *Termes*). Linné, sin embargo, los incluyó dentro de los Neuroptera y no es hasta 1882 en que Brullé les asigna el nombre de Isoptera, dándole la categoría taxonómica de Orden. Los parientes más próximos de las termitas son las cucarachas y con los recientes avances en los análisis genéticos de ADN, la relación ha quedado confirmada, pero de tal manera, que los Isoptera forman un grupo monofilético que es considerado como Infraorden de los Dycioptera (Krishna *et al.*, 2013) o como una familia de Blattodea, la Termitidae según Inward *et al.* (2015). Dado que está ampliamente aceptado que los isópteros constituyen un grupo monofilético perfectamente diferenciado a nivel morfológico de sus parientes más próximos Mantodea y Blattodea, en IDE@ han sido considerados grupos independientes a los que se ha dado el tratamiento de nivel taxonómico de orden.

Se conocen fósiles de termes que datan de más de 130 millones de años (Cretácico), donde pudieron participar tanto en la descomposición de los excrementos de los dinosaurios, como en la de sus cadáveres (Vrsansky *et al.*, 2013 y Vrsansky & Aristov, 2014). Sin embargo los fósiles que se parecen a las actuales termitas datan de hace 50 millones de años, siendo sus parientes más próximos las cucarachas, con las que comparten algunas características morfológicas y biológicas. Se les ha dado también el nombre vulgar de comejenes y también de "hormigas blancas", que, no obstante, debe desecharse ya que las hormigas pertenecen al Orden Hymenoptera, muy alejado evolutivamente de los Isópteros, aunque presentan en común, el vivir en colonias o sociedades con gran número de individuos organizados en diferentes castas con funciones específicas para cada una de ellas.

Los termes son insectos polimórficos, eusociales, exopterigotas que viven en unidades (termiteros) compuestas por un número limitado de individuos reproductores asociados con numerosos individuos estériles que son los soldados y las obreras. Cada uno de estos individuos recibe el nombre de casta, que a diferencia de los Formicoidea (verdaderas hormigas) pueden ser tanto machos como hembras. Todos tienen el cuerpo blando y su longitud varía entre 2,5 y 18 mm. Se han descrito aproximadamente unas 3.100 especies.

Se reconocen cuatro castas que muestran especialización. Son: a) los reproductores primarios, b) los reproductores suplementarios conocidos también como neoténicos, c) los soldados y d) las obreras.

1.1. Morfología (los términos en **negrita** están representados en las figuras que acompañan al texto)

• Reproductores primarios

a-1) Imagos

Son los denominados rey y reina. Son individuos esclerotizados, **macrópteros** que pierden las alas al fundar la colonia reteniendo restos de las mismas en forma de unas pequeñas **escamas alares** triangulares. No pierden la esclerotización. Son los sexuales imaginales y procreadores del termitero. Proceden de ninfas, parecidas a obreras, a las que se les distinguen los esbozos de las alas en el tórax.

Como todos los insectos, su cuerpo está dividido en los tres tagmas funcionales y que describimos a continuación. Su longitud media es de 6 a 18 mm.

Cabeza. De forma ovoide o redondeada y a veces aplanada observándose las **líneas ecdisiales**, dos **ojos compuestos**; pueden presentar o no **ocelos**. Cuando los presentan sólo tienen dos laterales. Un par de **antenas** moniliformes compuestas de 10 a 32 anillos. Este número puede variar en las especies e incluso en un mismo individuo. Las piezas bucales son de tipo masticador; las **mandíbulas** pueden proporcionar caracteres taxonómicos para diferenciar géneros. Un par de **maxilas** de tipo ortopteroide y un **labio** cuya placa basal conocida como **gula** o gulamentum es variable en su forma y proporciona caracteres taxonómicos. En algunas familias existe en la frente un orificio glandular más o menos marcado conocido como fontanela.

Tórax. El **protórax** presenta un pronoto bien desarrollado que proporciona también caracteres taxonómicos. El **meso y metanoto** son subiguales y sin caracteres diagnósticos. Los **esternos** poco desarrollados. Cada metámero presenta un par de **patas marchadoras** muy parecidas entre sí: Cada pata consta de los siguientes artejos: **coxa** que es ancha, **trocánter**, **fémur**, **tibia** larga y delgada y con espinas terminales, **tarso** compuesto por cuatro tarsómeros excepto una familia primitiva que tiene cinco y **pretarso** constituido por un par de uñas y, en algunos termes primitivos, un arolio entre ellas; es destacable el significativo tamaño del **meron** en la parte posterior de la coxa de las patas del meso y metatórax. Presentan en el meso y metatórax un par de **alas** que son casi iguales, de ahí el nombre del orden. Son membranosas y, en reposo, se cruzan aplanadas sobre el dorso sobrepasando ampliamente el extremo del cuerpo. La venación es simple. Normalmente las alas presentan en su base una **línea de fractura** que permite la pérdida de las mismas después del vuelo nupcial, quedando una pequeña escama triangular.

Abdomen. Está unido ampliamente al tórax y consta de diez metámeros o uritos cada uno con su correspondiente **urotergo** y **urosterno**, excepto el primero que falta. En los machos los ocho urosternitos son visibles (del II al IX) y enteros, excepto el último que, en algunos termes, está dividido longitudinalmente. En las hembras el urosterno 7 está ensanchado formando una **placa subgenital** que tapa los restantes urosternos, por tanto, sólo son visibles siete. El último urito lleva un par de **cercos** que constan de 1 a 5 anillos. En algunas especies en el borde del 9º urosterno los machos presentan un par de **estilos** uni-segmentados. Los genitales son internos, excepto en *Mastotermes*.

a-2) Ninfas

El desarrollo postembrionario de los isópteros es muy complejo debido a las diferentes castas. Dependiendo del grupo de termes, las formas inmaduras pueden transformarse en cualquier casta de la colonia o tener el destino predeterminado y, una vez iniciada una línea en una casta, ya no pueden cambiar. Dependiendo del grupo de termes, el primer o los dos primeros estadios, reciben la denominación de "**larvas**" debido a que su destino de casta todavía no está establecido, pudiendo derivar a casta reproductora (ninfas) o casta estéril (obrero o soldado). La casta de los reproductores primarios procede de ninfas que desarrollan esbozos de alas como en otros órdenes de insectos paurometábolos.

Aunque la denominación de larva es típica de insectos holometábolos, los especialistas en termes la utilizan porque el neonato (larva 1 **L1**) o el estadio siguiente (larva 2 – **L2**), no presentan esbozos de alas y se reserva la denominación de ninfa para los estadios que sí presentan dichos esbozos, culminando su desarrollo con el imago alado.

El número de estadios ninfales en isópteros es variable, se han descrito cinco en *Nasutitermes*, doce en *Mastotermes*, siete en *Kalotermes* y *Reticulitermes*. Las formas juveniles de los isópteros, debido a su modo de vida oculto, en ausencia de luz, tienen el cuerpo despigmentado y carecen ojos; los esbozos de alas aparecen y van incrementando su tamaño progresivamente tras cada muda. Al aproximarse la muda imaginal, en el último estadio ninfal aparecen los esbozos de ojos. En las fotografías que se incluyen en este documento se señalan algunos ejemplos de ninfas.

El desarrollo de la línea imaginal en *Reticulitermes* ha sido estudiado ampliamente; inicialmente se consideró que constaba de ocho estadios previos al imago dos larvas (**L1**, **L2**) y seis ninfas (de **N3** a **N8**), sin embargo, estudios recientes consideran que la ninfa 6, puede dar lugar a dos tipos de ninfas: una con esbozos de alas cortos (**NEAC**) y otra con esbozos de alas largos (**NEAL**), la primera dará lugar a neoténicos braquípteros (ver siguiente casta) y la segunda a los imagos (Lainé & Wright, 2003).

• Reproductores suplementarios o neoténicos

Dependiendo de la familia de termes la colonia puede contener una única pareja de reproductores funcionales, inicialmente los imagos fundadores, o un número mayor, que pueden ser imagos adicionales o sexuales de reemplazamiento, suplementarios (considerados neoténicos).

