

Peculiaridades de las bibijaguas (*Attini*: *Acromyrmex* y *Atta*) que hacen difícil su control.

Madelén Herrera y Nurys Valenciaga

Instituto de Ciencia Animal, Apartado Postal 24, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba
Correo electrónico: mherrera@ica.co.cu

Las bibijaguas provocan intensos daños en los agroecosistemas agrícolas, forestales y ganaderos. Las colonias persisten y proliferan a pesar de las innumerables estrategias de control a las que son sometidas. De ahí, el interés de este trabajo en recopilar información y discutir aspectos distintivos de la anatomía, fisiología, estructura social y arquitectura de los nidos que ofrecen resistencia ante las medidas de control. La simbiosis entre las bibijaguas y su hongo dota a estos insectos de fuertes mecanismos defensivos. Las bibijaguas están provistas de espinas que le sirven de medio de protección ante sus enemigos naturales (control natural). Se aborda el polimorfismo, como una de las particularidades de las bibijaguas, y las ventajas de la especialización de tareas para la colonia. Cuando hay destrucción de los nidos (control físico), las obreras enfocan su trabajo en reestructurar las galerías y recámaras. Cuando se infecta el hongo simbiote (control biológico o natural), se desinfectan, se podan y se aíslan las partes contaminadas. Las glándulas exocrinas y las bacterias simbióticas constituyen la fuente principal de antisépticos en las bibijaguas, ya que mediante estas se eliminan los agentes biológicos que el hombre utiliza. Se concluye que las bibijaguas presentan defensas mecánicas y químicas que les ayudan a contrarrestar el efecto de las medidas de control y les permiten habitar en el suelo, un medio tan heterogéneo y abundante en microorganismos. Se recomienda estudiar los mecanismos adaptativos de las bibijaguas para lograr mayor efectividad en las estrategias para su manejo ecológico.

Palabras clave: *Attini*, *glándulas exocrinas*, *simbiosis*, *control*.

INTRODUCCIÓN

Las hormigas *Attini*, de los géneros *Acromyrmex* Mayr y *Atta* Fabricius (Hymenoptera: Formicidae), son las llamadas bibijaguas, arrieras u hormigas cortadoras de hojas. Se caracterizan por formar colonias perennes altamente sociales (eusociales) (Wilson y Hölldobler 2005) que se distribuyen por toda la región tropical de las Américas.

Las bibijaguas son los herbívoros más exitosos de la naturaleza (Corrêa *et al.* 2010), ya que utilizan una amplia variedad de plantas para preparar el sustrato donde crece su hongo simbiote (Basidiomycetes: Lepiotaceae: *Leucoagaricus gongylophorus* (anamorfo) o *Attamyces bromatificus* (teleomorfo) (Cherrett 1972, De Fine Licht y Boomsma 2010 y Mueller *et al.* 2010).

La alimentación de las bibijaguas se considera monófaga porque se nutren, mayoritariamente, del hongo simbiote que cultivan (a su vez son micófagas), el cual se encarga de metabolizar los polisacáridos de las plantas que recolectan (Siqueira *et al.* 1998, Erthal *et al.* 2008, Kooij *et al.* 2011 y Moller *et al.* 2011). Sin embargo, también son polífagas porque incorporan a su dieta la savia y los fluidos extracelulares de las plantas (monocotiledóneas y dicotiledóneas) mientras cortan sus partes preferidas (Pintera 1983, Farji-Brener 2001 y Urbas *et al.* 2007).

Por la intensa herbivoría de las bibijaguas, sus principales daños acontecen durante el establecimiento de los cultivos de interés agrícola, forestal o ganadero

(Barrientos 1987 y Della-Lucia 2003). No obstante, en cultivos perennes como los cítricos y los pastizales son cuantiosas las pérdidas. Existen estudios que demuestran que especies de *Acromyrmex* y *Atta* pueden reducir hasta 30 % de la carga animal en los pastizales (Fowler *et al.* 1986) y que la herbivoría de *Atta vollenweideri* puede superar en 12.7 % el consumo del ganado (Simas *et al.* 2003).

Las bibijaguas practican la fungicultura hace más de 50 millones de años (Hölldobler y Wilson 1990). La historia evolutiva de esta simbiosis ha traído como resultado una compleja asociación entre las bibijaguas y su hongo simbiote (Currie *et al.* 1999^a y Diniz y Bueno 2007). Durante este período, las bibijaguas desarrollaron habilidades adaptativas que les permitieron sobrevivir en los ambientes más heterogéneos e incluso resistir las medidas de erradicación que el hombre desarrolló (Mueller *et al.* 2008, Caldera *et al.* 2009, Mendoça *et al.* 2009, Armitage y Boomsma 2010 y Griffiths y Hughes 2010).

El hecho de que las bibijaguas continúen siendo “plagas peligrosas” para la agricultura y la ganadería tiene su origen en las peculiaridades anatómicas, fisiológicas y arquitectónicas de las colonias. De ahí que, el objetivo de este trabajo sea recopilar y analizar la información referente a las características biológicas de las bibijaguas que hacen difícil su control.

ASPECTOS ANATÓMICOS DE ATTA Y ACROMYRMEX

La tribu *Attini* es una de las más comunes, gracias a las notables bibijaguas. Las hormigas que pertenecen

a esta tribu presentan antenas largas, con 11 segmentos que no terminan en masa (Zayas 1981 y Fernández

2003). Según Brandão y Mayhé-Nunes (2007), todas las especies de esta tribu cultivan hongos para alimentarse, ya sea mediante sustratos de vegetales frescos (*Acromyrmex* y *Atta*) o por la recolección de heces fecales (*Trachymyrmex*).

En Attini, los géneros *Apterostigma* y *Myrmicocrypta* son grupos basales o primitivos y *Acromyrmex*, *Atta*, *Trachymyrmex* y *Cyphomyrmex* (de reciente inclusión) son derivados o avanzados (Fernández 2003).

En la figura 1 aparecen las diferencias morfológicas entre *Acromyrmex* y *Atta*. También se muestran los términos utilizados en Mirmecología para describir las estructuras específicas de las hormigas (Bolton *et al.* 2003).

Los géneros *Acromyrmex* y *Atta* tienen el cuerpo provisto de espinas y notorios tubérculos. En *Acromyrmex* se describen 59 especies de bibijaguas (Fernández 2003). El mesosoma tiene más de tres pares de espinas. El pedicelo (pecíolo + pospecíolo) y el primer segmento del gáster presenta tubérculos pequeños. La coloración es otra característica que diferencia a las obreras de *Acromyrmex* y *Atta*. Las primeras son rojizas o carmelitas y las de *Atta* son negras.

