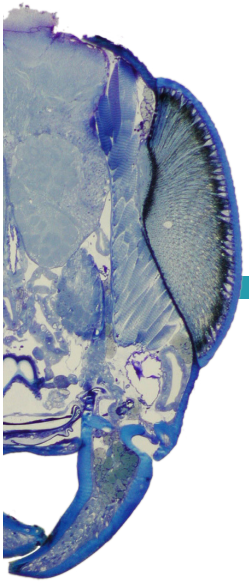

Capítulo 7

Diversidad y morfología de las glándulas exocrinas en las hormigas

J. Billen

Resumen

Se ofrece una lista de las 89 glándulas exocrinas que se conocen hasta el momento en la familia Formicidae, con información sobre su clasificación anatómica y con comentarios sobre la amplia variación de funciones que realizan sus secreciones.

Abstract

A survey of the 89 exocrine glands that are currently known among the Formicidae is offered. Moreover, information on their anatomical classification, and comments on the wide variety of functions their secretions can play is discussed.

Introducción

Los insectos sociales y las hormigas en particular son unas maravillosas criaturas pequeñas que desde hace tiempos han fascinado al hombre. Su vida en colonias, desde unas pocas decenas hasta varios millones de individuos, les ha dado una dimensión extra, que de lejos excede la de una única hormiga. Sin embargo, cada individuo contribuye al funcionamiento óptimo de la sociedad y toma activamente parte en los sistemas de comunicación y organización social de la colonia. Un papel importante en esto se debe a su sistema exocrino extremadamente bien desarrollado, ya que las secreciones exocrinas están involucradas en varios aspectos de la vida social (Billen, 2008).

El número de glándulas exocrinas puede variar mucho entre las especies, en especial en las hormigas ponerinas, las cuales exhiben una impresionante plétora de glándulas, p. ej. 28 glándulas abdominales en *Pseudoneoponera tridentata* (antes *Pachycondyla tridentata*) (Jessen y Maschwitz, 1983). El número total de glándulas conocidas en hormigas se ha incrementado significativamente de manera reciente, con 38 glándulas listadas hace 20 años (Billen, 1993) a 63 (Billen y Morgan, 1998), y recientemente a 75 (Billen, 2009a). En este capítulo, se incrementa el conocimiento y se listan 89 glándulas conocidas dentro de la familia Formicidae.

Clasificación de las glándulas exocrinas

Las glándulas exocrinas de insectos se han clasificado tradicionalmente en dos clases principales (Noirot y Quennedey, 1974): clase-1, glándulas formadas por células epiteliales, derivadas directamente de la epidermis de una capa (verde en la figura 7.1) y clase-3, glándulas formadas por una o generalmente más de una unidad bicelular (rojo en la figura 7.1), cada unidad comprendiendo una célula secretora y un ducto celular.

Esta terminología de clase-1 y clase-3 viene directamente de la publicación de Noirot y Quennedey (1974) y se ha seguido ampliamente desde entonces. Dicha publicación también menciona células de clase-2, las cuales después se han considerado homólogas con los oenocitos (Noirot y Quennedey, 1991). Además de esta clasificación basada en la organización a nivel celular, las glándulas también se clasifican anatómicamente con respecto a la presencia o ausencia de un reservorio, con la distinción de cinco tipos (figura 7.1): glándulas sin reservorio (tipos A y C), las cuales descargan su secreción directamente afuera, mientras que glándulas con reservorio (tipos B, D y E) pueden almacenar su secreción y liberarla cuando sea necesario. Como resultado de su capacidad de almacenar secreciones, estas glándulas están más accesibles para análisis químico (Billen y Morgan, 1998). La figura 7.2 muestra la localización de las glándulas más importantes.

Las glándulas también pueden clasificarse de acuerdo al tagma donde estén presentes, encontrando así las glándulas de la cabeza (cuadro 7.1), mesosoma (cuadro 7.2), y metasoma (cuadro 7.3), que en total suman 89 glándulas. Se listan con un único nombre aquellas glándulas que se encuentran en más de un lugar, como

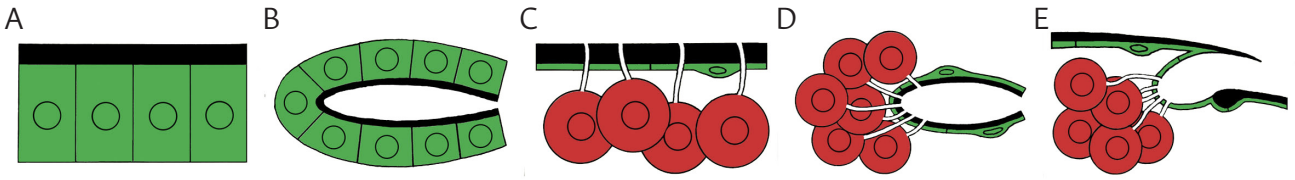

Figura 7.1. Esquemas de los principales tipos anatómicos de glándulas exocrinas: A. epiteliales sin reservorio, B. epiteliales con reservorio, C. unidades bicelulares sin reservorio, D. unidades bicelulares con reservorio, E. unidades bicelulares abriéndose a través de la membrana de articulación. Negro: cutícula, verde: células de glándulas epiteliales, rojo: células de glándulas de unidades bicelulares.

Cuadro 7.1. Lista de las glándulas exocrinas en la cabeza, con notas de su tipo de anatomía como se ilustra en la figura 7.1. Glándulas con * se encuentran en todo el cuerpo y por ello aparecen también en los cuadros 7.2 y 7.3.