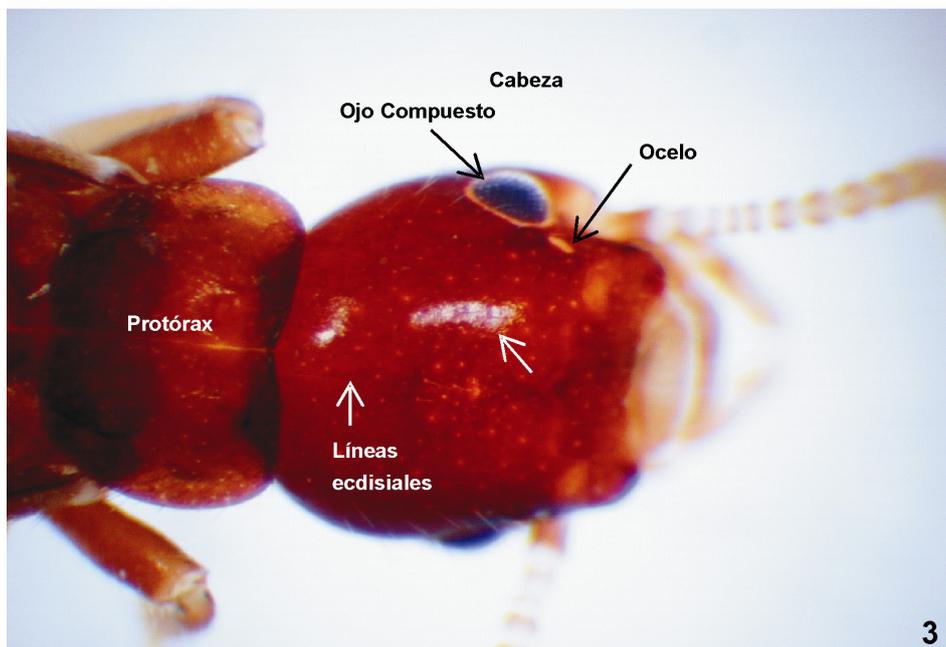
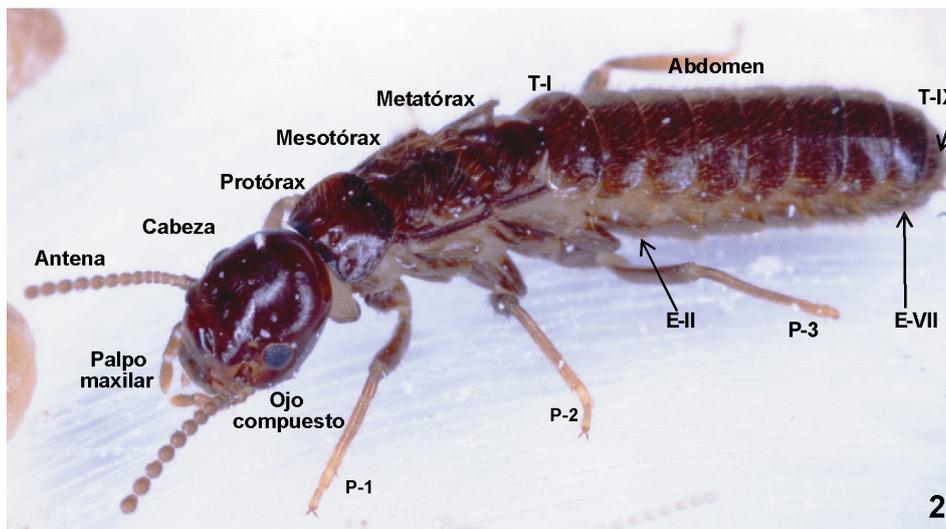
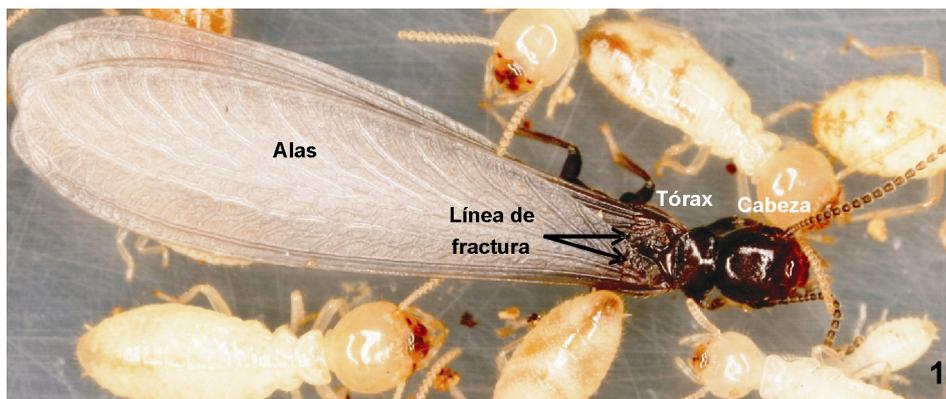


Figura 1-3. *Reticulitermes grassei* imago: **1.** Alado macróptero rodeado de obreras. **2.** Hembra. E-II, E-VII: uroesternitos II, VII; P-1, P-2, P-3: patas 1 a 3; T-I, T-IX: uroterguitos I y IX. **3.** Cabeza dorsal (con líneas ecdisiales muy tenues).

La muerte natural o accidental de los sexuados fundadores no comporta el declive del termitero, sino que aquéllos son substituidos por otros individuos de la colonia (excepto soldados), que experimentan una muda especial y se transforman en sexuados neoténicos. Estos pueden sustituir a la pareja real o a uno de sus miembros, o incrementar el número de reproductores. Dependiendo del grupo de termes pueden proceder de ninfas, de obreras o de pseudoergados (una forma especial que describiremos posteriormente).

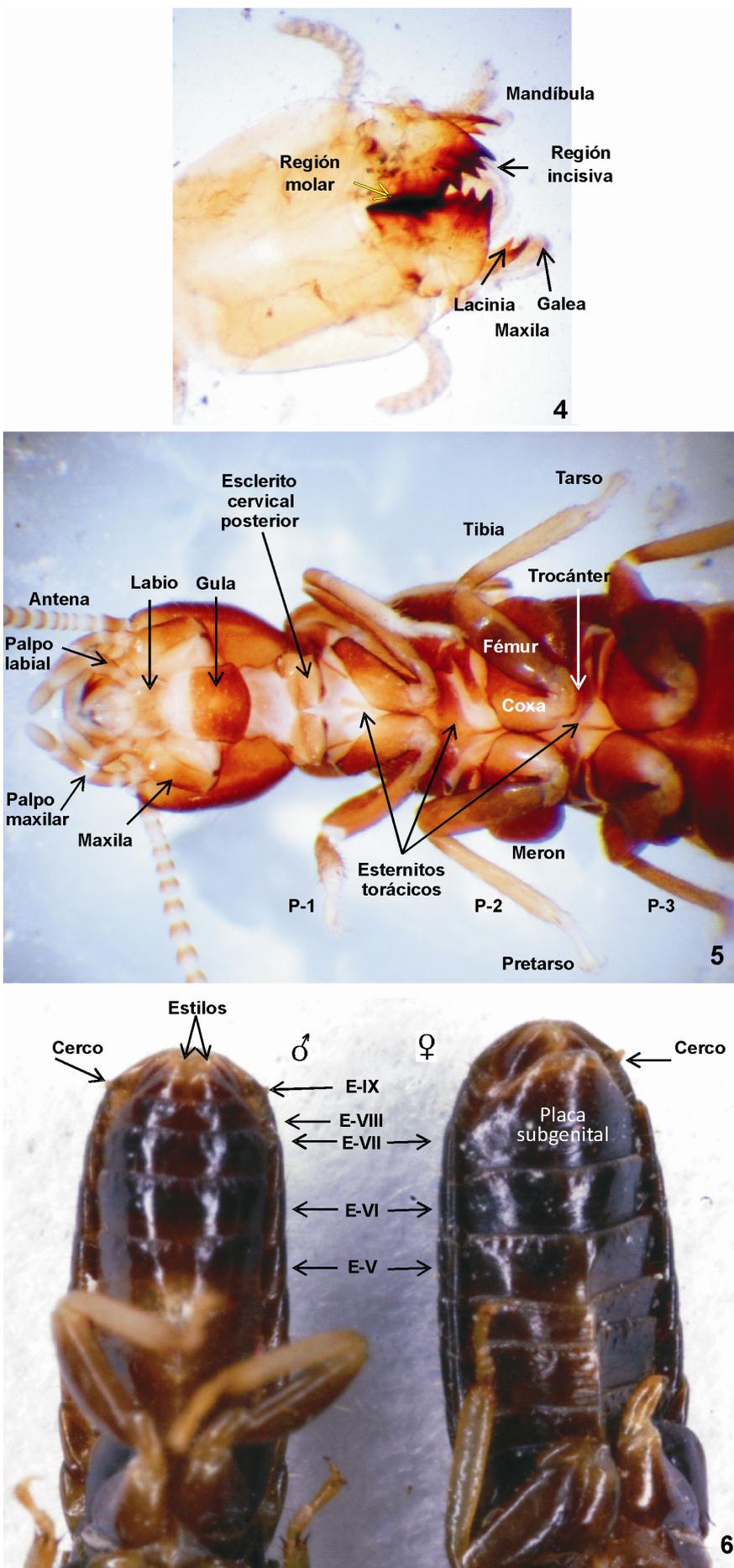


Figura 4-6. *R. grassei*: 4. Obrera, cabeza. 5. Imago, cabeza y tórax en vista ventral. 6. Imago macho y hembra, abdomen en vista ventral: E-V ... E-IX: esternitos V a IX.

