

ISSN 0188-5944

de la **Universidad** a
Autónoma maulipas



Subdirección
de Extensión
Universitaria

No.

62

Nov. - Dic. 1998

¿Cómo se defienden las abejas, hormigas y avispas sociales?

Enrique Ruíz Cancino

Juana María Coronado Blanco

U.A.M. Agronomía y Ciencias, U.A.T.

Los mecanismos defensivos en los himenópteros sociales han jugado un papel especial en el origen de este grupo (Hermann, 1984). Los insectos sociales atacan a los intrusos que amenazan la seguridad de la colonia, siendo este acto de defensa una conducta instintiva de agresión que influye en la sobrevivencia (Hermann y Blum, 1981). Dichos autores definen agresión como un acto conductual entre individuos de dos especies o de la misma especie, en el cual un individuo ataca o amenaza a otro, de manera que resulte en forma benéfica para el agresor y/o su colonia. Citan a Lorenz (1974), quien afirmó que la agresión es un proceso siempre presente en insectos sociales y sus mecanismos conductuales y sus armas están altamente desarrolladas.

La conducta defensiva es una función necesaria de la conducta social y es de extrema importancia en este grupo especial de artrópodos. Ha tomado diversas formas, muchas de las cuales se interrelacionan, a veces tan cercanamente que casi siempre se exhiben juntas (p.ej., inmovilidad defensiva y dejarse caer).

En el Cuadro 1 se enlistan los mecanismos defensivos prevalentes en himenópteros sociales. Enseguida se discuten brevemente los principales mecanismos anotados.

Estallido abdominal.- Se presenta en algunas especies de la hormiga *Camponotus*, donde las glándulas mandibulares (muy grandes) y la parte del abdomen que las aloja estallan, liberando un fluido pegajoso que inmoviliza a la hormiga atacante

(Maschwitz y Maschwitz, 1974, citados por Hermann y Blum, 1981). Las obreras usan la presión hidrostática dentro del gaster, autosacrificándose. También le llaman autotisis.

Feromonas de alarma.- Ampliamente distribuidas, parecen ser producidas en mayores concentraciones que los demás productos exócrinos. *Apis mellifera* libera isopentil acetato (Boch *et al.*, 1962).

Las hormigas presentan la fuente más rica de estos compuestos, siendo producidos en glándulas mandibulares, glándulas de veneno o en las glándulas de Dufour en diferentes especies. Algunas de las feromonas han sido caracterizadas químicamente, p.ej. 4-metil-3-heptanona en *Neoponera villosa* (Duffield y Blum, 1973) y 2-heptanona (cetona no terpenoide) en *Conomyrma* (Blum y Warter, 1966).

Simbiosis hormiga-avispa.- Se presenta entre véspidos y hormigas, como las avispa *Polybia rejecta*, *P. luguris*, *Stellopolybia pallipes* y *Synoeca surinama* como especies que son protegidas al asociarse con hormigas Dolichoderinae, anidando en árboles dentro del territorio protegidos por las hormigas. Hamilton (1972) indicó que nunca encontró a *Synoeca virginea*, *Polybia sulcata* y las especies de *Clypearia* anidando separadas de la hormiga *Azteca*.

