



Capítulo 21

Subfamilia Paraponerinae

T. Delsinne, G. Sonet y
T.M. Arias-Penna

Resumen

Paraponera clavata, la única especie viviente de la subfamilia Paraponerinae, se reconoce fácilmente por su gran tamaño y sus surcos antenales en forma de V. Es común en los bosques tropicales de tierras bajas de centro y América del Sur. En Colombia se encuentra en 13 departamentos, entre los 0-1846 metros de altitud. Sus nidos, que contienen aproximadamente entre 200 y 3000 individuos, suelen ubicarse en la base de grandes árboles en los cuales forrajea. Aunque ocupa una posición basal en la filogenia de Formicidae, *P. clavata* exhibe un espectro comportamental notablemente complejo, que le permite explotar de manera eficiente y flexible los recursos (néctar y presas) disponibles en el dosel de los bosques. Varios organismos han desarrollado relaciones con ella (p. ej. parabiosis, inquilinismo, parasitismo). Su picadura es famosa por ser la más dolorosa de los himenópteros. Varios pueblos indígenas la utilizan durante rituales de iniciación. Su veneno contiene un coctel de moléculas con propiedades diversas, como la poneratoxina que es neurotóxica. Este capítulo presenta una síntesis de la evolución, biogeografía, ecología e historia natural de *P. clavata*. Se espera que esta información estimule nuevas investigaciones sobre esta magnífica y fascinante hormiga.

Abstract

Paraponera clavata, the only extant species of the subfamily Paraponerinae, is easily identified by its large size and V-shaped antennal scrobes. This species is common in

lowland tropical forests of Central and South America. In Colombia, it is found in 13 departments, between 0 and 1846 m above sea level. The nest, which approximately contains between 200 and 3000 individuals, is usually established at the base of a large tree in which workers forage. Despite its basal position in the phylogeny of Formicidae, *P. clavata* exhibits a remarkably complex spectrum of behaviors, allowing it to exploit efficiently and flexibly the resources (nectar, prey) available in the forest canopy. Several organisms have developed relationships with *P. clavata* (e. g. parabiosis, inquilinism, parasitism). The sting is famous for being the most painful of the Hymenoptera. Several indigenous peoples use it during initiation rituals. The venom contains a cocktail of molecules with diverse properties, such as the neurotoxic poneratoxin. This chapter presents a synthesis of the evolution, biogeography, ecology and natural history of *P. clavata*, with the hope to stimulate new research on this magnificent and fascinating ant.

Caracterización y diagnosis

Paraponerinae Emery 1901 es una subfamilia neotropical pequeña con una única tribu, Paraponerini Emery 1901, un único género, *Paraponera* F. Smith 1858, y dos especies conocidas, una fósil, *Paraponera dieteri* Baroni Urbani 1994, y una viviente, *P. clavata* Fabricius 1775. Ésta última se conoce por ser una de las hormigas más grandes del mundo y por tener una picadura muy dolorosa.

Los caracteres diagnósticos (apomorfias) de la subfamilia son: presencia de surcos antenales bien evidentes, los cuales alcanzan la base de la carena frontal y se encorvan por encima de los ojos formando una V sobre la cabeza (figura 21.1), tercer segmento abdominal (postpeciolo) reducido y deprimido (presencia de un cinto), peciolo con un pedúnculo largo, con fusión tergoesternal completa



Figura 21.1. Reina de *Paraponera clavata* recién fertilizada en búsqueda de un lugar donde establecer su nido en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador. El surco antenal en forma de 'V', el tercer segmento abdominal (postpeciolo) reducido y el peciolo de forma característica con un pedúnculo largo son bien visibles. (Foto: Milan Kozánek).

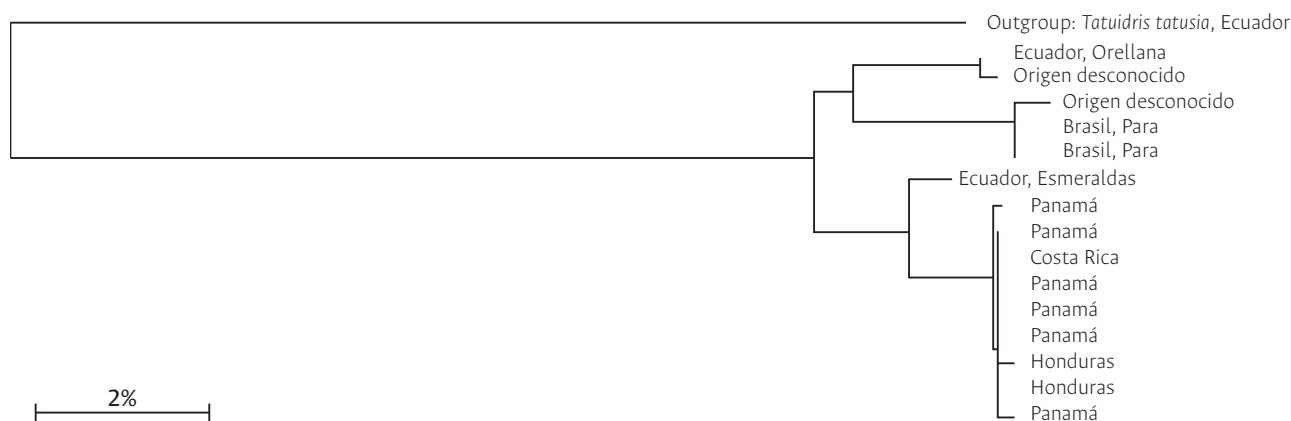


Figura 21.2. Árbol de *Neighbour-Joining* basado en secuencias del gen mitocondrial *coi* de individuos de *Paraponera clavata* disponibles en bold (<http://www.boldsystems.org/> [28.i.2015]). Se indica el origen geográfico de los especímenes.

pero sin laterotergos, hipopigidio con espinas a lo largo de su margen lateral, y esterno abdominal VIII del macho con apodemas anteriores largos. Otros caracteres importantes (probables plesiomorfias) son: mandíbula con un diente próximo-basal, garras pretarsales con un diente pre-apical, pronoto con tumosidades laterales, proceso postpeciolar anteroventral ausente, margen anterior del clipeo con un par de dientes, y lóbulo yugal bien desarrollado en el ala posterior de los reproductores (Baroni Urbani, 1994; Bolton, 2003; Lattke, 2003a; Arias-Penna, 2008).

Se resalta que, aunque las escobas antenales se han desarrollado innumerables veces en diferentes taxones de hormigas, su forma en Paraponerinae (en forma de V) es totalmente distinta y probablemente es un carácter que se desarrolló independientemente (Arias-Penna, 2008). Hay convergencia en las prominencias pronotales entre *Paraponera* y algunas especies de *Ectatomma* F. Smith 1858, pero si se comparan, estas estructuras usualmente no se encuentran bien desarrolladas en *Paraponera* (Lattke, 1994). De la misma manera, el hipopigidio de algunas hormigas como *Stigmatomma reclinatum* (Mayr 1879), *Pachycondyla impressa* (Roger 1861) o las especies de *Dinoponera* Roger 1861, tienen espinas o dientes, pero se considera que son caracteres derivados que se han desarrollado independientemente (Bolton, 2003). *Dinoponera*, otro género exclusivo del Neotrópico que cuenta con especímenes de gran tamaño, tiene también un par de dientes clipeales bien desarrollados, pero carece de surcos antenales y de pedúnculo peciolar. En conclusión, *P. clavata* es fácil de distinguir tanto de las otras especies de hormigas neotropicales como de las especies de otras regiones del mundo.

Aunque la especie es generalmente considerada como monomórfica, *P. clavata* presenta variaciones alométricas entre las obreras de una misma colonia. La cabeza crece más rápido que las otras partes del cuerpo; igualmente, la porción anterior de la cabeza crece de manera más rápida que las porciones laterales, de tal forma que las obreras

más grandes, además de tener una cabeza de mayor tamaño, la tienen también más alargada (Breed, 2002). Dentro de una colonia, la distribución del tamaño de las obreras es unimodal y sesgada en dirección de las de tamaños grandes (Breed y Harrison, 1988). La alometría parece tener un significado funcional porque las obreras que defienden el nido o las que forrajean son más grandes y tienen la cabeza más alargada que las hormigas que se encargan de la crianza o de las que permanecen dentro del nido. Además, los ovarios de las hormigas forrajeadoras están menos desarrollados, lo que indica que la diferencia morfológica y comportamental tiene aparentemente un impacto fisiológico (Breed y Harrison, 1988).

Azorsa y Sosa-Calvo (2008) propusieron que *P. clavata* podría consistir en varias especies morfológicamente crípticas, como se ha observado en *Daceton armigerum* (Latreille 1802), otra especie neotropical de amplia distribución. Esto podría quizás explicar las variaciones morfológicas y de coloración observadas por ciertos taxónomos (Arias-Penna, 2008). Esta hipótesis parece ser corroborada por algunos resultados preliminares. Por ejemplo, dos poblaciones brasileñas separadas por 1900 km presentaban cariotipos distintos: la población del Cerrado tenía $2n = 66$ cromosomas y la de la Amazonia $2n = 54$ (Costa *et al.*, 2005; Mariano *et al.*, este libro). Esta variación puede resultar de un proceso de especiación por vicarianza. Por ejemplo, utilizando las secuencias del gen mitocondrial *COI* de 15 individuos, disponibles en el sitio web BOLD (<http://www.boldsystems.org/>, consultado el 28 de enero de 2015), se obtuvieron tres clados: *P. clavata* de la Amazonia brasileña, de la Amazonia ecuatoriana y de América Central + oeste de los Andes (figura 21.2). La divergencia entre clados fue de un 4 %, aunque dentro de cada uno, la divergencia fue mínima (cerca del 0 %). Este patrón puede corresponder a especies alopatricas o por lo menos a poblaciones aisladas geográficamente con poco flujo de genes entre ellas. Se necesitan análisis citogenéticos y moleculares más amplios, incluyendo poblaciones representativas de toda el área de distribución,

para poner a prueba esta hipótesis. Dado que todavía falta corroborar con suficiente evidencia, asumiremos en este capítulo que se trata de una única especie, *P. clavata*, con amplia distribución.

Se conocen solamente dos fósiles de Paraponerinae (Wilson, 1986; Baroni Urbani, 1994), ambos del ámbar dominicano. Según las últimas estimaciones (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1996; Iturralde-Vinent, 2001), estos registros datan del Mioceno Inferior o Mioceno Medio entre 15 y 20 ma. La baja preservación del primer espécimen no permitía hacer comparaciones concluyentes con *P. clavata* (Wilson, 1986), pero el segundo ejemplar, al presentar un tamaño significativamente menor (longitud total: 19.8 mm contra 22.7-25.1 mm para *P. clavata*) y diferencias suficientemente claras en la escultura, justificó el reconocimiento de una especie distinta: *P. dieteri* Baroni Urbani 1994.

En la Internet (www.antweb.org) se encuentran disponibles fotos de los holotipos de *P. clavata* y *P. dieteri*, además de fotos SEM (microscopía electrónica de barrido) con detalles morfológicos realizadas por Keller (2011). En Whiting *et al.* (1989) se encuentran detalles sobre el aparato bucal de *P. clavata*, en Giovannotti (1996) sobre el órgano estridulador, en Caetano *et al.* (1986) y Caetano (1990) sobre la anatomía e histología del tracto digestivo, en Fedoseeva (2017) sobre la anatomía del espiráculo metatorácico, y en Hermann y Blum (1966), Hermann y Douglas (1976) y Hermann *et al.* (1984) sobre la morfología e histología del aparato venenoso. Los pocos estudios de las glándulas exocrinas no han revelado nada especial para *Paraponera* (J. Billen com. pers. [29 de enero de 2015]). En el presente libro (Billen, Capítulo 7) se encuentran disponibles varias fotografías de la glándula postfaringeal y de la glándula salivar de *P. clavata*. De igual manera, en el capítulo 13 (Delsinne *et al.*) se presentan fotografías de las alas y de los genitales. Además, se encuentran fotos en microscopía electrónica de barrido (SEM por sus siglas en inglés) de los dientes preapicales en las garras pretarsales en Orivel *et al.* (2001: figura 6F) y de la glándula metapleurale en Yek y Mueller (2010: figura 4C).

Sistemática

Emery (1901), en su clasificación de las Ponerinae, ubica *Paraponera* en la tribu monotípica de las Paraponerini [Paraponerini en su manuscrito], cerca de las Ectatommini. Los criterios utilizados para justificar esta decisión no fueron bien definidos, pero es posible que sea debido a las diferencias en los genitales y no solamente a su gran tamaño como lo sugirió Brown (1958). Posteriormente, Brown (1958) sinonimizó Paraponerini con Ectatommini debido a las similitudes observadas por Weber (1946) en el comportamiento y en la morfología de las alas y de los genitales de *Paraponera* y de *Ectatomma*. Sin embargo, Brown

reconoció que *Paraponera* era una Ectatommini un poco aberrante. La larva de *P. clavata* fue descrita e ilustrada por Wheeler y Wheeler (1952: página 117) y luego se consideró la larva como la menos especializada morfológicamente de la subfamilia Ponerinae (clasificación de la época) pero cerca de las Ectatommini, las cuales se diferencian en la forma del cuerpo y de las mandíbulas (Wheeler y Wheeler, 1971). Kugler (1991), al comparar el aguijón de los géneros incluidos en esta época en Ectatommini, concluyó que *Paraponera* no pertenecía a esta tribu y sugirió resucitar la tribu Paraponerini. El cambio fue realizado unos años después por Latke (1994), conclusión respaldada por una colección amplia de criterios morfológicos. Luego, Bolton (2003) reconociendo la unicidad morfológica de *Paraponera*, erigió el género en la subfamilia monotípica Paraponerinae, agrupándola en las subfamilias “poneromorfas”. El primer análisis molecular basado en secuencias del gen 28S ARNr confirmó la monofilia de Paraponerinae (Ouelette *et al.*, 2006), sin embargo, el ensamblaje “poneromorfas” fue polifilético. Por lo tanto, el uso del término “subfamilias poneroides” fue propuesto para referirse a este grupo no natural.

