

**NIDIFICACION Y PATRONES DE DISTRIBUCION
ESPACIAL DE NIDOS DE HORMIGAS
EN UNA SABANA TROPICAL,
CARIMAGUA: LLANOS ORIENTALES DE COLOMBIA.**

Claudia Alejandra Medina U.

Universidad del Valle, Dpto. de Biología. A.A. 25360, Cali - Colombia

RESUMEN

En este estudio se describen los nidos de algunas especies de hormigas en la sabana nativa, y pasturas de forrajes introducidos (*Brachiaria* y *Andropogon gayanus*) en Carimagua, Llanos Orientales de Colombia. Adicionalmente, se documentan los patrones de distribución espacial de los nidos de *Ectatomma ruidum*, *Brachymyrmex* sp., *Camponotus blandus* y *Solenopsis* sp., en una sabana derivada antes y después de la preparación del suelo para la siembra de híbridos de *Brachiaria*. Los nidos de *E. ruidum* se encontraron distribuidos al azar, mientras que los de *Brachymyrmex* sp., *C. blandus* y *Solenopsis* sp. se distribuyeron agregadamente. Los nidos de *C. blandus* desaparecieron mientras que nidos de *Solenopsis* sp. aparecieron después de la preparación del suelo. La ausencia de una distribución espacial uniforme de los nidos, tanto dentro como entre las especies examinadas, y sus diferencias en hábitos alimenticios sugieren que hay poca competencia intra e interespecífica por alimento.

SUMMARY

This study describes the nests of some ant species in the native savanna and introduced pastures (*Brachiaria* and *Andropogon gayanus*) of Carimagua, in the eastern plains of Colombia.

It additionally documents the patterns of spatial distribution of nests of *Ectatomma ruidum*, *Brachymyrmex* sp., *Camponotus blandus* and *Solenopsis* sp. in a derived savanna plot before and after soil preparation for sowing *Brachiaria* hybrids. The nests of *E. ruidum* showed a random distribution, while those of *Brachymyrmex* sp., *C. blandus* and *Solenopsis* sp. showed an aggregated distribution. After soil preparation, the nests of *C. blandus* disappeared, whereas those of *Solenopsis* sp. were found only at this time. The lack of a uniform spatial distribution of nests, either within or among the species examined, and their differences in feeding habits suggest that there is little intra and interspecific competition for food.

INTRODUCCION

El nido constituye el centro de funcionamiento de la sociedad de hormigas. Cerca del 80-90% de los miembros de una colonia permanecen en el nido (Petal, 1978). En su interior viven las obreras, la reina, se desarrolla la cría y se almacena alimento (Brian, 1983).

Las hormigas, dependiendo de la especie, forman nidos que varían tanto en tamaño, sustrato y distribución vertical en el hábitat (Petal, 1978, Jaffe et al., 1993). La arquitectura de los nidos es muy variada. Especies avanzadas como *Atta spp.* y *Acromyrmex spp.* de la tribu Attini presentan nidos subterráneos complejos con cámaras especializadas donde cultivan hongos (Hölldobler & Wilson, 1990). Otras hormigas no forman nidos elaborados, como es el caso de *Wasmannia auropunctata* y *Paratrechina fulva*, que viven principalmente en el suelo aprovechando cavidades naturales o dejadas por otros invertebrados, troncos, hojarasca, o cualquier otro tipo de sustrato (Ulloa-Chacón & Cherix 1990, Zenner-Polanía, 1990).

En las sabanas tropicales, el suelo es el sustrato disponible para la nidificación de las diferentes especies de hormigas (Lavelle, 1983). Aunque en muchas sabanas tropicales, no se ha dado importancia a la influencia de los nidos de hormigas sobre la estructura del suelo, existen datos sobre la modificación de sus propiedades físicas y químicas con la construcción de galerías y montículos en el suelo (Petal, 1978).

La localización del nido influye no solamente en el ambiente en que se desarrolla la cría, sino que determina el área de búsqueda y reclutamiento de alimento (Bernstein & Gobbel, 1979). La distribución espacial de los nidos es un factor importante que está muy relacionado con la distribución de alimento y con la presencia de colonias de otras especies de hormigas que presentan la misma dieta (Bernstein & Gobbel, 1979; Levings & Franks, 1982).

