

A detailed scientific illustration of a yellow ant. The image shows a close-up of the ant's head on the right, featuring its mandibles, antennae, and compound eyes. The ant's legs are shown on the left, with visible segments and fine hairs. The illustration is rendered in a style with fine lines and stippling for shading, set against a white background.

Introducción a las hormigas de la región Neotropical

Fernando Fernández

Editor



INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN
DE RECURSOS BIOLÓGICOS
ALEXANDER VON HUMBOLDT

© Instituto de Investigación de Recursos Biológicos
Alexander von Humboldt, excepto capítulo 6 y anexo 1.

Los textos pueden ser utilizados total o parcialmente
(excepto Capítulo 6 y Anexo 1) citando la fuente. 2003.

© Smithsonian Institution Press: Capítulo 6 y Anexo 1. 2003.

DIRECCIÓN GENERAL

Fernando Gast Harders

CORRECCIÓN DE ESTILO

Claudia María Villa García
Diego Andrés Ochoa Laverde
Jorge Escobar Guzmán

ILUSTRACIÓN

Edgar E. Palacio

DISEÑO Y DIAGRAMACIÓN

Liliana Patricia Aguilar Gallego

IMPRESIÓN

Acta Nocturna

Impreso en Bogotá, Colombia. Noviembre de 2003

ISBN: 958-8151-23-6

CÍTESE COMO:

Fernández F. (ed.). 2003. *Introducción a las Hormigas de la
región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos
Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
XXVI + 398 p.

PALABRAS CLAVE

Hormigas, Región Neotropical, Formicidae, Mirmecología

*Esta obra contribuye al Inventario Nacional
de la Biodiversidad de Colombia*



Portada: *Lenomyrmex costatus*, obrera (Panamá)



LIBERTAD Y ORDEN
MINISTERIO DE AMBIENTE, VIVIENDA
Y DESARROLLO TERRITORIAL
REPÚBLICA DE COLOMBIA



Embajada Real de los
Países Bajos



Banco Mundial



GEF

Tabla de contenido

Presentación

Fernando Gast H. – Director Instituto Humboldt IX

Índice de los autores XI

Índice de figuras, cuadros y tablas XIII

Introducción

Hormigas: 120 millones de años de historia
F. Fernández XXI

Agradecimientos XXV

SECCIÓN I – Sistemática, filogenia y biogeografía

Capítulo 1

Sistemática y filogenia de las hormigas: breve repaso a propuestas
F. Fernández y E. E. Palacio 29

Capítulo 2

La nueva taxonomía de hormigas
D. Agosti y N.F. Johnson 45

Capítulo 3

Sinopsis de las hormigas de la región Neotropical
F. Fernández y M. Ospina 49

Capítulo 4

Biogeografía de las hormigas neotropicales
J.E. Lattke 65

SECCIÓN II – Biología

Capítulo 5

Breve introducción a la biología social de las hormigas
F. Fernández 89

Capítulo 6

Introducción a la ecología de las hormigas
M. Kaspari 97

Capítulo 7

Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del *Cerrado*
R. Silvestre, C.R.F. Brandão y R. Rosa da Silva 113

Capítulo 8	
Mosaicos de hormigas arbóreas en bosques y plantaciones tropicales	
A. Dejean, B. Corbara, F. Fernández y J.H.C. Delabie	149
Capítulo 9	
Hormigas como herramienta para la bioindicación y el monitoreo	
A.M. Arcila y F.H. Lozano-Zambrano	159
Capítulo 10	
Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción	
J.H.C. Delabie, M. Ospina y G. Zabala	167
Capítulo 11	
Relaciones entre hormigas y “homópteros” (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha)	
J.H.C. Delabie y F. Fernández	181
SECCIÓN III - Metodologías de captura y estudio	
Capítulo 12	
Metodologías de captura y estudio de las hormigas	
C.E. Sarmiento-M	201
Capítulo 13	
Conservación de una colección de hormigas	
J.E. Lattke	211
SECCIÓN IV – Claves y sinopsis de las subfamilias y géneros	
Capítulo 14	
Morfología y glosario	
B. Bolton, E.E. Palacio y F. Fernández	221
Capítulo 15	
Claves para las subfamilias y géneros	
E.E. Palacio y F. Fernández	233
Capítulo 16	
Subfamilia Ponerinae	
J.E. Lattke	261
Capítulo 17	
Subfamilia Cerapachyinae	
W.P. MacKay	277
Capítulo 18	
Subfamilia Ecitoninae	
E.E. Palacio.....	281
Capítulo 19	
Subfamilia Leptanilloidinae	
C.R.F. Brandão.....	287

Capítulo 20	
Subfamilia Dolichoderinae	
F. Cuezzo	291
Capítulo 21	
Subfamilia Formicinae	
F. Fernández	299
Capítulo 22	
Subfamilia Myrmicinae	
F. Fernández	307
Capítulo 23	
Subfamilia Pseudomyrmecinae	
P.S. Ward	331
 SECCIÓN V – Importancia económica	
Capítulo 24	
Hormigas de importancia económica en la región Neotropical	
T.M.C. Della Lucia	337
Capítulo 25	
Hormigas urbanas	
P. Chacón de Ulloa	351
 SECCIÓN VI - Hiperdiversidad y listas	
Capítulo 26	
La hiperdiversidad como fenómeno real: el caso de <i>Pheidole</i>	
E.O. Wilson	363
Capítulo 27	
Listado de los géneros de hormigas del mundo	
F. Fernández	359
Capítulo 28	
Lista de las especies de hormigas de la región Neotropical	
F. Fernández	379
 ANEXOS	
Anexo 1:	
El Protocolo ALL: un estándar para la colección de hormigas del suelo	
D. Agosti y L.E. Alonso	415
Anexo 2:	
Listado de museos con colecciones de hormigas	
C. Lauk, C.R.F. Brandão y D. Agosti	419

Introducción

Hormigas: 120 millones de años de historia

F. Fernández

Aunque los orígenes de las hormigas (cuándo, dónde y cómo) sean misterios que nunca podremos resolver, lo cierto es que hace unos 100 millones de años ya existían hormigas en el planeta. De hecho, estas remotas hormigas no se diferencian mucho de las formas modernas, lo cual habla bastante de la estabilidad y éxito del modelo *hormiga* en la naturaleza. Estos insectos permanecieron aparentemente poco conspicuos por largo tiempo hasta aparecer más frecuentemente en registros de ámbar en el Cenozoico. Pero desde entonces, se han convertido en uno de los grupos de insectos más exitosos, como lo atestigua su omnipresencia e influencia en los ecosistemas terrestres, especialmente tropicales.

¿Porqué las hormigas son tan comunes? Podríamos pensar en su antigüedad. Con alrededor de 100 millones de años de evolución, hay múltiples oportunidades para hacerse conspicuo. Sin embargo, hay muchos grupos de artrópodos tan antiguos (o más) que las hormigas sin ser tan preponderantes. Quizás una buena parte de la respuesta resida en la sociabilidad. Aunque los orígenes y el establecimiento del comportamiento social en estos sean un problema tan difícil de esclarecer como el de su origen en el planeta, lo cierto es que es este el sello característico para las hormigas, así como algunas abejas y avispas, y, más distantemente, las termitas.

Un libro para las hormigas neotropicales

La literatura para hormigas es enorme, con alrededor de 40.000 referencias disponibles en todos y cada uno de los aspectos de su biología. Son también muchos los libros escritos, desde el primer gran tratado *The Ants: Structure and Function* de Wheeler en 1910, hasta el voluminoso *The Ants* de Hölldobler y Wilson (1990). La mayoría de esta literatura está en inglés u otros idiomas, siendo un problema para estudiantes y públicos no familiarizados con estos idiomas.

En español se han publicado libros sobre hormigas de autores como Maeterlinck (1967), Haskins (1946), Skaife (1964), Goetsch (1957), la mayoría de estos escritos para públicos amplios y en lenguajes coloquiales. Incluso hay novelas de ciencia ficción, como la *Historia de una hormiga* de Pedro Gálvez (1993). El libro que más busca ofrecer información recopilada en biología es el de Jaffé *et al.* (1993). También existe un buen libro de introducción a las hormigas recientemente publicado (Hölldobler y Wilson 1996).

Aunque existe literatura amplia para identificación de hormigas, así como catálogos, hay una alarmante carencia de libros modernos sobre hormigas en lengua castellana. Esto es aún más crítico en claves para identificación. Kusnezov (1957, 1978) ofrece claves para la fauna Argentina, de valor limitado para Sudamérica tropical. MacKay y Mackay (1989) ofrecen claves ilustradas y “amigables” para la fauna de México. Ya para 1984 Baroni Urbani ofrece claves para los géneros de hormigas de toda la región Neotropical, el cual es el primer buen intento de ofrecer una herramienta para los biólogos hispanoparlantes. Estas claves carecen de ilustraciones y, en algunos casos, recurren a caracteres internos de difícil uso para el usuario normal.

Claves modernas y basadas en morfología externa se ofrecen en Jaffé *et al.* (1993). Aunque aún careciendo de dibujos, ha sido la única clave para toda la región hasta la fecha. Por lo tanto, ha sido urgente ofrecer a biólogos y otros interesados claves modernas, ricamente ilustradas y en español para la amplia audiencia latinoamericana.

Asimismo, este libro responde a la carencia de un manual que enseñe la importancia de las hormigas, colección en campo, curaduría, interpretación de la información, sinopsis de los géneros, guía de identificación, así como lista de las especies descritas hasta la fecha. Se pretende que el presente manual llene el vacío en el tema en el idioma español, para animar a muchos biólogos y naturalistas en el estudio de estos fascinantes insectos.

Aunque el libro procura tomar varios temas críticos (ecología, relaciones con plantas, mosaicos), debido a límites de espacio necesariamente excluye otros temas. En parte estos temas se pueden encontrar en libros como *The Ants* de Hölldobler y Wilson (1990) y *Ants: Standard methods* editado por Agosti *et al.* (2000). Aún así, se espera que el libro tenga utilidad por largo tiempo, hasta que los siempre cambiantes temas en biología de hormigas permitan y favorezcan una segunda edición, o hasta que otros mirmecólogos colegas puedan editar y lanzar un nuevo texto que recoja los muchos cambios que ocurrirán en los próximos años. Sigue a continuación una breve sinopsis de las partes y capítulos que comprenden el libro.

Sistemática, filogenia y biogeografía

En la primera parte se presenta un resumen de las ideas sobre propuestas de filogenia en hormigas (Capítulo 1), Aunque en este tema aún estamos lejos de un consenso entre especialistas, hay algunos puntos de acuerdo o grupos aceptablemente resueltos. Sin embargo, en algunas subfamilias todavía existen importantes incertidumbres.

El capítulo 2 presenta un breve pero interesante vistazo a la “nueva forma de hacer taxonomía”, mostrando primero figuras sobre los autores y revistas en sistemática de hormigas, para enfatizar después la interesante propuesta de convertir

la web en un aliado poderoso de los taxónomos de hormigas. El capítulo 3 presenta el listado sinonímico de los géneros de hormigas para el Neotrópico.

Desde que Kusnezov (1963) realizara su síntesis de conocimiento sobre zoogeografía de las hormigas sudamericanas, no se han propuesto nuevas síntesis que revisen la rica bibliografía que ofrece datos sin digerir sobre este tema. El capítulo 4 procura dar una panorámica en la rica y compleja biogeografía de las hormigas neotropicales, en donde algunos puntos pueden ser controversiales, pero siempre interesantes.

Biología

Sobre biología de hormigas se ha escrito una enorme literatura. El libro ya clásico de Hölldobler y Wilson (1990), que ya tiene 12 años de publicado, dedica 65 páginas a “referencias”. La sola lista de artículos de revisión, o libros de síntesis es larga y, en varios casos, algunas de estas revisiones están vencidas. En la segunda parte de este libro se ofrecen algunos aspectos de la rica biología de estos himenópteros.

La biología del comportamiento es un área muy fértil, con descubrimientos recientes que muestran que la etología de las hormigas está llena de sorpresas (capítulo 5). El capítulo

6 es una buena síntesis de lo poco que sabemos, y de lo mucho que quisiéramos saber sobre las hormigas y su entorno. A esto siguen revisiones sobre la distribución de hormigas en mosaicos (capítulo 8), hormigas como bioindicadoras (capítulo 9), relaciones con plantas (capítulo 10) y con cochinillas y pulgones (capítulo 11). Aunque hay poco o nada publicado sobre los gremios de hormigas en perspectiva neotropical, el capítulo 7 estudia los gremios de hormigas del *Cerrado* brasileño como un ejemplo y un incentivo para explorar estas asociaciones en otras partes.

Metodologías de captura y estudio

La tercera parte del libro propone protocolos de muestreo de hormigas en campo, y los análisis que se pueden hacer con los datos (capítulo 12) teniendo claro cuál o cuáles son las preguntas que se ha planteado el investigador, bien en los

terrenos de la ecología o bien en aspectos prácticos de evaluación ambiental o monitoreo.

El capítulo 13 resume los procedimientos básicos para hacer y/o mantener una colección de hormigas.

Claves y sinopsis de las subfamilias y géneros

La cuarta parte del libro está dedicada a ofrecer la información necesaria para la identificación de todos los géneros de la región Neotropical. Primero se ofrece un glosario de términos morfológicos (capítulo 14), adaptado especialmente para servir a las claves para las subfamilias y géneros (Capítulo 15). Como podrá notar el usuario, hay algunos términos sobre los cuales aún no existe consenso en español (p.e. alveólo antenal vs. receptáculo antenal; mesosoma vs. tórax vs. alitrongo). El glosario intenta crear consenso en algunas definiciones, pero aún distamos de tener un glosario en español completo y con pocas controversias. Ante el magro conocimiento de las hembras y, sobretodo, machos, las claves para géneros se limitan a las obreras.

Los capítulos 16 a 23 ofrecen las sinopsis de las ocho subfamilias de hormigas conocidas para la región Neotropical (y todo América). En cada caso se ofrece una caracterización, seguido de breves párrafos de monofilia, filogenia y biología. El resto de cada capítulo ofrece la sinopsis de todos y cada uno de los géneros, con cortas informaciones de reconocimiento, biología, distribución y referencias de revisiones y claves (si hay disponibles). Como en el caso de las claves, la sinopsis de los géneros se limita a las obreras.

Importancia económica

En la breve cuarta parte del libro se tratan los temas de las hormigas como plagas o pestes (capítulo 24) y la presencia de hormigas en los “ecosistemas” urbanos (capítulo 25). Aun-

que las hormigas sean interesantes objetos de estudio, no hay que olvidar que, como otros organismos, tienen su lado “oscuro” cuando su expansión choca con los intereses humanos.

Hiperdiversidad y listas

La última sección del libro trata de las cantidades en dos formas. En el capítulo 26 se aborda el problema de si la hiperdiversidad es un artefacto estadístico o si es un término adecuado para un fenómeno real. Para ello el autor toma como ejemplo *Pheidole*, un género rico en especies y am-

pliamente distribuido. En el capítulo 27 se ofrece la lista de todos los géneros vivientes y fósiles válidos en el Mundo, y en el capítulo 28, último del libro, se presenta una lista de todas las especies y subespecies de hormigas descritas para la región Neotropical.

Anexos

Esta sección ofrece la versión en español del Protocolo ALL (Anexo 1) y la lista de especialistas en hormigas y museos

que poseen colecciones importantes de hormigas, algunas incluyendo tipos (Anexo 2).

El futuro

¿Qué se espera para la mirmecología en el futuro? Una lectura de esta *Introducción* puede dar la impresión de que hay mucho sobre las hormigas. Y aunque la lectura de los capítulos da una buena idea de la gran cantidad de trabajos realizados en biología de estos himenópteros, de una u otra forma los autores alertan sobre la enorme cantidad de investigación por hacer, *aguijoneados* (en sentido figurado y literal) por la compleja biología de estos insectos.

Uno de los problemas más importantes gira en torno a la identificación de las especies. La taxonomía de géneros está relativamente limpia, aunque hay mucho por hacer, especialmente en Myrmicinae.

Algunos aspectos clave, que constituyen retos para la mirmecología neotropical son los siguientes:

Evaluación de la monofilia de Ponerinae, sus relaciones con grupos vecinos, relaciones internas y estatus de algunos géneros (*Hypoponera*, *Anochetus*).

Clarificación de la monofilia y filogenia de las subfamilias Myrmicinae, Pseudomyrmecinae y “vecinas”.

Estudio de la filogenia interna de Myrmicinae. Esclarecimiento de la composición, límites y relaciones de las tribus y géne-

ros de la subfamilia, especialmente en grupos como Formicoxenini, Stenammini, Solenopsidini y Attini.

Estudio de la filogenia interna de Formicinae, especialmente en Camponotini y Lasiini.

Revisión de los géneros preponderantes *Hypoponera*, *Pachycondyla*, *Azteca*, *Dorymyrmex*, *Linepithema*, *Camponotus*, *Paratrechina*, *Crematogaster*, *Solenopsis*, *Atta* + *Acromyrmex*.

Elaboración gradual de una clave de trabajo de subfamilias y géneros, basada en machos (como lo ha sugerido más de una vez mi colega y amigo J.E. Lattke). Existe un primer borrador elaborado por Bill MacKay y puesto en la página web de la Universidad de Texas (El Paso).

Creación y publicación de texto en sistemática de hormigas. Este libro contendrá diagnosis y descripciones detalladas por cada género (sexo y casta), con revisiones en biología y distribución. También el texto puede contener un catálogo sinónimo de todas las especies de la región. Como ejemplos los lectores pueden ver el clásico libro de Bohart y Menke (1976) para avispas esfécidas, Kimsey y Bohart (1990) para avispas crisididas (Chrysididae), o el reciente libro de Michener (2000) sobre abejas. Un libro como se propone aquí puede gestarse y publicarse en unos 5 a 8 años.

Literatura citada

- Agosti, D., J.D. Majer, L.E. Alonso y T.R. Schultz. 2000. *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press.
- Baroni Urbani, C. 1984. Clave para la determinación de los géneros de hormigas neotropicales. *Graellsia* 39:73-82.
- Bohart, R.M. y A.S. Menke. 1976. *Sphecids wasps of the World: A generic revision*. University of California Press, Berkeley, 695 pp.
- Gálvez, P. 1993. *Historia de una Hormiga*. Debate, Madrid.
- Goetsch, W. 1957. *La vida social de las hormigas*. Labor, Barcelona.
- Haskins, C.P. 1946. *Las Hormigas y el Hombre*. Biblioteca Pleamar, Conocimiento Buenos Aires, 111 pp.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1996. *Viaje a las Hormigas*. Editorial Grijalbo, Barcelona.
- Jaffé, K., E. Perez y J.E. Lattke. 1993. *El Mundo de las Hormigas*. Equinoccio, Maracay, 188 pp.
- Kempf, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. *Studia Entomologica* 15:3-343.
- Kimsey, L.S. y R.M. Bohart. 1990. *The Chrysididae Wasps of the World*. Oxford University Press, Oxford.
- Kusnezov, N. 1957. Claves para la identificación de las Hormigas de la fauna argentina. *Idia* 104-105:1-56.
- Kusnezov, N. 1963. Zoogeografía de las hormigas en Sudamérica *Acta Zoológica Lilloana* 19:25-186
- Kusnezov, N. 1978. *Hormigas argentinas: clave para su identificación*. Miscelánea Instituto Miguel Lillo 61:1-147.
- MacKay, W.P. y E. MacKay. 1989. *Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae)*. Memorias del II Simposio Nacional de Insectos Sociales, Oaxtepec, 1-82.
- Maeterlinck, M. 1967. *La Vida de las Hormigas*. Espasa Calpe, Madrid.
- Michener, C.D. 2000. *The Bees of the World*. John Hopkins University Press, Baltimore, 913 pp.
- Skaife, S.H. 1964. *Las Hormigas*. Aguilar, Madrid.
- Wheeler, W.M. 1910. *The ants: structure and function*. Columbia University Press.

Agradecimientos

Son numerosas las personas e instituciones que han hecho posible la gestación y creación de este libro. En realidad el libro tuvo un origen más modesto, como una clave para géneros de hormigas para Colombia, como manual de campo del Instituto Humboldt. Ya en la cabeza del editor rondaba la idea de producir una guía para las hormigas actualizada y “amigable”. Debido a que la mayoría de géneros de hormigas de la región Neotropical está en Colombia (o en regiones vecinas) era más práctico hacer o proponer claves para toda la región. Esto condujo a crear un glosario morfológico, la sinopsis de géneros, los protocolos de colección y así fue creciendo el libro en temas y páginas. Naturalmente para un tema tan fascinante y complejo este no va a ser **el** manual de hormigas, va a ser **un** manual que aspira (aún con sus límites e imperfecciones) a estimular (o para algunos reestimar) el increíble mundo de las hormigas tan sorprendente, rico y variado como los millones de años que han sido testigo de la génesis y evolución de las más de 12.000 especies vivientes.

El apoyo más importante para la creación de este libro se debe al Dr. Fernando Gast H., Director General del Instituto Humboldt, quien desde un comienzo ha dado todo su apoyo moral y logístico para el trabajo editorial. Parte de la labor de organización, logística, revisión de textos, traducción del portugués y demás “problemas de última hora” se debe a Mónica Ospina, cuya dedicación es responsable, en buena medida, del resultado final. También estamos en deuda con Jeffrey Sossa y Erika Vergara quienes leyeron todos o casi todos los capítulos encontrando “errores de última hora”. Los dibujos corresponden a la pluma de Edgard E. Palacio y el levantamiento de textos lo realizó Liliana Aguilar. Tania Arias y Claudia Reina ayudaron en el *escaneo* de imágenes y Claudia Martínez en elaboración de algunas gráficas.

Un agradecimiento muy grande corresponde, por supuesto, a los autores. Todos ellos muy amablemente dedicaron parte de sus tiempos para escribir, adaptar y/o revisar sus contribuciones en tiempos relativamente breves. Por “orden de aparición” gracias a Edgard E. Palacio, Donat Agosti, Norman Johnson, Mónica Ospina, John E. Lattke, Michael Kaspari, Rogerio Silvestre, Carlos R. F. Brandão, Rogerio Rosa da Silva, Alan Dejean, Bruno Corbara, Jacques Delabie, Angela Arcila, Fabio Lozano, Gustavo Zabala, Carlos E. Sarmiento, Barry Bolton, William P. MacKay, Fabiana Cuezco, Phillip S. Ward, Teresinha Della Lucia, Patricia Chacón, Edward E. Wilson, Leeanne Teenant-Alonso y Christian Lauk. Jacques Delabie muy amablemente sirvió de enlace con algunos de los colegas brasileños. John Latke, Fabiana Cuezco y Gustavo Zabala leyeron e hicieron sugerencias en algunos de los capítulos, y de una u otra forma mantuvieron nuestros ánimos arriba.

Gracias a Ms. Cullen y a *Smithsonian Institution Press* por autorizar la reimpresión/traducción del capítulo 6 y el anexo 1. Los capítulos 2, 6, 17, 19 y 26 fueron traducidos del inglés por Fernando Fernández; el capítulo 7 traducido del portugués por Mónica Ospina, Gustavo Álvarez y Elizabeth Jimenez; el capítulo 26 fue traducido del inglés y adaptado por F. Fernández y el anexo 1 fue traducido del inglés por M. Ospina. Gracias al Dr. E.O. Wilson por proveer este capítulo.

A Mauricio Álvarez (Coordinador de Inventarios de la BD) por su apoyo continuo y respaldo en el proceso de elaboración de este libro.

Gracias también al Consejo Editorial del Instituto Humboldt por todo su apoyo a lo largo del proyecto. Especial agradecimiento a Claudia María Villa, editora del Instituto, cuyo entusiasmo y largas horas de lectura paciente con tantas densas páginas mirmecológicas aceleraron felizmente la conclusión de este libro.

Capítulo 1

Sistemática y filogenia de las hormigas: breve repaso a propuestas

F. Fernández y E.E. Palacio

Las hormigas constituyen una de las familias de insectos más comunes y mejor estudiadas en varios aspectos de su biología y sistemática (Hölldobler y Wilson 1990). Sin embargo, el estudio de las relaciones filogenéticas internas en la familia Formicidae dista de estar satisfactoriamente conocido. Se han logrado importantes avances en esclarecer la monofilia de la familia y sus relaciones filogenéticas dentro de la superfamilia Vespoidea, así como los límites y relaciones de algunos de sus componentes (especialmente en la sección dorylina). Todavía existe controversia en algunas de estas propuestas, y en algunos grupos importantes (Myrmicinae, subfamilias Pseudomyrmecinae, Myrmeciinae) aún no hay propuestas firmes. No obstante, vale la pena hacer un breve repaso a las ideas e hipótesis que varios biólogos han propuesto para esclarecer la filogenia interna de las hormigas. También se relacionan fósiles de hormigas descritos especialmente para el Cretáceo y finalmente, se especula un poco sobre el “ancestro hipotético” de las hormigas.

La posición de las hormigas en Hymenoptera

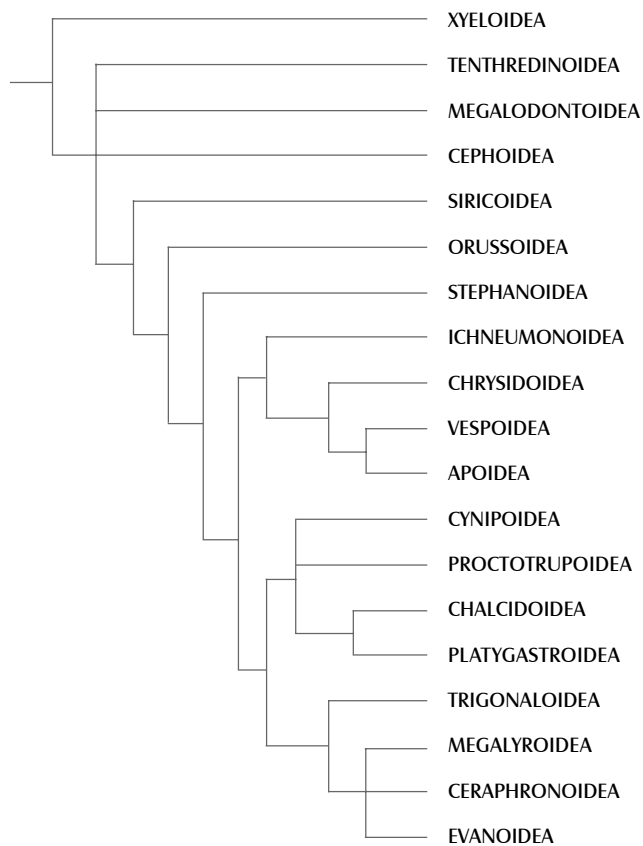


Figura 1.1 (a) Filogenia de las grandes categorías de Hymenoptera según Whitfield (1998)

Numerosas apomorfias demuestran la monofilia de Hymenoptera (Ronquist 1999; Fernández 2000 Figura 1.1a), orden que se conoce desde el Triásico Superior (Rasnysin 1988). Kristensen (1991, 1999) sugiere que Hymenoptera es el grupo hermano de Mecopterida (Lepidoptera, Diptera, Trichoptera y Siphonaptera) dentro de Endopterygota (Holometabola). Sin embargo, la posición de Hymenoptera entre los holometábolos es incierta (Kristensen 1999; Vilhelmsen 2001).

Numerosos trabajos intentan dilucidar las relaciones entre los mayores grupos de himenópteros (ver Ronquist 1999; Nieves y Fontal 1999; Fernández 2000). Aunque existen muchas incertidumbres en la filogenia de los grandes grupos de apócritos (Whitfield 1998) parece claro que Ichneumonoidea y Aculeata (Vespomorpha) son grupos hermanos (Sharkey y Wahl 1992). Aculeata comprende 3 superfamilias, Chrysididae, Apoidea y Vespoidea, cada una de ellas monofilética (Brothers y Carpenter 1993; Brothers 1999; Carpenter 1999).

Dentro de Vespoidea Brothers y Carpenter (1993) y Brothers (1999) sugieren que las hormigas son el grupo hermano de Scolidae + Vespidae (Figura 1.1b). Estas tres familias, a su vez, forman un grupo monofilético, hermano de Bradynobaenidae. Esta propuesta básicamente no ha sido modificada y aparentemente refleja el consenso actual sobre esta agrupación. Sin embargo, Hashimoto (1996) estudiando la estructura del primer tergo abdominal en hormigas, mutílidos y tífididos, sugiere que las hormigas pueden tener otra afiliación.

Aunque la posición y definición de la familia dentro de los himenópteros no ha ofrecido mayores problemas (Brothers 1975, 1999; Brothers y Carpenter 1993; Goulet y Huber 1993), el estudio de las relaciones y límites de las subfamilias y tribus ha sido objeto de numerosas propuestas y debates (Baroni Urbani 1989; Baroni Urbani *et al.* 1992; Grimaldi *et al.* 1997; Grimaldi y Agosti 2000a, 2000b; Poinar *et al.* 2000).

Desde la temprana propuesta de Brown (1954), se han formulado diversas hipótesis sobre las relaciones genealógicas de las categorías supragenéricas de la familia, enfocándose en aspectos morfológicos diferentes o en algunas subfamilias específicas. A pesar de algunos trabajos exhaustivos, como el de Baroni Urbani *et al.* (1992) aún permanecen muchas incertidumbres, en parte debido a la gran cantidad de caracteres polimórficos presentes en las hormigas. Incluso, Baroni Urbani *et al.* (1992) creen que la adición de nuevos caracteres (incluyendo moleculares) no mejorará apreciablemente la incertidumbre existente en su filogenia propuesta.

Probablemente la gran amplitud morfológica y comportamental de las hormigas sea la principal responsable de las variadas hipótesis de relaciones supragenéricas propuestas en la familia. De ser así, han de cambiar los enfoques y confianzas sobre el estudio, interpretación y aplicación de las categorías superiores en Formicidae.

Revisión de propuestas

Se acepta que las hormigas constituyen un taxón monofilético (Baroni Urbani 1989; Brothers 1999; Grimaldi y Agosti 2000b) que posee varios caracteres únicos dentro de Vespoidea (Cuadro 1.1). Las hormigas se reconocen por la presencia de la glándula metapleurar, peciolo (o peciolo y pospeciolo) y antena acodada (en obreras y hembras). Esta combinación de caracteres separa a las hormigas de cualquier otro himenóptero (Figura 1.2). Se considera a la glándula metapleurar como la sinapomorfia de Formicidae (Grimaldi *et al.* 1997) aunque está secundariamente ausente en algunos pocos grupos (la mayoría de Camponotini, Oecophylini) (Brown 1968; Hölldobler y Engel-Siegel 1984).

Baroni Urbani (1989) discute las sinapomorfias reconocibles de las hormigas, reconociendo la presencia de subcasta de obreras, escapo alargado en la antena de las obreras, presencia de glándula metapleurar, y postfaringeal y constricción del primer segmento metasomal. Algunas de estas pueden sufrir reducciones en algunos taxa. Las sinapomorfias señaladas por Baroni Urbani (1989) y Baroni Urbani *et al.* (1992), en conjunto, definen satisfactoriamente a las hormigas vivientes.

Desde las primeras décadas del siglo pasado se han presentado muchas propuestas de clasificación de las hormigas. En 1950, Brown y Nutting revisan la venación de las alas en las hormigas como potencial herramienta taxonómica, ofre-

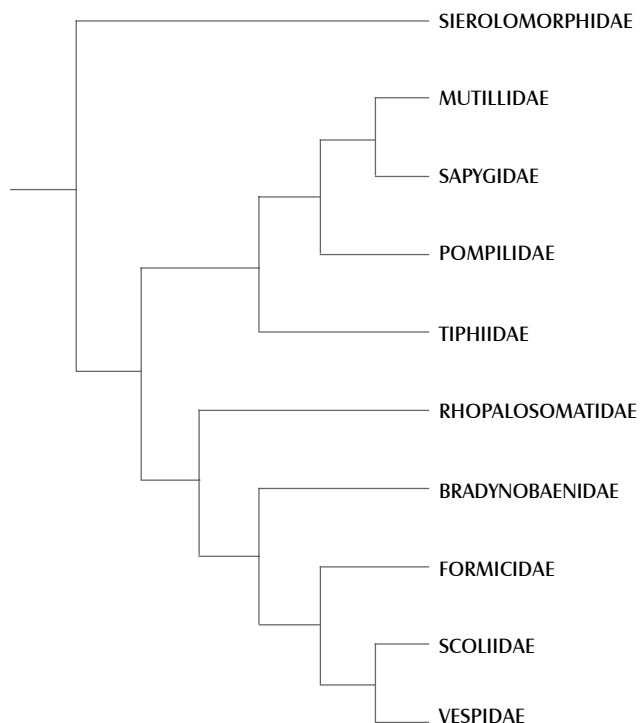


Figura 1.1 (b) Filogenia de las familias de Vespoidea según Brothers (1999)



Figura 1.2 Hormiga obrera típica (*Paratrechina longicornis*). Tomado de Smith (1947)



Figura 1.3 Obrera de *Sphecomyrma freyi* (Redibujado de Wilson *et al.* 1967b)

Cuadro 1.1 Sinapomorfias propuestas para hormigas. Información recopilada de Bolton (1990a,b,c; Ward 1994; Baroni Urbani *et al.* 1992; Grimaldi *et al.* 1997; Baroni Urbani 2000). A menos que se indique lo contrario, las sinapomorfias se refieren a obreras y hembras.

<p>Sinapomorfias de Formicidae: glándula metapleuraleal presente (secundariamente ausente en algunos grupos). Pecíolo de uno o dos segmentos (presente por convergencia en otros pocos himenópteros)</p>
<p>Sinapomorfias del complejo Ponerioideo: cuarto segmento abdominal (segundo del gaster) tubulado</p>
<p>Sinapomorfias del grupo Ponerioideo: fusión tergosternal del tercer segmento abdominal (primer segmento del gaster)</p>
<p>Sinapomorfias de Ponerinae: cuarto segmento abdominal (segundo del gaster) con fusión tergosternal</p>
<p>Sinapomorfias de Apomyrminae: labro dentado. Espiráculos del tercer segmento abdominal hacia adelante. Pérdida secundaria de los escleritos del cuarto segmento abdominal</p>
<p>Sinapomorfias de Leptanillinae: espiráculos del tercer segmento abdominal grandes y dispuestos hacia adelante</p>
<p>Sinapomorfias de la sección dorylina: espiráculos de los segmentos abdominales 5 a 7 orientados hacia atrás y normalmente visibles. Glándula metatibial presente. Pigidio modificado. Orificio de la glándula metapleuraleal protegido por una cubierta cuticular. Esterno del helcio bien desarrollado y convexo. Fúrcula ausente por pérdida secundaria. Cerco en machos secundariamente ausentes. Placa subgenital (esterno del noveno segmento abdominal en machos) biaculeada</p>
<p>Sinapomorfias de Leptanilloidinae: pigidio cubierto dorsalmente por el sexto tergo abdominal</p>
<p>Sinapomorfias de Cerapachyinae: espiráculo propodeal girado hacia abajo y posteriormente. Pre-escleritos del cuarto segmento abdominal, especialmente el pre-esterno, forman una unión en forma de bola</p>
<p>Sinapomorfias de Ectoninae: espiráculos abdominales 4-7 con el orificio dirigido posteriormente. Espiráculos abdominales 5-7 con el orificio de forma oval a hendidura, no redondos. Segmentos abdominales 5-7 con pre-escleritos bien definidos en machos. Esterno abdominal 7 del macho hipertrofiado. Esterno abdominal 8 del macho interiorizado y apicalmente bilobulado. Esterno abdominal 9 (placa subgenital) del macho expuesto total o casi totalmente</p>
<p>Sinapomorfias de Dorylinae: espiráculo propodeal subtendido por una impresión longitudinal. Lóbulos metapleurales ausentes. Esterno del pecíolo corto. Segmentos abdominales 5-7 con pre y post-escleritos muy diferenciados. Aguijón no funcional. Reina con la <i>bursa copulatrix</i> abierta. Hipopigio (séptimo esterno abdominal) hipertrofiado, muy largo, bilobulado posteriormente. Esterno abdominal 8 en reinas esclerotizado</p>
<p>Sinapomorfias de Aenictinae: espiráculo del tercer segmento abdominal (postpecíolo) girado hacia atrás sobre el post-tergito, usualmente detrás de la línea media. Post-escleritos del cuarto segmento abdominal con constricción anterior, formando un cuello delgado. Sexto tergo abdominal agrandado en machos. Séptimo tergo abdominal en machos sobrelapado y ocultado por el tergo 6. Octavo tergo abdominal (pigidio) en machos abultado hacia fuera</p>
<p>Sinapomorfias de Aenictogitoninae (Machos): borde posterior de la cabeza con una incisión profunda y estrecha. Espiráculo propodeal redondo</p>

<p>Sinapomorfias de Aneuretinae + Dolichoderinae + Formicinae: fusión tergoesternal del pecíolo. Reducción del número de espolones tibiales. Uñas tarsales simples</p>
<p>Sinapomorfias de Aneuretinae: transporte de adultos sobre la cabeza. Pedúnculo del pecíolo alargado. Espínulas abundantes en la larva</p>
<p>Sinapomorfias de Dolichoderinae + Formicinae: tergo del helcio con escotadura media. Esterno del helcio retraído. Glándula anal presente. Agujón atrofiado</p>
<p>Sinapomorfias de Dolichoderinae: producción de terpenos monociclopentanoides. En larvas: pérdida de capullos pupales, reducción del cuello, reducción del número de pelos, mandíbulas poco esclerotizadas, palpos maxilares y galeas reducidos, sericterios pequeños</p>
<p>Sinapomorfias de Formicinae: acidoporo presente. Glándula pigidial ausente (excepto en <i>Polyergus</i>). Glándula del veneno muy desarrollada. Fúrcula reducida</p>
<p>Sinapomorfias propuestas en Myrmeciinae: mandíbulas alargadas. Metatarsos de las patas medias y posteriores con surco dorsal. Uñas con diente. Glándula de agujón presente (<i>sting bulb gland</i>)</p>
<p>Sinapomorfias de Prionomyrmecini: presencia de carenas laterales en el clipeo. Estridulatorio ventral. Pérdida secundaria de pre-escleritos en el segmento abdominal 4. Placa subgenital biaculaeda</p>
<p>Sinapomorfias de Myrmeciini: clipeo reducido. Área malar reducida. Fusión de los pre-escleritos del segmento abdominal 4. Alargamiento de los pre-escleritos del segmento abdominal 4</p>
<p>Sinapomorfias de Pseudomyrmecinae + Myrmicinae: pre-esternitos del cuarto segmento abdominal más largos que los pre-tergitos. Espiráculo propodeal redondo en machos</p>
<p>Sinapomorfias de Pseudomyrmecinae: larvas con trofotilax (bolsa de alimentación) sobre la superficie ventral del tórax. Margen posteromedial del clipeo más o menos recto, sin extenderse posteriormente entre las carenas frontales. Machos con la volsela muy reducida. Apertura de la glándula metapleural en el margen extremo posterior ventral del metapleuro, inmediatamente sobre la inserción de la coxa posterior. Escapos cortos</p>
<p>Sinapomorfias de Myrmicinae: paraglosa ausente. Clavijas labiales ausentes. Sutura promesonotal fusionada. Orificio de la glándula metapleural inconspicuo, sin cubierta (<i>flange</i>). Segundo segmento abdominal (pecíolo) fusionado. Pre-esternitos del tercer segmento abdominal (postpecíolo) no sobrelapados por los pre-tergitos</p>

ciendo una homología para la venación del ala anterior y exploraron la venación entre las subfamilias reconocidas hasta ese entonces. No ofrecieron, sin embargo, una filogenia graficada ni conclusiones sobre este enfoque. Posteriormente, Brown (1954) propone la primera filogenia de Formicidae (Figura 1.5) partiendo de una ancestro tifoideo (parecido a ciertas avispas de la familia Tiphidae, superfamilia Vespoidea) y desarrollándose en dos grandes líneas evolutivas: el complejo ponerideo (Ponerinae, Cerapachyinae, Leptanillinae, Dorylinae *s.l.* y Myrmicinae) y el mirmecoideo (Pseudomyrmecinae, Myrmeciinae *s.l.*, Dolichoderinae -in-

cluyendo Aneuretinae- y Formicinae). Brown (1954) discute algunos caracteres en cada complejo, de gran utilidad en subsecuentes estudios.