Las hormigas de género *Atta* están representadas por diez especies (Fernández 2003), tienen tres pares de espinas en el mesosoma y no exhiben protuberancias en

Revista Cubana de Ciencia Agrícola, Tomo 45, Número 3, 2011.

el pedicelo y gáster. En Cuba existen especies de ambos géneros de bibijaguas y se identifican tres: *Acromyrmex octospinosus* Reich, *Atta insularis* Guérin y *Atta cubana* Fontenla (Anon 2007).

Se considera que estas estructuras espinosas pueden ayudar a las bibijaguas a prevenir la oviposición de las moscas parásitas (Diptera: Phoridae) y a evitar la depredación. Es posible que estas espinas ocasionen molestias en el aparato bucal y tracto digestivo de los enemigos naturales (control natural). Por esta razón, los depredadores prefieren consumir el abdomen y desechan el espinoso mesosoma de las bibijaguas. Mediante estas estructuras anatómicas, las bibijaguas logran minimizar el efecto del control natural, con lo cual garantizan su persistencia y herbivoría en los agroecosistemas.

Las mandíbulas son apéndices cefálicos que les sirven para manipular sus alimentos y defenderse. Con las mandíbulas pueden cortar y transportar los materiales vegetales frescos, podar las hifas del hongo simbionte, mover y limpiar las crías y construir túneles y recámaras. Algunas obreras, con cabeza prominente y fuerza hercúlea, prefieren ser decapitadas antes que soltar la presa (Zayas 1981). Esta característica les permite proteger a la colonia de los enemigos naturales e intrusos.

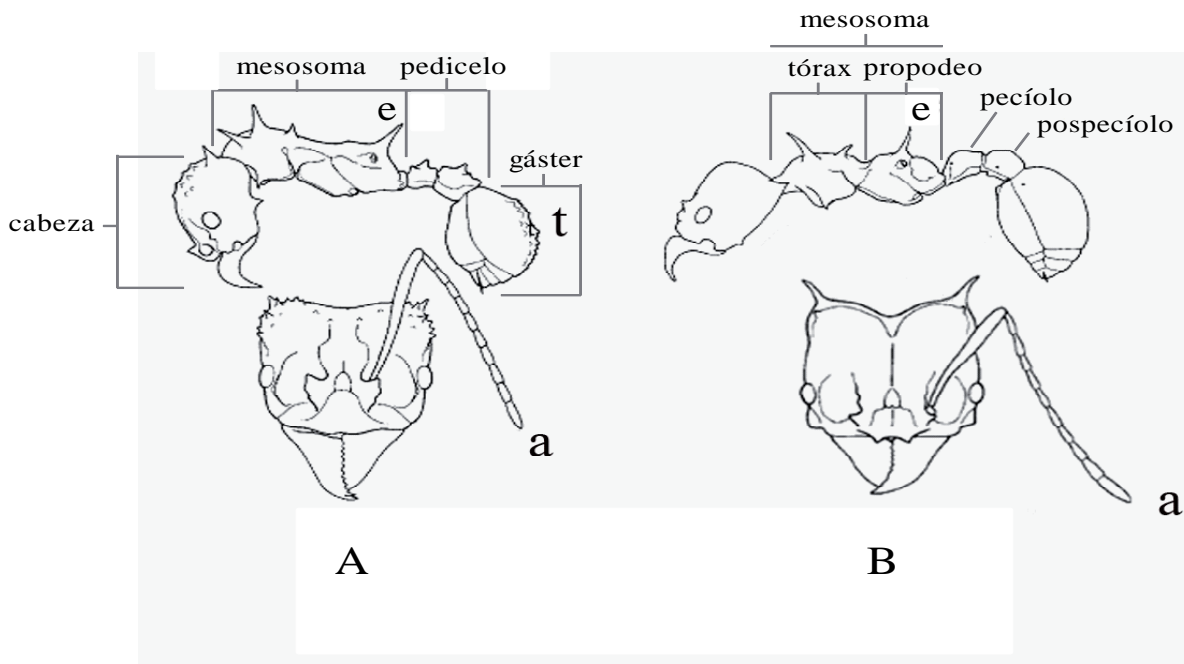


Figura 1. Anatomía general de las bibijaguas. A- Género *Acromyrmex* Mayr, B- Género *Atta* Fabricius; a- antenas, e- espinas, t- tubérculos (Adaptado de Bolton *et al.* 2003 y Fernández 2003).

ESTRUCTURA SOCIAL DE LA COLONIA, POLIMORFISMO Y DIVISIÓN DE LAS TAREAS

En las colonias de bibijaguas pueden cohabitar hasta más de ocho millones de hormigas, casi en su totalidad son féminas (Mendoça *et al.* 2009). Estas colonias están conformadas por la reina (áptera), las hembras, los machos alados (que aparecen solo en el período

reproductivo) y las obreras (Wilson 1980). La hembra más importante en la colonia es la reina. Ella es fértil y su función principal es poner huevos. La reina es la de mayor tamaño, cargada de huevos y lípidos (Kaspari 2003). El resto de los miembros de la colonia son sus

descendientes, es la madre de todos.

Se pudiera afirmar que la existencia de la colonia de bibijaguas depende, en gran medida, de la supervivencia de su reina. Sin embargo, ¿por qué es difícil localizar, aislar o controlar a la reina en la colonia? La reina se sitúa en las cámaras más profundas (Soares *et al.* 2006), alrededor de las cuales acontece toda la actividad de la colonia, interna y externa. Al parecer, la reina no sale a forrajear al exterior, tampoco tiene contacto con las bibijaguas que salen y entran continuamente al nido. La reina está aislada, en compañía de otras bibijaguas que la protegen y la ayudan en el manejo de los huevos y del hongo simbiote. Se considera que este enclaustramiento impide visualizarla y que se apliquen directamente las medidas de control sobre este miembro de la casta real.

Otra forma de manejo es optar por el control físico, el cual prevé la destrucción de los nidos. Acceder a la recámara de la reina requiere la destrucción de gran parte del nido. Esta labor demanda un gran esfuerzo humano y la utilización de insumos que no se pueden justificar por el fracaso en su control. Además, la profundidad y ubicación de esta recámara varía de un nido a otro y depende de la especie, del desarrollo del nido y del tipo de suelo, entre otros factores. Por estas razones, la destrucción física de los nidos puede ser una práctica ineficaz, trabajosa y costosa para el control de las bibijaguas.