Las sabanas tropicales ocupan áreas considerables de Sur América. En los Llanos Orientales entre Colombia y Venezuela, cubren una superficie de aproximadamente medio millón de kilómetros cuadrados (Sarmiento, 1984; Sarmiento & Monasterio, 1975). Las sabanas nativas tienen baja productividad y baja calidad de forraje, lo que ha llevado a la amplia utilización de pasturas introducidas, como pastos del género *Brachiaria* y *Andropogon gayanus*. Estos forrajes presentan mayor rendimiento, y se adaptan a las características edáficas de los llanos orientales (CIAT 1989a, 1989b, 1990).

La fauna de hormigas encontrada en Carimagua ha mostrado afinidad con especies de hormigas asociadas a cultivos y zonas urbanas de diferentes partes del país (Medina et al., 1993). Estas especies pertenecen a la subfamilia Myrmicinae con predominancia de grupos catalogados por muchos autores como hormigas generalistas u oportunistas, ya que pueden

vivir en muchos ambientes y que colonizan por lo general áreas intervenidas por el hombre (Risch & Carroll, 1986; Andersen, 1992; Way & Khoo, 1992). Los nidos de hormigas y su modo de distribución en el espacio nos dan información complementaria en el estudio de la comunidad en si. Estos estudios tienen especial importancia en agroecosistemas, donde muchas especies de hormigas son colonizadoras (Saks & Carroll, 1980). En este estudio se caracterizan los nidos de algunas especies de hormigas en híbridos de *Brachiaria*, y *Andropogon gayanus* y en la sabana derivada (sabana nativa colonizada por plantas forrajeras introducidas), además se examinan los patrones de distribución espacial de los nidos de *Ectatomma ruidum*, *Brachymyrmex sp.*, *Camponotus blandus* y *Solenopsis sp.*

Area de Estudio

El trabajo se realizó en el Centro Nacional de Investigaciones Carimagua, en los Llanos Orientales de Colombia, (200 m, 4° 30' N 70° 30' W). Esta área Corresponde a la zona de los Llanos Orientales caracterizada como sabana isohipertérmica bien drenada con una pluviosidad promedio anual de 2240 mm y una temperatura promedio de 27 °C (Fletcher & Cortez, 1983).

Carimagua tiene un área total de 22.000 ha, con áreas dedicadas a la investigación en forrajes tropicales, calidad y productividad de pasturas, y manejo de sabanas nativas, entre otros. Parte del área se encuentra sembrada con ensayos de plantas forrajeras introducidas como pastos de los géneros *Brachiaria* y *Andropogon*, así como también se encuentran áreas de sabana nativa.

METODOS

Ubicación y Reconocimiento de Nidos

En la sabana derivada, en híbridos de *Brachiaria* y *A. gayanus* se identificaron los nidos de hormigas en la superficie del suelo durante el período de febrero a agosto de 1992. Los nidos fueron marcados con estacas metálicas y cinta de color y posteriormente fueron excavados midiendo su profundidad.

En la sabana nativa, así como en las diferentes variedades de *Brachiaria* no se realizaron excavaciones de nidos por la dificultad en el reconocimiento de sus entradas. En *B. decumbens* se hicieron observaciones de los nidos de *Solenopsis sp.*, *Pheidole sp.* y *Paratrechina sp.*

En los nidos de *Ephebomyrmex naguely*, se buscaron las cámaras de almacenamiento de semillas, y estas fueron colectadas para su identificación.

Distribución Espacial de Nidos de Hormigas

Por su alta frecuencia en muestreos realizados previamente, y por la fácil ubicación de sus nidos, se seleccionaron tres especies de hormigas (*E. ruidum*, *Brachymyrmex* sp. y *C. blandus*) para examinar los patrones de distribución espacial. Además se observó el efecto de la preparación del suelo sobre dicha distribución.

Se aplicó el método recomendado por Ludwig & Reynolds (1988), que consiste en trazar un transecto en el centro de un área y dentro de este marcar unidades muestrales. En el mes de marzo de 1992 en la sabana derivada se realizó un transecto de 217 m de largo x 3 m de ancho, y se marcaron 72 unidades muestrales de 3 x 3 m. En las unidades se señalaron y contaron nidos de estas tres especies de hormigas. El transecto se realizó nuevamente en el mismo sitio en el mes de junio, después de que el terreno fue preparado y sembrado con híbridos de *Brachiaria*. Se determinó el índice de dispersión por medio de la relación varianza-promedio y se probó si las distribuciones se ajustan a una distribución de Poisson mediante pruebas de chi-cuadrado (Ludwig & Reynolds, 1988). Se determinó el patrón de distribución espacial de nidos para cada especie individualmente y también para las tres especies de hormigas en la sabana derivada antes y después de la preparación del suelo y siembra de híbridos de *Brachiaria*.