Nombre en español	Nombre en inglés	Tipo
Glándula agregada intramandibular	Clustered intramandibular gland	C
Glándula de la base de la antena	Antennal base gland	E
Glándula de la base de la mandíbula	Basimandibular gland	A
Glándula de la pared faringeal	Pharyngeal wall gland	B
Glándula del epitelio intramandibular	Intramandibular epithelial gland	A
Glándula del escapo de la antena	Antennal scape gland	C
Glándula del estipe	Stipes gland	E
Glándula del hoyo mandibular	Mandibular pit gland	A
Glándula del pedestal del pelo (*)	Pedestal hair gland (*)	C
Glándula del tegumento (*)	Tegumental epithelium (*)	A
Glándula epitelial del estipe	Stipes epithelial gland	A
Glándula hipostomal de seda	Hypostomal silk gland	C
Glándula infrabucal	Infrabuccal gland	B
Glándula intramandibular	Intramandibular gland	C
Glándula mandibular	Mandibular gland	D
Glándula maxilar	Maxillary gland	E
Glándula posfaringeal	Postpharyngeal gland	B
Glándula profaringeal	Propharyngeal gland	D
Glándulas de los antenómeros	Antennomere glands	C
Glándulas subepiteliales (*)	Subepithelial glands (*)	C

aquellas que están presentes en todas las patas o en series repetidas como los intersegmentos del metasoma. Por otro lado, glándulas pedestales del pelo, subepiteliales y epitelio glandular tegumental se encuentran sobre todo el cuerpo, y por lo tanto aparecen en la lista teniendo en cuenta cada uno de los tres tagmas (marcadas con *). Esta lista fue construida teniendo en cuenta hormigas adultas e incluye obreras, reinas y machos. Las figuras en este capítulo representan una selección de varias glándulas sólo en obreras, a menos que se indique otra cosa; el muestreo taxonómico intentó incluir a las principales subfamilias de la región Neotropical. Las secciones mostradas corresponden a cortes longitudinales, y el lado posterior siempre estará a la derecha.

Glándulas cefálicas (figura 7.3)

Las estructuras exocrinas en la cabeza incluyen glándulas asociadas con las partes bucales, así como las que están dentro o cerca de las antenas. Las más conspicuas entre estas glándulas cefálicas son las mandibulares, las cuales frecuentemente están involucradas en sistemas de alarma-defensa, y la glándula posfaringeal. Esta última distingue a las hormigas de otros insectos sociales, y es de particular

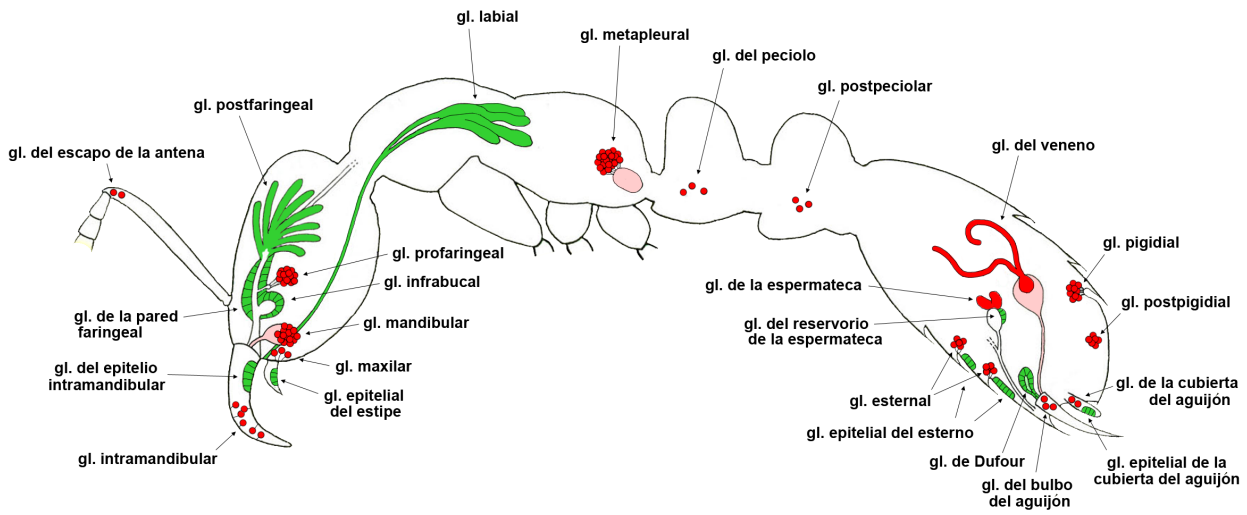

Figura 7.2. Perfil esquemático de una obrera de hormiga con las principales glándulas mostradas (verde: epiteliales, rojo: unidades bicelulares).

importancia en la regulación del reconocimiento de obreras del mismo nido. La glándula posfaringeal contiene una mezcla específica de hidrocarbonos muy similar a la de la epicutícula (Bagnères y Morgan, 1991), no obstante, la dinámica y relación entre la glándula y la cutícula se conoce parcialmente. La glándula profaringeal y algunas de las glándulas asociadas con las partes bucales pueden desempeñar un papel en el inicio del procesamiento del alimento junto con la acción de enzimas digestivas. Diferentes tipos de glándulas intramandibulares se pueden encontrar, siendo más comunes las de la clase-3, con ductos individuales que se abren en la superficie mandibular (Schoeters y Billen, 1994); sin embargo, una clase especial de glándulas intramandibulares de la clase-3 con ductos agrupados se describió en *Tatuidris tatusia* (Billen y Delsinne, 2014). Además de estas glándulas intramandibulares clase-3, también existe una glándula epitelial clase-1, recientemente descrita en *Protanilla wallacei* (Billen *et al.*, 2013a). Otra nueva glándula intramandibular clase-1, la glándula del hoyo mandibular, fue descrita recientemente en *Brachyponera sennaarensis* (Billen y Al-Khalifa, 2016).