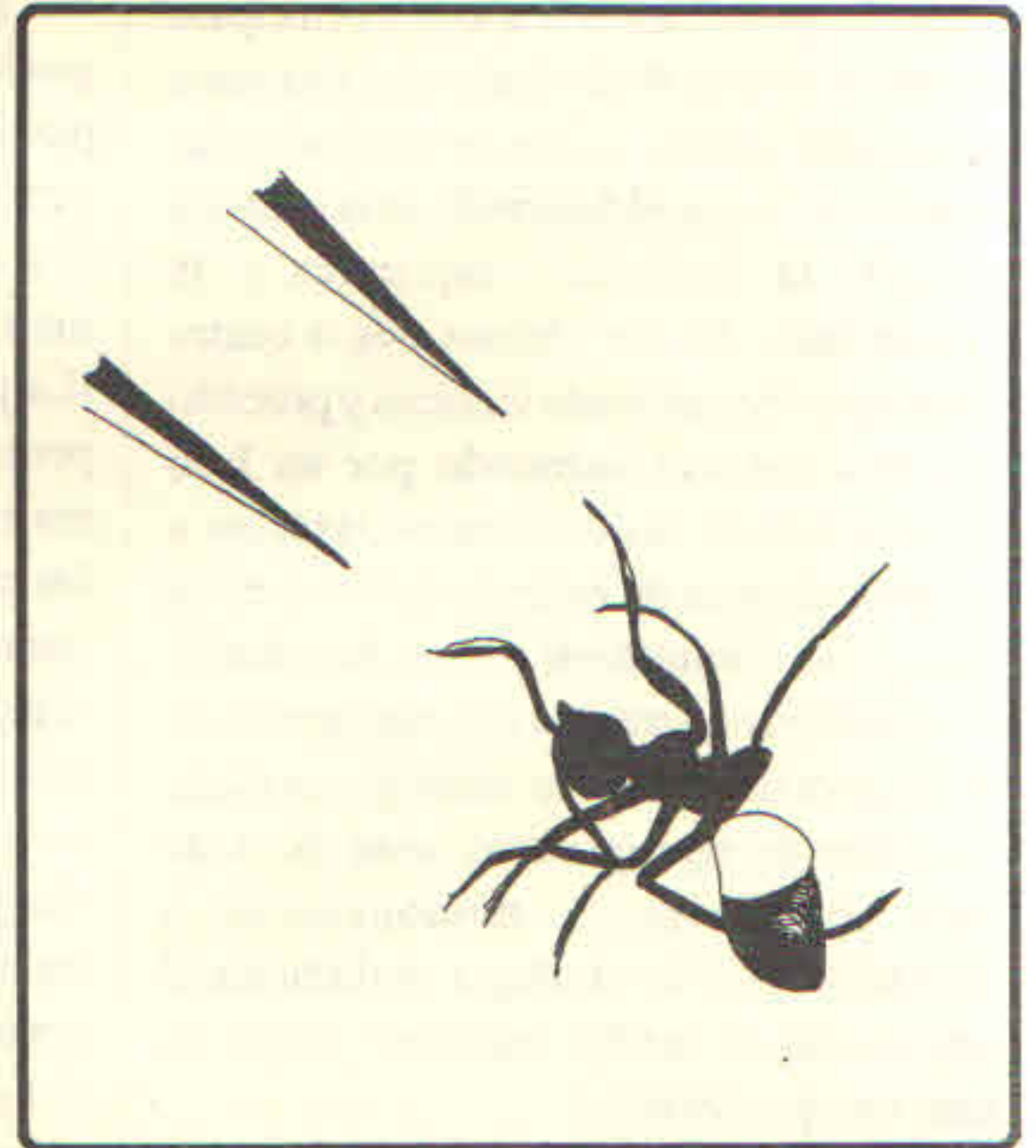
Defensa arquitectónica.- Toma varias formas, dando protección de factores bióticos y físicos. Además

de usar cavidades del suelo como sitios de anidación, las defensas arquitectónicas incluyen:

a) Paredes de celdas y envoltura del nido para evitar predación, parasitismo, luz solar directa, viento y lluvia, realizadas por algunas avispas y abejas (Hermann y Blum, 1981). Jeanne (1975), citado por los mismos autores, considera la predación (por hormigas) de la cría en el nido, como una fuerza determinante en la evolución del nido de las avispas.

b) Torretas de entrada.- Son construidas por abejas que viven en el suelo y aparentemente sirven como defensa contra parásitos, abejas invasoras o insectos predadores.

c) Camuflaje del nido.- Es posible debido a



Estallido abdominal en *Camponotus* (*Colobopsis*), según Maschwitz y Maschwitz (1974). La presión hidrostática dentro de las glándulas mandibulares y/o el abdomen, causan que estalle, rompiéndose el gaster y liberando su contenido pegajoso.

Cuadro 1. Tipos de conducta defensiva en himenópteros sociales. Modificado de Hermann y Blum (1981).