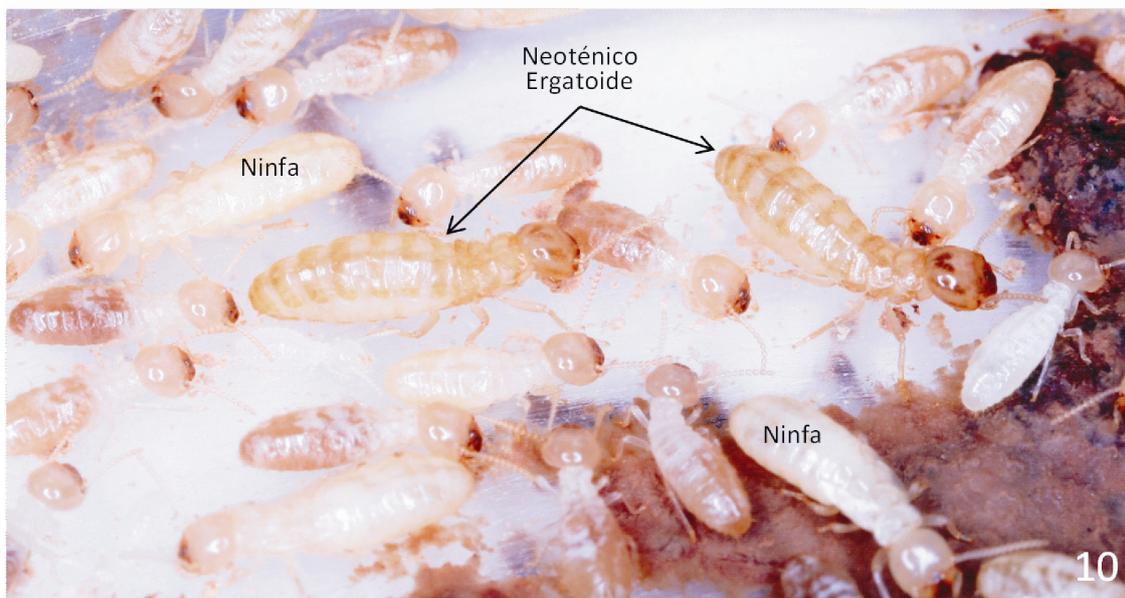
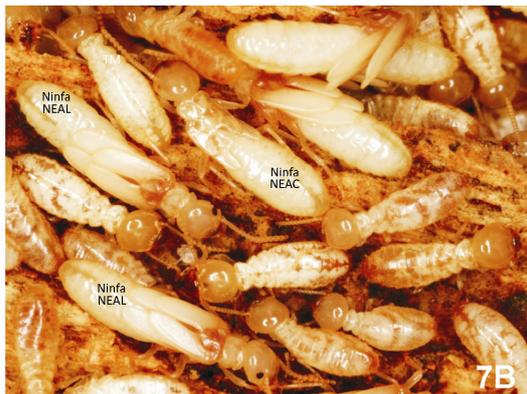


Figura 7-11. *R. grassei*: 7. Ninfas entre obreras. 8. Neoténicos braquípteros procedentes de ninfas NEAC. 9. Neoténico braquíptero procedente de ninfa NEAL junto con obrera y soldado. 10. Neoténicos ergatoides procedentes de obreras (no se aprecian esbozos de alas) entre ninfas y obreras. 11. Obrera.

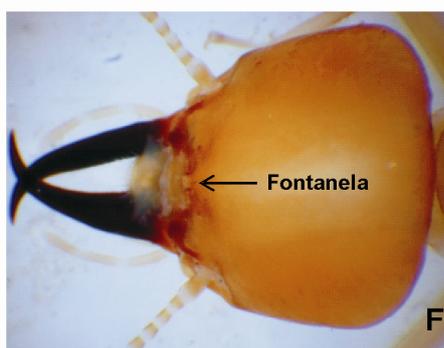
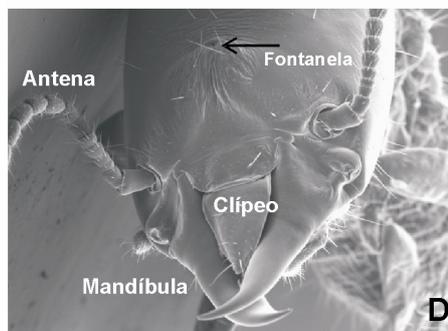
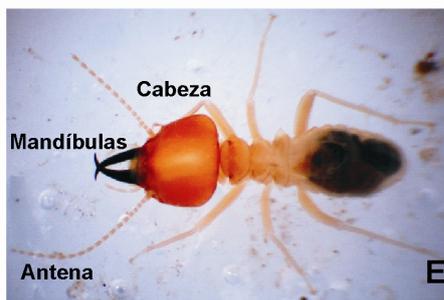


Figura 12-13. 12. *Kaloterms flavicollis*. Imago junto con pseudoergado. 13. Soldados. A. *K. flavicollis*. B. *Cryptotermes brevis* (cabeza fragmentada). C-D. *R. grassei*. E-F. Termitinae. G-H. *Nasutitermitinae*.

En especies que desarrollan termiteros muy extensos, una porción de la población puede perder contacto con la parte principal del termitero (donde se halla la pareja fundadora), estos grupos alejados de la influencia parental, pueden generar sus propios reproductores formados por neotenia; por tanto, pueden existir varios neoténicos suplementarios en una misma colonia, asegurando así la supervivencia y extensión de la misma.

Los neoténicos que proceden de ninfas tienen esbozos de alas (**neoténicos braquípteros**), mientras que los que proceden de obreras carecen ellos (**neoténicos ergatoides**). Sea cual sea la procedencia de los neoténicos, sufren un cambio de coloración con incremento de la pigmentación (más intensa que la de los individuos estériles) y aparecen esbozos de ojos y, por supuesto, internamente, las gónadas se vuelven funcionales.

• Obreras

Su tamaño corporal varía de 2 a 15 mm. Es la casta más numerosa y amplia de la colonia y, como su nombre indica, entre sus funciones están las de proporcionar comida a los reproductores primarios, a los juveniles, a los soldados, buscar alimento, agrandar los termiteros, etc.

Su cuerpo es de color amarillento pálido. Las mandíbulas están esclerotizadas y son parecidas a las de los reproductores. Carecen de ojos, excepto en algunas especies primitivas. Existen machos y hembras pero los órganos reproductores no son funcionales y los caracteres sexuales secundarios son similares a los de los imagos.

La verdadera casta "obrera" es típica de los termitos más evolucionados (Termitidae) en los que la larva 1 puede dar lugar a ninfas (línea de reproductores primarios) o a la línea "áptera" (obreras y soldados). Sin embargo en otras familias de termitos, la casta obrera no es tan clara y se confunde con otra forma, el **pseudoergado** que, en sensu lato, representa a individuos totipotentes que se pueden transformar en cualquier casta de la colonia (ninfas, soldados o neoténicos). Los primeros pseudoergados se describieron en *Kaloterms flavicollis* (Fabricius, 1792) especie ampliamente distribuida en España.

• Soldados

Su tamaño varía entre 2,5 a 15 mm y su morfología es especializada. Como su nombre indica, es la casta que protege a la colonia o termitero de sus enemigos.

