

Descripción del órgano estridulador en *Messor barbarus* (Linneo, 1767) (Hymenoptera, Formicidae)

José María Hernández, María Dolores Martínez & Eduardo Ruiz

Departamento de Biología Animal I, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid

Resumen

Correspondencia

J.M. Hernández

Tel.: 913944957

Fax: 913944947

Email: jmh@bio.ucm.es

Recibido: 6 Febrero 2002

Aceptado: 29 Abril 2002

En este trabajo se describe el órgano estridulador para todas las castas de *Messor barbarus* (Hymenoptera, Formicidae), prestando especial atención a su *pars stridens*. Después de observar la variabilidad intraespecífica en 30 machos, 12 ginas y 36 obreras, hemos sido capaces de distinguir cada casta, no sólo por el tamaño y número de estrías, como había ocurrido hasta ahora, sino también por su forma. Esto abre una nueva vía de estudio del significado biológico de la comunicación acústica en hormigas.

Palabras clave: Órgano estridulador, *Messor barbarus*, Formicidae, Comunicación acústica

Abstract

Description of stridulatory organ in Messor barbarus (Linneo, 1767) (Hymenoptera, Formicidae).

In this paper stridulatory organ for all castes of *Messor barbarus* (Hymenoptera, Formicidae) is described, we have studied mainly its *pars stridens*. The intra-specific variability has been measured in 30 males, 12 gynes and 36 workers and through this research we have been able to establish that the three castes can be differentiated not only by its size and number of ridges, as has been formerly made, but also by its shape. These findings open new horizons for the understanding of the biological meaning of acoustical communication in ants.

Keywords: Stridulatory organ, *Messor barbarus*, Formicidae, Acoustical communication

Introducción

Los insectos sociales se comunican en una gran variedad de contextos puesto que la diferenciación de castas y la división de labor requieren coordinación social e intercambio de información entre las colonias. Como la mayoría de las especies pasan mucho tiempo en la oscuridad de sus nidos, su visión es limitada para la transferencia de información social y en su lugar usan sobre todo las feromonas y el sonido para comunicarse, especialmente las hormigas (Hölldobler

& Wilson 1990). En los insectos sociales el sonido y la vibración se usan ampliamente para la comunicación (Kirchner 1997).

Las hormigas utilizan varios canales de comunicación como el químico, el acústico o el táctil. Aunque la comunicación química ocupa el papel primordial entre los individuos de una colonia, Markl (1973) ya dio una idea de lo extendido que está el órgano estridulador en Formicidos, en su estudio sobre 1.354 especies de las subfamilias que lo poseen, se encontró en el 85% de sus géneros. Consecuentemente, cabe

suponer que emplean la comunicación sonora, en general, en conjunción con las feromonas.

La comunicación acústica se considera una comunicación bastante frecuente en la mayoría de las sociedades animales complejas donde hay muchos miembros de la colonia que van a realizar diferentes tareas al mismo tiempo (Hölldobler & Wilson 1990).

Este tipo de comunicación se puede manifestar mediante tamborileo y estridulación, siendo más frecuente la primera en especies de formicidos con nidos en madera o cartón, tallos muertos u hojarasca, y en general arborícolas, y la segunda en especies que nidifican en el suelo (Markl 1973) y (Kirchner 1997).

Hay cuatro subfamilias que según Markl (1973) y Hölldobler & Wilson (1990), poseen y emplean los órganos estriduladores: Ponerinae, Pseudomyrmecinae, Myrmicinae y Nothomyrmecinae, esta última recientemente sinonimizada por Baroni Urbani (2000) con Prionomyrmecinae.

Las características morfológicas que hacen posible la emisión de sonido son un *plectrum* o rascador y un *pars stridens* o fila. La estridulación se realiza frotando el rascador que se sitúa en el borde posterior del terguito postpeciolar (tercer segmento abdominal) contra una fila de estrías ordenadas horizontalmente y situadas en la porción media anterior (preterguito) del primer terguito del gáster (cuarto segmento abdominal). El sonido se produce con movimientos dorsoventrales del gáster (Spangler 1967).