Existen algunos estudios en hormigas que tratan con estructuras específicas, los cuales pueden arrojar nuevas bases para estudios generalizados en evolución y filogenia en la familia. Eisner y Brown (1958) exploran la evolución y el significado social del proventrículo; Gotwald (1969) hace un estudio comparativo de la morfología de las partes bucales y Hermann (1969) estudia las tendencias evolutivas en las

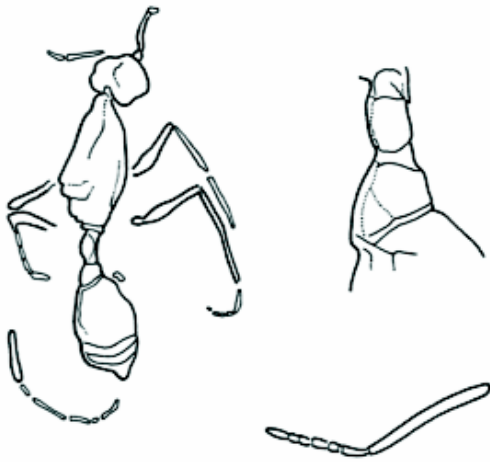


Figura 1.4 Obrera(?) de *Caridris bipetiolata* (Redibujado de Brandão *et al.* (1990))

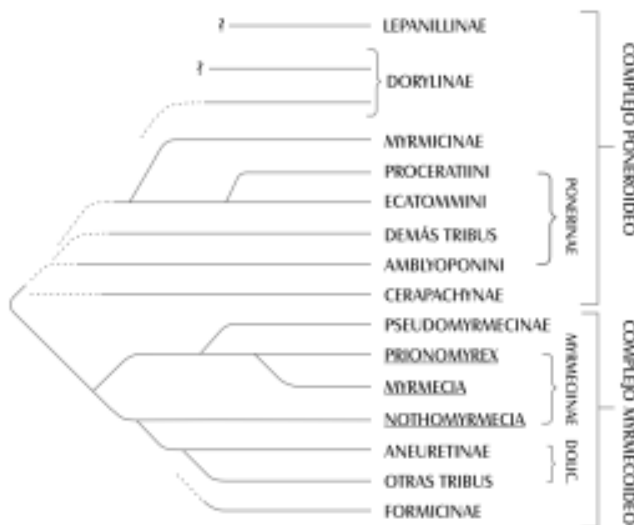


Figura 1.5 Relaciones filogenéticas entre las hormigas, según Brown (1954)

hormigas legionarias a partir del aparato ponzoñoso (Figura 1.6). Hashimoto explora las relaciones en hormigas a partir de antena y palpos (1991a), tibia posterior (1991b) y músculos del primer tergo (1996). Perrault (1999) estudia la anatomía interna del pronoto.

Con el descubrimiento de la hormiga fósil *Sphecomyrma*, y su apariencia de «híbrido» entre avispas y hormigas (Figura 1.3), Wilson *et al.* (1967a,b) ofrecen una filogenia (Figura 1.7) de las hormigas, incluyendo la subfamilia Sphecomyrminae. Con el redescubrimiento del importante y hasta entonces elusivo género *Nothomyrmecia*, Taylor (1978) propone un nuevo arreglo de las categorías supragenéricas de hormigas (Figura 1.8), donde incluye su nueva subfamilia Nothomyrmecinae y la considera y a otras subfamilias (Aneuretinae, Dolichoderinae y Formicinae) como su «complejo formicoideo». Este complejo es examinado posteriormente por Lutz (1986), quien describe la subfamilia fósil Formiciinae (Eoceno) y propone relaciones entre las subfamilias (Figura 1.9).

Dlussky y Fedoseeva (1988) ofrecieron un arreglo diferente para este mismo complejo, en el cual, las demás subfamilias quedan sin resolver y Sphecomyrminae permanece basal (Figura 1.10).

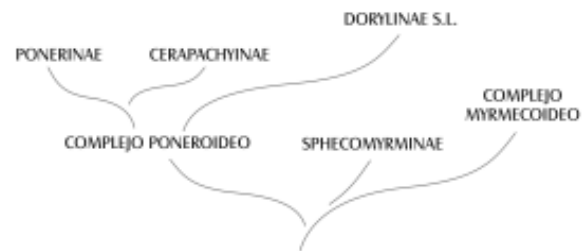


Figura 1.6 Filogenia de las hormigas según su aparato de aguijón (Hermann 1969)

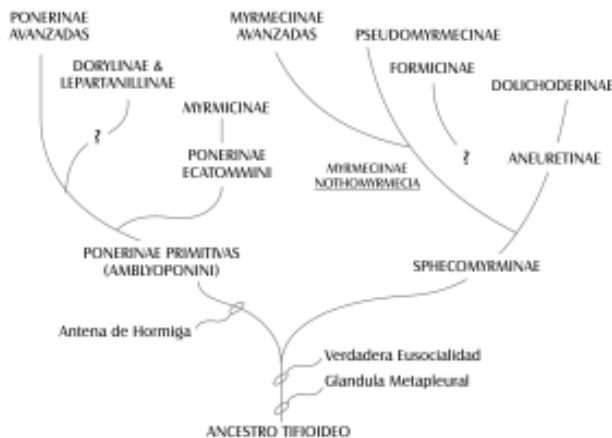


Figura 1.7 Filogenia de las hormigas según Wilson *et al.* (1967b)

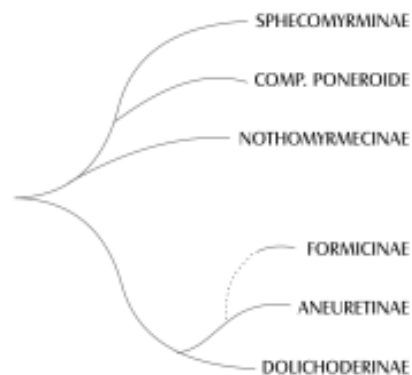


Figura 1.8 Filogenia de las hormigas según Taylor (1978)

El primer estudio cladístico de las hormigas se debe a Baroni Urbani (1989) quien utiliza a Vespidae como grupo externo para polarizar los 27 caracteres con los que comparó los trece taxa del grupo interno. incluyendo Sphecomyrminae y Armaniidae, ambos fósiles (Figura 1.11). Para Carpenter (1990) las conclusiones de Baroni Urbani no son sólidas ya que utilizó un programa (Mac Clade) diseñado para el análisis gráfico de la evolución de un caracter en un cladograma, en vez de procesar sus datos en un programa como el Hennig86 de Farris (1988), para IBM y compatibles. En su reanálisis, Carpenter utiliza Hennig86 obteniendo un consenso donde los grupos fósiles tienen una posición ambigua, y no se resuelve el grupo que contiene al complejo formicoideo, ni las subfamilias Pseudomyrmecinae y Myrmicinae. La aplicación de pesaje sucesivo tan sólo aclara las relaciones de estas últimas (Figura 1.12).

En una serie de estudios, Bolton (1990a, b, c) examina el estatus de Cerapachyinae, Leptanillinae y la sección dorylina (hormigas legionarias: Aenictogitoninae, Aenictinae, Dorylinae, Ecitoninae, Leptanilloidinae). En un exhaustivo estudio de caracteres, principalmente abdominales, Bolton redefine las subfamilias del complejo poneroideo, ubica *Aenictus* en su propia subfamilia, y ofrece una filogenia para las subfamilias del complejo (Figura 1.13), acompañada de una nueva clave tentativa para las subfamilias de hormigas.

Ward (1990) examinó las relaciones de la subfamilia Pseudomyrmecinae con el complejo poneroideo (Figura 1.14) y una de sus conclusiones más importantes fue que Nothomyrmecinae es basal al complejo poneroideo, excluyéndose del complejo formicoideo.

Hashimoto (1991a, b) exploró las implicaciones filogenéticas de la estructura de los espolones metatibiales, las sensilas

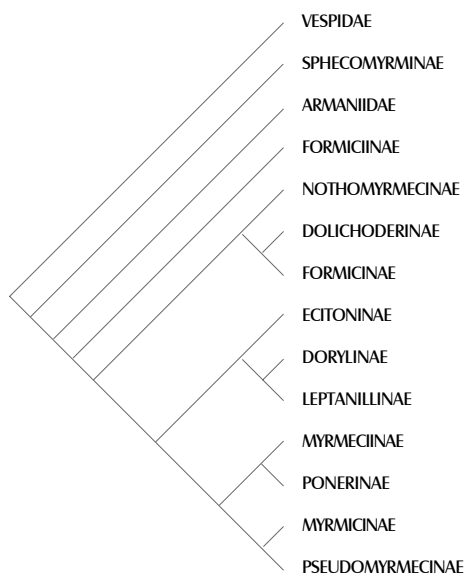


Figura 1.11 Filogenia de las hormigas según Baroni Urbani (1989)

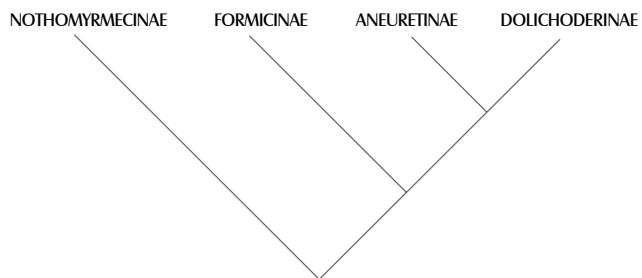


Figura 1.9 Filogenia de las hormigas según Lutz (1986), con énfasis en el complejo formicoideo

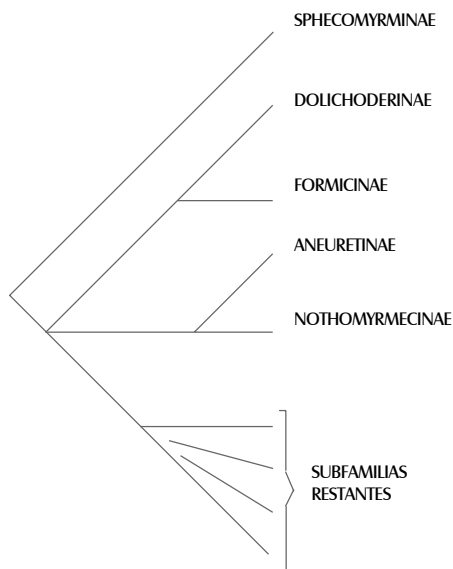


Figura 1.10 Filogenia de las hormigas según Dlussky y Fedoseeva (1988), con énfasis en el complejo formicoideo

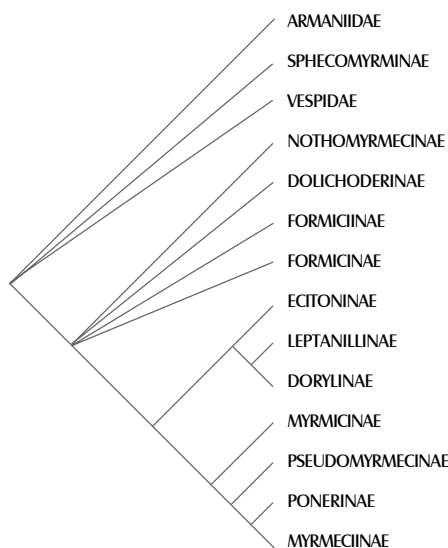


Figura 1.12 Filogenia de las hormigas de acuerdo con Carpenter (1990), según ajustes a la propuesta de Baroni Urbani (1989)

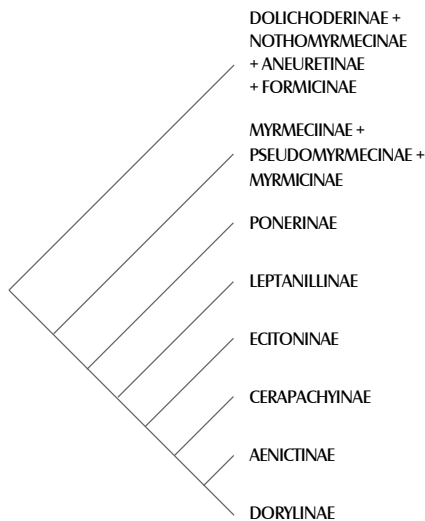


Figura 1.13 Filogenia de las hormigas según Bolton (1990c)

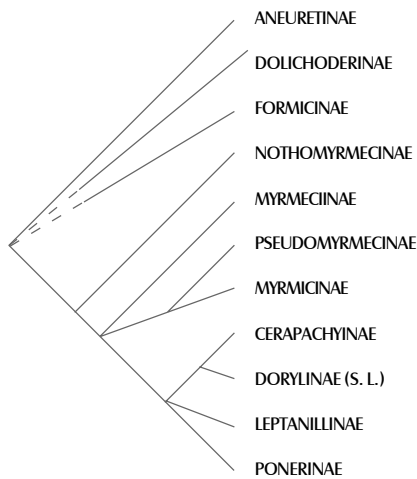


Figura 1.14 Filogenia de las hormigas según Ward (1990)

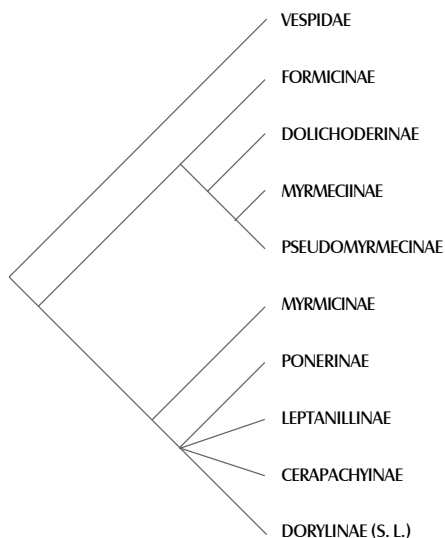


Figura 1.15 Filogenia de las hormigas según Hashimoto (1991 a, b)

de las antenas y los palpos labiales de las hormigas (Figura 1.15); Shattuck (1992) estudió la filogenia de las subfamilias del complejo formicoide (Figura 1.16), ratificando a Aneuretinae como subfamilia e incluyendo caracteres químicos, de morfología interna y larvales. Este mismo autor revisa algunas de las filogenias propuestas para las hormigas y propone una hipótesis tentativa a partir de sus resultados y los de Ward (1990) y Bolton (1990a, b, c) (Figura 1.17).

Baroni Urbani *et al.* (1992) presentan un extensivo análisis de la filogenia de las hormigas utilizando a Vespidae y Bradynobaenidae como grupos externos, incluyendo a Formiciinae como única subfamilia fosil de comparación y separando, para un mejor análisis, los grupos críticos *Aenictogiton*, *Leptanilloides*, *Anomalomyrmini*, *Apomyrmini*, *Leptanillini*, *Myrmecini* y *Prionomyrmecini*. Como consecuencia de su estudio reconocen tres nuevas subfamilias: *Aenictogitoninae*, *Apomyrminae* y *Leptanilloidinae*; consideran a *Apomyrminae* la menos especializada y a *Dorylinae* en el extremo opuesto, basados en la distancia a los grupos externos, y recalcan la incertidumbre existente en su hipótesis (Figura 1.18) a pesar de la inclusión de nuevos caracteres.

Grimaldi *et al.* (1997) describen *Sphecomyrma*, revisan todos los registros de hormigas del Cretáceo y describen *Brownimecia clavata* en ámbar de New Jersey, la primera hormiga Ponerinae del Mesozoico (Figura 1.19). Con la confirmación de la presencia de la glándula metapleurale en *Sphecomyrma* (estructura no observada por Wilson *et al.* en 1967b) Grimaldi *et al.* (1997) reafirman este carácter como sinapomorfía para las hormigas. Estos autores discuten la monofilia y relaciones de Sphecomyrmecinae y, modificando la matriz de datos de Baroni Urbani *et al.* (1992), plantean un nuevo análisis, incluyendo *Sphecomyrma* y *Brownimecia*. La Figura 1.20 muestra el cladograma preferido (Figura 22 de Grimaldi *et al.* 1997), donde Sphecomyrmecinae ocupa una

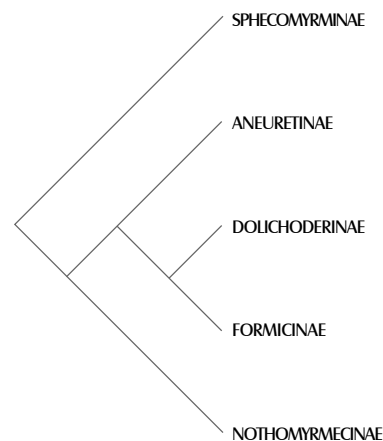


Figura 1.16 Filogenia de las hormigas según Shattuck (1992), con énfasis en las subfamilias Aneuretinae, Dolichoderinae y Formicinae

posición basal, Myrmicinae es grupo hermano de Pseudomyrmecinae y Myrmeciinae de Prionomyrmecinae (=Nothomyrmecinae), aunque las relaciones entre estos grupos quedan inciertas. En esta propuesta Formicinae + Dolichoderinae + Aneuretinae son el grupo hermano del grupo ponerioideo, a diferencia de Baroni Urbani *et al.* (1992) donde se agrupan con Myrmecinae, Pseudomyrmecinae, Myrmeciinae y Prionomyrmecinae. El grupo ponerioideo y la sección dorylina se reafirman tal como se había propuesto antes (Bolton 1990c). Sin embargo, *Adetomyrma*, hormiga enigmática descrita por Ward (1994), convierte a Ponerinae en un grupo parafilético y es grupo hermano de Apomyrmini + Leptanillini + sección dorylina.

Perrault (2000) asciende la tribu Probolomyrmecini (Ponerinae) a subfamilia (Probolomyrmecinae) y presenta una discusión del estatus del grupo y otras hormigas a la luz de la morfología y anatomía de los escleritos del pronoto en Formicidae.

Recientemente Grimaldi y Agosti (2000b) describen el primer Formicinae Mesozoico, *Kyromyrma neffi* (Figura 1.21), de ámbar de 92 millones de años de New Jersey. La hormiga posee claramente la glándula metapleural, además del acidoporo que define a la subfamilia Formicinae. Estos autores estiman que hacia el Cretáceo medio (unos 110 millones de años atrás) pudo haberse dado una división de los principales linajes en hormigas. En la Figura 2 de Grimaldi y Agosti (2000b) se coloca a Ponerinae y *Adetomyrma* como grupos hermanos, y ambos taxa como el grupo hermano de Apomyrminae + Leptanillinae + sección dorylina.

Baroni Urbani (2000) propone el nombre Prionomyrmecinae como prioritario sobre Nothomyrmeciinae, y presenta un cladograma con las relaciones de las subfamilias Myrmicinae + Pseudomyrmecinae y Myrmeciinae + Prionomyrmecinae. Baroni Urbani (2000) ofrece algunas sinapomorfias para estas agrupaciones (Cuadro 1.1), aunque ninguna para el nodo que une a las cuatro subfamilias. Sin embargo, Ward y Brady (2003) restablecen el nombre de la subfamilia Myrmeciinae, dividiéndola en las tribus Myrmeciini (con el único género *Myrmecia*) y Prionomyrmecini, con los géneros *Prionomyrmex* (fósil) y *Nothomyrmecia*. Estos autores colocan los géneros fósiles suramericanos *Ameghinoia* y *Polanskiella* como *incertae sedis* dentro de la subfamilia.

Aunque las propuestas revisadas brevemente en este capítulo se basan esencialmente en morfología de obreras y hembras (algunas toman información de machos y larvas), el estudio de la filogenia de hormigas no ha escapado al ímpetu del uso de genes para hacer propuestas filogenéticas. Aunque existen estudios para grupos más inclusivos como Dolichoderinae (Chotis *et al.* 2000) o Attini (Wetterer *et al.* 1998), no hay, de momento, un estudio de gran escala taxonómica. Sullender (1998) ofrece un primer árbol de filogenia molecular en Formicidae, desarrollado con M. Johnston (Figura 1.22). En esta propuesta la sección dorylina se reafirma como grupo monofilético, aunque el resto de grupos no quedan claramente relacionados en el árbol.

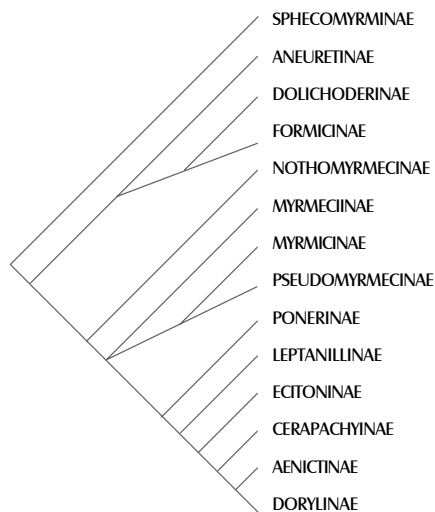


Figura 1.17 Filogenia compuesta de las hormigas según Shattuck (1992)

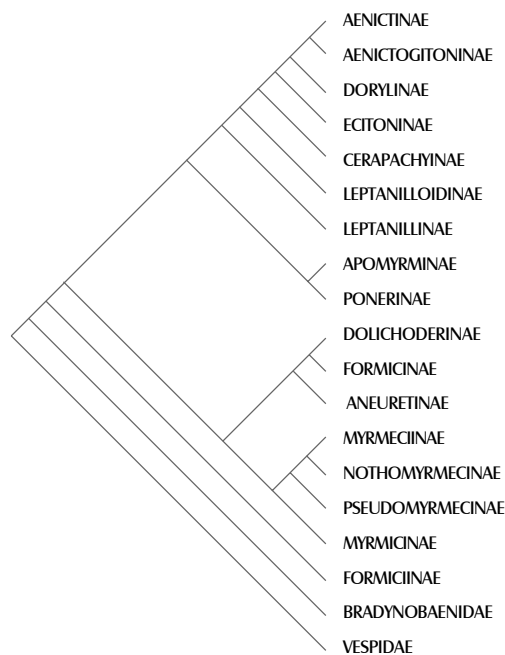


Figura 1.18 Filogenia de las subfamilias de hormigas según Baroni Urbani *et al.* (1992)

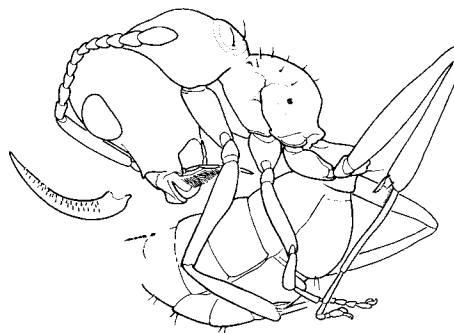


Figura 1.19 *Brownimecia clavata*, probablemente la Ponerinae más antigua conocida (Redibujado de Grimaldi *et al.* 1997)

La Figura 1.23 “resume” las propuestas más recientes en filogenia de las subfamilias de hormigas, con base principalmente en Baroni Urbani *et al.* (1992). Se han colocado habitus

de las obreras de cada taxón (excepto en Aenictogitoninae, conocida sólo por machos) para visualizar mejor las relaciones entre las subfamilias.

Algunos estudios filogenéticos en subfamilias o tribus

Gotwald (1977, 1979, 1995) y Brady (2003) han estudiado la filogenia y zoogeografía de las hormigas legionarias *s. str.* y Ward (1994) discute la monofilia de Ponerinae a la luz del descubrimiento de *Adetomyrma* en Madagascar. Lattke (1994) ofrece una propuesta de filogenia en las tribus Ectatommini, Paraponerini y Proceratiini, propuesta reanalizada en Keller (2000). Brandão *et al.* (1999a) describen nuevos taxa en Leptanilloidinae y ofrecen un árbol filogenético de todas sus especies.

Kugler (1978, 1979) ha explorado la filogenia de Myrmicinae a partir del estudio del agujón. Schultz y Meier (1995) estu-

dian la filogenia de los géneros de Attini. y Chapela *et al.* (1994) estudian la evolución entre atinas y sus hongos.

Shattuck (1992) hace la primera propuesta en filogenia de los géneros de Dolichoderinae, propuesta que modifican Brandão *et al.* (1999b).

Agosti (1991) explora algunas agrupaciones supragenéricas en Formicinae, proponiendo cuatro grandes grupos, principalmente por características asociadas a la inserción del peciolo en el mesosoma: grupo *Oecophylla*, grupo *Formica*, grupo *Lasius* y grupo *Pseudolasius*.

Fósiles de hormigas y el ancestro hipotético

La fauna de hormigas fósiles es relativamente abundante, aunque se encuentra restringida en gran parte al hemisferio norte. Esto puede deberse en parte a la posición de los continentes de este hemisferio durante las eras Mesozoica y Cenozoica, ya que se encontraban desplazados hacia el sur, ocupando zonas tropicales que favorecieron la diversificación de muchos insectos y otros grupos de animales. Las

masas de tierra que se encuentran en el hemisferio sur a su vez estaban ubicadas en lo que hoy corresponde a la Antártida. Sin embargo, el escaso registro fósil obtenido en el hemisferio sur ha resultado ser una barrera fundamental en el estudio de las relaciones evolutivas de las hormigas.

Antes de la década de los 60, fósiles más antiguos de hormigas y de insectos sociales en general databan del Eoceno. Todos estos formícidos primitivos se acomodaban satisfactoriamente en alguna de las subfamilias actuales e incluso géneros de hormigas existentes. Wilson *et al.* (1967a,b) dieron a conocer al primer formícido mesozoico, *Sphecomyrma freyi*, del ambar Cretácico del hemisferio norte. Con una antigüedad de 80 millones de años (Dlusskyi 1987), esta hormiga muestra claramente un mosaico de caracteres vespoideos y formicoideos que justificó la creación de una nueva subfamilia: Sphecomyrminae, la cual representa según sus autores, un «eslabón» entre las hormigas y sus ancestros. En la opinión de Wilson *et al.* (1967b), esta subfamilia está muy relacionada con los formícidos del entonces complejo mirmecoideo (después llamado complejo formicoideo).

Posteriormente se descubrieron nuevas hormigas fósiles de la era Mesozoica, todas del hemisferio norte. Algunas de estas hormigas han sido asignadas a subfamilias existentes y otras a Sphecomyrminae, pero otras han arrojado dudas en cuanto a su posición sistemática. Dichos hallazgos impulsaron a Dlusskyi (1983, 1987) a crear una familia de hormigas fósiles, Armaniidae, para incluir los enigmáticos géneros *Armaniia*, *Pseudoarmaniia* y *Paleomyrmex*. Para Dlusskyi (1987) *Sphecomyrma* y sus relativas conforman otra familia fósil, Sphecomyrmidae, y no una subfamilia como ha sido propuesto por Wilson (1987). Según Dlusskyi (1987), el gru-

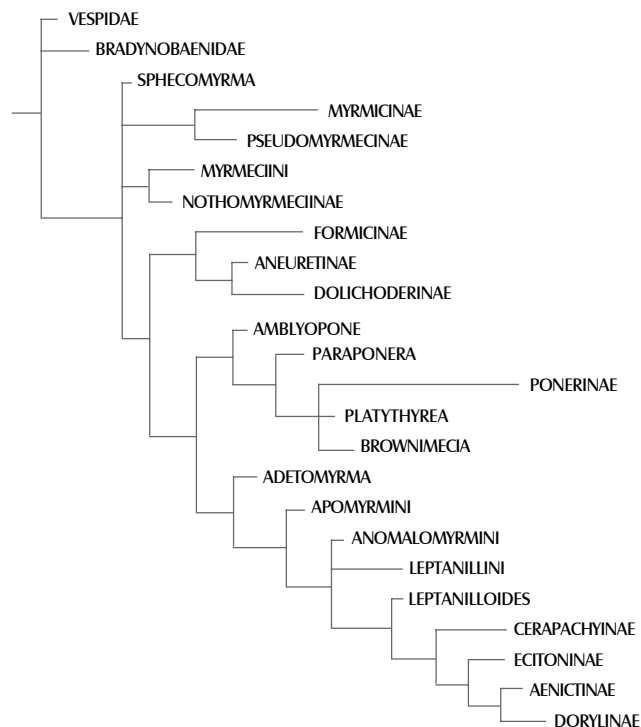


Figura 1.20 Filogenia de las hormigas según Grimaldi *et al.* (1997)

po ancestral de las hormigas actuales no es Sphecomyrminae sino un grupo de formícidos extinto, el cual es ancestro directo de Sphecomyrminae, Armaniidae y Formicidae. Estos conceptos apoyaban la idea de que las hormigas conforman una superfamilia separada de Vespoidea.

Brandão *et al.* (1990) describen *Cariridris bipetiolata* (Figura 1.4), la primera hormiga del Mesozoico (Cretácico Medio) del hemisferio sur, con una antigüedad calculada en unos 100 a 112 millones de años. Con la excepción de *Cretoformica explicata* (Jell y Duncan 1986), todos los fósiles mesozoicos conocidos anteriormente datan del Cretácico superior. No obstante, *C. explicata* arroja dudas en cuanto a su condición de verdadera hormiga y debido a esto *C. bipetiolata* se consideró en ese entonces la hormiga fósil más antigua conocida. Sin embargo, actualmente se ha dudado de si *Cariridris* es realmente una hormiga u otro himenóptero (Grimaldi *et al.* 1997). Si la opinión de Wilson (en Brandão *et al.* 1990) de incluir a esta hormiga en la subfamilia Myrmecinae es correcta, sería entonces un interesante registro de la presencia de dicha subfamilia en el Nuevo Mundo (actualmente está restringida a la región australiana), sirviendo como una evidencia más de la unión entre Sudamérica y Australia durante el Cretácico.

Viana y Haedo-Rossi (1957) describen *Ameghinoa piatnitzkyi* según un fósil de mediados del Cenozoico de Argentina.

Grimaldi *et al.* (1997) redescubren *Sphecomyrma* con base en nuevo material y revisan críticamente los fósiles de hormigas (en ámbar o de compresión) del Mesozoico, incluyendo el primer ponerino *Brownimecia*. Dlussky (1999, citado en Grimaldi y Agosti 2000b) describe *Eotapinoma macalpini* de unos 75 millones de años en ámbar del Cretáceo de Alberta, Canadá, de posición incierta aunque su autor sugiere colocar esta hormiga en Dolichoderinae. También este investigador describe en esa publicación *Canapone dentata*, otro miembro cretácico de Ponerinae. Rust y Andersen (1999) describen una *Pachycondyla* (Ponerinae) del Eoceno de Dinamarca. Grimaldi y Agosti (2000b) describen el formicino fósil *Kyromyrma* y relacionan brevemente las hormigas fósiles del Cretáceo y Cenozoico.

El hallazgo de *Brownimecia* y *Kyromyrma* (y eventualmente el de *Cariridris* si se comprueba que es una auténtica hormiga) retrocede la historia evolutiva y el origen de las hormigas, así como el del comportamiento social hasta más de 100 millones de años atrás, entre el Cretácico inferior y medio. Igualmente, despeja la duda de si hormigas verdaderas vivían o no en el Cretáceo (Poinar *et al.* 1999, 2000; Grimaldi y Agosti 2000a).

Wheeler (1914) y Crozier *et al.* (1997) sugieren un origen Jurásico para las hormigas. Sin embargo, si Grimaldi *et al.* (1997) están en lo cierto y *Cariridris* no es hormiga (aunque

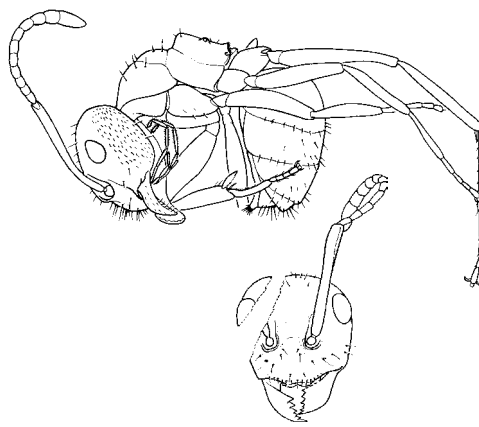


Figura 1.21 *Kyromyrma neffi*, la hormiga Formicinae más antigua conocida (redibujado de Grimaldi y Agosti 2000b)

si es un Vespoidea), la calibración de Crozier *et al.* (1997) usando *Cariridris*, podría ser revisada. Rasnitsyn (1996) opina que *Cariridris* es en realidad un esfécido. La identidad real de este taxón sólo podría establecerse con nuevo material que se encuentre en buen estado de fosilización.

Cuando hablamos de los «ancestros de las hormigas» podemos referirnos a dos aspectos diferentes. Uno plantea la pregunta de cuál, entre los diferentes grupos de avispas solitarias, fue el que dio origen a las hormigas. El otro es la naturaleza del ancestro en sí, la hormiga primitiva con rasgos vespoideos a partir de la cual evolucionaron las formas actuales.

Muchos estudios morfológicos han revelado notables similitudes entre las hormigas y ciertas familias de himenópteros aculeados como Plumariidae (Brown y Nutting 1950) y Bethyidae (Malyshev 1968). No obstante, sólo se propusieron concretamente dos grupos ancestrales para las hormigas en décadas pasadas. Morley (1938) propuso un origen mutiloideo, sugiriendo al género primitivo de ponerinas *Mystrium* como puente entre las hormigas y la familia Mutillidae. Esta idea no fue muy aceptada entre los mirmecólogos (Brown 1954). En 1920 Wheeler indicó que, en su opinión, la familia Tiphiidae era el candidato más conveniente, dentro de las familias de avispas solitarias, para ser ancestro o haber compartido un ancestro común con Formicidae. Brothers y Carpenter (1993), en su análisis cladístico de Aculeata presentaron una serie de evidencias que muestran a Vespidae + Scoliidae como grupo hermano de Formicidae (Figura 1.1b). En la hipótesis filogenética de estos autores, Tiphiidae aparece bastante alejado genealógicamente del clado Formicidae + (Vespidae + Scoliidae). En consecuencia, el estudio de Brothers y Carpenter (1993) impulsaría a descartar el «ancestro tífioideo», del que por tantos años se especuló entre los mirmecólogos, para inclinarse en favor de uno «vespoideo» con características más afines a los véspidos y escólidos.

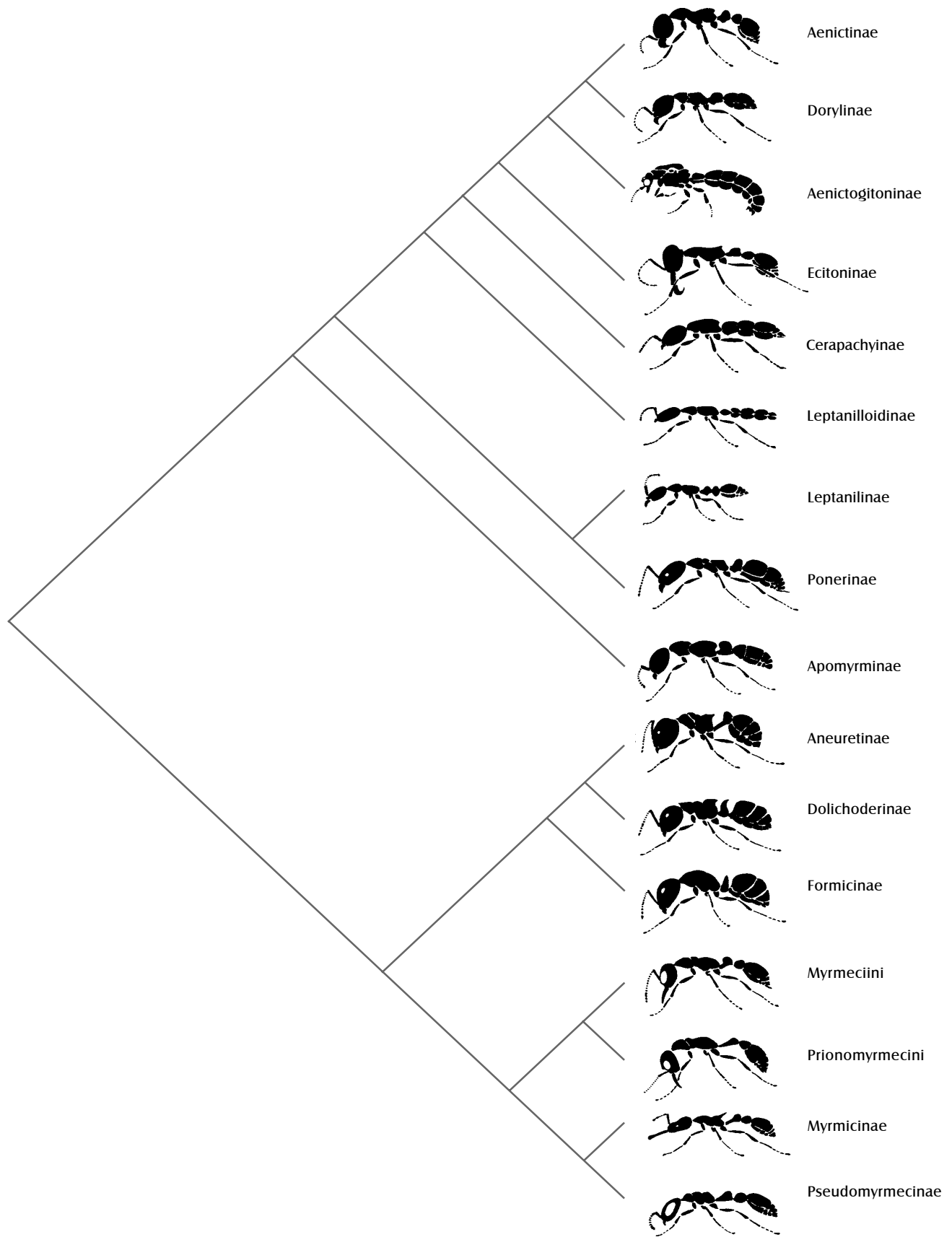


Figura 1.23 Filogenia ilustrada de las subfamilias de hormigas

Colofón: ¿Origen Jurásico para las hormigas?

