

ABDOMINALDRÜSEN BEI *PACHYCONDYLA TRIDENTATA*  
(SMITH) : FORMICIDAE, PONERINAE \*

Karla JESSEN und Ulrich MASCHWITZ

Fachbereich Biologie-Zoologie der J.W. Goethe-Universität  
Siesmayerstr. 70, D-6000 Frankfurt/M.

Reçu le 8 décembre 1981.

Accepté le 23 mars 1982.

ZUSAMMENFASSUNG

Die große Ponerine *Pachycondyla tridentata* verfügt über 28 abdominale Hautdrüsen, einschließlich der Gift- und der Dufourdrüse. Das ist das Maximum an Abdominaldrüsen, das bisher bei Ameisen und auch bei anderen Hymenopteren gefunden wurde. Die Dufourdrüse ist dagegen bis auf wenige Zellen im Aculeus atrophiert.

Die meisten dieser Drüsenorgane finden sich intersegmental zwischen den Abdominalsegmenten und den Skleriten des Stachelapparates. Komplexdrüsen unterschiedlicher Größe liegen tergal wie sternal zwischen dem III. und IV., IV. und V., V. und VI. und VI. und VII. Abdominalsegment. Nahe den Tergit- und Sternitecken finden sich z. T. große, hier als Tergosternaldrüsen bezeichnete Ansammlungen von Drüsenzellen. Zusätzlich sind Drüsenorgane dorsolateral und lateroventral zwischen dem IV. und V., V. und VI. sowie zwischen dem VI. und VII. Abdominalsegment angelegt. Die Sekrete dieser Organe gelangen über die abführenden Kanäle nach außen.

Mit Ausnahme bei der Janetschen Drüse fehlen distinkte Reservoirs. Bei den ventralen Drüsen S<sub>2</sub> (Segment IV/V) und S<sub>3</sub> (Segment V/VI) sind Ansätze zu einem Reservoir vorhanden. Weiterhin befinden sich zwei Epitheldrüsen auf dem V. und VI. Abdominalsternit. Beide sind in der Form eines Ovals fensterähnlich in die Sternite eingesenkt. Eine weitere epitheliale Drüse befindet sich zu beiden Seiten des VII. Abdominalsternits. Drüsen innerhalb der Stachelkammer fanden wir an den Spirakularplatten, an den Triangulären Platten, an den Quadratischen Platten, in den Stachelscheiden und auf der Stachelscheidenbasis.

Der nahe verwandten kleinen *Pachycondyla tesserinoda* fehlt ein Teil dieser Drüsen.

Die Funktionen der neu aufgefundenen Drüsenorgane sind unbekannt. Sicherlich haben sie nicht alle Pheromon- oder Allomonfunktionen. *P. tridentata* zeichnet sich durch ein besonders hart sklerotisiertes Integument aus. Die Sekrete dieser Drüsen könnten als "Schmierdrüsen" fungieren, zur besseren Beweglichkeit des Abdomens und des Stachelapparates. Dies schließt pheromonale oder andere Funktionen nicht aus. Weitere Untersuchungen an hart sklerotisierten Ameisenarten sind geplant.

\* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

## SUMMARY

**Abdominal glands in *Pachycondyla tridentata* (Smith) : Formicidae, Ponerinae**

The large ponerine ant *Pachycondyla tridentata* possesses 28 abdominal dermal complex glands, inclusive the poison gland and the atrophied Dufour's gland. This is the maximal number of abdominal glands ever found in ants and other hymenoptera. Most of them are intersegmental complex glands and glands which are associated with the sting apparatus. On the other hand, the Dufour's gland is atrophied to a small amount of cells restricted to the base of the aculeus (MASCHWITZ *et al.*, 1981).

Intersegmental tergal and sternal glands of various size were found between the IIIrd and IVth, IVth and Vth, Vth and VIth, and between the VIth and VIIth abdominal tergites and sternites. Tergo-sternal glands are located at the junction of the tergite and sternite in each gaster segment. In addition we found intersegmental dorsolateral and lateroventral glands between the IVth and Vth, Vth and VIth and between the VIth and VIIth abdominal sternites and tergites. With exception of the Janet's gland (tergal gland, ab. tergite VI/VII, pygidial gland sensu KUGLER, 1978) distinct reservoirs are lacking. At the ventral glands S<sub>2</sub> (sternites IV/V) and S<sub>3</sub> (sternites V/VI) we found enlarged intersegmental membranes, which can be used as a reservoir.