Cuando la colonia es madura (más de tres años) aparecen los machos y las hembras aladas (formas sexuales). Desde sus primeras fases (huevo, larva y pupa), estas bibijaguas aladas tienen requerimientos nutricionales y demandan cuidados especiales (Camargo *et al.* 2006 y Dijkstra y Boomsma 2007). Sin embargo, antes del vuelo nupcial, estas formas aladas son reconocidas como individuos extraños y son expulsados del nido, luego copulan y las futuras reinas intentan instaurar sus nidos.

Se considera que el vuelo nupcial, donde se encuentran hembras y machos en enjambre, puede ser un momento óptimo para aplicar las medidas de control de este insecto. Con esta práctica se supone que disminuya la formación de nuevas colonias. Sin embargo, Mariconi (1979) y Fernández-Marín *et al.* (2007) documentaron la baja tasa de establecimiento de las nuevas colonias. Estos autores describieron los principales enemigos naturales de las reinas durante el vuelo nupcial, entre ellos citan: coleópteros del género *Canthon*, pájaros, aves domésticas, mamíferos, arañas, escorpiones, lagartijas y ranas. En los días del vuelo nupcial, estos enemigos naturales pueden devorar una enorme cantidad de reinas. Las aves pueden agredir a las reinas durante el vuelo o mientras establecen el bibijagüero.

Los últimos y más populosos miembros de la colonia son las obreras (hembras ápteras). Estas hormigas son polimórficas y trabajan incesantemente buscando alimento y protegiendo a la colonia de los depredadores

y parásitos.

El polimorfismo es una de las particularidades que distinguen a las bibijaguas (Clark 2006). Existen en la colonia obreras de diferentes tamaños, unas pequeñas y otras con cabezas y mandíbulas tan fuertes que son llamadas soldados. El tamaño puede estar vinculado a la especialización de tareas, lo cual permite a los miembros de la colonia realizar determinadas funciones (Wilson 1980 y Depickère *et al.* 2008).

Se cree que la especialización de tareas le ofrece ventajas competitivas a las bibijaguas, con ello pueden optimizar su energía y protegen a la colonia de contaminaciones. Por ejemplo, existen obreras que se dedican, mayoritariamente, al cuidado del hongo simbiote. Estas obreras no salen al exterior del nido, puesto que se presentarían mayores índices de contaminación en el cultivo del hongo, con lo que arriesgarían la fuente de alimentación.

Es por ello que resulta difícil lograr infectar al hongo simbiote mediante el uso de granulados o fragmentos de plantas con propiedades antifúngicas. En primer lugar, las bibijaguas tienen mecanismos para encontrar las obreras infectadas y, en segundo lugar, las obreras que recolectan estos materiales parecen no tener acceso a las recámaras del hongo cultivado. Estas medidas pueden ser consideradas de cuarentena.

Con respecto al tamaño y la especialización, Brandão y Mayhé-Nunes (2007) refieren que el corte de la vegetación puede estar a cargo de las obreras de tamaño medio. Las más robustas defienden la colonia, y las más pequeñas cultivan el hongo y cuidan las crías (Richard y Errard 2009). No obstante, la división de tareas no solo está basada en la variación del tamaño, la edad y el estado de salud, sino también en las condiciones internas y externas del nido y en las estrategias y los mecanismos adaptativos de las colonias.

Siendo así, las obreras más grandes no solo están mejor preparadas para proteger a la colonia y defenderla de depredadores, sino también pueden cortar fragmentos de materiales vegetales más grandes, duros o seniles (Muscedere *et al.* 2011).

Disímiles tareas realizan las obreras en la colonia (Andrade *et al.* 2002 y Camargo *et al.* 2006):

- Asisten a la reina en la puesta y cuidado de los huevos.
- Cuidan y alimentan a las crías (huevos, larvas y pupas).
- Limpian y desinfectan los alimentos, recámaras y galerías de la colonia.
- Mantienen la humedad y aireación óptimas de la colonia.
- Exploran, cortan, desinfectan y recolectan alimentos en el exterior del nido.
- Construyen, limpian y establecen la comunicación química en los trillos de forrajeo.
- Trituran, desinfectan y preparan el sustrato vegetal para el crecimiento del hongo.

- Podan, desinfectan e inoculan el hongo simbionte en el medio de cultivo.

- Protegen a la colonia de patógenos, parasitoides, depredadores e intrusos.

Es posible que las obreras más jóvenes permanezcan en el interior del nido y las de mayor edad se encarguen de explorar y forrajear el material vegetal en el exterior. Fuera del nido, las bibijaguas están expuestas a la depredación, infección por patógenos y parasitismo. De ahí que no se arriesgue la vida de las hormigas más jóvenes. Esto sugiere que las medidas de control que se apliquen en el exterior del nido pueden hacer blanco en las obreras adultas, sin proporcionarle bajas importantes a la población de la colonia. Además, las obreras de mayor edad se encargan de manipular y redistribuir los materiales desechados a sitios aislados en la colonia (Scott *et al.* 2010).

Por su tamaño, hay obreras que se especializan en la defensa del nido. Las robustas se ubican en la entrada de la colonia o en los trillos de forrajeo para impedir la intromisión de enemigos naturales o intrusos. No obstante, las obreras pequeñas también pueden defender a la colonia. Existen informes de la presencia de moscas (Diptera: Phoridae: Apocephalus, Eibesfeldtphora, Myrmosicarius, Neodohniphora) que parasitan a las obreras durante el forrajeo (Bragança y Medeiros 2006 y Guillade y Folgarait 2011). Estas moscas depositan sus huevos en el abdomen o en la apertura bucal de las obreras y sus larvas pueden alimentarse de las bibijaguas vivas. Para impedir el acceso de estas moscas a las bibijaguas, otras obreras pequeñas suben sobre las forrajeras o sobre los fragmentos cortados para vigilar y atacar a este enemigo natural (Feener y Moss 1990).

A las obreras menores se les adjudica una función preponderante en la defensa química de la colonia. Según Hugues *et al.* (2010), poseen la glándula metapleurale más desarrollada, a diferencia de las mayores que tienen esta glándula pequeña. Este hecho las vincula con la mayor intensidad de higienización y limpieza del nido.

También las obreras pequeñas se encargan de establecer la comunicación química en los trillos de forrajeo. Evison *et al.* (2008) demostraron la tarea que desempeñan en la comunicación y orientación de las bibijaguas forrajeras durante la recolección del alimento. Estas pequeñas bibijaguas mantienen la conectividad en los trillos de forrajeo, depositan porciones de feromonas que orientan a las forrajeras durante todo el trayecto hacia la fuente de alimento y les ayudan a retornar al nido. Estos mecanismos de comunicación, además de optimizar el forrajeo, minimizan el riesgo de depredación de las obreras. Si estas se hallan desorientadas y esparcidas en el área, tienen mayor probabilidad de ser depredadas que si transitan organizadamente por los trillos de forrajeo, donde existen soldados que impiden el acceso de los depredadores.