Conducta defensiva	Himenópteros sociales que la presentan
Estallido abdominal	Ciertas especies de la hormiga <i>Camponotus</i>
Feromonas de alarma	Muchas especies
Simbiosis hormiga-avispa	Principalmente entre avispas Polybiinae y hormigas Dolichoderinae
Coloración aposemática y movimientos de advertencia	Patas protorácicas de vespídos, coloración corporal de algunas abejas y avispas
Defensa arquitectónica	Amplia variedad de especies sociales
Ataque, picadura, picadura y asalto en grupo.	Muchas especies
Mordedura y rocío de veneno	Muchas especies, principalmente ciertas hormigas Dorylinae, Myrmicinae y Formicinae, y abejas sin aguijón
Mordedura y picadura de plantas e insectos extraños	Hormigas Pseudomyrmecinae y ciertas especies de Dolichoderinae
Celdas, tapas y envolturas del nido	Avispas sociales
Chasquido mandibular	Hormigas <i>Odontomachus</i> , <i>Anochetus</i> , <i>Strumigenys</i> , posiblemente <i>Daceton</i> y <i>Acanthognathus</i>
Alomonas defensivas	Muchas especies
Inmovilidad defensiva	Muchas especies
Embarrado defensivo	Vespide, principalmente especies de Polistinae y Polybiinae
Torretas de entrada	Abejas Meliponinae
Escape	Muchas especies
Productos exócrinos	Muchas especies
Formación de grupos	Característica de todos los himenópteros sociales
Acometida	Avispas Polistinae, principalmente
Oscilación de patas	Principalmente ciertas Polistinae
Secreciones de la glándula mandibular	La mayoría de las especies de hormigas y vespídos
Mimetismo	Hormigas Ponerinae y Formicinae (con arañas)
Camuflaje del nido	Avispas Polybiinae y Polistinae
Nido oculto	Muchas especies
Bloqueo de la entrada del nido	Abejas Halictinae, Xylocopinae sociales
Pedicelos del nido	Avispas Polistinae y Polybiinae
Cabeza fragmática	Hormigas: <i>Camponotus (Colobopsis)</i> y <i>Cryptocerus</i>
Espinas protectoras del cuerpo	Algunas hormigas, principalmente Myrmicinae
Bombeo del abdomen	Vespidae
Elevación de las alas	Vespidae
Liberación del contenido abdominal por explosión	Ciertas hormigas Formicinae
Fluidos pegajosos	Abejas Bombinae, Meliponinae
Autotomía del aguijón	Especies de <i>Apis</i> y <i>Pogonomyrmex</i> , ciertos Polybiinae y Polistinae
Estridulación	Se conoce principalmente de hormigas Myrmicinae y Ponerinae
Meneo del abdomen	Avispas Polistinae, principalmente
Territorialidad	Raramente vista en insectos sociales
Dirección del aguijón hacia el intruso	Algunas avispas Polistinae
Rocío de veneno .	Ciertos vespídos

las glándulas de la cabeza que producen compuestos adhesivos empleados en la construcción del nido. Los nidos de *Metapolybia* armonizan con las rocas y árboles cubiertos de líquenes que los rodean y *Parachartergus fulgidipennis* aplica líquenes y musgo al material de construcción. Es importante en *Mischocyttarus mexicanus cubicola* por su tamaño pequeño y picadura suave (Hermann y Chao, 1984 a,b,).

d) Bloqueo de la entrada del nido.- Muchas abejas Halictinae y Megachilidae tapan la entrada con suelo en respuesta a condiciones ambientales adversas, mientras que las Halictinae y otros insectos sociales usan sus cuerpos para restringir temporalmente la entrada a su nido, pudiendo bloquearla también con su cabeza (Sakagami y Michener 1962, citados por Hermann y Blum, 1981).

e) Pedicelos del nido.- Algunos Polybiinae (p.ej., especies de *Clypearia*, *Metapolybia* y *Synoeca*) construyen sus nidos directamente sobre el sustrato, a menudo son extremadamente agresivas. Otros Polybiinae, los Polistinae (Hermann y Dirks, 1974) y los esfécidos sociales (Mathews, 1968), emplean un pedicelo como barrera defensiva contra intrusos. En algunos casos, el pedicelo tiene una secreción repelente de las glándulas esternales abdominales (Hermann y Dirks, 1974).

Ataque, picadura, picadura en grupo.- Los himenópteros solitarios generalmente deben ser forzados a picar, así como la mayoría de los himenópteros sociales lejos del nido (Spradbery, 1973).

La rapidez del ataque es variable, p.ej. Fletcher (1978) indicó que las razas de *Apis mellifera* de las zonas más templadas de Africa son de mejor temperamento que las de las áreas más calientes, influyendo también las feromonas de alarma (reclutamiento) y factores internos de la colonia (poca comida, falta de reina).

Mordedura.- Muchas especies de hormigas muerden y pican simultáneamente como las Myrmicinae y Pseudomyrmecinae; *Azteca* y *Crematogaster* y otras especies producen irritación en el sitio de la mordida (Hermann y Blum, 1981). Las Formicinae comúnmente muerden y rocían veneno desde su acidoporo o sólo hacen lo último (Hermann y Blum, 1968). Las Dorylinae del Viejo Mundo tienen mandíbulas bien desarrolladas pero su mordida no es muy fuerte (Gotwald, 1974).

Chasquido mandibular.- Las hormigas *Odontomachus* son bien conocidas por este comportamiento ofensivo y defensivo (Hermann y Blum 1981). Sirve también como mecanismo de escape en *Anachetus sedilloti*, *Daceton* y *Acanthognathus*, catapultándose hacia atrás.

Inmovilidad defensiva.- En su forma más extrema se asocia a dejarse caer. Es común entre hormigas Ponerinae, Pseudomyrmecinae y Myrmicinae (Hermann y Young, 1980). Se presenta también en avispas Polistinae, reflejando dominancia sobre la avispa subordinada, la

cual se inmoviliza.