La **cabeza** está muy desarrollada, esclerotizada, a menudo oblonga o piriforme y a veces mayor que el resto del cuerpo. En algunos géneros primitivos existen ojos compuestos muy reducidos que están ausentes en todos los demás, por tanto, podríamos decir que carecen de ojos. **Antenas** moniliformes o filiformes compuestas de 10 a 26 anillos.

Como ya se ha indicado, los soldados pueden ser machos o hembras, aunque en algunas especies exóticas se ha descrito que todos son machos o hembras. Los órganos reproductores son vestigiales o carecen de ellos. Las características externas que permiten distinguir machos y hembras son similares a las descritas para los imagos.

Se reconocen varios tipos de soldados, pero que los podemos resumir en dos: **1)** Los mandibulados con unas **mandíbulas** muy desarrolladas a veces larguísimas y con formas extrañas y **2)** los **narigudos** con la cabeza prolongada anteriormente en un rostro cónico y con mandíbulas vestigiales. Además, en algunas especies se pueden observar dos o tres morfologías de soldados, difiriendo no sólo por el tamaño sino también por su estructura. En algunas especies los soldados no tienen las mandíbulas muy desarrolladas, su frente es prominente con una forma más o menos rugosa o aplanada y que utilizan para tapar los agujeros abiertos en los termiteros (**cabeza frágmatca**).

Determinadas familias presentan una glándula frontal muy desarrollada que ocupa una parte importante del interior de la cabeza o incluso puede extenderse hasta el abdomen. La secreción de esta glándula se vierte por un orificio denominado **fontanela** que en los soldados narigudos se encuentra en el extremo del rostro.

Los soldados pueden originarse a partir de larvas, de obreras o de pseudoergados, en cualquier caso se forma primero un presoldado o **soldado blanco**, que se parece a las obreras, pero tiene la cabeza y las mandíbulas un poco más grandes; éste soldado blanco se transformará en el soldado definitivo que ya no mudará nunca más.

1.2. Historia natural

La fundación de la colonia o termitero empieza con el **enjambrazón** o salida de gran cantidad de imagos alados al exterior procedentes de los termiteros de una zona. Estos enjambrazones tienen lugar en determinadas épocas del año e incluso a una hora determinada; puede ser breve y durar de unas horas a varios días, como en *Reticulitermes* en primavera en España; o durar varios meses como ocurre en *Kaloterms*, también en España, en la que unos pocos individuos salen de la colonia en los días favorables desde septiembre hasta noviembre o diciembre. Las alas no les sirven para recorrer grandes distancias ya que son malos voladores y pronto se liberan de ellas por la **línea de fractura**. En este momento las hembras, ya sin alas, **atraen a los machos** elevando el abdomen y emitiendo, presumiblemente, una feromona sexual. En este momento, macho y hembra forman un **tándem** que busca un lugar apropiado para constituir una nueva sociedad o colonia. Esta pareja fundadora de un nuevo termitero recibe el nombre de "pareja real", constituida por un rey y una reina (macho y hembra). Excavan ambos una cámara nupcial en la madera o en el suelo y en ella copulan. Al cabo de una semana aproximadamente la hembra empieza a poner **huevos**. La **primera generación** consta de unos 10 huevos que eclosionan al cabo de unas sema-

nas. Los individuos que nacen de esta puesta son los únicos que son atendidos por el rey y la reina, hasta que son capaces de alimentarse por sí mismos. A partir de este momento el abdomen de la hembra se dilata considerablemente por el crecimiento de los ovarios (fisiogastria) y su única misión es poner huevos. Las puestas pueden variar entre 200-300 huevos al año en las especies menos prolíficas hasta 30.000 en 24 horas (lo que representa varios millones al año, aun existiendo breves períodos de descanso). Estas hembras hipertróficas pueden llegar a medir 14-15 cm de longitud (las especies españolas alcanzan un tamaño de 2 cm o poco más). El rey y la reina apenas se desplazan y ocupan el centro del termitero, donde están las mejores condiciones de ambiente (temperatura y humedad). Se desconoce exactamente el tiempo que viven, pero parece que pueden ser varios años (nosotros hemos comprobado que en *Reticulitermes* pueden ser, al menos, diez años y algunas observaciones indican que pueden vivir hasta 30 años (Pickens, 1934). En el caso de las hembras de grandes termiteros, se supone una longevidad de muchos años (Grassé, 1986, publicó que hasta 50 años) hecho, no obstante, que no ha sido demostrado. Sin embargo la colonia es potencialmente inmortal en las especies que pueden producir reproductores suplementarios o neoténicos. La longevidad de obreras y soldados es menor que la de los imagos, pero en las especies españolas puede suponer unos cinco años.

La duración del desarrollo postembrionario es variable según las especies. El equivalente a un desarrollo postembrionario de tipo paurometábolo. Desde la eclosión hasta el imago, siguiendo la línea ninfal, se ha estudiado en algunas especies y, en *Reticulitermes flavipes* (Kollar), dura una media de 165 días a 25° C. El desarrollo postembrionario de obreras y soldados es particular y diferente entre ambos y con el desarrollo de los imagos; las obreras (y los pseudoergados), mudan durante toda su vida, pudiendo superar los diez estadios, los últimos con una duración de casi cinco meses (Buchli, 1958). Los soldados tras realizar la muda desde soldado blanco, dejan de mudar y pueden vivir unos cinco años sin realizar ninguna muda.

Además de la formación de un termitero por la pareja real, también se puede constituir una nueva colonia cuando un cierto número de individuos (pueden bastar unos 50 obreras o pseudoergados en *Reticulitermes* o una docena o menos en *Kaloterms* y *Cryptoterms*), quedan aislados de la colonia inicial o distanciados por una causa accidental (transportados accidentalmente a otra zona, creación de una barrera, etc.). De entre los individuos aislados, algunos se transformarán en soldados y otros en reproductores neoténicos que pronto iniciarán la puesta de huevos dando lugar a la aparición de un nuevo termitero. Debido a esta plasticidad puede decirse que las colonias de termes son eternas.

En las colonias maduras la proporción de soldados y obreras o de ninfas que se transformarán en imagos varía considerablemente. A veces esta proporción es relativamente constante en una determinada especie. Algunas especies sólo admiten una pareja real, como *K. flavicollis*; otras pueden admitir varios reproductores, tanto imagos como neoténicos.

Los termes construyen varios tipos de nidos. El más simple consta de una serie de galerías y cámaras excavadas en la madera que es a la vez alimento y residencia (por ejemplo *Kaloterms*). Otras especies construyen nidos difusos con varios puntos donde viven las termitas con galerías que los interconectan (por ejemplo *Reticulitermes*). Especies exóticas en África, Australia y Sudamérica construyen nidos hipogeos, epigeos o mixtos, de donde salen a recolectar los nutrientes que les servirán de alimento; algunos de estos nidos pueden ser muy voluminosos, los de *Bellicositermes*, en África, pueden tener hasta cinco m de alto, por 20 a 60 m de diámetro con una base elíptica, donde el volumen de tierra movido puede ser de 100 a 200 metros cúbicos (Grassé, 1984).

Los termes se alimentan de madera, hierbas, hongos y otros materiales de origen vegetal como por ejemplo humus, hojarasca o heces de herbívoros. El alimento principal para los termes xilófagos es la celulosa. Durante mucho tiempo se creyó que los termes degradaban la celulosa exclusivamente por mediación de la microbiota endosimbionte en su tubo digestivo, sin embargo se ha comprobado que pueden producir sus propias celulasas (Lo *et al.*, 2011). La microbiota endosimbionte se ubica en la dilatación rectal de su tubo digestivo y está compuesta por una amplia diversidad de microorganismos "flagelados polimastiginos" y bacterias de varios tipos, algunas endosimbiontes de los propios flagelados. Con todo ello, los termes llegan a degradar el 99% del alimento que ingieren. Los flagelados sólo se encuentran en los grupos de termes más primitivos, es decir las termitas más evolucionadas carecen de ellos y sólo presentan bacterias. Los Macrotermitinos, utilizan hongos para degradar la celulosa, son cultivadores de hongos.