Hay períodos del año en que las obreras forrajeras no salen al exterior de la colonia y se concentran en

hacer otras actividades en el nido. ¿Qué puede provocar la disminución del forrajeo de las bibijaguas que se confunde con la desaparición de la colonia y el éxito de las medidas de control?

Con el comienzo de las lluvias, aumentan la humedad y la temperatura y proliferan los microorganismos patógenos de las bibijaguas y su hongo simbionte. Se considera que el aumento de los patógenos hace que las obreras se concentren más en las tareas de limpieza y desinfección de todo el material vegetal que introducen en la colonia. Esta labor comienza desde la selección del alimento.

En este período se puede incrementar la vigilancia de las bibijaguas hacia las obreras forrajeras, las cuales pueden contraer enfermedades e infectar a otros miembros de la colonia. Estas hormigas se someten a minuciosos exámenes de verificación y compatibilidad con la colonia. Muchas de ellas son mutiladas, violentadas y expulsadas porque contienen olores extraños. Esto explica la ineficacia de algunas prácticas que utilizan polvos y plantas repelentes para el control de las bibijaguas. Los cebos con atrayentes cítricos suelen ser más efectivos para sobrepasar las verificaciones odoríficas a la entrada del nido, pues los cítricos son plantas favoritas de las bibijaguas.

Coincide que, en el período lluvioso, el desgaste físico del nido es mayor, debido al impacto de la lluvia en la arquitectura del nido. Se pueden destruir recámaras, galerías y trillos de forrajeo, se cierran los túneles de drenaje y aireación. También el agua que se infiltra por los poros de suelo puede contaminar las recámaras desinfectadas.

El hecho de que se incrementen los patógenos demanda mayor gasto energético por parte de la colonia (Poulsen *et al.* 2002). Las intensas desinfecciones e inspecciones obligan a las obreras a minimizar el forrajeo exterior para evitar mayores contaminaciones y aumentar la limpieza en el interior de los nidos.

Este mecanismo de concentración del esfuerzo se desenlaza cuando el nido está sometido a prácticas de control, entre las cuales está el ataque químico, físico, la utilización de medios biológicos, el control natural y el uso de plantas repelentes (tabla 1). Las obreras forrajeras eventualmente desaparecen. Se observan hormigas muertas o mutiladas en la salida del nido y muchas veces la colonia emigra a través de sus túneles subterráneos a otras áreas colindantes.

Mediante las estrategias de control biológico, el hombre reproduce agentes virulentos y agresivos (hongos, bacterias y nemátodos) que provocan alta mortalidad a las obreras o a su hongo cultivado. Sin embargo, estas prácticas y el control natural no logran aún erradicar las poblaciones de bibijaguas y los daños que ocasionan.

Por el efecto de estos procedimientos puede disminuir la actividad externa, lo que se confunde, muy a menudo, con el éxito de las medidas de control.

Tabla 1. Estrategias de manejo utilizadas para el control de las bibijaguas.

Control Químico	Control Físico	Control natural	Control Biológico	
Aldrín	Destrucción de los nidos	Phoridae	Plantas Repelentes	Agentes Biológicos
Benomyl		Canthon	<i>Canavalia ensiformis</i>	<i>Beauveria bassiana</i>
MIREX		aves	<i>Ricinus comunis</i>	<i>Metarhizium anisopliae</i>
		arañas	<i>Sesamum indicum</i>	<i>Heterhabditis bacteriophora</i>
			<i>Azadirachta indica</i>	<i>Trichoderma harzianum</i>
Echols (1966)	Gruber y Valdivia (2003)	Guillade y Folgarait (2011)	Bigi <i>et al.</i> (2004) y Valderrama-Eslava <i>et al.</i> (2009)	Ortiz y Orduz (2000) y Santos <i>et al.</i> (2007)

De ahí, la importancia de profundizar en la ecología del insecto y en sus mecanismos adaptativos ante las condiciones adversas. Cuando las condiciones externas son favorables, y las obreras exploradoras encuentran recursos apetecibles se observan aglomeraciones de obreras forrajeando. Este hecho indica que las obreras

que realizan otras tareas dentro de la colonia se suman también a la recolecta del material vegetal y viceversa. La ejecución de una u otra tarea en el nido no solo depende de la especialización ni de la edad o el polimorfismo de las obreras, sino también de las necesidades de la colonia en cada momento.

PECULIARIDADES FISIOLÓGICAS DE LAS BIBIJAGUAS

En las colonias de bibijaguas existe una compleja microbiota. Los hongos habitantes del suelo, epífitos y endofíticos, se pueden asociar al cultivo del hongo y provocar infecciones naturales que llegan a destruir gran parte del hongo simbiote. En Brasil, Rodrigues *et al.* (2008) refieren la ocurrencia de las especies *Cunninghamella binariae*, *Escovopsis weberi*, *Fusarium oxysporum*, *Penicillium sp.*, y *Trichoderma sp.* en 37 nidos de *Acromyrmex sp.*

En el intento de evitar estas contaminaciones y mantener el monocultivo del hongo simbiote, las bibijaguas utilizan defensas mecánicas y químicas que les permiten habitar en un medio tan heterogéneo como el suelo (Richard y Errard 2009).

Los mecanismos fisiológicos de las glándulas exocrinas son la principal defensa química que utilizan las bibijaguas. Estos mecanismos les ayudan en la higienización y descontaminación de la colonia, puesto que inhiben la aparición y proliferación de los microorganismos micopatógenos, competidores, antagonistas o entomopatógenos que amenazan la vida de la colonia (Folgarait *et al.* 2011).

Las glándulas exocrinas salivares y metapleurales son la fuente de antisépticos en las colonias de bibijaguas. Una de las características evolutivas distintivas (sinapomorfia) que separa a los insectos de la familia Formicidae de otros grupos de Hymenoptera es la presencia de la glándula metapleurales (Fernández y Palacio 2003). El orificio de esta glándula está situado en las esquinas posteroventrales de los lados del mesosoma, sobre la metacoxa y debajo del nivel del espiráculo propodeal (Bolton *et al.* 2003).

La función principal de la glándula metapleurales es la producción de compuestos con propiedades antibióticas. Puede producir hasta veinte sustancias con propiedades antibacterianas y antifúngicas (Poulsen *et al.* 2002).