Embarrado defensivo.- Puede estar presente en todos los vespídeos. Comúnmente visto en *Mischocyttarus drewseni* y en varios Polistinae, involucrando la glándula en la base del 5o y 6o esternitos abdominales, embarrando la secreción principalmente en el pedicelo, además de la estructura donde está fijo el nido y en la superficie del nido. Primero lo realiza la hembra dominante y después las obreras (Hermann y Dirks, 1974). Landolt y Akre (1979) revisaron este aspecto en detalle.

Alomonas defensivas.- Muchas secreciones defensivas simultáneamente son usadas como feromonas. Las avispas sociales no presentan alomonas mientras que en las abejas Apidae se han hallado metil-cetonas y sus alcoholes respectivos en *Apis* y *Trigona* spp. (Shearer y Boch, 1965). En hormigas se encuentran más profusamente, casi 50 HC son producidos en las glándulas de Dufour. *Odontomachus* spp. son distinguidas por la producción de trialkil-pirazinas (Wheeler y Blum, 1973).

Secreciones de la glándula mandibular.- Las glándulas están bien desarrolladas en vespídeos y la mayoría de las hormigas aunque se sabe muy poco de su función en las avispas (Buren et al. 1970 Hermann et al. 1971); producen feromonas de alarma. Muchas especies de abejas producen compuestos odoríferos específicos en sus glándulas mandibulares (Stephen et al. 1969, citados por Hermann y Blum, 1981), ocasionando irritación o sensación de quemadura en mamíferos mordidos.

Mimetismo.- Muchos himenópteros parecen ser mimetizados por otros insectos, principalmente dípteros y coleópteros (mimetismo de Bates). Hermann y Blum (1981) observaron a las hormigas *Camponotus sericiventris* y *Neoponera* sp. similares a ciertas

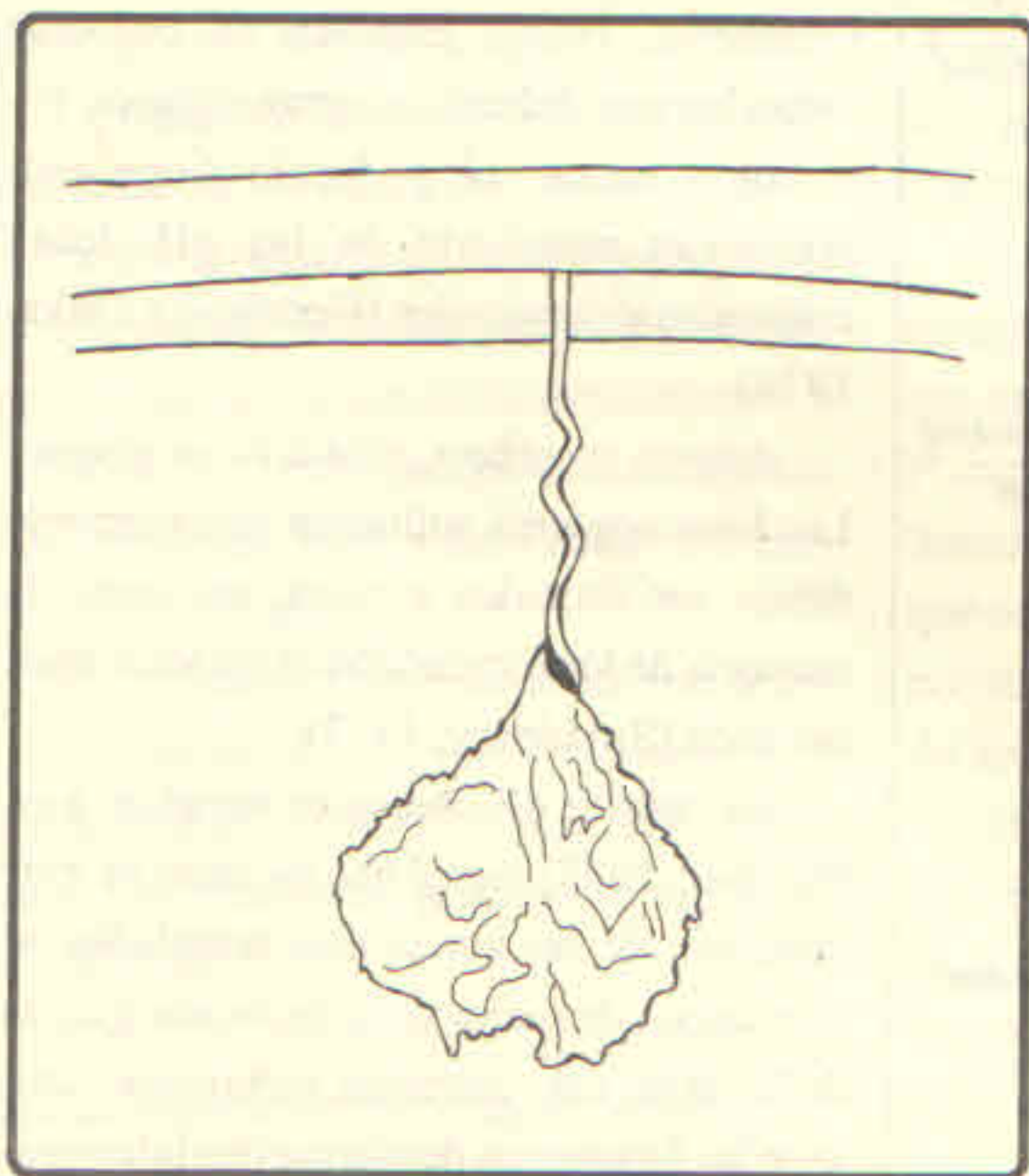
arañas en el mismo hábitat en Costa Rica, probablemente formando una forma compleja de mimetismo de Müller, donde las especies son modelos e imitadores a la vez, ya que cada uno tiene su propio mecanismo nocivo de defensa. Algunas abejas sin aguijón parecen abejas o avispas con fuertes aguijones.