RESULTADOS

Ubicación y Reconocimiento de Nidos

En el suelo de las sabanas viven diversos grupos de vertebrados e invertebrados. En el suelo en Carimagua se observaron gran variedad de huecos y orificios que pueden corresponder a galerías tanto de hormigas como de termitas, cicindélidos, carábidos y arañas entre otros. Dada la dificultad para diferenciar a simple vista estas entradas, fue indispensable aprender a reconocer los orificios de acceso al nido de hormigas. En Carimagua se observaron diferencias en la nidificación en la época seca y la época lluviosa, principalmente los nidos fueron más profundos en verano y superficiales en la época de lluvias. También se presentaron torres a la entrada de los nidos en la época de lluvias para *E. ruidum* y *Pheidole* sp. Todas las especies de hormigas se encontraron nidificando en el suelo.

Algunas especies presentaron galerías definidas con entradas características, mientras que otras, principalmente especies de la subfamilia Myrmicinae, anidaron en sitios temporales, usando material vegetal de desecho como sustrato.

En los híbridos de *Brachiaria* y en *A. gayanus* se identificaron fácilmente los nidos de varias especies de hormigas. La ausencia de vegetación entre los surcos permitió la fácil observación y caracterización de los nidos de *E. ruidum*, *Brachymyrmex* sp., *Pheidole* sp., *C. blandus* y *Solenopsis* sp.

Descripción de Nidos

Ectatomma ruidum

Esta especie fue la que se encontró más ampliamente distribuida en todos los sitios y tipos de vegetación estudiados. Sus nidos se observaron en los diferentes tipos de vegetación, pero fueron caracterizados en los híbridos, donde esta especie tuvo una alta frecuencia. Los nidos se encontraron muy próximos a las plantas, por lo general la entrada al nido pegada a la macolla, protegido por el follaje. En época de lluvias la entrada al nido se reconoció por una media luna formada de tierra excavada, de color rojizo en frente al orificio de acceso al nido, a una distancia aproximada de 15 cm. El orificio de entrada es de forma circular con un diámetro no mayor a los 5 mm. En muchos casos fue común, sobre todo en la época de lluvias encontrar una torrecita de barro construida sobre el orificio de entrada. En la época seca la profundidad de los nidos alcanzó los 80 cm y en la época de lluvias sólo hasta 25 cm.

***Brachymyrmex* sp.**

Fue la especie de hormiga más pequeña encontrada en este estudio. Sus nidos se caracterizaron por un montoncito de tierra excavada de color rojizo-anaranjado. Nidos no muy grandes, alcanzando hasta los 15 cm de profundidad, sin cámaras muy bien definidas. En las excavaciones se observó la cría, reina y machos.

Camponotus blandus

La entrada a su nido se reconoció por un orificio perfectamente circular cementado en su borde. Alrededor, a una distancia aproximada de 20 cm, se observó un círculo formado con partículas de tierra excavada de mayor

tamaño y más dispersas que las dejadas por *E. ruidum*.

***Pheidole* sp.**

En la época de lluvias esta especie construye a la entrada del nido una torre muy elaborada con partículas muy finas de color café. Estas torres se observaron casi siempre en la mitad de las calles en *A. gyanus* y en pocas ocasiones en los híbridos de *Brachiaria*. Se observó mucha variación en el tamaño y forma de la torre, en algunos casos la torre podía tener dos o más entradas de forma ovalada o por lo general una sola de forma circular con diámetros hasta de 5 cm. El nido en su interior presentó galerías y túneles bien definidos donde se encontraron soldados, obreras y cría. En la época seca la entrada al nido podía ser una simple grieta de algunos centímetros de ancho, o un hueco oblícuo. Ninguno de los nidos observados presentó la torre típica observada en los nidos en la época lluviosa. En la época seca estos nidos alcanzaron una profundidad de más de un metro, límite hasta el cual se realizaron las excavaciones. Al excavar estos nidos siempre se percibió un olor característico.

