

# Présence et origine d'*Acromyrmex octospinosus* (Reich, 1793) à Saint-Barthélemy, Petites Antilles (Hymenoptera, Formicidae, Attini)

par Léonide CÉLINI\*, Virginie ROY\*, Jacques DELABIE\*\*,  
Karl QUESTEL\*\*\* & Philippe MORA\*

\* BIOEMCO-équipe IBIOS, UFR Sciences et Technologie, Université Paris-Est Créteil,  
61 avenue Charles-de-Gaulle, F – 94010 Créteil cedex <celini@u-pec.fr>

\*\* Laboratório de Mirmecologia, UESC/CEPLAC, Centro de Pesquisa do Cacau, Itabuna BA, Brésil

\*\*\* Association Alsophis, Saint-Barthélemy

**Résumé.** – La Fourmi champignoniste *Acromyrmex octospinosus* (Reich, 1793) a été signalée et identifiée à Saint-Barthélemy d'après des spécimens collectés en mai 2011. Des caractères diagnostiques morphologiques et des analyses moléculaires ont permis de confirmer cette identité. L'étude comparative des données moléculaires d'*A. octospinosus* de Saint-Barthélemy et de celles de Guadeloupe avec les séquences disponibles dans la littérature suggère l'origine probable des fourmis de Saint-Barthélemy à partir des populations de la Guadeloupe, ainsi que leur parenté étroite avec celles de Trinidad, de Tobago ou du Brésil.

**Abstract.** – **Presence and origin of *Acromyrmex octospinosus* (Reich, 1793) in Saint-Barthélemy, Lesser Antilles (Hymenoptera, Formicidae, Attini).** The fungus-growing ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich, 1793) is reported and identified in Saint-Barthélemy, from specimens collected in May 2011. Morphological diagnostic characters and molecular analyzes have confirmed this identification. Comparative study of molecular data of *A. octospinosus* from Saint-Barthélemy and Guadeloupe with sequences available in literature suggests the probable origin of Saint-Barthélemy ants from Guadeloupe population, as well as their narrow relationship with those of Trinidad, Tobago or Brazil.

**Keywords.** – Ants, phylogeny, populations, invasive species, diagnosis, molecular analysis.

Le genre de fourmis *Acromyrmex* Mayr, 1865, appartient à la tribu des Attini Smith, 1858, au sein de la sous-famille des Myrmicinae Lepeletier, 1835. De répartition surtout néotropicale, ce genre ne groupe que des espèces vivant en symbiose avec des champignons qu'elles cultivent pour se nourrir (MEHDIABADI & SCHULTZ, 2010), et avec quelques rares parasites sociaux (SCHULTZ *et al.*, 1998 ; SOUZA *et al.*, 2007).

L'espèce *Acromyrmex octospinosus* (Reich, 1793) est présente en Amérique Centrale, au nord de l'Amérique du Sud et dans certaines îles des Caraïbes (KEMPF, 1972). Cette Fourmi, appelée "fourmi manioc" en Guadeloupe, n'est pas originaire de cette île. Elle a été observée pour la première fois en 1954, dans la commune de Morne-à-l'Eau, située en zone Grande-Terre (BLANCHE, 1954), puis s'est répandue progressivement dans l'île jusqu'à en coloniser la quasi-totalité (CÉLINI, 2011). Elle aurait été introduite lors d'importations de végétaux, dont la provenance n'a pu être identifiée. A l'heure actuelle, elle est considérée comme une des espèces envahissantes les plus dangereuses pour l'agriculture locale de l'île de Guadeloupe (SILVY, 1992 ; CÉLINI, 2011).

Cette fourmi est défoliatrice, découpeuse de feuilles, de fleurs ainsi que de fruits. Elle s'attaque aux cultures vivrières (igname, manioc, patate douce, maïs, fruit à pain), fruitières (agrumes, manguiers, avocatiers, corossoliers), maraîchères (piments, haricots) et aux cultures ornementales (rosiers, hibiscus).

Cette fourmi était considérée comme absente de toutes les autres îles françaises de Caraïbe mais elle a été signalée pour la première fois dans l'île de Saint-Barthélemy, située à 230 km de la Guadeloupe, en mars 2011 (Karl Questel, observation personnelle). De toute évidence,

elle semble être présente depuis 2002 car selon les informations fournies par des jardiniers de l'île, les fourmis auraient fait leur apparition après la transplantation d'un arbre appelé "Bois d'Inde", *Pimenta racemosa* (P. Mill.) J. W. Moore (Myrtaceae) (bay rum tree), en provenance de la Guadeloupe.