Well developed epithelial glandular cells were found on the Vth and VIth abdominal sternites. Here the epithelial layers are sunk into a depression of the sternites. Other, less developed epithelial glandular cells are situated on both sides of the VIIth abdominal sternite.

Glands which are associated with the sting apparatus were found at the spiracular plates, at the triangular plates, at the quadrate plates, in the gonostyli and on the base of the gonostyli. There are two types of gland cells in the gonostyli, some single gland cells, each drained by a cuticular ductule, and epithelial glandular cells. In the small *Pachycondyla tesserinoda* these glands are partly lacking.

The functions of the glands are unknown. They probably do not all produce pheromones. *P. tridentata* is extremely hard sclerotized. Because of this, these glands possibly have to grease the intersegmental area, for a better mobility of the ant. This would not exclude pheromonal or further functions. Further comparative investigations on strongly sclerotized ants are planned.

---

 EINLEITUNG

In den letzten Jahren sind bei Ameisen, insbesondere in der Unterfamilie Ponerinae, eine Vielzahl von neuen abdominalen Hautdrüsen entdeckt worden (WHELDEN, 1957, 1960; ROBERTSON, 1968; JESSEN *et al.*, 1979; HÖLLDOBLER und ENGEL, 1978). Neben der bei fast allen Formiciden gefundenen, von uns nach dem Entdecker benannten, zwischen dem VI. und VII. Gastertergit liegenden Janetschen Drüse (JANET, 1898; BUSCHINGER und MASCHWITZ, im Druck: Tergaldrüse, Ab.Tergit VI/VII, Pygidialdrüse sensu KUGLER, 1978) wurden Sternaldrüsen, Stachelscheidendrüse, Stachelscheidenbasisdrüse, Spirakularplattendrüse, Triangularplattendrüse, Tergosternale Drüsen, epitheliale Drüsenpolster in den Stachelscheiden, auf der Stachelscheidenbasis sowie auf Sterniten nachgewiesen.

Die Ponerine *Pachycondyla tridentata* hebt sich hinsichtlich ihrer Drüsenausstattung von allen bisher untersuchten Ponerinæ ab. Zum einen ist die Giftdrüse überdimensional groß und die Dufourdrüse bis auf wenige Zellen atrophiert (MASCHWITZ *et al.*, 1981); zum anderen verfügt *P. tridentata* über die oben genannten Drüsen hinaus über weitere paarig angelegte intersegmentale Komplexdrüsen sowie über epitheliale Drüsenpolster auf drei Gast-ersterniten.

MATERIAL UND METHODEN

Wir fanden *P. tridentata* im malayischen Regenwald, nördlich von Kuala Lumpur (Ulu Gombak), teils am Boden, teils baumnistend. Die Arbeiterinnen sind ca. 1,8 cm lang, sehr kräftig gebaut und zeichnen sich durch ein stark sklerotisiertes Integument aus. Nachts laufen sie einzeln auf Beutefang aus, beim Umzug zeigen sie Tandemrekrutierung. Zur histologischen Analyse benutzten wir in Dubosq-Brasil fixierte Arbeiterinnen. Die Einbettung erfolgte in Methylmethacrylat nach der Methode von RATHMAYER (1962); die Färbung der histologischen Schnitte mittels der Azanfärbung nach Heidenhain (ROMEIS, 1948). Drüsenkomplexe sind ebenfalls durch Präparation nachweisbar, selbst die Drüsenzellen können zum Teil bei einer 50fachen Vergrößerung einzeln erkannt werden.