El órgano estridulador está situado en la mayoría de las especies en el dorso del tercer y cuarto segmento abdominal, como acabamos de comentar, a excepción de *Prionomyrmex macrops*, nombre actual para *Nothomyrmecia macrops* (Baroni Urbani 2000), que aunque se encuentra en los mismos segmentos lo hace en la cara ventral del abdomen. En el género *Rhytidoponera* lo encontramos en el cuarto segmento abdominal, pero con estructuras dorsales y ventrales (Hölldobler & Wilson 1990).

Aunque durante muchos años se pensaba que las hormigas oían solo a través del sustrato, las recientes investigaciones apuntan a que las hormigas se comunican a través del aire usando sonidos de corto alcance (Hickling & Brown 2000) y la recepción del sonido se hace a través de las setas sensoriales situadas en el extremo apical de sus antenas.

La primera función asignada a la estridulación ha sido la alarma: Markl (1965) en el género *Atta*, y Wilson (1971) en el género *Pogonomyrmex*, pero hay otras funciones que se han puesto de manifiesto en numerosos trabajos:

El incremento en el reclutamiento amplificando la comunicación química como describen: Hölldobler et al. (1978) y Markl & Hölldobler (1978) en *Aphaenogaster albisetosa* y *A. cockerelli*, Hahn & Maschwitz (1985) en *Messor rufitarsis*, Baroni Urbani et al. (1988) en *M. capitatus*, Roces et al. (1993), Roces & Hölldobler (1996) y Tautz et al. (1995) en *Atta*, y Maschwitz & Schönege (1983) en *Leptogenys chinensis*.

La interrupción en la cópula durante el vuelo nupcial en el género *Pogonomyrmex* originada por la estridulación de la hembra fértil cuando su espermateca está llena (Markl et al. 1977).

Actualmente hay un gran interés por las investigaciones sobre estridulación para control de plagas y de este modo evitar el empleo de químicos. Éste es el caso de la hormiga de fuego *Solenopsis richteri*, especie introducida que ataca las cosechas y que no tiene enemigos naturales (Hickling & Brown 2000, Samways 1982).

Recientes investigaciones (Travassos & Pierce 2000), han demostrado la interacción mutualista entre Licénidos y Formicidos. La producción de sonido de los estados juveniles de algunos licénidos juega un importante papel en la atracción y mantenimiento de las hormigas que las atienden.

En cuanto a la estructura del órgano estridulador, se conocían algunos datos o descripciones más o menos someras como las de Raignier (1933), pero en los últimos años ha habido un creciente interés por la comunicación sonora en hormigas destacando los trabajos realizados por: Masters et al. (1983) en *Atta*; Shillinger & Urbani (1985), Grasso et al. (1999), Mori & Le Moli (1999) en *Messor*; Stuart & Bell (1980) en *Leptothorax muscorum*; Le Roux (1976) en *Myrmica laevinodis*; y Maschwitz & Schönege (1983) o Giovannotti (1996) en varias especies de Ponerinos

Derivado de todas las consideraciones anteriores, creemos necesario en primer lugar, constatar la existencia del órgano estridulador como paso previo a cualquier otro estudio de comunicación.

El objetivo de este trabajo es la descripción del órgano estridulador en todas las castas de una especie del género *Messor* (*M. barbarus*) y compararlo con especies próximas.

Se realiza un estudio detallado de las subcastas de obreras y los sexuales, comparándolos con otros trabajos precedentes (Grasso et al. 1998, Schillinger & Baroni Urbani 1985).

Material y métodos

Para el estudio del órgano estridulador, fue separado el gáster de cada individuo y montado sobre la misma tarjeta de cartón en la que se había fijado previamente la hormiga. Del primer terguito del gáster se obtuvo un molde mediante el recubrimiento del mismo con una capa de laca de uñas transparente que se dejó secar durante 24 horas para, a continuación, separar la lámina obtenida. Ésta se montó sobre un portaobjetos, fijándose sobre ella un cubreobjetos mediante dos tiras de papel adhesivo.