#### CONNAISSANCES ACTUELLES SUR L'IDENTITÉ D'*ACROMYRMEX OCTOSPINOSUS*

Le genre *Acromyrmex* a été d'abord distingué comme un sous-genre du genre *Atta* Fabricius, 1804, par MAYR (1865), puis élevé au rang de genre par EMERY (1913). Dans tous les travaux portant sur la Fourmi manioc en Guadeloupe (*e. g.* THERRIEN *et al.*, 1986), les auteurs ont toujours considéré être en présence de l'espèce *Acromyrmex octospinosus*. Cependant, les espèces du genre *Acromyrmex* ont connu une histoire nomenclaturale longue et compliquée, qui reste encore inachevée. A ce jour, trente espèces et trente et une sous-espèces du genre *Acromyrmex* sont considérées valides par BOLTON (2011). En particulier, le complexe *octospinosus* (*A. octospinosus sensu lato*) inclut plusieurs taxons : *A. octospinosus octospinosus* (Reich, 1793), *A. o. cubanus* Wheeler, 1937, *A. o. echinator* (Forel, 1899), *A. o. ekchuah* Wheeler, 1937, *A. o. inti* Wheeler, 1937, *A. o. volcanus* Wheeler, 1937. Les données de taxinomie et phylogénie moléculaires sont quant à elles encore relativement fragmentaires. Dans une phylogénie moléculaire basée sur un fragment d'ADN mitochondrial, SUMNER *et al.* (2004) décrivent le genre *Acromyrmex* comme scindé en deux clades, qui correspondent à une distribution sud-américaine [*A. balzani* (Emery, 1890), *A. subterraneus* (Forel, 1893), *A. crassispinus* (Forel, 1909), *A. lundii* (Guérin-Méneville, 1838), *A. heyeri* (Forel, 1899) et *A. rugosus* (Smith, 1858)] et centre-américaine (*A. echinator*, *A. insinator* Schultz, Bekkevoeld & Boomsma, 1998, *A. octospinosus* et *A. volcanus*). Le sous-groupe centre-américain consiste en espèces anciennement décrites comme sous-espèces du complexe *A. octospinosus sensu lato* (SUMNER *et al.*, 2004). Aujourd'hui, *A. octospinosus echinator* et *A. o. volcanus* ont été élevées au rang d'espèces (WETTERER, 1993 ; SCHULTZ *et al.*, 1998). MIKHEYEV (2008) montre que la population guadeloupéenne d'*A. octospinosus* est clairement séparée des populations d'Amérique centrale (Mexique et Cuba) et se rapproche au contraire des populations de Trinidad-et-Tobago et du nord-est de l'Amérique du Sud (Brésil, Guyane) et précise qu'il pourrait s'agir d'espèces différentes.

Ces études confirment que le statut taxinomique des espèces du groupe *octospinosus* est complexe et encore insuffisamment résolu avec les informations morphologiques. Il apparaît donc nécessaire de proposer des caractères diagnostiques permettant d'identifier sans ambiguïté les taxons en présence. La Fourmi manioc est un ravageur phytophage qui sévit dans divers milieux (*e. g.* forêts primaires, milieux agricoles) et il est souhaitable de bien identifier les populations afin de mettre en place une stratégie de lutte qui soit cohérente avec son identité taxinomique.

Cette étude a donc consisté en l'identification de la fourmi présente à Saint-Barthélemy, à travers l'étude de caractères morphologiques et moléculaires (fragment d'ADN mitochondrial) et à vérifier l'existence d'une étroite parenté avec les fourmis de Guadeloupe. Les séquences de Saint-Barthélemy ont pour cela été insérées dans une reconstruction phylogénétique incluant toutes les séquences d'*Acromyrmex* disponibles dans les banques de données moléculaires, ainsi que les séquences obtenues pour 34 nids de Guadeloupe échantillonnés en janvier 2011 (CÉLINI, 2011).