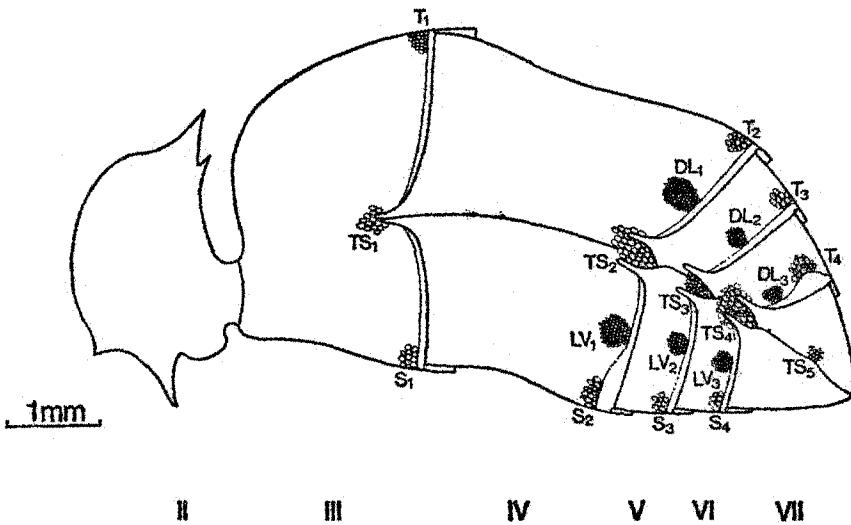


Abb. 1. — Schematische Darstellung der abdominalen Hautdrüsen bei *Pachycondyla tridentata*, T1-4: Tergaldrüsen, DL1-3: Dorsolaterale Drüsen, TS1-4: Tergosternaldrüsen, LV1-3: Lateroventrale Drüsen, S1-4: Sternaldrüsen.

Fig. 1. — Schematic illustration of the exocrine glands of *Pachycondyla tridentata*, T1-4: tergal glands, DL1-3: dorsolateral glands, TS1-4: terga-sternal glands, LV1-3: lateroventral glands, S1-4: sternal glands.

## ERGEBNISSE

Im Folgenden sollen die Drüsen tabellarisch aufgeführt und von zwei Schemazeichnungen charakterisiert werden. Bei *P. tridentata* finden sich tergal wie sternal zwischen dem III. und IV. und V., V. und VI. sowie zwischen dem VI. und VII. Abdominalsternit und -tergit intersegmentale Hautdrüsen unterschiedlichster Größe. Weiterhin konnten wir bei diesen genannten Segmenten nahe den Tergit- und Sternitecken mehr oder minder große Ansammlungen von Drüsenzellen nachweisen. Diese Ansammlungen haben wir tergesternale Drüsen genannt. Ausserdem sind dorsolaterale Drüsenintersegmentale, paarig angelegte lateroventrale und dorsolaterale Drüsenorgane (Abb. 1 und 2).

Die Kanäle dieser Drüsen münden in die Intersegmentalhaut der jeweiligen Segmente. Bei den meisten Drüsen ist kein Reservoir ausgebildet. Ein solches findet sich lediglich bei der Janetschen Drüse zwischen dem VI. und VII. Tergit. Bei den Sternaldrüsen zwischen dem III. und IV. und dem V. und VI. Abdominalsternit ist die Intersegmentalhaut reservoirartig erweitert.