En la finalización de este capítulo nos aventuramos a explorar una idea interesante y controversial acerca de la posible época en que surgieron las hormigas. Para esto retomamos algunas de las ideas y citas de las páginas precedentes, añadiendo algunos datos inéditos, con el deseo de ofrecer más elementos de discusión para este tema tan apasionante.

Por supuesto, temas como el sitio y fecha de origen de este grupo quedarán para siempre sin respuesta. Sin embargo, tanto por información directa como indirecta se puede aventurar hacia que época ya vivían estos insectos y en qué gran región o masa continental.

El descubrimiento de *Sphecomyrma* a fines de los 60 (Wilson *et al.* 1967a,b), fósil en ámbar de New Jersey con características de «eslabón» entre avispas y hormigas, crearon la idea de que las primeras hormigas pudieron originarse hacia el Cretáceo Superior en América del Norte. Esta idea prosperó por un buen tiempo, considerándose *Sphecomyrma* la «hormiga de Ur» (en referencia a Ur como una de las primeras ciudades de la civilización humana) (Hölldobler y Wilson 1990, 1994).

Los años 80, y especialmente los 90, fueron testigos de hallazgos importantes en paleontología de himenópteros y hormigas, tanto en EEUU como en Rusia y otras partes del Viejo Mundo. Descubrimientos como los de Dlussky (1987) y Grimaldi y Agosti (2000b) permitieron establecer que las hormigas eran más comunes y más ricas taxonómicamente que lo que se deducía del trabajo de Wilson y colegas en 1967(a,b). Esos autores permitieron establecer no sólo la presencia de verdaderas hormigas en el Cretáceo (esto es, himenópteros con glándula metapleural y otras características de Formicidae), sino una antigüedad mayor a *Sphecomyrma*, hacia 94 millones de años atrás.

Grimaldi y Agosti (2000b) establecen que las hormigas se originaron hacia el Cretáceo inferior, probablemente en el hemisferio norte, colocando como límite el Barremiano, es decir, no más de 125 millones de años. En esta misma publicación los autores no aceptan que *Cariridris* sea una hormiga y, por lo tanto, consideran exagerada la propuesta de Crozier *et al.* (1997) sobre un origen Jurásico para las hormigas. Se puede admitir la sombra de duda que se arroja sobre el cálculo de Crozier y sus colegas, ante la posibilidad de que *Cariridris* no sea una hormiga verdadera. Sin embargo, existen algunos argumentos «indirectos» que sugieren que la idea de un origen Jurásico para hormigas no está del todo fuera de consideración.

1) De acuerdo con las propuestas sobre filogenia más recientes en Hymenoptera (Brothers y Carpenter 1993, Brothers 1999), Formicidae aparece como grupo hermano de Scoliidae + Vespidae. Esta propuesta sugiere que las hormigas ya exis-

tían antes o poco antes del ancestro común a escólidos y véspidos.

Rasnitsin y Martínez-Declós (1999) han descrito varios taxa de Scoliidae del Cretáceo inferior de Brasil y España. Uno de estos, *Cretoscolia coquensis* y *Archeoscolia hispanica* corresponde al Barremiano de Las Hoyas de España, con unos 125 millones de años. *Cretoscolia montsecana* se sitúa en el Berrisiano - Valanginiano de La Cabrúa de España, con unos 130 millones de años. Si hace algo más de 130 millones de años ya existían escólidos en España (Laurasia) y Brasil (Gondwana), por las relaciones entre hormigas y escólidos expuestas arriba, hemos de suponer que también ya existía el linaje de las hormigas.

Aún más, en un estudio de análisis simultáneo de morfología y genes de las unidades 16S, 28S y COI en Hymenoptera Apocrita, Downton y Austin (2001) establecen que Aculeata es el grupo más basal de Apocrita, es decir, el grupo hermano de Megalynidae, Trigonalidae, Stephanidae y el resto de familias parasitoideas. Si este estudio está reflejando la realidad de la evolución en este grupo, el origen de Aculeata ha de retrocederse más tiempo que el Jurásico tardío (Bethyloimidae). Si el ancestro de los aculeados ya vivía hacia principios o mediados del Jurásico, no es difícil aceptar las ideas propuestas arriba sobre origen Jurásico para las hormigas.

2) Fernández (2003) propone que *Adelomyrmex* y *Baracidris* son grupos hermanos, tal como lo propuso Bolton en 1981. *Adelomyrmex* se conoce de la región Neotropical, Nueva Guinea, Fiji y Samoa, y *Baracidris* se conoce de África (Bolton 1981). Desechando las posibilidades de convergencia o dispersión, este patrón de distribución sugiere que el ancestro común de estos dos taxones vivían en Gondwana antes de la separación de África del resto de Gondwana. Este proceso se inició en el Jurásico y se extendió hacia el Cretáceo inferior, hace unos 130 millones de años atrás.

3) El hallazgo de *Paedalgus* en Sudamérica (Fernández 2002), género conocido hasta entonces de África y Sri Lanka, también sugiere la presencia de este taxón en Gondwana antes de la separación de África. De hecho, Grimaldi y Agosti (2000b) escriben: «Indeed, the Myrmicinae, Formicinae, Dolichoderinae, and Ponerinae are cosmopolitan lineages, whose earliest ancestors were perhaps widespread throughout Pangea».

4) Las hormigas descritas y de momento más antiguas, corresponden a ámbar, y por lo tanto puede tratarse de hormigas total o parcialmente arborícolas. Hormigas epígeas o aún subterráneas que viviesen en esos tiempos (como ahora) tendrían pocas opciones de quedar atrapadas en ámbar. Linajes como *Adelomyrmex* - *Baracidris*, *Paedalgus* o *Perissomyrmex* (los

cuales ofrecen pistas sobre la antigüedad de las hormigas) son epígeos, habitantes del suelo y hojarasca, y quizá representen una forma de vida usual para los primeros Myrmecinae.

5) Recientemente Brady (2003) ha propuesto que las hormigas legionarias constituyen un grupo monofilético (no difilético como se ha sugerido), cuyo ancestro pudo haber vivido hace unos 100 millones de años en Gondwana. Igualmente Ward y Brady (2003) en su estudio de la filogenia y biogeografía de Myrmeciinae, proponen que el ancestro más común de este grupo vivió en el Cretáceo, hace unos 74 m. de a. El nodo que incluye a este taxón y sus vecinos lo calculan en unos 100 m. de a. Si tenemos en cuenta que en las propuestas recientes de filogenia de subfamilias (p.e. Baroni Urbani *et al.* 1992) taxones como las dorylinas ocupan posiciones relativamente apicales, entonces las hormigas como grupo podrían existir en tiempos muy anteriores (o muy cercanos) a los sugeridos por los fósiles o por estos últimos estudios.

Agradecimientos

A John Lattke, Fabiana Cuzzo, Mónica Ospina y Jeffrey Sosa por sus importantes sugerencias para mejorar el manuscrito.

Literatura citada

- Agosti, D. 1991. Revision of the oriental ant genus *Cladomyrma* with an outline of the higher classification of the Formicinae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 16:293-310.
- Baroni Urbani, C. 1989. Phylogeny and behavioral evolution in ants, with a discussion of the role of behavior in evolutionary processes. *Ethology Ecology and Evolution* 1:137-168.
- Baroni Urbani, C. 2000. Rediscovery of the Baltic amber ant genus *Prionomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) and its taxonomic consequences. *Eclogae geol. Helv.* 93:471-480.
- Baroni Urbani, C., B. Bolton y P. S. Ward. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17:301-329.
- Bolton, B. 1981. A revision of six minor genera of Myrmecinae in the Ethiopian zoogeographical region. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* (Entomology) 45:307-370.
- Bolton, B. 1990a. Abdominal characters and status of cerapachyine ants. *Journal of Natural History* 24:53-68.
- Bolton, B. 1990b. The higher classification of the ant subfamily Leptanillinae (Hymenoptera:Formicidae). *Systematic Entomology* 15:267-282.
- Bolton, B. 1990c. Army ants reassessed: The phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera:Formicidae). *Journal of Natural History* 24:1339-1364.
- Brady, S.G. 2003. Evolution of the army ant syndrome: The origin and long-term evolutionary stasis of a complex of behavioral and reproductive adaptations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100(11):65-75-6579.
- Brandão, C. R. F., R. G. Martins-Neto y M. A. Vulcano. 1990. The earliest known fossil ant (First southern hemisphere mesozoic record) (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Psyche* 96:195-208.
- Brandão, C. R. F., J. L. M. Diniz, D. Agosti y J. H. Delabie. 1999a. Revision of the Neotropical ant subfamily Leptanilloidinae. *Systematic Entomology* 24:17-36.
- Brandão, C. R. F., C. Baroni Urbani, J. Wagensberg y C. I. Yamamoto. 1999b. New *Technomyrmex* in Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae), with a reappraisal of Dolichoderinae phylogeny. *Entomologica Scandinavica* 29:411-428.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin* 50:483-648.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28(1-2):233-249.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2(1):227-304.
- Brown, W. L. Jr. 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. *Insectes Sociaux* 1:21-37.

Más ideas acerca de un origen Jurásico de las hormigas pueden leerse en Lattke (Capítulo 4).

Aunque aún no conozcamos fósiles de hormigas verdaderas para Gondwana, las ideas brevemente expuestas arriba apuntan hacia la posibilidad de que las hormigas ya existían para la transición Jurásico/Cretácico. Ya para el Jurásico Superior se conoce un aculeado, Bethylonimidae, y es probable que antes del comienzo del Cretácico se hayan originado y diversificado los grandes linajes de aculeados (crisidoideos, apoideos y vespoideos). La existencia de hormigas en el Jurásico explicaría mejor los actuales patrones de distribución de varios grupos de estos insectos en el Mundo.

El porqué del origen de las hormigas, el origen de las castas y la sociabilidad, los factores de su expansión y, finalmente, de su espectacular predominio en el planeta desde mediados del Cenozoico, son temas de perpetua fascinación.

- Brown, W. L. Jr. 1968. An hypothesis concerning the function of the metapleural glands in ants. *The American Naturalist* 102:188-191.
- Brown, W. L. Jr. y W. L. Nutting. 1950. Wing venation and the phylogeny of the Formicidae. *Transactions of the American Entomological Society* 75:113-132.
- Carpenter, J. M. 1990. On Baroni Urbani's ant phylogeny. *Notes from underground* 3:6-8.
- Carpenter, J. M. 1999. What we known about chrysidoid relationships? *Zoologica Scripta* 28(1-2):215-231.
- Chapela, I. H., S. A. Rehner, T. R. Schultz y U. G. Mueller. 1994. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. *Science* 266:1691-1894.
- Chotis, M., L. S. Jermini y R. H. Crozier. 2000. A molecular framework for the phylogeny of the ant subfamily Dolichoderinae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17(1):108-116.
- Crozier, R. H., L. S. Jermini y M. Chotis. 1997. Molecular evidence for a Jurassic origin of ants. *Naturwissenschaften* 84:22-23.
- Dlusskyi, G. M. 1983. A new family of upper Cretaceous Hymenoptera: an "intermediate link" between the ants and the scolioids. *Paleontologicheskii Zhurnal* 3:65-78.
- Dlusskyi, G. M. 1987. New Formicoidea (Hymenoptera) of the upper Cretaceous. *Paleontological Journal* Moscow 0(1):146-150.
- Dlusskyi, G. M. y E. B. Fedoseeva. 1988. Origin and early evolution of the ants, pp. 70-144 in A. G. Ponomarevko, ed., *Cretaceous Biocenotic Crisis and Insect Evolution*. Moscow.
- Dowton, M. y A. D. Austin. 2001. Simultaneous analysis of 16S, 28S, COI and morphology in the Hymenoptera: Apocrita – evolutionary transitions among parasitic wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* 74:87-111.
- Eisner, T. y W. L. Brown Jr. 1958. The evolution and social significance of the ant proventriculus. *Proc. 10th Inter. Congr. Ent.* 2:503-508.
- Farris, J. S. 1988. Hennig86, Reference Manual.
- Fernández, F. 2000. Sistemática y filogenia de los himenópteros de la Región Neotropical: Estado del conocimiento y perspectivas, pp. 211-231 en F. Martín-Piera, J. J. Morrone y A. Melic, eds., *Hacia un proyecto Cyted para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000*. Monografías Tercer Milenio Vol. 1, Zaragoza, España.
- Fernández, F. 2002. First record of the myrmicine ant genus *Paedalgus* Forel, 1911 (Hymenoptera: Formicidae) for the Western Hemisphere. *Entomotropica* 17(2):181-182.
- Fernández, F. 2003. Revision of the myrmicine ants of the Adelomyrmex genus-group. *Zootaxa* (en prensa).
- Gotwald, W. H. Jr. 1969. Comparative morphological studies of the ants, with particular reference to the mouthparts. *Agricultural Experimental Station Memoir* (Cornell University, Ithaca) 408:1-150.
- Gotwald, W. H. Jr. 1977. The origins and dispersal of army ants of the subfamily Dorylinae. *Proc. Int. Congr. Int. Union Study Soc. Insects*. 126-127.
- Gotwald, W. H. Jr. 1979. Phylogenetic implications of army ant zoogeography (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 72:462-467.
- Gotwald, W. H. Jr. 1995. *Army Ants: The Social Biology of Predation*. Cornell University Press, Ithaca.
- Grimaldi, D. y D. Agosti. 2000a. The oldest ants are Cretaceous, not Eocene: Comment. *The Canadian Entomologist* 132:691-693.
- Grimaldi, D. y D. Agosti. 2000b. A formicine in Cretaceous amber from New Jersey (Hymenoptera: Formicidae), and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97(25):13678-13683.
- Grimaldi, D., D. Agosti y J. M. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3208:1-43.
- Goulet, H. y J. T. Huber. 1993. *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. 668 pp. Agriculture Canada Publication 1894/E.
- Hashimoto, Y. 1991a. Phylogenetic study of the family Formicidae based on the sensillum structure on the antennae and labial palpi (Hymenoptera: Aculeata). *Japanese Journal of Entomology* 59:289-294.
- Hashimoto, Y. 1991b. Phylogenetic implications of the spur structure of the hind tibia in the Formicidae (Hymenoptera). *Japanese Journal of Entomology* 59:289-294.
- Hashimoto, Y. 1996. Skeletomuscular modifications associated with the formation of an additional petiole on the anterior abdominal segments in aculeatae Hymenoptera. *Japan Journal of Entomology* 64(2):340-356.
- Hermann, H. R. 1969. The hymenopterous poison apparatus: evolutionary trends in three closely related subfamilies of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Georgia Entomological Society* 4(3):123-141.
- Hölldobler, B. y H. Engel-Siegel. 1984. On the metapleural gland of ants. *Psyche* 91:201-223.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. 732 pp. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1994. *Voyage to the Ants*. The Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Jell, P. A. y P. M. Duncan. 1986. Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria, pp. 11-205 in P. A. Jell y J. Roberts, eds., *Plants and invertebrates from the Lower Cretaceous Koonwarra Fossil Bed, South Gippsland, Victoria* Association of Australasian Palaeontologists Memoir.
- Keller, R. 2000. Cladistics of the tribe Ectatommini (Hymenoptera: Formicidae): a reappraisal. *Insect Systematics and Evolution* 31:59-69.
- Kristensen, N. P. 1991. Phylogeny of extant hexapods, pp. 125-140 in *The Insects of Australia*. CSIRO Pub., Canberra.
- Kristensen, N. P. 1999. Phylogeny of the endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. *European Journal of Entomology* 96:237-253.

- Kugler, C. 1978. A comparative study of the Myrmicinae sting apparatus (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* 20:413-548.
- Kugler, C. 1979. Evolution of the sting apparatus in the myrmicine ants. *Evolution* 33:117-130.
- Lattke, J. E. 1994. Phylogenetic relationships and classification of ectatommine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologica Scandinavica* 25:105-119.
- Lutz, H. 1986. Fossilfundstelle Messel, Nr. 50: eine neue Unterfamilie der Formicidae (Insecta:Hymenoptera) aus dem mittereozänen Olschiefer der "Grube Messel" bei Darmstadt (Deutschland, S-Hersen). *Senckenbergiana Lethaea* 67:177-218.
- Malyshev, S. I. 1968. *Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution* (O. W. Richards y B. Uvarov, eds.). Methuen, London, 319 pp.
- Maschwitz, U., K. Koob und J. Schildknecht. 1970. Beitrag zur Metathoracaldruse der Ameisen. *Journal of Insect Physiology* 16: 386-404.
- Morley, B. D. M. 1938. An outline of the phylogeny of the Formicidae. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 43:190-194.
- Nieves-Aldrey, J. L. y F. M. Fontal-Cazalla. 1999. Filogenia y Evolución del orden Hymenoptera. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa SEA* 26:459-474.
- Perrault, G. H. 1999. L'architecture thoracique associée à la jonction pronoto-mesothoracique des ouvrières de fourmis. Intérêt pour la phylogénie du groupe (Hymenoptera: Formicidae). *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.) 35(2):125-163.
- Perrault, G. H. 2000. Les Probolomyrmecinae, nouvelle sous-famille pour le genre *Probolomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 105(3):253-272.
- Poinar, G., B. Archibald y B. Brown. 1999. New amber deposit provides evidence of early Paleogene extinctions, paleoclimates, and past distributions. *The Canadian Entomologist* 131:171-177.
- Poinar, G., C. Baroni Urbani y A. Brown. 2000. The oldest ants are Cretaceous, not Eocene: Reply. *The Canadian Entomologist* 132:691-693.
- Rasnitsin, A. P. 1988. An outline of the evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). *Oriental Insects* 22:115-145.
- Rasnitsin, A. P. 1996. Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature. *Contributions to Zoology* 66:3-41.
- Rasnitsin, A.P. y X. Martínez-Declós. 1999. New Cretaceous Scoliidae (Vespida – Hymenoptera) from the Lower Cretaceous of Spain and Brazil. *Cretaceous Research* 20(6):567-772.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny of Hymenoptera: The state of the art. *Zoologica Scripta* 28(1-2):3-11.
- Rust, J. y N. M. Andersen. 1999. Giant ants from the Paleogene of Denmark with a discussion of the fossil history and early evolution of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 125:331-348.
- Smith, M.R. 1947. *A generic and subgeneric synopsis of the United States ants*, based on the workers (Hymenoptera: Formicidae). *American Midland Naturalist* 37(3):521-647.
- Schultz, T. R. y R. Meier. 1995. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Systematic Entomology* 20:337-370.
- Sharkey, M. J. y D. B. Wahl. 1992. Cladistics of the Ichneumonoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 1:15-24.
- Shattuck, S. O. 1992. Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae and Formicinae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17:199-206.
- Sullender, B. 1998. A molecular phylogeny for the Formicidae http://www.ruf.rice.edu/~bws/molecular_phylogeny.html.
- Taylor, R. W. 1978. *Nothomyrmecia macrops*: a living fossil ant rediscovered. *Science* 201:979-985.
- Viana, M. J. y J. A. Haedo Rossi. 1957. Primer hallazgo en el hemisferio sur de Formicidae extinguidos y catálogo mundial de los Formicidae fósiles. *Ameghiniana* 1(1-2):108-113.
- Vilhelmsen, L. 2001. Phylogeny and Classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera (Insecta). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131:293-442.
- Ward, P. S. 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. *Systematic Entomology* 15:449-489.
- Ward, P. S. 1994. *Adetomyrma*, an enigmatic new ant genus from Madagascar (Hymenoptera: Formicidae), and its implications for ant phylogeny. *Systematic Entomology* 19:159-175.
- Ward, P.S. y S.G. Brady. 2003. Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmeciinae (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebrate Systematics* 17:361-386.
- Wetterer, J. K., T. R. Shultz y R. Meier. 1998. Phylogeny of fungus-growing ants (Tribe Attini) based on mtDNA sequence and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9(1):42-47.
- Wheeler, W. M. 1914. The ants of the Baltic Amber. *Schriften der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg* 58:1-142.
- Wheeler, W.M. 1920. The subfamilies of Formicidae, and other taxonomic notes. *Psyche* 27:46-55.
- Whitfield, J. B. 1998. Phylogeny and evolution of host-parasitoid interactions in Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 43:129-151.
- Wilson, E. O. 1987. The earliest known fossil ants: an analysis of the Cretaceous species and an inference concerning their social organization. *Paleobiology* 13:44-53.
- Wilson, E. O., J. M. Carpenter y W. L. Brown Jr. 1967a. The first Mesozoic ants. *Science* 157:1038-1040.
- Wilson, E. O., J. M. Carpenter y W. L. Brown Jr. 1967b. The first Mesozoic ants, with a description of a new subfamily. *Psyche* 74:1-19.

Capítulo 2

La nueva taxonomía de hormigas

D. Agosti y N.F. Johnson

Hacia el final del año 2001 la fauna conocida de hormigas para el mundo comprendía 11.079 especies, con base en 17.997 taxa descritos (especies, subespecies y variedades) en 373 géneros (SIWeb, Figuras 2.1 a 2.3). Las tendencias actuales predicen un total de 21.847 especies de hormigas en 574 géneros. Esto es, un poco más de la mitad de la fauna de hormigas del mundo que se han descrito, aunque algo más del 65% de los géneros. Si los sistemáticos de hormigas continúan trabajando en la misma forma, tendremos todos los géneros de hormigas descritos en 40 años y todas las especies se conocerán hacia el 2060.

La sistemática primaria de hormigas, esto es, aquellas publicaciones en las cuales se describen nuevos taxa, se basa en 2.588 publicaciones, producidas por 446 autores en 511 revistas y 103 libros. El autor más productivo fue William Morton Wheeler con 200 publicaciones, seguido de la tríada de F. Santschi (176), A. Forel (176) y C. Emery (163) (Tabla 2.1). Entre los taxónomos recientes de hormigas, sólo el difunto Bill Brown pudo mantenerse en esa tradición (104); autores actuales siguen diferentes estrategias, produciendo pocas revisiones, aunque más exhaustivas y de nivel global.

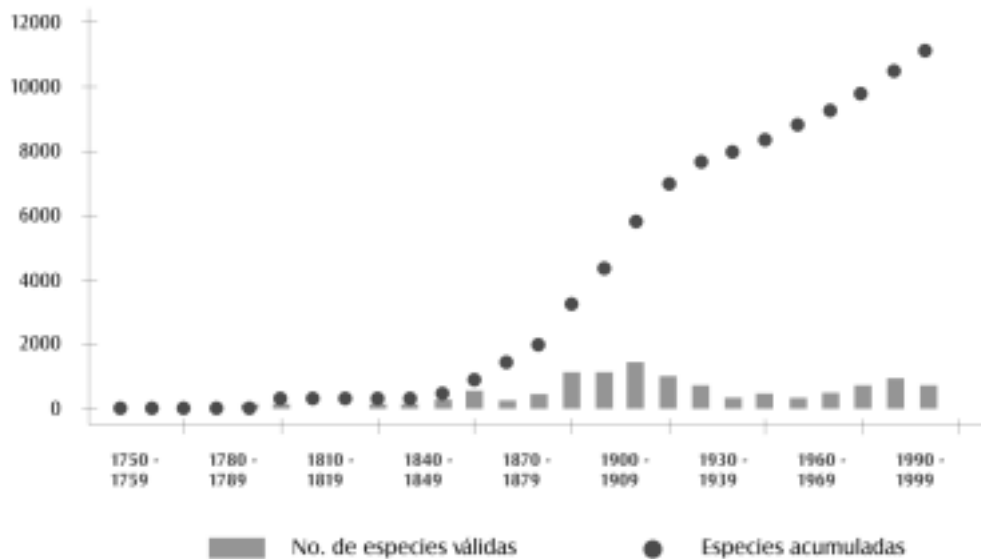


Figura 2.1 Incremento en el número de especies válidas de hormigas descritas

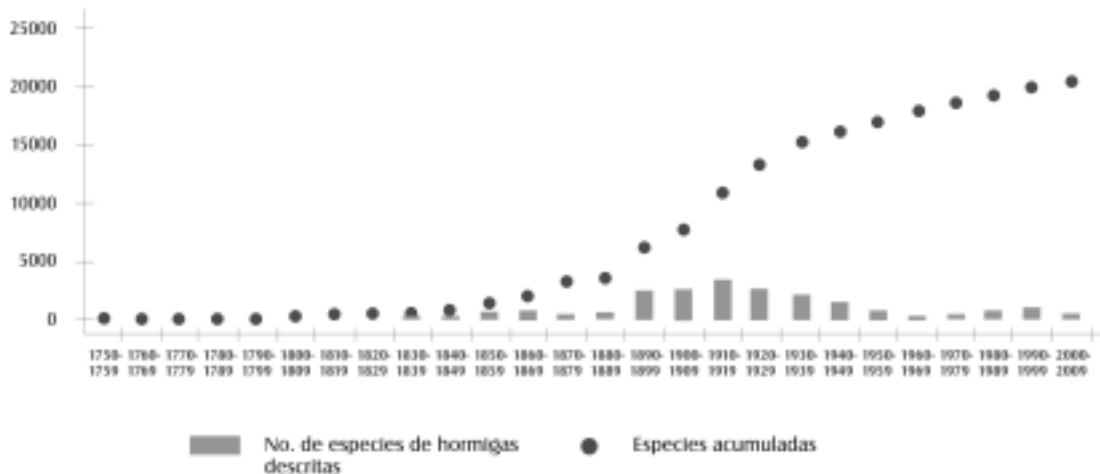


Figura 2.2 Número de especies de hormigas descritas desde 1750

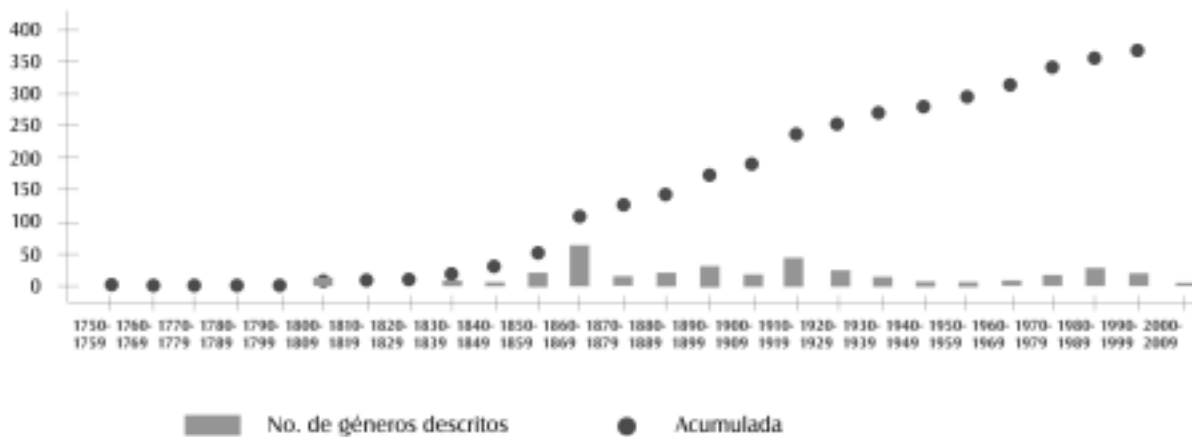


Figura 2.3 Número de géneros de hormigas descritos desde 1750

Tabla 2.1 Sistemáticos de hormigas con más publicaciones con descripciones de especies

Autor	No. de publicaciones	Autor	No. de publicaciones
Wheeler W. M.	200	Karavaiev V.	36
Forel A.	176	Bolton B.	34
Santschi F.	176	Smith F.	33
Emery C.	163	Taylor R. W.	32
Brown W. L., Jr.	104	Cole A. C., Jr.	31
Donisthorpe H.	94	Weber N. A.	31
Smith M. R.	58	Baroni Urbani C.	30
Kempf W. W.	58	Cagniant H.	30
Menozzi C.	55	Borgmeier T.	27
Mayr G.	43	Ruzsky M.	27

La tasa de incremento en descripción de taxones a nivel de especie y subespecie ha declinado; la descripción de nuevas especies aún se ha incrementado en las últimas pocas décadas. Aún así, todavía hay retrasos en productividad tras el período entre 1910 y 1940, cuando Wheeler, Emery, Santschi y Forel fueron más prolíficos. Este patrón global se repite en el Neotrópico también. Bolton, Baroni Urbani, De Andrade y MacKay son los responsables primarios de las muchas nuevas especies descritas para la región Neotropical en la última década.

Entre las revistas, *Psyche* es la primera en número de publicaciones en taxonomía de hormigas seguida de lejos por la segunda revista (135 contra 72 para la segunda; Tabla 2.2). El alto número de revistas implican un gran impedimento en la taxonomía, esto es, con la dificultad en tener fácil acceso a la literatura sistemática. Las publicaciones han aparecido en revistas pequeñas o regionales de difícil adquisición, aún para las instituciones más grandes.

La publicación “*Ants of North America*” de Creighton en 1950 puede considerarse el punto de arranque para la moderna taxonomía de hormigas, gracias a su omisión estricta de taxones inferiores diferentes a especies y subespecies. El catálogo de hormigas del mundo de Bolton (1995) puede anunciar el fin de la era Gutenbergiana de la sistemática de hormigas. Por muchas buenas razones nosotros aún nos apegamos a la tradición de publicar nuestros hallazgos taxonómicos en revistas o libros impresos. Pero publicar en esta forma puede contribuir mucho al fin de la sistemática en su ulterior desarrollo. Limitar publicaciones al papel impreso impide a la comunidad hacer el mejor uso de la información, impide explotar la voluminosa información en formas nuevas y excitantes, o aún hacer los contenidos accesibles a usuarios potenciales de sistemática de hormigas como otros biólogos o conservacionistas.

Ahora la internet y la tecnología informática pueden trasladar la sistemática de hormigas hacia una nueva era. Estas herramientas pueden permitir el acceso a mucha información

Tabla 2.2 Revistas con publicaciones en sistemática que incluyen descripción de nuevas especies

Revista	No. de publicaciones
<i>Psyche</i>	135
<i>Annales de la Société Entomologique de Belgique</i>	72
<i>Annals and Magazine of Natural History</i>	62
<i>Bulletin de la Société Entomologique de France</i>	52
<i>Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft</i>	44
<i>Journal of the New York Entomological Society</i>	43
<i>Bollettino della Società Entomologica Italiana</i>	38
<i>Revista de Entomologia</i>	37
<i>Revue Suisse de Zoologie</i>	36
<i>Studia Entomologica (n.s.)</i>	36
<i>Bulletin of the Museum of Comparative Zoology</i>	34
<i>Proceedings of the Entomological Society of Washington</i>	34
<i>Bulletin of the American Museum of Natural History</i>	33
<i>Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles</i>	28
<i>Entomologists Monthly Magazine</i>	28
<i>Annals of the Entomological Society of America</i>	27
<i>American Museum Novitates</i>	26
<i>Annales de la Société Entomologique de France</i>	26
<i>Zoologicheskii Zhurnal</i>	26
<i>Zoologische Anzeiger</i>	25

desde cualquier terminal de computador en el mundo. Es una realidad actual que un biólogo en una remota esquina del mundo pueda bajar cualquier información necesaria para su trabajo de campo, usando una conexión satelital. Por ejemplo, a través del Social Insects World Wide Web (SIWeb: antbase.org), la información sobre todos los taxones de hormigas se puede recuperar con sus respectivas conexiones o *links*, en una especie de “compra con un clickeo” (“*one-click shopping*”).

El nombre científico de la especie provee la clave de acceso para toda la información publicada para esta especie en una librería tradicional. Similarmente, el sistema de almacenamiento de datos se basa en un archivo de autoridad taxonómica que continuamente se está actualizando. Además de la información taxonómica este sistema contiene (o está ligado) a imágenes, bases de información geográfica y de literatura, como el *Japanese Ant Image Database* y FORMIS. Entonces, es posible algo como preguntar el estado de un nombre taxonómico, ver a cuál taxón superior pertenece y determinar cuántos taxa están incluidos en éste. Más aún, incluye una base de datos por espécimen a través del cual la información del espécimen puede recuperarse y expresarse como listas o mapas. Como un paso intermedio hacia la disponibilidad de las descripciones de todas las hormigas del mundo, la *William L. Brown Jr. Memorial Digital Library* (Librería digital en memoria de W. L. Brown Jr.), en desarrollo en la Smithsonian Institution y en el SIWeb,

proveerán acceso completo a las publicaciones sistemáticas. Eventualmente, esta base puede complementarse para ofrecer datos autodescriptivos y para facilitar la explotación de datos.

Así, el SIWeb no solamente está ofreciendo información complementaria a conservacionistas y científicos en el área (Agosti *et al.* 2000), sino que también está actuando como un depositario de información. La información puede someterse y recuperarse, en forma análoga a GENBANK. Un servicio adicional, el *Hymenoptera Name Server*, permite al usuario verificar todos los nombres válidos en uso en un estudio y entonces acceder a información específica en línea.

La sistemática está en la base de una gestión de conservación bien informada. Aunque los insectos constituyen la mayoría de la fracción de especies, especialmente en áreas como la región Neotropical, hay dos factores que pueden influenciar su ausencia en muchos esfuerzos de conservación: la dificultad en nombrar especies – aunque éstas sean muy fáciles de coleccionar y la dificultad en recuperar información sobre estas especies. Estos dos grandes escollos ahora pueden superarse.

Para describir eficientemente alrededor de 10.000 nuevas especies de hormigas que se estiman y para documentar las aproximadamente 11.000 conocidas, se requiere que compar-

tamos nuestros recursos. En el pasado, una gran cantidad de tiempo y esfuerzos paralelos se gastaban en reunir toda la información necesaria sobre hormigas. Ahora, nosotros podemos minimizar este esfuerzo si todos vamos hacia la construcción de una fuente compartida de información. La infraestructura necesaria está actualmente en desarrollo bajo los auspicios del *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF), pero es asunto nuestro construir la infraestructura y llenarla de información sobre hormigas. SIWeb es precisamente uno de estos esfuerzos en alimentar hacia niveles superiores el Sistema de Información Taxonómica Integrada (*Integrated Taxonomic Information System, ITIS*) y los sistemas de información de la Unión para la Conservación Mundial (*World Conservation Union*).

Tenemos que contender con dos obstáculos principales. Uno es el intercambio de información entre los científicos; el segundo tiene que ver con el incremento en leyes de derechos de publicación (copyright), los cuales dificultan la elaboración de una base de información digital. Mientras que el primer obstáculo es casi un asunto de gustos y ética, el segundo es un asunto legal para el cual debemos seguir las reglas. Sin embargo, dado que las leyes se hacen y cambian todo el tiempo dentro de los procesos políticos, tanto sistemáticos como conservacionistas deben convertirse en parte de una discusión política en camino. Nosotros no podemos tolerar que nuestro futuro esté bloqueado por reglas creadas para un segmento específico como lo es el medio industrial.

Literatura citada

- Agosti, D., J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz. 2000. *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. 280 pp. Smithsonian Institution Press.
- Bolton, B. 1995. *A new general catalogue of the ants of the world*. Harvard University Press.

Tanto como nosotros hagamos accesible nuestra información a la comunidad más amplia posible, creamos nueva información y así mostremos la fortaleza de compartir la información, nosotros podemos lanzar una amplia discusión sobre los beneficios y pérdidas del *copyright*.

Compartir el acceso a la información sobre biodiversidad es parte de la Convención sobre Diversidad Biológica (Convention on Biological Diversity, CBD, Artículo 16) y se ha adoptado como máxima por el Sistema de Información sobre la Conservación de la Biodiversidad (Biodiversity Conservation Information System, BCIS, enero 2002). Esto será también crucial para el éxito de organizaciones como el GBIF. El impacto tremendamente positivo de poner información en el dominio público se ha mostrado dramáticamente en el campo de la genética, con sus tres depositarios conectados. Poner información – caracteres, distribución geográfica, distribución temporal y ecología – en bases de datos accesibles al público puede tener el mismo impacto sobre la sistemática y conservación como sobre la biología molecular. Hacer accesible a todas las hormigas del Neotrópico y por supuesto del mundo es un objetivo alcanzable si compartimos recursos y nos enfocamos en hacer bien lo que hacemos mejor, coleccionar y describir especies de hormigas como taxónomos y si logramos que otros las usen en investigaciones en ecología y conservación – si podemos hacerlo así, las hormigas del mundo estarán descritas en una fracción de tiempo de los estimados 60 años.