#### IDENTIFICATION BASÉE SUR LES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

L'identification est faite sur des ouvrières *major*. Les caractères diagnostiques sont basés sur certains caractères externes de la morphologie. La confusion au sein du complexe *Acromyrmex octospinosus* (BROWN, 1957) traduit bien l'imprécision de la description originale

de REICH (1793), où l'espèce est dénommée *Formica octospinosa*. Nous nous sommes donc référés pour l'identification à certaines combinaisons de caractères de l'ouvrière *major* retenus par plusieurs auteurs (SANTCHI, 1925 ; WHEELER, 1937 ; SCHULTZ *et al.*, 1998).

**Matériel examiné.** – Cinq ouvrières *major* dans l'alcool, récoltées dans la zone du Château à Saint-Jean (17°54'N 62°49'W), Saint-Barthélemy ; 15 ouvrières *major* dans l'alcool, récoltées dans le massif forestier "Les Mamelles" (16°10'N 61°42'W), Guadeloupe ; 3 ouvrières montées sur paillette, de la collection Ernest André au Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris : une ouvrière (*leg. Santschi*) du Venezuela et deux ouvrières du Paraguay.

**Description des ouvrières major.** – De 0,99 à 1,20 cm de long, couleur variant du brun au brun foncé ; corps à faible pilosité.

*Tête* plus large que longue (2,20-2,40 mm, 1,76-2,00 mm), ornée dans ces angles postérieurs de petites éminences, dont une plus développée au-dessus de chaque œil, le tubercule sus-oculaire. Deux arêtes frontales assez écartées et deux autres plus petites et plus rapprochées au niveau du vertex. Epistome plat, peu enfoncé entre les arêtes frontales ; les lobes frontaux n'atteignent pas les marges antérieures des parties latérales du clypéus. Mandibules longues (1,00 à 1,18 mm), fortement courbées sur le plan, à bord latéral sinueux. Antennes de 11 articles sans massue distincte, le scape mesurant 2,24 à 2,42 mm, et le funicule de 3,36 à 3,82 mm.

*Thorax.* Une paire d'épines pronotales inférieures plates, aux bouts arrondis et trois paires d'épines dorsales sur le pro-mésonotum dont les deux premières paires, pronotales latérales et mésonotales antérieures, aux extrémités émoussées et aplaties, ne sont pas verticales mais divergent chacune selon à peu près le même angle. Les épines pronotales médianes sont réduites à des tubercules. La troisième paire d'épines, les mésonotales postérieures, est peu développée. L'épinotum porte une paire d'épines assez droites (0,50-0,70 mm de long).

*Gastre* mat, rugueux, le premier segment parsemé de tubercules cuticulaires petits et émoussés.

On peut considérer que tous les spécimens observés correspondent à la diagnose d'*Acromyrmex octospinosus*.

**Biologie.** – Fourmilières très populeuses ; fourragent en file et non isolément. Fourmilière dans la terre (20 cm à 50 cm, mais peut atteindre 1 m de profondeur) ; une seule entrée mais quelquefois il en existe plusieurs. En général, présence d'un jardin à champignon par nid mais quelquefois deux ou trois. A Saint-Barthélemy, le seul nid décelé se trouve à basse altitude, en zone urbanisée et sous une maison. En Guadeloupe, les fourmis se sont installées dans une grande partie du territoire, mais leur progression semble stoppée dans le massif forestier à partir de 700 m d'altitude (PATIN, 2007).

#### ANALYSE MOLÉCULAIRE ET RECONSTRUCTION PHYLOGÉNÉTIQUE

**Matériel et méthodes.** – Les échantillons de fourmis de Guadeloupe ont été prélevés dans 34 colonies distinctes, localisées sur 18 sites répartis sur l'ensemble de l'île. Les colonies ont été choisies dans des milieux divers (bord de route, zone urbaine, forêt primaire, savane, culture) (BLIVET, 2011), afin de vérifier également si c'est la seule espèce de fourmi invasive, coupeuse de feuilles, présente sur l'île. A Saint-Barthélemy les fourmis ont été prélevées dans l'unique colonie. Pour chacune des colonies, une (Guadeloupe) ou deux (Saint-Barthélemy) ouvrières *major* ont été choisies pour l'extraction d'ADN. L'ADN génomique total a été extrait individuellement à l'aide du kit *DNeasy Blood & Tissue Kit* (Qiagen).