Cabeza frágil.- El bloqueo de un túnel del nido con una parte del cuerpo ha sido mejor demostrado por hormigas del género *Camponotus* y algunas Myrmicinae, principalmente *Zacryptocerus* spp. Los hoyos son hechos por obreras menores pero son bloqueados con las cabezas de obreras mayores en las especies de *Camponotus* (*Colobopsis*). Buren et al. (1977), citados por Hermann y Blum (1981), demostraron que algunas especies tienen hoyos con sensilas en la región frontal aplanada de la cabeza, postulándose que pueden servir para distinguir entre los habitantes del nido y los intrusos.

Espinas protectoras del cuerpo y otras modificaciones del integumento.- Muchas especies de hormigas tienen espinas integumentales que parecen ayudar a la defensa del individuo. Los pelos y tubérculos larvales pudieran servir para evitar el canibalismo y la defensa de *Mesoponera stigma* contra termitas (Wheeler y Wheeler, 1979).

Fluidos pegajosos.- Muchas abejas los usan para defensa de la colonia, como los abejorros y las abejas mieleras embarran miel o própolis sobre insectos invasores, dejándolos inmóviles o casi. Las obreras de *Lestremelitta limao* colocan pequeños bloques de cera y resina en el tubo de entrada para que las hormigas no pasen (Hermann y Blum, 1981).

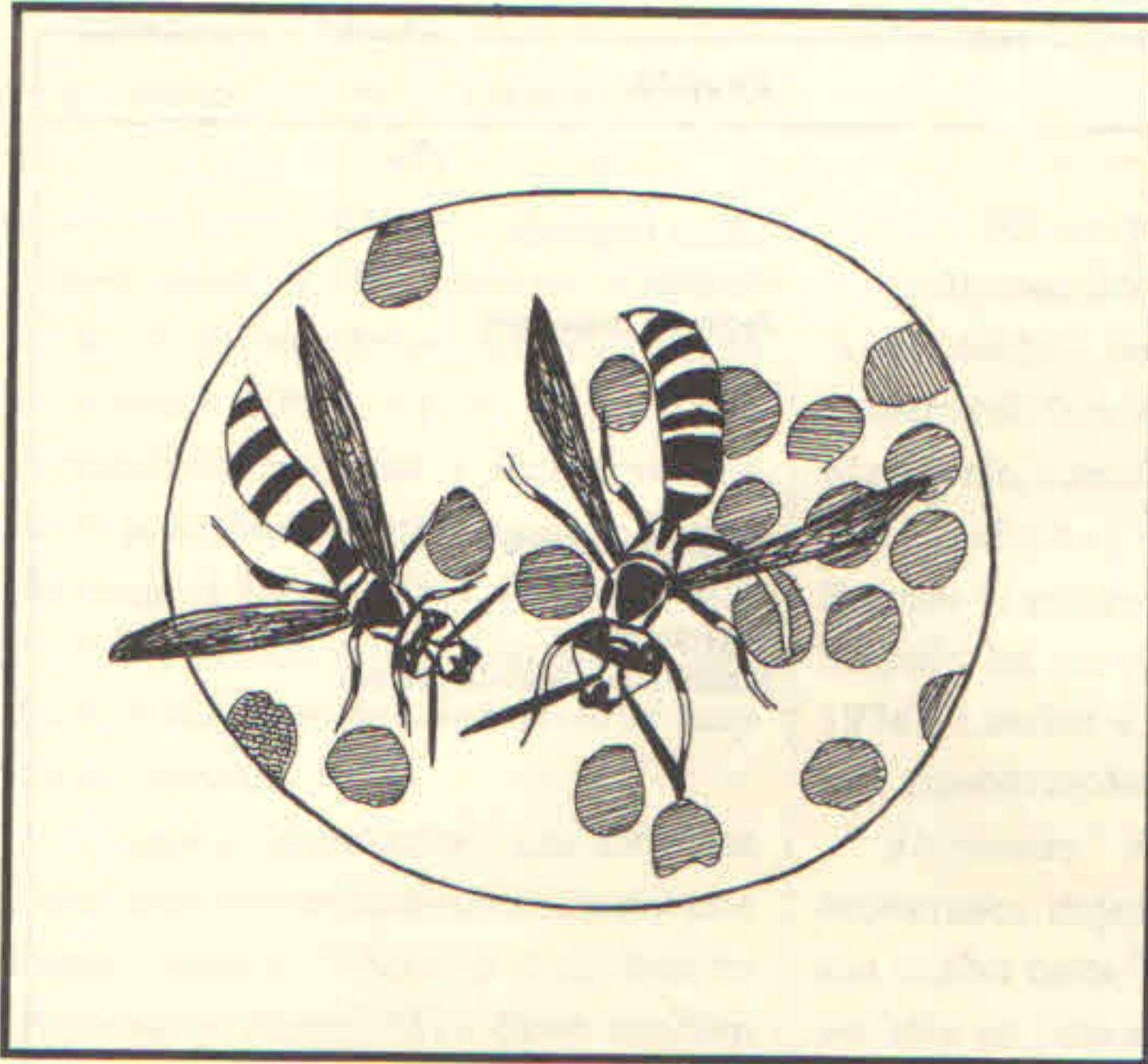
Autotomía del aguijón.- Ocurre en varias especies de himenópteros sociales y representa uno de los principales ejemplos de conducta altruista en los insectos sociales. La amputación del aguijón no ocurre al picar otros insectos, sólo en los vertebrados.