Los ejemplares estudiados y preparaciones obtenidas se encuentran depositados en la colección del Departamento de Biología Animal I de la Universidad Complutense de Madrid (Colección UCME). El total de ejemplares es 78: 30 machos, 12 ginas, 16 obreras mayor y 20 obreras minor. Utilizándose el término gina para designar las hembras reproductoras o rei-

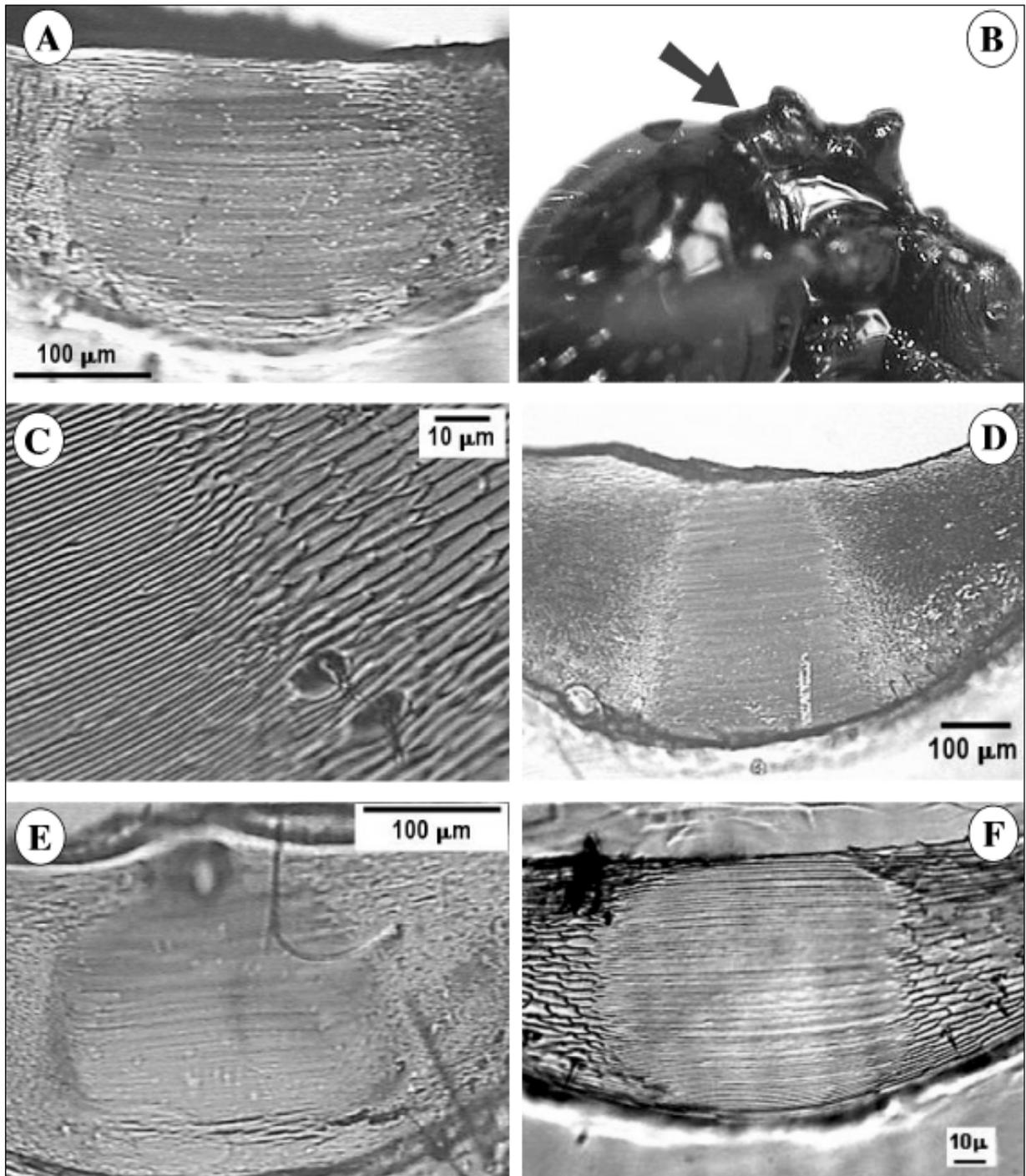


Figura 1. Órgano estridulador de *Messor barbarus*: A. Obrera mayor, *pars stridens*. B. Localización del *Plectrum* en el tercer terguito abdominal. C. *Pars stridens*, borde lateral. D. Gina, *pars stridens*. E. Macho, *pars stridens*. F: Obrera menor, *pars stridens*.