La mayoría de termes consumen el alimento "in situ", pero en algunos casos, van a la búsqueda del mismo llevándolo al nido, construyendo para ello túneles o galerías alimentarias que salen del nido principal. Generalmente sólo las castas de obreras y soldados visitan las fuentes alimentarias pero, a veces, se han encontrado también ninfas. El resto de formas permanece en el nido. Una vez hallado el alimento, regresan al nido para reclutar más obreras. Estas obreras comunican a las demás la fuente de alimento por medio de una pista o rastro producida por la secreción de una glándula, denominada esternal y situada en la parte terminal del abdomen que se pone en contacto con el suelo dejando una marca y cuando otro terme la encuentra, la sigue. Estas pistas no duran mucho tiempo (a menos que se refuercen, cosa que hacen las obreras que han seguido la primera pista, al regresar al nido). Cuando la fuente de alimento está al límite de agotarse, los termes que regresan, ya no dejan más pistas.

En base al tipo de nido, al tipo y modo de obtención del alimento y a la carga de microbiota endosimbionte, Eggleton & Tayasu (2001) publicaron una revisión de la bionomía (ecología global) de los termes, estableciendo hasta 8 grupos diferentes:

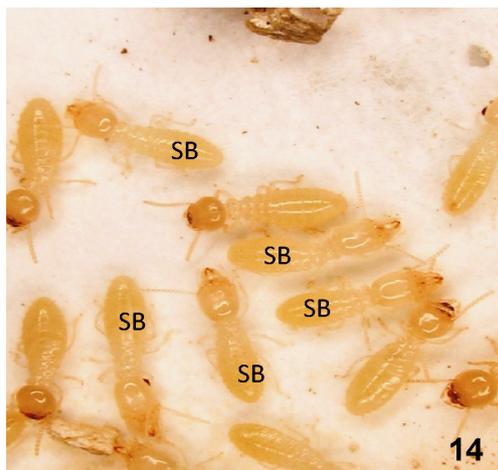


Figura 14-16. *R. grassei*. 14. Presoldado o soldado blanco (SB), varios individuos resultado de un ensayo de laboratorio con Fenoxycarb (juvenoide). 15. Enjambrazón. 16A. Atracción y Cortejo. 16B. Cortejo, formación de Tandem.

1. Con nido simple (único) que es a la vez residencia y fuente de alimento, (dos tipos):
 - G1. madera seca (Fam. Kalotermitidae).
 - G2. madera húmeda (Fam. Termopsidae). No presente en España.
2. Con nidos difusos (varios) interconectados, que son residencia y pueden o no contener alimento (madera), (dos tipos):
 - G3. microbiota con flagelados (Algunos Rhinotermitidae como *Reticulitermes*).
 - G4. microbiota sin flagelados (Termitidae: Nasutitermitinae). No presente en España.
3. Con nidos separados de la fuente de alimento, salen a recolectarla y la llevan al nido (madera, hierba u hojarasca), (dos tipos):
 - G5. microbiota con flagelados (Algunos Rhinotermitidae como *Coptotermes*). No presente en España.



Figura 17-19. 17. *K. flavicollis*, pareja real con obreras y soldado procedentes de su primera puesta. *R. grassei*: 18A. Detalle del interior de una zona de cría donde se observan huevos y larvas (L1 y L2) junto con obreras. 18B. Detalle. 19. Trofalaxia estomodeal.

G6. microbiota sin flagelados (Termitidae: Macrotermitinae). Cultivadores de hongos. No presente en España.

4. Termes que usan el suelo como alimento. Los nidos están en el propio suelo o pueden ser epigeos. Siempre sin flagelados, (dos tipos):

G7. El alimento puede ser suelo o suelo con madera (Termitidae-Nasutitermitinae). No presente en España.

G8. El alimento es suelo estrictamente (Termitidae: Nasutitermitinae, Termitinae y Apicotermitinae). No presente en España.

La comunicación entre miembros de una colonia es importante para mantener la integración social y la división del trabajo. Una de las formas en que se lleva a término es por medio de la trofalaxia que puede ser estomodeal o rectal

Las obreras y pseudoergados nutren a las larvas y ninfas aportándoles, boca a boca saliva o una mezcla de saliva y alimentos predigeridos (trofalaxia estomodeal). Este tipo de alimento se ofrece también a los reproductores y soldados.

En el momento de las mudas, los termes pierden los simbiontes (flagelados y bacterias) del tubo digestivo. La recontaminación, indispensable para su vida, se hace por absorción de líquido rectal echado por el ano de los donadores a petición de los que lo solicitan estimulando con sus antenas el dorso del donador (trofalaxia rectal).

La trofalaxia, pues, permite el uso eficiente de los nutrientes, el reconocimiento de los miembros de la colonia, la distribución de los compuestos químicos implicados en la regulación de las castas y la transferencia de la microbiota que digiere la celulosa.

Hay que señalar que cada colonia tiene su olor característico que hace que los miembros puedan reconocerse entre sí. Este olor probablemente se adquiere por alguna clase de alimento y por algunas sustancias químicas (feromonas), producidas por los reproductores. Cuando un buscador de comida regresa al núcleo del nido, es inspeccionado por otros miembros de la colonia. Si el olor no es el mismo, es destruido.

Los termes se limpian unos a otros, normalmente obreras y pseudoergados lamen el cuerpo entre sí y el de cualquier miembro de la colonia; este fenómeno, **acicalamiento**, les hace fortalecer el vínculo de unión en la colonia. También limpian el termitero de desechos que puedan perjudicar el ambiente del mismo, los cadáveres de las termitas muertas pueden ser comidos (una forma de conservar nitrógeno, escaso en la celulosa de la madera) o cubiertos (enterrados) con sustrato del termitero.

Los termes necesitan un cierto grado de humedad para vivir. Por este motivo son más abundantes en las regiones húmedas, en los lugares próximos a un curso de agua o donde al agua freática no es profunda. Hay que señalar que, aunque el agua les sea indispensable, las necesidades de la misma pueden ser mínimas y puede bastarles la humedad producida por condensación. Los termes de madera seca son los que mejor soportan la falta de humedad.

La temperatura óptima para la mayoría de termes es de 28 a 30°C. Una temperatura constante de más de 32 grados puede ser mortal para numerosas especies, pero en cambio, pueden tolerar elevaciones temporales de temperatura y saben evitar los lugares demasiado cálidos. Existen, no obstante, excepciones y algunas especies pueden resistir temperaturas bastante elevadas. Los umbrales difieren enormemente: mientras que las especies que viven en regiones donde el invierno es frío pueden sobrevivir a temperaturas cercanas a los 0°C, las especies tropicales mueren, en algunas semanas, si se las mantiene a 18 grados.

1.3. Distribución

Presentan una distribución cosmopolita, estando más extendidos en los trópicos y en la mayor parte de las zonas cálidas. Generalmente se encuentran pocas especies fuera de las zonas templadas y en altitudes superiores a los 2000 m.

1.4. Interés científico y aplicado

Los termes son objeto de muchos estudios, no sólo en su vertiente científica al ser insectos primitivos estrechamente relacionados con los Blattodea y, por ello, de interés en filogenia, sino mayormente por las especies que causan perjuicio a los cultivos, bienes muebles e inmuebles de los seres humanos.

Los termes son responsables de gran cantidad de daños en postes, árboles, cultivos, casas, obras de arte, muebles, etc. La estimación del coste global de los daños es compleja, porque al coste de eliminar las plagas, hay que añadir los costes de rehabilitación de los daños causados. Dos ejemplos de estimación del daño son los aportados por Rust & Su (2012), que indican para 2010 un coste global de 40.000 millones de dólares. Otro dato es el aportado por Ferreira *et al.* (2013), quien manifiesta que Bagneres A.G. (com. pers.) ha calculado un coste de 200 millones de euros sólo para Francia.

Al vivir en nidos o galerías es difícil detectarlos y sólo se puede afirmar que existe una colonia cuando hay un enjambrazón o vuelo nupcial o cuando, al hacer pequeños orificios para conservar las condiciones ambientales en el nido, se cae al suelo una pequeña cantidad de heces o, cuando en la búsqueda de alimento construyen vías externas con tierra mezclada con excrementos (**tubos de barro**).

En España causan daños en bosques, jardines y viñedos ya que afectan a los árboles y arbustos construyendo galerías en su interior y, por ello, los debilitan, pudiendo llegar a matarlos o causar una depreciación de la madera (López *et al.*, 2003 y 2006; Noble *et al.*, 2004; Gallardo *et al.*, 2010).



Figura 20-23. *R. grassei*. 20. Acicalamiento. Obreras ayudan y limpian a una ninfa a liberarse de su exuvia durante la muda. 21. Daños típicos provocados por termes subterráneos en el marco de una puerta. 22. "Tubos de barro" en vigas de madera. 23. Pareja real de 10 años de edad, procedente de una colonia fundada en mayo de 2005 (imagen tomada en mayo de 2015), entre obreras y larvas descendientes suyos.