Glándulas mesosomales *(figura 7.4)*

Debido a la falta de alas, las obreras de las hormigas tienen un tórax reducido, aunque el número limitado de glándulas mesosomales "reales" (principalmente las glándulas labiales y metapleurales) se compensa bien con la impresionante variedad de más de 20 glándulas diferentes que se encuentran en las patas (Billen, 2009b; Billen *et al.*, 2013b). El reciente descubrimiento de cuatro nuevas glándulas en el mesosoma de *Myopias hollandi* incrementa el número de glándulas mesosomales (Billen y Ito, 2018).

Entre las principales glándulas mesosomales "reales", las labiales (= salivares) en el protórax están presentes en todos los insectos, siendo en hormigas del tipo epitelial. En avispas y algunas hormigas ponerinas, las glándulas poseen una apariencia acinar, aunque su ontogenia muestra su origen epitelial (Lommelen *et al.*, 2003). En el metatórax de las hormigas se encuentra la glándula metapleural, la cual es una glándula única de las Formicidae (Hölldobler y Engel-Siegel, 1984); su función principal es la producción de antibióticos que protegen a las hormigas contra microorganismos en general. En este mismo sentido, otra glándula interesante es la presente en la placa propleural de las hormigas cultivadoras de hongos (Attinas), la cual aloja bacterias especializadas que producen antibióticos contra el altamente patogénico *Escovopsis* (Currie *et al.*, 2006). Esta glándula está involucrada en la elaboración de antibióticos altamente específicos, mientras que la glándula metapleural es más activa en la producción de antibióticos de amplio espectro.

Las numerosas glándulas de las patas pueden desempeñar una variedad de funciones, siendo las principales la producción de feromonas y sustancias lubricantes (Billen, 2009b). El rastro químico ("trail-laying") solamente está restringido a varias glándulas ubicadas en las patas traseras, mientras que las glándulas que producen sustancias lubricantes se encuentran en las inmediaciones de las articulaciones entre varias partes de las patas.

Glándulas metasomales *(figura 7.5)*

El metasoma comprende muchas glándulas involucradas en una variedad de funciones diferentes. Las glándulas con función reproductiva se encuentran tanto en machos y hembras (reinas); estas glándulas pueden, a través de sus