Figure 1. *Messor barbarus* stridulatory organ: A. Major worker's *pars stridens*. B. Third abdominal tergite *Plectrum* site. C. *Pars stridens*, lateral edge. D. Gyne's *pars stridens*. E. Male's *pars stridens*. F. Minor worker's *pars stridens*.

nas potenciales, siguiendo la terminología de Michener (1974) y el vocablo en castellano usado por Herrera (2001).

La procedencia del material es: Algallarín (Córdoba): 19 ♂♂, 5 ♀♀, 3 ♀♀ mayor y 2 ♀♀ menor; Huelva: 1 ♀; Ciudad Universitaria (Madrid): 10 ♂♂, 9 ♀♀ mayor y 14 ♀♀ menor; El Vellón (Madrid): 1 ♀ mayor y 1 ♀ menor; Madrid (Madrid): 4 ♀♀; Majadahonda (Madrid): 1 ♂, 2 ♀♀, 2 ♀♀ mayor y 3 ♀♀ menor; y Villalba (Madrid): 1 ♀ mayor.

En cada individuo se midió la longitud y la anchura del *pars stridens*, el número de estrías y la anchura de las mismas, definida como la distancia media de 24 medidas en cada ejemplar, desde la parte central de una estría hasta el mismo punto de la siguiente (Tabla 1). Con los datos obtenidos se ha realizado un test Anova I-factor para determinar la variación de los caracteres considerados entre las diferentes castas.

Las fotografías utilizadas para la toma de medidas se realizaron mediante una cámara PRESENTCO CCD 3630V con adaptador para microscopio y conectada a una tarjeta digitalizadora ASUS AGP 3400 TNT para PC.

Resultados

Todos los individuos estudiados presentan un órgano estridulador característico de Formicidae, constituido por un rasgador o *plectrum* en el tercer terguito abdominal y una fila o *pars stridens* situada en la región dorso-central del preterguito del cuarto segmento abdominal (Figura 1A).

El diseño general es similar en todos los individuos estudiados. El *plectrum* está formado por un engrosamiento del borde postero-inferior del tercer terguito abdominal, no presentando estructuras especialmente modificadas (Figura 1B).

El *pars stridens* está constituido por un área de forma variable que ocupa toda la región mediana del preterguito del cuarto segmento abdominal, alcanzando o quedando muy cerca de los bordes anterior y posterior del mismo. En esta región, los relieves tegumentarios adoptan la estructura de finas costillas paralelas, ofreciendo un aspecto estriado extremadamente regular. El origen de estas estrías tegumentarias parece ser una especial modificación de los relieves que cubren el resto del preterguito, tal y como puede observarse en los bordes del *pars stridens* (Figura 1C).

El tamaño y la forma de la fila varía entre individuos y especialmente entre castas, así como el número de estrías que lo constituyen y la anchura de las mismas. En la Tabla 1 se muestran los resultados del análisis Anova I-factor realizado con el objeto de comprobar la existencia de diferencias significativas no atribuibles al azar entre las diferentes castas y medidas. En el mismo puede observarse que, considerando todas las castas en conjunto, existen diferencias significativas entre todos los valores estudiados. Sin embargo, un análisis realizado en agrupaciones de dos castas muestra algunas similitudes significativas.

A continuación se señalan las características particulares de cada una de las castas estudiadas.

Gina

Presenta el *pars stridens* de mayor tamaño que el resto de las castas, casi tan ancho como largo y sensiblemente más estrecho en la parte apical que en la basal. Esto le confiere una forma trapezoidal característica (Figura 1D). Posee un número de estrías superior al de la casta obrera, así como una mayor anchura de las mismas (Tabla 1).

Macho

Pars stridens de similar anchura que la gina, aunque mucho más corto, lo que le da una forma transversa semielíptica (Figura 1E). En el resto de caracteres no existe similitud con otras castas, a excepción del número de estrías, similar al de la gina y a la anchura de las mismas, que se acerca mucho a la medida de la obrera menor. Sin embargo, dado el menor tamaño del *pars stridens* de esta, el número de estrías en el macho es considerablemente mayor (Tabla 1).

Obrera mayor

Presenta un *pars stridens* de tamaño intermedio entre las dos castas anteriores y las obreras menor. Con una longitud similar a la anchura, muestra una forma cuadrangular con los bordes laterales convexos (Figura 1A). Esta proporción, no así la forma, es similar a la de ginas y obreras menor. Con estas últimas coincide también en el número de estrías (Tabla 1).