La filogenia molecular de las subfamilias realizada por Moreau *et al.* (2006), utilizando fragmentos de seis genes (cinco nucleares y uno mitocondrial), recobró la monofilia de Paraponerinae y sugirió que Agroecomyrmecinae (subfamilia también monotípica pero muy diferente desde el punto de vista morfológico) es su grupo hermano. Estas subfamilias se encuentran dentro de un clado monofilético denominado “Poneroides”. Brady *et al.* (2006), al usar secuencias de siete genes nucleares, obtuvo conclusiones similares, aunque no rechazó la hipótesis que ubica a Proceratiinae como grupo hermano de Paraponerinae. El clado Paraponerinae + Proceratiinae fue igualmente obtenido en el análisis de Rabeling *et al.* (2008) al usar secuencias de tres genes nucleares. Lacau *et al.* (2008), al estudiar la morfología del aguijón de Paraponerinae y otras cinco subfamilias, encontraron similitudes entre Paraponerinae y Proceratiinae, pero consideraron que era el resultado de una convergencia evolutiva. Ward (2010) y Kück *et al.* (2011) estimaron que no hay soporte fuerte para considerar las subfamilias poneroides como un clado monofilético, dejando Paraponerinae y las demás subfamilias poneroides en una situación de incertidumbre (politomía). Keller (2011), al realizar un extenso estudio basado en la morfología externa (139 caracteres estudiados) de las hormigas de los grupos “poneromorfos”, confirmó la posición incierta de Paraponerinae. En efecto, esta subfamilia aparece como grupo hermano de las subfamilias (Agroecomyrmecinae + Myrmicinae) + Proceratiinae o como grupo hermano de Heteroponerinae + Ectatomminae. Moreau y Bell (2013) combinaron los datos de Moreau *et al.* (2006), Brady *et al.* (2006) y Rabeling *et al.* (2008) para ofrecer una nueva filogenia de las subfamilias de hormigas.

En este estudio la posición de Paraponerinae como grupo hermano de Agrocomymecinae fue recuperada y el clado Paraponerinae + Agrocomymecinae apareció como grupo hermano de Ponerinae. Estos resultados fueron también obtenidos por Schmidt (2013) en su filogenia basada en secuencias de siete genes nucleares. Además, se estimó que Paraponerinae divergió de Agrocomymecinae hace unos 47 ma (Moreau y Bell, 2013). Esperamos que con la inclusión de más genes en los análisis filogenéticos, se resuelva la posición de Paraponerinae con respecto a las otras subfamilias.

Biogeografía

Paraponera clavata se conoce desde Nicaragua hasta Paraguay y en el estado de São Paulo, Brasil (Wild, 2007; Arias-Penna, 2008). No obstante, la especie está totalmente ausente en el bioma Mata Atlántica (Costa *et al.*, 2005) y en la parte centro-occidental de Venezuela (Lattke, 2003a). Esta hormiga prefiere los bosques mesófilos (Fernández, 1993) pero se encuentra también en bosques muy húmedos como los de la parte occidental de los Andes colombianos y ecuatorianos (ecorregión del Chocó), donde la pluviometría alcanza los ocho metros anuales (Murphy y Breed, 2007; Salazar *et al.*, 2015). La especie está también presente en el Cerrado brasileño (Costa *et al.*, 2005; Dáttilo *et al.*, 2014) donde fue encontrada inclusive hasta en una sabana donde solo crecen hierbas y arbustos (C.R.F. Brandão, com. pers. en Murphy y Breed, 2007). Los nidos de *P. clavata* se pueden encontrar en áreas de cultivo y rastrojos (Arias-Penna, 2008); es una especie muy común entre 0-750 m s. n.m., aunque también ha sido recolectada entre 1500-1600 m s. n. m. en el Parque La Amistad, Costa Rica (Murphy y Breed, 2007) y entre 1350-1846 m s. n. m. en el departamento colombiano de Antioquia (Vergara-Navarro y Serna, 2013).

A partir de 186 especímenes de centro y América del Sur con datos de georeferencia disponibles, Murphy y Breed (2007) construyeron mapas que predicen la distribución de la especie. Los resultados confirmaron que *P. clavata* es típica de bosques tropicales húmedos caracterizados por precipitaciones homogéneas durante el año. Su distribución está positivamente relacionada con la lluvia, ya sea a una escala amplia a lo largo de su rango de distribución o a una escala espacial más fina, como p. ej. al nivel de un país (Costa Rica) (Murphy y Breed, 2007). Otras variables que parecen influir positivamente en la distribución, pero de manera secundaria son la baja variación estacional, las altas temperaturas, la textura y la humedad del suelo. El tipo de vegetación parece tener un impacto menor. Es importante resaltar que todas esas variables están relacionadas con la precipitación y que es entonces difícil evaluar la importancia relativa. En el estudio de Murphy y Breed (2007), la cantidad de especímenes disponibles para construir el modelo de

distribución fue bajo, por lo que es necesario obtener más datos de distribución para lograr resultados más robustos. Sin embargo, el estudio reveló patrones sorprendentes, p. ej. *P. clavata* es poco común en la parte occidental de Costa Rica, aunque el hábitat parece corresponder a sus exigencias ecológicas. Tales resultados generan preguntas interesantes como: ¿Será que existen otros factores ecológicos que prohíben el establecimiento de *P. clavata* en esa zona?, ¿Será que este patrón de distribución es el producto de la historia de colonización de la especie?

Los registros fósiles de Paraponerinae son bastante escasos para reconstruir su paleodistribución. Actualmente no se ha registrado *P. clavata* en las islas del Caribe. Sin embargo, el descubrimiento de *P. dieteri* en ámbar dominicano indica que la subfamilia ha tenido una distribución más amplia en el pasado (Wilson, 1986; Baroni Urbani, 1994). Al igual que Lattke (2003b), nos preguntamos si “¿[*Paraponera clavata*] será un producto de evolución independiente en Suramérica o fue lo que quedó de un linaje de distribución más amplio?” Responder a esta pregunta es difícil, para esto es necesario descubrir nuevos fósiles o realizar estudios moleculares de filobiogeografía.

Distribución en Colombia

Paraponera clavata se encuentra ampliamente distribuida en las tierras bajas de Colombia y hasta el momento no hay registros para la región centro-oriental (Fernández, 1993). Se conoce de los departamentos de Amazonas, Antioquia, Caldas, Caquetá, Casanare, Cauca (Isla Gorgona incluida [Valdés-Rodríguez *et al.*, 2006]), Chocó, Cundinamarca, Meta, Nariño, Putumayo, Vaupés y Valle del Cauca. El ámbito altitudinal comprende desde 0 hasta 1846 m (Fernández, 1990, 1993; Sanjuán *et al.*, 2001; Arias-Penna, 2008; Sanabria-Blandón y Chacón de Ulloa, 2011; Serna y Vergara-Navarro, 2008; Vergara-Navarro y Serna, 2013).

Biología

Nidificación y reproducción. Las obreras de *P. clavata* forrajean principalmente en las partes altas del dosel, pero la gran mayoría de sus nidos se encuentran en el suelo, en la base de árboles (Janzen y Carroll, 1991). Las colonias pueden instalarse también en cavidades de árboles o entre horcaduras gruesas hasta por lo menos, 14 m de altura (Breed y Harrison, 1989). Se estima que entre el 5 y 15 % del total de nidos de *P. clavata* presentes en un bosque son arbóreos; sin embargo, la dificultad de acceder al dosel del bosque no ha permitido hacer una evaluación metódica de la densidad de esos nidos (Breed y Harrison, 1989). Esta información debería tenerse en cuenta al evaluar la abundancia, la biomasa o el impacto ecológico de la especie en una parcela forestal, ya que las obreras en actividad de forrajeo de *P. clavata* representan

Cuadro 21.1. Contenido de nidos excavados de *Paraponera clavata*.

Referencia	Janzen y Carroll (1991)		Breed y Harrison (1988)		Hermann (1975)
Lugar	La Selva, Costa Rica		La Selva, Costa Rica		Limón Cocha, Ecuador
Fecha	Agosto de 1969		Agosto de 1969		Octubre (¿de 1974?) ^c
	Nido 1	Nido 2	Nido 1	Nido 2	Nido 1
Obreras	708	1329	223	2326	131
Machos	0	12	18	0	4
Reinas sin alas	1	1	2	0 ^a	1
Reinas vírgenes	0	14	0	0	0
Huevos	63	85	Presencia	Presencia	-
Larvas ^b	450	233	151	97	55
Capullos y precapullos ^b	211	153	48	192	69

^a: Probablemente presente pero no encontrada.

^b: Número total, sin distinción de castas.

^c: El año de observación no está indicado en el artículo de Hermann (1975).

hasta el 3 % de la biomasa de las hormigas en el dosel de los bosques (Tobin, 1997).

La entrada a los nidos subterráneos es conspicua, con 1-2 cm de ancho y 5-10 cm de largo (Breed y Harrison, 1989; Janzen y Carroll, 1991). El eje principal está orientado paralelamente a la base del tronco de un árbol vivo, el cual forma a menudo uno de los lados de la abertura. Algunas aberturas pueden también encontrarse a varios centímetros por arriba del suelo, en la cima de torres apoyadas contra el tronco y formadas por la acumulación de tierra o de material vegetal (figura 21.3). Alrededor del nido puede haber tierra excavada y este puede tener una o varias aberturas (Hermann, 1975; Young y Hermann, 1980) (figura 21.3).

El nido se extiende dentro de un volumen que alcanza un metro cúbico (Fernández, 1993). En la superficie, el área ocupada por el nido mide 6280 cm² en promedio (Elahi, 2005). La temperatura dentro del nido es similar a la del suelo adyacente. Por el contrario, la humedad es significativamente inferior y el pH es superior (Elahi, 2005). Janzen y Carroll (1991), describen la estructura de dos nidos excavados en agosto de 1969 en La Selva, Costa Rica: “Unos túneles de 2 ó 3 cm de diámetro y de paredes lisas se dirigían desde la entrada principal hacia abajo y hacia afuera hasta las cámaras. El nido número 1 tenía treinta y tres cámaras (la más profunda a 35 cm) y el nido 2 cuarenta y tres (la más profunda a 62 cm). Las cámaras más superficiales estaban entre 7 y 10 cm por debajo de la superficie. Una cámara representativa a 7 cm de



Figura 21.3. Nido de *Paraponera clavata* establecido a la base de una palma con raíces fúlcreas en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador. Túneles de tierra y materiales vegetales se apoyan contra el tronco realizando las dos entradas visibles (flechas). Varias obreras están sobre el tronco. (Foto: Thibaut Delsinne).

profundidad tendría otras dos o cuatro más debajo de ella con 0,5 a 5 cm de tierra entre ésta y la próxima, en cualquier dirección vertical. Las cámaras eran de 13 a 16 mm desde el techo hasta el suelo y de 5 a 10 cm de un diámetro aproximadamente circular. El piso era plano y liso, el techo una cúpula. Cada cámara tenía dos o tres salidas conectadas por túneles de 11 a 15 mm de diámetro con otras cámaras en el mismo nivel y en otros niveles.” En ambos nidos la última cámara contenía una única reina, indicando que las sociedades son monoginas. Además de la reina, un nido maduro contiene aproximadamente entre 200 y 3000 individuos (cuadro 21.1; Bequaert, 1926; McCluskey y Brown, 1972; Hermann, 1975; Breed y Harrison, 1988; Janzen y Carroll, 1991; Dyer, 2002).

A pesar de que existe poca evidencia, se supone que la fundación de la colonia es no-claustral (Haskins y Enzmann, 1937; Michael Breed com. pers. en Keller *et al.*, 2014), es decir, la reina fundadora forrajea afuera del nido para alimentar la primera generación de obreras (Peeters y Molet, 2010). Sin embargo, la morfología del tórax de la reina, con un pronoto reducido, parece corresponder mejor al tórax de las especies que practican una fundación claustral (Keller *et al.*, 2014).

Hölldobler y Wilson (1990a) colectaron dos reinas sin alas, en la base de un mismo árbol, aparentemente en las primeras fases de creación de una colonia. Aunque podían estar juntas por pura casualidad, también es posible que ambas reinas iban a cooperar para iniciar una colonia, lo que se conoce como pleometrosis. De hecho, Breed y Harrison (1988) hallaron dos reinas sin alas en un nido pequeño. La pleometrosis es poco común en Formicidae y está restringida principalmente a las subfamilias

formicoides, con pocas excepciones como la Ponerinae *Neoponera villosa* (Fabricius 1804) (Peeters y Molet, 2010). ¿Es posible que *P. clavata*, una especie relativamente basal de Formicidae, funde sus colonias por pleometrosis, por lo menos de manera ocasional? En consecuencia, ¿será que la monoginia en esta especie es secundaria? Resolver esas preguntas sería valioso para comprender la evolución de las estrategias de reproducción en las hormigas.