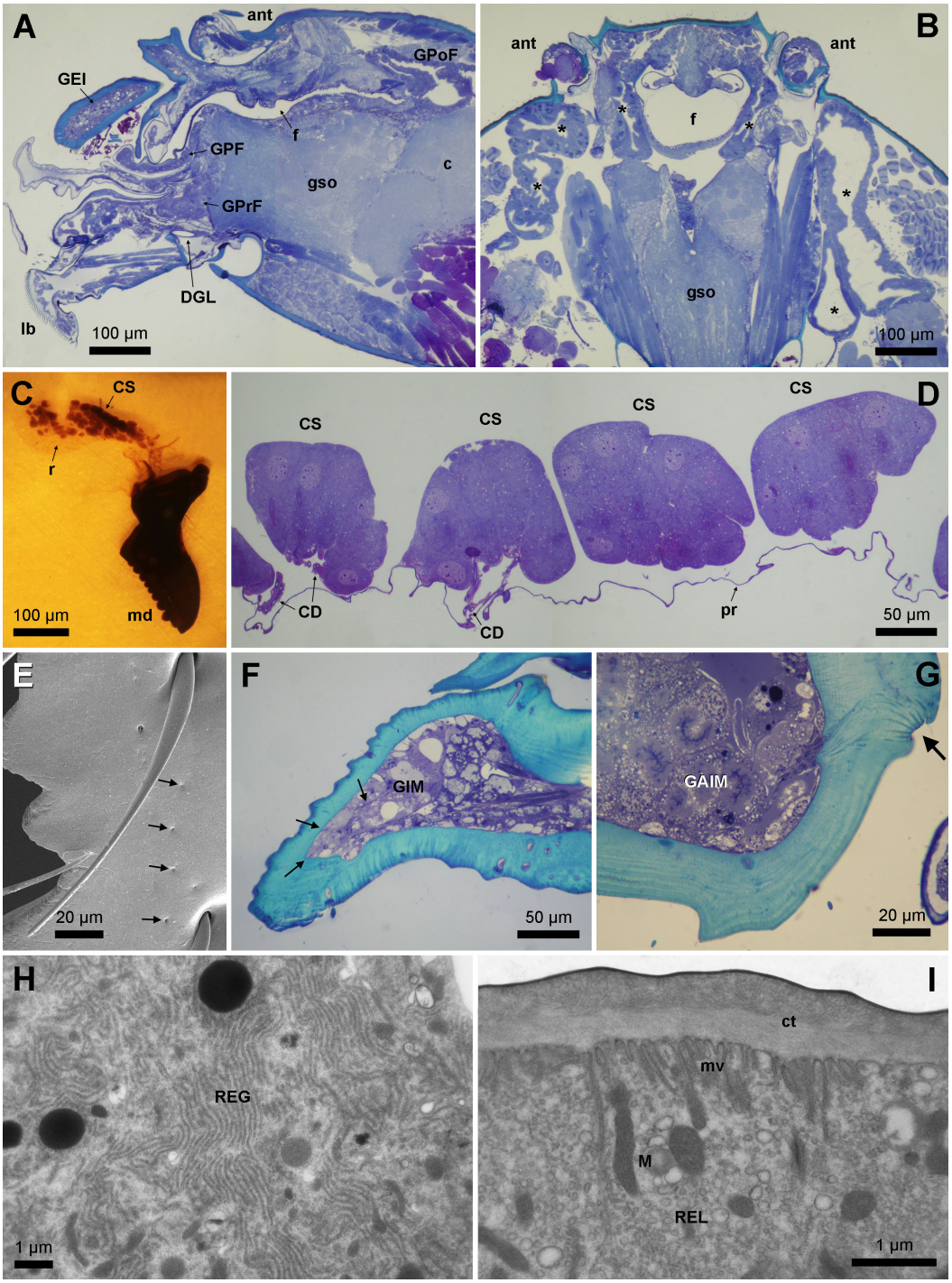

Figura 7.3. Glándulas cefálicas. A. Sección longitudinal a través de la parte anterior de la cabeza de *Pseudomyrmex schuppi*, con glándula intramandibular epitelial (GEI), de la pared faringeal (GPF), profaringeal (GPrF) y posfaringeal (GPoF). DGL: ducto de la glándula labial, lb: labio. B. Sección a través de la región anterior de la cabeza de *Camponotus* sp., mostrando lóbulos de la glándula posfaringeal (*). C. Imagen de disección de la mandíbula (md) con la glándula mandibular adjunta de *Atta sexdens sexdens* (CS: células secretoras, r: reservorio). D. Sección a través de las células secretorias agrupadas (CS) y células ducto (CD) de la glándula mandibular de *Atta sexdens sexdens*. E. Micrografía de la superficie mandibular superior de *Acromyrmex octospinosus* con poros únicos de ductos de glándula intramandibular (flechas). F. Sección a través de la mandíbula de *Atta sexdens sexdens*, mostrando la glándula intramandibular (GIM) con células ducto únicas aisladas (flechas). G. Sección a través de la mandíbula de *Tatuidris tatusia*, mostrando la glándula intramandibular agrupada (GAIM), con ductos abriéndose a través de la abertura hacia una placa filtradora centralizada (flecha grande). H. Micrografía del citoplasma de la glándula profaringeal de *Solenopsis invicta* con retículo endoplásmico granular (REG) para la producción de enzimas digestivas (gotitas oscuras muestran acumulación de secreción). I. Micrografía de la parte apical de la glándula celular posfaringeal de *Paraponera clavata* con retículo endoplásmico liso (REL) para la elaboración de material no proteínico. ant: antena, c: cerebro, ct: cutícula, f: faringe, gso: ganglio subesofágico, M: mitocondria, mv: microvilli, pr: pared del reservorio.

Cuadro 7.2. Lista de las glándulas exocrinas en el mesosoma, con notas de su tipo de anatomía como se ilustra en la figura 7.1. Glándulas con * se encuentran en todo el cuerpo y por ello aparecen también en los cuadros 7.1 y 7.3.

Nombre en español	Nombre en inglés	Tipo
Glándula anterolateral del propodeo	Anterolateral propodeal gland	C
Glándula basicoxal	Basicoxal gland	A
Glándula basitarsal	Basitarsal gland	C
Glándula coxal	Coxal gland	E
Glándula de la base de la pata	Foot-sole gland	A
Glándula de la huella	Footprint gland	A
Glándula de la placa propleural	Propleural plate gland	C
Glándula del limpiador de antena	Antenna cleaner gland	A
Glándula del ápice de la tibia	Apicotibial gland	A
Glándula del ápice del fémur	Apicofemoral gland	A
Glándula del arolio (= pretarsal)	Arolium (= pretarsal) gland	B
Glándula del espolón tibial	Tibial spur gland	A
Glándula pedestal del pelo (*)	Pedestal hair gland (*)	C
Glándula del saco distal del fémur	Distal femoral sac gland	B
Glándula del tegumento (*)	Tegumental epithelium (*)	A
Glándula del tendón tibial	Tibial tendon gland	B
Glándula del tercer tarsómero	Third tarsomere gland	C
Glándula del trocánter	Trochanter gland	A
Glándula distal del fémur	Distal femoral gland	E
Glándula gemular	Gemma gland	C
Glándula del hoyuelo propleural	Propleural pit gland	C
Glándula labial (= salival)	Labial (= salivary) gland	B
Glándula metapleural	Metapleural gland	D
Glándula metatibial	Metatibial gland	A
Glándula posterolateral del pronoto	Posterolateral pronotal gland	C
Glándula del proceso metasternal	Metasternal process gland	C
Glándula protorácica	Prothoracic gland	E
Glándula tibial distal	Distal tibial gland	E
Glándula tibial proximal	Proximal tibial gland	A
Glándulas de las tibias	Tibial glands	C
Glándulas de los tarsómeros	Tarsomere glands	C
Glándulas del tarsómero proximal	Proximal tarsomere glands	A
Glándulas del tarsómero distal	Distal tarsomere glands	A
Glándulas subepiteliales (*)	Subepithelial glands (*)	C

Cuadro 7.3. Lista de las glándulas exocrinas en el metasoma, con notas de su tipo de anatomía como se ilustra en la figura 7.1. Glándulas con * se encuentran en todo el cuerpo y por ello aparecen también en los cuadros 7.1 y 7.2.