Obrera menor

Es el *pars stridens* más pequeño, aunque con unas proporciones similares al de las ginas y las obreras mayor (Figura 1F). Con estas últimas coincide también en la forma y número de estrías, lo que se traduce en una menor anchura de las mismas, dada la menor longitud de toda la estructura (Tabla 1).

Discusión y conclusiones

Se describe por primera vez el órgano estridulador en todas las castas de *Messor barbarus*, presentando una estructura similar en todas ellas. Sin embargo, ciertas características como la proporción entre anchura y longitud del *pars stridens* y la forma del mismo son particulares de cada casta.

Así, todas las castas y subcastas femeninas presentan una proporción anchura/longitud similar, independientemente del tamaño. Sin embargo, las ginas presentan una forma trapezoidal que las diferencia de la fila cuadrangular de las obreras.

CASTA		Número de estrías	Anchura estrías (μm)	Anchura <i>pars</i> (μm)	Longitud <i>pars</i> (μm)	Anchura/Longitud
Gina	N	12	12	12	12	12
	Media	135,00	2,6333	329,25	357,50	0,9308
	Mínimo	100	1,80	276	288	0,70
	Máximo	180	3,19	425	430	1,29
	Desviación típica	19,26	0,3398	42,09	45,00	0,1534
Macho	N	30	29	30	30	30
	Media	123,60	1,6224	341,37	196,57	1,7617
	Mínimo	97	1,34	199	152	1,11
	Máximo	166	2,22	436	244	2,37
	Desviación típica	17,61	0,1893	41,61	24,13	0,3066
Obrera mayor	N	16	16	16	16	16
	Media	100,00	1,8544	183,88	176,38	1,0619
	Mínimo	76	1,45	138	118	0,69
	Máximo	114	2,77	270	211	1,64
	Desviación típica	11,83	0,3056	34,76	24,64	0,2386
Obrera menor	N	20	19	20	20	20
	Media	92,20	1,5284	130,90	131,20	1,0095
	Mínimo	79	1,16	95	82	0,73
	Máximo	110	1,97	195	210	1,37
	Desviación típica	9,23	0,2039	30,92	30,74	0,1674
Total	N	78	76	78	78	78
	Media	112,46	1,8074	253,23	200,42	1,2974
	Mínimo	76	1,16	95	82	0,69
	Máximo	180	3,19	436	430	2,37
	Desviación típica	22,01	0,4489	100,95	77,95	0,4413

Tabla 1. Medidas del pars stridens y estadísticos calculados.
Table 1. Pars stridens measurements and their statistics.

Por el contrario, los machos presentan proporciones y una forma transversa del *pars stridens* características (Figura 2). Estos resultados contrastan con los obtenidos por Grasso et al. (1998) para *Messor capitatus*, *M. minor*, *M. structor* y *M. wasmanni*, donde se señala que las diferencias en el órgano estridulador se deben a la distinta talla de las castas.

Con respecto al número de estrías, éste es proporcional a la longitud de la fila, siguiendo ambas medidas un gradiente decreciente en ginas, machos, obreras mayor y obreras menor. La anchura de las estrías aumenta también con el tamaño de la fila.

El órgano estridulador parece estar generalizado en *Messor*, presentando la especie estudiada valores comparables a otras del grupo, donde la tendencia comentada en el último párrafo también se manifiesta (Grasso et al. 1998). Esta similitud no se extiende a otros Myrmicinae, los cuales presentan

desde 50 estrías hasta más de 200 en las castas de obreras o alcanzan más de 6 μm de separación entre las mismas (Le Roux 1976, Schilliger & Baroni Urbani 1985, López 1988).

La presencia de un órgano estridulador desarrollado con diferencias importantes entre las castas apoya la idea de que la comunicación acústica debe tener cierta importancia en estas especies, al menos en un corto rango de distancia.

La estructura del órgano estridulador es altamente convergente con grupos pertenecientes a otros órdenes, como algunas familias de Coleoptera (Hernández et al. 1997, Jing-Qiu 1991), donde aparece en otros segmentos corporales pero con una estructura similar. Esta convergencia con especies que poseen una comunicación acústica conocida es otro argumento a favor de la funcionalidad en *Messor*.