Esta glándula contiene alcoholes y cetonas de bajo peso molecular, que inducen comportamientos de alarma para advertir en los momentos de peligro o agresión, y ayudan al reconocimiento de los miembros de la colonia (Mendoza *et al.* 2009). El sistema salival de las bibijaguas está conformado por diferentes glándulas: la pos-faríngea, la hipo-faríngea, la mandibular y las salivares. A pesar de su posición, la función de estas glándulas no solo está limitada a la digestión.

Las glándulas salivares, al igual que la glándula metapleurales, están relacionadas con la comunicación, la diferenciación y el reconocimiento de los individuos de la colonia (Do Amaral y Machado-Santelli 2008). Este hecho les permite a las obreras orientarse durante la exploración y forrajeo del material vegetal y conocer la cuantía y calidad del alimento que se está recolectando. Además, les facilita identificar y rechazar las hormigas extrañas contaminadas o los intrusos que intentan penetrar en la colonia.

Las secreciones de las glándulas mandibulares reducen la propagación de microorganismos contaminantes. Según Pavon y Camargo (2006), los contenidos de estas glándulas pueden actuar como agentes bactericidas y fungicidas. Marsaro *et al.* (2001) observaron que los compuestos liberados por las glándulas mandibulares de *Atta sexdens rubropilosa* evitan la germinación de los conidios del hongo fitopatógeno *Botrytis cinerea* hasta en 94.2 %, similar al producto químico Mancozeb (95.3 %).

Las obreras esparcen los antibióticos y otras sustancias antisépticas que provienen de sus glándulas exocrinas, cuando rozan sus cuerpos y lamen las superficies con que hacen contacto (Griffiths y Hughes 2010). Así remueven y podan la masa fúngica alimenticia, limpian los huevos, larvas, pupas y el material vegetal que procesan para desarrollar su hongo.

Además de estas glándulas exocrinas, las bibijaguas tienen otros mecanismos adicionales que facilitan la depuración de los materiales vegetales y la limpieza de sus recintos. Uno de estos mecanismos, recientemente descubierto, es la asociación tripartita con bacterias del género *Streptomyces*, *Pseudonocardia* y *Amycolatopsis* (Currie *et al.* 1999b, Poulsen *et al.* 2005, Fernández-Marín *et al.* 2009, Sen *et al.* 2009 y Schoenian *et al.* 2011).

Estas bacterias se localizan en varias partes del tegumento de las obreras, en especial en la parte ventral del mesosoma. Producen metabolitos antimicrobianos o antibióticos que ayudan a contrarrestar el efecto de los microorganismos parásitos. Para *Streptomyces* se identifica el candididin, como sustancia antifúngica, y para *Pseudonocardia*, el dentigerumycin (Haeder *et al.* 2009, Oh *et al.* 2009 y Barkel *et al.* 2010).

Sin embargo, a pesar del éxito entre las asociaciones de bibijaguas-hongo simbionte-bacterias pueden surgir

interacciones antagónicas entre dos mutualistas. Un ejemplo de ello es la inhibición que ejerce la bacteria *Pseudonocardia* en el crecimiento del hongo cultivado y viceversa (Poulsen y Currie 2010).

Al parecer, las asociaciones entre las bibijaguas y las bacterias pueden no tener efecto para los parásitos, que pueden crear mecanismos adaptativos. Sen *et al.* (2009) defienden la hipótesis de que la bacteria *Pseudonocardia* y el hongo parásito *Escovopsis sp.* desarrollan modelos coevolutivos, por lo que los antibióticos de la bacteria no controlan las infecciones de este parásito virulento.

A pesar del gasto energético y el tiempo que las bibijaguas invierten en la limpieza de su hongo simbionte, hay autores que afirman que esta monocultura va en detrimento de las bibijaguas. Muller *et al.* (2011) señalan que con el monocultivo las bibijaguas eliminan hongos que pueden incrementar la diversidad nutricional y la resistencia genética en los jardines fúngicos.

ESTRUCTURA ARQUITECTÓNICA DE LOS NIDOS.

Las colonias de bibijaguas se establecen en espacios subterráneos. Estos insectos construyen complejas estructuras formadas por túneles, depósitos y recámaras interconectadas (figura 2), las cuales le ofrecen máxima protección a la reina, al hongo simbionte y a las crías (Buhl *et al.* 2006).

Las obreras excavan en el suelo y remueven corpúsculos, que luego reubican en la superficie. Así se forman los montículos de tierra suelta, los cuales son proporcionales al volumen de cavidades en el interior del suelo (Moreira *et al.* 2007).

La arquitectura externa de los nidos de *Acromyrmex* y *Atta* se diferencia por el tamaño y la densidad de colonias. Los nidos de *Acromyrmex* son pequeños y numerosos en comparación con los de *Atta*, que son mayores, con menor densidad de nidos/ha (Fowler *et al.* 1986).

Los montículos presentan agujeros de entrada o salida y ventilación. Estos pueden ser únicos (en colonias jóvenes) o pueden llegar a 1 071 aberturas, según registró Autuori (1941) en un montículo de *Atta sexdens*, de más de tres años.

Los trillos de forrajeo también forman parte de la estructura de los nidos. En estos caminos acontece el tráfico organizado de las bibijaguas para forrajear, explorar y garantizar la limpieza de los trillos (Burd 2006). Las bibijaguas utilizan los troncos de los árboles caídos, como si fueran trillos de forrajeo. El tránsito de las obreras en los troncos optimiza la exploración, la velocidad de forrajeo y la energía consumida en la construcción, mantenimiento y limpieza de los trillos tradicionales (Farji-Brener *et al.* 2007).

La reina vive confinada en una recámara con el hongo simbionte, los huevos y las crías. En otros recintos se

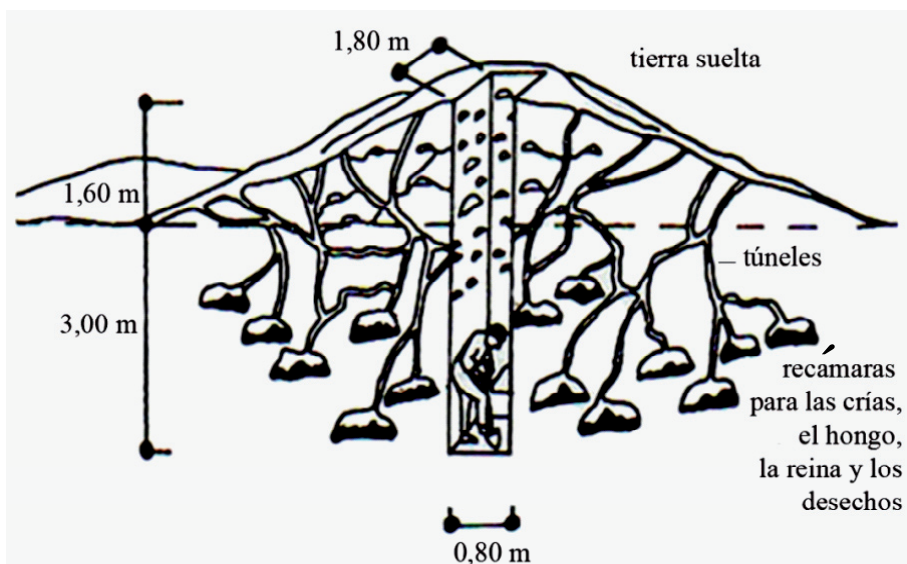


Figura 2. Arquitectura de un nido de *Atta sexdens* en Pará, Brasil (Mountinho *et al.* 2003)