Otras especies

En la sabana derivada se pudieron observar otros tipos de nidos que no se encontraron en los híbridos de *Brachiaria*. Estos nidos poco elaborados y poco profundos, corresponden a nidos transitorios o temporales de especies como *C. substitutus*, la especie nómada *Labidus coecus* y de especies de *Solenopsis*.

Muchas especies de hormigas no presentaron nidos definidos, sino que se encontraron en material vegetal seco alrededor de plantas, en cavidades en el suelo, entre las macollas de híbridos de *Brachiaria*, y ocupando galerías y huecos dejados por otros animales.

En los nidos de *E. nagely* se observó una alta actividad alrededor de las dos de la tarde. Los nidos presentaron un orificio de forma circular en la entrada, con un diámetro aproximado de 3 mm. En los nidos se encontraron cámaras con cría y obreras, y además se observaron cámaras con semillas de gramíneas, principalmente de *Axonopus purpusii* y *Brachiaria dictyoneura*. La profundidad de las cámaras varió desde 15 cm hasta 35 cm.

Distribución Espacial de Nidos

En la tabla 1, se presentan los resultados del análisis de distribución espacial de nidos en la sabana derivada y en los híbridos de *Brachiaria*. Los nidos de *E. ruidum* presentaron una distribución al azar y los de *Brachymyrmex* sp. una distribución agregada, en la sabana derivada y en los híbridos de *Brachiaria*. La preparación del suelo no afectó los patrones de distribución de nidos de estas dos especies. *C. blandus* presentó una distribución agregada en la sabana nativa. Después de la preparación del suelo y la siembra de híbridos de *Brachiaria*, los nidos de esta especie desaparecieron completamente y aún después los nidos no aparecieron nuevamente. Después de la preparación del suelo aparecieron nidos de *Solenopsis* sp. los cuales se distribuyeron agregadamente. La distribución de nidos de todas las especies en la sabana derivada fue al azar y después de la preparación y siembra de híbridos de *Brachiaria*, el patrón de distribución fue agregado.

Tabla 1. Resultados del análisis de distribución espacial de nidos de hormigas, en un lote de sabana derivada antes y un mes después de su preparación y siembra con híbridos de *Brachiaria*. Ajuste a la distribución Poisson. I.D. = Índice de dispersión = relación varianza/promedio.

Especie	I.D	X ²	g.l.	P	Patrón
Sabana Derivada (Antes)					
<i>E. ruidum</i>	1.22	1.04	1	> 0.25	Azar
<i>Brachymyrmex</i> sp	2.37	6.46	1	< 0.025	Agregado
<i>Camponotus</i> sp ₁	1.44	4.75	1	< 0.025	Agregado
Todas las spp.	1.47	6.43	3	> 0.25	Azar
Híbridos De <i>Brachiaria</i> (Después)					
<i>E. ruidum</i>	1.26	1.17	1	> 0.25	Azar
<i>Brachymyrmex</i> sp	3.16	14.82	1	< 0.001	Agregado
<i>Solenopsis</i> sp ₂	4.0	11.14	1	< 0.001	Agregado
Todas las spp.	3.55	56.25	4	< 0.001	Agregado

DISCUSION

El suelo en las sabanas tropicales tiene especial importancia para el desarrollo de las sociedades de hormigas. En otros ecosistemas tropicales como bosques húmedos y secos, las colonias de hormigas ocupan el estrato arbóreo, la superficie del suelo (estrato epígeo) y el interior del suelo (estrato

hipógeo) (Hölldobler & Wilson, 1990). Por la carencia de árboles en las sabanas, las hormigas ocupan sólo los estratos epígeo e hipógeo, además la carencia de árboles limita el uso de troncos caídos los cuales tienen mucha importancia en el bosque (Fernández, 1990).

Las hormigas, por tener una avanzada organización social, están en capacidad de aprovechar exitosamente el suelo para construir nidos y formar sus colonias (Brian, 1983). El nido ofrece protección a condiciones climáticas de temperatura y humedad extremas, así como de enemigos naturales. Se puede pensar que el éxito de las hormigas sobre otros grupos de invertebrados en las sabanas tropicales se deba a que los nidos les confieren una ventaja selectiva importante.