La presencia de órgano estridulador en todas las castas indica que su funcionalidad no está restringida al reclutamiento

		SUMA DE CUADRADOS			GRADOS DE LIBERTAD			MEDIA CUADRÁTICA			
		Inter-grupos	Intra-grupos	Total	Inter-grupos	Intra-grupos	Total	Inter-grupos	Intra-grupos	F	SIG.
TODAS LAS CASTAS	Nº de estrias	20512,985	16794,400	37307,385	3	74	77	6837,662	226,951	30,128	0,000
	Anchura estrias	10,692	4,423	15,115	3	72	75	3,564	6,143E-02	58,018	0,000
	Anchura pars stridens	678645,079	105986,767	784631,846	3	74	77	226215,026	1432,254	157,943	0,000
	Longitud pars stridens	401613,722	66233,317	467847,038	3	74	77	133871,241	895,045	149,569	0,000
	Anchura/longitud pars stridens	10,624	4,372	14,996	3	74	77	3,541	5,908E-02	59,940	0,000
GINA - MACHO	Nº de estrias	1113,943	13079,200	14193,143	1	40	41	1113,943	326,980	3,407	0,072
	Anchura estrias	10,692	4,423	15,115	3	72	75	3,564	6,143E-02	58,018	0,000
	Anchura pars stridens	1258,402	69705,217	70963,619	1	40	41	1258,402	1742,630	0,722	0,401
	Longitud pars stridens	221996,038	39170,367	261166,405	1	40	41	221996,038	979,259	226,698	0,000
	Anchura/longitud pars stridens	5,917	2,985	8,902	1	40	41	5,917	7,463E-02	79,283	0,000
GINA - OBRERA MAJOR	Nº de estrias	8400,000	6180,000	14580,000	1	26	27	8400,000	237,692	35,340	0,000
	Anchura estrias	4,161	2,671	6,832	1	26	27	4,161	0,103	40,495	0,000
	Anchura pars stridens	144918,107	37612,000	182530,107	1	26	27	144918,107	1446,615	100,177	0,000
	Longitud pars stridens	224957,250	31388,750	256346,000	1	26	27	224957,250	1207,260	186,337	0,000
	Anchura/longitud pars stridens	0,118	1,113	1,231	1	26	27	0,118	4,281E-02	2,751	0,109
GINA - OBRERA MINOR	Nº de estrias	13738,800	5699,200	19438,000	1	30	31	13738,800	189,973	72,320	0,000
	Anchura estrias	8,979	2,019	10,998	1	29	30	8,979	6,962E-02	128,976	0,000
	Anchura pars stridens	295070,419	37650,050	332720,469	1	30	31	295070,419	1255,002	235,116	0,000
	Longitud pars stridens	384087,675	40232,200	424319,875	1	30	31	384087,675	1341,073	286,403	0,000
	Anchura/longitud pars stridens	4,641E-02	0,791	0,838	1	30	31	4,641E-02	2,638E-02	1,759	0,195
MACHO-OBRERA MAJOR	Nº de estrias	5811,757	11095,200	16906,957	1	44	45	5811,757	252,164	23,048	0,000
	Anchura estrias	0,555	2,404	2,959	1	43	44	0,555	5,591E-02	9,923	0,003
	Anchura pars stridens	258820,436	68336,717	327157,152	1	44	45	258820,436	1553,107	166,647	0,000
	Longitud pars stridens	4254,296	26001,117	30255,413	1	44	45	4254,296	590,934	7,199	0,010
	Anchura/longitud pars stridens	5,110	3,581	8,691	1	44	45	5,110	8,138E-02	62,793	0,000
MACHO-OBRERA MINOR	Nº de estrias	12021,754	10423,062	22444,816	1	47	48	12021,754	221,767	54,209	0,000
	Anchura estrias	5,974E-02	1,382	1,441	1	45	46	5,974E-02	3,070E-02	1,946	0,170
	Anchura pars stridens	531280,890	66689,110	597970,000	1	47	48	531280,890	1418,917	374,427	0,000
	Longitud pars stridens	48076,611	32517,062	80593,673	1	47	48	48076,611	691,852	69,490	0,000
	Anchura/longitud pars stridens	7,027	2,967	9,994	1	47	48	7,027	6,312E-02	111,327	0,000
OBRERA MAYOR - OBRERA MINOR	Nº de estrias	540,800	3715,200	4256,000	1	34	35	540,800	109,271	4,949	0,033
	Anchura estrias	0,923	2,150	3,073	1	33	34	0,923	6,515E-02	14,165	0,001
	Anchura pars stridens	24945,339	36281,550	61226,889	1	34	35	24945,339	1067,104	23,377	0,000
	Longitud pars stridens	18140,272	27062,950	45203,222	1	34	35	18140,272	795,969	22,790	0,000
	Anchura/longitud pars stridens	2,438E-02	1,387	1,411	1	34	35	2,438E-02	4,079E-02	0,598	0,445