Le fragment d'ADN mitochondrial choisi pour l'étude moléculaire et phylogénétique a été couramment utilisé dans les études phylogénétiques ciblant les Attini (WETTERER *et al.*, 1998 ; SUMNER *et al.*, 2004 ; MIKHEYEV *et al.*, 2006 ; MIKHEYEV, 2008 ; BACCI *et al.*, 2009). La séquence comprend la partie 3' du gène de la cytochrome oxydase I (COI), le gène de l'ARNt-Leu et la partie 5' du gène de la cytochrome oxydase II (COII). Elle contient également

un espaceur intergénique hautement variable de 223 paires de bases, particulièrement utile pour les études intraspécifiques (MIKHEYEV *et al.*, 2006). Chaque réaction de PCR a été réalisée dans un volume final de 40  $\mu$ L, comprenant 8  $\mu$ L de tampon HF Phusion 5X (*New England BioLabs*), 3,2  $\mu$ L de dNTPs à 10 mM, 2  $\mu$ L de chaque amorce à 10  $\mu$ M (amorce Forward COI : TATTACTATTTGAGAAGC et amorce Reverse COII : TGATGTTTC(T/A) AGGAGAAATC) (SUMNER *et al.*, 2004), 0,02 U/ $\mu$ L de Phusion® High-Fidelity DNA Polymerase (*New England BioLabs*), 22  $\mu$ L d'H<sub>2</sub>O et 2  $\mu$ L d'ADN dilué au cinquième. Les conditions de PCR étaient les suivantes : une étape de dénaturation initiale à 98°C pendant 30 s, 35 cycles comprenant une étape de dénaturation à 98°C pendant 10 s, une étape d'hybridation à 45°C pendant 30 s, une étape d'élongation à 72°C pendant 30 s, et une étape d'élongation finale à 72°C pendant 10 min. Les produits PCR ont ensuite été envoyés pour séquençage au laboratoire *Beckman Coulter Genomics* (Royaume-Uni).

Les séquences de 500 paires de bases obtenues pour la Guadeloupe et Saint-Barthélemy ont été analysées pour un éventuel polymorphisme après leur alignement à l'aide des logiciels ClustalW2 (THOMPSON *et al.*, 1994) et Seaview (GALTIER *et al.*, 1996). Pour les reconstructions phylogénétiques, 26 séquences issues de la littérature (*NCBI Genbank*) appartenant au genre *Acromyrmex* ont été ajoutées à l'alignement, ainsi que huit séquences appartenant aux genres *Atta*, *Sericomyrmex* Mayr, 1865, et *Trachymyrmex* Forel, 1893, destinées à constituer le groupe extérieur. Leurs numéros d'accès sont indiqués sur la fig. 1. Les reconstructions ont été effectuées par inférence bayésienne avec le logiciel Mr Bayes 3.1.2 (HUELSENBECK & RONQUIST, 2001). Pour l'analyse phylogénétique, la portion hyper-variable correspondant à la région intergénique a été supprimée car l'alignement était trop ambigu (SUMNER *et al.*, 2004 ; MIKHEYEV, 2008). Le programme MrModeltest