Revista Cubana de Ciencia Agrícola, Tomo 45, Número 3, 2011.

cuidan intensamente las larvas y pupas y se conserva la biomasa fúngica. Existen recámaras donde se pre-elabora el sustrato vegetal recién cortado, y luego se procesa como medio de cultivo del hongo simbionte. En la periferia de los nidos se ubica el basurero de la colonia. Allí se llevan los desechos, ya sean materiales vegetales o fúngicos contaminados, hormigas o crías muertas, así como artrópodos intrusos que quedaron atrapados en la colonia, entre otros (Scott *et al.* 2010). El aislamiento de estos desechos facilita su degradación y evita contaminaciones o calentamientos innecesarios en lugares valiosos para la colonia.

La profundidad y número de recámaras difiere de una colonia a otra. El mayor número de recámaras del hongo simbionte parece coincidir con las zonas de mayor altura del montículo (Moreira *et al.* 2007). El hecho de que el hongo simbionte esté más concentrado hacia una zona de la colonia permite orientar con mayor eficiencia las medidas de control, en particular en las colonias de *Atta* que abarcan áreas extensas.

Las obreras, mientras construyen las galerías y recámaras, pavimentan, impermeabilizan y desinfectan

las paredes del nido. Esto les da dureza a las construcciones y ayuda a mantener la asepsia de la colonia. Con estas actividades y la deposición de residuos, las bibijaguas mejoran las condiciones físicas, químicas y biológicas del suelo, con lo que benefician a las plantas contiguas a los nidos (Jiménez y Decaëns 2006).

La arquitectura interna de los nidos da mínimo acceso a los depredadores, parásitos e intrusos, y crea condiciones óptimas de humedad, temperatura, aireación y asepsia. Este microclima lo crean abriendo y cerrando galerías para controlar el flujo excesivo del agua, el aire, la radiación solar o la humedad relativa.

Según Kleineidam y Roces (2000), cuando las concentraciones de CO₂ son elevadas, las obreras se congregan para contrarrestar el efecto de este gas, abren orificios para ventilar la colonia y cierran túneles que evitan el paso de los gases indeseados. Esto demuestra que las bibijaguas tienen la capacidad adaptativa de enmendar los daños que inducen las medidas de control. En este caso, podría ser la aplicación de los agroquímicos nebulizados u otros gases tóxicos.

CONCLUSIONES

Se concluye que las bibijaguas presentan defensas mecánicas y químicas que les ayudan a contrarrestar el efecto de las medidas de control, y habitar en un medio tan heterogéneo y abundante de microorganismos como el suelo. Las glándulas exocrinas y las bacterias simbióticas constituyen la fuente principal de antisépticos de las bibijaguas mediante los que se pueden eliminar los agentes biológicos que el hombre utiliza para su control. La presencia de agentes antifúngicos, entomopatógenos,

parasitoides y la destrucción de los nidos son condiciones adversas a las que están sometidas las colonias de bibijaguas. Ante estas circunstancias, se promueve la intensificación del trabajo dentro de la colonia y disminuye la actividad externa. Esto se puede confundir con el éxito de las medidas de control. Se recomienda continuar estudiando los mecanismos adaptativos de las bibijaguas, con el propósito de lograr mayor efectividad en las estrategias para su manejo ecológico.

REFERENCIAS

- Andrade, A., Forti L. C., Moreira A., Boaretto, M., Ramos, V. & Matos, C. 2002. Behavior of *Atta sexdens* rubropilosa (Hymenoptera:Formicidae) workers during the preparation of the leaf substrate for symbiont fungus culture. *Sociobiology* 40:293
- Anon 2007. Centro Nacional de Biodiversidad-Cuba. Diversidad biológica cubana. Insecta. Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, Agencia de Medio Ambiente. 7 pp. Disponible: <<http://www.ecosis.cu/cenbio/cenbio.htm>> [Consultado: 19 de noviembre de 2007].
- Armitage, S. & Boomsma, J. 2010. The effects of age and social interactions on innate immunity in a leaf-cutting ant. *J. Insect. Physiol.* 56:780
- Autuori, M. 1941. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. Hymenoptera: Formicidae). I- Evolução do sauveiro (*Atta sexdens* rubropilosa Forel, 1908). *Arquivos do Instituto Biológico* 12:197
- Barkel, J., Seipke, R., Grüşchow, S., Heavens, D., Drou, N., Bibb, M., Goss, R., Yul, D. & Hutchings, M. 2010. A mixed community of actinomycetes produce multiple antibiotics for the fungus farming ant *Acromyrmex octospinosus*. *BMC Biol.* 8:109
- Barrientos, A. 1987. Plagas y enfermedades. En: *Leucaena: una opción para la alimentación bovina en el trópico y subtropical*. Primera edición. Eds. T. Ruiz y G. Febles. Ed. Instituto de Ciencia Animal, La Habana, Cuba, 167 pp.
- Bigi, M., Torkomian, V., Groote, S., Hebling, M., Bueno, O., Pagnocca, F., Fernandes, J., Vieira, P. & Silva, M. 2004. Activity of *Ricinus communis* (Euphorbiaceae) and ricinine against the leaf-cutting ant *Atta sexdens* rubropilosa (Hymenoptera: Formicidae) and the symbiotic fungus *Leucoagaricus gongylophorus*. *Pest. Manag. Sci.* 60:933
- Bolton, B., Palacio, E. & Fernández, F. 2003. Morfología y glosario. En: *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Primera Edición. Eds. Fernández, F. Ed. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, p.221.
- Bragança, M. e Medeiros, Z. 2006. Ocorrência e características biológicas de forídeos parasitoides (Diptera: Phoridae) da saúva *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) em Porto Nacional, TO. *Neotrop. Entomol.* 35:408.
- Brandão, C. & Mayhé-Nunes, A. 2007. A phylogenetic hypothesis for the *Trachymyrmex* species groups, and the transition from fungus-growing to leaf-cutting in the