Tabla 2: Anova I-factor de las distintas variables estudiadas. Las entradas en negrita indican que no puede rechazarse la semejanza de ambas medidas.

Table 2: Anova I-factor of variables studied. Bold data are the significant results of similarity measures.

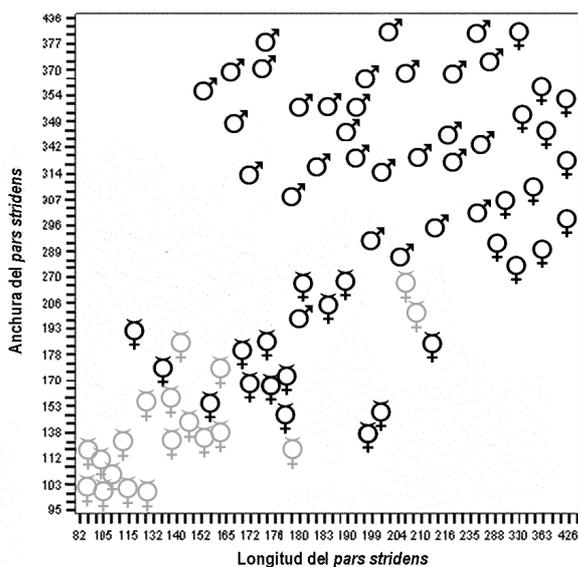


Figura 2. Gráfico de regresión para la anchura y longitud del pars stridens en las castas de *Messor barbarus*. ♂ - macho ♀ - gyna ♀ - obrera mayor ♂ - obrera menor.

Figure 2. Regressional draw for *pars stridens* width and length in all *Messor barbarus* castes. ♂ - male ♀ - gyna ♀ - major worker ♂ - minor worker.

para el forrajeo, como han indicado algunos autores (Kirchner 1997). Más bien aboga por una función más general, acorde con las tesis de Markl (1973).

Las diferencias encontradas entre las castas con respecto a la estructura del órgano estridulador no permiten aventurar una separación intraespecífica con respecto al posible significado biológico de la comunicación acústica. Para aclarar estos aspectos se hace necesario abordar el estudio desde un óptica funcional, mediante el análisis de las señales acústicas producidas por estos insectos.