En realidad, se sabe muy poco sobre las estrategias reproductivas de *P. clavata* y lo que se conoce hasta el momento sugiere que exhiben estrategias diversas. Breed y Harrison (1989) reportaron una colonia aparentemente en el proceso de fisión, estrategia conocida como fundación dependiente (Peeters y Molet, 2010): obreras cargando las larvas se separaban en dos direcciones distintas. En el laboratorio, McCluskey y Brown (1972) describieron como las obreras previamente aisladas de su reina aceptaron sin conflicto aparente una nueva reina recién fecundada. Este comportamiento podría haberse debido a las condiciones artificiales del laboratorio o al hecho de que todas las hormigas provenían de un mismo sitio, Isla de Barro Colorado (BCI, por sus siglas en inglés, Panamá), donde la variabilidad genética entre colonias es particularmente baja (Porter *et al.*, 1986). Estos resultados también sugieren que, por lo menos de vez en cuando, nuevas reinas pueden fundar sus colonias con la asistencia de obreras de colonias huérfanas. Indudablemente, más investigaciones deberían enfocarse en la reproducción de *P. clavata*, ya sea mediante observaciones directas o con evidencias moleculares, aprovechando p. ej. el desarrollo reciente de nuevos y útiles marcadores genéticos para estudios poblacionales (Butler *et al.*, 2014).

Cuadro 21.2. Registros de la densidad de nidos hipogeos de *Paraponera clavata*.

Lugar	Superficie de la parcela estudiada	Densidad observada (nidos/hectárea)	Referencias
Arboreto de La Selva, Costa Rica, bosque perturbado	3.5 ha	4.0	Bennett & Breed, 1985
Isla de Barro Colorado (BCI), Panamá, bosque no perturbado	50 ha	4.38	Belk <i>et al.</i> , 1989
BCI	50 ha	4.34	Thurber <i>et al.</i> , 1993
BCI	50 ha (Cuatro censos sobre dos años)	4.74, 3.92, 4.04, 4.2 => promedio = 4.2 Densidad máxima (incluyendo todos los nidos observados por lo menos una vez): 6.2	Pérez <i>et al.</i> , 1999
La Selva	60 bandas de 100 x 4 m => 2.4 ha	18 ± 4.5 (promedio ± SE)	Dyer, 2002

En *P. clavata* no se conoce una temporada de reproducción bien definida. La producción de reproductores ocurre durante todo el año, pero siempre en pocas cantidades, como lo demuestra la presencia de hembras y de machos en las trampas de luz y en los nidos excavados, en las diferentes temporadas del año (cuadro 21.1; Janzen y Carroll, 1991; Kanno, 1991; Fewell *et al.*, 1996). Los reproductores dejan el nido poco después de la puesta del sol (Bequaert, 1926; McCluskey y Brown, 1972; Young y Hermann, 1980; Kanno, 1991) y no se sabe hasta qué distancia se dispersan. Se considera que las reinas vírgenes de *P. clavata* atraen a los machos con feromonas (Shik y Kaspari, 2009). Los machos poseen una esperanza de vida notablemente larga, posiblemente en respuesta a este “síndrome de las hembras que atraen” (Shik y Kaspari, 2009). En laboratorio, los machos con posibilidad de alimentarse han vivido hasta 116 días (36 días de promedio, $DE \pm 23$, $n = 20$), el récord de longevidad más alto documentado para machos de hormigas (Shik y Kaspari, 2009). Además, al contrario de muchas especies, los machos de *P. clavata* tienen mandíbulas bien desarrolladas (Shik *et al.*, 2013), lo que sugiere que se alimentan en condiciones naturales.

Thurber *et al.* (1993) y Pérez *et al.* (1999) monitorearon durante tres años (1985-1987 y 1993-1995, respectivamente) los nidos de una parcela de 50 hectáreas en BCI. Los índices de mortalidad fueron muy elevados, entre 13 y 70 % según el intervalo de tiempo considerado. La esperanza de vida de una colonia fue sólo de 2.5 años, principalmente a causa de frecuentes conflictos intraespecíficos (Thurber *et al.*, 1993). El reclutamiento varió entre el 23 y 32 % (Pérez *et al.*, 1999). No existen evidencias de mudanza de nidos (Thurber *et al.*, 1993). En cuanto a las obreras, ellas pueden vivir por lo menos hasta dos semanas (Young y Hermann, 1980).

En bosques preservados y perturbados de Costa Rica y Panamá se han registrado alrededor de cuatro nidos subterráneos de *P. clavata* por hectárea, aunque se ha encontrado hasta un máximo de 18 por hectárea (Dyer 2002; cuadro 21.2). No se sabe si esta densidad es similar en otras regiones a lo largo del rango de distribución de la especie.

Varios estudios han revelado que la distribución de los nidos subterráneos es uniforme, es decir que los nidos guardan una cierta distancia entre cada uno (Bennett y Breed, 1985; Breed *et al.*, 1991; Thurber *et al.*, 1993; Pérez *et al.*, 1999), aunque Dyer (2002) observó una agregación de los nidos en La Selva (Costa Rica). Esta contradicción aparente se explica por el hecho que Dyer (2002) estudió el patrón de dispersión a una escala espacial más grande que los otros autores. En efecto, diferentes factores contribuyen en los patrones de dispersión de los nidos y las influencias relativas de cada uno están en función de la

escala espacial. Por ejemplo, Pérez *et al.* (1999) notaron en BCI que la distribución era uniforme a una escala espacial pequeña (< 6.25 ha) pero agregada a escalas más grandes.

A escala espacial pequeña, el patrón uniforme de distribución de los nidos parece resultar principalmente de una fuerte competencia intraespecífica que se manifiesta con las siguientes evidencias: 1) la observación de conflictos frecuentes entre colonias (Hermann y Young, 1980; Jorgensen *et al.*, 1984; Bennett y Breed, 1985; Breed *et al.*, 1991; Pérez *et al.*, 1999); 2) las agresiones entre obreras de diferentes nidos por el acceso y la defensa de recursos alimenticios efímeros (Breed *et al.*, 1991); 3) la mortalidad significativamente más elevada cuando las colonias están cercanas (a menos de 20 cm de distancia), en comparación con colonias más aisladas (Thurber *et al.*, 1993; Pérez *et al.*, 1999). Se resalta que, aunque *P. clavata* prohíbe a las obreras intrusas el acceso a su nido, no defiende un territorio definido (Breed *et al.*, 1991).

Uno de los mecanismos que también puede explicar la distribución de la especie es la distribución de los árboles en cuyas bases anida. Si *P. clavata* nidifica de manera preferencial en la base de plantas distribuidas de manera no aleatoria, los nidos de *P. clavata* presentarían también, una distribución no aleatoria. En el arboreto de La Selva, *P. clavata* construye su nido de manera preferencial en la base de la especie de Fabaceae *Pentaclethra macroloba* (Bennett y Breed, 1985), común y abundante en muchas zonas bajas neotropicales. Se trata de un árbol alto, con raíces tabulares y nectarios extraflorales (Bennett y Breed, 1985). Hölldobler y Wilson (1990a), al utilizar un olfatómetro demostraron que dos reinas fundadoras de *P. clavata* se dirigían hasta el olor de *Pentaclethra macroloba* y no hacia otras plantas. Aunque el tamaño del muestreo fue insuficiente para concluir de una manera definitiva, los resultados indican razonablemente en favor de una selección preferencial de *P. clavata* por este árbol. Sin embargo, la relación es facultativa ya que Bennett y Breed (1985) encontraron nidos de *P. clavata* en la base de otras nueve especies de árboles.

En una parcela de 50 hectáreas en BCI (Belk *et al.*, 1989) donde *Pentaclethra macroloba* estaba ausente, los nidos de *P. clavata* fueron encontrados tanto en la base de 76 especies de árboles o arbustos (de 291 especies presentes en la parcela), como en una palma (de 11 especies) y dos lianas. Se demostraron asociaciones significativas con la liana y cuatro especies de árboles del dosel medio y alto, y asociaciones negativas con cuatro especies de arbustos pequeños. En la misma localidad, Pérez *et al.* (1999) descubrieron nidos en la base de 76 especies de árboles, cinco de arbustos, dos palmas y una liana. En su mayoría, las asociaciones significativas observadas por Belk *et al.* (1989) se confirmaron. En ninguno de estos estudios se halló una asociación entre la presencia de

nidos de *P. clavata* y de plantas con nectarios extraflorales o raíces tabulares. De manera general, *P. clavata* anida preferencialmente en la base de plantas de mayor altura, que cuenten con ocho o más centímetros de diámetro a la altura del pecho (DAP), para acceder al dosel donde busca sus recursos alimenticios (Belk *et al.*, 1989; Pérez *et al.*, 1999; Elahi, 2005). Sin embargo, no se rechaza la posibilidad de que la presencia de raíces tabulares y de nectarios extraflorales en *Pentaclethra macroloba* constituyan ventajitas secundarias pero complementarias para *P. clavata*.

El patrón de distribución agregado de los nidos a escalas mayores, puede explicarse por el hecho de que *P. clavata* suele establecerse en las zonas menos húmedas del hábitat, p. ej. en las planicies altas donde está menos afectada por las inundaciones y las lluvias torrenciales (Thurber *et al.*, 1993; Pérez *et al.*, 1999; Elahi, 2005). También, en que la abertura de los nidos instalados en cuevas suele ubicarse al lado del tronco orientado hacia la parte baja de la pendiente, lo que sugiere que la colonia utiliza el árbol como escudo para protegerse de las escorrentías (Elahi, 2005). Thurber *et al.* (1993) han propuesto la hipótesis según la cual, las colonias instaladas en zonas inundables podían sobrevivir a las inundaciones gracias a mudanzas temporales hacia las partes altas, antes de regresar al nido original. Sin embargo, hasta ahora, no se han realizado estudios al respecto que corroboren esta hipótesis.

Paraponera clavata parece también preferir las áreas jóvenes de los bosques (Pérez *et al.*, 1999) así como las zonas perturbadas (Young y Hermann, 1980), probablemente porque encuentran a menudo más plantas con nectarios extraflorales en estas áreas, o porque existen muchas lianas que las hormigas emplean para subir hasta el dosel en busca de alimento (Pérez *et al.*, 1999).

Forrajeo. Las obreras de *P. clavata* forrajean de manera solitaria en la vegetación y suben hasta el dosel del bosque (Hermann, 1973, 1975; Young y Hermann, 1980; Breed y Bennett, 1985; Baader, 1996). Los caminos de forrajeo pueden pasar de un árbol al otro, formando un inmenso territorio tridimensional (Young y Hermann, 1980; Baader, 1996). Una forrajeadora puede encontrarse en ramas ubicadas hasta por lo menos 60 metros de su nido (Fewell *et al.*, 1992). Entre la salida y el regreso al nido de una hormiga, se estima que ésta habrá gastado alrededor de 1 h 15 min. y que habrá recorrido una distancia promedio de 125 m (Fewell *et al.*, 1996). Las hormigas suelen evitar forrajear en ramas de diámetro inferior a 2.7 mm (Yanoviak *et al.*, 2012; figura 21.4). Las obreras forrajean con menor frecuencia sobre el suelo hasta una distancia mínima de 30 metros del nido (Baader, 1996).

La actividad de forrajeo es más intensa durante la noche (Bequaert, 1926; McCluskey y Brown, 1972; Hermann, 1973, 1975; Barrett *et al.*, 1985; Breed y Bennett, 1985;

Harrison y Breed, 1987; Hölldobler y Wilson, 1990b; Hossaert-McKey *et al.*, 2001; Dyer, 2002; Davidson *et al.*, 2004; Dáttilo *et al.*, 2014) pero puede ocurrir durante el día (Mann, 1916; Young y Hermann, 1980; Fritz *et al.*, 1981; Janzen y Carroll, 1991; Fewell *et al.*, 1996), especialmente cuando el cielo está nublado (Hermann, 1975). Las lluvias fuertes pueden interrumpir el forrajeo (Hermann, 1975; Young y Hermann, 1980). Se ha observado que en Panamá como en Costa Rica, el patrón de actividad no presenta diferencias significativas entre colonias o entre estaciones (Dyer, 2002).

McCluskey y Brown (1972) observaron que en el laboratorio las obreras presentan dos picos de actividad, uno al crepúsculo y el otro al alba. Sin embargo, al modificar el ritmo natural de una colonia someténdola a fotoperiodos irregulares y temperatura constante, las obreras se volvieron más activas en el día. Curiosamente, las castas reproductivas mantuvieron un pico de actividad nocturno (McCluskey, 1965; McCluskey y Brown, 1972), lo que sugiere que distintos factores controlan la actividad circadiana de las diferentes castas. Por lo menos, uno de los factores que influye en la actividad de forrajeo es la disponibilidad de recursos alimenticios, como lo demostraron Harrison y Breed (1987) gracias a un experimento en el cual entrenaron a obreras para que explotaran cebos azucarados a horas fijas del día y de la noche.

Dieta. *Paraponera clavata* es una especie omnívora y oportunista en su selección de alimentos. Los transporta, ya sean líquidos o sólidos, entre las mandíbulas (figura 21.5). Esta característica facilita la observación y la identificación del alimento que las obreras llevan al nido. Según los estudios, entre 34 y 90 % de las cargas son líquidos y solamente del 8 al 30 % son presas o carroña (Hermann, 1975; Young y Hermann, 1980; Fewell *et al.*, 1996; Dyer, 2002; Larson *et al.*, 2014; McGlynn y Parra, 2016; pero véase McGee y Eaton, 2014). Las hormigas también cargan material vegetal, como corteza, pétalos o ramas, probablemente para la construcción del nido (Young y Hermann, 1980; Dyer, 2002; McGee y Eaton, 2014).

La recolección de material líquido que realiza *P. clavata* es igual de eficiente a las especies que tienen un “estómago social”, quizás gracias a la cabeza grande y alargada de las forrajeadoras (Davidson *et al.*, 2004). Los líquidos recolectados son néctar extrafloral (Janzen y Carroll, 1991; Hossaert-McKey *et al.*, 2001; Davidson *et al.*, 2004; Dáttilo *et al.*, 2014), néctar floral (Young, 1981) u otros líquidos vegetales como savia, jugo de frutos o resina (Kempf y Lenko, 1968; Young, 1977; Young y Hermann, 1980). Hasta el momento no se ha reportado que *P. clavata* explote la ligamaza producida por trofobiontes.