- Creighton, W. S. 1950. The ants of North America. *Bulletin of the Museum Comparative Zoology* 104:1-585.
- SIWeb The Social Insects World Wide Web <http://antbase.org>.

Capítulo 3

Sinopsis de las hormigas de la región Neotropical

F. Fernández y M. Ospina

Como toda área en ciencias, la sistemática es una disciplina en continuo cambio en cuanto a sus métodos, interpretaciones y resultados. Esto significa que las propuestas de clasificación en cualquier grupo de organismos siempre estarán sujetas a cambios. A esto no escapan las hormigas, grupo con el cual se han realizado propuestas diversas para la clasificación y estatus de sus muchas categorías taxonómicas. En este capítulo se presenta la propuesta más reciente de clasificación de las subfamilias, tribus y géneros de hormigas de la región Neotropical. También se presenta una lista sinonímica de los géneros neotropicales. Las listas van precedidas de algunos comentarios sobre la taxonomía en hormigas y los problemas del uso de subgénero y nombres inferiores a especie. Al presente, se conoce de 8 subfamilias y 119 géneros de hormigas para la región Neotropical.

Un poco de historia

Se debe a Linneo (1758) el primer nombre puesto a una hormiga: *Formica rufa*. A partir de entonces, Linneo y otros crearon muchos más nombres que constituyen la larga lista de subfamilias, tribus, subtribus, géneros, subgéneros, especies y subespecies de hormigas del mundo. En 1809 Latreille propone el nombre Formicariae, el cual pasaría a ser la familia Formicidae (tipo, género *Formica*) con la corrección de Stephens en 1829. Aunque en la literatura aún se puede encontrar el término Formicoidea (p.e. Grimaldi *et al.* 1997) para designar a un grupo que incluye solamente a las hormigas o a las hormigas y grupos vecinos (p.e. Armaniidae), es de consenso universal que Formicoidea es sinónimo de Vespoidea (Brothers y Carpenter 1993; Brothers 1999).

Además de los primeros descriptores de nombres, no enfocados en hormigas (Linneo, Fabricius, Latreille ...) algunas personas como F. Smith, Roger, Nylander y G. Mayr fueron los primeros en proponer muchos nombres en hormigas. En lo que Bolton (1995) llama la “segunda generación de taxónomos de hormigas”, Forel, Santschi, Emery y W.M. Wheeler continuaron el creciente número de nombres, dando Emery y Wheeler un paso adelante al proponer arreglos para agrupar estos nombres en subfamilias y tribus. Especialmente a Emery se debe la primera propuesta de clasificación, entre 1877 y 1925 (referencias en Bolton 1995). Wheeler (1910, 1922a) propone clasificación y una clave para todas las categorías por encima de especie.

Hacia 1951 Clark y Bernard independientemente, hacen propuestas de clasificación de subfamilias. Pero es hasta 1954, cuando Brown publica su ya clásico artículo (*Remarks on*

the internal phylogeny and subfamily classification on the family Formicidae), cuando nace la taxonomía moderna de hormigas. Esta época además implica una revisión crítica a la propuesta de Emery la cual poseía muchas agrupaciones artificiales e insostenibles.

Brown (1973) lista todos los géneros y subgéneros de hormigas del mundo, en algunos casos incluyendo sinonimias (aunque sin comentarios). En 1981 Snelling relaciona la sinopsis y claves de las subfamilias; Wheeler y Wheeler (1985) ofrecen un conspectus de la familia y Hölldobler y Wilson (1990) presentan una sinopsis de los géneros, con dibujos de todos los grupos y claves para todas las subfamilias y géneros del mundo. Bolton (1994, 1995) presenta una guía de identificación para los géneros del mundo y un catálogo de todos los nombres propuestos hasta la fecha. Ward *et al.* (1996) listan todas las referencias bibliográficas en sistemática de hormigas desde 1758 hasta 1994.

El Cuadro 3.1 relaciona las subfamilias vivientes y fósiles actualmente aceptadas en hormigas. El número de subfamilias vivientes para el mundo es de 15 y para América 8. El Cuadro 3.2 lista las subfamilias, tribus y géneros de hormigas en la región Neotropical, incluyendo número de especies descritas, ámbito de distribución y referencias básicas de identificación. En esta sinopsis se incluye México, siguiendo el criterio de Bolton (1994). El Cuadro 3.3 presenta un listado sinonímico de los géneros en la región Neotropical. El Capítulo 27 lista todos los géneros de hormigas conocidos en el mundo, para ofrecer un marco de referencia de la fauna neotropical.

Cuadro 3.1 Listado de las subfamilias vivientes y fósiles propuestas en hormigas

<p>Familia Formicidae Latreille, 1809</p> <p><i>Subfamilias vivientes:</i></p> <p>Subfamilia Aenictogitoninae Ashmead, 1905</p> <p>Subfamilia Aenictinae Emery, 1901</p> <p>Subfamilia Ecitoninae Forel, 1893</p> <p>Subfamilia Dorylinae Leach, 1815</p> <p>Subfamilia Cerapachyinae Forel, 1893</p> <p>Subfamilia Leptanilloidinae Bolton, 1992</p> <p>Subfamilia Leptanillinae Emery, 1910</p> <p>Subfamilia Apomyrminae Dlussky & Fedoseeva, 1987</p> <p>Subfamilia Ponerinae Lepeletier, 1835</p> <p>Subfamilia Aneuretinae Emery, 1912</p> <p>Subfamilia Dolichoderinae Forel, 1878</p> <p>Subfamilia Formicinae Latreille, 1809</p> <p>Subfamilia Myrmeciinae Emery, 1877</p> <p>Subfamilia Pseudomyrmecinae M.R. Smith, 1952</p> <p>Subfamilia Myrmicinae Lepeletier, 1835</p> <p><i>Subfamilias conocidas sólo por fósiles:</i></p> <p>Subfamilia Armaniinae Dlussky, 1983</p> <p>Subfamilia Paleosminthurinae Pierce & Gibron, 1962</p> <p>Subfamilia Sphecomyrminae Wilson & Brown, 1967</p> <p>Subfamilia Formiciinae Lutz, 1986</p>

Cuadro 3.2 Listado de los géneros de hormigas de la región Neotropical (incluyendo México)

Hormigas de la región Neotropical Familia Formicidae Latreille, 1809	No. especies en el Neotrópico	Distribución	Referencias
Subfamilia Cerapachyinae Forel, 1893			
Tribu Acanthostichini Emery, 1901 <i>Acanthostichus</i> Mayr, 1887	20	Neotropical	MacKay 1996, 2003
Tribu Cerapachyini Forel, 1893 <i>Cerapachys</i> F. Smith, 1857 <i>Sphinctomyrmex</i> Mayr, 1866	4 1	Neotropical Brasil	Brown 1975 Brown 1975
Tribu Cyldromyrmecini Emery, 1901 <i>Cylindromyrmex</i> Mayr, 1870	10	Neotropical	Andrade 1998, 2001
Subfamilia Dolichoderinae Forel, 1878			
Tribu Dolichoderini Forel, 1878 <i>Anillidris</i> Santschi, 1936 <i>Azteca</i> Forel, 1878	1 70	Argentina y Brasil Neotropical	Shattuck 1992 Longino 1989, 1991, Shattuck 1992
<i>Bothriomyrmex</i> Emery, 1869	1	Costa Rica	Longino 2003c

Hormigas de la región Neotropical	No. especies en el Neotrópico	Distribución	Referencias
<i>Dolichoderus</i> Lund, 1831	54	Neotropical	MacKay 1993
<i>Dorymyrmex</i> Mayr, 1866	41	Neotropical	
<i>Forelius</i> Emery, 1888	17	Neotrópico excepto norte de Suramérica	Shattuck 1992, Cuezco 2000
<i>Linepithema</i> Mayr, 1866	14	Neotropical	Shattuck 1992
<i>Liometopum</i> Mayr, 1861	1	México	Shattuck 1992
<i>Tapinoma</i> Foerster, 1850	11	Neotropical	Shattuck 1992
<i>Technomyrmex</i> Mayr, 1872	1	Panamá	Shattuck 1992
Subfamilia Ecitoninae Forel, 1893			
Tribu Cheliomyrmecini Wheeler, 1921			
<i>Cheliomyrmex</i> Mayr, 1870	4	Neotropical	Borgmeier 1955, Watkins 1976, Palacio 1999
Tribu Ecitonini Forel, 1893			
<i>Eciton</i> Latreille, 1804	12	Neotropical	Borgmeier 1955, Watkins 1976, 1982, Palacio 1999
<i>Labidus</i> Jurine, 1807	8	Neotropical	Borgmeier 1955, Watkins 1976, Palacio 1999
<i>Neivamyrmex</i> Borgmeier, 1940	103	Neotropical	Borgmeier 1955, Watkins 1976, 1982, Palacio 1999
<i>Nomamyrmex</i> Borgmeier, 1936	2	Neotropical	Borgmeier 1955, Watkins 1976, Palacio 1999
Subfamilia Formicinae Latreille, 1809			
Tribu Brachymyrmecini Emery, 1925			
<i>Brachymyrmex</i> Mayr, 1868	35	Neotropical	Santschi 1923
Tribu Camponotini Forel, 1878			
<i>Camponotus</i> Mayr, 1861	350	Neotropical	Hashmi 1973, MacKay 1997, MacKay y MacKay 1997b, MacKay (en preparación), Fernández 2002
Tribu Formicini Latreille, 1809			
<i>Formica</i> Linnaeus, 1758	6	México	Buren 1968
<i>Polyergus</i> Latreille, 1804	1	México	J. Wheeler 1968
Tribu Gigantiopini Ashmead, 1905			
<i>Gigantiops</i> Roger, 1863	1	Neotropical	Kempf y Lenko 1968
Tribu Lasiini Ashmead, 1905			
<i>Acanthomyops</i> Mayr, 1862	1	México	Wing 1968
<i>Lasius</i> Fabricius, 1804	3	México	Wilson 1955
<i>Myrmecocystus</i> Wesmael, 1838	13	México	Snelling 1976, 1982, Rojas-Fernández 1996
<i>Paratrechina</i> Motschoulsky, 1863	24	Neotropical	Trager 1984
<i>Prenolepis</i> Mayr, 1861	2	México	

Hormigas de la región Neotropical	No. especies en el Neotrópico	Distribución	Referencias
Tribu Melophorini Forel, 1912 <i>Lasiophanes</i> Emery, 1895	5	Argentina y Chile	Kusnezov 1952, Snelling y Hunt 1976
Tribu Myrmelachistini Forel, 1912 <i>Myrmelachista</i> Roger, 1863	47	Neotropical	
Tribu Plagiolepidini Forel, 1886 <i>Acropyga</i> Roger, 1862 <i>Anoplolepis</i> Santschi, 1914 <i>Plagiolepis</i> Mayr, 1861	27 1 1	Neotropical Chile y México (introducida) Antillas y Bermudas (introducida)	Weber 1944, W.M. Wheeler 1935 Prins 1982 Kempf 1972
Subfamilia Leptanilloidinae Bolton, 1992			
Tribu Leptanilloidini Bolton, 1992 <i>Asphinctanilloides</i> Brandão <i>et al.</i> 1999 <i>Leptanilloides</i> Mann, 1923	3 5	Brasil Bolivia, Colombia, Costa Rica, Ecuador	Brandão <i>et al.</i> 1999 Brandão <i>et al.</i> 1999, Longino 2003b
Subfamilia Myrmicinae Lepeletier, 1835 Grupo Adelomyrmex <i>Adelomyrmex</i> Emery, 1897	17	Neotropical	Fernández y MacKay 2003; Fernández 2003b
Tribu Agroecomyrmecini Carpenter, 1930 <i>Tatuidris</i> Brown y Kempf, 1968	1	Colombia, El Salvador, México	Brown y Kempf 1967
Tribu Attini F. Smith, 1858 <i>Acromyrmex</i> Mayr, 1865 <i>Apterostigma</i> Mayr, 1865 <i>Atta</i> Fabricius, 1804 <i>Cyphomyrmex</i> Mayr, 1862 <i>Mycetagroicus</i> Brandão y Mahyé-Nunes, 2001 <i>Mycetarotes</i> Emery, 1913 <i>Mycetophylax</i> Emery, 1913 <i>Mycetosoritis</i> W.M. Wheeler, 1907 <i>Mycocepurus</i> Forel, 1893 <i>Myrmicocrypta</i> F. Smith, 1860 <i>Pseudoatta</i> Gallardo, 1916 <i>Sericomyrmex</i> Mayr, 1865 <i>Trachymyrmex</i> Forel, 1893	25 27 14 36 3 2 6 4 5 24 1 19 36	Neotropical Neotropical Neotropical Neotropical Brasil Neotropical Neotropical Neotropical Neotropical Neotropical Argentina Neotropical Neotropical	Goncalves 1961, Fowler 1988 Lattke 1997, 1999 Borgmeier 1959, MacKay y MacKay 1986 Kempf 1964, 1966a, 1968, Snelling y Longino 1992 Brandão y Mayhe-Nunes 2001 Kempf 1960a, Mahyé-Nunes 1995 Santschi 1922, Weber 1958, Kempf 1962b MacKay 1998 Kempf 1963, MacKay 1998 Gallardo 1916 W.M. Wheeler 1916 MacKay y MacKay 1997b y Brandão y Mayhé-Nunes, en preparación
Tribu Basicerotini Brown, 1949 <i>Basiceros</i> Schulz, 1906	6	Neotropical	Brown y Kempf 1960, Brown 1974

Hormigas de la región Neotropical	No. especies en el Neotrópico	Distribución	Referencias
<i>Eurhopalothrix</i> Brown y Kempf, 1961	10	Neotropical	Brown y Kempf 1960
<i>Octostruma</i> Forel, 1912	11	Neotropical	Brown y Kempf 1960, Palacio 1997
<i>Protalaridris</i> Brown, 1980	1	Colombia y Ecuador	Brown 1980
<i>Rhopalothrix</i> Mayr, 1870	8	Neotropical	Brown y Kempf 1960
<i>Talaridris</i> Weber, 1941	1	Neotropical	Brown y Kempf 1960
Tribu Blepharidattini G.C. Wheeler y J. Wheeler, 1991			
<i>Blepharidatta</i> W.M. Wheeler, 1915	6	Neotropical	Fernández y Delabie, en preparación.
<i>Wasmannia</i> Forel, 1893	10	Neotropical	
Tribu Cephalotini M.R. Smith, 1949			
<i>Cephalotes</i> Latreille, 1802	131	Neotropical	Andrade y Baroni Urbani 1999
<i>Procryptocerus</i> Emery, 1887	44	Neotropical	Kempf 1951, 1958; Longino y Snelling 2002
Tribu Crematogastrini Forel, 1893			
<i>Crematogaster</i> Lund, 1831	96	Neotropical	Longino 2003a
Tribu Dacetini Forel, 1892			
<i>Acanthognathus</i> Mayr, 1887	6	Neotropical	Bolton 2000
<i>Daceton</i> Perty, 1833	1	Neotropical	Bolton 2000
<i>Pyramica</i> Roger, 1862	100	Neotropical	Bolton 2000
<i>Strumigenys</i> F. Smith, 1860	82	Neotropical	Bolton 2000
Tribu Formicoxenini Forel, 1893			
<i>Cardiocondyla</i> Emery, 1869	4	Neotropical	MacKay 1995
<i>Leptothorax</i> Mayr, 1855	86	Neotropical	Kempf 1959, Baroni-Urbani 1978, MacKay 2001
Tribu Metaponini Forel, 1911			
<i>Xenomyrmex</i> Forel, 1885	2	Centroamérica y Colombia	Creighton 1957
Tribu Myrmeciniini Ashmead, 1905			
<i>Myrmecina</i> Curtis, 1829	1	México	Brown 1967
<i>Perissomyrmex</i> M.R. Smith, 1947	1	Centroamérica	Smith 1947, Longino y Hartley 1994
Tribu Myrmicini Lepeletier, 1835			
<i>Hylomyrma</i> Forel, 1912	13	Neotropical	Kempf 1973
<i>Myrmica</i> Latreille, 1804	1	México	Creighton 1950
<i>Pogonomyrmex</i> Mayr, 1868	35	Neotropical	Fernández y Palacio 1998, Taber 1998
Tribu Ochetomyrmecini Emery, 1914			
<i>Ochetomyrmex</i> Mayr, 1878	2	Neotropical	Kempf 1975; Fernández 2003a
<i>Tranopelta</i> Mayr, 1866	2	Neotropical	Wheeler 1922b; Fernández 2003a
Tribu Phalacromyrmecini G.C. Wheeler y J. Wheeler, 1985			
<i>Phalacromyrmex</i> Kempf, 1960	1	Brasil	Kempf 1960a

Hormigas de la región Neotropical	No. especies en el Neotrópico	Distribución	Referencias
Tribu Pheidolini Emery, 1877			
<i>Aphaenogaster</i> Mayr, 1853	8	Centroamérica y Colombia	
<i>Messor</i> Forel, 1890	1	México	Creighton 1950
<i>Pheidole</i> Westwood, 1839	470	Neotropical	Wilson 2003
Grupo <i>Lenomyrmex</i>			
<i>Lenomyrmex</i> Fernández y Palacio, 1999	7	Neotropical	Fernández y Palacio 1999, Fernández 2001
Tribu Pheidologetonini Emery, 1914			
<i>Carebara</i> Westwood, 1840	25	Neotropical	Wheeler 1922b, Fernández 2003c
Tribu Solenopsidini Forel, 1893			
<i>Allomerus</i> Mayr, 1878	3	Neotropical	
<i>Megalomyrmex</i> Forel, 1885	34	Neotropical	Brandão 1990, Fernández y Baena 1997, Brandão en prensa
<i>Monomorium</i> Mayr, 1855	23	Neotropical, Neártico	DuBois 1986
<i>Oxyepoecus</i> Santschi, 1926	11	Suramérica	Kempf 1974
<i>Solenopsis</i> Westwood, 1840	95	Neotropical	Creighton 1930, Snelling y Hunt 1976, Trager 1991, Taber 2000, Snelling 2001
Tribu Stegomyrmecini W.M. Wheeler, 1922			
<i>Stegomyrmex</i> Emery, 1912	3	Neotropical	Diniz 1990
Tribu Stenammini Ashmead, 1905			
<i>Bariamyрма</i> Lattke, 1990	1	Venezuela	Lattke 1990a
<i>Lachnomyrmex</i> W.M. Wheeler, 1910	3	Neotropical	Smith 1944, Fernández y Baena 1997
<i>Rogeria</i> Emery, 1894	21	Neotropical	Kugler 1994
<i>Stenamma</i> Westwood, 1839	5	Centroamérica	Smith 1962
Tribu Tetramoriini Emery, 1895			
<i>Tetramorium</i> Mayr, 1855	4	Neotropical	Bolton 1976, 1979
Subfamilia Ponerinae Lepeletier, 1835			
Tribu Amblyoponini Forel, 1893			
<i>Amblyopone</i> Erichson, 1842	14	Neotropical	Brown 1960, Lattke 1991; Lacau y Delabie 2002
<i>Paraprionopelta</i> Kuznezov, 1955	1	Argentina	Kuznezov 1955, Brown 1960
<i>Prionopelta</i> Mayr, 1866	5	Neotropical	Brown 1960
Tribu Ectatommini Emery, 1895			

Hormigas de la región Neotropical	No. especies en el Neotrópico	Distribución	Referencias
<i>Acanthoponera</i> Mayr, 1862	4	Neotropical	Brown 1958
<i>Ectatomma</i> F. Smith, 1858	14	Neotropical	Kugler y Brown 1982
<i>Gnamptogenys</i> Roger, 1863	80	Neotropical	Brown 1992, Lattke 1990b 1995, 2002; MacKay, en preparación
<i>Heteroponera</i> Mayr, 1887	12	Neotropical	Brown 1958, Kempf 1962a
Tribu Paraponerini Emery, 1901			
<i>Paraponera</i> F. Smith, 1858	1	Neotropical	Brown 1958
Tribu Platythyreini Emery, 1901			
<i>Platythyrea</i> Roger, 1863	8	Neotropical	Brown 1975, Kugler 1977
Tribu Ponerini Lepeletier, 1835			
<i>Anochetus</i> Mayr, 1861	23	Neotropical	Brown 1978, Lattke 1987
<i>Belonopelta</i> Mayr, 1870	2	Neotropical	Baroni Urbani 1975, Brandão 1989
<i>Centromyrmex</i> Mayr, 1866	3	Neotropical	Kempf 1967
<i>Cryptopone</i> Emery, 1893	1	Centroamérica	
<i>Dinoponera</i> Roger, 1861	6	Suramérica	Kempf 1971
<i>Hypoponera</i> Santschi, 1938	35	Neotropical	
<i>Leptogenys</i> Roger, 1861	70	Neotropical	Lattke, en preparación
<i>Odontomachus</i> Latreille, 1804	24	Neotropical	Brown 1976, 1978, Deyrup <i>et al.</i> 1985
<i>Pachycondyla</i> F. Smith, 1858	57	Neotropical	
<i>Simopelta</i> Mann, 1922	10	Neotropical	Gotwald y Brown 1966
Tribu Proceratiini Emery, 1895			
<i>Discothyrea</i> Roger, 1863	7	Neotropical	Borgmeier 1949, Brown 1958
<i>Proceratium</i> Roger, 1863	15	Neotropical	Brown 1958, 1979; Ward 1988; Baroni Urbani y Andrade 2003
Tribu Typhlomyrmecini Emery, 1911			
<i>Typhlomyrmex</i> Mayr, 1862	9	Neotropical	Brown 1965; Lacau, en preparación
Tribu Thaumatomyrmecini Emery, 1901			
<i>Thaumatomyrmex</i> Mayr, 1887	5	Neotropical	Kempf 1975, Longino 1988
Ponerinae incertae sedis			
<i>Probolomyrmex</i> Mayr, 1901	3	Neotropical	Taylor 1965, Brown 1975, O'Keefe y Agosti 1997
Subfamilia Pseudomyrmecinae			
M.R. Smith, 1952			
Tribu Pseudomyrmecini M.R. Smith, 1952			
<i>Myrcidris</i> Ward, 1990	2	Brasil, Guyana	Ward 1990
<i>Pseudomyrmex</i> Lund, 1831	150	Neotropical	Ward 1985, 1989, 1990, 1991, 1992, 1993, 1996, 1999 y 2002
TOTAL	3100		

Cuadro 3.3 Listado sinonímico de los géneros de hormigas de la región Neotropical.

Nota: Este listado incluye nombres de tribus, géneros y subgéneros que actualmente se consideran sinónimos menores (junior) para hormigas en la Región Neotropical. No se incluyen nombres por fuera de esta región. La lista busca ofrecer chequeos rápidos de nombres y no pretender ser exhaustiva. Mayores detalles se encuentran en Kempf (1972), Brandão (1991) y Bolton (1995).

Familia Formicidae

Subfamilia Cerapachyinae

Tribu Acanthostichini

Acanthostichus Mayr, 1887 = *Ctenopyga* Ashmead, 1906

Tribu Cerapachyini

Cerapachys F. Smith, 1857 = *Parasyscia* Emery, 1882,
= *Syscia* Roger, 1861

Tribu Cylindromyrmecini

Cylindromyrmex Mayr, 1870 = *Holcoponera* Cameron, 1891,
= *Hypocylindromyrmex* Wheeler, 1924,
= *Metacylindromyrmex* Wheeler, 1924

Subfamilia Dolichoderinae

Tribu Dolichoderini = Tapinomini Emery, 1912

Azteca Forel, 1878 = *Aztecum* Bertkau, 1879

Dolichoderus Lund, 1831 = *Hypoclinea* Mayr, 1855
= *Monacis* Roger, 1862

Dorymyrmex Mayr, 1866 = *Ammomyrma* Santschi, 1922
= *Araucomyrmex* Gallardo, 1919
= *Biconomyrma* Kusnezov, 1952
= *Conomyrma* Forel, 1913
= *Psammomyrma* Forel, 1912
= *Spinomyrma* Kusnezov, 1952

Forelius Emery, 1888 = *Amyrmex* Kusnezov, 1953
= *Neoforelius* Kusnezov, 1953

Subfamilia Ecitoninae

Tribu Ecitonini

Eciton Latreille, 1804 = *Ancylognathus* Lund, 1831
= *Camptognatha* Gray, 1832
= *Holopone* Santschi, 1925
= *Mayromyrmex* Ashmead, 1905

Labidus Jurine, 1807 = *Nycteresia* Roger, 1861
= *Pseudodichthadia* E. André, 1885

Neivamyrmex Borgmeier, 1940 = *Acamatus* Emery, 1894
= *Woitkowskia* Enzmann, 1952

Subfamilia Formicinae

Tribu Brachymyrmecini

Brachymyrmex Mayr, 1868 = *Bryscha* Santschi, 1923

Tribu Camponotini

Camponotus Mayr, 1861 = *Colobopsis* Mayr, 1861
= *Dendromyrmex* Emery, 1895
= *Hypercolobopsis* Emery, 1920
= *Manniela* Wheeler, 1921
= *Myrmaphaenus* Emery, 1920
= *Myrmentoma* Forel, 1912
= *Myrmepomis* Forel, 1912
= *Myrmeurynota* Forel, 1912
= *Myrmobrachys* Forel, 1912
= *Myrmocladoecus* Wheeler, 1921
= *Myrmodirhachis* Emery, 1925
= *Myrmomalis* Forel, 1914
= *Myrmoplatypus* Santschi, 1921
= *Myrmosphincta* Forel, 1912
= *Myrmostenus* Emery, 1920
= *Myrmothrix* Forel, 1912
= *Pseudocolobopsis* Emery, 1920
= *Tanaemyrmex* Ashmead, 1905

Tribu Lasiini = *Acanthomyopsini* Donisthorpe, 1943
= *Prenolepidini* Forel, 1912

Myrmecocystus Wesmael, 1838 = *Endiodioctes*, Snelling, 1976

Paratrechina Motschoulsky, 1863 = *Nylanderia* Emery, 1906

Tribu Myrmelachistini

Myrmelachista Roger, 1863 = *Decamera* Roger, 1863
(homónimo)
= *Hincksidris* Donisthorpe, 1944
= *Neaphomus* Menozzi, 1935

Tribu Plagiolepidini

Acropyga Roger, 1862 = *Rhizomyrma* Forel, 1893

Subfamilia Myrmicinae**Tribu Attini**

Atta Fabricius, 1804 = *Archeatta* Gonçalves 1942
 = *Epiatta* Borgmeier, 1950
 = *Myrmegis* Rafinesque, 1815
 (nomen nudum),
 = *Neoatta* Gonçalves 1950
 = *Oecodoma* Latreille, 1818
 = *Palaeatta* Borgmeier, 1950.

Cyphomyrmex Mayr, 1862 = *Cyphomannia* Weber, 1938

Mycetophylax Emery, 1913 = *Paramycetophylax* Kusnezov,
 1956

Mycocepurus Forel, 1893 = *Descolemyrma* Kusnezov, 1951
 = *Mycetopurus* Santschi, 1925

Myrmicocrypta F. Smith, 1860 = *Glyptomyrmex* Forel, 1885

Tribu Basicerotini

Basiceros Schulz, 1906 = *Aspididris* Weber, 1950
 = *Ceratobasis* F. Smith, 1860
 (homónimo)
 = *Creightonidris* Brown, 1949

Rhopalothrix Mayr, 1870 = *Acanthidris* Weber, 1941
 = *Heptastruma* Weber, 1934

Tribu Blepharidattini

Wasmannia Forel, 1893 = *Hercynia* J. Enzmann, 1947

Tribu Cephalotini = Cryptoceridae F. Smith, 1854

Cephalotes Latreille, 1802 = *Cryptocerus* Latreille, 1803
 = *Zacryptocerus* Wheeler, 1911
 = *Paracryptocerus* Emery, 1915
 = *Cyathocephalus* Emery, 1915
 = *Hypocryptocerus* Wheeler,
 1920
 = *Cyathomyrmex* Creighton,
 1933
 = *Harnedia* Smith, 1949
 = *Eucryptocerus* Kempf, 1951
 = *Exocryptocerus* Vierbergen
 y Scheven, 1995.

Tribu Crematogastrini

Crematogaster Lund, 1831 = *Acrocoelia* Mayr, 1853
 = *Cremastogaster* Mayr, 1867
 = *Tranopeltoides* Wheeler, 1922

Tribu Dacetini = Dacetonini

Daceton Perty, 1833 = *Dacetum* Agassiz, 1848

Pyramica Roger, 1862 = *Epitritus* Emery, 1869
 = *Trichoscapa* Emery, 1869
 = *Cephaloxys* F. Smith, 1865
 = *Glamyromyrma* Wheeler, 1915
 = *Codiomyrmex* Wheeler, 1916
 = *Tingimyrmex* Mann, 1926
 = *Codioxenus* Santschi, 1931
 = *Smithistruma* Brown, 1948
 = *Neostruma* Brown, 1948
 = *Dorisidris* Brown, 1948
 = *Chelystruma* Brown, 1950
 = *Borgmeierita* Brown, 1953
 = *Gymnomyrmex* Borgmeier, 1954

Strumigenys F. Smith, 1860 = *Quadristruma* Brown, 1949

Tribu Formicoxenini = Cardiocondyliini Emery, 1914
 = Leptothoracini Emery, 1914

Leptothorax Mayr, 1855 = *Antillaemyrmex* Mann, 1920
 = *Caulomyrma* Forel, 1914
 = *Croesomyrmex* Mann, 1920
 = *Goniothorax* Emery, 1896
 (homonym)
 = *Macromischa* Roger, 1863
 = *Myrafant* M.R. Smith, 1950
 = *Nesomyrmex* Wheeler, 1910

Tribu Metaponini

Xenomyrmex Forel, 1885 = *Myrmecinella* Wheeler, 1922

Tribu Myrmicini

Hylomyrma Forel, 1912 = *Lundella* Emery, 1915

Pogonomyrmex Mayr, 1868 = *Ephebomyrmex* Wheeler, 1902
 = *Forelomyrmex* Wheeler, 1913
 = *Janetia* Forel, 1899
 (homónimo)

Tribu Ochetomyrmecini

Ochetomyrmex Mayr, 1878 = *Brownidris* Kusnezov, 1957

<p>Tribu Pheidolini = Aphaenogastrini Enzmann, 1947</p> <p>Pheidole Westwood, 1839 = <i>Allophaidole</i> Forel, 1912 = <i>Bruchomyrma</i> Santschi, 1922 = <i>Cardiopheidole</i> Wheeler, 1914 = <i>Ceratopheidole</i> Pergande, 1896 = <i>Decapheidole</i> Forel, 1912 = <i>Elasmopheidole</i> Forel, 1913 = <i>Eriopheidole</i> Kusnezov, 1952 = <i>Gallardomyrma</i> Bruch, 1932 = <i>Hendecapheidole</i> Wheeler, 1922 = <i>Macropheidole</i> Emery, 1915 = <i>Oecophthora</i> Heer, 1852 = <i>Scrobopheidole</i> Emery, 1915 = <i>Trachypheidole</i> Emery, 1915</p>	<p>= <i>Oedaleocerus</i> Creighton, 1930 = <i>Paranamyrma</i> Kusnezov, 1954 = <i>Synsolenopsis</i> Forel, 1918</p>
<p>Tribu Pheidologetonini</p> <p>Carebara Westwood, 1841 = <i>Erebomyrma</i> Wheeler, 1903 = <i>Oligomyrmex</i> Mayr, 1867 = <i>Spelaeomyrmex</i> Wheeler, 1922 ((Fernández, 2003c).</p>	<p>Tribu Stenammini</p> <p>Rogeria Emery, 1894 = <i>Irogera</i> Emery, 1915</p> <p>Grupo Adelomyrmex</p> <p>Adelomyrmex Emery, 1897 = <i>Apsychoomyrmex</i> Wheeler, 1910</p>
<p>Tribu Solenopsidini</p> <p>Megalomyrmex Forel, 1885 = <i>Cepobroticus</i> Wheeler, 1925 = <i>Wheelerimyrmex</i> Mann, 1922</p> <p>Monomorium Mayr, 1855 = <i>Antichthonidris</i> Snelling, 1975 = <i>Mitara</i> Emery, 1913 = <i>Nothidris</i> Ettershank, 1966 (Fernández, en preparación)</p>	<p>Subfamilia Ponerinae</p> <p>Tribu Ectatommini</p> <p>Gnamptogenys Roger, 1863 = <i>Alfaria</i> Emery, 1896 = <i>Barbourella</i> Wheeler, 1930 = <i>Commateta</i> Santschi, 1929 = <i>Emeryella</i> Forel, 1901 = <i>Holcoponera</i> Mayr, 1887 = <i>Opisthoscyphus</i> Mann, 1922 = <i>Parectatomma</i> Emery, 1911 = <i>Poneracantha</i> Emery, 1897 = <i>Rhopalopone</i> Emery, 1897 = <i>Spaniopone</i> Wheeler y Mann, 1914 = <i>Tammoteca</i> Santschi, 1929</p>
<p>Oxyepoecus Santschi, 1926 = <i>Forelifidis</i> M.R. Smith, 1954 = <i>Martia</i> Forel, 1907 (homónimo)</p> <p>Solenopsis Westwood, 1840 = <i>Bisolenopsis</i> Kusnezov, 1953 = <i>Carebarella</i> Emery, 1906 (MacKay, en preparación) = <i>Carebarelloides</i> Borgmeier, 1937 = <i>Diagyne</i> Santschi, 1923 = <i>Diplorhoptrum</i> Mayr, 1855 = <i>Euophthalma</i> Creighton, 1930 = <i>Granisolenopsis</i> Kusnezov, 1957 = <i>Labauchena</i> Santschi, 1930 = <i>Lilidris</i> Kusnezov, 1957 = <i>Octella</i> Forel, 1915</p>	<p>Heteroponera Mayr, 1887 = <i>Anacanthoponera</i> Wheeler, 1923 = <i>Paranomopone</i> Wheeler, 1915</p>
	<p>Tribu Ponerini = Centromyrmicini Emery, 1911 = Euponerinae Emery, 1909 = Leptogenyini Forel, 1893 = Odontomachidae Mayr, 1862 = Pachycondylinae Ashmead, 1905</p> <p>Anochetus Mayr, 1861 = <i>Stenomyrmex</i> Mayr, 1862</p> <p>Belonopelta Mayr, 1870 = <i>Leiopelta</i> Baroni Urbani, 1975</p> <p>Leptogenys Roger, 1861 = <i>Lobopelta</i> Mayr, 1862</p> <p>Pachycondyla F. Smith, 1858 = <i>Mesoponera</i> Emery, 1900 = <i>Neoponera</i> Emery, 1901 = <i>Termitopone</i> Wheeler, 1936 = <i>Trachymesopus</i> Emery, 1911 = <i>Wadeura</i> Weber, 1939</p>

<p>Subfamilia Pseudomyrmecinae = Leptaleinae M.R. Smith, 1951 = Pseudomyrmidae Forel, 1855</p> <p>Tribu Pseudomyrmecini</p> <p><i>Pseudomyrmex</i> Lund, 1831 = <i>Apedunculata</i> Enzmann, 1944 = <i>Clavanoda</i> Enzmann, 1944</p>	<p>= <i>Latinoda</i> Enzmann, 1944 = <i>Leptalaea</i> Spinola, 1851 <i>Leptalea</i> Erichson, 1839 = <i>Myrmex</i> Guérin, 1845 (homónimo) = <i>Ornatinoda</i> Enzmann, 1944 = <i>Pseudomyrma</i> Guérin, 1845 = <i>Triangulinoda</i> Enzmann, 1944</p>
---	--

Subespecies y subgéneros en hormigas

Normalmente un ser vivo posee un nombre en latín compuesto del género y la especie. A esto se le llama nombre binominal, como *Atta laevigata* o *Camponotus sericeiventris*. En varios casos se han propuesto las categorías de subgénero y subespecie. Debido a que las categorías por encima de especie son arbitrarias, es difícil tener reglas claras sobre los límites entre los subgéneros o géneros. Por otro lado, y a pesar de la larga lista de definiciones, tampoco hay acuerdos sobre el concepto de especie y su aplicación (de Haro 1999).

En la sistemática de animales ha sido común el uso de nombres en latín para categorías por debajo de especie. La más común ha sido la de *subespecie* (Mayr 1963, 1969), que básicamente corresponde a una subdivisión de la especie que pueda reconocerse por algún atributo y además puede presentar alopatría con las demás subespecies de la especie. Ya desde los 50's Wilson y Brown (1953) advierten sobre los problemas en la definición y aplicación de este concepto, sugiriendo su eliminación de los tratamientos taxonómicos.

La literatura de hormigas ha estado fuertemente cargada de una pesada cruz o ancla: la descripción desorbitada de subespecies, variedades y razas por parte de los mirmecólogos de fines de Siglo 19 y comienzos de Siglo 20. Aunque debemos mucho a personas como Forel, Emery o Santschi en el fortalecimiento de la sistemática de hormigas, también es cierto que estas personas (y otras más) crearon una larga lista de nombres asociados a especies (subespecies, razas, variedades). En algunos casos se describían hasta cinco nombres para un nuevo taxón (nomenclatura pentanomial). Veamos algunos ejemplos:

Allomerus octoarticulatus septemarticulatus Mayr, 1877

Anochetus mayri neglectus australis Emery, 1905

Si se incluye el subgénero un nombre propuesto aún puede ser más largo:

Camponotus (Myrmobrachys) senex textor ruficlypeus Emery, 1920

El trabajo estándar de Creighton (1950), y la “nueva sistemática” (Mayr 1963) condujeron a una serie de cambios en la aplicación de los nombres por debajo de especie. La aplicación de la filosofía y metodología filogenética o cladística (Kitching *et al.* 1998) ha reforzado el abandono de la aceptación de nombres por debajo de especie. En la taxonomía moderna de hormigas ya no se usa la subespecie o se usa muy raramente (p.e. Kempf y Borgmeier); todas las revisiones actuales han renunciado a esta categoría. Esto significa que todas las subespecies, variedades y razas de los primeros mirmecólogos pasan a sinonimia o algunas de ellas se convierten en “buenas especies”.