Nombre en español	Nombre en inglés	tipo
Glándula accesoria del macho	Male accessory gland	B
Glándula anal	Anus gland	E
Glándula central del pecíolo	Central petiole gland	C
Glándula cloacal	Cloacal gland	E
Glándula de Dufour	Dufour gland	B
Glándula de la cámara del aguijón	Sting chamber gland	E
Glándula de la cubierta del aguijón	Sting sheath gland	C
Glándula epitelial de la cubierta del aguijón	Epithelial sting sheath gland	A
Glándula de la espermateca	Spermathecal gland	D
Glándula de la placa cuadrada	Quadrate plate gland	E
Glándula de la placa del espiráculo	Spiracular plate gland	E
Glándula de la placa rectangular	Oblong plate gland	E
Glándula de la placa subgenital	Subgenital plate gland	E
Glándula de la placa triangular	Triangular plate gland	E
Glándula de la vaina del aguijón	Sting shaft gland	E
Glándula de la valva	Valve's gland	E
Glándula de Pavan	Pavan gland	A
Glándula del aguijón	Sting gland	E
Glándula del bulbo del aguijón	Sting bulb gland	E
Glándula epitelial del esterno	Epithelial sternal gland	A
Glándula del peciolo	Petiole gland	C
Glándula del pedestal del pelo (*)	Pedestal hair gland (*)	C
Glándula del pene	Penis gland	E
Glándula del reservorio de la espermateca	Spermatheca reservoir gland	B
Glándula del tegumento (*)	Tegumental epithelium (*)	A
Glándula de veneno	Venom gland	D
Glándula esternal	Sternal gland	C
Glándula esternal en par	Paired sternal gland	E
Glándula esternal impar	Unpaired sternal gland	E
Glándula lateral del pospeciolo	Lateral postpetiole gland	C
Glándula pigidial	Pygidial gland	E
Glándula pospeciolar	Postpetiolar gland	E
Glándula postpigidial	Postpygidial gland	E
Glándula rectal	Rectal gland	B
Glándula tergal epitelial	Epithelial tergal gland	A
Glándulas dorsolaterales	Dorsolateral glands	E
Glándulas lateroventrales	Lateroventral glands	E

Glándulas subepiteliales (*)	Subepithelial glands (*)	C
Glándulas tergales	Tergal glands	E
Glándulas tergosternales	Tergosternal glands	E
Glándula de las papilas rectales	Rectal papillae	B