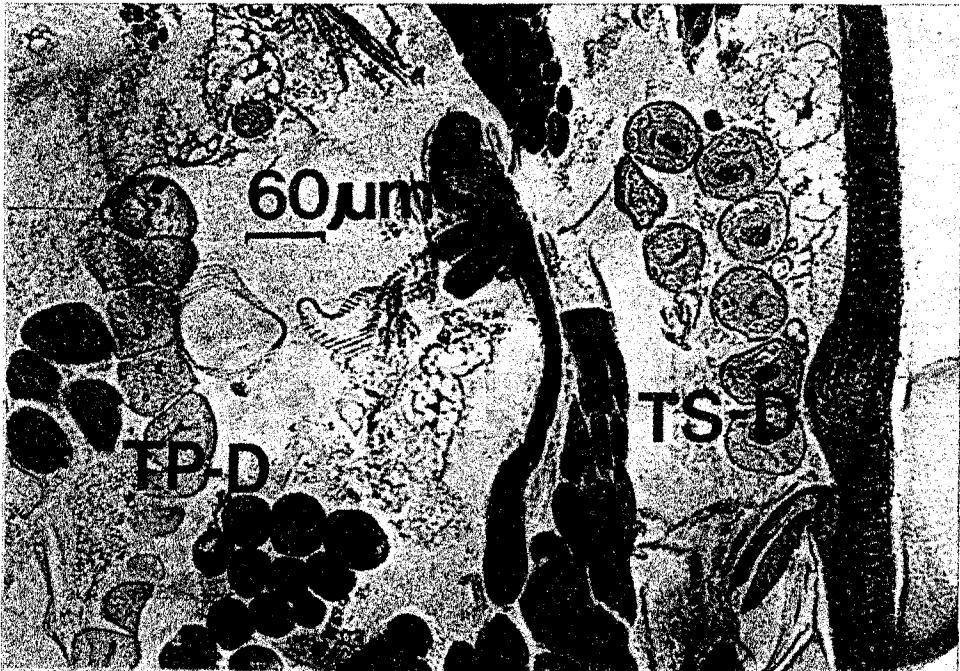


Abb. 2. — Transversalschnitt durch die Triangularplattendrüse, und durch die Tergosternaldrüse, TP-D: Triangularplattendrüse, TS-D: Tergosternaldrüse,

Fig. 2. — Transversal section through the tergo-sternal gland and through the triangular plate gland. TP-D: triangular plate gland, TS-D: tergo-sternal gland.

Fehlt ein Reservoir, so ist eine Sekretspeicherung vermutlich auch in den Intersegmentalhautfalten und in den Bereichen, die durch das stellenweise Überlappen von Tergit- und Sterniträndern gebildet werden, möglich. Dies gilt für die Tergal- und Sternaldrüsen, dorsolaterale und lateroventrale Drüsen sowie für die Tergosternalen Drüsen.

Neben diesen Komplexdrüsen besitzt *P. tridentata* drei epitheliale Drüsenpolster im Gasterbereich. Auf dem V. und VI. Abdominalsternit sind, ähnlich einem ovalen Fenster, epitheliale Drüsenpolster in das Sternit eingesenkt (Abb. 3).

Zusätzlich befindet sich seitlich auf dem VII. Abdominalsternit eine paarig angelegte epitheliale Drüse. Die Sekrete dieser Drüsen gelangen vermutlich nach aussen auf die Sternitaussensite. Porenkanäle sind lichtmikroskopisch nicht erkennbar.

Die Drüsen des Stachelapparates sind schon von anderen Untersuchungen an Ponerinen bekannt (ROBERTSON, 1968 ; HÖLLDOBLER und ENGEL, 1978 ; JESSEN *et al.*, 1979).