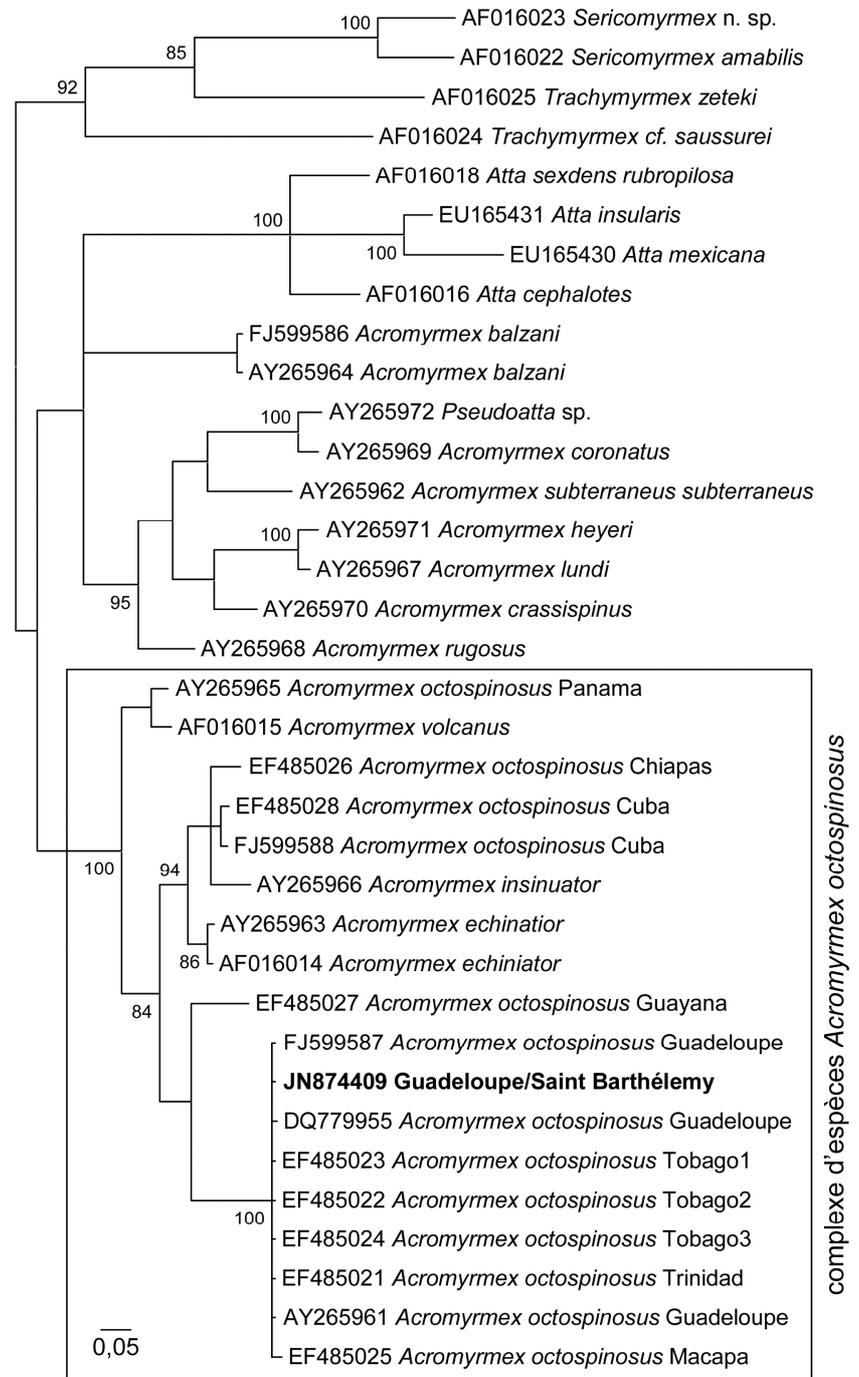


Fig. 1. – Reconstruction phylogénétique par inférence bayésienne pour la séquence mitochondriale comprenant un fragment des gènes COI et COII. Les valeurs de probabilités postérieures sont indiquées aux nœuds. La séquence commune aux 34 nids guadeloupéens et au nid de Saint-Barthélemy est indiquée en gras. L'arbre est enraciné à l'aide des séquences des genres *Sericomyrmex* Mayr, 1865, et *Trachymyrmex* Forel, 1893.

ver. 2.3 (NYLANDER, 2004) a été utilisé pour sélectionner un modèle adéquat de substitution nucléotidique par le Critère d'Information Akaike (AIC). En utilisant le modèle indiqué par AIC (GTR + I + G), les analyses d'inférence bayésienne ont été conduites avec le logiciel MrBayes 3.1.2 (HUELSENBECK & RONQUIST, 2001). L'analyse a consisté en quatre chaînes de Markov simultanées, qui ont été lancées pour un million de générations avec un échantillonnage toutes les 100 générations.