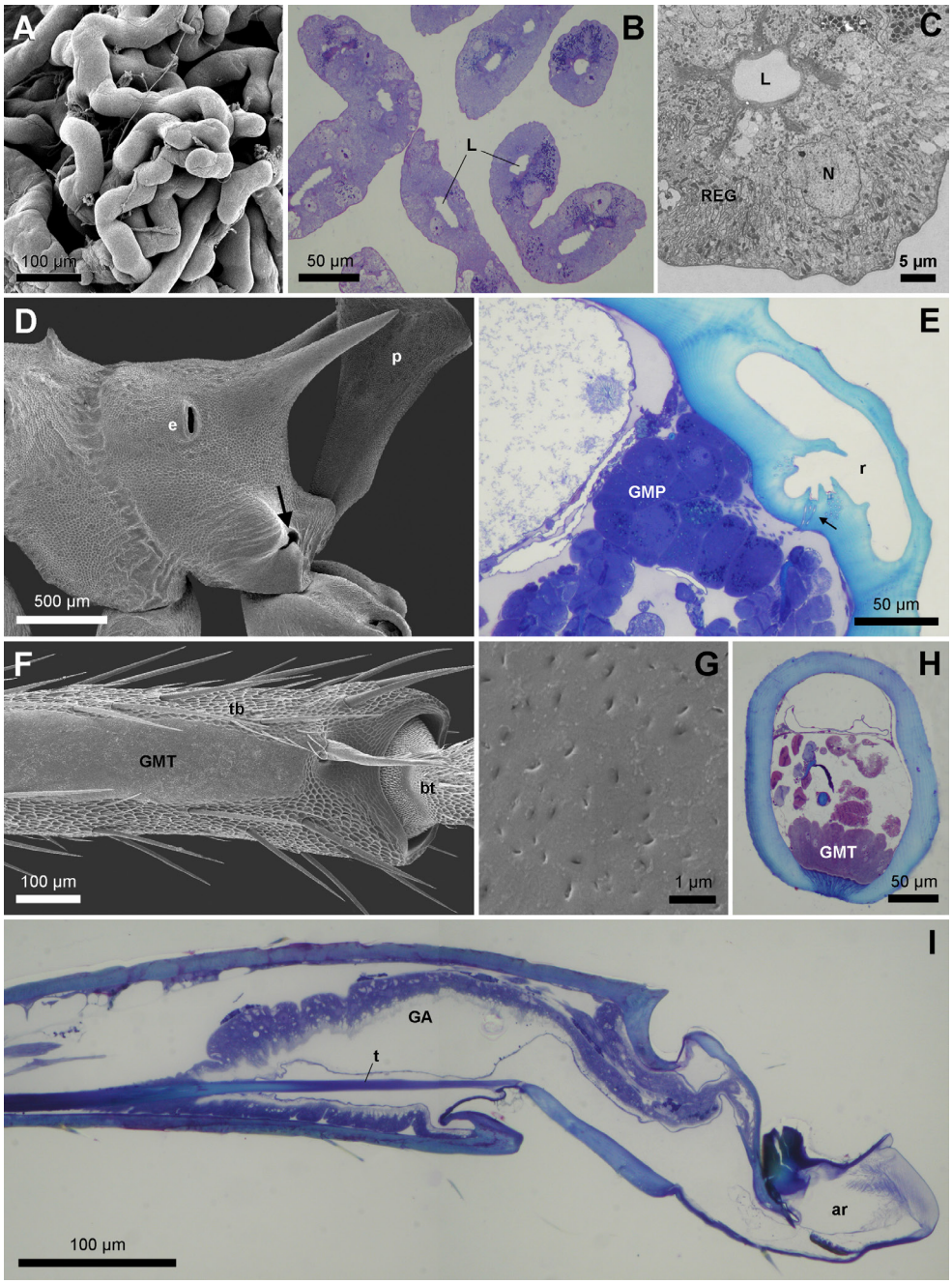

Figura 7.4. Glándulas mesosomales. A-C: glándula tubular salivar de *Paraponera clavata* (A. microscopía por escaneo, B. microscopía de luz, C. microscopía electrónica). D. Mesosoma posterior y pecíolo (p) de *Daceton armigerum* mostrando la abertura en forma de hendidura (flecha) de la glándula metapleural. E. Glándula metapleural (GMP) de *Heteroponera dolo*; los ductos atraviesan la cutícula (flecha) hasta el reservorio (r). F. Vista ventral de la unión entre la tibia de la pata posterior (tb) y el basitarso (bt) de *Eciton burchellii* con cutícula lisa descansando sobre la glándula metatibial (GMT). G. Detalle con muchos aumentos del área lisa en la figura 7.4F mostrando quiebres cuticulares en forma de hendidura para descarga de secreciones. H. Sección transversal a través de la tibia de la pata posterior de *Cylindromyrmex whymperi*. Obsérvese la apariencia modificada de la cutícula en la región que cubre la glándula metatibial (GMT). I. Sección a través del pretarso de la pata posterior de reina de *Atta sexdens sexdens* con la glándula del arolio (GA). ar: arolio, e: estigma, L: lumen, N: núcleo, REG: retículo endoplásmico granular, t: tendón de la pata.