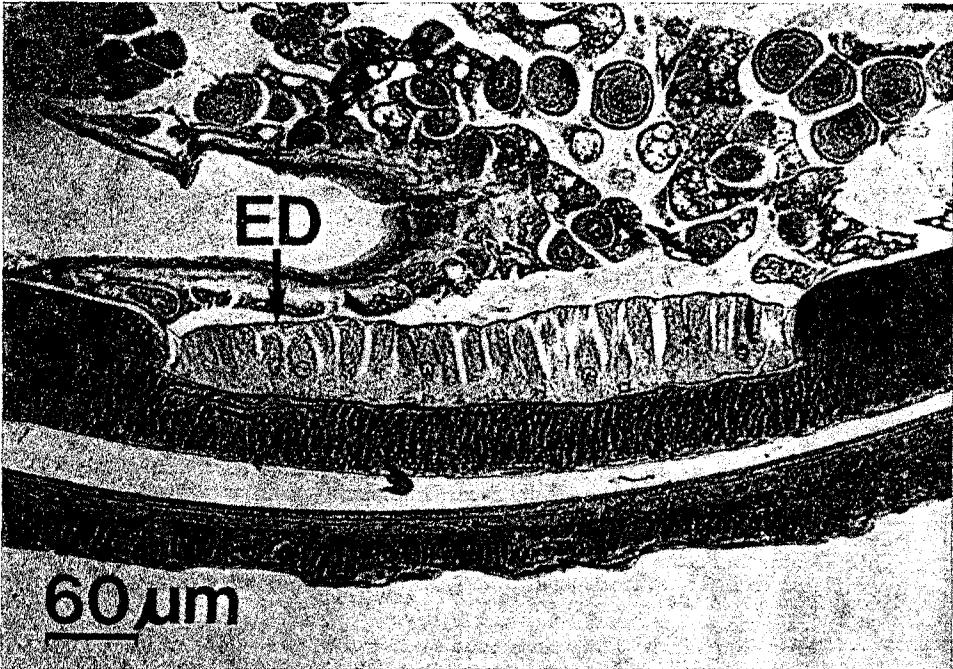


Abb. 3. — Transversalschnitt durch die Epitheldrüse auf dem V. Abdominalsternit, ED: Epitheldrüse.

Fig. 3. — Transversal section through the layer of epithelial glandular cells on the fifth abdominal sternite, ED: epithelial glandular cells.

Entsprechend ihrer Lage benannt, fanden wir die Spirakularplattendrüse, die Triangularplattendrüse, die Quadratplattendrüse, die Stachelscheidendrüse und eine epitheliale Stachelscheidenbasisdrüse (Abb. 4).

Die Kanäle der Spirakularplattendrüse und die der Triangularplattendrüse münden in die membranöse Verbindung, die das letzte Segment mit dem Stachelapparat verbindet. Somit wird das Sekret dieser sezernierenden Zellen der Stachelkammer zugeführt. Die Kanäle der Quadratplattendrüse münden in die membranöse Verbindung zwischen der Quadratischen Platte und der Spirakularplatte. Die Kanäle der Stachelscheidendrüsen münden in die dem Aculeus zugewandten Seiten der Stachelscheiden. Die Sekrete dieser Drüsen wie auch das Sekret der epithelialen Stachelscheidenbasisdrüse werden dem Bereich um den Aculeus zugeführt.

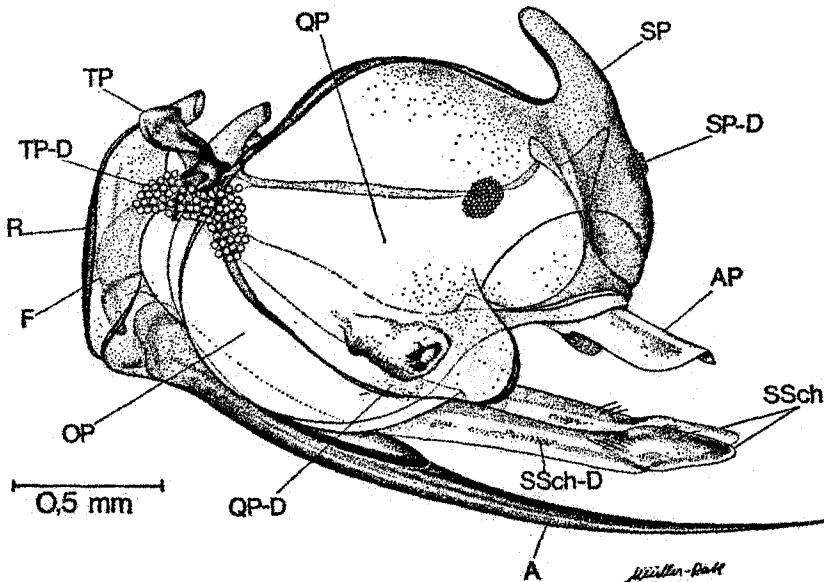


Abb. 4. — Zeichnerische Darstellung des Stachelapparates und der assoziierten Drüsen (außer der Giftdrüse, der atrophierten Dufourdrüse und den Epitheldrüsen in den Stachelscheiden sowie auf der Stachelscheidenbasis). TP: Triangularplatte, TP-D: Triangularplattendrüse, SP: Spirakularplatte, SP-D: Spirakularplattendrüse, QP: Quadratische Platte, QP-D: Quadratplattendrüse, OP: Oblonge Platte, AP: Analplatte, SSCH: Stachelscheiden, SSCH-D: Stachelscheidendrüse, R: Ramus, F: Furcula.