Nido de *Microstigma comes* (Sphecidae social), según Matthews (1968). Los predadores pequeños deben bajar por el pedicelo para atacar.

Cuadro 2. Principales constituyentes del veneno de himenópteros sociales y su función.

Himenóptero	Componentes del veneno	Función
ABEJAS <i>Apis mellifera</i>	Histamina, dopamina, noradrenalina Fosfolipasa A2, (12% del veneno) Hialuronidasa (<2% del veneno seco)	Aminas biogénicas Alérgeno Factor de dispersión
	Fosfatasas ácidas y alcalinas Inhibidor de proteasas Siete polipéptidos (principales componentes): Melitina (50% del veneno seco) Derivado N-formil de melitina Apamina (2% del veneno seco) Desgranulador de células 'mast'	Hemolisina directa Neurotóxico Mastolítico y antiinflamatorio
	Melitina F, terciapina y secamina (en trazas)	
<i>A. indica</i> (= <i>A. cerana</i>) <i>A. florea</i> y <i>A. dorsata</i>	Melitina Melitinas	
AVISPAS Especies de Vespidae (<i>Vespa</i> , <i>Vespa</i> y <i>Polistes</i>)	Histamina, dopamina Noradrenalina, adrenalina serotonina Hialuronidasa	Aminas biogénicas
Vespidae	Compuesto más distintivo: Citocininas algogénicas	Relajan preparaciones de músculo liso, agentes hipotensores
Algunas spp. <i>Vespa</i>	Acetilcolina (la fuente más rica en Reino Animal)	
<i>Vespa orientalis</i>	Fosfolipasa A y B, hialuronidasa	
Pocas spp. Vespidae	Proteasas	
<i>Vespula maculata</i> y <i>V. maculifrons</i>	Histidina descarboxilasa	Genera histamina
<i>Vespula maculifrons</i> 3 spp. <i>Polistes</i>	Glicopéptidos vasoactivos Polistescitocinina	Tal vez citocinínógeno-contrae útero de ratas
HORMIGAS Algunos Formicidae	Alcaloides	
<i>Myrmecia gulosa</i> y <i>M. pyriformis</i>	Histamina y compuestos proteicos. Compuesto parecido a citocinina	Amina biogénica Lisis de glóbulos rojos y liberación de histamina de células 'mast'
<i>M. pyriformis</i>	Hialuronidasa Fosfolipasa	Prod. de hemolisinas
<i>Myrmica ruginodis</i>	"Proteína convulsiva"	
<i>Pogonomyrmex badius</i>	Histamina, aminoácidos libres y enzimas: Fosfolipasas A2 y B, hialuronidasa, 4 esterasas y lipasa	
<i>Myrmecaria</i> spp.	H.C. monoterpénicos: Limoneno y sabineno	Tóxicos de contacto
<i>Solenopsis (Solenopsis) spp.</i> <i>S. invicta</i>	Alcaloides (const. mayores) Cis- y trans-2-metil-6-undecilpiperidina y 2-metil-6-(Cis-4-tridecenil) piperidina Proteínas	Actividad necrótica y hemolítica Alérgenos
Spp. de Formicinae	Acido fórmico (hasta 60%)	Citotóxico (contra vertebrados e invertebrados depredadores)



Obreras de *Polistes exclamans* con antenas extendidas, alas levantadas y abdomen curvado hacia un intruso (no dibujado aquí). Son conductas de alerta características de ciertas especies de Polistinae.