Algo parecido ocurre con la categoría de subgénero. Aunque se ha defendido como necesaria para géneros grandes y complejos donde es necesario hacer divisiones manejables, también se ha argumentado que esta categoría entra en “competencia nomenclatural” con el género. En otras palabras, para crear subgéneros deben seguirse las reglas que exige la Comisión de Nomenclatura Zoológica para el género, como designar especie tipo. Se ha propuesto usar las “especies grupo” y/o “complejos de especies” para manejar informalmente estas divisiones en géneros con muchas especies o con divisiones claras. La ventaja de las especies grupo, además de evitar las normas nomenclaturales, está en la flexibilidad que ofrece a los especialistas para cambios o modificaciones en la composición de grupos bajo su estudio. En la taxonomía de hormigas se ha seguido el mismo camino que con las subespecies: su eliminación. En su catálogo de 1995 Bolton coloca en sinonimia los subgéneros de hormigas como *Crematogaster*, *Camponotus* o *Pheidole*. Aunque en algunos géneros tan grandes como *Camponotus* es necesario un estudio filogenético de larga escala para proponer grupos monofiléticos (especies grupo), en géneros pequeños ha quedado eliminado el uso de subgéneros.

Literatura citada

- Andrade, M. L. De. 1998. Fossil and extant species of *Cylindromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Revue suisse de Zoologie* 105(3):581-664.
- Andrade, M. L. De. 2001. A remarkable Dominican amber species of *Cylindromyrmex* with Brazilian affinities and additions to the generic revision (Hymenoptera: Formicidae). *Beiträge zur Entomologie* 51(1):51-63.
- Andrade, M. L. De y C. Baroni Urbani. 1999. Diversity and Adaptation in the Ant Genus *Cephalotes*, Past and Present *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)* 271:1-889.
- Baroni Urbani, C. 1975. Contributo alla conoscenza dei generi *Belonopelta* Mayr e *Leiopelta* gen. n. (Hymenoptera: Formicidae). *Mitteilungen der schweizerischen entomologisches Gesellschaft* 48:295-310.
- Baroni Urbani, C. 1978. Materiali per una revisione dei *Leptothorax* neotropicali appartenenti al sottogenere *Macromischa* Roger, n. comb. (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologica Basiliensia* 3:395-618.
- Baroni Urbani, C. y M.L. de Andrade. 2003. The ant genus *Proceratium* in the extant and fossil record. *Mus. reg. Sci. nat. Torino Monografie* 36:1-492.
- Bernard, F. 1951. Super-famille des Formicoidea, pp. 997-1104 in: P.P. Grassé, ed., *Traité de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie* 10. Fascicle 2, Insectes supérieurs et hémipteroïdes, Paris.
- Bolton, B. 1976. The ant tribe Tetramoriini. Constituent genera, review of the smaller genera and revision of *Triglyphothrix* Forel. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology* 34:281-379.
- Bolton, B. 1979. The ant tribe Tetramoriini. The genus *Tetramorium* Mayr in the Malagasy region and in the New World. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology* 38:129-181.
- Bolton, B. 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Harvard University Press.
- Bolton, B. 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press.
- Bolton, B. 2000. The ant tribe Dacetini. *Memoirs of the American Entomological Institute* 65(parts I+II):1-1065.
- Borgmeier, T. 1949. Formigas novas ou pouco conhecidas de Costa Rica. *Revista Brasileira de Biologia* 9:201-210.
- Borgmeier, T. 1955. Die Wanderameisen der Neotropischen Region. *Studia Entomologica* 3:1-720.
- Borgmeier, T. 1959. Revision der Gattung *Atta* Fabricius. *Studia Entomologica* (N.S.) 2:321-390.
- Brandão, C.R.F. 1989. *Belonopelta minima*, a new species from eastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 33:135-138.
- Brandão, C. R. F. 1990. Systematic revision of the Neotropical ant genus *Megalomyrmex* Forel (Hymenoptera: Formicidae) with the description of thirteen new species. *Arquivos de Zoologia* 31:411-481.
- Brandão, C.R.F. 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da Regiao Neotropical. *Revista Brasileira de Entomologia* 35:319-412.
- Brandão, C. R. F., J. L. M. Diniz, D. Agosti y J. H. Delabie. 1999. Revision of the Neotropical ant subfamily Leptanilloidinae. *Systematic Entomology* 24:17-36.
- Brandão, C. R. F. y A. Mayhé-Nunes. 2001. A new fungus growing ants genus *Mycetagroicus* gen.n. with the description of three new species and comments on the monophyly of Attini (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 38(3B):639-665.
- Brothers, 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28(1-2):233-249.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2(1):227-304.
- Brown, W. L. Jr. 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. *Insectes Sociaux* 1:21-37.
- Brown, W. L. Jr. 1955. A revision of the Australian ant genus *Notoncus* Emery, with notes on the other genera of Melophorini. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 13(6):471-494.
- Brown, W. L., Jr. 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 118(5):175-362.
- Brown, W. L., Jr. 1960. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 122:143-230.
- Brown, W. L., Jr. 1965. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. IV. Tribe Typhlomyrmecini (Hymenoptera). *Psyche* 72:65-78.
- Brown, W.L. 1967. Studies on North American ants. 2. *Myrmecina*. *Entomological News* 78:233-240.
- Brown, W. L., Jr. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas, pp 165-185 in: E. J. Meggers, A. S Ayensu y W. D. Duckworth, eds., *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Brown, W. L., Jr. 1974. A supplement to the revision of the ant genus *Basiceros* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the New York Entomological Society* 82:131-140.
- Brown, W. L., Jr. 1975. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, Tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. *Search. Agriculture (Ithaca, New York)* 5(1):1-115.

- Brown, W. L., Jr. 1976. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part IV. Ponerinae, Tribe Ponerini, Subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, Subtribal characters. Genus *Odontomachus*. *Studia Entomologica* 19:67-171.
- Brown, W. L., Jr. 1978. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part IV. Ponerinae, Tribe Ponerini, Subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction. Genus *Anochetus*. *Studia Entomologica* 20:549-652.
- Brown, W. L., Jr. 1979. A remarkable new species of *Proceratium* with dietary and other notes on the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 86:337-346.
- Brown, W. L., Jr. 1980. *Protalaridris* genus nov. *Pilot Register of Zoology* Card No. 37.
- Brown, W. L., Jr. 1992. Two new species of *Gnamptogenys*, and an account of millipede predation by one of them. *Psyche* 99:275-289.
- Brown, W. L. y W. W. Kempf. 1960. A world revision of the ant tribe Basicerotini. *Studia Entomologica* 3:161-250.
- Brown, W. L. y W. W. Kempf. 1967. *Tatuidris*, a remarkable new genus of Formicidae. *Psyche* 74:183-190.
- Buren, W.F. 1968. Some fundamental taxonomic problems in *Formica*. *Journal of the Georgia Entomological Society* 3:25-40.
- Clark, J. 1951. *The Formicidae of Australia I. Subfamily Myrmeciinae*. 230 pp. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Creighton, W. S. 1930. The New World species of the genus *Solenopsis* Part I. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 66:39-151.
- Creighton, W. S. 1950. The ants of North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 104:1-585.
- Creighton, W. S. 1957. A study of the genus *Xenomyrmex*. *American Museum Novitates* 1843:1-14.
- Cuezzo, F. 2000. Revisión del género *Forelius* (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). *Sociobiology* 35(2A):197-277.
- De Haro, J. J. 1999. ¿Qué es una especie?, pp.105-112 in: A. Melic, J. J. De Haro, M. Méndez y I. Ribera, eds., *Evolución y Filogenia en Arthropoda*. *Boletín de la SEA* 26:806.
- Deyrup, M., J. Trager y N. Carlin. 1985. The genus *Odontomachus* in the southeastern United States. *Entomological News* 96:188-195.
- Diniz, J. L. M. 1990. Revisão sistemática da tribo Stegomyrmecini, com a descrição de uma nova espécie (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 34:277-295.
- Du Bois, M. 1986. A revision of the native New World species of the ant genus *Monomorium* (*minimum* group) (Hymenoptera: Formicidae). *University of Kansas Science Bulletin* 53:65-119.
- Fernández, F. 2001. Hormigas de Colombia. IX: Nueva especie de *Lenomyrmex* (Formicidae: Myrmicinae). *Revista Colombiana de Entomología* 27(3-4):201-204.
- Fernández, F. 2002. Revisión de las hormigas *Camponotus* del subgénero *Dendromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Papeis Avulsos de Zoologia (São Paulo)* 42(4):47-101.
- Fernández, F. 2003a. Myrmicine ants of the genera *Ochetomyrmex* and *Tranopelta* (Hymenoptera: Formicidae) *Sociobiology* 41(3):633-661.
- Fernández, F. 2003b. Revision of the myrmicine ants of the *Adelomyrmex* genus-group (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* (en prensa).
- Fernández, F. 2003c. Revision of the myrmicine ants of the ant genus *Carebara* Westwood (Hymenoptera: Formicidae) in the Western Hemisphere. *Caldasia* (en vías de publicación).
- Fernández, F. y M. L. Baena. 1997. Hormigas de Colombia VII. Nuevas especies de los géneros *Lachnomyrmex* Wheeler y *Megalomyrmex* Forel (Hymenoptera: Formicidae). *Caldasia* 19(1-2):109-114.
- Fernández, F. y W. P. MacKay. 2003. The myrmicine ants of the *Adelomyrmex laevigatus* species complex (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 41(2):593-604.
- Fernández, F. y E. E. Palacio. 1998. Clave para las *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) del Norte de Suramérica, con la descripción de una nueva especie. *Revista de Biología Tropical* 45(4):1649-1661.
- Fernández, F. y E. E. Palacio. 1999. *Lenomyrmex*, an enigmatic new ant genus from the Neotropical Region (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Systematic Entomology* 24:7-16.
- Fowler, 1988. Taxa of the Neotropical grass-cutting ants, *Acromyrmex* (*Moellerius*) (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Científica* 16(2):281-296.
- Gallardo, A. 1916. Notes systématiques et éthologiques sur les fourmis Attines de la République Argentine. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 28:317-344.
- Gonçalves, C. R. 1961. O genero *Acromyrmex* no Brasil. *Studia Entomologica* 4:113-180.
- Gotwald, W. y W. L. Brown Jr. 1966. The ant genus *Simopelta* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 73:261-277.
- Grimaldi, D., D. Agosti y J. M. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3208:1-43.
- Hashmi, A. A. 1973. A revision of the Neotropical ant subgenus *Myrmothrix* of genus *Camponotus*. *Studia Entomologica* 16:1-140.
- Kempf, W. W. 1951. A taxonomic study on the ant tribe Cephalotini. *Rev. Entomol.* 22:1-244.
- Kempf, W. W. 1958. New studies of the ant tribe Cephalotini. *Studia Entomologica* 1:1-168.
- Kempf, W. W. 1959. A synopsis of the New World species belonging to the *Nesomyrmex*-group of the ant genus *Leptothorax* Mayr. *Studia Entomologica* 2:391-432.
- Kempf, W. W. 1960a. *Phalacromyrmex*, a new ant genus from southern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 20:89-92.
- Kempf, W. W. 1960b. A review of the ant genus *Mycetarotes* Emery. *Revista Brasileira de Biologia* 20:277-283.

- Kempf, W. W. 1962a. Retoques à classificação das formigas neotropicais do gênero *Heteroponera* Mayr (Hym., Formicidae). *Papeis Avulsos de Zoologia (São Paulo)* 15:29-47.
- Kempf, W.W. 1962b. Miscellaneous studies on Neotropical ants. 2. *Studia Entomologica* (N.S.) 5:1-38.
- Kempf, W. W. 1963. A review of the ant genus *Mycocepurus* Forel. *Studia Entomologica* 6:417-432.
- Kempf, W. W. 1964b. A revision of the Neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part I: Group of *strigatus* Mayr. *Studia Entomologica* 7:1-44.
- Kempf, W. W. 1966a. A revision of the Neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part II: Group of *rimosus* (Spinola). *Studia Entomologica* 8:161-200.
- Kempf, W. W. 1966b. A synopsis of the Neotropical ants of the genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* 9:401-410.
- Kempf, W.W. 1967. A synopsis of the Neotropical ants of the genus *Centromyrmex* Mayr. *Studia Entomologica* (N.S.) 9:401-410.
- Kempf, W.W. 1968. A new species of *Cyphomyrmex* from Colombia, with further remarks on the genus. *Revista Brasileira de Biologia* 28:35-41.
- Kempf, W. W. 1971. A preliminary review of the ponerine ant genus *Dinoponera* Roger (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica* 14:369-394.
- Kempf, W. W. 1972. Catalogo abreviado das formigas neotropicais. *Studia Entomologica* 15:1-364.
- Kempf, W. W. 1973. A revision of the Neotropical Myrmicine ant genus *Hylomyrma* Forel. *Studia Entomologica* 16:225-260.
- Kempf, W. W. 1974. A review of the Neotropical ant genus *Oxyepoecus* Santschi (Hym., Formicidae). *Studia Entomologica* 17:471-512.
- Kempf, W. W. 1975. A revision of the Neotropical ponerine ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* 18:95-126.
- Kitching, I.J., P.L. Forey, C.J. Humphries y D.M. Williams. 1998. *Cladistics: The theory and practice of parsimony analysis*. Second Edition. The Systematics Association Publication No. 11, Oxford University Press. 1999?
- Kugler, C. 1977. A new species of *Platythyrea* (Hymenoptera, Formicidae) from Costa Rica. *Psyche* 83:216-221.
- Kugler, C. 1994. A revision of the ant genus *Rogeria* with descriptions of the sting apparatus (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 3:17-89.
- Kugler, C. y W. L. Brown, Jr. 1982. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search. Agriculture (Ithaca, New York)* 24:1-8.
- Kusnezov, N. 1952. *Lasiophanes* Emery en la Patagonia. *Acta Zoologica Lilloana* 12:89-100.
- Kusnezov, N. 1955. Zwei neue Ameisengattungen aus Tucuman (Argentinien). *Zoologischer Anzeiger* 154 :268-277.
- Lacau, S. et J. C. H. Delabie. 2002. Description de trois nouvelles espèces d'*Amblyopone* avec quelques notes biogéographiques sur le genre au Brésil (Formicidae, Ponerinae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 107(1):33-41.
- Lattke, J.E. 1987. Two new species of Neotropical *Anochetus* Mayr. *Insectes Sociaux* 33:352-358.
- Lattke, J. E. 1990a. A new genus of myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae) from Venezuela. *Entomologica Scandinavica* 21:173-178.
- Lattke, J. E. 1990b. Revisión del género *Gnamptogenys* Mayr para Venezuela. *Acta Terramaris* 2:1-47.
- Lattke, J. E. 1991. Studies of neotropical *Amblyopone* Erichson (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science* 428:1-7.
- Lattke, J. E. 1995. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 4:137-193.
- Lattke, J. E. 1997. Revisión del género *Apterostigma* (Hymenoptera: Formicidae). *Arquivos de Zoologia* 34(5):121-221.
- Lattke, J. E. 1999. A new species of fungus-growing ant and its implications for attine phylogeny (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 24:1-6.
- Lattke, J. E. 2002. Nuevas especies de *Gnamptogenys* Roger, 1863 de América (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Entomotropica* 17(2):135-144.
- Latreille, P. A. 1809. *Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus, exemplisque plurimis explicata* 4:1-399.
- Linneo, C. 1758. *Systema Naturae per regna tria nature, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* Editio 10:1-823.
- Longino, J. T. 1988. Notes on the taxonomy of the Neotropical ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae), pp.35-42 in: J. M. Trager, ed., *Advances in Myrmecology*. 551 pp. E. J. Brill, Nueva York.
- Longino, J. T. 1989. Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting ants in the *Azteca alfari* species group (Hymenoptera: Formicidae): Evidence for two broadly sympatric species. *Contributions in Science* 412:1-16.
- Longino, J.T. 1991. Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting *Azteca* ants. *Journal of Natural History* 25:1571-1602.
- Longino, J.T. 2003a. The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa* 151:1-150.
- Longino, J.T. 2003b. A new Costa Rican species of *Leptanilloides* (Hymenoptera: Formicidae: doryline section: Leptanilloidinae) *Zootaxa* 264:1-6.
- Longino, J.T. 2003c. Ants of Costa Rica <http://www.evergreen.edu/ants/genera/bothriomyrmex/>
- Longino, J. T. y D. A. Hartley. 1994. *Perissomyrmex snyderi* (Hymenoptera: Formicidae) is native to Central America and exhibits worker polymorphism. *Psyche* 101(3-4):195-202.

- Longino, J.T. y R.R. Snelling. 2002. A taxonomic revision of the *Procryptocerus* (Hymenoptera: Formicidae) in Central America. *Contributions in Science* 495:1-30.
- Mackay, W. P. 1993. A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 22(1):1-148.
- MacKay, W. P. 1995. New distributional records for the ants genus *Cardiocondyla* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). *Pan-Pacific Entomologist* 71(3):169-172.
- Mackay, W. P. 1996. A revision of the ant genus *Acanthostichus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 27:129-179.
- MacKay, W. P. 1997. A revision of the Neotropical ants of the genus *Camponotus*, subgenus *Myrmostenus* (Hymenoptera: Formicidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 99(1):194-203.
- MacKay, W. P. 1998. Dos especies nuevas de hormigas de la tribu Attini de Costa Rica y México: *Mycetosoritis vinsoni* y *Mycocepurus curvispinosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de Biología Tropical* 46(2):421-426.
- MacKay, W. P. 2001. A Review of the New World ants of the subgenus *Myrafant*, genus *Leptothorax* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35(2).
- Mackay, W. P. 2003. A new species of the ant genus *Acanthostichus* (Hymenoptera: Formicidae) from Paraguay, and a description of the gyne of *A. brevicornis*. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* (En prensa).
- MacKay, W. P. y E. MacKay. 1986. Las hormigas de Colombia: Arrieras del género *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Colombiana de Entomología* 12(1):23-30.
- MacKay, W. P. y E. MacKay. 1997a. Una nueva especie de hormiga del género *Trachymyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) del estado de Chihuahua, México. *Sociobiology* 30(1):43-49.
- MacKay, W. P. y E. MacKay. 1997b. A revision of the Neotropical ants of the *montivagus* species complex, genus *Camponotus*, subgenus *Myrmentoma* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 30(3):319-33.
- Mayhé-Nunes, A. 1995. Sinopse do genero *Mycetarotes* (Hym., Formicidae), com a descrição de duas especies novas. *Boletín de Entomología Venezolana* 10(2):197-202.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press.
- Mayr, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York.
- O'Keefe, S. y D. Agosti. 1997. A new species of *Probolomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Guanacaste, Costa Rica. *Journal of the New York Entomological Society* 105:190-192.
- Palacio, E. E. 1997. Hormigas de Colombia VI. Dos nuevas especies de *Octostruma* (Hymenoptera: Formicidae: Basicerotini). *Caldasia* 19(3):409-418.
- Palacio, E. E. 1999. Hormigas legionarias (Hymenoptera: Formicidae: Ecitoninae) de Colombia, pp.117-189 en: G. Amat, G. Andrade y F. Fernández, eds., *Insectos de Colombia Vol. II*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales y Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.
- Prins, A.J. 1982. Review of *Anoplolepis* with reference to male genitalia, and notes on *Acropyga*. *Annals of the South African Museum* 89:215-247.
- Rojas-Fernández, P. 1996. Formicidae (Hymenoptera), pp. 483-500 en: J. Llorente, A. García y E. Gonzalez, eds., *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de México: Hacia una síntesis de su conocimiento* UNAM, México.
- Santschi, F. 1922. Myrmicines, dolichodérines et autres formicides néotropiques. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 54 :345-378.
- Santschi, F. 1923. Revue des fourmis du genre "*Brachymyrmex*" Mayr. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 31:650-678.
- Santschi, F. 1925. Revision du genre *Acromyrmex* Mayr. *Revue Suisse de Zoologie* 31:355-398.
- Shattuck, S. O. 1992. Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 21 (1):1-181.
- Smith, M. R. 1944. The genus *Lachnomyrmex*, with the description of a second species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 46:225-228.
- Smith, M. R. 1947. A new genus and species of ant from Guatemala. *Journal of the New York Entomological Society* 55:281-284.
- Smith, M. R. 1962. A remarkable new *Stenamamma* from Costa Rica, with pertinent facts on other Mexican and Central American species. *Journal of the New York Entomological Society* 70:33-38.
- Snelling, R.R. 1976. A revision of the honey ants, genus *Myrmecocystus*. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin* 24:1-163.
- Snelling, R. R. 1981. Systematics of Social Hymenoptera, pp.369-453 in: H. R. Hermann, (ed.) *Social Insects Vol. 2*. Academic Press, New York.
- Snelling, R.R. 1982. A revision of the honey ants, genus *Myrmecocystus*, first supplement. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 81:69-86.
- Snelling, R.R. 2001. Two new species of thief ants (*Solenopsis*), from Puerto Rico (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 37(3B):511-525.
- Snelling, R. R. y J. H. Hunt. 1976. The ants of Chile (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Chilena de Entomología* 9:63-129.
- Snelling, R.R. y J. T. Longino. 1992. Revisionary notes on the fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex*, *rimosus*-group, pp.479-494 in: D. Quintero y A. Aiello, eds., *Insects of Panama and Mesoamerica: selected studies*. Oxford University Press.
- Stephens, J. F. 1829. *A systematic catalogue of British Insects Part 1*. 416 pp. London.

- Taylor, R. W. 1965. A monographic revision of the rare tropicopolitan ant genus *Probolomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 117:345-365.
- Taber, S. W. 1998. *The World of the Harvester Ants*. Texas A&M University Press.
- Taber, S. W. 2000. *Fire Ants* Texas A&M University Press.
- Trager, J. P. 1984. A revision of the genus *Paratrechina* (Hymenoptera: Formicidae) of the Continental United States. *Sociobiology* 9(2):51-162.
- Trager, J. C. 1991. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group. *Journal of the New York Entomological Society* 99:141-198.
- Ward, P. S. 1985. The Nearctic species of the genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Quaestiones Entomologicae* 21:209-246.
- Ward, P. S. 1988. Mesic elements in the western Nearctic ant fauna: taxonomic and biological notes on *Amblyopone*, *Proceratium*, and *Smithistruma* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 61:102-124.
- Ward, P. S. 1989. Systematic studies on pseudomyrmecine ants: revision of the *Pseudomyrmex oculatus* and *P. subtilissimus* species groups, with taxonomic comments on other species. *Quaestiones Entomologicae* 25:393-468.
- Ward, P. S. 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. *Systematic Entomology* 15:449-489.
- Ward, P. S. 1991. Phylogenetic analysis of pseudomyrmecine ants associated with domatia-bearing plants, pp. 335-352 en C.R. Huxley y D.F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford: Oxford University Press.
- Ward, P. S. 1992. Ants of the genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Dominican amber, with a synopsis of the extant Antillean species. *Psyche* 99:55-85.
- Ward, P. S. 1993. Systematic studies on *Pseudomyrmex* acacia-ants (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae). *Journal of Hymenoptera Research* 2:117-168.
- Ward, P. S. 1996. A new workerless social parasite in the ant genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae), with a discussion of the origin of social parasitism in ants. *Systematic Entomology* 21:253-263.
- Ward, P. S. 1999. Systematics, biogeography and host plant associations of the *Pseudomyrmex viduus* group (Hymenoptera: Formicidae), *Triplaris*- and *Tachigali*-inhabiting ants. *Zoological Journal of the Linnean Society* 126:451-540.
- Ward, P.S. 2002. Ants of the subfamily Pseudomyrmecinae. <http://entomology.ucdavis.edu/faculty/ward/pseudo.html>
- Ward, P. S., B. Bolton, S. O. Shattuck y W. L. Brown Jr. 1996. *A bibliography of ant systematics*. University of California Press Entomology 116:1-417.
- Watkins, J. F. 1976. *The identification and distribution of New World army ants*. 102 pp. Waco, Texas.
- Watkins, J. F. 1982. The army ants of Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society* 55:197-247.
- Weber, N. A. 1944. The Neotropical coccid-tending ants of the genus *Acropyga* Roger. *Annals of the Entomological Society of America* 37:89-122.
- Weber, N.A.1958. Some attine synonyms and types. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 60:259-264.
- Wheeler, G.C. 1916. Ants collected in British Guiana by the expedition of the American Museum of Natural History during 1911. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 35:1-14.
- Wheeler, G. C. y J. Wheeler. 1985. A simplified conspectus of the Formicidae. *Transactions of the American Entomological Society* 111:255-264.
- Wheeler, J. 1968. Male genitalia and the taxonomy of *Polyergus*. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 70:156-164.
- Wheeler, W. M. 1910. *Ants, their structure, development and behavior*. 663 pp. Columbia University Press, New York.
- Wheeler, W. M. 1922a. The ants of the Belgian Congo. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 45:1-1139.
- Wheeler, G. C. 1922b. Neotropical ants of the genera *Carebara*, *Tranopelta* and *Tranopeltoides* new genus. *American Museum Novitates* 48:1-14.
- Wheeler, W. M. 1935. Ants of the genus *Acropyga* Roger, with description of a new species. *Journal of the New York Entomological Society* 63:321-329.
- Wilson, E. O. 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 113:1-201.
- Wilson, E. O. 2003. *The genus Pheidole in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus*. Harvard University Press (+ CD).
- Wilson, E. O. y W. L. Brown Jr. 1953. The subspecies concept and its taxonomic application. *Systematic Zoology* 2:97-111.
- Wing, W.M. 1968. Taxonomic revision of the Nearctic genus *Acanthomyops*. *Cornell University Agricultural Experiment Station Memoir* 405:1-173.

Capítulo 4

Biogeografía de las hormigas neotropicales

J.E. Lattke

La distribución de las hormigas en América Tropical no es uniforme, ni en cuanto a las especies ni en cuanto a los géneros. Aquí se intenta identificar algunos de estos patrones de la distribución de las hormigas americanas, en éste caso desde México hasta Argentina. Cómo aún estamos en pañales respecto a mucha de la información base necesaria para generar y explicar escenarios biogeográficos detallados y confiables, necesariamente este capítulo tratará el tema de manera muy amplia y sólo en algunos casos se aventurará en detalles o especulaciones causativas. Pero a pesar de la escasa información disponible, tampoco quiero pecar por pesimista porque es mucho lo que se ha progresado en la mirmecología americana desde el último intento de describir y explicar la distribución de formícidos en el continente suramericano por Kusnezov (1963).

Como bien lo describió Brown (2000) hemos entrado en la era de las revisiones taxonómicas, donde el trabajo se concentra en repasar todas las especies de un género, lo cual representa un avance considerable sobre las descripciones aleatorias y aisladas de nuevas especies. La adopción de métodos cladísticos ha permitido una mejor visualización de la evolución de la diversidad y paulatinamente se va aclarando la situación de muchos taxones, estableciendo monofilias y relaciones de parentesco como dramáticamente ha sido ejemplarizado en la Tribu Dacetini por los trabajos de Baroni Urbani y De Andrade (1994), y Bolton (1998). Han aparecido listas faunísticas locales y regionales (Kempf 1970; Maes y MacKay 1993; Zolessi y Philippi 1987; Fernández *et al.* 1996; Palacio 1999), las cuales poco a poco nos permiten rellenar los vacíos del rompecabezas. Mención especial amerita el catálogo de Kempf (1972) y su actualización por Brandão (1991), además del catálogo mundial de Bolton (1995b). Estudios biogeográficos se han realizado a nivel regional (Kempf 1978a, b; Brown 1973; Wilson 1988; Bolton 1995a) como también se han hecho bastantes estudios locales de índole ecológico (Levings 1983; Olson 1994; Gotwald 1995; Fagua 1999; Kaspari 2000), todos de mucha ayuda. Aparte de lo estrictamente mirmecológico también se ha progresado en otras áreas del saber como la paleontología, geología y la paleoclimatología (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999; Clapperton 1993; van der Hammen y Absy 1994; Colinvaux *et al.* 1996; Patton *et al.* 1997), generando conocimientos fundamentales para incursionar en la biogeografía histórica. Por último también se ha progresado en el área teórica, con la presentación de nuevos paradigmas y metodologías (Croizat 1958; Morrone y Crisci 1995; Humphries y Parenti 1999). La acumulación de información y recursos humanos en Latinoamérica inclusive permite la edición de tomos enteros dedicados a la biogeografía en general como los recientes textos de Crisci *et al.* (2000), y por Llorente y Morrone (2001) para mencionar algunos libros. En resumidas cuentas, hay mucha más información disponible que la que Kusnezov tuvo a mano para realizar un estudio de la biogeografía de nuestras hormigas. Dedico éste ensayo a la memoria del Dr. Nicolás Kusnezov y su obra pionera de 1963.

Grandes patrones

Debemos considerarnos afortunados por nuestra diversidad neotropical, una de las mayores del mundo, comparable a la de las regiones oriental y Australiana (Ward 2000). Tenemos el segundo lugar en cuanto el mayor número de géneros de formícidos (107) de cualquier región, representando el 39% del total mundial, antecedido por los 124 géneros de la región Indoaustraliana. De todas las regiones biogeográficas

tenemos el mayor número de géneros endémicos (53), representando el 19% de todos los géneros descritos y casi la mitad de los géneros restringidos a una región, nos sigue Africa con 29 géneros endémicos (Bolton 1995a). En América además, hay dos subfamilias endémicas: Ectoninae y Leptanilloidinae. La fauna de hormigas de Suramérica tiene elementos compartidos con otras masas continentales así

que tenemos en común una mayor cantidad de géneros endémicos con la región Neártica que con cualquier otra región, y en segundo lugar con la región Indo-australiana. Tenemos muy poco en común con la región Paleártica y ningún grupo endémico a las dos regiones y tampoco compartimos ningún género de manera exclusiva con el continente africano. Todos los géneros compartidos con África corresponden a géneros con amplia distribución en el trópico (Brown 1973). La única excep-

ción es el género africano *Paedalgus*, el cual muy bien podría ser un sinónimo del género *Carebara*, el cual solamente se conoce al este de los Andes (Bolton y Belshaw 1993; Fernández 2002b). Información más detallada sobre los géneros compartidos con otras regiones biogeográficas se pueden consultar en Brown (1973) y Bolton (1995a), tomando en cuenta que han habido muchos cambios de nomenclatura desde la impresión del trabajo de Brown (1973).

Áreas de endemismo y diversidad

Se dice que un taxón es endémico a un sitio si solamente se encuentra allí y en ningún otro sitio; sin embargo el área de endemismo puede variar. Tenemos casos extremos de gran cobertura como *Cyphomyrmex rimosus* que se encuentra desde Norteamérica hasta el sur de Suramérica y diríamos que es endémico a América. El endemismo puede limitarse a una isla, como *Gnamptogenys schmitti*, conocido solamente de La Española, o limitarse a un desierto como el caso de *Pogonomyrmex foreli*, conocido solamente de un sector árido del noreste de Colombia. En casos de una distribución muy limitada, hay especies que solamente se conocen de un valle determinado o una sola localidad. Todos estos datos de distribución endémica pueden cambiar a medida que se intensifican las colecciones y los inventarios. La mayoría de los organismos son raros, es decir que si hacemos un muestreo hallaremos que la mayor cantidad de ejemplares pertenecerán a pocas especies y tendremos la mayoría de especies representadas por muy pocos individuos (Gaston 1994). Como este patrón también es válido para las hormigas (Kempf 1978a), entonces la advertencia es que muchas especies con una distribución muy restringida según los conocimientos actuales probablemente resultarán con un rango de distribución mayor en el futuro. Asuntos prácticos taxonómicos como también asuntos teóricos pueden tener injerencia en definir los grados de endemismo de un taxón. El taxón va variar según la práctica del taxónomo en enfatizar diferencias o similitudes, como también el concepto particular de especie tomado en cuenta. Cabe señalar que la joven pero pujante ciencia de filogeografía investiga la relación entre la genealogía de genes (en vez de especies) y sus patrones de distribución geográfica (Avisé 2000) lo que conlleva a considerar endemismo genético no necesariamente aparente a través de la morfología.

Seguidamente se proponen algunas áreas del Neotrópico que se perfilan como lugares poseedores de una cantidad mayor de endemismos que las áreas circundantes, o como lugares con una diversidad mayor que las áreas circundantes, todo referido a Formicidae por supuesto. Con frecuencia las áreas con un alto grado de endemismo suelen ser simultáneamente áreas de alta diversidad (Gaston y Spicer 1998). Las fuentes principales de información son revisiones

taxonómicas recientes (De Andrade 1998; De Andrade y Baroni Urbani 1999; Bolton 2000; Brandão 1990; Brandão *et al.* 1999; Brown 1974, 1975, 1976, 1978, 1980 a,b; Cuzzo 2000; Diniz 1990; Kempf 1973, 1974; Kugler 1994; Kugler y Brown 1982; Lattke 1995, 1997; MacKay 1996; Taber 1998; Ward 1989, 1993, 1999; Watkins 1976), además del trabajo biogeográfico de Bolton (1995a), y los catálogos de Kempf (1972) y Brandão (1991). Estas propuestas son preliminares y hace falta más información para corroborarlas y delimitarlas mejor, añadir nuevas áreas o sencillamente refutar lo propuesto. Las regiones corresponden al esquema de Morrone (2001) pero las áreas son apreciaciones mías. Se han incluido algunos datos sobre la fauna neártica ya que un número nada despreciable de hormigas del norte han logrado penetrar el Neotrópico.

Región Neártica

Esta región abarca las áreas templado-frías desde Canadá y los Estados Unidos de América hasta el norte de México (Morrone 2001). La región neártica encuentra sus límites sureños en el altiplano mexicano y hay géneros típicos de Norteamérica cuyos límites meridionales coinciden con dicho altiplano. El género *Myrmecocystus* es un buen ejemplo ya que su distribución se delimita en el norte dentro del Estado de Washington, se delimita en el este por las Rocosas (Snelling 1976), su distribución meridional colinda aproximadamente con el altiplano mexicano. *Acanthomyops* se encuentra principalmente en los Estados Unidos en ambos lados del río Mississippi pero hay una especie que se ha colectado en Hidalgo y Puebla (Wing 1968). *Aphaenogaster* es más diverso en el Paleártico (77 especies) y Neártico (19 especies) pero hay unas ocho especies conocidas en el Neotrópico, donde el género llega hasta Centroamérica e inclusive hay dos especies conocidas en Colombia (Fernández *et al.* 1996). El género *Stenammina* cuenta con 17 especies descritas neárticas pero Longino y Hanson (1995) estiman unas 15 especies en Costa Rica y hay una en Colombia (Kempf 1972). La afinidad de *Stenammina* hacia climas templados se observa en Costa Rica donde estas hormigas son más comunes en bosques nublados de montaña y su abundancia disminuye a medida que uno desciende en altitud, especialmen-

te por debajo de las 700m sobre nivel del mar. *Formica* es un género típicamente Holártico pero hay 6 especies que habitan la región Neotropical, incluyendo algunas especies del grupo *fusca* cuya distribución llega hasta Veracruz (Francoeur 1973) y hay un registro no publicado para Guatemala (Shattuck, com. pers.). *Myrmica* es otro género representativo de la región Holártica pero hay por lo menos una especie presente en México (Creighton 1950). El género *Xenomyrmex* tiene unas cuantas especies en Norte y Centroamérica (Ettershank 1966), y por lo menos una en la cordillera oriental de Colombia (F. Fernández, com. pers.), pero según Bolton (1995a) éste grupo podría ser un sinónimo de *Myrmecina*, un género de mayor distribución, especialmente en la región Indoaustraliana. Se conoce una especie de *Myrmecina* en las selvas nubladas de México (P. Ward, com. pers.)

Región Andina

La región andina se extiende hacia el norte desde la Patagonia argentino-chilena por el costado occidental de Suramérica hasta las altas cordilleras de Venezuela (Morrone 2001). Por el momento sólo se considera Chile, sin embargo más estudios deberían sugerir áreas adicionales al norte de Chile. Parte del problema es la carencia de recolecciones en países claves como Bolivia y Perú.

Chile

Las áreas de endemismo no necesariamente coinciden con áreas de alta diversidad y el mejor ejemplo es Chile, donde se encuentran las provincias Subantártida, Chilena central y el sur del páramo Puneño (Morrone 2001). La fauna mirmecológica chilena es pobre si la comparamos con el resto de la fauna latinoamericana. La cantidad de géneros presente, si restamos a las invasoras, a duras penas tiene aproximadamente un 10% de los géneros en el resto de Suramérica (Snelling y Hunt 1975). Inclusive si se compara con su vecina latitudinal Argentina, la flaqueza de su fauna de hormigas es notoria. Pero de las 62 especies incluidas en la revisión de la fauna chilena por Snelling y Hunt (1975), casi el 55% son endémicas, y de éstas pocas son comunes. Mientras que las afinidades de su fauna es mayoritariamente con Argentina, hay especies cuyas afinidades más cercanas podrían estar cruzando la Antártida, como sugiere el caso de *Monomorium denticulatus* (Heterick 2001) cuyos parientes más cercanos conocidos residen en Australia. El género *Nothidris* (un sinónimo probable de *Monomorium*) tiene 3 especies, todas restringidas a las montañas de Chile, y tendría sus parientes más cercanos en Australia (Bolton 1987). El género *Lasiophanes*, endémico a Chile y Argentina, es el único grupo americano dentro de la Tribu Melophorini (Bolton 1995a), donde los demás miembros son casi exclusivamente australianos, exceptuando algunas especies regadas en Nueva Guinea y Nueva Zelanda (Shattuck 1999). Sin embargo en esta tribu faltan estudios para proponer su monofilia. ¿Se podrá ver algo parecido para otros grupos? Las dos espe-

cies endémicas de *Amblyopone* o la especie endémica de *Heteroponera son hormigas chilenas interesantes para comparar*. ¿Se localizan sus parientes más cercanos al otro lado del globo, o al otro lado de los Andes?

La carencia en Chile de algunos grupos muy exitosos en el resto de América es llamativo, inclusive tratándose de grupos que de alguna manera se encuentran en zonas templadas y áridas como las ecitoninas o Attini. Otros grupos tropicales y numerosos que faltan son los Cephalotini, Dacetini y *Crematogaster*. ¡Asombrosamente hay una sola especie nativa de Pheidole, la cual también se encuentra en Perú!