**Résultats et discussion.** – Les 34 séquences issues des échantillons de Guadeloupe ont démontré la présence d'un seul haplotype mitochondrial sur toute l'île (numéro d'accèsion Genbank : JN874409). Ce résultat est en accord avec les données de MIKHEYEV (2006). Une fois alignées avec l'haplotype unique guadeloupéen, les séquences obtenues pour les deux ouvrières de la colonie de Saint-Barthélemy ont également montré l'absence de site variable, y compris au niveau de la région intergénique hypervariable, sur les 500 paires de bases séquencées. Cet haplotype commun à la Guadeloupe et à St-Barthélemy a ensuite été comparé aux séquences les plus proches des banques de données nucléotidiques, obtenues pour des échantillons d'*Acromyrmex octospinosus* provenant de Tobago, Trinidad et Macapá (Brésil) et identifiées par le programme BLAST (NCBI). L'haplotype Guadeloupe/Saint-Barthélemy montre seulement une base de différence avec l'haplotype commun à Trinidad et Tobago, et six bases de différence avec l'haplotype brésilien, sur 466 paires de base alignées.

La fig. 1 présente la reconstruction phylogénétique obtenue par inférence bayésienne pour la totalité des séquences mitochondriales disponibles à ce jour pour le genre *Acromyrmex*. Elle précise la position de l'haplotype Guadeloupe/Saint-Barthélemy, qui se place au sein du complexe d'espèces *Acromyrmex octospinosus*. A l'intérieur du complexe, l'haplotype Guadeloupe/Saint-Barthélemy se retrouve dans un clade fortement soutenu comprenant les séquences d'*Acromyrmex octospinosus* guadeloupéennes obtenues par plusieurs auteurs (SUMNER *et al.*, 2004 ; MIKHEYEV *et al.*, 2006 ; BACCI *et al.*, 2009) ainsi que les séquences d'*Acromyrmex octospinosus* de Trinidad, Tobago et Macapá.

L'étude diagnostique des spécimens de Guadeloupe et de Saint-Barthélemy montre qu'ils présentent tous les caractères de diagnose de l'espèce *Acromyrmex octospinosus*. Les données moléculaires confirment également l'identité de l'espèce *Acromyrmex octospinosus* en Guadeloupe et à Saint-Barthélemy. Couplée à l'étude phylogéographique de MIKHEYEV (2008), ces résultats mettent en évidence une origine proche des fourmis de Saint-Barthélemy, de la Guadeloupe, de Trinidad, de Tobago et du Brésil. L'étude phylogénétique, sous réserve de confirmation des résultats avec d'autres marqueurs moléculaires (nucléaires en particulier), met également en relief la complexité du statut taxinomique de l'espèce *Acromyrmex octospinosus*. En effet, la reconstruction présentée rassemble pour la première fois toutes les séquences disponibles d'*Acromyrmex octospinosus* et elle renforce l'idée d'une polyphylie de l'espèce, déjà suggérée par SUMNER *et al.* (2004).

REMERCIEMENTS. – La présente étude a bénéficié du soutien financier du conseil général de la Guadeloupe ainsi que du soutien logistique de la FREDON Guadeloupe et de l'association Saint Barth-Essentiel à Saint-Barthélemy. Nous remercions le Dr Claire Villemant, responsable de la collection d'Hyménoptères au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris, ainsi que le Dr Janine Casevitz-Weulersse, pour la relecture de ce document.

#### AUTEURS CITÉS

- BACCI M., SOLOMON S. E., MUELLER U. G., MARTINS V. G., CARVALHO A. O. R., VIEIRA L. G. E. & SILVA-PINHATI A. C. O., 2009. – Phylogeny of leafcutter ants in the genus *Atta* Fabricius (Formicidae: Attini) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **51** (3) : 427-437.
- BLANCHE D., 1954. – Découverte d'un foyer de fourmis champignonnistes à la Guadeloupe. *Bulletin de la Société française d'Histoire naturelle des Antilles*, **4** : 10-16.