En los bienes muebles e inmuebles causan daños considerables (Gaju *et al.*, 2002). Por ejemplo, al “atacar” las vigas que sostienen un tejado, se puede llegar al derrumbamiento del mismo.

En museos y edificios de valor histórico también han causado y siguen causando daños importantes a obras de arte. Por ello empresas de control de plagas ofrecen sus servicios para su tratamiento y eliminación.

Un papel importante de los termes es el que tienen en varias partes del mundo en la formación del suelo. Esto es obvio en las especies que no construyen nidos elevados, pero que viven en un complejo sistema de galerías debajo tierra. Eso facilita la penetración de aire y agua en capas profundas del suelo. Además al predigerir la celulosa y devolverla en parte al substrato lo enriquecen. En las regiones semiáridas realizan algunas funciones como las que hacen los oligoquetos, sugiriéndose que su efecto enriquecedor en dichos medios podría ralentizar la desertización (Pennisi, 2015).

En sus nidos, los termes pueden convivir con una gran cantidad de fauna de insectos y otros artrópodos, son los termitófilos. Algunos son depredadores de huevos o parásitos, otros sólo se alimentan de residuos del nido, pero hay algunos que tienen una estrecha relación con los termes y producen una secreción que les estimula y por medio de la cual son alimentados por ellos. Éstos normalmente presentan una adaptación estructural, desarrollando órganos secretores de formas variadas que van asociados a este intercambio de trofalaxia. Estas especies viven exclusivamente asociadas a nidos de termes.

1.5. Especies en situación de riesgo o peligro

No se tiene constancia que haya termes en los catálogos de especies amenazadas ni en los libros rojos de fauna invertebrada en peligro de extinción.

1.6. Especies exóticas invasoras

A nivel mundial, 28 especies de termes se consideran invasoras (Evans *et al.*, 2013). Los géneros más dañinos son *Cryptotermes*, *Heterotermes* y *Coptotermes*, en conjunto con 16 especies consideradas invasoras; originarias de Sudamérica, Asia, o Australia, que han sido diseminadas a otros continentes e islas lejos de su lugar de procedencia.

En la Península ibérica, Baleares e islas macaronésicas, dos especies son claramente exóticas e invasoras: *Cryptotermes brevis* y *Reticulitermes flavipes*, ambas procedentes del continente americano. Las restantes especies pueden considerarse autóctonas, pero algunas de ellas han sido introducidas desde la Península ibérica a los archipiélagos atlánticos (ver tabla con la relación de especies). *C. brevis* fue introducida hace años en Canarias (Benito Martínez, 1963), posteriormente en Azores (Ferreira *et al.*, 2013) y recientemente se ha confirmado su presencia en la Península, al menos en Lisboa y Barcelona (Nunes *et al.*, 2010). *Reticulitermes flavipes* fue introducido hace muchos años en la región suroccidental de Francia y desde allí parece que se está diseminando hacia localidades del norte de España. *Kaloterms flavicollis* y *R. grassei* han sido introducidas en Azores. En Canarias y Madeira, se ha citado *Reticulitermes lucifugus*, pero desde que Clément (1977) fragmentara dicha especie en subespecies, que posteriormente fueron elevadas a categoría específica, la especie nominal ha quedado circunscrita a la Península italiana; por lo que muy probablemente los termes introducidos en dichas islas procedan de España o Portugal (?) y deban ser *R. grassei?*, *R. banylensis?*

Su modo de vida críptica y la dificultad de detectar los nidos e incluso de su completa eliminación, debido a su particular biología, hace que sean un grupo en expansión.

1.7. Principales caracteres diagnósticos para separación de las familias

En España tenemos, al igual que en Europa, dos familias de termes, pero en las islas Canarias existe otra familia con una sola especie; por tanto, en la zona de estudio se hallan tres familias.

Para la determinación de las especies se suele utilizar los imagos alados o los soldados.

Hay que ver si presentan o no fontanela, la presencia o ausencia de ocelos, la forma del pronoto, el número de anillos en las antenas y el número de espinas en las tibias de las patas. En los alados se tiene en cuenta el tamaño de la escama alar y la venación.

Para la separación de las familias se pueden usar las siguientes características que desglosamos según sean imagos o soldados.

Imagos:

- Familia **Kalotermitidae**: Con ocelos, frente sin fontanela. Antenas con 11 a 21 anillos. Pronoto cuadrangular más ancho que la cabeza. Escamas de las alas anteriores grandes recubriendo las escamas de las alas posteriores. Campo anal muy reducido. Tibias con 4 espinas apicales.
- Familia **Rhinotermitidae**: Con ocelos, frente con fontanela. Antenas con 14-22 anillos. Pronoto de forma trapezoidal y más estrecho que la cabeza. Escamas de las alas anteriores no recubriendo las escamas de las posteriores. Alas normalmente reticuladas. Tibias con 2-3 espinas apicales.
- Familia **Termitidae**. Con ocelos, frente con fontanela. Antenas con 13 a 18 anillos. Pronoto en forma de silla de montar y más estrecho que la cabeza presentando un lóbulo anterior estrecho y cerrado hacia arriba. Escamas de las alas anteriores cortas y separadas de las escamas de las alas posteriores. Venación alar reducida. Tibias con dos espinas apicales.

Casta de los soldados:

- Familia **Kalotermitidae**: Soldados casi siempre ciegos, frente sin fontanela, mandíbulas cortas y dentadas. Algunos con cabeza frágica.
- Familia **Rhinotermitidae**: Soldados siempre ciegos, frente con fontanela. Pronoto plano sin lóbulos anteriores.
- Familia **Termitidae**: Soldados ciegos, frente con fontanela. Pronoto en forma de silla de montar, con lóbulos anteriores.

2. Sistemática interna

Isoptera se subdivide en nueve familias (Krishna *et al.*, 2013) (ver tabla en el siguiente apartado); ocho de ellas son consideradas por los especialistas como termitas inferiores (poseen microbiota con flagelados), mientras que la novena (familia Termitidae) carece de dichos organismos y su microbiota proctodeal está compuesta exclusivamente por distintos tipos de bacterias y es denominada como “termitas superiores”; esta es a su vez la más diversa con casi el 70% de las especies conocidas.

Entre las termitas inferiores, la familia Mastotermitidae es la que presenta características que relacionan los isópteros con las cucarachas, de ella se conoce 26 especies, 25 fósiles y una única especie viva en Australia.

De las nueve familias de isópteros, sólo tres están presentes en la fauna iberobaleár y macaronésica, representadas por seis géneros y nueve especies.

De las nueve especies, siete son autóctonas (AU) y dos exóticas invasoras (INV). Entre las especies autóctonas, dos han sido introducidas desde la península a algunas islas atlánticas, considerándose en las mismas como invasoras.

Tabla I. Relación de especies en Península ibérica, Baleares y Macaronesia.

AU: Autóctonas; INV: Invasoras.

Especie	P.Ibérica	Baleares	Canarias	Azores	Madeira	I.Salvajes
Kalotermitidae						
<i>Bifiditermes rogierae</i> Hollande, 1982	–	–	AU	–	–	–
<i>Cryptotermes brevis</i> (Walker, 1853)	INV	–	INV	INV	INV	INV
<i>Kalotermes dispar</i> Grassé, 1938	–	–	AU	–	–	–
<i>Kalotermes flavicollis</i> (Fabricius, 1793)	AU	AU	–	INV	–	–
<i>Postelectrotermes praecox</i> (Hagen, 1858)	–	–	–	–	AU	–
Rhinotermitidae						
<i>Reticulitermes banyulensis</i> Clément, 1977	AU	?AU	–	–	–	–
<i>Reticulitermes flavipes</i> (Kollar, 1837)	?INV	–	–	INV	–	–
<i>Reticulitermes grassei</i> Clément, 1977	AU	–	–	INV	–	–
<i>Reticulitermes</i> sp.	–	–	INV	–	INV	–
Termitidae						
<i>Eutermes canariensis</i> *Czerwinski, 1901	–	–	AU	–	–	–

* En Krishna *et al.*, 2013, incluida en la subfamilia como **Nasutitermitinae incertae sedis**.