La distribución espacial de hormigas puede depender de la disponibilidad de sustratos para la nidificación, así como de las características físicas y químicas del suelo (Petal, 1978; Torres, 1984; Johnson, 1992). Otros factores reconocidos como importantes al examinar los patrones de distribución espacial de nidos de hormigas son la distribución del alimento y la competencia inter e intraespecífica por alimento y espacio (Petal, 1978, Levings & Franks, 1982, Hölldobler & Wilson, 1990). Algunos autores han argumentado que para diferentes comunidades de hormigas la distribución de los nidos tiende a una máxima dispersión, o una distribución uniforme. Esto responde casi siempre a un modo de repartición del espacio que minimiza la competencia inter e intraespecífica (Petal, 1978; Bernstein & Gobel, 1979; Levings & Franks, 1982).

Se relacionaron los patrones de distribución espacial de los nidos de las hormigas examinadas, con sus hábitos alimenticios, encontrándose que existe una separación en el tipo y tamaño de alimento tomado por estas especies de hormigas. *E. ruidum* es la especie de hormiga de mayor tamaño entre las examinadas. Su dieta se compone principalmente de artrópodos de tamaño mediano a grande. *Brachymyrmex* sp. es de menor tamaño, y se observó alimentándose sobre exudados de plantas y residuos vegetales, pero en ninguna ocasión depredando. El alimento principal de *C. blandus* se constituyó de líquidos provenientes de nectarios de plantas o exudados de homópteros y aunque esta especie se observó alimentándose de huevos de salivazo (plaga importante de las *Brachiarias*) en ninguna ocasión llevó presas al nido. Estas diferencias en el tipo de alimento permiten sugerir que no existe competencia interespecífica por el alimento.

El no presentarse una alta dispersión de nidos (distribución uniforme) sugiere que la distribución de estos no se ve afectada inter ni intraespecíficamente, lo cual puede deberse a la marcada separación de hábitos alimenticios (Medina, 1993). Factores inherentes a la sociedad como comportamiento, modo de reproducción y división de la colonia, así como características del suelo también pudieron estar influyendo sobre la distribución espacial de los nidos, pero estos no fueron estudiados.

Al reemplazar la sabana derivada por híbridos de *Brachiaria*, desaparecen gramíneas como *A. gayanus* y *A. bicornis* que presentan nectarios sobre los cuales se observó alimentándose a *C. blandus*. La eliminación de este tipo de gramíneas posiblemente influyó en el desplazamiento de *C. blandus*.

Especies del género *Solenopsis* se han caracterizado en muchos lugares por ser especies colonizadoras de hábitats perturbados y modificados por el hombre (Saks & Carroll, 1980; Ali & Reagan, 1986; Hölldobler & Wilson, 1990). En Carimagua se colectaron seis especies de este género, las cuales se encontraron más asociadas a áreas modificadas con la siembra de pastos introducidos que a la sabana nativa. La aparición de esta especie de *Solenopsis* después de la modificación del suelo, muestra el comportamiento oportunista de este tipo de especies.

La información obtenida en este trabajo sobre las características de los nidos y su modo de distribución espacial, permitió posteriormente el diseño de estudios de depredación con un grupo de hormigas en híbridos de *Brachiaria* y *Andropogon gayanus*, así como dio pautas para discutir sobre las interacciones de este grupo de hormigas en dicha comunidad.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Patricia Chacón de Ulloa y Stephen Lapointe por su apoyo y asesoría en la realización de este trabajo. El Centro de Investigaciones Carimagua y el equipo de Protección plantas, en especial Humberto Zamora, facilitaron el trabajo de campo. Fernando Fernández del ICN, Universidad Nacional de Colombia, Edgar Palacios, Philip S. Ward de la Universidad de California, y Robert Hamton, colaboraron con la identificación de hormigas. La colaboración del personal del laboratorio de Entomología de Forrajes Tropicales del CIAT, Palmira, fue muy valiosa. Agradezco también a J.W. Miles por todos sus aportes y a Fernando Zapata por sus sugerencias y comentarios.