- Attini. En: Advances in ant systematics (Hymenoptera: Formicidae): homage to E. O. Wilson – 50 years of contributions. Snelling, R., Fisher, B. y Ward, P. *Memoirs of the American Entomological Institute USA*. 80:72
- Buhl, J., Gautrais, J., Deneubourg, J., Kuntz, P., Theraulaz, G. 2006. The growth and form of tunnelling networks in ants. *J. Theoretical Biol.* 243: 287
- Burd, M. 2006. Ecological consequences of traffic organization in ant societies. *Physic A*. 372:124
- Caldera, E., Poulsen, M., Suen, G. & Currie, C. 2009. Insect symbioses: a case study of past, present, and future fungus-growing ant research. *Environ. Entomol.* 38:78
- Camargo, R., Lopes, J. & Forti, L.C. 2006. Behavioural responses of workers towards worker-produced male larvae and queen-produced worker larvae in *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hymenoptera: Formicidae). *J. Appl. Entomol.* 130:56
- Cherrett, J. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.* 41:647
- Clark, E. 2006. Dynamic matching of forager size to resources in the continuously polymorphic leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Ecol. Entomol.* 31: 629
- Corrêa, M., Silva, P., Wirth, R., Tabarelli, B. & Leal, I. 2010. How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia*. 162:103
- Currie, C., Mueller, U. & Malloch, D. 1999a. The agricultural pathology of ant fungus gardens. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 96:7998
- Currie, C., Scott, J., Summerbell, R. & Malloch, D. 1999b. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. *Nature* 398:701
- De Fine Licht, H. & Boomsma, J. 2010. Forage collection, substrate preparation, and diet composition in fungus-growing ants. *Ecol. Entomol.* 35:259
- Della-Lucia, T. 2003. Hormigas de importancia económica en la región Neotropical. En: *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. 1ra Ed. Fernández, F. Ed. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. p. 398
- Depickère, S., Ávila, M., Fresneau, D. & Deneubourg, L. 2008. Polymorphism: a weak influence on worker aggregation level in ants. *Ecol. Entomol.* 33:225
- Dijkstra, M. & Boomsma, J. 2007. The economy of worker reproduction in *Acromyrmex* leafcutter ants. *Anim. Behav.* 74:519
- Diniz, E.A. & Bueno, O.C. 2007. Evolução dos comportamentos de preparação do substrato para o cultivo do fungo simbiótico em formigas da tribo Attini. *Biológico* 69:397
- Do Amaral, J. & Machado-Santelli, G. 2008. Salivary system in leaf-cutting ants (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908) castes: a confocal study. *Micron* 39:1222
- Erthal, M., Silva, C., Cooper, R. & Samuels, R. 2008. Hydrolytic enzymes of leaf-cutting ant fungi. *Comp. Biochem. Phys. B- Biochem Syst Environ Physiol*. 152:54
- Evison, S., Hart, A. & Jackson, D. 2008. Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. *Anim. Behav.* 75:963
- Farji-Brener, A. 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, Tomo 45, Número 3, 2011. *Oikos* 92:169
- Farji-Brener, A., Barrantes, G., Laverde, O., Fierro-Calderón, K., Bascopé, F & López, A. 2007. Fallen branches as part of leaf-cutting ant trails: their role in resource discovery and leaf transport rates in *Atta cephalotes*. *Biotropica* 39:211
- Feener, D. & Moss, K. 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26:17
- Fernández, F. 2003. Lista de las especies de hormigas de la región neotropical. En: *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. 1ra Ed. Fernández, F. Ed. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colombia. 379 pp.
- Fernández, F y Palacio, E. 2003. Sistemática y filogenia de las hormigas: breve repaso a propuestas. En: *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Primera Edición. Eds. F. Fernández. Ed. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt”, Bogotá, Colombia. p. 29
- Fernández-Marín, H., Zimmerman, J., Nash, D., Boomsma, J. & Weislo, W. 2007. Reduced biological control and enhanced chemical pest management in the evolution of fungus farming in ants. *Proc. R. Soc. B*. 276:2263
- Folgarait, P., Marfetán, J & Cafaro, J. 2011. Growth and conidiation response of *Escovopsis weberi* (Ascomycota: Hypocreales) against the fungal cultivar of *Acromyrmex lundii* (Hymenoptera: Formicidae). *Environ Entomol.* 40:342
- Fowler, H., Forti, L.C., Pereira-Da-Silva, V. & Saes, N. 1986. Economics of grass-cutting ants. In: *Fire ants and leaf-cutting ants. Biology and management*. Primera edición. Eds. S. Lofgren y M. Vander. Ed. Westview Press. p.18
- Griffiths, H. & Hughes, W. 2010. Hitchhiking and the removal of microbial contaminants by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Ecol. Entomol.* 35:529
- Gruber, A.K. & Valdix, J.K. 2003. Control de *Atta* spp. Con prácticas agrícolas e insecticidas botánicos. *Manejo integrado de plagas y agroecología*. 67:87
- Guillade, A. & Folgarait, P. 2011. Life-history traits and parasitism rates of four phorid species (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Atta vollenweideri* (Hymenoptera: Formicidae) in Argentina. *J. Econ. Entomol.* 104:32
- Haeder, S., Wirth, R., Herz, H. & Spitterella, D. 2009. Candicidin-producing *Streptomyces* support leaf-cutting ants to protect their fungus garden against the pathogenic fungus *Escovopsis*. *PNAS*. 106:4742
- Hölldobler, B & Wilson, E. 1990. *The Ants*. Primera edición. Ed. Harvard University Press. 732 pp.
- Hughes, W., Bot, A. & Boomsma, J. 2010. Caste-specific expression of genetic variation in the size of antibiotic-producing glands of leaf-cutting ants. *Proc. R. Soc.* 277:609
- Jiménez, J. & Decaëns, T. 2006. Chemical variations in the biostructures produced by soil ecosystem engineers. Examples from the neotropical savannas. *Eur. J. Soil. Biol.* 42:92
- Kaspari, M. 2003 *Introducción a la ecología de las hormigas*. En: *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Primera edición. Eds. Fernández, F. Ed. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos “Alexander von Humboldt”, Bogotá, Colombia. 379 pp.
- Kleineidam, C. & Roces, F. 2000. Carbon dioxide concentrations and nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant *Atta*

Revista Cubana de Ciencia Agrícola, Tomo 45, Número 3, 2011.