O'Connor *et al.* (1963) indican que el veneno perdido se regenera al igual que en los otros Aculeata, al picar a insectos. La autotomía del aguijón se presenta en algunos véspidos, ápidos (todas las especies de *Apis*) y formícidos. Ocurre al atorarse en la piel las barbas de las lancetas.

Territorialidad.- El territorio se define como una área que el animal o la sociedad animal usa exclusivamente y defiende vs. intrusos intraespecíficos o, a veces, interespecíficos. Se ha demostrado que de 190 especies de avispas solitarias estudiadas en Wyoming, E.U., ninguna mostró verdadera conducta territorial y la mayoría evitaron la competición por la presa y el sitio del nido. Holldobler y Wilson (1977) reportaron un comportamiento extremadamente agresivo y territorial en la hormiga *Oecophylla longinoda* ya que casi no tolera a otra especie de hormiga en los árboles que ocupa. Janzen (1967), citado por Hermann y Blum (1981), demostró que las hormigas Pseudomyrmecinae protegen las plantas en que viven mordiendo otras plantas que estén en su territorio, picando y mordiendo cualquier animal que les cause alarma por

su alimentación o simplemente por sacudir las plantas donde viven (*Pseudomyrmex ferruginea* vive en *Acacia cornigera* en el este de México).

Rocío de veneno.- Demostrado sólo en véspidos que rocían veneno desde el aguijón como *Dolichovespula arenaria*, *Vespa orientalis* y *Paravespula germanica* que presentan fuertes músculos alrededor del depósito del ve-

veno. En hormigas Formicinae se presenta una modificación (Hermann y Blum, 1968) aunque no tienen aguijón, siendo posible porque la fúrcula facilita la trayectoria del veneno. Hermann (1983) y Hermann y Chao (1983) indicaron que la fúrcula es uno de los principales escleritos en la manipulación del veneno.

Principales constituyentes del veneno de himenópteros sociales y su función

Una amplia variedad de productos naturales han sido identificados y caracterizados. Parece que algunos tienen valor quimotaxonómico, al menos para taxa superiores. Relativamente pocos venenos han sido químicamente analizados (Hermann y Blum, 1981). En el Cuadro 2 se resumen los componentes conocidos.

Los venenos son usados principalmente en la defensa contra predadores. En ausencia de estudios ecológicos detallados, es imposible apreciar los factores específicos, p.ej. vertebrados predadores, que hayan jugado un papel en la evolución de estos venenos (Hermann y Blum, 1981). Maschwitz (1964), citado por los autores

anteriores, demostró que avispas del género *Vespa* provocan una conducta de alarma en sus hermanas, al liberar el veneno con feromonas de alarma.

En algunos casos, la glándula de veneno también ha sido adaptada para servir como órgano social en hormigas y avispas. En Myrmicinae, desprende feromonas de rastros (Tumlinson *et al.*, 1971).

Se concluye que los mecanismos defensivos de los himenópteros sociales son muy variados, permitiendo una mayor sobrevivencia de la colonia. En general, los mecanismos más importantes son el uso de feromonas de alarma, la defensa arquitectónica, la picadura y/o mordedura, la inmovilidad defensiva, el escape, la formación de grupos y los nidos ocultos.

El estudio de los componentes de los venenos ha conducido al descubrimiento de aminos biogénicos y diversas enzimas en estos insectos, lográndose un mejor entendimiento de sus modos de acción y de la manera de contrarrestar sus efectos cuando atacan al hombre.

(Trabajo basado principalmente en Hermann y Blum 1981).