Fig. 4. — Illustration of the sting apparatus and of the glands which are associated with it (with exception of the poison gland, the atrophied Dufour's gland and the layer of epithelial glandular cells in the gonostyli and on the base of the gonostyli). TP: triangular plate, TP-D: triangular plate gland, SP: spiracular plate, SP-D: spiracular plate gland, QP: quadrate plate, QP-D: quadrate plate gland, OP: oblonge plate, AP: anal plate, SSCH: gonostyli, SSCH-D: gonostyli gland, R: ramus, F: furcula.

Tabelle I. — Lage der Abdominaldrüsen von *P. tridentata*; die Anzahl und Größe der Drüsenzellen. Gift- und Dufourdrüse sind nicht mit aufgeführt.

Table I. — Positions of the abdominal glands of *P. tridentata*; number and size of their glandular cells. Venom gland and Dufour's gland are not specified.

Bezeichnung	Lage	Anzahl und Größe** der Drüsenzellen (p.K. = pro Komplex)
<b>Tergaldrüsen</b>		
T1-3	intersegmental, medial, unpaar zwischen dem T1: III. u. IV. Ab. - Tergit T2: IV. u. V. Ab. - Tergit T3: V. u. VI. Ab. - Tergit	T1: 15-20 DZ, 46 µm lang, 40 µm breit T2: ca. 20 DZ, 54 µm lang, 42 µm breit T3: ca. 15 DZ, 63 µm lang, 42 µm breit
T4* = Janetsche Drüse*	intersegmental, paarig, zwischen dem VI. u. VII. Ab. - Tergit	T4: 35-40 DZ p.K., 70 µm lang, 55 µm breit
<b>Sternaldrüsen</b>		
S1	int.-seg. med, unpaar, zw. dem III. u. IV. Ab. - Sternit	S1: ca. 25 DZ, 65 µm lang, 55 µm breit
S2	int.-seg. med., in zwei dicht anein- anderliegenden Komplexen zw. dem IV. u. V. Ab. - Sternit	S2: ca. 60 DZ, 65 µm lang, 53 µm breit
S3-4*	int.-seg. unpaar, zw. dem S3: V. u. VI. Ab. - Sternit S4: VI. u. VII. Ab. - Sternit	S3: ca. 20 DZ, 60 µm lang, 47 µm breit S4: ca. 15 DZ, 80 µm lang, 63 µm breit
<b>Tergosternal- drüsen</b>		
TS (1-4)*	int.-seg., zu beiden Seiten des Segmentes, nahe der Sternit- u. Tergitecken, zw. dem TS1: III. u. IV. Ab. - Segment TS2: IV. u. V. Ab. - Segment TS3: V. u. VI. Ab. - Segment TS4: VI. u. VII. Ab. - Segment	TS1: ca. 50 DZ p.K., 65 µm lang, 50 µm breit TS2: ca. 60 DZ p.K., 60 µm lang, 48 µm breit TS3: ca. 30 DZ p.K., 50 µm lang, 37 µm breit TS4: ca. 70 DZ p.K., 65 µm lang, 50 µm breit

TABELLE I (Fortsetzung)