En cuanto a las presas capturadas, éstas son diversas y pertenecen a diferentes gremios (Tillberg y Breed, 2004). La mayoría son artrópodos, principalmente himenópteros adultos y orugas de lepidópteros (Dyer, 2002; Tillberg y Breed, 2004), aunque también pueden recolectar invertebrados (como caracoles) y pequeños vertebrados (como ranas) (Young y Hermann, 1980; Fritz *et al.*, 1981). La hormiga cortadora de hojas *Atta cephalotes* (Linnaeus 1758) representa ocasionalmente una parte significativa de las presas (Wetterer, 1994; Dyer, 2002). *Paraponera clavata* caza de manera oportunista y con baja selectividad (Dyer y Floyd, 1993; Dyer, 1995, 1997, 2002). Por ejemplo, de 70 especies de orugas de lepidópteros ofrecidas a diferentes colonias de *P. clavata*, solamente cerca del 16 % fueron totalmente rechazadas, principalmente aquellas que poseían compuestos químicos de defensa (Dyer, 1995, 1997). Además, gracias a la cooperación entre obreras, *P. clavata* puede cazar presas con un peso de hasta diez veces mayor que el peso de una sola obrera [una obrera pesa entre 100 y 250 mg (Fewell *et al.*, 1996)] (Dyer, 1995, 2002). Esta hormiga tiene así un espectro de presas mucho más amplio que otros insectos depredadores

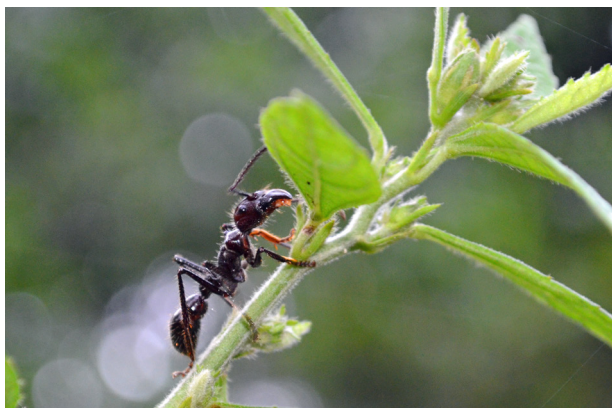


Figura 21.4. Obrera de *Paraponera clavata* forrajeando de día en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador. La especie se encuentra normalmente sobre ramas de diámetro superior a 2.7 mm (Yanoviak *et al.*, 2012). (Foto: Thibaut Delsinne).



Figura 21.5. Obrera de *Paraponera clavata* forrajeando de noche en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador. (Foto: Thibaut Delsinne).

(Dyer, 1997). El peso promedio (\pm DS) de la presa que es cargada por una obrera es de 23.8 ± 10 mg (Fewell *et al.*, 1996). Se calculó que la biomasa mínima de *P. clavata* en un bosque tropical es de 266 gramos por hectárea (Tillberg y Breed, 2004). En comparación, la biomasa de *Eciton burchellii* (Westwood 1842), un depredador clave en los ecosistemas neotropicales, es de 480 g/ha. Además, se estima que *P. clavata* consume entre 57 y 402 gramos de presas por hectárea y por día (Dyer, 2002). Así, por ser un depredador abundante y eficiente, *P. clavata* juega un papel ecológico importante, particularmente en la protección de las plantas contra la herbivoría y en el control de las poblaciones de artrópodos (Wetterer, 1994; Dyer, 2002; Tillberg y Breed, 2004). Así mismo, *P. clavata* es considerada una especie dominante o co-dominante en los mosaicos de hormigas arborícolas (Dejean *et al.*, 2003, 2007).

Dyer (2002) observó que las colonias de La Selva (Costa Rica) colectaban más néctar que las colonias en BCI (Panamá). En realidad, existe una amplia variación en la dieta, incluso entre colonias de una misma localidad (Tillberg y Breed, 2004; McGlynn y Parra, 2016). Tillberg y Breed (2004), al utilizar análisis isotópicos, corroboraron que la mayor parte del carbono y nitrógeno que constituye los tejidos de las obreras deriva respectivamente de las plantas y de las presas. Sin embargo, la presencia de bacterias simbióticas puede ofrecer una fuente suplementaria de nitrógeno, especialmente cuando la dieta contiene una proporción alta de carbohidratos (Larson *et al.*, 2014).

Fewell *et al.* (1992, 1996) calcularon que la razón “energía ganada con el consumo de un alimento / energía gastada para obtener este alimento” es de 67 para la caza de presas y de 3.9 para la explotación del néctar. En comparación con la hormiga *Pogonomyrmex occidentalis* (Cresson 1865), donde la razón es de 1000 cuando recolecta semillas. Tres factores que contribuirían a explicar esa diferencia son: 1) los costos metabólicos de *P. clavata* son altos debido a su gran tamaño; 2) los alimentos que explota son menos energéticos; 3) el forrajeo arbóreo hace que las distancias recorridas sean grandes. Así, las colonias de *P. clavata* están sólo un poco por encima del equilibrio energético. Eso puede explicar la estrategia reproductiva (producción continua, pero con bajo número de reproductores), la defensa agresiva de alimentos efímeros, y las adaptaciones comportamentales que disminuyen los costos del forrajeo.

Descripción del forrajeo y de la recolección de recursos alimenticios. Al inicio de la actividad de forrajeo, generalmente un poco antes de la puesta del sol, las obreras de *P. clavata* salen del nido en grupos pequeños o de manera solitaria. A veces durante unos minutos forman agregaciones inmóviles de preforrajeo de 5 a más de 50 individuos (*preforage aggregation*) antes de dispersarse y

forrajear individualmente (Hermann, 1973, 1975; Young y Hermann, 1980 pero véase Breed y Bennett, 1985). El ascenso hasta el dosel se hace a lo largo de caminos de forrajeo bien establecidos que las hormigas siguen de manera fiel (Breed y Bennett, 1985).

Mientras está forrajando, la hormiga deja una pista de feromonas que es usada para la orientación (Breed *et al.*, 1987). Las obreras también se orientan gracias a informaciones visuales memorizadas tales como el patrón clarooscuro del dosel y puntos de referencias disponibles en el hábitat (Barrett *et al.*, 1985; Harrison *et al.*, 1989; Baader, 1996; Ehmer, 1999). Las obreras también pueden emplear índices visuales u olfativos que provienen de la hojarasca (Harrison *et al.*, 1989; Ehmer, 1999). Se desconoce si *P. clavata* percibe y utiliza la polarización de la luz o el campo magnético terrestre. Además, *P. clavata* tiene la capacidad de memorizar lugares con recursos alimenticios disponibles en momentos fijos, lo que constituye una ventaja para la explotación de nectarios extraflorales (Harrison y Breed, 1987). La gran capacidad de ubicación y de memorización de *P. clavata* puede ser una estrategia útil para regresar al nido, especialmente cuando la obrera cae del dosel. En efecto, las obreras de esta hormiga no pueden planear, como sí lo hacen numerosas especies de hormigas que nidifican en los árboles como *Cephalotes atratus* (Linnaeus 1758) (Yanoviak *et al.*, 2011).

Cuando la obrera encuentra una presa, salta encima, la mantiene entre sus mandíbulas y la pica de manera repetitiva (Fritz *et al.*, 1981; Dyer, 1995, 2002). La captura de la presa tarda desde unos segundos hasta algunos minutos, sin embargo, cuando la presa es grande, *P. clavata* puede necesitar hasta 1.5 horas (Dyer, 2002). La mayoría de las presas posteriormente son llevadas intactas al nido (Tillberg y Breed, 2004). Si la presa es grande, se necesita la cooperación de varias hormigas. En este caso, la hormiga espera cerca de la presa hasta la llegada de otras forrajeadoras o regresa al nido una parte de la presa, para luego reclutar sus congéneres (Dyer, 2002). Para generalizar, cuando encuentra alimento, ya sea néctar o presa, la obrera tiene tres respuestas posibles: 1) comer y seguir su forrajeo; 2) llevar el alimento (o parte) al nido sin reclutar; 3) llevar parte del alimento y reclutar (Breed *et al.*, 1987).

Breed *et al.* (1987) demostraron que un mismo individuo puede recolectar líquidos azucarados, así como presas, rechazando la hipótesis de que las obreras están especializadas en la recolección de un sólo tipo de alimento. Sin embargo, Jandt *et al.* (2013) sugieren que en una colonia pueden existir individuos con un comportamiento especializado y estereotípico, y otros individuos con un comportamiento más flexible, el conjunto de esos individuos permitiría que la colonia pueda responder de manera adaptada a recursos variables.

El reclutamiento se realiza utilizando una pista de feromonas que es distinta de la pista de feromonas usada para la ubicación (Barrett *et al.*, 1985; Breed *et al.*, 1987; Breed y Harrison, 1987). La entrada al nido por parte de la hormiga reclutadora es una etapa obligatoria para que se inicie el reclutamiento. Sin eso, la pista de feromonas dejada por la hormiga es ignorada por sus congéneres (Breed y Harrison, 1987). Si dos hormigas son estimuladas para dejar una pista de reclutamiento y si sólo una de las dos entra al nido, las hormigas reclutadas seguirán únicamente la pista de feromonas dejada por la hormiga que entró al nido, lo que demuestra que las obreras pueden identificar tanto a cada individuo como a las pistas individuales de feromonas (Breed y Harrison, 1987). Esta capacidad es notable ya que al parecer es poco frecuente en Formicidae (Hölldobler y Wilson, 1990b; D’Ettorre y Heinze, 2005).

Se desconoce el mecanismo por el cual la forrajeadora activa el reclutamiento dentro del nido (Breed y Bennett, 1985), pero es probable que sea mediante estímulos táctiles o químicos (Nelson *et al.*, 1991). Sin embargo, existe la posibilidad de que sea a través de un estímulo acústico ya que *P. clavata* tiene la capacidad de estridular (Janzen y Carroll, 1991; Nelson *et al.*, 1991; Giovannotti, 1996). Las hormigas reclutadas salen en grupos, generalmente en compañía de la reclutadora, indicando de esta manera que el reclutamiento es un fenómeno activo que necesita una “facilitación social” (Breed y Bennett, 1985; Fewell *et al.*, 1992). Breed y Bennett (1985) resaltan el hecho de que este proceso de reclutamiento es más sutil que un simple reclutamiento en tándem (*tandem running*) sugerido por Young y Hermann (1980). La cantidad de hormigas reclutadas puede ser numerosa: Breed y Bennett (1985) reportaron un total máximo de 352 individuos reclutados durante la hora que seguía al descubrimiento de un cebo azucarado por parte de la primera hormiga. Por su parte Nelson *et al.* (1991) indicaron que hasta 200 obreras podían explotar un líquido azucarado en el mismo tiempo. Se puede entonces hablar de un “reclutamiento en masa” (Breed y Bennett, 1985).

En general, la obrera que tiene la iniciativa del reclutamiento es la principal responsable del mantenimiento de la pista de feromonas durante toda la recolección del alimento, probablemente porque es su olor en particular el que las congéneres siguen (Nelson *et al.*, 1991). Estos autores notaron también que las hormigas reclutadas tienen cuatro comportamientos principales: 1) transportar parte del alimento hasta el nido dejando una pista de feromonas (*markers*); 2) transportar sin dejar pistas (*foragers*); 3) no participar en la recolección pero patrullar de manera agresiva alrededor del alimento y de las pistas, aparentemente para defender el recurso (*patrollers*); 4) comer el alimento sin llevarlo al nido y sin contribuir con la formación de la pista de reclutamiento

(visitors). La mayoría pertenecen a la segunda categoría. Además, Harrison *et al.* (1989) observaron que las recién reclutadas utilizan al inicio del reclutamiento, la pista de feromonas para orientarse, pero con la experiencia, cambian de estrategia y se ubican mejor con índices visuales. En cuanto a la división de las labores, el hecho de que gran parte de las obreras no dejan pistas y la utilización de información visual en lugar de feromonas, pueden representar adaptaciones para maximizar la rapidez de la explotación de recursos efímeros (Nelson *et al.*, 1991).

Se debe notar que el reclutamiento es gradual: entre más grande sea el tamaño del alimento o de mejor calidad, es más frecuente que ocurra un reclutamiento y por lo tanto el número de hormigas reclutadas se incrementará (Breed *et al.*, 1987). Cuando el recurso es un líquido azucarado, el volumen disponible es más determinante para el reclutamiento que la concentración de carbohidratos (Breed *et al.*, 1987; Fewell *et al.*, 1992; Breed *et al.*, 1996a). Además, tanto la probabilidad de reclutamiento como la cantidad de hormigas reclutadas disminuye cuando la distancia del alimento aumenta con respecto al nido (Fewell *et al.*, 1992; Breed *et al.*, 1996a, 1996b).

La estrategia de reclutamiento en sí cambia en función de la distancia. Gracias a soluciones azucaradas teñidas con colorantes alimentarios, Fewell *et al.* (1992) demostraron que cuando las forrajeadoras están alejadas de su nido, reclutan hormigas presentes en la vegetación en lugar de hormigas del nido y transfieren el néctar a otras obreras para que éstas lo transporten hasta el mismo. Una porción de las obreras de una colonia se mantiene permanente en lugares lejanos para facilitar este proceso (Fewell *et al.*, 1992, 1996). Esta “brigada de baldes” (*bucket brigade*, según la terminología de Fewell *et al.*, 1996) especializada en el espacio y en sus labores, así como el reclutamiento extranidal, reducen de manera significativa el tiempo y el costo energético requerido para recolectar el alimento.