3. Diversidad del grupo

El número de especies conocidas hasta 2013 (fecha de publicación de la obra de Krishna *et al.*) era de 3.102 (173 fósiles y 2.929 vivas), distribuidas en 9 familias (ver tabla II adjunta).

Tabla II. Número de géneros y especies de Isóptera por regiones biogeográficas (según Krishna *et al.*, 2013). AUS: Australiana; PAP: Papúa-Nueva Guinea; ORI: Oriental; PAL: Paleártica; ETI: Etiópica; NEA: Neártica; NEO: Neotropical. gen: nº de géneros; esp: nº de especies.

	AUS		PAP		ORI		PAL		ETIO		NEA		NEO		TOTALES	
	gen	esp	gen	esp	gen	esp	gen	esp	gen	esp	gen	esp	gen	esp	gen	esp
Mastotermitidae	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
Archotermopsidae	–	–	–	–	2	3	2	2	–	–	1	3	–	–	3	6
Stolotermitidae	2	7	–	–	–	–	–	–	2	2	–	–	1	1	2	10
Kalotermitidae	8	39	6	40	9	170	7	18	10	74	8	19	13	175	21	456
Rhinotermitidae	5	24	6	25	9	204	5	51	5	17	4	12	7	32	12	315
Stylotermitidae	–	–	–	–	1	45	–	–	–	–	–	–	–	–	1	45
Hodotermitidae	–	–	–	–	1	2	2	17	3	4	–	–	–	–	3	21
Serritermitidae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	3	2	3
Termitidae	25	201	13	56	64	735	17	69	100	656	6	17	66	398	238	2.072
TOTALES	41	272	25	121	86	1159	33	157	120	753	19	51	89	609	283	2.929

Las familias Kalotermitidae, Rhinotermitidae y Termitidae son las que tienen mayor número de géneros y especies y, además, están presentes en todas las regiones biogeográficas. Las restantes familias están representadas como mucho en tres regiones y su número de especies es mucho más reducido.

La región biogeográfica más rica en especies es la Oriental, a la que le siguen la Etiópica y Neotropical; la que tiene menor número de especies es la Neártica. En relación con la región Paleártica, aunque presenta 157 especies, la distribución de las mismas es muy irregular, siendo mucho más diversa la parte Oriental (Asia y regiones próximas) que la Occidental (Europa).

Si comparamos la diversidad de isópteros de la Península ibérica respecto de Francia, Italia y Marruecos, podemos ver que las diferencias no son muy significativas (Tabla III y IV).

Tabla III. Comparación del número de especies por Familia en Península ibérica, Francia, Italia y Marruecos. AU: Autóctona; INV: Invasora.

Familia	Península Ibérica	Francia	Italia	Marruecos
Kalotermitidae	1 AU + 1 INV	1 AU	1 AU + 1 INV	1 AU
Hodotermitidae	–	–	–	2 AU
Rhinotermitidae	2-3? AU	4-5? AU + 1 INV	2 AU	1 AU
Termitidae	–	–	–	1 AU

Tabla IV. Relación de especies por Familia en Península ibérica, Francia, Italia y Marruecos (Ver comentario sobre *R. lucifugus* en el siguiente apartado).

Especie	P. Ibérica	Francia	Italia	Marruecos
<i>Cryptotermes brevis</i> (INV)	•	–	•	–
<i>Kalotermes flavicollis</i>	•	•	•	•
<i>Reticulitermes banyulensis</i>	•	•	–	–
<i>R. flavipes</i> (INV)	•?	•	–	–
<i>R. grassei</i>	•	•	–	–
<i>R. lucifugus corsicus</i>	–	•	•	–
<i>R. lucifugus lucifugus</i>	•?	•	•	•?
<i>R. urbis</i>	–	•	–	–
<i>Anacanthotermes ochraceus</i>	–	–	–	•
<i>Microhodotermes maroccanus</i>	–	–	–	•
<i>Microcerotermes palaeartcticus</i>	–	–	–	•

4. Estado actual del conocimiento del grupo

En España no han existido especialistas en Isoptera. Sólo se han publicado algunos trabajos esporádicos referidos a los daños causados por estos insectos y otros sobre su distribución (Benito-Martínez, 1963; Torres Juan, 1968). Actualmente hay algunos investigadores dedicados a su estudio, focalizando los mismos en los perjuicios económicos que ocasionan. Por ejemplo, el equipo que escribe este capítulo se interesó por el orden a raíz de unos daños causados a obras de interés artístico en Sevilla; por ello organizaron el primer congreso sobre “*Termitología y Patrimonio histórico*” en Sevilla en el año 1987 (Bach, 1990), donde invitaron a prestigiosos especialistas mundiales. Fue a partir de este momento cuando, formándose en diferentes centros, empezaron a trabajar en el grupo y han publicado una serie de trabajos, muchos de ellos basados en el control de plagas. Existe también otro grupo investigador en la Universidad de Sevilla que se dedica principalmente al estudio de especies que dañan los viñedos. En el CIFOR-INIA de Madrid, estudian productos termiticidas y lideran la coordinación de un grupo de expertos en plagas de termitas, para desarrollar un protocolo sobre cómo deben realizarse los tratamientos de las plagas urbanas de estos insectos.

A nivel taxonómico, aunque existen algunas claves para su identificación, éstas no se refieren a la fauna mundial sino a determinadas regiones o continentes, como por ejemplo América, Australia, África, donde hay muchos grupos científicos dedicados a los Isoptera.

A nivel europeo, el género con mayor distribución y que causa más problemas es *Reticulitermes*; hasta 1977 se consideró que la única especie que se hallaba en el suroeste del continente era *R. lucifugus* (Rossi, 1793); Clément, en 1977 fue el primero en detectar diferencias entre las poblaciones de Italia y Francia, estableciendo tres subespecies: *R. lucifugus lucifugus* (Italia), *R. lucifugus banyulensis* (zona mediterránea de Francia) y *R. lucifugus grassei* (zona atlántica de Francia) posteriormente consideradas verdaderas especies. Los caracteres morfológicos con los que los diferenció no son muy eficaces, pero estudios de los hidrocarburos cuticulares y del material genético han confirmado la validez de las especies (Clément *et al.*, 2001 y Kutnik *et al.*, 2004).

5. Principales fuentes de información disponibles

Es fácil encontrar en Internet información sobre este grupo de insectos, no sólo de las casas comerciales que se dedican a su erradicación sino también de los especialistas del grupo.

A nivel mundial existen varias Universidades con equipos que estudian los Isoptera y han publicado descripciones de nuevas especies, trabajos sobre su ecología, algunos sobre biología y comportamiento y muchos sobre su control.

Con unas palabras clave se puede hallar mucha información en Internet, sin embargo para tener un conocimiento general del grupo es preferible un manual, desde el más simple como el publicado por Pascual (2004), hasta los más amplios consultando las obras de Krishna & Weesner (1969), Grassé (1982-1985) y Krishna *et al.* (2013).

Páginas Web con información relevante sobre termitas:

Página web de la Universidad de Florida: <http://entnemdept.ufl.edu/creatures/>

T. Evans página web: <http://www.dbs.nus.edu.sg/staff/evans.html>

Material Testing Institute Brandenburg Página web:
<http://www.mpaew.de/wirksamkeit-en.php>

Página web Observatoire national de termites (Francia): <http://termite.com.fr/>

Página web de Australian Museum: <http://australianmuseum.net.au/termites>

Página web de University of Hawaii Termite Project:
<http://manoa.hawaii.edu/ctahr/termite/index.php>

Página web de Publicaciones de CSIRO (Australia):
<https://publications.csiro.au/rpr/search?q=TERMITES>

Página web de PestWeb sobre termitas:
<http://pestweb.com/pest-links/b044dc/termites>

Web de USDA-Forest Service Wood Products Insect Research (USA):
<http://www.srs.fs.usda.gov/idip/termites/index.html>

Página web Termitología de la Universidad Federal de Viçosa (Brasil):
<http://www.isoptera.ufv.br/>

Página web de United Nations Environment Programme
<http://www.chem.unep.ch/termites/TermiteBiologyAndMngmnt.html>