Referencias

- Baroni Urbani, C. 2000. Rediscovery of the Baltic amber ant genus *Prionomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) and its taxonomic consequences. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 93(3): 471-480.
- Baroni Urbani C, Buser MW & Schilliger E. 1988. Substrate vibration during recruitment in ant social organization. *Insectes Sociaux* 35: 241-250.
- Giovanotti M. 1996. The stridulatory organ of five *Ponerinae* species. A SEM study (Hymenoptera, Formicidae). *Fragmenta Entomologica* 28 (1): 157-165.
- Grasso DA, Mori A & Le Moli F. 1999. Recruitment and trail communication in two species of *Messor* ants (Hymenoptera, Formicidae). *Italian Journal of Zoology* 66: 373-378.
- Grasso DA, Mori A, Le Moli F, Giovannotti M & Fanfani A. 1998. The stridulatory organ of four *Messor* ant species (Hymenoptera, Formicidae). *Italian Journal of Zoology* 65: 167-174.
- Hahn M & Maschwitz U. 1985. Foraging strategies and recruitment behaviour in the European harvester ant *Messor rufitarsis* (F.). *Oecologia* 68: 45-51.
- Hernández JM, García D & Gamarra P. 1997. Comunicación acústica en algunas especies de *Iberodorcadion* Breuning, 1943 (Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae). *Elytron* 11:51-61.
- Herrera M. 2001. Entomoweb. <http://proxy.sucre.udo.edu.ve/~mherrera/entomoweb/glosario.html>
- Hickling R & Brown RL. 2000. Analysis of acoustic communication by ants. *Journal of Acoustic Society of America* 108(4): 1920-1929.
- Hölldobler B & Wilson EO. 1990. *The ants*. Cambridge: Harvard University Press.
- Hölldobler B, Stanton RC & Markl H. 1978. Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Formicidae, Hymenoptera). II. Chemical signals. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4: 163-181.
- Jing-Qiu Ch. 1991. Sound production in longhorned beetles: Stridulation and associated behaviour of the adult (Coleoptera: Cerambycidae). *Scientia Sinicae* 27: 234-237.
- Kirchner WH. 1997. Acoustical communication in social insects. In *Orientation and Communication in Arthropods*. (Lehrer M, ed.). Basel/Switzerland: Birkhäuser Verlag, pp. 273-300.
- Le Roux G. 1976. Étude des stridulations produites par *Myrmica laevinodis* (Hym. Formicidae). *Annales de la Société Entomologique de France, (Nouvelle Série)* 12: 615-620.
- López F. 1988. La estridulación en las hormigas. *Cerambyx* 1:63-76.
- Markl H. 1965. Stridulation in Leaf-Cutting Ants. *Science* 149: 1392-1393.
- Markl H. 1973. The evolution of stridulatory communication in ants. London: Proceedings 7th Congress IUGSI, pp. 258-265.
- Markl H Hölldobler B & Hölldobler T. 1977. Mating behavior and sound production in harvester ants (*Pogonomyrmex*, Formicidae). *Insectes Sociaux* 24:191-212
- Markl H & Hölldobler B. 1978. Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Formicidae, Hymenoptera). II. Vibration signals. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4: 183-216.
- Maschwitz U. & Schönegege P. 1983. Forage communication, nest moving recruitment, and prey specialization in the oriental ponerine *Leptogenys chinensis*. *Oecologia* 57: 175 - 182.
- Masters WM, Tautz J, Fletcher NJ & Markl H. 1983. Body Vibration and sound production in a insect (*Atta sexdens*) without specialized radiating struc-

- tures. *Journal of Comparative Physiology A* 150: 239-49.
- Michener CD. 1974. *The Social Behavior of the Bees. A Comparative Study*. Cambridge: The Belknap Press.
- Mori A & Le Moli F. 1999. Recruitment and trail communication in two species of *Messor* ants (Hym, For.). *Italian Journal of Zoology* 66: 373-378.
- Raignier A. 1933. Introduction critique à l'étude phonique et psychologique de la stridulation des fourmis. *Brotéria, Ciências Naturais* 29: 51-82.
- Roces F & Hölldobler B. 1996. Use of stridulation in foraging leaf-cutting ants: Mechanical support during cutting or short-range recruitment signal? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 293-299.
- Roces F, Tautz J & Hölldobler B. 1993. Stridulation in leaf-cutting ants Short- Range Recruitment through plant-born Vibrations. *Naturwissenschaften* 80: 521-524.
- Samways MJ. 1982. Ecologically-sound and commercially-acceptable control of ants in guava trees. *Subtropica* 3: 19-20.
- Schilliger E & Baroni Urbani C. 1985. Morphologie de l'organe de stridulation et sonogrammes comparés chez les ouvrières de deux espèces de fourmis moissonneuses du genre *Messor* (Hymenoptera, Formicidae). *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 77(368): 377-387.
- Spangler HG. 1967. Ant stridulations and their synchronization with abdominal Movement. *Science* 155: 1687-89.
- Stuart RJ & Bell PD. 1981 (1980). Stridulation by workers of the ant, *Leptothorax muscorum* (Nylander) (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 87: 199-210.
- Tautz J, Roces F & Hölldobler B. 1995. Use of a sound-based vibratome by leaf-cutting ants. *Science* 267: 84-87.
- Travassos MA & Pierce NE. 2000. Acoustics, context and function of vibrational signalling in a lycaenid butterfly-ant mutualism. *Animal Behaviour* 60: 13-26.
- Wilson EO. 1971. *The insect societies*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press.