Se demostró también que cuando una forrajeadora encuentra una solución azucarada, invierte tiempo explorando en los alrededores e intentando encontrar recursos parecidos. El tiempo invertido no está relacionado con la concentración de la solución pero está positivamente relacionado con el volumen de la solución y con la distancia a la cual se encuentra el recurso con respecto al nido (Breed *et al.*, 1996a). Por otro lado, existen estrategias individuales: una hormiga invierte más o menos tiempo de manera constante (Breed *et al.*, 1996b). Tres clases principales de obreras pueden reconocerse: 1) las que buscan por poco tiempo pero que reclutan; 2) las que buscan por poco tiempo y que no reclutan; 3) las que buscan por más tiempo y que no reclutan. La estrategia no es completamente fija: el individuo puede modificar su comportamiento en función de su experiencia.

Aunque, los mecanismos detrás de esas especializaciones permanecen desconocidos (Breed *et al.*, 1996b).

En conclusión, *Paraponera clavata* tiene la capacidad de evaluar la calidad de un alimento y de adaptar su comportamiento en función de varios factores (p. ej. distancia del recurso con respecto al nido, volumen y concentración). Aunque ocupa una posición relativamente basal en la filogenia de Formicidae, *P. clavata* exhibe un espectro comportamental notablemente complejo que le permite explotar de manera eficiente y flexible los recursos efímeros disponibles en el dosel del bosque.

Interacciones con otros organismos. *Paraponera clavata* es una especie común y abundante, por lo tanto, no sorprende que varios organismos hayan desarrollado relaciones con ella.

Un caso interesante es la parabiosis (nido compartido) entre *P. clavata* y la hormiga *Gigantiops destructor* (Fabricius 1804). Esta asociación fue encontrada en Brasil, estado de Mato Grosso [seis nidos parabioticos] (Kempf y Lenko, 1968), Perú, Parque Nacional del Manu [cuatro nidos] (Tobin, 1989), y en Guayana Francesa [un nido] (Beugnon *et al.*, 2001). Aunque la asociación es facultativa (existen nidos mono-específicos de ambas especies), parece frecuente en ciertas localidades (Kempf y Lenko, 1968; Tobin, 1989). En condiciones naturales, las dos especies presentan una tolerancia recíproca, sin evidencia de agresividad, pero se evitan y no tienen contactos directos. Según Kempf y Lenko (1968), las forrajeadoras de las dos especies salen y entran por la misma abertura del nido, pero Tobin (1989) reportó que las entradas utilizadas por cada especie estaban separadas por unos centímetros. Una vez que *G. destructor* ocupa las cámaras construidas por *P. clavata* cierra el acceso a ésta, reduciendo el diámetro de la entrada y colocando un guardia (Kempf y Lenko, 1968). Sin embargo, los túneles del nido son utilizados por ambas especies. No se sabe si la asociación es un mutualismo o un tipo de parasitismo por parte de *G. destructor*. Es posible que *G. destructor* aproveche de la agresividad de su vecina y de la disponibilidad del nido, sin embargo, es difícil identificar las ventajas potenciales que *P. clavata* recibe de esta asociación.

En la Isla de Barro Colorado (Panamá), 50 % de los nidos están ocupados por uno o dos individuos del ambliopigio *Phrynus barbadensis* (*Ph. gervaisii* en LeClerc *et al.*, 1987, Pérez *et al.*, 1999 pero ahora sinonimizado por Armas y Seiter, 2013). Este artrópodo es un inquilino oportunista del nido de *P. clavata* y lo utiliza como refugio diurno y lugar de reproducción. Este ambliopigio se queda dentro del nido, a los lados de la entrada y a distancia de las obreras de *P. clavata*. No existe evidencia de agresividad y su presencia parece pasar inadvertida por las obreras. De nuevo, la relación parece simplemente en favor de

Phrymus barbadensis que disfruta de un hogar protegido por las hormigas agresivas. Sin embargo, Pérez *et al.* (1999) notaron que los nidos con amblipligios tenían una menor tasa de mortalidad (17 %), en comparación con aquellos sin amblipligios (61 %). ¿Será que esta diferencia resulta de una selección de los nidos más prósperos por parte de *Phrymus barbadensis*? ¿Será que la relación amblipligio-hormiga incrementa la esperanza de vida de la colonia gracias a la obtención de beneficios aún no identificados que favorecen a *P. clavata*? Se necesitan más estudios para responder a estas preguntas. Es importante resaltar que la distribución de esta especie de amblipligio coincide en gran parte con la distribución de *P. clavata* en centro y América del Sur (Armas y Seiter, 2013), por lo que un primer paso sería verificar si esta asociación amblipligio-hormiga se encuentra en otros lugares distintos a BCI.

Apocephalus paraponeræ (Diptera: Phoridae) es un parasitoide de individuos moribundos o heridos de *P. clavata* (Brown y Feener, 1991a). Ambas especies tienen distribuciones geográficas similares (Brown y Feener, 1991a). *Apocephalus paraponeræ* al parecer tiene varias especies de hormigas como hospederos (Morehead y Feener, 2000a). Sin embargo, un conjunto de evidencias reveló que “*A. paraponeræ*” es en realidad un complejo de por lo menos cuatro especies morfológicamente crípticas y que cada uno de esos lineajes explota un hospedero diferente (Morehead *et al.*, 2001). La relación entre *P. clavata* y su parasitoide parece ser estricta. Machos y hembras de la mosca son atraídas hacia hospederos a través de pistas olfativas (Feener *et al.*, 1996). En La Selva, *A. paraponeræ* es atraída por dos feromonas de alarma (4-metil-3-heptanona y 4-metil-3-heptanol) producidas por la glándula mandibular y liberadas por *P. clavata* durante sus numerosos conflictos intraespecíficos (Feener *et al.*, 1996). Estas feromonas son también producidas por otras especies de hormigas (Hölldobler y Wilson, 1990b). En la Isla de Barro Colorado, *A. paraponeræ* es atraída por moléculas más específicas, pero aún no identificadas (Morehead, 2001). A corta distancia, *A. paraponeræ* usa el gran tamaño de *P. clavata* como índice visual para corroborar la identidad de su hospedero. Finalmente, el parasitoide usa los hidrocarburos cuticulares de *P. clavata* para confirmar nuevamente la identidad de la especie, o como estímulo para iniciar la oviposición (Morehead y Feener, 2000b). Las moscas se alimentan de los fluidos del hospedero y se reproducen cerca de él. Finalmente, varias hembras parasitoides ponen cada una entre 1 y 15 huevos en una sola obrera, lo que hace que un único hospedero pueda recibir hasta 40 huevos (Brown y Feener, 1991b; Morehead y Feener, 2000a; Morehead, 2001). El desarrollo de las larvas es muy rápido: sólo necesitan entre 2-3 días antes de empupar (Brown y Feener, 1991b). Pueden emerger hasta 20 larvas de una sola obrera (Brown y Feener, 1991a; Morehead y Feener, 2000a). Las larvas terminan su metamorfosis en la hojarasca, proceso que tarda alrededor de 17 días (Brown y Feener, 1991b).

Al final, hasta siete moscas adultas pueden emerger de una sola obrera (Morehead y Feener, 2000a).

La densidad de las poblaciones de *A. paraponeræ* es muy alta en comparación con otras Phoridae (Brown y Feener, 1991a). Es muy probable que este parasitoide tenga un impacto significativo sobre la biología, la etología y la evolución de *P. clavata*. Janzen y Carroll (1991) y Pérez *et al.* (1999) indicaron que las obreras modifican su comportamiento en presencia de *A. paraponeræ*. Sin embargo, esta área de investigación sigue abierta.

Existen otras especies que se aprovechan de *P. clavata*. Por ejemplo, Emery (1904) reportó la presencia de un gusano (Nematoda: Adenophorea: Mermithidae) de 15 cm o más de largo en el metasoma de una obrera. Aquella no presentaba anomalías morfológicas aparte de un metasoma protuberante. Aunque según nuestro conocimiento, es el único caso reportado de una “mermithergate” en *P. clavata* (Wheeler, 1937; Poinar *et al.*, 2006), probablemente sea un hecho común pero poco documentado. De igual manera, *P. clavata* es la víctima de varias especies de hongos entomopatógenos, p. ej. *Ophiocordyceps kniphofioides* var. *ponerinarum* y *O. australis* (Ascomycota: Ophiocordycipitaceae)¹ (Sanjuán *et al.*, 2001; figura 21.6), pero se desconoce el impacto de esos organismos sobre las poblaciones de *P. clavata*.

Varios insectos mimetizan a *P. clavata* aprovechando de manera indirecta la abundancia y agresividad de esta hormiga. Es el caso del cerambícido *Acyphoderes sexuales*, el cual tiene la apariencia e imita el comportamiento de *P. clavata* cuando camina sobre las ramas. Cuando es capturado, estridula como la hormiga y simula agujonear (Silberglied y Aiello, 1976; Janzen y Carroll, 1991).



Figura 21.6. *Paraponera clavata* víctima del hongo entomopatógeno *Ophiocordyceps* cf. *kniphofioides* (Otoyaku, Ecuador; determinación del hongo: Václav Kautman; Foto: Milan Kozánec).

¹ En Sanjuán *et al.* (2001), se lee *Cordyceps* en lugar de *Ophiocordyceps* pero seguimos aquí la nomenclatura de Sung *et al.* (2007).

Es seguro que otras interacciones quedan por descubrir. Por ejemplo, Wetterer (1993) observó que nidos de *P. clavata* y de varias especies de *Acromyrmex* Mayr 1865, distan muy poco el uno del otro y que las obreras de ambos géneros forrajean a lo largo de las mismas pistas. Así, puede existir una posible asociación entre ambas hormigas, pero hasta ahora no hay observaciones que verifiquen esta hipótesis.

Sería también interesante estudiar el impacto de *P. clavata* sobre los vertebrados. Por ejemplo ¿será que los monos evitan los árboles ocupados por la hormiga? Dentro de lo que conocemos, esta área de investigación está sin explorar.

Recientemente, varias interacciones de *P. clavata* con microorganismos, principalmente bacterias endosimbióticas, han sido descubiertas gracias al avance de los análisis moleculares. De esta manera se descubrió que esta hormiga puede ser el hospedero, por lo menos facultativo, de bacterias de los géneros *Spiroplasma* (Firmicutes: Entomoplasmatales), *Asaiia* (Alphaproteobacteria: Rhodospirillales), y “*Bartonella*-like” (Alphaproteobacteria: Rickettsiales) (Kautz *et al.*, 2013, Larson *et al.*, 2014). Curiosamente, *Wolbachia*, un simbiote común en las hormigas (Russel, 2012), no ha sido descubierto en las pocas obreras de *P. clavata* estudiadas hasta ahora (Russel *et al.*, 2009; Kautz *et al.*, 2013). ¿Será que los endosimbiontes arriba mencionados impactan negativamente a *P. clavata*, p. ej. manipulando las proporciones de castas de sus colonias y de sus poblaciones? ¿Será que impactan positivamente, teniendo p. ej. una función trófica o inmunológica? La prevalencia de “*Bartonella*-like” en colonias con dieta basada principalmente en néctar extrafloral, sugiere efectivamente que pueden tener un papel en el metabolismo del nitrógeno (Larson *et al.*, 2014). Además, ¿será que esas asociaciones cambian entre poblaciones o en función de la dieta? Todas estas preguntas están siendo abordadas actualmente por Stefanie Kautz y Corrie Moreau del Field Museum de Chicago. Seguramente los resultados revelaran hechos fascinantes en los próximos años.

Relación con el ser humano. La picadura de *P. clavata* es muy famosa por ser la más dolorosa entre los himenópteros (Schmidt *et al.*, 1984; Starr, 1985). El veneno es insípido y, en consecuencia, no tiene un papel repulsivo cuando se ingiere (Schmidt, 1986). Sin embargo, cuando se inyecta a un ser humano, induce un dolor inmediato, intenso y debilitante que dura sin cesar por lo menos entre tres a cinco horas, malestar que continúa a menudo durante 24 o más horas. A veces el dolor se acompaña de atontamiento, fiebre, escalofrío, náusea, vómito, inflamación (figura 21.7), adenopatía, temblor incontrolable y arritmia cardíaca (Bequaert, 1926; Weber, 1939; Hermann y Blum, 1966; McCluskey y Brown, 1972; Schmidt *et al.*, 1984; Schmidt, 1986; Haddad *et al.*,

2005). En los vertebrados, la dosis mortal de veneno de *P. clavata* en la mitad de un conjunto de animales de prueba (= dosis letal o LD₅₀) es de 6 mg de veneno por kilogramo o 30 picaduras/kg (Schmidt *et al.*, 1984; Schmidt, 1990; Piek *et al.*, 1991a).

No es de extrañar los muchos nombres vernáculos que ha recibido *P. clavata*, los cuales a menudo se refieren al dolor que produce la picadura. Entre los nombres comunes se destacan: *chacha*, *folofa* en Panamá; *insulla*, *calentura*, *perro negro*, *jaula*, *tocandira* en Perú; *bala* en Costa Rica; *conga*, *yanave*, *veinticuatro horas* en Colombia y Ecuador; *tapiat*, *tocandeira*, *vinte-e-quatro*, *formiga de febre*, *formiga de quatro picadas* en Brasil (Baroni Urbani, 1994; Césard, 2005a; Arias-Penna, 2008).



Figura 21.7. Reacción inflamatoria de 3, 12 y 24 horas después de una picadura de *Paraponera clavata*. (Fotos: Thibaut Delsinne).