La mirmecofauna chilena presenta un aspecto “desequilibrado”, algo parecido a una isla y es examinando su situación que vemos que se trata de una isla terrestre, bordeada lateralmente por el océano Pacífico y los Andes, circunscrita en el norte por desiertos y en el sur por el frío austral. Los Andes de Chile y Argentina empezaron a levantarse desde el Cretácico Tardío (Riccardi 1987; Mpodozis y Ramos 1989), cuando Suramérica aún estaba adherida a partes de Gondwana. Si bien algunos de estos grupos ausentes han podido existir antes, cuando las condiciones climáticas eran “tropicales”, y eventualmente extinguirse, otros habrían surgido en el resto de Suramérica posterior a la orogenia del sur de los Andes. Estos últimos grupos aún no han podido franquear las barreras que representan la cordillera a Andina y los desiertos de la costa, pero si han logrado enriquecer la fauna de la vecina Argentina como lo han propuesto Medel y Vázquez (1994) para *Pogonomyrmex*.

Región Neotropical

Esto es el trópico americano, desde el norte de México hasta el centro de la Argentina (Morrone 2001).

Neotropical norte

Aquí se incluyen las provincias de Sierra Madre oriental, golfo de México, Península de Yucatán, Chiapas, y parte del oriente de América central de acuerdo con Morrone (2001). Los límites septentrionales de muchos grupos neotropicales se encuentran aquí, en especial en los alrededores de Veracruz, como ocurre con los géneros *Apterostigma*, *Blepharidatta*, *Eciton*, *Lachnomyrmex*, *Myrmicocrypta*, *Octostruma*, *Platythyrea* y *Typhlomyrmex*, para nombrar algunos. Géneros que tienen especies endémicas en esta zona incluyen *Acromyrmex*, *Adelomyrmex*, *Amblyopone*, *Apterostigma*, *Basiceros*, *Belonopelta*, *Cyphomyrmex*, *Crematogaster*, *Dorymyrmex*, *Hypoponera*, *Leptogenys*, *Leptothorax*, *Neivamyrmex*, *Octostruma*, *Odontomachus*, *Pheidole*, *Pogonomyrmex*, *Pseudomyrmex*, *Pyramica*, *Rogeria*, *Sericomyrmex*, *Stenamma*, *Strumigenys* y *Trachymyrmex*. Muchas de las especies endémicas a esta zona hallan el límite sur de su distribución en la zona seca costarricense de Guanacaste (Longino y Hanson 1995). El grupo *ferrugineus* de *Pseudomyrmex* se halla principalmen-

te desde México hasta Centroamérica, con una especie que llega a Colombia (Ward 1993). El género *Cryptopone* tiene una especie en América, distribuida desde Norteamérica hasta Costa Rica (Longino y Hanson 1995) y el género *Adelomyrmex* tiene mayor diversidad de especies en Centroamérica que en Suramérica. El género *Perissomyrmex* también se encuentra en esta zona. La fauna parece ser mayoritariamente de origen suramericano pero aún tiene elementos derivados de la región paleártica.

Cuba y Haití

Aquí se incluye las provincias La Española, y Cuba según Morrone (2001). Esta fauna no es particularmente rica, salvo en el caso de algunos taxones, pero se destaca por los endemismos a nivel de especies. La fauna cubana tiene casi el 50% de especies de hormigas endémicas de la isla y La Española tiene casi es 36% de especies endémicas (Wilson 1988). No hay géneros endémicos de hormigas para el Caribe. En su mayoría la fauna muestra una afinidad por Suramérica, salvo algunos elementos como *Aphaenogaster* que es más típico de Norteamérica y hoy solamente se conoce de una especie en La Española además de fósiles en ámbar. La relación suramericana de la fauna de estas islas podría explicarse por la existencia de una conexión terrestre con el norte de Suramérica durante el Eoceno Tardío - Oligoceno Temprano (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999). Sin embargo dado las relativas breves distancias del sur de Norteamérica, no se puede descartar la dispersión en algunos casos. La dispersión entre las islas podría ejemplificarse con la hormiga cultivadora de hongos *Mycocepurus smithii*, que se encuentra muy difundida por las playas del Caribe. Información adicional en éste ensayo sobre la fauna Caribeña se encuentra en las secciones dedicadas a patrones insulares, radiación y extinción.

Chocó

Esta zona abarca desde Costa Rica hasta Ecuador, incluyendo las siguientes provincias según Morrone (2001): occidente del istmo de Panamá, Chocó, Magdalena, Cauca y occidente de Ecuador. La fauna costarricense en sus tierras bajas del Atlántico tiene mucha fauna endémica pero más emparentada con Suramérica que con el Neártico, y la fauna del lado del Pacífico es más suramericana aún (Longino y Hanson 1995). Muchos géneros originales de Norteamérica encuentran el límite sur de su distribución. Hay especies endémicas en los géneros *Anochetus*, *Atta*, *Belonopelta*, *Cephalotes*, *Crematogaster*, *Dolichoderus*, *Eciton*, *Gnamptogenys*, *Leptanilloides*, *Leptogenys*, *Megalomyrmex*, *Odontomachus*, *Oligomyrmex*, *Pachycondyla*, *Pheidole*, *Pogonomyrmex*, *Probolomyrmex*, *Pseudomyrmex*, *Pyramica*, *Simopelta*, *Stenammina*, *Strumigenys*, y *Stegomyrmex*. Hay dos géneros endémicos, *Lenomyrmex*, distribuidos desde Panamá hasta Ecuador (Fernández y Palacio 1999), y *Protalaridris*, conocido en

Colombia y Ecuador (Brown 1980a, b). No solamente se caracteriza esta región por los endemismos, sino también por la gran riqueza de especies presentes. Lattke, Fernández y Palacio (en evaluación) realizaron un levantamiento regional del género *Gnamptogenys* y encontraron la presencia de más de la mitad de las especies americanas en Colombia y Ecuador. La riqueza de especies en *Apterostigma* también tiene un pico en esta zona (Lattke 1997). Palacio (1999) levantó las ecitoninas de Colombia y encontró la presencia de 10 especies de las 12 conocidas (83%) de *Eciton*, 3 especies de las 4 conocidas (75%) de *Cheliomyrmex*, 26 especies de las 120 conocidas (22%) de *Neivamyrmex*, 4 especies de las 8 conocidas (50%) de *Labidus* y 2 especies de las 2 conocidas (100%) de *Nomamyrmex*.

SE Brasil

Esta área incluye las siguientes provincias según Morrone (2001): bosque atlántico brasileño, bosque de *Araucaria angustifolia*, Pampa y Chaco. Tenemos indicios de un área de endemismo por especies endémicas en los géneros *Acanthostichus*, *Acromyrmex*, *Anochetus*, *Apterostigma*, *Basicerros*, *Cephalotes*, *Crematogaster*, *Cylindromyrmex*, *Cyphomyrmex*, *Dolichoderus*, *Eciton*, *Pachycondyla*, *Gnamptogenys*, *Hypoponera*, *Lepto thorax*, *Megalomyrmex*, *Mycetosoritis*, *Neivamyrmex*, *Octostruma*, *Odontomachus*, *Oxyepoecus*, *Pheidole*, *Pseudomyrmex*, *Pyramica*, *Simopelta*, *Stegomyrmex*, *Strumigenys* y *Trachymyrmex*. En los géneros *Pyramica* y *Strumigenys* hay algunas especies como *S. oglobini* y *S. milax* que constituyen especies algo aisladas, ubicadas dentro de sus propios grupos (Bolton 2000). El género *Apterostigma* tiene un pico en su diversidad aquí (Lattke 1997). La única especie americana conocida de *Sphinctomyrmex* y la única especie americana de Phalacromyrmecini, *Phalacromyrmex fugax* son endémicas de esta zona. La mayoría de las especies conocidas de *Oxyepoecus* se encuentran en esta zona y el norte de la Argentina (Kempff 1972). Kempff (1978b) y Kempff y Lenko (1976) realizaron un estudio biogeográfico de las hormigas del Estado de São Paulo y áreas vecinas, dejando claro que no solamente hay una gran riqueza de especies, sino que también hay un alto grado de endemismo para la región Atlántica que incluye las serranías del Mar, Mantiqueira, y Paranaplacaba, además del valle de São Paulo y la cuenca del río Paraíba. La riqueza biológica de ésta zona además se ve reflejada en las plantas (Viana *et al.* 1997), y también en los vertebrados, como los 14 géneros endémicos de primates y roedores (Patton *et al.* 1997), y un alto endemismo para aves (Fjeldsâ y Rahbek 1997).

Cuenca Orinoco-Amazonas

Esta vasta área no es nada homogénea, porque incluye muchos accidentes topográficos como el Escudo Guyanés y según Morrone (2001) contiene no menos de 10 provincias. Tiene que ser un centro de riqueza y endemismo sencilla-

mente por la gran superficie que cubre. Se conocen especies endémicas en los siguientes géneros: *Acanthostichus*, *Anochetus*, *Apterostigma*, *Cephalotes*, *Crematogaster*, *Cylindromyrmex*, *Dinoponera*, *Dolichoderus*, *Gnamptogenys*, *Megalomyrmex*, *Ochetomyrmex*, *Octostruma*, *Odontomachus*, *Pseudomyrmex*, *Pyramica*, *Strumigenys* y *Trachymyrmex*. También hay géneros endémicos: *Allomerus*, *Asphinctanilloides*, *Creightonidris*, *Daceton*, *Gigantiops*, *Mycetarotes*, y *Myrcidris*. Muchas especies típicas de esta zona extienden su rango de distribución hacia el noreste hasta la zona del delta de río Orinoco. En esta área podrían reconocerse dos zonas según los endemismos: cuenca amazónica occidental y el Escudo Guayanés. La cuenca amazónica occidental está compuesta por partes de las siguientes provincias: Napo, Ucayali, Yungas, y Pantanal según Morrone (2001). Se han registrado especies endémicas de *Anochetus*, *Apterostigma*, *Basiceros*, *Dolichoderus*, *Megalomyrmex*, *Odontomachus*, *Pseudomyrmex* y *Stegomyrmex*. El grupo *viduus* de *Pseudomyrmex* tiene mayor diversidad en esta zona. Esta zona también tiene una elevada riqueza en mariposas (Robbins y Opler 1997), árboles (Gentry 1988), y aves (Haffer 1990), además de reptiles y anfibios (Wilson 1992). El Escudo Guayanés, Provincia Guyana de Morrone (2001), tiene especies endémicas en *Apterostigma* y *Gnamptogenys*. También tiene una cantidad alta de endemismo en aves (Haffer 1990; Fjeldså y Rahbek 1997), además de un endemismo algo menor a 40% para especies de plantas (Berry *et al.* 1995).

Explicaciones

Apenas estamos empezando a hurgar en el porqué de estas áreas de endemismos y diversidad. Una de las explicaciones más influyentes de los últimos años intenta explicar estos patrones como consecuencia de los cambios climáticos cíclicos asociados a las glaciaciones del Pleistoceno. Las selvas habrían sufrido una reducción significativa ante aridez y bajas temperaturas, pero en algunos sitios hubiesen sobrevivido como remanentes en refugios, albergando otras formas de vida habituadas a condiciones mésicas (Haffer 1969; Vanzolini 1970). Actualmente se reconoce la influencia de los Ciclos de Milankovitch sobre estos cambios climáticos y el hecho de que éste mecanismo ha funcionado desde el Mesozoico como mínimo (Haffer 2001). La teoría hace hincapié en la multiplicación, extinción y migración de especies animales en ondas como respuesta los cambios de clima y vegetación. Se han propuesto varios de estos refugios en Suramérica, y uno de ellos, la franja occidental de la cuenca Amazónica, ha sido llamada la flora y fauna más grande del mundo (Wilson 1992). En esta franja no existe evidencia de una fragmentación pasada de las selvas (Haffer 2001) y la topografía de las laderas andinas entre 5°N y 15°S actúan como una trampa para aire húmedo que hubiese favorecido pluviosidad a pesar de la aridez generalizada durante los máximos glaciares (Hooghiemstra y van der Hammen 2001). Ward (1999) postula diferentes eventos de especiación pre-

vios al Pleistoceno en el grupo *viduus* de *Pseudomyrmex* que está distribuido en la cuenca amazónica. Dentro de dicho grupo se destaca la relación hermana de un subgrupo del occidente de la cuenca amazónica con los demás miembros del grupo. Esta divergencia sería Terciaria y pudo haber sido propiciada por el efecto vicariante de un mar interior amazónico durante el Mioceno (Räsänen *et al.* 1995), además de contar con un refugio.

Sin embargo, las condiciones algo áridas y extensión de las sabanas también han podido ayudar a dispersar especies adaptadas a dichas condiciones; posibles ejemplos pueden ser *Pogonomyrmex naegeli* y *Pseudomyrmex termitarius*, hormigas típicas de muchas sabanas en Suramérica, inclusive con poblaciones en sabanas muy aisladas por grandes extensiones de bosque en la cuenca del Amazonas - Orinoco. Tal vez lo mismo podría ocurrir con algunas especies de *Dorymyrmex* que anidan en arena, pero primero tenemos que poner orden en su taxonomía. Orogenias también han contribuido a la diversificación de la mirmecofauna, tanto por sus efectos vicariantes como por sus efectos sobre el clima regional. El levantamiento de los Andes dividió fauna a ambos lados y también separó poblaciones entre los múltiples valles andinos, notándose este efecto más en el norte donde el levantamiento fue más reciente que en el sur. Esto se ejemplifica con la cuenca alta del Amazonas y también en el Chocó y la cordillera Occidental de Colombia. Las montañas en el Chocó no son demasiada altas, no hay picos nevados, y están dentro de uno de los sitios con mayor pluviosidad conocido y una de las más ricas en especies vegetales. La división de faunas por la cordillera andina se refleja en las especies hermanas *Apterostigma carinatum* y *A. tropicoxa* (Lattke 1997). La primera está distribuida desde el noreste peruano hasta el noreste brasileño, y la segunda especie se conoce del suroeste colombiano. En el grupo *Dendromyrmex* de *Camponotus* hay una relación hermana entre *C. nitidior*, de Centroamérica y el occidente de Colombia, y *C. nidulans*, del oriente de Colombia hasta Brasil (Fernández 2002a). En *Lenomyrmex* también hay una situación análoga entre dos especies hermanas divididas por los Andes (Fernández 2001).

Radiaciones

A veces ocurre una diversificación relativamente rápida de linajes, donde los diferentes linajes adquieren una o diversas adaptaciones respecto sus parientes ancestrales, un fenómeno llamado radiación adaptativa (Futuyma 1998). Esta radiación puede relacionarse con muchas cosas, sea un nuevo tipo de alimentación o un cambio de hábitat. En el caso de radiación hacia un hábitat o conjunto de condiciones climáticas novedosas se posibilita la ocupación de áreas geográficas previamente poco aprovechadas. El grupo *Macromischa* del género *Leptothorax* en Cuba podría ser un ejemplo de éste fenómeno (Kusnezov 1963) ya que de las 69 especies americanas conocidas unas 41 especies son endémicas a Cuba, y tiene entre sus miembros un grupo

monofilético de 14 especies que se ha especializado en anidar en fisuras de roca calcárea (Fontenla 2000). La relativa rapidez del proceso está implícito en el hecho de que estas calizas son formaciones relativamente recientes, cuyos orígenes probablemente no anteceden el Plioceno (Iturralde-Vinent 1988). Otro aparente ejemplo es el género *Pogonomyrmex*, que con 58 especies conocidas (Bolton 1995b) está distribuido desde Norteamérica hasta la parte templada del sur de Suramérica. Las especies más plesiomórficas, desde el punto de vista morfológico y biológico son contadas y están en la parte tropical húmeda del norte de Suramérica (Fernández y Palacio 1997), donde además se halla el grupo hermano aparente, el género *Hylomyrma* (Kusnezov 1955, 1963; Kempf 1973; Taber 1998). *Pogonomyrmex* se ha adaptado bien a condiciones áridas templadas, y hallamos dos radiaciones principales, una en Norteamérica que cubre principalmente México y el suroeste de los EEUU, además de otra en Argentina y Chile. También se conocen dos especies endémicas a zonas áridas en La Española y otra en el desértico noreste colombiano. A niveles geográficos más amplios se podría argumentar que algunos géneros de distribución cosmopolita han sufrido una radiación en el Neotrópico por la gran cantidad de especies en comparación con las demás regiones biogeográficas. Este sería el caso de *Pheidole* con 201 especies neotropicales fuera de las 545 conocidas (37%), *Camponotus* con 259 especies fuera de las 931 conocidas (28%), y *Solenopsis* con 90 especies fuera de 181 conocidas (50%) (Bolton 1995a). Brown (1973) atribuyó la radiación de *Pheidole* en general como un éxito competitivo frente otros grupos de hormigas como las dolichoderinas, pero la situación amerita estudios más profundos para sustentar cualquier explicación.

Patrones isleños

Al hablar de islas en América nos limitaremos al Caribe y a las Antillas Mayores en particular ya que la isla de Trinidad básicamente es una extensión de tierra firme, conectada hasta hace poco a la costa de lo que hoy en día es Venezuela. La diversidad de hormigas en las islas del Caribe evidencia la relación directamente proporcional que guarda el área geográfica con el número de especies (Gaston y Spicer 1998). Las islas con mayor área tienen una mayor cantidad de especies de hormigas, como lo evidencian Cuba y La Española, las islas más grandes del Caribe, que no solamente tienen más especies, sino también la mayor cantidad de especies endémicas (Wilson 1988). En el Caribe, Fowler (1984) halló que para hormigas de la tribu Attini no solamente las diferencias en el área geográfica determinan la cantidad de especies sino también la distancia de tierra firme continental. La naturaleza a veces “desequilibrada” de una fauna insular se evidencia en Cuba, donde existe un conjunto de especies diferentes a lo que uno esperaría si se compara con un área continental equivalente. De nuevo recurrimos al grupo *Macromischa* de *Leptothorax* como un ejemplo ya que estas hormigas constituyen casi el 26% de todas las hormigas conocidas en Cuba (Fontenla 1994). En cambio faltan hormi-

gas que son comunes en tierra firme como miembros de los géneros *Acropyga*, *Azteca*, *Dolichoderus* o *Ectatomma*, y no hay ninguna ecitonina (Fontenla 1997).

Gradientes latitudinales

El gradiente latitudinal de riqueza de especies en América es el típico, con una mayor abundancia de especies en el trópico y en las zonas boscosas en particular (Ihering 1894; Kusnezov 1963; Brown 1973), disminuyendo ésta a medida que uno se aleja de la franja tropical. Este gradiente de disminución de especies no es parejo. Ward (2000) analizó el contenido de 110 muestras de hojarasca tamizada tomados de localidades tanto tropicales como templados de diversos continentes y halló que el gradiente latitudinal de especies tiene mayor pendiente para localidades de tierras bajas (<1.000m) que los de tierras altas (>1.000m). Esto parece sugerir que taxones de localidades calientes son más sensibles a climas frescos que los taxones de climas montanos, donde pasar de un clima fresco a otro más fresco aún por efecto latitudinal no es tan limitante hasta cierto punto. Aunque la alta riqueza de los bosques tropicales es general, si nos disponemos a estudiar algunos grupos en particular veremos que hay unas cuantas excepciones. Como un ejemplo podemos considerar el género *Pogonomyrmex*, cuya mayor cantidad de especies se concentra en el suroeste de los EEUU y el norte de México, además de otra concentración de diversidad en Argentina y Chile (Kusnezov 1963; Taber 1998). El género dolichoderino *Forelius* también está dividido en dos poblaciones, una distribuida desde Panamá hasta el norte de los EEUU y otra población en el sur de Bolivia y de Brasil hasta Argentina (Shattuck 1992). La diferencia respecto *Pogonomyrmex* es que no se conocen ejemplares de *Forelius* en el norte y centro de Suramérica (Cuezzo 2000).

Gradientes altitudinales

En general a medida que la localidad es de mayor altitud sobre nivel de mar, la riqueza de especies de hormigas va disminuyendo (Brown 1973; Olson 1994; Longino y Hanson 1995; Fisher 1997; Fagua 1999), aunque la pendiente de dicha merma es ligeramente menor para localidades templadas que para localidades tropicales, por lo menos para hormigas provenientes de muestras de hojarasca tamizada (Ward 2000). En el mismo estudio se halló que para muestras de hojarasca tamizada el gradiente altitudinal de riqueza de especies evidencia un ligero descenso a menos de 500m para el trópico. Ward (2000) determinó que para localidades menores de 30° latitud hay una correlación positiva entre riqueza de especies y altitud, mientras que para dichas localidades iguales o a mayor altitud que 500m esta relación es negativa. A pesar de la disminución de diversidad a medida que aumenta la altitud puede haber localmente muchas hormigas, aunque sean pocas especies como suele suceder a los 3.500 ó 4.000 metros en los Andes. Las razones de dicha disminución podrían relacionarse con las bajas temperaturas de tierras altas

que merman las actividades físicas y procesos fisiológicos (Brown 1973). Observaciones personales de actividad de hormigas en los páramos andinos o las cumbres de algunos Tepuyes ponen de manifiesto el rol aparente de la temperatura cuando la abundante actividad de hormigas sobre el suelo o la vegetación se desvanece al tapar las nubes el sol. Sin embargo la existencia de algunos especialistas en condiciones frías no debe ignorarse como lo ejemplariza *Camponotus punctulatus* que habita altitudes superiores a los 4.000m en la parte austral de Suramérica (Kusnezov 1963), o la espectacular ponerina, *Pachycondyla carbonaria* de coloración púrpura casi metálica, típica de los bosques andinos de Colombia y Venezuela. Algunas hormigas son más comunes en zonas altas que bajas; por ejemplo es más fácil coleccionar *Myrmelachista*, un grupo de formicinos arbóreos, en altitudes mayores de 1.300m que a menor altura. *Brachymyrmex* también parece ser afín con las alturas en Suramérica (F. Fernández, com. pers.). Transectas altitudinales sugieren que muchas especies de hormigas tienen un rango altitudinal bastante restringido y con frecuencia lo que antes se consideraba como una sola especie, resultan ser varias especies crípticas con distribución parapátrica, divididas por altitud (Longino y Hanson 1995).

Patrones históricos

La edad de las hormigas

Tenemos cada vez más indicios de una existencia de las hormigas que abarca por los menos desde el Cretácico Temprano (Brandão *et al.* 1990; Grimaldi y Agosti 2000a, b) y posiblemente más temprano. Estos indicios tienen su base en el hallazgo de fósiles (Grimaldi *et al.* 1997; Grimaldi y Agosti 2000b), y están implícitos en la existencia de grupos monofiléticos de distribución disgregada con relaciones hermanas de parentesco (Baroni Urbani 1980; Bolton 1998; Heterick 2001; Lattke 2003b) y estudios de cambios en secuencias de nucleótidos (Crozier *et al.* 1997). Este estudio molecular indicó un origen para los formicidos en el Jurásico Temprano, opinión controvertida y criticada por la manera en que se calibró el reloj molecular con el fósil de *Cariridris bipetiolata*, una posible mirmeciina suramericana (Grimaldi *et al.* 1997; Rust y Andersen 1999). Sea Cretácico o Jurásico, todo esto viene a corroborar las sospechas de Kusnezov (1955), quien abogó por un origen mesozoico de las hormigas e inclusive no descartó que fuese Mesozoico Temprano. Sin embargo no todo el mundo está convencido de que las evidencias usadas para señalar la existencia de hormigas en el Cretácico sean fidedignos (Poinar *et al.* 1999; Poinar *et al.* 2000; De Andrade, com. pers.). El argumento principal en este caso es que los fósiles cretácicos no representan hormigas, sino himenópteros muy parecidos.

Grimaldi y Agosti (2000b) revisan el registro fósil de hormigas y otros himenópteros cercanamente emparentados y plantean que las primeras hormigas no pasaban del cretácico en

edad, y que la primera diversificación de formicidos ocurrió durante el cretácico medio. Las hormigas más primitivas desde el punto de vista morfológico son de la subfamilia Sphecomyrminae, un grupo que se conoce solamente de fósiles cretácicos recuperados en el hemisferio norte. Se consideran grupo hermano a las demás hormigas o hasta ancestros parafiléticos (Grimaldi y Agosti 2000b). Se señala a las mirmeciinas y notomirmecinas como lo más primitivo entre las hormigas vivas, y sin duda hay razones de índole morfológico y biológico para apoyar estas afirmaciones (Hölldobler y Wilson 1990). Pero esto no debe hacernos pensar que no existen otros linajes con una historia tan antigua o posiblemente más antigua solamente porque no exhiben una morfología predominantemente plesiomórfica. El hecho de conservar rasgos plesiomórficos no necesariamente implica algo globalmente primitivo, porque tratándose de grupos con una relativa larga historia evolutiva, ha habido muchas oportunidades para especializaciones, tanto morfológicas como biológicas. Ahora se conocen fósiles cretácicos de Ponerinae, Formicinae y posiblemente de Dolichoderinae y Myrmeciinae (Brandão *et al.* 1990; Dlusskyi 1999; Grimaldi y Agosti 2000b), es decir contemporáneas a las plesiomórficas esfecomirminas (Figura 4.1). Es poco probable que Ponerinae, tal como se define actualmente, sea monofilético y el problema podría ser concretamente un caso de parafilia (R. Keller, com. pers.). En vista de los pocos fósiles y las ambigüedades filogenéticas, también hace falta examinar la distribución actual, algunos aspectos biológicos y la paleogeografía para reconsiderar las conclusiones de Grimaldi y Agosti (2000b).

Bolton (1990c) y Baroni Urbani *et al.* (1992) proponen la monofilia de un grupo formado por Aenictinae, Aenictogitoninae y Dorylinae, y el grupo hermano de este clado sería Ecitoninae. Ecitoninae es exclusivamente americano y Aenictogitoninae es exclusivamente africano. Dorylinae es principalmente africano con una presencia escuálida en las regiones oriental e Indo-australiana. Aenictinae es principalmente africano y eurasiático, pero tiene una presencia marginal en el Paleártico y Australia (Bolton 1995a). No hay ninguna hormiga de estos grupos en Madagascar, ni restos en ámbar del Báltico (Dlusskyi 1997). Según el esquema de Grimaldi y Agosti (2000b) la separación entre estos linajes oscila entre los 40-45 Ma, luciendo demasiado reciente si por lo menos tomamos en cuenta los efectos de movimientos tectónicos, los cuales son más importantes para éstas hormigas debido a la incapacidad de las reinas para volar. Fisher (1997) planteó la posibilidad de un origen gondwánico para el ancestro compartido por las ecitoninas y dorylinas, ubicando el linaje ancestral antes de la separación entre Suramérica y África (hace 90-100 Ma), pero después de la separación entre Madagascar y Gondwana (hace 132 Ma).

Las fechas muy recientes de Grimaldi y Agosti (2000b) se hacen más patentes si examinamos la divergencia propuesta para Cerapachyinae, grupo hermano del clado tratado anteriormente, es de 50 Ma, apenas unos 5 Ma anteriores al

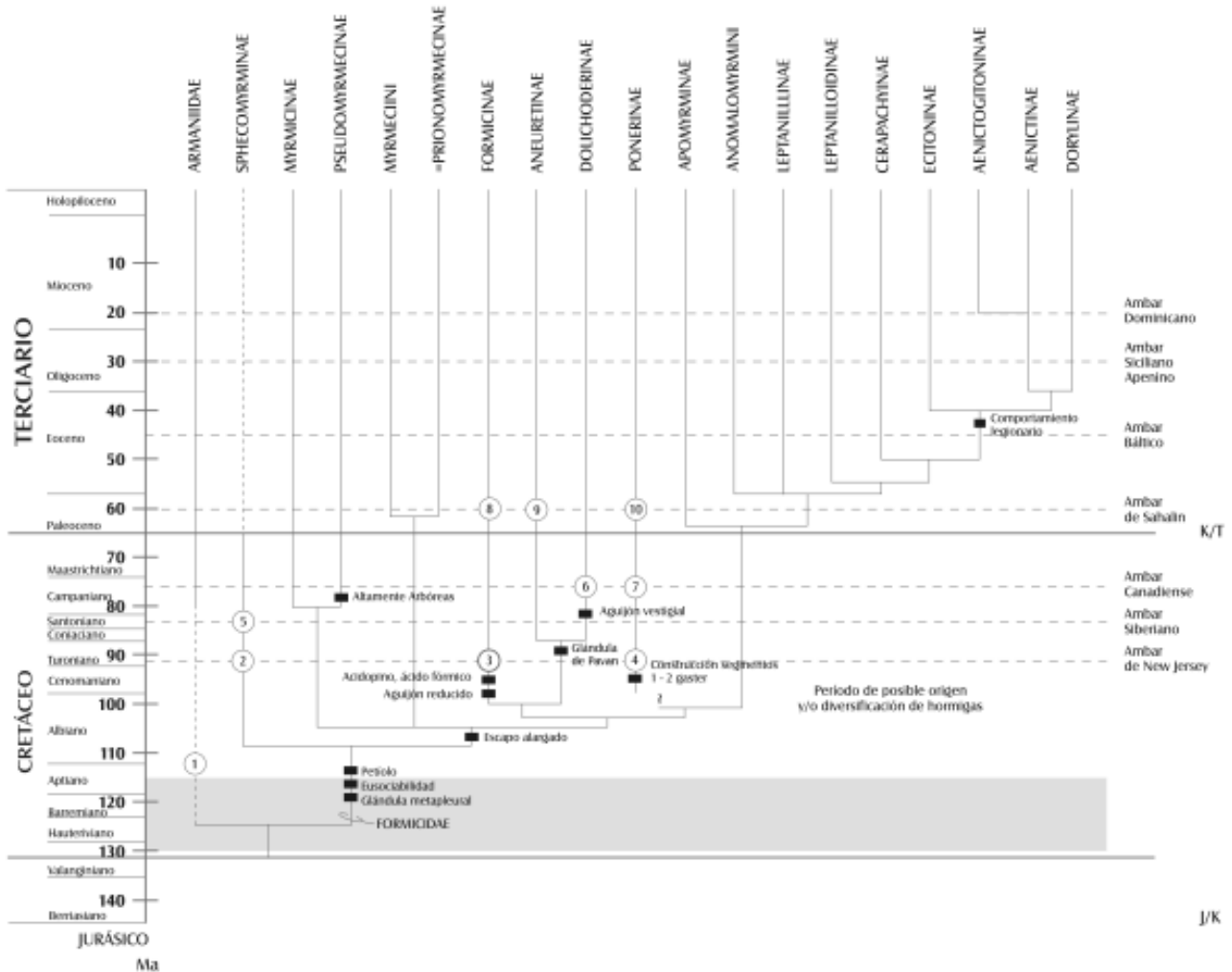


Figura 4.1 Origen y diversificación más temprano para las subfamilias de las hormigas tomando en cuenta el registro fósil, las relaciones filogenéticas y los movimientos tectónicos (Basado, en parte, en Grimaldi y Agosti 2000).

Mioceno Medio donde la presencia de *Cerapachys* está confirmada en ámbar del Báltico (Dlusskyi 1997). Las cerapachyinas se encuentran por todo el mundo y están compuestas por 5 géneros, incluyendo dos géneros endémicos a América, uno exclusivamente neotropical y otro que tiene una presencia exigua en el sur del Neártico (Bolton 1990a). Otro género, *Sphinctomyrmex*, tiene una distribución que sugiere vicarianza gondwánica (Bolton 1995a). En fin, la diversidad y la distribución de las cerapachyinas hace pensar que la divergencia propuesta por Grimaldi y Agosti (2000) es demasiado reciente. En el mismo cladograma, Apomyrminae, un endémico de África occidental, figura como hermano de estos grupos con una divergencia apenas entrando al Terciario (hace 66 Ma). Para ésta época África estaba aún aislada después de haberse desprendido de Gondwana hace 90-100 Ma (Storey 1995, McLoughlin 2001) y no sería

hasta el Oligoceno o Mioceno (a partir de 37 Ma) que choca con Eurasia (Kingdon 1989, Parrish 1993, *et al.* 1994), lo que deja en el aire cómo pudo haberse extendido al resto del mundo y diversificado los demás grupos en tan breve tiempo.

Baroni Urbani *et al.* (1992) plantean una relación hermana entre Pseudomyrmecinae y Myrmicinae, relación corroborada por Grimaldi *et al.* (1997) pero actualmente puesto en duda por algunos investigadores (P. Ward, com. pers.). Dentro de las pseudomirmecinas hay una relación hermana entre los dos géneros americanos con el género paleotropical *Tetraoponera*. Para *Tetraoponera* la reconstrucción más parsimoniosa de distribución ancestral sugiere un origen africano (Ward 2001), y la distribución de la subfamilia sugiere un origen gondwánico. Grimaldi y Agosti (2000b) pro-

ponen un origen campaniano (hace 80 Ma) para la separación entre Pseudomyrmecinae y Myrmicinae. Sin embargo esta estimación resulta demasiado reciente si los ancestros comunes pseudomirmecinos fueron separados por la división entre África y Suramérica hace 90-100 Ma. Forzosamente la separación entre los linajes de pseudomirmecinos y mirmecinos tuvo que haber ocurrido antes de la propuesta de Grimaldi y Agosti (2000b).

El descubrimiento de la “ponerina” anómala *Adetomyrma* (Ward 1994) y los recientes estudios detallados de la morfología torácica y unión del mesosoma con el gáster por Perrault (1999), además de la gran proporción de caracteres polimórficos de Ponerinae respecto los demás grupos (Baroni Urbani *et al.* 1992), indican que las ponerinas no son del todo monofiléticas. El reciente traslado de *Probolomyrmex* fuera de las ponerinas (Perrault 2000) no necesariamente es un paso hacia la monofilia de Ponerinae, ya que también podría dejar la subfamilia aún más parafilética. La probable parafilia de Ponerinae introduce ambigüedades a la hora de escoger su grupo hermano. Leptanillinae se ha propuesto como hermana a las ponerinas (Bolton 1990b, Baroni Urbani *et al.* 1992), pero figura en Grimaldi y Agosti (2000b) como más emparentada con las leptanilloidinas y el clado compuesto por Cerapachyinae + (Ecitoninae + (Aenictinae + Dorylinae)) y con una divergencia para estos grupos hace unos 57-59 Ma. Si las leptanillinas son hermanas a las ponerinas, la fecha de separación resulta demasiado reciente ya que si la separación entre dorylinas y ecitoninas data de 90-100 Ma, entonces la divergencia de *Leptanilla* tiene que ser anterior. La distribución de Leptanillinae es casi exclusivamente Eurasiática (Bolton 1995a), lo que sería de esperarse si fuese un grupo de origen laurasiático, concordando con una mayor edad. Hay cerca de diez especies conocidas de África (Robertson 2000), pero solamente de machos y en su revisión de la subfamilia Baroni Urbani (1977) tuvo reservas en asignar las tres especies entonces conocidas de manera fehaciente en *Leptanilla*. El parentesco de las ponerinas con las mirmecinas surge como un espectro ocasional en diversas publicaciones (Brown 1958; Hölldobler y Wilson 1990; Ward 1994) y si este fuese el caso, de nuevo nos hallamos con una divergencia muy pronta (80 Ma) según Grimaldi y Agosti (2000b) para el linaje que originó a Myrmicinae. La relación hermana provisional entre *Adetomyrma*, un hormiga endémica a Madagascar, y Ponerinae según el cladograma de Grimaldi y Agosti (2000b) podría estar comprometida por que Madagascar se separó hace 132 Ma de Gondwana, pero su posición estable cerca de África continental a partir del Cretácico (McLoughlin 2001) habría brindado oportunidad para la dispersión.

Si bien la propuesta de Grimaldi y Agosti (2000b) es muy convincente en cuanto un origen Mesozoico de los formícidos, sus estimaciones de divergencia lucen demasiado recientes, por lo menos en algunos casos. Pero son casos que obligan a reconsiderar todo su esquema de divergen-

cias, en la cual los orígenes de las diferentes subfamilias vienen fuertemente influido por el registro fósil disponible. Un problema del registro fósil de insectos es que los orígenes de los diversos grupos a nivel de familia dependen de los pocos yacimientos existentes, es decir si se examinan los datos de éste registro vemos que el surgimiento de nuevos grupos tiene cinco picos que coinciden con la misma cantidad de yacimientos (Labandeira y Eble, sin publicar). Hasta ahora solamente se conocen cerca de media-docena de yacimientos del Cretácico que nos han contribuido con hormigas, una muestra pequeña para tratar de entender la historia evolutiva de estos insectos. La misma historia fósil de los insectos tiene una flaqueza inicial de 75 Ma donde apenas se conocen ejemplares, y es a partir del Carbonífero Temprano que se hacen notar en el registro fósil (Labandeira y Eble, sin publicar). Aquí se propone que los formícidos ya experimentaron diversificación para principios del Cretácico y que sus orígenes con más probabilidad se encuentran en el Jurásico. El grupo hermano de los formícidos oscila entre los Bradynobaenidae, Vespidae y Scoliidae (Baroni Urbani *et al.* 1992; Brothers y Carpenter 1993), y Rasnitsyn y Martínez-Declós (1999) reportan fósiles de Scoliidae y Vespoideos del Cretácico Inferior (hace 125-135 Ma) de Brasil y España. Entonces hormigas en el Jurásico no son impensables si, además de los argumentos anteriores, está claro que para el Cretácico Inferior la diversificación de los Vespoideos era un hecho y que la transición entre el Jurásico y Cretácico fue hace 144 Ma. Una divergencia más temprana para los primeros formícidos que la del Cretácico Medio según Grimaldi y Agosti (2000b) también sería más cónsono con la gran diversificación de los himenópteros que se hace patente en el registro fósil a partir del Jurásico (Labandeira y Eble, sin publicar).