Bibliografía

- Blum, M.S. and S.L. Warter. 1966. Chemical releasers of social behavior. VIII. The isolation of 2-heptanone from *Conomyrma pyramica* and its *modus operandi* as a releaser of alarm and digging behavior. Ann. Entomol. Soc. Am. 59:774-9.
- Boch, R., D.A. Shearer and B.C. Stone. 1962. Identification of iso-amyl acetate as an active component in the sting pheromone of the honey bee. Nature 195:1018-20.
- Buren, W.F., H.R. Hermann and M.S. Blum. 1970. The widespread occurrence of mandibular grooves in Aculeate

- Hymenoptera. J. Ga. Entomol. Soc. 5:185-96.
- Duffield, R.M. and M.S. Blum. 1973. 4-methyl-3-heptanone: identification and function in *Neoponera villosa* (Hym:Formicidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 66:1357.
- Fletcher, D.J.C. 1978. The african bee, *Apis mellifera adansonii*, in Africa. Ann. Rev. Entomol. 23:151-71.
- Gotwald, W.H. 1974. Predatory behavior and food preferences of driver ants in selected african habitats. Ann. Entomol. Soc. Am. 67:877-86.
- Hamilton, W.D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. Annu. Rev. Ecol. Syst. 3:193-232.
- Hermann, H.R. 1983. Directional trajectory manipulation and venom dispersal in Formicinae ants (hym:Formicidae). Sociobiology 8 (2):105-17.
- Hermann, H.R. 1984. Elaboration and reduction of the venom apparatus in Aculeate Hymenoptera. In: Defensive mechanisms in social insects, H.R. Hermann, Ed. Preager Publishers. U.S.A. pp.201-49.
- Hermann, H.R. and M.S. Blum. 1968. The hymenopterous poison apparatus. VI. *Camponotus pennsylvanicus* (Hym: Formicidae). Psyche 75:216-27.
- Hermann, H.R. and M.S. Blum. 1981. Defensive mechanisms in the social Hymenoptera. In: Social insects, vol. II, H.R. Hermann, Ed. Academic Press. U.S.A. pp. 77-197.
- Hermann, H.R. and J.T. Chao. 1983. Furcula, a major component of the hymenopterous venom apparatus. Int. J. Ins. Morphol. & Embryol. 12(5-6):321-37.
- Hermann, H.R. and J.T. Chao. 1984a. Nesting biology and defensive behavior of *Mischocyttarus (Monocyttarus) mexicanus cubicola* (Vespidae: Polistinae). Psyche 91(1-2):51-65.
- Hermann, H.R. and J.T. Chao. 1984b. Morphology of the venom apparatus of *Mischocyttarus mexicanus cubicola* (Hym:Vespidae:Polistinae). J. Ga. Entomol. Soc. 19(3):339-44.
- Hermann, H.R. and T.F. Dirks. 1974. Sternal glands in polistine wasps: morphology and associated behavior. J. Ga. Entomol. Soc. 9:1-8.
- Hermann, H.R. and A. Young. 1980. Artificially elicited defensive behavior and reciprocal intraspecific aggression in *Paraponera clavata* (Hym: Formicidae: Ponerinae). J. Ga. Entomol. Soc. 15:8-10.
- Hermann, H.R., A.N. Hunt and W.F. Buren. 1971. Mandibular gland and mandibular groove in *Polistes annularis* (L.) and *Vespa maculata* (L.) (Hym:Vespidae). Int. J. Insect Morphol. & Embryol. 1:43-9.
- Hermann, H.R., M.S. Blum, J.W. Wheeler, W.L. Overal, J.O. Schmidt and J.T. Chao. 1984. Comparative anatomy and chemistry of the venom apparatus and mandibular glands in *Diponera grandis* (Guerin) and *Paraponera clavata* (F.) (Hym:Formicidae:Donerinae). Ann. Entomol. Soc. Am. 77:272-9.
- Holldobler, B. And E.O. Wilson. 1977. Weaver ants: social establishment and maintenance of territory. Science 195:900-902.
- Landolt, P. J. and R. D. Akre 1979. Occurrence and location of exocrine glands in some social Vespidae (Hymenoptera). Ann. Entomol. Soc. Am. 72:141-8.
- Matthews, R. W. 1968. *Microstigmus comes*: sociality in a sphecid wasp. Science 160:787-8.
- O'Connor, R.W. Rosenbrook and R. Erickson. 1963. Hymenoptera: pure venom from bees, wasps, and hornets. Science 139:420.
- Shearer, D.A. and R. Boch. 1965. 2-heptanone in the mandibular gland secretion of the honey bee. Nature 206:530.
- Spradberry, J.P. 1973. Wasps, an account of the biology and natural history of solitary and social wasps. Univ. of Washington Press. U.S.A.
- Tumlinson, J.H., R.M. Silverstein, J.C. Moser, R.G. Brownlee and J.M. Ruth. 1971. Identification of the trail pheromone of a leaf-cutting ant, *Atta texana*. Nature 234:348-9.
- Wheeler, G.C. and J. Wheeler. 1979. Larvae of the social Hymenoptera. In: Social insects, H.R. Hermann, Ed. Academic Press. U.S.A. pp. 287-338.
- Wheeler, J.W. and M.S. Blum. 1973. Alkylpyrazine alarm pheromones in ponerine ants. Science 182:501-503.