Varias etnias indígenas han desarrollado de manera independiente dolorosos rituales de iniciación durante los cuales hombres jóvenes tienen que ponerse guantes o pecheras tejidas con material vegetal, llenos de obreras de *P. clavata* fijadas entre las mallas, y soportar hasta 30 minutos las picaduras de estos insectos molestados. El hombre tendrá que pasar el ritual hasta 25 veces a lo largo de su vida para recibir el respeto de los mayores. Eso ocurre p. ej. en los Warao y los Piaroa de Venezuela o los Sateré-Mawé del centro del Brasil (Haddad *et al.*, 2005; Césard, 2005a, 2005b; Bosmia *et al.*, 2015). Más que una prueba de coraje o de resistencia al dolor, la ceremonia sirve para transferir el veneno, símbolo de una fuerza vital, a los futuros hombres adultos, lo que refleja bien el animismo de esos pueblos (Césard, 2005a, 2005b). Además, la picadura de *P. clavata* es usada a menudo como remedio, p. ej. contra el reumatismo.

La fama de *P. clavata* es tal que la hormiga empieza a ser conocida en culturas distantes de su área de distribución: un héroe del manga violento *Terra Formars* tiene poderes que fueron inspirados en su picadura.

Bioquímica del veneno

El veneno de *P. clavata* es uno de los más estudiados en las Formicidae. Contiene un coctel de moléculas con propiedades diversas: gran cantidad de ácido fórmico, lo que da al veneno un pH muy bajo (Szolajska *et al.*, 2004); varias enzimas (fosfolipasas, hialuronidasa, fosfatasas ácida y alcalina, fosfodiesterasa) que pueden ser tóxicas o agentes dispersantes; moléculas hemolíticas (aunque esta propiedad es muy baja en comparación con el veneno de otros himenópteros); sustancias neurotóxicas (Schmidt *et al.*, 1984; Schmidt, 1986) y numerosos péptidos y proteínas (Zaitseva *et al.*, 1995; Aili *et al.*, 2017).

La acción neurotóxica se debe a la presencia de varias moléculas, principalmente de una cinina y, sobre todo, de un péptido de 25 aminoácidos llamado poneratoxina o PoTX (Piek *et al.*, 1989, 1991a). La PoTX fue la primera toxina peptídica aislada y secuenciada a partir del veneno de una hormiga (Piek *et al.*, 1991a). No tiene homología con secuencias de otros péptidos (Aili *et al.*, 2014). Tiene un peso molecular de más o menos 2755 Daltons y una estructura tridimensional en forma de 'V' con dos hélices alfa conectadas por un giro beta (Szolajska *et al.*, 2004; Aili *et al.*, 2014). Varios homólogos de PoTX se pueden encontrar en diferentes colonias de *P. clavata* e incluso dentro de una misma (Aili *et al.*, 2017; Johnson *et al.*, 2017).

La PoTX modula la cinética de los canales de sodio (Na⁺) de las membranas celulares tanto de vertebrados como de invertebrados (provocando una fibrilación muscular), afecta la transmisión neuromuscular colinérgica de los vertebrados, y bloquea la transmisión pre y postsináptica

del sistema nervioso central de los insectos (Piek *et al.*, 1989, 1991a, 1991b; Duval *et al.*, 1992; Heindrich *et al.*, 2002). La poneratoxina tiene así complejos efectos que difieren según los tejidos y las especies animales estudiadas. Además, la amplitud y la duración de su acción dependen de su concentración (Duval *et al.*, 1992). Las dos hélices alfa tienen propiedades diferentes: una es apolar y entonces hidrófoba, la otra polar y cargada positivamente. Esta característica permite a PoTX tener dos modos complementarios de interacción con las membranas celulares, lo que incrementa la eficiencia de su efecto tóxico (Szolajska *et al.*, 2004). Es probable que en el saco reservorio de la glándula venenosa de *P. clavata*, la PoTX sea inactiva gracias al pH muy ácido del veneno. Es solamente cuando se inyecta en otro organismo y en un ambiente con un pH más elevado, que adquiere su estructura tridimensional y sus propiedades tóxicas (Szolajska *et al.*, 2004). Varios estudios se han realizado con el objetivo de evaluar el potencial de PoTX como insecticida biológico y su uso en farmacología (Szolajska *et al.*, 2004; Cortés Duque *et al.*, 2006; Rykaczewska-Czerwinska *et al.*, 2008, 2012).

El veneno contiene también varios glucosfolípidos de bajo peso molecular que tienen un efecto entomotóxico e inducen poros en las membranas celulares. Pluzhnikov *et al.* (2006) identificaron la estructura de uno de los glucosfolípidos, llamado LxLS. Curiosamente, LxLS tiene una estructura muy parecida a una molécula producida por bacterias Gram positivas, lo que sugiere alguna de las siguientes hipótesis: 1) que los endosimbiontes bacteriales participan en la producción del veneno de *P. clavata*; o 2) que hubo una transferencia genética horizontal entre una bacteria y *P. clavata*. Curiosamente, la formación de poros membranosos es una actividad típicamente producida por bacterias (Schlüns y Crozier, 2009).

Conclusión y perspectivas

Paraponera clavata es una hormiga fascinante por su gran tamaño, su importancia en rituales humanos, su veneno con aplicaciones farmacológicas potenciales y su comportamiento adaptado al forrajeo en el dosel del bosque.

P. clavata fue considerada durante mucho tiempo como una especie "primitiva", pero el descubrimiento de un repertorio comportamental complejo ha permitido cambiar radicalmente esta apreciación. En su repertorio se destacan: 1) reclutamiento activo con facilitación social resultando en un forrajeo en masa; 2) uso de pistas de feromonas; 3) reconocimiento de sus congéneres de manera individual; 4) aprendizaje temporal y espacial; 5) distribución de labores (p. ej. las obreras más grandes forrajean, las más pequeñas se encargan del nido, existe una "brigada de baldes", la deposición de feromonas

se realiza por sólo algunos individuos durante la explotación de un recurso alimenticio); 6) evaluación del valor nutritivo del recurso alimenticio (en función de su tipo, volumen, concentración, y distancia con respecto al nido); 7) adaptación del comportamiento para maximizar la explotación de ese recurso alimenticio (reclutamiento gradual). Sin embargo, quedan todavía muchos interrogantes sobre varios aspectos de su evolución, ecología, etología e historia natural. El avance de la biología molecular permitirá muy pronto establecer con certeza su posición en la filogenia de Formicidae y determinar si se trata de una única especie ampliamente distribuida o de un complejo de especies crípticas. Los estudios de filobiogeografía permitirán la descripción de sus patrones de colonización en América Latina. Con el incremento de registros, los factores que influyen en su distribución global serán identificados con más precisión. A una escala local, será posible revelar la estructura genética de las poblaciones y de las colonias. La estrategia reproductiva de la especie será confirmada y las implicaciones evolutivas relacionadas con la alta longevidad de los machos serán descubiertas. El estudio de colonias en cautiverio permitirá conocer la capacidad cognitiva de la especie al igual que su etología, en particular su *modus operandi* para reclutar congéneres y para compartir las labores. El papel de los endosimbiontes en la ecología trófica y el metabolismo de *P. clavata* podrá ser dilucidado. Se necesitarán observaciones en campo para establecer hasta qué punto las interacciones con otros organismos influyen sobre la biología de *P. clavata* y viceversa. Una parte importante de su vida ocurre en el dosel de los bosques. El acceso de los investigadores a este hábitat será necesario para completar la visión, posiblemente parcial, que se tiene hasta el momento de su ecología. *Paraponera clavata* posee varias características que hacen de ella un excelente objeto de estudio: tamaño grande, común, nidos fáciles a descubrir y relativamente poco poblados, posición relativamente basal en la filogenia, nicho ecológico probablemente único, entre otras. Indudablemente, estas características serán aprovechadas por los investigadores para revelar nuevos hechos interesantes sobre esta magnífica hormiga.

Agradecimientos

Agradecemos a Diana C. Arias-Penna, David A. Donoso, Fernando Fernández, Roberto J. Guerrero, Jeffrey Sosa-Calvo, y a dos evaluadores anónimos por sus sugerencias que han permitido mejorar nuestra revisión, a Justine Jacquemin por habernos facilitado el acceso a la literatura, así como a Milan Kozánek por su autorización para la reproducción de las figuras 21.2 y 21.6. Durante la elaboración de este capítulo, Thibaut Delsinne fue patrocinado por el Proyecto Prometeo de la Secretaría de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación (SENESCYT) de la República del Ecuador.

Literatura citada

- Aili, S.R., A. Touchard, P. Escoubas, M.P. Padula, J. Orivel, A. Dejean y G.M. Nicholson. 2014. Diversity of peptide toxins from stinging ant venoms. *Toxicon* 92:166-178.
- Aili, S.R., A. Touchard, F. Petitclerc, A. Dejean, J. Orivel, M.P. Padula, P. Escoubas y G.M. Nicholson. 2017. Combined peptidomic and proteomic analysis of electrically stimulated and manually dissected venom from the South American bullet ant *Paraponera clavata*. *Journal of Proteome Research* 16:1339-1351.
- Arias-penna, T.M. 2008. Subfamilia Paraponerinae. Pp. 119-122 en: E. Jiménez, F. Fernández, T.M. Arias y F.H. Lozano-Zambrano (eds.) *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Armas, L.F. y M. Seiter. 2013. *Phrynus gervaisii* (Pocock, 1894) is a junior synonym of *Phrynus barbadensis* (Pocock, 1893) (Amblypygi: Phrynidae). *Revista Ibérica de Aracnología* 23:128-132.
- Azorsa, F. y J. Sosa-calvo. 2008. Description of a remarkable new species of ant in the genus *Daceton* Perty (Formicidae: Dacetini) from South America. *Zootaxa* 1749:27-38.
- Baader, A.P. 1996. The significance of visual landmarks for navigation of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Sociaux* 43:435-450.
- Baroni Urbani, C. 1994. The identity of the Dominican *Paraponera* (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. V: Ponerinae, partim). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B (Geologie und Paläontologie)* 197:1-9.
- Barrett, B.A., C.D. Jorgensen y S.J. Looman. 1985. Foraging recruitment by the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Pan-Pacific Entomologist* 61:334-338.
- Belk, M.C., H.L. Black, D.C. Jorgensen, S.P. Hubbell y R.B. Foster. 1989. Nest tree selectivity by the tropical ant, *Paraponera clavata*. *Biotropica* 21:173-177.
- Bennett, B. y M.D. Breed. 1985. On the association between *Pentaclethra macroloba* and *Paraponera clavata* colonies. *Biotropica* 17:253-255.
- Bequaert, J.C. 1926. Medical and economic entomology. Pp. 255-257 en: R.P. Strong, G.C. Shattuck, J.C. Bequaert y R.E. Wheeler (eds.) *Medical Report of the Hamilton Rice 7th. Expedition to the Amazon, in Conjunction with the Department of Tropical Medicine of Harvard University 1924-1925*. Harvard University Press, Cambridge (Mass.), United Kingdom.
- Beugnon, G.P., P. Chagne y A. Dejean. 2001. Colony structure and foraging behavior in the tropical formicine ant, *Gigantiops destructor*. *Insectes Sociaux* 48:347-351.
- Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 71:1-370.