Paleobiogeografía

Grimaldi y Agosti (2000b) plantean que la distribución cosmopolita de subfamilias como Myrmicinae, Formicinae, Dolichoderinae y Ponerinae fue a raíz de contar con formas ancestrales de amplia distribución en Pangaea. Tal como hoy observamos patrones de distribución de la formicofauna no hay razón para no pensar que para esa época tampoco los hubiesen. Ese continente cubría una amplitud latitudinal que habría afectado la distribución biótica debido a las diferentes condiciones y la regionalización biológica se acentuaría aún más con la fragmentación continental. Pangaea se empezó a dividir en el Jurásico Temprano (Brown y Lomolino 1998; Condie y Sloan 1997; Smith *et al.* 1994), eventualmente separándose Laurasia occidental de Gondwana occidental durante el Jurásico Medio (hace 170 Ma). Estas dos masas continentales estaban separadas por el Mar de Tetis, lo que vendría a originar una barrera entre la fauna terrestre. La existencia de islas, que pudiesen haber facilitado un intercambio biótico, no es inconcebible en esa franja del Tetis, pero difícilmente hubiesen permanecido como tal hacia tiem-

pos más recientes. Conexiones terrestres posteriores hubiesen dependido de la formación de puentes terrestres vía el arco proto-antillano del Cretácico. También se sospecha de tres levantamientos, y en especial de uno hace 75 Ma, pero la evidencia es limitada (Iturralde-Vinente y MacPhee 1999).

Aceptando un origen Jurásico para las hormigas se debe considerar que grupos como Sphecomyrminae, Nothomyrmecinae y Myrmeciinae representan efectos de esta regionalización, el primero laurasiático y los dos últimos gondwánicos. Los únicos fósiles de Sphecomyrminae provienen del hemisferio norte. *Myrmecia* es un grupo exitoso y endémico a Australia (salvo una especie en Nueva Caledonia y otra recién introducida a Nueva Zelanda) con especies que habitan desde el desierto hasta bosque tropical (Shattuck 1999). Su grupo hermano *Nothomyrmecia*, es un endémico australiano también, lo que sugiere que son producto del largo aislamiento de dicho continente (Grimaldi y Agosti 2000b). Sin embargo sus formas ancestrales no necesariamente estaban tan restringidas geográficamente ya que hay fósiles de posibles mirmeciinos en Suramérica. Estas conexiones pueden ser indicadas por las especies *Ameghinoia piatnitzki* y *Polanskiella smekali*, ambas hallada en calizas de la Formación Ventana del Eoceno Inferior - Oligoceno Inferior (hace 42-49 Ma) de la provincia de río Negro en Argentina (Petrulevicius 1999). Estos fósiles de impresión están en un buen estado de conservación y no cabe duda de que son hormigas, sea ponerina o mirmeciina según las ilustraciones (Viana y Rossi 1957; Rossi de García 1983). Otro candidato es *Cariridris bipetiolata* un fósil de impresión de la Formación Santana del Cretácico Temprano (hace 90-110 Ma) de Ceará, Brasil, el cual podría ser una mirmeciina (Brandão y Martins-Neto 1990), pero el estado de conservación no es bueno y se ha planteado que podría tratarse de un aculeado no formicido (Verhaagh 1996; Grimaldi *et al.* 1997).

Antes se relacionaba la hormiga *Prionomyrmex*, proveniente de ámbar del Báltico (hace 45-48 Ma) con las mirmecinas (Wheeler 1915; Dlussky 1997). Esto se fundamentaba más que todo en las semejanzas generales, como las mandíbulas alargadas, pero en las hormigas la longitud mandibular va y viene, y se debe escrutar la forma de la mandíbula también. Baroni Urbani (2000) reconoció esta incongruencia y pasó la especie fósil a *Nothomyrmecinae* e inclusive sinonimizó *Nothomyrmecia* como *Prionomyrmex*. Si bien hay un parecido muy convincente entre éstas dos hormigas, también hay unas cuantas diferencias nada despreciables. Discrepancias existen en la fórmula palpal, dentición mandibular, carena media en el clipeo, dentículos propodeales, peciolo pedunculado, y la constricción entre el primer y segundo segmento del gáster, y posiblemente en la configuración del esclerito basal de la inserción del escapo. Estos caracteres no se tomaron en cuenta para el análisis y no obstante que Baroni Urbani (2000) se valió de 34 caracteres en su análisis, para *Prionomyrmex*, 20 caracteres son desconocidos y uno

es extrapolado (Una situación de desconocimiento de caracteres es inevitable cuando uno mezcla taxones fósiles con taxones recientes, donde el acceso a caracteres es muy limitado para los fósiles.) De cuatro sinapomorfias postuladas entre *Prionomyrmex* y *Nothomyrmecia*, tres son inferidos y la cuarta, físicamente confirmada, es la carena lateral del clipeo. Un tipo de carena similar puede hallarse en algunas especies de *Pachycondyla*, lo que sugiere que la monofilia propuesta necesita de mayor apoyo. También hubiese sido provechoso incluir a más taxones en su análisis ya que sólo se incluyó a *Myrmecia*, *Nothomyrmecia*, *Prionomyrmex*, Myrmicinae, y Pseudomyrmecinae, además del grupo externo Vespidae, pero con tantos caracteres faltantes, tal vez los resultados hubiesen sido más ambiguos con taxones adicionales. A pesar de la sinonimia propuesta, dadas las diferencias es difícil ver estas dos especies como congenéricas; a lo sumo podrían ser de la misma subfamilia, pero tampoco se puede estar seguro que sean parientes tan cercanos porque las semejanzas podrían ser convergencias. El registro fósil en el hemisferio norte para *Nothomyrmecinae* parece ser posible, pero no para *Myrmeciinae*. De todos modos los pocos yacimientos conocidos, y la mayor cantidad de yacimientos en el hemisferio norte respecto el sur ensombrece cualquier discusión de éste tipo.

Hay varios géneros de hormigas en ámbar del Báltico, Sicilia y Myanmar que son enigmáticas en cuanto sus relaciones de parentesco con los demás formicidos como *Haidomyrmex*, *Electromyrmex*, *Electroponera*, *Pythiomyrmex*, y *Sicilomyrmex* entre algunos (Brown y Creighton 1978; Dlussky 1988, 1997; Wheeler 1915). Un candidato aún vivo para este grupo sería el género *Aulacopone*, una posible ponerina sin afinidades claras con otras ponerinas (Brown 1958, Taylor 1980; Lattke 1994). Todas estas hormigas, incluyendo a *Prionomyrmex*, podrían ser ejemplos de linajes propios de Laurasia y sirven para no menospreciar la regionalización faunística del pasado y su efecto sobre la diversificación de los formicidos. Sin embargo la presencia de grupos afro-orientales como *Oecophylla* y *Tetraoponera* en ámbar del Báltico (Dlussky 1997) sugieren que la dispersión, y en este caso la dispersión a través del Tetis, debe tomarse en cuenta. Entonces bien podría ser que las esfecomirmecinas sean de origen laurasiático, y las mirmecinas (y tal vez las notomirmecinas) de origen gondwánico, lo que a su vez implica un origen jurásico medio para las hormigas. La tesis de Crozier *et al.* (1997) todavía tiene vida.

Origen histórico de las hormigas suramericanas

A partir de la discusión anterior los orígenes se dividen de la formicofauna Suramericana en cuatro etapas históricas: grupos pangaeanos, grupos gondwánicos, grupos suramericanos y grupos paleárticos.

Grupos pangaeanos

Partiendo de un origen jurásico para las hormigas, ¿qué géneros dentro de la fauna actual podrían hallar sus raíces en eventos tan distantes? los candidatos serían hormigas con una amplia distribución a nivel global, generalmente raras y con representantes endémicos en diversas islas, además de provenir de grupos que se consideran filogenéticamente basales, es decir, hermanos de la mayoría de las hormigas existentes. Las postulaciones serían para *Probolomyrmex*, *Amblyopone*, *Prionopelta*, *Discothyrea* y *Proceratium* como los representantes de una diversificación temprana de hormigas. Todos estos géneros tienen pocas especies y son muy especializados, tanto en su biología como su morfología, y se capturan con limitada frecuencia salvo con el uso de tamizadores de hojarasca. Brown (1960) planteó que las amblioponinas actuales son sobrevivientes de una fauna más diversa del Cretácico, y Fisher (1997) postuló la posibilidad de una edad pre-Cretácica para las amblioponinas.

Grupos gondwánicos

Consideraremos Gondwana a partir del Jurásico Tardío (hace 152 Ma) cuando Norteamérica ya estaba separada del noroeste continental por el Mar de Tetis (Smith *et al.* 1994). Gondwana se empezaría a dividir casi tan pronto como se formó, con Africa como la primera gran masa continental que se desprende, quedando físicamente separado de Suramérica hace unos 100 millones de años. Suramérica permanecería como componente de Gondwana hasta que se disgrega de la Antártida hace unos 35-30 millones de años (Woodburne y Case 1996, McLoughlin 2001). Sin embargo las condiciones climáticas se habrían deteriorado unos 10 millones de años antes, a tal punto que la fauna “tropical” hubiese sido excluida. Sin embargo la cosa no se reduce a un simple escenario vicariante con un solo enfriamiento cuando se abrió la corriente circun-antártida, ya que los cambios climáticos han sido más complicados. Para el Cretácico Temprano hay evidencia de heladas estacionales para las latitudes mayores a 70°S, como fuerte anillamiento de los árboles y pérdida de follaje (McLoughlin 2001), pero para éstas latitudes las condiciones durante el Cretácico Tardío habrían mejorado como lo indica la presencia de plantas sensitivas a las heladas (Askin y Spicer 1994). El hecho es que los cambios climáticos han afectado las posibilidades de intercambio biótico a través de la Paleantártida, en especial sobre las especies “tropicales”, en una manera que apenas podemos imaginar.

Para precisar géneros de hormigas presentes sobre ese gran continente el primer criterio a usar es la ubicación de grupos monofiléticos esparcidos exclusivamente entre varias masas continentales excomponentes de Gondwana y sin un registro fósil en otras latitudes. Siempre con algo de cuidado ya que la falta de un registro fósil no necesariamente implica la ausencia del ser durante el pasado, sino que puede atribuirse a la falta de fósiles. Los candidatos son *Adelomyrmex*,

Eurhopalothrix, *Rhopalothrix*, *Heteroponera*, *Gnamptogenys*, *Monomorium*, *Perissomyrmex*, *Phalacromyrmex*, *Pyramica*, *Rogeria*, *Leptomymex*, *Sphinctomyrmex* y *Lordomyrma*. Cuando se trató de algunos de los endemismos chileños tocamos el tema de *Monomorium* y en la sección dedicada a las extinciones tratamos a *Perissomyrmex*. *Lordomyrma* se conoce de las regiones Indoaustralianas y Australasia y el género del norte de Suramérica *Bariamyрма* probablemente constituye una sinonimia de *Lordomyrma* (R.W. Taylor, com. pers.). *Adelomyrmex* es un grupo moderado con unas 30 especies conocidas desde México tropical hasta Colombia y tres especies en la región Indoaustraliana (Fernández, com. pers.). Este género, además, aparentemente es el hermano de *Baracidris*, un género endémico a otro continente gondwánico, África (F. Fernández, com. pers.). La tribu Basicerotini está distribuida desde el sur de Florida y el trópico mexicano hasta el norte de Argentina, con una especie endémica a Cuba. De los siete géneros conocidos, todos se encuentran en Suramérica y hay dos, *Eurhopalothrix* y *Rhopalothrix* que también se hallan en Melanesia, Nueva Caledonia, Fiji y Samoa. Hay una especie que se ha regado ampliamente hasta llegar a las Filipinas, pero ninguna se conoce de tierra firme asiática (Brown y Kempf 1960). Dentro de *Pyramica* el grupo *alberti* de Suramérica tiene sus afinidades más cercanos con el grupo *capitata* de la región oriental y Malasia (Bolton 2000). *Rogeria* tiene 39 especies, la mayoría de ellas neotropicales, pero tres de ellas se encuentran en Melanesia y Polinesia (Kugler 1994). Aunque el estudio no fue filogenético, si fue bien exhaustivo y el autor considera una especie de Samoa occidental como más parecida a especies de Centroamérica, y otra especie, conocida desde Nueva Guinea hasta Tahiti, como más parecida a un grupo de especies de Suramérica. *Leptomymex* es exclusivamente australiano salvo su presencia en fósiles de ámbar dominicano que señalan su presencia en América hace unos 20-23 millones de años (Baroni Urbani 1980). El género *Heteroponera* tiene 12 especies en Centro y Suramérica, tres especies en Australia y una en Nueva Zelanda (Shattuck 1999). Este género figura como muy emparentado con otro grupo monofilético constituido por tres géneros, uno principalmente australiano (*Rhytidoponera*), otro americano (*Ectatomma*) y el tercer género *Gnamptogenys* con poblaciones en América y en Melanesia y el Sureste Asiático (Brown 1958). En un análisis filogenético Lattke (2003b) halló instancias repetidas de relaciones hermanas entre grupos de especies del género *Gnamptogenys* de Suramérica por un lado, y del Sureste Asiático y Melanesia del otro lado. En ese caso se planteó explícitamente la separación de Gondwana como el evento vicariante responsable para explicar la presencia de *Gnamptogenys* en ambos lados del Pacífico.

Con África los grupos compartidos son pocos y estos sugieren raíces más remotas en el tiempo que para el cratón australiano ya que son todos a nivel supragenérico: Pseudomyrmecinae, y (Ecitoninae + Dorylinae). Posiblemente

compartimos un solo género endémico, *Paedalgus*, (Bolton y Belshaw 1993, F. Fernández, com. per.) y esta endemidad podría ser virtual ya que se conoce una especie de *Paedalgus* en Ceylon, y Ettershank consideraba que el rango de distribución se ampliaría a medida que se colectan más ejemplares. La relativa carencia de grupos endémicos compartidos entre África y Suramérica llama la atención si se considera que hormigas existían para la época en que se separaron estos continentes hace 100-90 Ma (McLoughlin 2001) y superar la brecha oceánica era una posibilidad, por los menos durante el cretácico. Esta ausencia en parte podría atribuirse a la extinción de grupos originalmente compartidos. La posibilidad de unas cuantas extinciones no debe descartarse ya que a pesar de su gran área continental (aproximadamente 40% más superficie que Suramérica), África apenas tiene la mitad en cuanto la cantidad de géneros endémicos que Suramérica. Más del 60% del continente africano es árido (Lancaster 1996), condiciones que no favorecen la diversificación de muchos linajes de formicidos. La altitud tampoco ayuda ya que su promedio es de 641m, y la mayor parte al sur y al este de la cuenca del Congo está entre 1.000 y 3.000 msnm (Sömmerfeld 1996). Aparte de las limitaciones actuales implícitas, los efectos de baja temperatura habrían sido más recios aún durante los máximos glaciales. Si los *Paedalgus* africanos son *Carebara*, podrían ser de origen gondwánico, como también podrían ser el producto de dispersión de un lado o el otro. La única especie conocida de *Sphinctomyrmex* en América proviene del SE de Brasil, mientras que hay dos especies en África, tres en las regiones oriental e Indoaustraliana y 16 en Australia (Bolton 1995a). ¿*Sphinctomyrmex* en América será de origen gondwánico o será un caso de dispersión transatlántica?

Grupos suramericanos

De todas las regiones biogeográficas, la neotropical, Africana y Australiana, excomponentes de la antigua Gondwana, tienen el mayor grado de endemismo y es precisamente la Neotropical la que tiene el mayor número de géneros endémicos (Bolton 1995a). Aquí consideraremos los grupos originarios después de aislarse Suramérica por el enfriamiento climático de las altas latitudes australes. Estas condiciones eran bien evidentes para el Eoceno Medio (hace 46 Ma), unos 10 millones de años antes de abrirse el estrecho entre la Antártida y Suramérica (Woodburne y Case 1996; McLoughlin 2001). Para esa época Suramérica ya estaba separada de África y de Norteamérica, y no sería hasta el cierre del istmo de Panamá durante el Plio-Pleistoceno que la soledad de Suramérica termina (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999). Entonces no es de extrañarse el origen evolutivo en Suramérica de muchos grupos de hormigas durante ese aislamiento que abarcó la mayor parte del Terciario. Suramérica es un vasto continente con una multiplicidad de ambientes y una extensión latitudinal que abarca desde los más tropical hasta lo más templado. Amplia oportunidad para que la evolu-

ción hiciera de las suyas. Entonces a partir de lo anteriormente expuesto podemos afirmar que Suramérica constituyó un centro de origen para algunos grupos de formicidos.

¿Quiénes podríamos señalar cómo autóctonos de nuestro continente? Lo ideal para guiar este tipo de especulación es tener buenas filogenias de los grupos considerados, tanto entre los géneros como dentro de ellos, añadiendo conocimientos de historia natural y bastantes datos de distribución. Pero como eso es pedir demasiado considerando el estado actual de conocimientos, hay que conformarse con criterios más modestos, y por supuesto sujetos a mayor error. Primero se recopila una lista de los géneros que son endémicos a Suramérica, o con una presencia mayoritaria en Suramérica, disminuyendo su diversidad a medida que se acerca al Neártico (Cuadro 4.1), donde figuran 62 géneros, de los cuales 16 son exclusivos de Suramérica. Si tomamos como criterio la existencia de un grupo hermano endémico o principalmente suramericano para cada uno de estos géneros entonces tendremos un argumento mejor para postular un origen suramericano.

Empecemos con Attini, Ecitoninae, *Pogonomyrmex*, y *Cephalotes*. Las cultivadoras de hongos hallan su grupo hermano en el género *Blepharidatta*, un género endémico a Suramérica (Schultz y Meier 1995). Hay tres géneros de Attini que son exclusivamente suramericanos (*Mycetarotes*, *Mycetophylax* y *Pseudatta*). La especie hermana de las demás *Apterostigma* se conoce solamente de la cuenca amazónica occidental (Lattke 1999) y *Apterostigma* en sí está entre el grupo más basal respecto los demás attinos (Schultz y Meier 1995). Por la condición áptera de las reinas de Ecitoninae y su presencia en ámbar dominicano, una fauna derivada principalmente del norte de Suramérica por conexiones terrestres (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999) hace 35-33 Ma, bien antes del choque con Panamá, se aboga por un linaje suramericano. *Pogonomyrmex* tiene como su probable hermano a *Hylomyrma* (Kusnezov 1963; Taber 1998), un género predominantemente suramericano; *Cephalotes* es hermano de *Procryptocerus*, y ambos son integrantes de Cephalotini. De Andrade y Baroni Urbani (1999) abogan por un origen reciente, por lo menos antes del Mioceno, para *Cephalotes* en vista de su alta diversidad y distribución endémica. Algunos géneros de Basicerotini (*Basiceros*, *Talaridris*, *Creightonidris*, *Protalaridris*) y de Dacetini (*Daceton*, *Acanthognathus*) también pueden calificar. Las relaciones filogenéticas no están claras en estas tribus, que tienen miembros en otras regiones biogeográficas, pero *Talaridris* y *Protalaridris* son similares y *Creightonidris* y *Basiceros* se parecen mucho uno al otro. *Daceton* aparentemente es hermana a las demás dacetinas y *Acanthognathus* también ocupa una posición algo basal dentro de Dacetini (Bolton 1999). *Simopelta* y *Belonopelta* aparentemente es-

Cuadro 4.1 Géneros de hormigas americanas con una diversidad de especies principalmente en Suramérica (sin asterisco), o exclusivamente de Suramérica (con asterisco). Géneros de posible origen pangeánico o gondwánico excluidos.

<i>Acanthognathus</i>	<i>Dorymyrmex</i>	<i>Nomamyrmex</i>
<i>Acanthoponera</i>	<i>Eciton</i>	<i>Ochetomyrmex</i> *
<i>Acanthostichus</i>	<i>Ectatomma</i>	<i>Octostruma</i>
<i>Acromyrmex</i>	<i>Forelius</i>	<i>Oxypoeus</i>
<i>Allomerus</i> *	<i>Gigantiops</i> *	<i>Paraponera</i>
<i>Apterostigma</i>	<i>Gnamptogenys</i>	<i>Phalacromyrmex</i> *
<i>Asphinctanilloides</i> *	<i>Hylomyrma</i>	<i>Pogonomyrmex</i>
<i>Atta</i>	<i>Lachnomyrmex</i>	<i>Procrptocerus</i>
<i>Azteca</i>	<i>Lenomyrmex</i>	<i>Protalaridris</i> *
<i>Basiceros</i>	<i>Leptanilloides</i> *	<i>Pseudoatta</i> *
<i>Belonopelta</i>	<i>Linepithema</i>	<i>Pseudomyrmex</i>
<i>Blepharidatta</i>	<i>Megalomyrmex</i>	<i>Sericomyrmex</i>
<i>Brachymyrmex</i>	<i>Melophorus</i> *	<i>Stegomyrmex</i>
<i>Carebarella</i>	<i>Mycetarotes</i> *	<i>Simopelta</i>
<i>Cephalotes</i>	<i>Mycetophylax</i> *	<i>Talaridris</i> *
<i>Cheliomyrmex</i>	<i>Mycetosoritis</i>	<i>Thaumatomyrmex</i>
<i>Creightonidris</i> *	<i>Mycocepurus</i>	<i>Trachymyrmex</i>
<i>Cylindromyrmex</i>	<i>Myrcidris</i> *	<i>Tranopelta</i>
<i>Cyphomyrmex</i>	<i>Myrmelachista</i>	<i>Typhlomyrmex</i>
<i>Daceton</i> *	<i>Myrmicocrypta</i>	<i>Wasmannia</i>
<i>Dinoponera</i> *	<i>Neivamyrmex</i>	

tán muy emparentados (Baroni Urbani 1975). *Asphinctanilloides* y *Leptanilloides* son hermanos dentro de la subfamilia Leptanilloidinae (Brandão *et al.* 1999). Baroni Urbani (1995) señala relaciones muy cercanas de parentesco entre dos especies fósiles de *Pheidole* de ámbar dominicano y un grupo de especies de Indo-Malasia y Australia.

Los patrones de diversidad y distribución en los géneros *Gnamptogenys* y *Ectatomma* señalan un origen suramericano, con una mayor diversidad en Suramérica y la presencia en el norte de su rango de pocas especies de amplia distribución, incluyendo Suramérica (Lattke 2003b). *Allomerus* generalmente se encuentra en domacios de algunas plantas de la cuenca amazónica, y la frecuente relación de la morácea *Cecropia* con *Azteca*, con modificaciones de la planta que le hace la vida más fácil a las hormigas, lleva a sospechar de una relación larga entre hormiga y planta. *Dinoponera*, se reproduce por medio de obreras fértiles, lo que compromete su capacidad de dispersión y están distribuidas por la cuenca amazónica, más no la del Orinoco y son más diversas hacia el sur de Brasil, llegando a Argentina (Kempf 1972). En cuanto a los demás géneros solamente se podría decir que quedan como sospechosas de ser “sudacas”, y considerando el largo aislamiento de nuestro continente durante el Terciario esta conclusión es razonable. El rango de distribución de estos grupos tropicales, en los casos más septentrionales, generalmente no llega más allá de las provincias neotropicales del golfo de México o Sierra Madre Oriental (Morrone 2001).

Del Cuadro 4.1 ya se eliminaron *a priori* los grupos de origen propuesto como pangeánico y gondwánico, considerados anteriormente; sin embargo la estirpe gondwánico de parte de nuestra fauna se ve a niveles más profundos en las genealogías cuando consideramos algunos de estos géne-

ros autóctonos. La monofilia de una agrupación formada por las tribus (Basicerotini + Dacetini + Phalacromyrmecini) según Baroni Urbani y De Andrade (1994) y Bolton (1998) también sugiere raíces profundas ya que cada uno tiene géneros con una distribución disyuntiva. La tribu Phalacromyrmecini está compuesta por tres géneros monotípicos, *Phalacromyrmex* del SE de Brasil que tiene sus parientes más cercanos en los géneros *Ishakidris*, conocido de Sarawak, y *Pilotrochus*, conocido de Madagascar (Bolton 1984; 1998). Hay otras relaciones hermanas de parentesco con grupos paleotropicales como en el caso de Ecitoninae con Dorylinae (Baroni Urbani *et al.* 1992), y el caso de Cephalotini con el género *Cataulacus* (De Andrade y Baroni Urbani 1999), y *Pseudomyrmex* y *Myrcidris* con *Tetraponera*, un género exclusivamente paleotropical (Ward 2001), y la situación de *Melophorus* en la tribu Melophorini (ver endemismos chileños). Son casos que sugieren la existencia de una mirmecofauna gondwánica ancestral a estos grupos que jamás conoceremos. Esta claro que aún hay muchos interrogantes sobre las relaciones filogenéticas entre las hormigas y no podemos estar seguros que alguna vez existieron miembros de algunos de estos taxones en otros continentes. Esto podría ser la situación en relictos como el género *Stegomyrmex*, una mirmicina altamente especializada, pero difícil de relacionar con cualesquiera otros miembros de su subfamilia. *Tatuidris* es un enigmático género monotípico de mirmicinas, rara vez colectado, que se conoce desde Veracruz, México hasta el Caquetá de Colombia (Rojas-Fernández 1996; F Fernández 2002b). *Gigantiops* es una formicina cuyas relaciones con las demás formicinas no se conocen. *Typhlomyrmex* y *Paraponera* son dos ponerinas que también tienen parentescos ambiguos y podrían igualmente ser remanentes de grupos que tuvieron una mayor extensión en el pasado.

Grupos paleárticos

A medida que se iba acercando Suramérica a Norteamérica el aislamiento de su fauna llegaría a su final. Posibilidades de intercambio terrestre habrán surgido durante el Campaniano Tardío - Maastrichtiano Temprano (hace 76-70 Ma) a través del arco proto-antillano o durante el Mioceno Medio (hace 10-15 Ma), pero éste último es más dudoso (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999). En la sección dedicada a los endemismos tratamos a los grupos neárticos de hormigas y aquí nos limitamos a señalar los dos géneros que han logrado penetrar Suramérica desde el norte: *Aphaenogaster* y *Stenamma*, y ellas solamente han llegado hasta Colombia. *Stenamma* está presente en bosques mayores de 1.800m del suroeste de Colombia (Fernández *et al.* 1996). Los demás grupos neárticos que han penetrado el Neotrópico lo han hecho en su parte meso y norteamericana. Todos estos géneros tienen mayor diversidad en la región Neártica con una disminución progresiva en la riqueza de especies a medida que se avanza hacia el sur. En el caso de *Aphaenogaster* es más fácil argumentar un origen extranjero porque está dentro de una tribu (si es que es monofilética) con 9 géneros que están distribuidos en Eurasia en su mayoría, salvo unas pocas especies de *Messor* en Norteamérica, y el omnipresente *Pheidole* (Bolton 1995a). Sin embargo una situación alternativa podría plantearse en el caso de una especie fósil de *Aphaenogaster* descrita por De Andrade (1995) de ámbar dominicano. Esta especie tiene cierto parecido con un grupo de especies de Indo-Malasia y con una especie oriunda de Madagascar, y en el caso de establecerse relaciones hermanas de parentesco entonces estaríamos ante la posibilidad de una extinción del grupo en Suramérica. Cualquiera que sea el caso, la contribución de grupos originarios de Norteamérica a la diversidad Suramericana ha sido exigua.

Dispersión

Si aceptamos el origen suramericano de algunos grupos de hormigas, entonces tenemos que aceptar la posibilidad que tenían de dispersarse hacia otros continentes como Norteamérica, o posiblemente hacia África. El registro fósil evidencia el gran intercambio de fauna vertebrada cuando se unieron los dos continentes a través del istmo de Panamá hace unos 3.5 millones de años (Brown y Lomolino 1998). Fósiles de vertebrados señalan conexiones, posiblemente a través de islas, hace 140-120 Ma (Brown y Lomolino 1998), además de las oportunidades señaladas en la sección anterior. Si los mamíferos lo pudieron hacer, también las hormigas tuvieron su oportunidad. La fecha o fechas exactas probablemente no corresponderían a las oportunidades ofrecidas a los mamíferos terrestres debido a la capacidad de las formas sexuales de formicidos para volar, así que se tienen que considerar mayores oportunidades para pasar la brecha durante todo el Cenozoico o a través de las islas proto-antillanas durante el Cretácico. Indicios al respecto se pueden hallar en fósiles del ámbar de Chiapas, México citadas por Brown

(1973): unas obreras posiblemente de *Azteca*, unos machos ectatomminos, y unos machos de Attini, posiblemente *Mycetosoritis*, además de *Cephalotes* (De Andrade y Baroni Urbani 1999). Los yacimientos de ámbar mexicano tienen una antigüedad de aproximadamente 22.5 - 26 Ma (Poinar 1992). Debido a la mayor continuidad de oportunidades de dispersión posible para insectos voladores, tampoco podemos afirmar quién o quiénes han sido más rápidos en colonizar el norte. Una excepción notable entre las hormigas es el grupo de las ecitoninas, cuyas reinas no pueden volar. Si tomamos los grupos de hormigas anteriormente señalados como de origen tanto gondwánico como suramericano, y que tienen una distribución que incluye Norteamérica, entonces tenemos los candidatos para movimiento hacia el norte (Cuadro 4.1). Por la cantidad de géneros que han penetrado Meso y Norteamérica, podemos concluir que la invasión desde el sur fue más exitosa que los movimientos al contrario, en contraste a lo ocurrido con los mamíferos durante el Gran Intercambio.

El levantamiento andino puede ser invocado como una vía de dispersión también por brindar a la fauna de regiones templadas una franja altitudinal con un clima favorable para penetrar zonas tropicales, como también permitir desplazamiento a fauna que sencillamente se adaptó evolutivamente a los diversos hábitats de montaña. El género *Leptanilloides* está distribuido a lo largo de los Andes o su piedemonte. De las cuatro especies conocidas, tres se han colectado en hábitats mayores a los 3.000m (Brandão *et al.* 1999). La especie *Cylindromyrmx boliviae* y el complejo de *strigata* en *Gnamptogenys* son taxones que se encuentran distribuidos por los Andes y la cordillera de la costa en Venezuela (De Andrade 1998; Lattke 1995). Los ríos y las selvas de galería también pueden facilitar la dispersión, en especial por conectar áreas boscosas con áreas de llanos y sabanas. También se ha discutido más arriba el papel que podrían haber jugado los cambios climáticos y los consecuentes cambios de biomas en dispersar especies con afinidades a sabanas.

Extinciones

La extinción, lejos de ser un fenómeno inusual o netamente cíclico, es una parte íntima de la historia evolutiva, con una tasa de fondo algo normal: interrumpido por sus puntos críticos ocasionales (Futuyma 1998). Entonces es natural preguntarse ¿qué efecto ha tenido la extinción sobre la fauna de hormigas en América? Un patrón de extinción se ha observado en lo que actualmente es La Española, a través de los fósiles en ámbar de yacimientos del Mioceno Medio a Temprano de República Dominicana. La riqueza de especies y géneros representados en el ámbar evidencian la extinción de varios grupos de hormigas si se compara con la fauna actual. No sólo esto es evidente a nivel de géneros (Baroni Urbani 1995), donde el número de géneros contemporáneos es de 31, comparado con 43 géneros de la fauna fósil, sino también se puede observar a nivel de especies presentes en

algunos géneros como *Pseudomyrmex*, con once especies conocidas de ámbar y seis especies recientes (Ward 1992), o *Cephalotes*, con doce especies en ámbar y nueve especies recientes en La Española (De Andrade y Baroni Urbani 1999). Esta riqueza aparentemente mayor para la fauna extinta respecto a la reciente se ha explicado como consecuencia de un muestreo mayor para la fauna fósil, ya que los fósiles abarcan un lapso de varios millones de años. Otra razón por la diferencia sería el efecto insular, donde la superficie terrestre hubiese sido mayor para la época de origen del ámbar (De Andrade y Baroni Urbani 1999). Esta última explicación es corroborada por la hipótesis de conexión terrestre entre La Española y el continente suramericano hace 35-33 Ma (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999).

Hay evidencia de extinción del todo el hemisferio a nivel de género como *Leptomymex*, cuyos restos se conocen en el ámbar dominicano y los únicos representantes vivos solamente se hallan en la región Indaustraliana (Baroni Urbani y Wilson 1987). La extinción de especies dentro de un género, dejando una que otra especie con el calificativo de relictos podría verse en un género muy raro como la mirmicina *Perissomyrmex* con una especie conocida en Centroamérica (Longino y Hartley 1994) y otra en la región Oriental (Baroni Urbani y De Andrade 1993), desde Bután hasta Malasia. Indicios de especies relictas, lo que queda de linajes una vez diversos pero después podados por extinciones, a veces se pueden inferir de los análisis filogenéticos realizados durante trabajos de revisión. Estas sospechas se levantan cuando queda una que otra especie, generalmente algo plesiomórfica, que no puede ser incluida dentro de cualquier grupo monofilético y se sitúa como hermana de algún grupo o grupos muy numerosos en especies. Un posible relictos es el género monotípico *Paraponera* de las ponerinas. Esta bestia aparece algo “basal” o hermano a las demás ponerinas en algunos esquemas filogenéticos (Lattke 1994, Grimaldi *et al.* 1997, Keller 2000). ¿Será un producto de evolución inde-

pendiente en Suramérica o fue lo que quedó de un linaje de distribución más amplio? Otros relictos podrían ser los géneros *Daceton*, *Tatuidris*, y *Stegomyrmex*, entre otros.

Si alguna vez hubiese otra subfamilia que las actuales representadas en la fauna suramericana es una posibilidad, pero esto no podrá ser conocido hasta que tengamos algún registro fósil fidedigno. Posibles conexiones fósiles con grupos hoy en día no existentes pueden ser indicados por los fósiles de *Ameghinoia piatnitzki*, *Polanskiella smekali*, y de *Cariridris bipetiolata*, todas posibles mirmeciinas (Viana y Rossi 1957; Rossi de García 1983; Brandão *et al.* 1990). Ojalá algún día se descubra una veta de ámbar cretácico en Suramérica pero por el momento lo único que se conoce son hallazgos en copal de Colombia, y esto no pasa de unos pocos miles de años en edad en el mejor de los casos (D. Grimaldi, com. pers.).

La actual deforestación masiva y transformación de paisajes provocada por el hombre amerita mención por ser una contribución a la extinción de hormigas y otras formas de vida. Si bien no conocemos casos concretos de extinción de hormigas atribuibles a esta deforestación, ya se han hecho estudios sobre extinciones locales usando remanentes de bosques y la ausencia de ecitoninas llama la atención (Terborgh *et al.* 1997). Ecitoninas son uno de los grupos que se ausentan al fragmentarse los bosques (Palacio 1999) y hay estudios teóricos que lo explican (Partridge *et al.* 1996). La deforestación ha sido generalizada y se han documentado niveles atroces en algunos sitios claves como la mata atlántica de Brasil o Costa Rica. Una de las consecuencias de esta destrucción será una distorsión de los patrones de distribución que hará más difícil interpretar la biogeografía e historia evolutiva de nuestras hormigas. En este sentido se debe enfatizar la importancia de coleccionar en sitios que están en eminente peligro de destrucción, los cuales usualmente son fácilmente accesibles, en vez de gastar recursos en viajes logísticamente complicados a sitios remotos.

Comentarios finales (por ahora)

La diversidad de nuestra mirmecofauna se viene desarrollando desde el mismo origen de los formícidos y todos los eventos de esa larga historia han dejado su huella: la separación de Gondwana y los regionalismos consecuentes, las orogenias, los grandes cambios climáticos, adaptaciones claves, especializaciones, competencia y los cambios de flora y fauna. Incontables linajes habrán surgido e igualmente se habrán extinguido sin huella o apenas dejando uno que otro sobreviviente después de tantos millones de años. Esta historia evolutiva fogosa y burbujeante es sugerida por los contados fósiles que tenemos, los patrones de distribución, la actual existencia de tantas especies y géneros endémicos, cómo también la presencia de los llamados taxones relictos. Darle sentido a lo que observamos en la actualidad no será

cosa de un día para otro, por más que uno se trasnoche. A medida que se va conociendo la taxonomía, elucidando las filogenias, conociendo la historia natural y publicando listas de fauna podremos tener una mejor base para hacer y contestar preguntas sobre las hormigas. Para poder avanzar en la biogeografía de nuestras hormigas necesitamos más revisiones taxonómicas donde no solamente se hace buena taxonomía alfa, sino que también se reconozcan por lo menos grandes agrupaciones monofiléticas de especies. En estas revisiones no basta con solamente hacer listados de todas las localidades de donde provino el material examinado, sino mapas con puntos representando cada localidad y las especies agrupadas en grupos monofiléticos. Pero además de lo estrictamente mirmecológico, hace falta aportes de índole

geológico, paleontológico y climatológico para comparar y corroborar o refutar posibles escenarios, poniendo de relieve la vastedad de la biogeografía y su naturaleza sintética.

El lector debe tomar algunas ideas expuestas en este capítulo con cautela, en especial en lo que concierne con las explicaciones históricas. Si bien se han intentado sustentar hasta donde sea posible, éstas no dejan de ser especulaciones que deben ser revisadas con cuidado para corroborar sus méritos o destruir sus elucubraciones. Muchos de los escenarios biogeográficos los interpreto con vicarianza, pero las cosas se complican porque siempre está la sombra de la dispersión cuando tratamos tantos millones de años, ya que la

efectividad de una barrera geográfica a la dispersión es inversamente proporcional al tiempo durante el cual funciona, y que durante el Cretácico las barreras oceánicas no eran tan extensas como lo son actualmente (McLoughlin 2001). También debe considerarse el papel que juegan los cambios de los rangos geográficos como consecuencia de alteraciones climáticas o modificaciones geográficas, además del efecto de las extinciones regionales (Baroni Urbani 1995). En fin, todo es parte del juego y en el caso de este ensayo cualquier parecido con la realidad es pura coincidencia ya que mi intención es ser un *agent provocateur* de discusión, propiciando un alboroto de mayores investigaciones y discusión de ideas.

Agradecimientos

Este ensayo fue instigado por Fernando Fernández, un tratante de mirmecólogos del peor tipo, usando su entusiasmo sin límites por las hormigas para ponerme a trabajar. Gracias Fernando por eso y por las sugerencias, espero haber dado la talla. También debo agradecer a C. Baroni Urbani, M. De Andrade, X. Espadaler, R. Keller, J. Longino, y P. Ward. Todos ellos expresaron sus opiniones y sugerencias, atajaron errores y contribuyeron enormemente a mejorar este ensayo. También cabe señalar que no todos expresaron su solidaridad por lo menos con algunas de las ideas; en cualquier caso la responsabilidad final corre por cuenta mía.