Bezeichnung	Lage	Anzahl und Größe** der Drüsenzellen (p.K. = pro Komplex)
Dorsolaterale Drüsen		
DL1-3	int.-seg., beidseitig, dorsolateral zw. dem DL1: IV. u. V. Ab. - Tergit DL2: V. u. VI. Ab. - Tergit DL3: VI. u. VII. Ab. - Tergit	DL1: ca. 50 DZ p.K., 43 µm lang, 34 µm breit DL2: ca. 35 DZ p.K., 43 µm lang, 36 µm breit DL3: ca. 30 DZ p.K., 43 µm lang, 37 µm breit
Lateroventrale Drüsen		
LV1-3	int.-seg., beidseitig, lateroventral zw. dem LV1: IV. u. V. Ab. - Sternit LV2: V. u. VI. Ab. - Sternit LV3: VI. u. VII. Ab. - Sternit	LV1: ca. 40 DZ p.K., 37 µm lang, 31 µm breit LV2: ca. 35 DZ p.K., 37 µm lang, 32 µm breit LV3: ca. 40 DZ p.K., 43 µm lang, 32 µm breit
Epitheliale Sternaldrüsen		
1*	medial, in das V. Ab. - Sternit eingesenkt	Das Drüsenpolster hat die Form eines Ovals, die Ausmaße sind 510 µm in der Breite und 300 µm in der Länge, die Höhe des Epithels beträgt etwa 60 µm
2*	medial, in das VI. Ab. - Sternit eingesenkt	Dieses Drüsenpolster hat ebenfalls die Form eines Ovals, die Ausmaße sind 270 µm in der Breite und 180 µm in der Länge, die Höhe des Epithels beträgt etwa 30 µm
3*	beidseitig auf dem VII. Ab. - Sternit	Höhe des Drüsenepithels: 15 µm
Spirakularplatten-drüsen*	zu beiden Seiten dorsolateral der Spirakularplatten	ca. 20 DZ p.K., 43 µm lang, 37 µm breit
Triangularplatten-drüsen*	zu beiden Seiten, den triangularären Platten aufgelegt	ca. 60 DZ p.K., 100 µm lang, 80 µm breit

TABELLE I (Ende)

Bezeichnung	Lage	Anzahl und Größe** der Drüsenzellen (p.K. = pro Komplex)
Quadratplatten- drüsen *	zu beiden Seiten, zwischen der Quadratischen Platte und der Spirakularplatte	ca. 20 DZ p.K., 43 µm lang, 37 µm breit
Stachelscheiden- drüsen *	in beiden Stachelscheiden	ca. 20 DZ p.K., 21 µm lang, 18 µm breit
Epitheliale Stachel- scheidendrüsen *	den Innenwänden beider Stachelscheiden aufliegend	Höhe des Epithels : 15-18 µm
Epitheliale Stachel- scheidenbasisdrüse *	unpaar, der membranösen Verbindung zwischen den beiden Stachelscheiden (Stachel- scheidenbasis) dorsal aufzulegen	Höhe des Epithels : ca. 13 µm

\* Diese Drüse ist auch bei *Pachycondyla tesserinoda* vorhanden.

\*\* Die Größe der Drüsenzellen kann auf Grund unterschiedlicher Aktivität innerhalb eines Komplexes variieren. Die angegebenen Werte stellen Mittelwerte dar.

## DISKUSSION

Mit der Auffindung neuer abdominaler Hautdrüsen wurde gleichzeitig in einer Reihe von Fällen deren Pheromon- oder Allomonfunktion entdeckt (HÖLLDOBLER, 1976; HÖLLDOBLER und WILSON, 1976; HÖLLDOBLER und HASKINS, 1976; MASCHWITZ und SCHÖNEGGE, 1977; KUGLER, 1978; JESSEN *et al.*, 1979; HÖLLDOBLER und TRANIELLO, 1980; a.u.b.).