- Bosmia, A.N., C.J. Griessenauer, V. Jr. Haddad y S.R. Tubbs. 2015. Ritualistic envenomation by bullet ants among the Sateré-Mawé Indians in the Brazilian Amazon. *Wilderness and Environmental Medicine* 26:271-273.
- Brady, S.G., T.R. Schultz, B.L. Fisher y P.S. Ward. 2006. Evaluating alternative hypothesis for the early evolution and diversification of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103:18172-18177.
- Breed, M.D. 2002. Allometry in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Insectes Sociaux* 49:125-128.
- Breed, M.D. y B. Bennett. 1985. Mass recruitment to nectar sources in *Paraponera clavata*: A field study. *Insectes Sociaux* 32:198-208.
- Breed, M.D. y J.M. Harrison. 1987. Individually discriminable recruitment trails in a ponerine ant. *Insectes Sociaux* 34:222-226.
- Breed, M.D. y J.M. Harrison. 1988. Worker size, ovary development, and division of labor in the giant tropical ant *Paraponera clavata*. *Journal of the Kansas Entomological Society* 61:285-290.
- Breed, M.D. y J.M. Harrison. 1989. Arboreal nesting in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 61:133-135.
- Breed, M.D., J.H. Fewell, A.J. Moore y K.R. Williams. 1987. Graded recruitment in a ponerine ant. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:407-411.
- Breed, M.D., T.M. Stiller, J.H. Fewell y J.M. Harrison. 1991. Intercolonial interactions and nestmate discrimination in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Biotropica* 23:301-306.
- Breed, M.D., R.M. Bowden, M.F. Garry y A.L. Weickert. 1996a. Giving-up time variation in response to differences in nectar volume and concentration in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior* 9:659-672.
- Breed, M.D., C. Stierstorfer, E. Furness, J. Jeral y J. Fewell. 1996b. Individual constancy of localized search in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Journal of Insect Behavior* 9:673-682.
- Brown, B.V. y D.H. Jr. Feener. 1991a. Behavior and host location cues of *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 23:182-187.
- Brown, B.V. y D.H. Jr. Feener. 1991b. Life history parameters and description of the larvae of *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 25:221-231.
- Brown, W.L. Jr. 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. ii. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 118:173-362.
- Butler, I.A., K. Siletti, P.R. Oxley y D.J.C. Kronauer. 2014. Conserved microsatellites in ants enable population genetic and colony pedigree studies across a wide range of species. *PLoS ONE* 9:e107334 doi:10.1371/journal.pone.0107334.
- Caetano, F.H. 1990. Morphology of the digestive tract and associated excretory organs of ants. Pp 119-129 en: R.K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeno (eds.) *Applied Myrmecology. A World Perspective*. Westview Press, Boulder, San Francisco y Oxford, EUA.
- Caetano, F.H., M.I. Camargo-Mathias y W.L. Overall. 1986. Anatomia e histologia comparada do trato digestivo de *Dinoponera gigantea* e *Paraponera clavata* (Formicidae: Ponerinae). *Naturalia* 11:125-134.
- Césard, N. 2005a. Les épreuves d'insectes en Amazonie - Insect Ordeals in Amazonia. *Anthropozoologica, Publications Scientifiques du Museum* 40:55-80.
- Césard, N. 2005b. Supplices d'insectes en Amazonie indigène. *Insectes* 136:3-6.
- Cortés Duque, N., E. Torrado-León, J. Rincón Velandia y M.F. Guerrero Pabón. 2006. Evaluación de los efectos farmacológicos del veneno de la hormiga *Paraponera clavata* en preparaciones aisladas de aorta y duodeno. *Revista Colombiana de Ciencias Químico Farmacéuticas* 35:314-322.
- Costa, M.S., C.S.F. Mariano, A. Fernandes, S.G. Pompolo y J.H.C. Delabie. 2005. Variação cariotípica em populações distantes de *Paraponera clavata* (Fabricius) (Formicidae, Paraponerinae). xvii Simpósio de Mirmecologia-Biodiversidade e bioindicação. 3 pp.
- Cresson, E.T. 1865. Catalogue of Hymenoptera in the collection of the Entomological Society of Philadelphia, from Colorado Territory. [concl.]. *Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia* 4:426-488.
- Dáttilo, W., R. Fagundes, C.A.Q. Gurka, M.S.A. Silva, M.C.L. Vieira, T.J. Izzo, C. Díaz-Castelazo, K. Del-Claro y V. Rico-Gray. 2014. Individual-based ant-plant networks: diurnal-nocturnal structure and species-area relationship. *PLoS ONE* 9:e99838 doi:10.1371/journal.pone.0099838.
- Davidson, D.W., S.C. Cook y R.R. Snelling. 2004. Liquid-feeding performances of ants (Formicidae): ecological and evolutionary implications. *Oecologia* 139:255-266.
- Dejean, A., B. Corbara, F. Fernández y J.H.C. Delabie. 2003. Mosaicos de hormigas arbóreas en bosques y plantaciones tropicales. Pp. 149-158 en: F. Fernández (ed.) *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Dejean, A., B. Corbara, J. Orivel y M. Leponce. 2007. Rainforest canopy ants: The implications of territoriality and predatory behavior. *Functional Ecosystems and Communities* 1:105-120.
- D'Éttorre, P. y J. Heinze. 2005. Individual recognition in ant queens. *Current Biology* 15:2170-2174.
- Duval, A., C.O. Malécot, M. Pelhate y T. Piek. 1992. Poneratoxin, a new toxin from an ant venom, reveals an interconversion between two gating modes of the Na channels in frog

- skeletal muscle fibres. Pflügers Archiv - European Journal of Physiology 420:239-247.
- Dyer, L.A. 1995. Tasty generalists and nasty specialists? A comparative study of antipredator mechanisms in tropical lepidopteran larvae. Ecology 76:1483-1496.
- Dyer, L.A. 1997. Effectiveness of caterpillar defenses against three species of invertebrate predators. Journal of Research on the Lepidoptera 34:48-68.
- Dyer, L.A. 2002. A quantification of predation rates, indirect positive effects on plants, and foraging variation of the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. Journal of Insect Science 2:18, available online: insectscience.org/2.18.
- Dyer, L.A y T. Floyd. 1993. Determinants of predation on phytophagous insects: the importance of diet breadth. Oecologia 96:575-582.
- Ehmer, B. 1999. Orientation in the ant *Paraponera clavata*. Journal of Insect Behavior 12:711-722.
- Elahi, R. 2005. The effect of water on the ground nesting habits of the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. Journal of Insect Science 5:34, available online: insectscience.org/5.34.
- Emery, C. 1901. Notes sur les sous-familles des Dorylines et Ponérines (Famille des Formicidae). Annales de la Société Entomologique de Belgique 45:32-54.
- Emery, C. 1904. Zur Kenntniss des Polymorphismus der Ameisen. Zoologische Jahrbuecher Supplement-Band 7:587-610.
- Fabricius, J.C. 1775. Systema entomologiae, sistens insectorum classes, ordines, genera, species adiectis synonymis, locis, descriptionibus, observationibus. Flensburgi et Lipsiae [= Flensburg and Leipzig]: Korte. 832 pp.
- Fabricius, J.C. 1804. Systema Piezatorum secundum ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus. Brunswick: Carolum Reichard. xiv + 15-439 + 30 pp.
- Fedoseeva, E.B. 2017. The metathoracic spiracles in some ants and wasps (Hymenoptera: Formicidae; Vespidae). Russian Entomological Journal 26:49-62.
- Feener, D.H. Jr., L.F. Jacobs y J.O. Schmidt. 1996. Specialized parasitoid attracted to a pheromone of ants. Animal Behaviour 51:61-66.
- Fernández, F. 1990. Hormigas cazadoras de Colombia. Tesis para optar al título de Biólogo. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Fernández, F. 1993. Hormigas de Colombia iii: Los géneros *Acanthoponera* Mayr, *Heteroponera* Mayr y *Paraponera* FR. Smith (Formicidae: Ponerini: Ectatommini). Caldasia 17:249-258.
- Fewell, J.H., J.F. Harrison, T.M. Stiller y M.D. Breed. 1992. A cost benefit analysis of distance effects on foraging and recruitment in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. Oecologia 92:542-547.
- Fewell, J.H., J.F. Harrison, J.R.B. Lighton y M.D. Breed. 1996. Foraging energetics in of the ant, *Paraponera clavata*. Oecologia 105:419-427.
- Fritz, G., S.A. Rand y C.W. Depamphilis. 1981. The aposematically colored frog, *Dendrobates pumilo*, is distasteful to the large, predatory ant, *Paraponera clavata*. Biotropica 13:158-159.
- Giovannotti, M. 1996. The stridulatory organ of five Ponerinae species. A sem study (Hymenoptera, Formicidae). Fragmenta Entomologica 28:157-165.
- Haddad, V. Jr., J.L.C. Cardoso y R.H. Moraes. 2005. Description of an injury in a human caused by a false Tocandira (*Dinoponera gigantea*, Perty, 1833) with a revision on folkloric, pharmacological and clinical aspects of the giant ants of the genera *Paraponera* and *Dinoponera* (sub-family Ponerinae). Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo 47:235-238.
- Harrison, J.M. y M.D. Breed. 1987. Temporal learning in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. Physiological Entomology 12:317-320.
- Harrison, J.F., J.H. Fewell, T.M. Stiller y M.D. Breed. 1989. Effects of experience on use of orientation cues in the Giant Tropical Ant. Animal Behaviour 37:869-871.
- Haskins, C.P. y E.V. Enzmann. 1937. Studies of certain sociological and physiological features in the Formicidae. Annals of the New York Academy of Sciences 37:97-162.
- Heindrich, A.B., J.W. Mozrzymas, D. Konopińska y M. Scuka. 2002. The effect of poneratoxin on neuromuscular transmission in the rat diaphragm. Cellular and Molecular Biology Letters 7:195-202.
- Hermann, H.R. 1973. Formation of preforage aggregations in ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae), a possible step toward group raiding. Journal of the Georgia Entomological Society 8:185-186.
- Hermann, H.R. 1975. Crepuscular and nocturnal activities of *Paraponera clavata*. Entomological News 86:94-98.
- Hermann, H.R. y M.S. Blum. 1966. The morphology and histology of the hymenoptereus poison apparatus. i. *Paraponera clavata* (Formicidae). Annals of the Entomological Society of America 59:397-409.
- Hermann, H.R. y M. Douglas. 1976. Sensory structures on the venom apparatus of a primitive ant species. Annals of the Entomological Society of America 69:681-686.
- Hermann, H.R., M.S. Blum, J.W. Wheeler, W.L. Overall, J.O. Schmidt y J.-T. Chao. 1984. Comparative anatomy and chemistry of the venom apparatus and mandibular glands in *Dinoponera grandis* (Guerin) and *Paraponera clavata* (F.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). Annals of the Entomological Society of America 77:272-279.
- Hermann, H.R. y A.M. Young. 1980. Artificially elicited defensive behavior and reciprocal aggression in *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). Journal of the Georgia Entomological Society 15:8-10.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990a. Host tree selection by the Neotropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). Biotropica 22:213-214.

- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990b. The ants. Harvard University Press, Cambridge, EUA. 732 pp.
- Hossaert-Mckey, M., J. Orivel, E. Labeyrie, L. Pascal, J.H.C. Delabie y A. Dejean. 2001. Differential associations with ants of three co-occurring extrafloral nectary-bearing plants. *Ecoscience* 8:325-335.
- Iturralde-Vinent, M.A. 2001. Geology of the amber-bearing deposits of the Greater Antilles. *Caribbean Journal of Sciences* 37:141-167.
- Iturralde-Vinent, M.A. y R.D.E. MacPhee. 1996. Age and paleogeographical origin of Dominican amber. *Science* 273:1850-1852.
- Jandt, J., H.K. Larson, P. Tellez y T.P. McGlynn. 2013. To drink or grasp? How bullet ants (*Paraponera clavata*) differentiate between sugars and proteins in liquids. *Naturwissenschaften* 100:1109-1114.
- Janzen, D.H. y C.R. Carroll. 1991. *Paraponera clavata* (Bala, Giant Tropical Ant). Pp. 766-767 en: D.H. Janzen (ed.) con 174 coautores. *Historia Natural de Costa Rica*. Primera edición en español. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Johnson, S.R., H.G. Rikli, J.O. Schmidt y M.S. Evans. 2017. A reexamination of poneratoxin from the venom of the bullet ant *Paraponera clavata*. *Peptides* 98:51-62. <https://doi.org/10.1016/j.peptides.2016.05.012>.
- Jorgensen, C.D., H.L. Black y H.R. Hermann. 1984. Territorial disputes between colonies of the giant tropical ant *Paraponera clavata*. *Journal of the Georgia Entomological Society* 19:156-158.
- Kannowski, P.B. 1991. Occurrence of alates of the Neotropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera, Formicidae), at lights during the dry-wet seasons interface in Panama. *Journal of Entomological Science* 26:375-377.
- Kautz, S., B.E.R. Rubin y C.S. Moreau. 2013. Bacterial infections across the ants: frequency and prevalence of *Wolbachia*, *Spiroplasma*, and *Asaia*. *Psyche* 2013, article id 936341, 11 pages.
- Keller, R. 2011. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 355:1-90.
- Keller, R., C. Peeters y P. Beldade. 2014. Evolution of thorax architecture in ant castes highlights trade-off between flight and ground behaviors. *eLife* 3:e01539 doi: <http://dx.doi.org/10.7554/eLife.01539>
- Kempf, W.W. y K. Lenko. 1968. Novas observações e estudos sobre *Gigantiops destructor* (Fabricius) (Hymenoptera: Formicidae). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)* 21:209-230.
- Kück, P., F. Hita Garcia, B. Misof y K. Meusemann. 2011. Improved phylogenetic analyses corroborate a plausible position of *Martialis heureka* in the ant tree of life. *PLoS ONE* 6:e21031 doi:10.1371/journal.pone.0021031.
- Kugler, C. 1991. Stings of ants of the tribe Ectatommini. *Insecta Mundi* 5:153-166.
- Lacau, S., C. Villemant, B. Jahyny y J.H.C. Delabie. 2008. *Typhlomyrmex* Mayr, 1862: un genre méconnu de petites fourmis cryptiques et prédatrices (Ectatomminae: Typhlomyrmecini). Pp. 241-283 en: E. Jiménez, F. Fernández, T. Arias y F. Lozano-Zambrano (eds.) *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Latreille, P.A. 1802. Histoire naturelle des fourmis, et recueil de mémoires et d'observations sur les abeilles, les araignées, les faucheurs, et autres insectes. Impr. Crapelet (chez T. Barrois), Paris, France. xvi + 445 pp.
- Lattke, J.E. 1994. Phylogenetic relationships and classification of ectatommine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologica Scandinavica* 25:105-119.
- Lattke, J.E. 2003a. Subfamilia Ponerinae. Pp. 261-276 en: F. Fernández (ed.) *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Lattke, J.E. 2003b. Biogeografía de las hormigas Neotropicales. Pp. 65-85 en: F. Fernández (ed.) *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Larson, H.K., S.K. Goffredi, E.L. Parra, O. Vargas, A.A. Pinto-Tomas y T.P. McGlynn. 2014. Distribution and dietary regulation of an associated facultative Rhizobiales-related bacterium in the omnivorous giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Naturwissenschaften* 101:397-406.
- Leclerc, M.G., D.C. McClain, H.L. Black y C.D. Jorgensen. 1987. An inquiline relationship between the tailless whip-scorpion *Phrynos gervaisii* and the giant tropical ant *Paraponera clavata*. *Journal of Arachnology* 15:129-130.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio decima, reformata. Holmiae [= Stockholm]: L. Salvii, 824 pp. [1758-01-01].
- Mann, W.M. 1916. The ants of Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard* 60:397-490.
- Mayr, G. 1865. Formicidae. En: *Novara Expedition 1865. Reise der Österreichischen Fregatte "Novara" um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859. Zoologischer Theil. Bd. ii. Abt. 1*. Wien: K. Gerold's Sohn, 119 pp.
- Mayr, G. 1879. Beiträge zur Ameisen-Fauna Asiens. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 28:645-686.
- McCluskey, E.S. 1965. Circadian rhythms in male ants of five diverse species. *Science* 150:1037-1039.
- McCluskey, E.S. y W.L. Jr. Brown. 1972. Rhythms and other biology of the giant tropical ant *Paraponera*. *Psyche* 79:335-347.