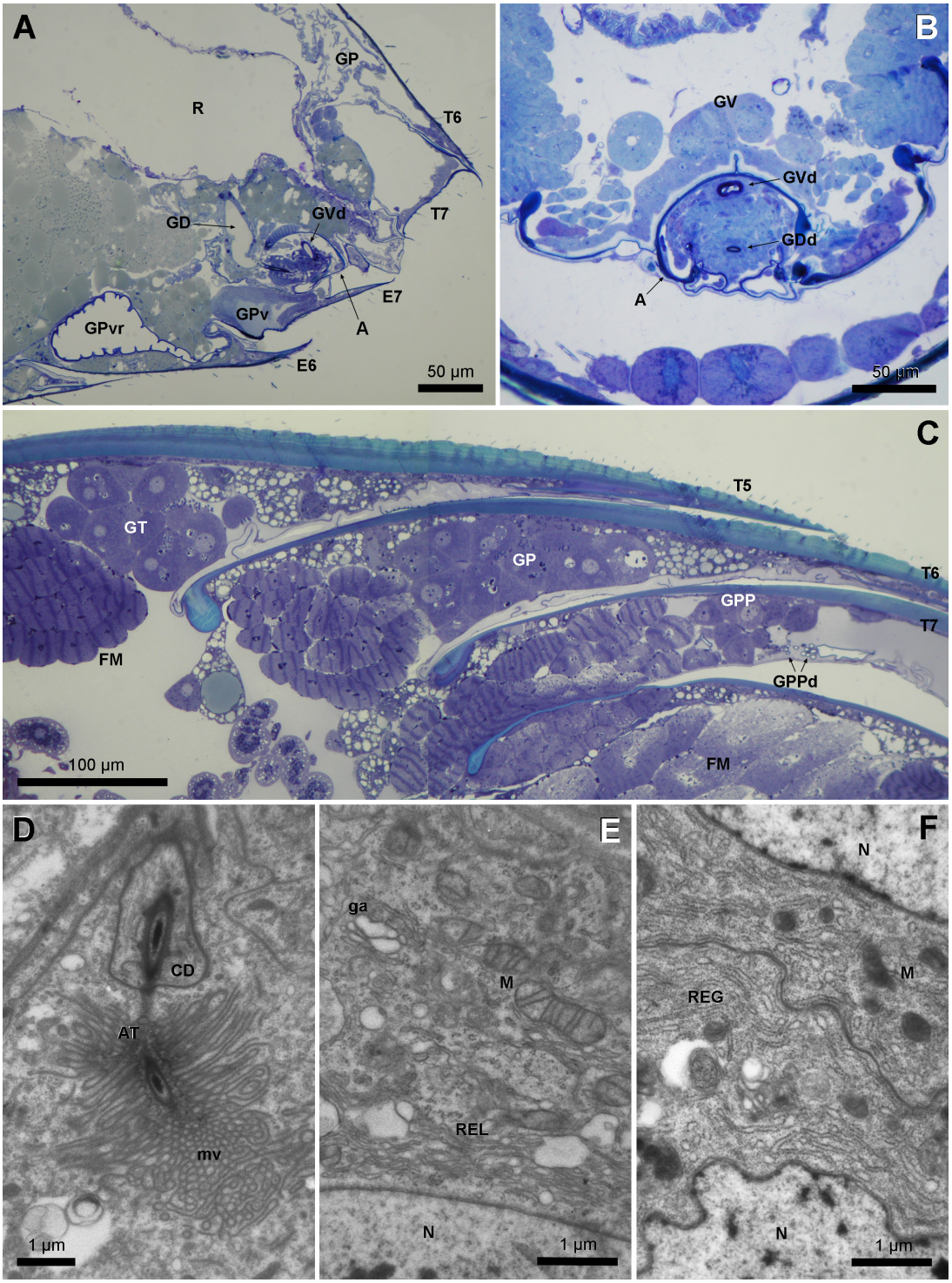

Figura 7.5. Glándulas metasomales. A. Sección longitudinal a través del abdomen posterior de *Linepithema humile* mostrando las glándulas pigidial (GP), de Pavan (GPv), de Dufour (GD) y la abertura de la glándula de veneno (GVd) a través del aguijón reducido (A). B. Sección transversal a través de la punta del abdomen de *Atta laevigata* mostrando la glándula de la valva alar (GV) y ductos de la glándula de Dufour (GDd) y del veneno (GVd) abriéndose hacia la base del aguijón (A). C. Sección longitudinal a través de los tergos posteriores de *Platythyrea punctata* con señalamiento de la glándula tergal (GT), pigidial (GP), pospigidial (GPP) y ductos de la glándula pospigidial (GPPd). D. Micrografía electrónica de la glándula de la espermateca de *Dinoponera quadriceps* con la unión entre célula del ducto (CD) y célula secretora a través del extremo final del aparato (AT). E. Detalle del citoplasma de la glándula pigidial de *Dinoponera australis* mostrando el retículo endoplásmico liso (REL), el cual está en línea con secreciones no proteínicas. F. Detalle del citoplasma de la glándula del veneno de *Eciton burchellii* mostrando el retículo endoplásmico granular (REG), el cual está en línea con secreciones proteínicas. E6,7: esternos 6,7, FM: fibras musculares, ga: aparato de Golgi, GPvr: reservorio de la glándula de Pavan, GT: glándula tergal, M: mitocondria, mv: microvilli, N: núcleo, R: recto, T5,6,7: tergos 5,6,7.

secreciones, asegurar la transferencia eficiente de esperma durante la cópula (p.ej. la formación de espermatóforo por la glándula accesoria del macho) y mantener el esperma vivo dentro de la espermateca hasta que se fertilice el huevo. Como el apareamiento inicia al comienzo de la vida adulta de la joven reina, ella necesita almacenar suficiente esperma para ser utilizado en su vida, la cual a menudo es muy larga, por lo tanto, para la espermateca es de crucial importancia mantener el esperma vivo (Wheeler y Krutzsch, 1994). Aunque las obreras, en general, son incapaces de aparearse y reproducirse, varias especies de subfamilias filogenéticamente basales retienen una espermateca funcional, la cual se diferencia de la espermateca no funcional de las obreras "no-sexuales" por la presencia de un revestimiento glandular de una parte de la pared del reservorio (Gobin *et al.*, 2006, 2008). Otras glándulas metasomales desempeñan un papel en el sistema alarma/defensa y la captura de las presas. El ejemplo más conocido es la glándula del veneno, que se abre por el aguijón (Billen, 1987), o a través del acidoporo en las Formicinae. También está la glándula pigidial, que se abre entre los tergos 6 y 7, también con frecuencia se ve involucrada en comportamiento de alarma/defensa, especialmente en Dolichoderinae, donde esta glándula, muy agrandada, se le ha llamado desde hace tiempos glándula anal (Billen, 1986).

Diversas glándulas metasomales se conocen como fuente de feromonas del rastro, ya que sus aberturas pueden convenientemente entrar en contacto con el sustrato mientras caminan, permitiendo la deposición de la feromona. De acuerdo a la especie, esta función se puede atribuir a la glándula de Dufour, glándula del intestino posterior y rectal, del veneno, de Pavan, pigidial, pospigidial, y varias esternales (Billen y Morgan, 1998). Además de esas múltiples posibilidades, se mencionó que algunas glándulas de las patas posteriores también realizan esta función, lo cual lleva a una docena de glándulas de producción de feromonas de rastro en hormigas.

Otra posible función para algunas glándulas metasomales es la de producción de lubricantes. Esto se sugiere de varias glándulas intersegmentales que pueden encontrarse entre los tergos y esternos, especialmente en las ponerinas de tegumento muy esclerotizado (p.ej. glándulas tergal, esternal, dorsolateral, lateroventral y tergosternal (Jessen y Maschwitz, 1983)).

Algunas glándulas metasomales nuevas han sido descritas muy recientemente. En *Myopias* se encontraron dos glándulas antes desconocidas, asociadas al aguijón (glándula de la placa rectangular y glándula de la cubierta del aguijón (Billen *et al.*, 2013a), mientras que en *Protanilla wallacei*, se conocen nuevas glándulas asociadas al peciolo y pospeciolo (Billen *et al.*, 2013b).

Conclusiones

La relación de glándulas presentadas en este capítulo ilustra la descripción de que "*la típica obrera de hormiga es una batería caminante de glándulas exocrinas*" (Hölldobler y Wilson, 1990, p. 229). Las secreciones exocrinas desempeñan un papel crucial en muchos aspectos de la vida social de las hormigas, entre las cuales la función de varias feromonas se conoce comúnmente como de rastro y reclutamiento, alarma y sexo, reconocimiento de reina y sustancias de marcaje del ámbito de territorio (Billen y Morgan, 1998). Otras funciones son la producción de veneno, utilizado tanto para la defensa o para la captura de presas (glándula de veneno), antibióticos (glándulas metapleural y propleural), varias funciones reproductivas (formación de espermatóforo y transferencia de esperma en machos, almacenamiento de esperma y puesta de huevos en hembras), producción de sustancias digestivas (glándulas profaringeal y salivar) y la producción de sustancias lubricantes.