LITERATURA CITADA

- Ali, A.D. & T.E. Reagan. 1986. Comparison of Baits for Monitoring Foraging Activity of the Red Imported Fire Ant (Hymenoptera: Formicidae). *J. Econ. Entomol.*, 79: 1404-1405.
- Andersen, A.N. 1992. Regulation of "Momentary" Diversity by Dominant Species in Excepcionaly Rich Ant Communities of the Australian Seasonal Tropics. *Ame. Nat.*, 140: 401-420.
- Bernstein, R.A. & M. Gobel. 1979. Partitioning of Space in Communities of Ants. *J. Anim. Ecol.*, 48: 931-942.
- Brian, M.V. 1983. Social Insect Ecology and Behavioural Biology. Chapman and Hall London, New York.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1989a. *Andropogon gayanus* Kunth: Un pasto para los suelos ácidos del trópico. (J.M. Toledo, R. Vera, C. Lascano & J.M. Lenneé, eds.). Cali, Colombia.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1989b. Informe Anual. Programa de Pastos Tropicales. Documento de trabajo No. 69. Centro Internacional de Agricultura Tropical Palmira, Colombia.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1990. Informe Anual. Programa de Pastos Tropicales. Documento de trabajo No. 80. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Palmira, Colombia.
- Fernández, F. 1990. Hormigas Cazadoras de Colombia (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) Tesis de Grado. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Fletcher, G.A. & A. Cortez. 1983. Estudio Semidetallado de los Suelos del Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias de Carimagua (ICA-CIAT). Ministerio de Hacienda y Credito Publico. Instituto Geografico "Agustin Codazzi" Subdirección Agrícola.
- Hölldobler B. & E.O. Wilson. 1990. The Ants. Harvard University Press, Cambridge.

- Jaffe, K., E. Pérez, & Lattke J. 1993. El Mundo de las Hormigas. Equinoccio Ediciones de la Universidad Simon Bolivar. Valle de Sartenejas, Venezuela.
- Johnson, R.A. 1992. Soil Texture as an Influence on the Distribution of the Desert Seed-Harvester Ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia*, 89: 118-124.
- Lavelle, P. 1983. The Soil Fauna of Tropical Savannas I. The Community Structure, Pp. 477-484, en Ecosystems of the World 13, Tropical Savannas. (F. Bourlière, ed.), Elsevier Scientific Publishing Company, New York.
- Levings, S.C. & N.R. Franks. 1982. Patterns of Nest Dispersion in a Tropical Ground Ant Community. *Ecology*, 63(2): 338-344.
- Ludwig, J.A. & J.F. Reynolds. 1988. Statistical Ecology. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Medina, C.A. 1993. Hormigas en Pasturas Introducidas y Sabana Nativa de Carimagua, Llanos orientales: Diversidad, Nidificación y Alimentación. Tesis de grado, Dpto. de Biología, Universidad del Valle, Cali.
- Medina, C.A., S.L. Lapointe, & P. Chacón. 1993. Fauna de Hormigas Asociadas con Forrajes Tropicales y su Implicación como Depredadoras de Huevos y Ninfas del Salivazo *Aeneolamia* spp. *Rev. Colomb. Entomol.*, 19(4): 143-150.
- Petal, J. 1978. The Role of Ants in Ecosystems, Pp. 293-325, en Production Ecology of Ants and Termites (M.V. Brian, ed.). Cambridge University Press, London.
- Risch, S.J. & C.R. Carroll. 1986. Effects of Seed Predation by a Tropical Ant on Competition Among Weeds. *Ecology*, 67(5) 1319-1327.
- Saks, M. & R. Carroll. 1980. Ant Foraging Activity in Tropical Agroecosystem. *Agro-Ecosystem*, 6: 177-188.
- Sarmiento, G. 1984. The Ecology of Neotropical Savannas. Harvard University Press, Cambridge.

- Sarmiento, G. & M. Monasterio 1975. A Critical Consideration of the Enviromental Conditions Associated With the Occurrence of Savanna Ecosystems in Tropical America, en Tropical Ecological Systems (F. Golley & E., eds.). Vol. 11. Springer-verlag, New York.
- Torres, J.A. 1984. Niches and coecistance of ant communities in Puerto Rico: Repeated Patterns. *Biotropica*, 16(4):284-295.
- Ulloa-Chacón, P. & D. Cherix. 1990. The Little Fire Ant *Wasmannia auropunctata* (R) (Hymenoptera: Formicidae), en Applied Myrmecology: A World Perspective (R. K. Vander Meer, K. Jaffe, & A. Cedeño, eds.). Westview Press, Boulder, Colorado.
- Way, M.J. & K.C. Khoo 1992. Role of Ants in Pest Managment. *Annu. Rev. Entomol.*, 37: 479-503.
- Zenner-Polanía, I. 1990. Biological Aspects of the "Hormiga Loca" *Paratrechina (Nylanderia) fulva* (Mayr), in Colombia, en Applied Myrmecology: A World Perspective.(R.K. Vander Meer, K. Jaffe, & A. Cedeño, eds.). Westview Press. Boulder, Colorado.