- McGee, K.M. y W. Eaton. 2014. The effects of the conversion of a primary to a secondary tropical lowland forest on Bullet ant (*Paraponera clavata*) foraging behavior in Costa Rica: A possible indicator of ecosystem condition. *Journal of Insect Behavior* 27:206-216.
- McGlynn, T.P. y E.L. Parra. 2016. Mechanisms of carbohydrate-fuelled ecological dominance in a tropical rainforest canopy-foraging ant. *Ecological Entomology* 41: 226-230.
- Moreau, C.S., C.D. Bell, R. Vila, S.B. Archibald y N.E. Pierce. 2006. Phylogeny of the ants: Diversification in the age of Angiosperms. *Science* 312:101-104.
- Moreau, C.S. y C.D. Bell. 2013. Testing the museum versus cradle biological diversity hypothesis: Phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants. *Evolution* 67:2240-2257.
- Morehead, S.A. 2001. Geographic variation in host location cues for a dipteran parasitoid of *Paraponera clavata*. *Biotropica* 33:495-501.
- Morehead, S.A. y D.H. Jr. Feener. 2000a. An experimental test of potential host range in the ant parasitoid *Apocephalus paraponerae*. *Ecological Entomology* 25:332-340.
- Morehead, S.A. y D.H. Jr. Feener. 2000b. Visual and chemical cues used in host location and acceptance by a dipteran parasitoid. *Journal of Insect Behavior* 13:613-625.
- Morehead, S.A., J. Seger, D.H. Jr. Feener y B.V. Brown. 2001. Behavioral and genetic evidence that the ant parasitoid *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae) is a cryptic species complex. *Evolutionary Ecology Research* 3:273-284.
- Murphy, C.M. y M.D. Breed. 2007. A predictive distribution map for the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Journal of Insect Science* 7(8):1-10. doi.org/10.1673/031.007.0801
- Nelson, C.R., C.D. Jorgensen, H.L. Black y J. Whiting. 1991. Maintenance of foraging trails by the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Insecta: Formicidae: Ponerinae). *Insectes Sociaux* 38:221-228.
- Orivel, J., M.C. Malherbe y A. Dejean. 2001. Relationships between pretarsus morphology and arboreal life in ponerine ants of the genus *Pachycondyla* (Formicidae: Ponerinae). *Annals of the Entomological Society of America* 94:449-456.
- Ouellette, G., B.L. Fisher y D.K. Girman. 2006. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40:359-369.
- Peeters, C. y M. Molet. 2010. Colonial reproduction and life histories. Pp. 159-176 en: L. Lach, C.L. Parr y K. Abbott (eds.) *Ant Ecology*. Oxford University Press, Oxford, EUA.
- Pérez, R., R. Condit y S. Lao. 1999. Distribución, mortalidad y asociación con plantas, de nidos de *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae) en la isla de Barro Colorado, Panamá. *Revista de Biología Tropical* 47:697-709.
- Piek, T., J.O. Schmidt, J.M. De Jong y P. Mantel. 1989. Kinins in ant venoms-A comparison with venoms of related Hymenoptera. *Comparative Biochemistry and Physiology* 92(1): 117-124.
- Piek, T., B. Hue, P. Mantel, T. Nakajima y J.O. Schmidt. 1991a. Pharmacological characterization and chemical fractionation of the venom of the ponerine ant, *Paraponera clavata* (F.). *Comparative Biochemistry and Physiology* 99(3):481-486.
- Piek, T., A. Duval, B. Hue, H. Karst, B. Lapied, P. Mantel, T. Nakajima, M. Pelhate y J.O. Schmidt. 1991b. Poneratoxin, a novel peptide neurotoxin from the venom of the ant, *Paraponera clavata*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 99(3):487-495.
- Pluzhnikov, K.A., D.N. Bocharov, N.V. Kononova, S.V. Sukhanov, T.A. Balashova, A.S. Arseniev y E.V. Grishin. 2006. Identification and structural analysis of a glycopospholipid component from the venom of ant *Paraponera clavata*. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry* 32:478-484.
- Poinar, G. Jr., J.-P. Lachaud, A. Castillo y F. Infante. 2006. Recent and fossil nematode parasites (Nematoda: Mermithidae) of Neotropical ants. *Journal of Invertebrate Pathology* 91:19-26.
- Porter, C.A., P. Thompson, H.L. Black y C.D. Jorgensen. 1986. Genetic variability in a population of *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Southwestern Naturalist* 31:381-385.
- Rabeling, C., J.M. Brown y M. Verhaagh. 2008. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 205:14913-14917.
- Roger, J. 1861. Die *Ponera*-artigen Ameisen (Schluss). *Berliner Entomologische Zeitschrift* 5:1-54.
- Russel, J.A., B.M. Goldman-Huertas, C.S. Moreau, L. Baldo, J.K. Stahlhut, J.H. Werren y N.E. Pierce. 2009. Specialization and geographic isolation among *Wolbachia* symbionts from ants and Lycaenid butterflies. *Evolution* 63:624-640.
- Russel, J.A. 2012. The ants (Hymenoptera: Formicidae) are unique and enigmatic hosts of prevalent *Wolbachia* (Alphaproteobacteria) symbionts. *Myrmecological News* 16:7-23.
- Rykaczewska-Czerwińska, M., A. Radosz, D. Konopińska, M. Wróbel y A. Plech. 2008. Antinociceptive effect of poneratoxin (potx) in rats. *Pestycydy* 1-2:135-141.
- Rykaczewska-Czerwińska, M., P. Oleś, D. Konopińska, A. Sipiński y A. Plech. 2012. Pentapeptide Any-gs blocks antinociceptive effect of poneratoxin in rats. *Journal of Agricultural Science and Technology A2*:702-708.
- Salazar, F., F. Reyes-Bueno, D. Sanmartín y D.A. Donoso. 2015. Mapping continental Ecuadorian ant species. *Sociobiology* 62:132-162.
- Sanabria-Blandón, M.C. y P. Chacón de Ulloa. 2011. Hormigas cazadoras en sistemas productivos del piedemonte amazónico colombiano: diversidad y especies indicadoras. *Acta Amazonica* 41:503-512.

- Sanjuán, T., L.G. Henao y G. Amat. 2001. Distribución espacial de *Cordyceps* spp. (Ascomycotina: Clavicipitaceae) y su impacto sobre las hormigas en selvas del piedemonte amazónico de Colombia. *Revista de Biología Tropical* 49:945-955.
- Schlüns, H. y R.H. Crozier. 2009. Molecular and chemical immune defenses in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 12:237-249.
- Schmidt, C. 2013. Molecular phylogenetics of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Zootaxa* 3647:201-250.
- Schmidt, J.O., M.S. Blum y W.L. Overal. 1984. Hemolytic activities of stinging insect venoms. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 1:155-160.
- Schmidt, J.O. 1986. Chemistry, pharmacology, and chemical ecology of ant venoms. Pp. 425-508 en: T. Piek (ed.) *Venoms of the Hymenoptera*. Academic Press, Orlando FL, United Kingdom.
- Schmidt, J.O. 1990. Hymenopteran venoms: Striving toward the ultimate defense against vertebrates. Pp. 387-419 en: D.L. Evans y J.O. Schmidt (eds.) *Insect Defenses, Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators*. State University of New York Press, Albany, EUA.
- Serna, F. y E.V. Vergara-Navarro. 2008. Hormigas cazadoras de Porce (Antioquia, Colombia). Pp. 553-472 en: E. Jiménez, F. Fernández, T. Arias, F. Lozano-Zambrano (eds.) *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Shik, J. y M. Kaspari. 2009. Lifespan in male ants linked to mating síndrome. *Insectes Sociaux* 56:131-134.
- Shik, J.Z., D.A. Donoso y M. Kaspari. 2013. The life history continuum hypothesis links traits of male ants with life outside the nest. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 149:99-109.
- Silberglied, R.E. y A. Aiello. 1976. Defensive adaptations of some Neotropical long-horned beetles (Coleoptera: Cerambycidae): Antennal spines, tergiversation, and double mimicry. *Psyche* 83:256-262.
- Smith, F. 1858. *Catalogue of hymenopterous insects in the collection of the British Museum. Part VI. Formicidae*. London: British Museum, 216 pp.
- Starr, C.K. 1985. A simple pain scale for field comparison of Hymenopteran stings. *Journal of Entomological Science* 20:225-232.
- Sung, G-H., N.L. Hywel-Jones, J.-M. Sung, J.J. Luangsa-Ard, B. Shrestha y J.W. Spatafora. 2007. Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi. *Studies in Mycologia* 57:5-59.
- Szolajaska, E., J. Poznanski, M. López Ferber, J. Michalik, E. Gout, P. Fender, I. Bailly, B. Dublet y J. Chroboczek. 2004. Poneratoxin, a neurotoxin from ant venom. Structure and expression in insect cells and construction of a bio-insecticide. *European Journal of Biochemistry* 271:2127-2136.
- Thurber, D.K., M.C. Belk, H.L. Black, C.D. Jorgensen, S.P. Hubbell y R.B. Foster. 1993. Dispersion and mortality of colonies of the tropical ant *Paraponera clavata*. *Biotropica* 25:215-221.
- Tillberg, C.V. y M.D. Breed. 2004. Placing an omnivore in a complex food web: dietary contributions to adult biomass of an ant. *Biotropica* 36:266-272.
- Tobin, J.E. 1989. On the association between *Gigantiops destructor* and *Paraponera clavata*: an unlikely symbiosis. *Notes from Underground* 3:3-6.
- Tobin, J.E. 1997. Competition and coexistence of ants in a small patch of rainforest canopy in Peruvian Amazonia. *Journal of the New York Entomological Society* 105:105-112.
- Valdés-Rodriguez, S., P. Chacón de Ulloa y I. Armbrrecht. 2006. Especies de hormigas del suelo en el Parque Nacional Natural Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical* 62:265-276.
- Vergara-Navarro, E.V. y F. Serna. 2013. A checklist of the ants (Hymenoptera: Formicidae) of the department of Antioquia, Colombia and new records for the country. *Agronomía Colombiana* 31:324-342.
- Ward, P.S. 2010. Taxonomy, phylogenetics, and evolution. Pp. 3-17 en: L. Lach, C.L. Parr y K. Abbott (eds.) *Ant Ecology*. Oxford University Press, Oxford, EUA.
- Weber, N.A. 1939. The sting of the ant, *Paraponera clavata*. *Science* 89:127-128.
- Weber, N.A. 1946. Two common ponerine ants of posible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 48:1-16.
- Westwood, J.O. 1842. Monograph of the hymenopterous group, Dorylides. Pp. 73-80 en: J.O. Westwood (ed.) *Arcana entomologica; or illustrations of new, rare, and interesting insects*. Volume 1, No. 5. London: W. Smith.
- Wetterer, J.K. 1993. Foraging and nesting ecology of a Costa Rican leaf-cutting ant, *Acromyrmex volcans*. *Psyche* 100:65-76.
- Wetterer, J.K. 1994. Attack by *Paraponera clavata* prevents herbivory by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Biotropica* 26:462-465.
- Wheeler, G.C. y J. Wheeler. 1952. The ant larvae of the subfamily Ponerinae part I. *American Midland Naturalist* 48:111-114.
- Wheeler, G.C. y J. Wheeler. 1971. Ant larvae of the subfamily Ponerinae: Second supplement. *Annals of the Entomological Society of America* 64:1197-1217.
- Wheeler, W.M. 1937. *Mosaics and other anomalies among ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EUA. 95 pp.
- Whiting, J.H., H.L. Black y C.D. Jorgensen. 1989. A scanning electron microscopy study of the mouthparts of *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Pan-Pacific Entomologist* 65:302-309.

- Wild, A.L. 2007. A catalogue of the ants of Paraguay (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 1622:1-55.
- Wilson, E.O. 1986. Ants of the Dominican amber (Formicidae) 4. A giant ponerine in the genus *Paraponera*. *Israel Journal of Entomology* 19:197-200.
- Yanoviak, S.P., Y. Munk y R. Dudley. 2011. Evolution and ecology of directed aerial descent in arboreal ants. *Integrative and Comparative Biology* 51:944-956.
- Yanoviak, S.P., C. Silveri, C.A. Hamm y M. Solis. 2012. Stem characteristics and ant body size in a Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 28:199-204.
- Yek, S.H. y U.G. Mueller. 2010. The metapleural gland of ants. *Biological Reviews* 86:774-791.
- Young, A.M. 1977. Notes on the foraging of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Formicidae: Ponerinae) on two plants in tropical wet forest. *Journal of the Georgia Entomological Society* 12:41-51.
- Young, A.M. 1981. Giant tropical ant *Paraponera clavata* visits *Heliconia pogonantha* bracts in premontane tropical rain forest. *Biotropica* 13:223.
- Young, A.M. y H.R. Hermann. 1980. Notes on foraging of the Giant Tropical Ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 53:35-55.
- Zaitseva, L.G., V.G. Zaitsev, B.A. Feniuk, P.F. Pavlov, N.D. Vilenskaia, T.V. Ovchinnikova, K.A. Pluzhnikov, E.V. Grishin y V.A. Grinkevich. 1995. [Protein composition of venoms from several species of tropical ants and their effect on mitochondrial H⁺-ATPase]. [Article in Russian] *Biorganicheskaya khimiya* 21:563-570.