6. Referencias

- BACH, C. (Coord.) 1990. *Termitología y Patrimonio Histórico*. Actas del I Symposium Internacional sobre Termitología y su incidencia en el Patrimonio Histórico. (Sevilla 12-14 marzo 1987). ICE. Univ. Córdoba.
- BENITO MARTÍNEZ, J. 1963. *Investigaciones sobre termiticidas y maderas resistentes a los termitos*. Ministerio de Agricultura, Instituto forestal de investigaciones y experiencias, 81: 119 pp.
- BORDEREAU, C., J.-L. CLÉMENT, M. JEQUEL & F. VIEAU 2003. *Termites. Biologie lutte réglementation*. CTBA. Paris. 206 pp.
- BUCHLI, H. 1958. L'origine des castes et les potentialités ontogéniques des Termites européens du genre *Reticulitermes*. *Ann. sci. nat., zool.*, 11^e sér., **20**: 263-429.
- CLÉMENT, J.-L. 1977. Écologie des *Reticulitermes* (Holmgren) français (Isoptères): position systématique des populations. *Bulletin de la Société Zoologique de France, Évolution et Zoologie*, **102**(2): 169-185.
- CLÉMENT, J.-L., A.-G. BAGNÈRES, P. UVA, L. WILFERT, A. QUINTANA, J. REINHARD & S. DRONNET 2001. Biosystematics of *Reticulitermes* termites in Europe: morphological, chemical and molecular data. *Insectes Sociaux*, **48**: 202-215.
- EGGLETON, P. & I. TAYASU 2001. Feeding groups, lifetypes and the global ecology of termites. *Ecological Research*, **16**(5): 941-960
- EVANS, T. A., B. T. FORSCHLER & J. K. GRACE 2013. Biology of Invasive Termites: A Worldwide Review. *Annual Review of Entomology*, **58**: 455-474.
- FERREIRA, M.T., P.A.V. BORGES, L. NUNES, T.G. MYLES, O. GUERREIRO & R. H. SCHEFFRAHN 2013. Termites (Isoptera) in the Azores: an overview of the four invasive species currently present in the archipelago. *Arquipelago. Life and Marine Sciences*, **30**: 39-55.
- GAJU, M., M. J. NOTARIO, R. MORA, E. ALCAIDE, T. MORENO, R. MOLERO & C. BACH DE ROCA 2002. Termite Damage to Buildings in the Province of Córdoba, Spain. *Sociobiology*, **40**(1): 7585.
- GALLARDO, P., A.M. CÁRDENAS & M. GAJU 2010. Occurrence of *Reticulitermes grassei* (Isoptera: Rhinotermitidae) on Cork Oaks in the Southern Iberian Peninsula: Identification, Description and Incidence of the Damage. *Sociobiology*, **56**(3): 675-688
- GRASSÉ, P.-P. 1982. *Termitología. Anatomie–physiologie–biologie–systématique des termites*. Vol. 1, anatomie, physiologie, reproduction. Paris: Masson, 676 pp.
- GRASSÉ, P.-P. 1984. *Termitología. Anatomie–physiologie–biologie–systématique des termites*. Vol. 2, fondation des sociétés, construction. Paris: Masson, 613 pp.
- GRASSÉ, P.-P. 1985. *Termitología. Anatomie–physiologie–biologie–systématique des termites*. Vol. 3, comportement, socialité, écologie, evolution, systematique. Paris: Masson, 715 pp.
- INWARD, D., G. BECCALONI & P. EGGLETON 2007. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters*, **3**: 331-335.

- IZQUIERDO, I., J.L. MARTÍN, N. ZURITA PÉREZ & M. ARECHEVALETA (eds.), 2004. *Lista de especies silvestres de Canarias (Hongos, plantas y animales terrestres)*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial. Gobierno de Canarias, 500 pp. Accesible (2014) en: <http://www.gobcan.es/cmayer/interreg/atlantico/documentos/LESDCanarias.pdf>
- KRISHNA, K. & F.M. WEESNER 1969-1970. *Biology of Termites*. New York 2 vols. Vol I, 1969, 598 pp; Vol. II, 1970, 643 pp.
- KRISHNA, K., D.A. GRIMALDI, V. KRISHNA & M.S. ENGEL 2013. *Treatise on the Isoptera of the World*. Bulletin of the American Museum of Natural History, 37, 202 pp. Más 6 volúmenes más.
- KUTNIK, M., P. UVA, L. BRINKWORTH & A.-G. BAGNÈRES 2004. Phylogeography of two European *Reticulitermes* (Isoptera) species: the Iberian refugium. *Molecular Ecology*, **13**: 3099-3113.
- LAINÉ, L.V. & D. J. WRIGHT 2003. The life cycle of *Reticulitermes* spp. (Isoptera: Rhinotermitidae): what do we know?. *Bull. Entomol. Res.*, **93**(4): 267-378.
- LO, N., G. TOKUDA & H. WATANABE 2011. Evolution and Function of Endogenous Termite Cellulases. In Bignell D.E., Roisin Y. & Lo N. Eds., *Biology of Termites: a New Synthesis*. Springer, 51-67.
- LÓPEZ, M. A., L. MAISTRELLO & R. OCETE 2006. Incidence, Size and Structure of Grapevine Infesting Groups of *Kaloterms flavicollis* (Isoptera: Kalotermitidae) in Sherry Vineyards (Spain). *Sociobiology*, **47**: 401-413.
- LÓPEZ, H. & E. MORALES 2009. Blattaria, Mantodea, Isoptera, Embioptera, Phasmatodea, Orthoptera, Dermaptera. En: *Lista de especies silvestres de Canarias. Hongos, plantas y animales terrestres*. 2009. Arechavaleta, M., S. Rodríguez, N. Zurita & A. García (coord.). Gobierno de Canarias. p: 225-230. Accesible (2014) en: http://www.azoresbiportal.angra.uac.pt/files/noticias_Lista_Especies_Silvestres_Canarias2010.pdf
- LÓPEZ, M. A., R. OCETE & J. L. GONZALEZ-ANDÚJAR 2003. Logistic model for describing the pattern of flight of *Kaloterms flavicollis* (Fabricius) (Isoptera, Kalotermitidae) in Sherry vineyards. *Eppo Bulletin*, **33**: 331333.
- NOBLE, M., V. PAVÓN, I. PRADAS, M.A. LÓPEZ, R. OCETE & P. TORRENT 2004. Incidencia de *Kaloterms flavicollis* (Fabricius) (Isoptera, Kalotermitidae) en tres especies del arbolado urbano de Sevilla. *Boln. San. Veg. Plagas*, **30**: 469-474.
- NUNES, L., M. GAJU, J. KRECEK, R. MOLERO, M. TERESA FERREIRA & C.B. DE ROCA 2010. First record of urban invasive *Cryptoterms brevis* (Isoptera: Kalotermitidae) in continental Spain and Portugal. *Journal of Applied Entomology*, **134**(8): 637-640. DOI:10.1111/j.1439-0418.2009.01490.x
- PASCUAL, F., 2004. Isópteros, dermápteros, fásmidos y embiópteros. En J.A. Barrientos (ed.), *Curso práctico de Entomología*. CIBIO, Asociación española de Entomología y Universidad Autónoma de Barcelona. Pp. 561-584.
- PEARCE, M.J. 1997. *Termites. Biology and Pest Management*. CAB International. UK.
- PENNISI, E. 2015. Africa's soil engineers: Termites. *Science*, 347, issue **6222**: 596-597.
- PICKENS, A.I. 1934. The biology and economic significance of the western subterranean Termite, *Reticulitermes hesperus*. In Koifoid edit.: *Termites and termite control*. Pp.148-174.
- ROISIN Y. & J. KORB 2011. Social Organization and the status of Workers in Termites. In: Bignell D.E., Roisin Y. and Lo N. eds., *Biology of Termites: a New Synthesis*. Springer 133-164.
- RUST, M.K. & N.-Y. SU 2012. Managing Social Insects of Urban Importance. *Annual Review of Entomology*, **57**: 535-575.
- TORRES JUAN, J. 1968. *Los organismos xilófagos y su tratamiento*. Ministerio de Agricultura. Servicio de Plagas forestales. Madrid.
- VRANSKY, P. & D. ARISTOV 2014. Termites from the Jurassic/Cretaceous boundary; evidence for the longevity of their earliest genera. *Eur. J. Entomol.*, **111**(1): 137-141.
- VRANSKY, P., T. VAN DE KAMP, D. AZAR, D. PROKIN, L. VIDLICKA & P. VAGOVIC 2013. Cockroaches Probably Cleaned Up after Dinosaurs. *PLoS ONE*, **8**(12): e80560. Accesible (2014) en: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0080560>