Die Vermutung, daß bei den meisten der neuen, noch nicht funktionell untersuchten Organe mit einer derartigen sozialen Funktion zu rechnen sei, wird angesichts der Drüsenfülle von *P. tridentata* unwahrscheinlich. Es ist nicht zu erwarten, dass die Drüsen jeweils eine distinkte Pheromonfunktion haben. Neben sozialen Aufgaben der Organe müssen auch Funktionen bedacht werden, die sich aus der Konstruktion des Tieres selbst ergeben. *P. tridentata* hebt sich in dieser Hinsicht von den meisten anderen Ameisenformen ab. Sie ist unter den Ponerinæ, die wir im malayischen Regenwald gefunden haben, die weitaus am stärksten sklerotisierte und größte Art. Man könnte vermuten, daß die zahlreichen Drüsenorgane Schmiersekrete abgeben, die die Beweglichkeit des Tieres, z. B. beim Stechvorgang oder bei der gezielten Schaumabwehr, erhöhen. Um diese Vermutung zu erhärten planen wir eine Untersuchung weiterer ähnlicher Ameisenformen. Eine solche Funktion schließt nicht aus, daß diese Sekrete Pheromonwirkung haben können. Auch an antibiotische Sekretfunktionen, zusätzlich zu der Metathorakaldrüse, läßt sich denken (MASCHWITZ, 1974). Histologische Untersuchungen an einer kleineren 8,0 mm langen *Pachycondyla*-Art (*P. tesserinoda*) haben gezeigt, dass diese mit *P. tridentata* eng verwandte Art im Gasterbereich nicht über die Fülle von Hautdrüsen verfügt. *Pachycondyla tesserinoda* besitzt « nur » insgesamt 16 Abdominaldrüsen einschließlich der Gift- und der normal entwickelten Dufourdrüse. Es fehlen sowohl teilweise tergeale und sternale Drüsen sowie sämtliche dorsolateralen und lateroventralen Drüsen. Daraus wird deutlich, daß selbst große Komplexdrüsen im Verlauf der Evolution sehr schnell entstehen können. Die Einbeziehung derartiger Drüsenorgane zur Klärung taxonomischer Fragen ist daher nur eingeschränkt möglich.

## Literatur

- BUSCHINGER A., MASCHWITZ U., in press. — Defensive behavior and defensive mechanisms in ants: in Hermann ed., *Defensive mechanisms in social insects*.  
 HÖLLDOBLER B., STANTON R., ENGEL H., 1976. — A new exocrine gland in *Novomessor* (Hymenoptera, Formicidae) and its possible significance as a taxonomic character. *Psyche*, 83, 32-41.  
 HÖLLDOBLER B., WILSON E.O., 1977. — Social establishment and maintenance of territory. *Science*, 195, 900-902.  
 HÖLLDOBLER B., HASKINS C.P., 1977. — Sexual calling behavior in primitive ants. *Science*, 195, 793-794.  
 HÖLLDOBLER B., TRANIELLO J., 1980. — Tandem running pheromone in *Ponerine* ants. *Naturwissenschaften*, 67, 360.

- HÖLDOBLER B., TRANIELLO J., 1980. — The pygidial gland and chemical recruitment communication in *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *laevigata*. *J. Chem. Ecol.*, 6, 883-893.
- KUGLER Ch., 1978. — Pygidial glands in Myrmicine ants (Hym., Formicidae). *Ins. Soc.*, 25, 267-274.
- JANET Ch., 1898. — Système glandulaire tégumentaire de la *Myrmica rubra*: in Janet ed., *Etudes sur les fourmis*, 1-18.
- JESSEN K., MASCHWITZ U., HAHN M., 1979. — Neue Abdominaldrüsen bei Ameisen I. Ponerini (Formicidae: Ponerinae). *Zoomorphologie*, 94, 49-66.
- MASCHWITZ U., 1974. — Vergleichende Untersuchungen zur Funktion der Ameisenmetathorakaldrüse. *Öcologia*, 16, 303-310.
- MASCHWITZ U., SCHÖNEGGE P., 1977. — Recruitment gland of *Leptogenys chinensis*: a new type of pheromone gland in ants. *Naturwissenschaften*, 64, 589.
- MASCHWITZ U., JESSEN K., MASCHWITZ E., 1981. — Foaming in *Pachycondyla*: a new defense mechanism in ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9, 79-81.
- RATHMAYER W., 1962. — Methylmetacrylat als Einbettungsmedium für Insekten. *Experientia (Basel)*, 18, 47-48.
- ROBERTSON P.L., 1968. — A morphological and functional study of the venom apparatus in representatives of some major groups of Hymenoptera. *Aust. J. Zool.*, 16, 133-166.
- ROMEIS B., 1948. — *Mikroskopische Technik*, München, 344.
- WHELDEN R.M., 1957. — Notes on the anatomy of *Rhytidoponera convexa* Mayr (« violacea » Florel) (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 50, 271-282.
- WHELDEN R.M., 1960. — The anatomy of *Rhytidoponera metallica* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 53, 793-808.
-