- vollenweideri*. Insect. Soc. 47:241
- Kooij, P., Schiøtt, M., Boomsma, J. & De Fine Licht, H. 2011. Rapid shifts in *Atta cephalotes* fungus-garden enzyme activity after a change in fungal substrate (Attini, Formicidae). Insect. Soc. 58:145
- Mariconi, F. 1979. As saúvas. Circular técnica No. 77. Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais. IPEF-ESALQ/USP. Brasil. 6 pp.
- Marsaro, A., Della-Lucia, T., Luiz C., Barbosa, L., Maffias, L. & Morandi, A. 2001. Efeito de secreções da glândula mandibular de *Atta sexdens* rubropilosa Forel (Hymenoptera: Formicidae) sobre a germinação de conídios de *Botrytis cinerea* Pers. Fr. Neotrop. Entomol. 30:403
- Mendoça, A., Da Silva, C., Nascimento, R., Azevedo, E. & Santana, A. 2009. Antimicrobial activities of components of the glandular secretions of leaf cutting ants of the genus *Atta*. Anton. Leeuw. 95:295
- Moller, I., De Fine Licht, H., Harholt, J., Willats, W. & Boomsma, J. 2011. The dynamics of plant cell-wall polysaccharide decomposition in leaf-cutting ant fungus gardens. Plos One. 6:e17506
- Moreira, A., Forti, L., Castellani, M. e Andrade, A. 2007. Arquitetura dos ninhos das formigas cortadeiras de gramíneas. Biológico. 69: 83
- Mountinho, P., Nepstad, D. & Davidson, E. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. Ecology. 84:1265
- Mueller, U., Dash, D., Rabeling, C. & Rodrigues, A. 2008. Coevolution between Attine Ants and Actinomycete Bacteria: A Reevaluation. Evolution 62:2894
- Mueller, U., Scott, J., Ishak, H. Cooper, M. & Rodrigues, A. 2010. Monoculture of leafcutter ant gardens. Plos One 5:e12668
- Muscudere, M., Berglund, J. & Traniello, J. 2011. Polymorphism and division of labor during foraging cycles in the leaf-cutting Ant *Acromyrmex octospinosus* (Formicidae; Attini). J Insect. Behav. 24:94
- Oh, D., Poulsen, M., Currie, C. & Clardy, J. 2009. Dentigerumycin: a bacterial mediator of an ant-fungus symbiosis. Nat. Chem. Biol. 5:391
- Ortiz, A. & Orduz, S. 2000. In vitro evaluation of Trichoderma and Gliocladium antagonism against the symbiotic fungus of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. Mycopathologia. 150:53
- Pavon, L. & Camargo, M. 2006. Study of the mandibular glands of ant workers *Atta sexdens* rubropilosa (Forel, 1908) (Hymenoptera: Formicidae) focusing the ultrastructural cytochemistry. Am. J. Agric. Biol. Sci.1:27
- Pintera, A. 1983. Selection of plants utilized by *Atta insularis* in Cuba (Hymenoptera: Formicidae). Acta Entomol. Bohemoslov. 80:13
- Poulsen, M. & Currie, C. 2010. Symbiont interactions in a tripartite mutualism: exploring the presence and impact of antagonism between two fungus- growing ant mutualists. Plos One 5: e8748
- Poulsen, M., Cafaro, M., Boomsma, J. & Currie, C. 2005. Specificity of the mutualistic association between actinomycete bacteria and two sympatric species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. Mol. Ecol. 14:3597
- Poulsen, M., Bot, A., Nielsen, M. & Boomsma, J. 2002. Experimental evidence for the costs and hygienic significance of the antibiotic metapleural gland secretion in leaf-cutting ants. Behav. Ecol. Sociobiol. 52:151
- Richard, F. & Errard, C. 2009. Hygienic behavior, liquid-foraging, and trophallaxis in the leaf-cutting ants, *Acromyrmex subterraneus* and *Acromyrmex octospinosus*. J. Insect. Sci. 9:1
- Rodrigues, A., Bacci, M., Mueller, U., Ortiz, A. & Pagnocca, F. 2008. Microfungal “Weeds” in the Leafcutter Ant Symbiosis. Microb. Ecol. 56:604
- Santos, A., Oliveira, B. & Samuels, R. 2007. Selection of entomopathogenic fungi for use in combination with sub-lethal doses of imidacloprid: perspectives for the control of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* rubropilosa Forel (Hymenoptera: Formicidae). Mycopathologia 163:233
- Schoenian, I., Spiteller, M., Ghaste, M., Wirth, R., Herz, H. & Spiteller, G. 2011. Chemical basis of the synergism and antagonism in microbial communities in the nests of leaf-cutting ants. PNAS 108:1955
- Scott, J., Budsberg, K., Suen, G., Wixon, D., Balser, T. & Currie, C. 2010. Microbial community structure of leaf-cutter ant fungus gardens and refuse dumps. Plos One 5:e9922
- Sen, R., Ishaka, H., Estrada, D., Dowd, S., Honga, E. & Muellera, U. 2009. Generalized antifungal activity and 454-screening of *Pseudonocardia* and *Amycolatopsis* bacteria in nests of fungus-growing ants. PNAS. 106:17805
- Simas, V., Costa, E. & Simas, C. A. 2003. Estudo comparativo da herbivoria constatada em área de nidificação de *Atta vollenweideri* Forel, 1893. (Hymenoptera: Formicidae). Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia. Universidade Federal de Santa Catarina. Florianópolis, Brasil. 313 pp.
- Siqueira, C., Bacci, M., Pagnocca, F., Bueno, O. & Hebling, M. 1998. Metabolism of plant polysaccharides by *Leucoagaricus gongylophorus*, the symbiotic fungus of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. Appl. Environ. Microbiol. 64:4820
- Soares, I., Della-Lucia, T., Dos Santos, A., Nascimento, I. & Delabie, J. 2006. Caracterização de ninhos e tamanho de colônia de *Acromyrmex rugosus* (F. Smith) (Hymenoptera, Formicidae, Attini) em restingas de Ilhéus, BA, Brasil. Rev. Bras. Biol.50:128
- Urbas, P., Araújo, M., Leal, I. & Wirth, R. 2007. Cutting more from cut forests: edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. Biotropica 39:489
- Valderrama-Eslava, E., Montoya-Lerma, J. & Giraldo, G. 2009. Enforced herbivory on *Canavalia ensiformis* and *Tithonia diversifolia* and its effects on leaf-cutting ants, *Atta cephalotes*. J. Appl. Entomol. 133:689
- Wilson, E. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). Behav. Ecol. Sociobiol.7:157
- Wilson, E. & Hölldobler, B. 2005. Eusociality: Origin and consequences. PNAS 102:13367.
- Zayas, F. 1981. Entomofauna Cubana. Tomo VIII. Ed. Editorial Científica. La Habana, Cuba, 62 pp.

Recibido: 17 de mayo de 2011