- BLIVET Y., 2011. – La fourmi manioc de Guadeloupe : étude taxonomique et biochimique pour la mise en place d'une lutte ciblée. Rapport de Master 1 Biologie-Bioressources, spécialité Ingénierie Biologique pour l'Environnement. Université Paris-Est Créteil, 29 p.
- BOLTON B., 2011. – *Bolton's Catalogue and Synopsis*. <http://gap.entclub.org> (1<sup>er</sup> juillet 2011).
- BROWN W. L., Jr., 1957. – Ants from Laguna Ocotol (Hymenoptera: Formicidae). In : Paynter R. A., Jr, Biological Investigations in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoologie*, **116** : 228-237.
- CÉLINI L., 2011. – Mise en place d'une nouvelle stratégie de lutte contre la fourmi manioc *Acromyrmex octospinosus* Reich. *Projet expérimental pour le Conseil Général de la Guadeloupe*, 17 p.
- EMERY C., 1913. – Etudes sur les Myrmicinae. V-VII. *Annales de la Société entomologique de Belgique*, **57** : 250-262.
- GALTIER N., GOUY M. & GAUTIER C., 1996. – SeaView and Phylo\_win, two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. *Computer Applications In The Biosciences*, **12** : 543-548.
- HUELSENBECK J. P. & RONQUIST F., 2001. – MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Biometrics*, **17** : 754-755.
- KEMPF W., 1972. – Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica*, **15** : 3-344.
- MAYR G., 1865. – Formicidae. In : *Reise der Österreichischen Fregatte "Novara" um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859*. Zoologischer Theil. Bd. II. Abth. 1. Vienne : K. Gerold's Sohn, 119 p.
- MEHDIABADI N. J. & SCHULTZ T. R., 2010. – Natural history and phylogeny of the fungus-farming ants (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae: Attini). *Myrmecological News*, **13** : 37-55.
- MIKHEYEV A. S., 2008. – History, genetics and pathology of a leaf-cutting ant introduction: a case study of the Guadeloupe invasion. *Biological Invasions*, **10** (4) : 467-473.
- MIKHEYEV A. S., MUELLER U. G. & ABBOT P., 2006. – Cryptic sex and many-to-one coevolution in the fungus-growing ant symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103** (28) : 10702-10706.
- NYLANDER J., 2004. – MrModeltest v2. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- PATIN M., 2007. – Analyse des facteurs de répartition spatiale des dommages causés par la fourmi-manioc *Acromyrmex octospinosus* sur les fougères arborescentes du genre *Cyathea* en forêt dense humide de Guadeloupe. Rapport de Master 2 Sciences et Technologies, Biodiversité tropicale, spécialité Ecosystèmes naturels et exploités. Université des Antilles et de la Guyane, 41 p.
- REICH G. C., 1793. – Kurze Beschreibung neuen, oder noch wenig bekkanten Thiere, welche Herr Le Blond der naturforschenden Gesellschaft zu Paris aus Cayenne als Geschenk überschickt hat. *Magazin des Thierreichs*, **1** : 128-134.
- SANTCHI F., 1925. – Révision du genre *Acromyrmex* Mayr. *Revue Suisse de Zoologie*, **31** : 355-398.
- SCHULTZ T. R., BEKKEVOLD D. & BOOMSMA J. J., 1998. – *Acromyrmex insinuator* new species: an incipient social parasite of fungus-growing ants. *Insectes Sociaux*, **45** (4) : 457-471.
- SILVY C., 1992. – Quantifions... le phytosanitaire. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, **18** : 29-44.
- SOUZA D. J., SOARES I. M. C. & DELLA LUCIA T. M. C., 2007. – *Acromyrmex ameliae* sp. n. (Hymenoptera: Formicidae): A new social parasite of leaf-cutting ants in Brazil. *Insect Science*, **14** (3) : 251-257.
- SUMNER S., AANEN D. K., DELABIE J. & BOOMSMA J. J., 2004. – The evolution of social parasitism in *Acromyrmex* leaf-cutting ants: a test of Emery's rule. *Insectes Sociaux*, **51** (1) : 37-42.
- TERRIEN P., MCNEIL J. N., WELLINGTON W. G. & FEBVAY G., 1986. – Ecological studies of the leaf-cutting ant, *Acromyrmex octospinosus*, in Guadeloupe. In : Lofgren C. S. & Meer R. K. V., *Fire ants and leaf-cutting ants - biology and management*. Westview Press, Boulder, 435 p.
- THOMPSON J. D., HIGGINS D. G. & GIBSON T. J., 1994. – CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, **22** : 4673-4680.
- WETTERER J. K., 1993. – Foraging and nesting ecology of a Costa Rican leaf-cutting ant, *Acromyrmex volcanus*. *Psyche*, **100** (1-2) : 65-76.
- WETTERER J. K., SCHULTZ T. R. & MEIER R., 1998. – Phylogeny of fungus-growing ants (Tribe Attini) based on mtDNA sequence and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9** (1) : 42-47.
- WHEELER M. W., 1937. – *Mosaics and other anomalies among ants*. Harvard University Press, Cambridge, 95 p.