El impresionante número de 89 glándulas conocidas ha crecido considerablemente en las últimas décadas, para lo cual ha sido clave la disponibilidad y mejoramiento de las técnicas apropiadas de disección. Debido a su origen ectodermal, todas las glándulas están muy cerca de la cutícula, la cual por largo tiempo ha comprometido las posibilidades histológicas de su estudio. El conocimiento de muchas de esas glándulas en hormigas obviamente lleva al deseo de explorar su función, ya que en muchas de ellas aún no se conoce su utilidad. La evolución de las técnicas y de los equipos para los análisis químicos de cantidades muy pequeñas de secreciones glandulares, junto con observaciones cuidadosas de comportamiento, serán muy importantes para el entendimiento de la organización social de estos insectos tan impresionantes.

Agradecimientos

El autor está muy agradecido con An Vandoren y Alex Vrijdaghs por su ayuda profesional en la preparación de las muestras y la generación de las microfotografías. Gracias a Fernando Fernández, Roberto J. Guerrero y Thibaut Delsinne por su ayuda en la traducción y edición del capítulo, y a Sérvio Pontes Ribeiro por su autorización para reproducir este capítulo publicado en las memorias del Simposio de Mirmecología desarrollado en Ouro Preto, Brasil, durante el año 2009.

Literatura citada

Bagnères, A.G. y E.D. Morgan. 1991. The postpharyngeal gland and the cuticle of Formicidae contain the same characteristic hydrocarbons. Experientia 47:106-111.

Billen, J. 1986. Morphology and ultrastructure of the abdominal glands in dolichoderine ants (Hymenoptera, Formicidae). Insectes Sociaux 33:278-295.

Billen, J. 1987. New structural aspects of the Dufour's and venom glands in social insects. Naturwissenschaften 74:340-341.

Billen, J. 1993. Morphology of the exocrine system in ants. Pp. 1-15 en: V.E. Kipyatkov (ed.) Proceedings Colloquia Social Insects, St. Petersburg, Russia.

Billen, J. 2008. A importância de glândulas exócrinas na sociedade de insetos. Pp. 87-92 en: E.F. Vilela, I.A. dos Santos, J.H. Schoereder, J.E. Serrão, L.A.O. Campos y J. Lino-Neto (eds.) Insetos Sociais. Da Biologia à Aplicação. Editora UFV, Viçosa, MG, Brasil.

Billen, J. 2009a. Diversity and morphology of exocrine glands in ants. Proceedings XIX Simpósio de Mirmecologia, Ouro Preto, Brasil, 17-21:1-6.

Billen, J. 2009b. Occurrence and structural organization of the exocrine glands in the legs of ants. Arthropod Structure and Development 38:2-15.

Billen, J. y E.D. Morgan. 1998. Pheromone communication in social insects - sources and secretions. Pp. 3-33 en: R.K. Vander Meer, M.D. Breed, M.L. Winston y K.E. Espelie (eds.) Pheromone Communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees, and Termites. Westview Press, Boulder, Oxford, EUA.

Billen, J. y F. Ito. 2018. Novel thoracic glands in the ant *Myopias hollandi*. Arthropod Structure and Development 47:229-237.

Billen, J. y M.S. Al-Khalifa. 2016. A novel intramandibular gland in the ant *Brachyponera sennaarensis*. Insectes Sociaux 63:321-326.

Billen, J. y T. Delsinne. 2014. A novel intramandibular gland in the ant *Tatuidris tatusia* (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecological News 19:61-64.

Billen, J., E. Bauweleers, R. Hashim y F. Ito. 2013a. Survey of the exocrine system in *Protanilla wallacei* (Hymenoptera, Formicidae). Arthropod Structure and Development 42:173-183.

Billen, J., Z. Stroobants, T. Wenseleers, R. Hashim y F. Ito. 2013b. Diversity and morphology of abdominal glands in workers of the ant genus *Myopias* (Formicidae, Ponerinae). Arthropod Structure and Development 42:165-172.

Currie, C.R., M. Poulsen, J. Mendenhall, J.J. Boomsma y J. Billen. 2006. Coevolved crypts and exocrine glands support mutualistic bacteria in fungus-growing ants. Science 311:81-83.

Gobin, B., F. Ito, C. Peeters y J. Billen. 2006. Queen-worker differences in spermatheca reservoir of phylogenetically basal ants. Cell and Tissue Research 326:169-178.

Gobin, B., F. Ito, J. Billen y C. Peeters. 2008. Degeneration of sperm reservoir and the loss of mating ability in worker ants. Naturwissenschaften 95:1041-1048.

Hölldobler, B. y H. Engel-Siegel. 1984. On the metapleural gland of ants. Psyche 91:201-224.

Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. The Ants. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EUA. 732 pp.

Jessen, K. y U. Maschwitz. 1983. Abdominaldrüsen bei *Pachycondyla tridentata* (Smith): Formicidae, Ponerinae. Insectes Sociaux 30:123-133.

Lommelen, E., E. Schoeters y J. Billen. 2003. Development of the labial gland of the ponerine ant *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera, Formicidae) during the pupal stage. Arthropod Structure and Development 32:209-217.

Noirot, C. y A. Quennedey. 1974. Fine structure of insect epidermal glands. Annual Review of Entomology 19:61-80.

Noirot, C. y A. Quennedey. 1991. Glands, gland cells, glandular units: some comments on terminology and classification. Annales de la Société entomologique de France (N.S.) 27:123-128.

Schoeters, E. y J. Billen. 1994. The intramandibular gland, a novel exocrine structure in ants (Insecta, Hymenoptera). Zoomorphology 114:125-131.

Wheeler, D.E. y P.H. Krutzsch. 1994. Ultrastructure of the spermatheca and its associated gland in the ant *Crematogaster opuntiae* (Hymenoptera, Formicidae). Zoomorphology 114:203-212.