Literatura citada

- Andrade, M. L. De. 1995. The ant genus *Aphaenogaster* in Dominican and Mexican Amber (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. IX: Pheidolini). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B* 223:1-11.
- Andrade, M. L. De. 1998. Fossil and extant species of *Cylindromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Revue Suisse de Zoologie* 105:581-664.
- Andrade, M. L. De y C. Baroni Urbani. 1999. Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B* 271:1-889.
- Askin, R. y R. Spicer. 1994. The Late Cretaceous and Cenozoic history of vegetation and climate at Northern and Southern high latitudes: a comparison, pp. 156-173 in *Effects of past global change on life* National Research Council, Washington, D.C., EEUU.
- Awise, J. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EEUU, 447pp.
- Baroni Urbani, C. 1977. Materiali per una revisione della sottofamiglia Leptanillinae Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologica Basiliensia* 2:427-488.
- Baroni Urbani, C. 1980. The first fossil species of the Australian ant genus *Leptomyrmex* in amber from the Dominican Republic. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B*. 62:1-10.
- Baroni Urbani, C. 1995. Invasion and extinction in the West Indian ant fauna revisited: the example of *Pheidole* (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. VIII: Myrmicinae, partim.). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B*, 222:1-12.
- Baroni Urbani, C. 2000. Rediscovery of the Baltic amber ant genus *Prionomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) and its taxonomic consequences. *Eclogae Geologica Helvetica* 93: 471-480.
- Baroni Urbani, C., B. Bolton y P.S. Ward. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17:301-329.
- Baroni Urbani, C. y M. L. De Andrade. 1993. *Perissomyrmex monticola* n. sp., from Bhutan: the first natural record for a presumed Neotropical genus with a discussion on its taxonomic status. *Tropical Zoology* 6:89-95.
- Baroni Urbani, C. y M. L. De Andrade. 1994. First description of fossil Dacetini ants with a critical analysis of the current classification of the tribe (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae, VI: Dacetini). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B*: 198:1-65.
- Baroni Urbani, C. y E.O. Wilson. 1987. The fossil members of the ant tribe Leptomyrmecini (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 94:1-8.
- Berry, P.E., O. Huber y B. Holst. 1995. Floristic analysis and phytogeography, pp. 161-191 in P. Berry, B. Holst y K. Yatskievich, eds., *Flora of the Venezuelan Guayana*. Volume 1. Introduction. Missouri Botanical Garden, Missouri, EEUU, 320 pp.
- Bolton, B. 1984. The diagnosis and relationships of the myrmicinae ant genus *Ishakidris* gen. n. (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 9:373-382.

- Bolton, B. 1987. A review of the *Solenopsis* genus-group and revision of Afrotropical *Monomorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology Series* 54:263-452.
- Bolton, B. 1990a. Abdominal characters and status of the cerapachyine ants (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* 24:53-68.
- Bolton, B. 1990b. The higher classification of the ant subfamily Leptanillinae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 15:267-282.
- Bolton, B. 1990c. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* 24:1339-1364.
- Bolton, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the world* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EEUU, 222 pp.
- Bolton, B. 1995a. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 29:1037-1056.
- Bolton, B. 1995b. *A new general catalogue of the ants of the world* Harvard University Press, Massachusetts, EEUU, 504 pp.
- Bolton, B. 1998. Monophyly of the dacetonine tribe-group and its component tribes (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the Natural History Museum of London (Entomology)* 67:65-78.
- Bolton, B. 1999. Ant genera of the ant tribe Dacetoniini (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 33:1639-1689.
- Bolton, B. 2000. The ant tribe Dacetini *Memoirs of the American Entomological Institute* (Parte 1). 65: 1-491; (Parte 2) 65: 491-1028.
- Bolton, B. y R. Belshaw. 1993. Taxonomy and biology of the supposedly lestopibiotic ant genus *Paedalgus* (Hym.:Formicidae). *Systematic Entomology* 18:181-189.
- Brandão, C. 1990. Systematic revision of the neotropical ant genus *Megalomyrmex* Forel (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae), with description of thirteen new species. *Arquivos de Zoologia* (São Paulo) 31:411-481.
- Brandão, C. 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 35: 319-412.
- Brandão, C., J. Diniz, D. Agosti y J. Delabie. 1999. Revisión of the Neotropical ant family Leptanilloidinae. *Systematic Entomology* 24:17-36.
- Brandão, C., R. Martins-Neto y M. Vulcano. 1990. The earliest known fossil ant (first southern hemisphere Mesozoic record) (Hymenoptera:Formicidae:Myrmecinae). *Psyche* 96:195-208.
- Brothers, D. y J. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-302.
- Brown, J. y M. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, EEUU, 691pp.
- Brown, W.L., Jr. 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bulletin of Museum of Comparative Zoology* 118:173-362.
- Brown, W.L., Jr. 1960. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini. *Bulletin of Museum of Comparative Zoology* 122:145-230.
- Brown, W.L., Jr. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas, pp. 161-185 in B. Meggers, E. Ayensu, y W. Duckworth, eds., *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Brown, W.L., Jr. 1974. A supplement to the revision of the ant genus *Basiceros* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the New York Entomological Society* 82:131-140.
- Brown, W.L., Jr. 1975. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. *Search Agriculture* (Ithaca, N.Y.) 5:1-115.
- Brown, W.L., Jr. 1976. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, subtribal characters. Genus *Odontomachus*. *Studia Entomologica* 19:67-171.
- Brown, W.L., Jr. 1978. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section B. Genus *Anochetus* and bibliography. *Studia Entomologica* 20:549-638.
- Brown, W.L., Jr. 1980a. *Protalaridris* genus nov. *Pilot Registry of Zoology* Card 36.
- Brown, W.L., Jr. 1980b. *Protalaridris armata* species nov. *Pilot Registry of Zoology* Card 37.
- Brown, W.L., Jr. 2000. Chapter 5. Diversity of ants, pp. 45-79 in D. Agosti, J. Majer, L. Alonso, T. Schultz, eds., *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., EEUU, 280 pp.
- Brown, W.L., Jr. y F. Carpenter. 1979. A restudy of two ants from Sicilian amber. *Psyche* 85:417-423.
- Brown, W. L. y W. W. Kempf. 1960. A world revision of the ant tribe Basicerotini. *Studia Entomol. (N. S.)* 3:161-250.
- Brown, W.L., Jr. y W. W. Kempf. 1967. *Tatuidris*, a remarkable new genus of Formicidae. *Psyche* 74:183-190.
- Clapperton, C. 1993. Nature of environmental changes in South America at the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 101:189-208.
- Condie, K. y R. Sloan. 1997. *Origin and evolution of earth: principles of historical geology*. Prentice-Hall, Inc. Nueva Jersey, EEUU, 498pp.
- Colinvaux, P.A., M.B. Bush, M. Steinitz-Kannan y K. C. Miller. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science* 274:85-88.
- Creighton, W. S. 1950. The ants of North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 104:1-585.

- Crisci, J., L. Katinas y P. Posadas. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires, Argentina.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor, Caracas.
- Crozier, R., L. Jermini y M. Chiotis. 1997. Molecular evidence for a Jurassic origin of ants. *Naturwissenschaften* 84:22-23.
- Cuezzo, F. 2000. Revisión del género *Forelius* (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). *Sociobiology* 35:197-277.
- Diniz, J. 1990. Revisão sistemática da tribo Stegomyrmecini, com a descrição de uma nova espécie (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 34:277-295.
- Dlusskyi, G. M. 1988. Ants from (Paleocene?) Sakhalin amber. *Paleontological Journal* 22:50-61.
- Dlusskyi, G. M. 1997. Genera of ants (Hymenoptera: Formicidae) from Baltic Amber. *Paleontological Journal* 31:616-627.
- Dlusskyi, G. 1999. [Nuevas taxa de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de ámbar canadiense]. *Paleontologicheskii Zhurnal* 33:409-412 (en ruso).
- Du Bois, M. y J. La Polla. 1999. A preliminary view of colombian ants (Hymenoptera: Formicidae) preserved in Copal. *Entomological News* 110:162-172.
- Fagua, G. 1999. Variación de las mariposas y hormigas de un gradiente altitudinal de la Cordillera Oriental (Colombia), pp. 317-362 en G. Amat, M. Andrade, y F. Fernández, eds., *Insectos de Colombia Vol. II*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales, Santafé de Bogotá, 433 pp.
- Fernández, F. 2001. Hormigas de Colombia. IX: Nueva especie de *Lenomyrmex*. *Revista Colombiana de Entomología* 27:201-204.
- Fernández, F. 2002a. Revisión de las hormigas *Camponotus* del subgénero *Dendromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* (São Paulo) 42:47-101.
- Fernández, F. 2002b. New ant records for Colombia and South America *Revista Colombiana de Entomología* 28(2):215.
- Fernández, F., M. Baena y E.E. Palacio. 1996. Hormigas de Colombia. V: El género *Stenammas* Westwood (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Tacaya* 5:9-10.
- Fernández, F. y E.E. Palacio. 1997. Clave para las *Pogonomyrmex* del norte de Suramérica, con la descripción de una nueva especie. *Revista de Biología Tropical* 45:1649-1661.
- Fernández, F. y E.E. Palacio. 1999. *Lenomyrmex*, an enigmatic new ant genus from the Neotropical Region (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Systematic Entomology* 24:7-16.
- Fernández, F., E.E. Palacio, W. Mackay y E. Mackay. 1996. Capítulo X. Introducción al estudio de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Colombia, pp. 349-412 en M.G. Andrade, G. Amat y F. Fernández, eds., *Insectos de Colombia, estudios escogidos*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Santafé de Bogotá, 541 pp.
- Fisher, B. 1997. Biogeography and ecology of the ant fauna of Madagascar (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 31:269-302.
- Fjedlså, J. y C. Rahbek. 1997. Species richness and endemism in South American birds: implications for the design of networks of nature reserves, pp. 466-482 in W. Laurance y R. Bierregard Jr., eds., *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, EEUU, 616 pp.
- Fontenla, J. L. 1994. Biogeografía de *Macromischa* (Hymenoptera: Formicidae) en Cuba. *Avicennia* 1:19-29.
- Fontenla, J. L. 1997. Lista preliminar de las hormigas de Cuba (Hymenoptera: Formicidae). *Cocuyo* 6:18-21.
- Fontenla, J. L. 2000. Historical biogeography and character evolution in the phylogenetic taxon *Macromischa* (Hymenoptera: Formicidae: *Leptothorax*). *Transactions of the American Entomological Society* 126:401-416.
- Fowler, H. 1984. Latitudinal gradients and diversity of the leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de Biología Tropical* 31:213-216.
- Francoeur, A. 1973. Révision taxonomique des espèces néartique du groupe *fusca*, genre *Formica* (Formicidae, Hymenoptera). *Mémoires de la Société Entomologique du Québec* 3:1-316.
- Futuyma, D. 1998. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates. Sunderland, Mass., EEUU, 763+ pp.
- Gaston, K. 1994. *Rarity*. Chapman and Hall, Londres, Inglaterra, 205 pp.
- Gaston, K. y J. Spicer. 1998. *Biodiversity: an introduction*. Blackwell Science Ltd., Inglaterra, Reino Unido, 113 pp.
- Gentry, A. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 85:156-159.
- Gotwald, W.H., Jr. 1995. *Army ants. The biology of social predation*. Cornell University Press, N.Y., EEUU, 302 pp.
- Grimaldi, D., D. Agosti y J. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3208:1-43.
- Grimaldi, D. y D. Agosti. 2000a. The oldest ants are Cretaceous, not Eocene: comment. *Canadian Entomologist* 132:691-693.
- Grimaldi, D. y D. Agosti. 2000b. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:13678-13683.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.
- Haffer, J. 1990. Avian species richness in tropical South America. *Studies of Neotropical Fauna and Environments* 25:157-183.

- Haffer, J. 2001. Ciclos de tiempo e indicadores de tiempos en la historia de Amazonia, pp. 119-128 en J. Llorente B. y J.J. Morrone, eds., *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México, D.F., 277pp.
- Heterick, B. E. 2001. Revision of the Australian ants of the genus *Monomorium* (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebrate Taxonomy* 15:353-459.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, EEUU, 732 pp.
- Hooghiemstra, H. y T. van der Hammen. 2001. Desarrollo del bosque húmedo neotropical en el Neogeno y en el Cuaternario: la hipótesis de los refugios, pp. 129-136 en J. Llorente B. y J.J. Morrone, eds., *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México, D.F., 277pp.
- Humphries, C. y L. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography. Second edition: interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford University Press, N.Y., EEUU, 187 pp.
- Ihering, H. von. 1894. Die Ameisen von Rio Grande do Sul. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 39:321-446.
- Iturralde-Vinent, M. A. 1988. *Naturaleza geológica de Cuba*. Ed. Científico-Técnica, La Habana, 146 pp.
- Iturralde-Vinent, M. A. y R. D. MacPhee. 1999. Paleogeography of the Caribbean Region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238:1-95.
- Kaspari, M. 2000. A primer on ant ecology, pp. 9-24 in D. Agosti, J. Majer, L. Alonso, T. Schultz, eds., *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., EEUU, 280 pp.
- Keller, R. 2000. Cladistics of the tribe Ectatommini (Hymenoptera: Formicidae): a reappraisal. *Insect Systematics & Evolution* 31:59-69.
- Kempf, W.W. 1970. Levantamento ds formigas da mata amazônica, nos arredores de Belém do Pará, Brasil. *Studia Entomologica* 13:321-344.
- Kempf, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. *Studia Entomologica* 15:3-344.
- Kempf, W. W. 1973. A revision of the Neotropical ant genus *Hylomyrma* Forel (Hymenoptera, Formicidae). *Studia Entomologica* 16:29-32.
- Kempf, W.W. 1974. A review of the Neotropical ant genus *Oxyepocus* Santschi (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* 17:471-512.
- Kempf, W. W. 1978a. Considerações zoo-geográficas de um levantamento mirmecológico no Estado de São Paulo – Brasil. *Studia Entomologica* 20:39-41.
- Kempf, W. W. 1978b. A preliminary zoogeographical analysis of a regional ant fauna in Latin America. *Studia Entomologica* 20:43-62.
- Kempf, W. W. y K. Lenko. 1976. Levantamento da formicofauna no litoral norte e ilhas adjacentes do Estado de São Paulo, Brasil. I. Subfamilias Dorylinae, Ponerinae e Pseudomirmecinae (Hym., Formicidae). *Studia Entomologica* 19:45-66.
- Kingdon, J. 1989. *Island Africa*. Princeton University Press, Nueva Jersey, EEUU, 287 pp.
- Kugler, C. 1994. Revision of the ant genus *Rogeria* (Hymenoptera: Formicidae) with descriptions of the sting apparatus. *Journal of Hymenoptera Research* 3:17-89.
- Kugler, C. y W. L. Brown, Jr. 1982. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the description of two new species. *Search Agriculture* (Ithaca N.Y.), 24:1-8.
- Kusnezov, N. 1955. Evolución de las hormigas. *Dusenía* 5:1-34.
- Kusnezov, N. 1963. Zoogeografía de la hormigas en Sudamérica. *Acta Zoológica Lilloana*, 19:25-186.
- Labandeira, C. y G. J. Eble. The fossil record of insect diversity and disparity, in J. Anderson, F. Thackeray, B. Van Wyk y M. De Wit, eds., *Gondwana Alive: Biodiversity and the evolving biosphere* Witwaterstrand University Press, Johannesburgo, Africa del Sur (en prensa).
- Lancaster, N. 1996. Desert environments, pp. 211-237 in W. M. Adams, A. S. Goudie y A. R. Orme, eds., *The physical geography of Africa*. Oxford University Press, Nueva York, EEUU, 383+pp.
- Lattke, J.E. 1994. Phylogenetic relationships and classification of the Ectatommini. *Entomologica Scandinavica* 25:105-119.
- Lattke, J.E. 1995. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 4:137-193.
- Lattke, J. E. 1997. Revisión del Género *Apterostigma* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Arquivos de Zoologia* (São Paulo) 34:121-221.
- Lattke, J.E. 1999. A new species of fungus-growing ant and its implications for attine phylogeny (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 24:1-6.
- Lattke, J. E. 2003a. A taxonomic revision and phylogenetic analysis of the ant genus *Gnamptogenys* Roger in Southeast Asia and Australasia (Hymenoptera: Formicidae). *University of California Publications in Entomology* (en prensa).
- Lattke, J. E. 2003b. Biogeographic analysis of the ant genus *Gnamptogenys* Roger in Southeast Asia -Australasia (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Journal of Natural History* (en evaluación).
- Lattke, J. E., F. Fernández y E.E. Palacio. El Género *Gnamptogenys* Roger en Colombia y Ecuador (Hymenoptera: Formicidae) (En evaluación).
- Levings, S. 1983. Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: some causes of patchy species distributions. *Ecological Monographs* 53:435-455.

- Llorente, B. y J.J. Morrone, eds. 2001. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México, D.F., 277 pp.
- Longino, J. y P. Hanson. 1995. The ants (Formicidae), pp. 588-620 in P. Hanson y I. Gauld, eds., *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, N.Y., EEUU, 893 pp.
- Longino, J. y D. Hartley. 1994. *Perissomyrmex snyderi* (Hymenoptera: Formicidae) is native to Central America and exhibits worker polymorphism. *Psyche* 101:195-202.
- MacKay, W. P. 1996. A revision of the ant genus *Acanthostichus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 27:129-179.
- Maes, J.-M. y W. MacKay. 1993. Catálogo de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Nicaragua. *Revista Nicaragüense de Entomología* 23:1-46.
- McLoughlin, S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany* 49:271-300.
- Medel, R. y R. Vásquez. 1994. Comparative analysis of harvester ant assemblages of Argentinian and Chilean arid zones. *Journal of Arid Environments* 26:363-371.
- Morrone, J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales y Tesis, Sociedad Entomológica Aragonesa 3:1-148.
- Morrone, J. y J. Crisci. 1995. Historical biogeography: an introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:373-401.
- Mpodozis, C. y V. Ramos. 1989. The Andes of Chile and Argentina, pp. 59-90 in G. Ericksen, M. Cañas-Pinochet y J. Reinemund, eds, *Geology of the Andes and its relation to hydrocarbon and mineral resources*. Circum-Pacific Council for Energy and Mineral Resources Earth Science Series, v11.
- Olson, D. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology* 10:129-150.
- Palacio, E. 1999. Hormigas legionarias (Hymenoptera: Formicidae: Ecitoninae) de Colombia, pp. 117-190 en G. Amat, M. Andrade, y F. Fernández, eds., *Insectos de Colombia Vol. II* Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales, Santafé de Bogotá, 433pp.
- Parrish, J. 1993. Paleogeography of the Opening South Atlantic, pp. 8-27 in W. George y R. Lavocat, eds, *The Africa - South America Connection*. Clarendon Press, Oxford, Inglaterra, 150pp.
- Partridge, L., N. Britton y N. Franks. 1996. Army ant population dynamics: the effect of habitat quality and reserve size on population size and time to extinction. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*. 263: 753-741.
- Patton, J., M. N. da Silva, M. Lara y M. Mustringi. 1997. Diversity, differentiation, and the historical biogeography on nonvolant small mammals of the neotropical forests, pp. 455-465 in W. Laurance y R. Bierregard Jr., eds., *Tropical forest remnants*. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago, EEUU, 616 pp.
- Perrault, G. 1999. L'architecture thoracique associée à la jonction pronoto-mésothoracique des ouvrières de fourmis (Hymenoptera: Formicidae). Intérêt pour la phylogénie du groupe. *Annales de la Société Entomologique de France* 35:125-163.
- Perrault, G. 2000. Les Probolomyrmecinae, nouvelle sous-famille pour le genre *Probolomyrmex*. *Bulletin de la Société Entomologique France* 105:253-272.
- Petrulevicius, J. 1999. Insectos del Cenozoico de la Argentina. 58:95-103.
- Poinar, G. 1992. *Life in amber*. Stanford University Press, California, EEUU, 350 pp.
- Poinar, G., B. Archibald y A. Brown. 1999. New amber deposit provides evidence of early paleogene extinctions, paleoclimates and past distributions. *The Canadian Entomologist* 131:171-177.
- Poinar, G., C. Baroni Urbani y A. Brown. 2000. The oldest ants are Cretaceous, not Eocene: Reply. *The Canadian Entomologist* 132:695-696.
- Räsänen, M., A. Linna, J. Santos y F. Negri. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269:386-390.
- Rasnysin, A.P. y X. Martínez-Declós. 1999. New Cretaceous Scoliidae (Vespida – Hymenoptera) from the Lower Cretaceous of Spain and Brazil. *Cretaceous Research* 20(6):567-772.
- Riccardi, A.C. 1987. Cretaceous paleogeography of southern South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 59:169-195.
- Rust, J. y N. Andersen. 1999. Giant ants from the Paleogene of Denmark with a discussion of the fossil history and early evolution of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 125:331-348.
- Robbins, R. y P. Opler. 1997. Butterfly diversity and a preliminary comparison with bird and mammal diversity, pp. 69-82 in M. Reaka-Kudla, D. Wilson y E.O. Wilson, eds., *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources* Joseph Henry Press, Washington, D.C., EEUU, 551 pp.
- Robertson, H. 2000. Formicidae (Hymenoptera: Vespoidea). En Dâuves - Biodiversity of the Brandberg Massif, Namibia (A. Kirk-Sprigg y E. Marais [eds]) *Cimbebasia Memoir* 9:371-382.
- Rojas-Fernández, P. 1996. Capítulo 29. Formicidae (Hymenoptera), pp. 483-500 en J. Llorente, A. García-Aldarte y E. González-Soriano, eds, *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. IBUNAM, México, D.F., 660pp.
- Rossi de García, E. 1983. Insectos fósiles en la formación Ventana (Eoceno). Provincia de Neuquén. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 38:17-23.

- Schultz, T. y R. Meier. 1995. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Systematic Entomology* 20:337-370.
- Shattuck, S. 1992. Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae. *Sociobiology* 21:1-181.
- Shattuck, S. 1999. *Australian ants, their biology and identification*. C.S.I.R.O Publishing, Victoria, Australia. 226pp.
- Smith, A., D. Smith y B. Funnell. 1994. *Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines*. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra, 54pp.
- Snelling, R. 1976. A revision of the honey ants, genus *Myrmecocystus* (Hymenoptera: Formicidae). *Natural History Museum of Los Angeles County Museum Bulletin* 24:1-163.
- Snelling, R. y J. Hunt. 1975. The ants of Chile (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Chilena de Entomología* 9:63-129.
- Storey, B. 1995. The role of mantle plumes in continental breakup: case histories from Gondwanaland. *Nature* 377:301-308.
- Sömmerfeld, M.A. 1996. Tectonics, geology, and long-term landscape development, pp. 1-17 in W. M. Adams, A. S. Goudie y A. R. Orme, eds., *The physical geography of Africa* Oxford University Press, Nueva York, EEUU, 383+pp.
- Taber, S. 1998. *The world of the harvester ants*. Texas A & M University Press, Texas, EEUU., 213 pp.
- Taylor, R. W. 1980. Notes on the Russian endemic ant genus *Aulacopone* Arnoldi (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 86:353-361.
- Terborgh, J., L. Lopez, J. Tello, D. Yu y A.R. Bruni. 1997. Transitory states in relaxing ecosystems of land bridge islands, pp. 256-274 in W. Laurance y R. Bierregard Jr., eds., *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, EEUU, 616 pp.
- Van der Hammen, T. y M. Absy. 1994. Amazonia during the last Glacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109:247-261.
- Vanzolini, P. 1970. *Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies*. Instituto Geográfico de São Paulo. Serie Teses e Monografías, 3:1-56.
- Verhaagh, M. 1996. Warum die älteste bekannte Ameise keine ist (Hymenoptera). *Beiträge der Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart* 11.
- Viana, M. J. y J. A. Rossi. 1957. Primer hallazgo en el Hemisferio Sur de Formicidae extinguidos y catálogo mundial de las Formicidae fósiles. Primera parte. *Ameghiniana* 1:108-113.
- Viana, V., A. Tabanez y J. Batista. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic Forest, pp. 351-365 in W. Laurance y R. Bierregard Jr., eds., *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, EEUU, 616 pp.
- Ward, P.S. 1989. Systematic studies on pseudomyrmecine ants: revision of the *Pseudomyrmex oculatus* and *P. subtilissimus* species groups, with taxonomic comments on other species. *Quaestiones Entomologicae* 25:393-468.
- Ward, P.S. 1992. Ants of the genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Dominican amber, with a synopsis of the extant Antillean species. *Psyche* 99:55-85.
- Ward, P.S. 1993. Systematic studies on *Pseudomyrmex* acacia-ants. *Journal of Hymenoptera Research* 2:117-168.
- Ward, P. S. 1994. *Adetomyrma*, an enigmatic new ant genus from Madagascar (Hymenoptera: Formicidae), and its implications for ant phylogeny. *Systematic Entomology* 19:159-175.
- Ward, P.S. 1999. Systematics, biogeography and host plant associations of the *Pseudomyrmex viduus* group (Hymenoptera: Formicidae), *Triplaris*- and *Tachigalia*-inhabiting ants. *Zoological Journal of the Linnean Society* 126:451-540.
- Ward, P. S. 2000. Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities, pp. 99-121 in D. Agosti, J. Majer, L. Alonso y T. Schultz, eds., *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 280 pp.
- Ward, P.S. 2001. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the ant genus *Tetraponera* (Hymenoptera: Formicidae) in the Oriental and Australian regions. *Invertebrate Taxonomy* 15:589-665.
- Watkins, II J. F. 1976. *The identification and distribution of New World army ants*. Baylor University Press, Texas, EEUU, 102 pp.
- Wheeler, W.M. 1915. The ants of the Baltic Amber. *Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg* 55:1-142.
- Wilson, E. O. 1988. The biogeography of West Indian ants (Hymenoptera: Formicidae), pp. 214-230 in J. Liebherr, ed., *Zoogeography of Caribbean insects* Cornell University Press, Ithaca, EEUU, 285pp.
- Wilson, E. O. 1992. *The diversity of life*. W. Norton & Company, Nueva York, E.E.U.U., 424 pp.
- Wing, M. 1968. Taxonomic revision of the Nearctic genus *Acanthomyops* (Hymenoptera: Formicidae). *Memoirs of the Cornell University Agricultural Experiment Station* 405:1-173.
- Woodburne, M. y J. Case. 1996. Dispersal, vicariance, and the Late Cretaceous to Early Tertiary land mammal biogeography from South America to Australia. *Journal of Mammalian Evolution* 3:121-161.
- Zolessi, L. de y M. Philippi. 1987. Lista sistemática de las especies de formicidos del Uruguay. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 11:1-9.

Capítulo 5

Breve introducción a la biología social de las hormigas

F. Fernández

Las hormigas son los insectos sociales más conspicuos. Tradicionalmente su biología social se ha reducido a colonias con una reina dominante que es la única con descendencia, asistida por sus hijas infértiles; los machos aparecen ocasionalmente para cuando la colonia va a reproducir otras tantas. Aunque esta sencilla imagen puede aplicarse a varios grupos de estos insectos, el estudio de la fascinante biología de las hormigas ha mostrado un cuadro mucho más complicado, variado y enigmático. Sigue una muy breve introducción a la biología de la colonia, que apenas muestra la “punta del iceberg” en las múltiples estrategias sociales (o no tan sociales) de las hormigas.

Todas las hormigas son sociales. Esto contrasta con las abejas y avispas, en donde sólo fracciones del total de especies son sociales o presentan algún grado de sociabilidad (Wilson 1971; Michener 1974; O’Neill 2001). Por fuera de Hymenoptera el único grupo de artrópodos con todas sus especies sociales es el de las termitas (Isoptera). Algunas hormigas poseen comportamientos derivados que incluso las llevan al parasitismo y la pérdida total de obreras.

Este capítulo se divide en dos partes: La primera es la biología “clásica” de hormigas, con un repaso a los hechos y conceptos que se conocen en el comportamiento de una colonia típica. La segunda parte expone los hechos que muestran la gran riqueza de “desviaciones” en el comportamiento estándar de las colonias, reseñando aquellas excepciones que se están volviendo más comunes de lo esperado. En esta parte veremos que la biología de las hormigas es tan fascinante y llena de sorpresas como su diversidad morfológica y larga historia geológica. Buena parte de la sección II se tomó de *Hormigas no tan sociales* (Fernández 1999).

Biología social de las hormigas

Ciclo de vida

Primero veamos el ciclo de vida de una colonia común y corriente. El nido (que puede estar en un tronco, en la hojarasca, debajo del suelo, las ramas de un árbol) es el sitio donde todos sus miembros pasarán el resto de sus vidas. Allí encontramos a la reina, que es una hembra fértil, generalmente más grande que las obreras y con los ovarios desarrollados para la puesta de huevos. El término “reina” nos sugiere que ésta goza más o menos de ciertos privilegios, como los reproductivos (la única que pone huevos y tiene descendencia) y de atención personalizada (no sale del nido a buscar comida y a exponerse a depredadores). Sus hijas, las cuales son las llamadas obreras, constituyen la casi totalidad de miembros activos de la colonia. El término obrera tiene también su connotación de “proletariado”, pues éstas han de vivir día a día en los trabajos de la colonia, buscando comida, reparando daños en el nido, defendiendo la casa de

enemigos e intrusos, y más aún, no tienen la opción de ser madres. Mientras la reina vive varios años, la obrera (si no pasa antes algún percance o termina en el estómago de algún otro animal) muy poco, un mes o un año. Y además está el macho, que, como en todos los himenópteros tiene un papel más bien de segundón. Vivirá ara el momento que se le requiera: fecundar a las hembras vírgenes que intentarán iniciar una nueva colonia. Después de esto, poco le queda por vivir o hacer, siendo atacadas y engullidas por otro animal. Cuando la colonia tiene una sola reina se dice que es monogínica.

Hay dos formas básicas en que una colonia puede crearse: por fundación independiente o por fundación en masa (Figura 5.1). En el primer caso las futuras reinas (esto es, hembras ya fecundadas) inician la fundación de una nueva colo-



Figura 5.1 Formas de fundación de nidos en hormigas (Tomado de Hölldobler y Wilson 1990)

nia solitariamente. Estas hembras tienen tórax masivos, con reservas ricas para afrontar un período largo de espera hasta que nazcan sus hijas que salgan fuera del nido a buscar el sustento. Cuando es una sola reina la fundadora se dice que es un proceso de haplometrosis; si son varias las reinas fundadoras se habla de pleometrosis. En el primer caso, si la reina permanece como la única hembra reproductiva, estamos hablando de monoginia primaria. Si a una colonia se le agregan posteriormente más reinas (reinas supernumerarias), se dice que hay poliginia secundaria. Volviendo al caso de pleometrosis, puede suceder que de las varias reinas fundadoras sólo una sobreviva o quede al mando reproductivo de la colonia: a esto se le llama monoginia secundaria. Si todas (o la mayoría de reinas) sobreviven entonces hay una poliginia primaria.

Volvamos al caso de fundación en masa. Aquí la futura reina (o reinas) están acompañadas de obreras de la colonia madre. Estas hembras son más pequeñas, y sus tórax son masivos con reservas de grasas, dado que estas reinas van a tener una “mano de obra” disponible. Si una sola hembra es la fundadora, puede ser la única presente en la futura colonia (monoginia primaria) o puede admitir reinas supernumerarias (poliginia secundaria). Si se trata de varias reinas iniciando un nido, volvemos al caso de poliginia primaria (Hölldobler y Wilson 1990).

Estas estrategias no son estrictas y estudios recientes muestran que las especies, las poblaciones y las colonias son más flexibles de lo pensado, variando su estructura, dinámica y composición de acuerdo con las circunstancias ambientales, colonias vecinas y demás factores (Bourke y Franks 1995). Por ejemplo, en la hormiga del fuego importada (*Solenopsis invicta*) las poblaciones en su tierra nativa (Brasil) son monogínicas, pero las poblaciones en EEUU, donde son invasoras, son mono o poligínicas (Taber 2000).

Nidos y colonias

Una colonia pasa más o menos por al menos tres estadios (Hölldobler y Wilson 1990), siendo el descrito arriba el estadio de fundación, en el cual las hembras vírgenes buscan aparearse con machos para iniciar un nuevo nido. Normalmente las hembras salen del nido madre y buscan aparearse con machos venidos de otros sitios distantes. A diferencia de otros grupos, aquí no estamos presenciando galanteos ni elaborados rituales: la hembra puede aparearse con un macho (monandria) o varios (poliandria) con cierta rapidez, pues son bastantes los depredadores dispuestos a darse un banquete con estos insectos ricos en energía. Si la hembra sobrevive quizás encuentre un sitio apropiado para el inicio de la colonia; los machos tienen un triste destino, muriendo en la boca de otro animal o de hambre ante la imposibilidad de

regresar a casa. Suponiendo que alguna de estas hembras pueda sobrevivir a los tantos obstáculos (depredadores, colonias enemigas, falta de lugar para nidificar), esta iniciará un nuevo nido en el cual, en semanas o meses estará en pleno crecimiento (estadio ergonómico). Si la colonia sobrevive a los avatares de depredadores, parásitos, calamidades locales o la competencia (o las trampas de algún mirmecólogo), después de varios años puede llegar a una maduración que geste la producción de hembras vírgenes y machos (estadio reproductivo).

En la fundación tradicional la hembra se encierra para iniciar su colonia “a solas” (fundación claustral). Esta parece ser la forma más común en hormigas. En el caso de fundaciones en masa (referidas arriba) puede darse el caso de “fundación por brote”, en el cual un grupo de hormigas abandona el nido en masa con una o más reinas. También puede darse un proceso menos común (hormigas legionarias), donde un nido puede dividirse en dos con todos sus conjuntos de reinas fértiles, obreras y formas inmaduras (fisión).

Si las colonias ocupan un solo nido se dice que son monódomas, pero si ocupan varios nidos (ceranos entre sí) se habla de colonias polídomas. En un sitio dado, normalmente podemos encontrar con poblaciones de hormigas cuyos colonias y nidos son mutuamente excluyentes, y cuyas obreras presentan hostilidad para con obreras de otras colonias. A estas se les llama multicolonias. Pueden darse casos de lugares en donde las hormigas posean colonias cuyos límites son borrosos, con cierta “mezcla” de obreras de una colonia a la otra sin obstáculos; en este caso se trata de unicolonias.

¿Por qué las hormigas son sociales?

Para Carlos Darwin los insectos sociales eran un “abominable problema” para hacer de la selección natural una respuesta satisfactoria para la evolución de las especies. Si las obreras de una colonia son estériles y no dejan descendencia ¿cómo puede actuar la selección sobre ellas? Este “abominable” problema no tuvo una aparente solución sino hasta mediados del siglo pasado, cuando un biólogo (Hamilton) propuso la selección parental, como un compromiso entre genética, parentesco de obreras y selección para explicar la evolución y mantenimiento del comportamiento altruista en las hormigas y otros himenópteros sociales.

En organismos donde el padre y la madre son diploides, cada hijo hereda la mitad de los cromosomas de cada padre, y cada hijo comporta en promedio la mitad de sus genes con cualquier hermano. En hormigas el hecho de que el macho sea haploide crea un desbalance en la repartición genética de la progenie en una colonia. En una colonia con una sola reina, un solo padre y todas las hijas estériles existen pro-

porciones definidas de genes compartidos entre sus miembros. La reina comparte el 50% de sus genes por igual con cualquiera de sus hijos. Cada una de sus hijas (obreras) comparte un 75% con cualquiera de sus hermanas. Si una de estas obreras pudiera procrear, estaría compartiendo un 50% de sus genes con cada miembro de su progenie: los descendientes de esta obrera compartirían menos del 40% de sus genes con sus tías. Entonces, para una obrera es mejor “invertir” energía en cuidar hermanas (con las cuales comparte más genes) que criar su propia descendencia (con la cual comparten menos genes).

Desde mediados de la década de los 60 la propuesta de Hamilton gozó de aceptación y recepción entre evolucionistas y etólogos, como una explicación a la existencia de división de la reproducción en himenópteros sociales. Para Hamilton (1964) el desbalance genético causado por la haplodiploidía es la clave en la evolución de la sociabilidad en himenópteros sociales. En la colonia típica puede ser más conveniente para una obrera cuidar y mantener a sus hermanas que tener sus propias hijas. Al “invertir” energía en sus hermanas está salvando más de sus propios genes, y puede ser una estrategia más provechosa que arriesgarse a fundar y mantener su propia colonia. Obsérvese también que una obrera está compartiendo tan sólo un 25% con cada uno de sus hermanos, y la reina estaría compartiendo también 25% con cualquiera de sus nietas. Así, entre todas estas opciones de parentesco, conviene a las reinas evitar que sus hijas sean madres, y a las obreras les es más provechoso renunciar a la procreación y cuidar de la colonia, aún a costa de sus vidas.

La propuesta de Hamilton no es la única para explicar la sociabilidad en insectos. En 1974 Alexander propuso que en estos insectos la reina manipula a sus hijas para su propio beneficio, obligándolas a cuidar de su progenie e impidiéndoles engendrar: esta es la hipótesis de la *manipulación parental*. Cinco años después Mary J. West-Eberhard (1979), especialista en avispas sociales, propone que una obrera puede aumentar su éxito reproductivo colaborando en la colonia, en vez de fundar su propio nido (hipótesis *mutualista*).

Para algunos evolucionistas, cada una de estas propuestas puede explicar el fenómeno de la sociabilidad en los himenópteros, aunque la elegancia y matemática de Hamilton han hecho de la selección parental la favorita en el estudio de la sociabilidad en hormigas y otros himenópteros (Wilson 1971). De hecho, para algunos investigadores las aparentes violaciones a esta propuesta (colonias poliginicas, etc: véase la Parte II de este capítulo) pueden explicarse dentro del cuerpo teórico de las ideas de Hamilton, sin afectar seriamente su robustez (Bourke y Franks 1995). Por otra parte, las termitas son sociales pero no son haplodiploides, por lo cual el sesgo genético no puede aplicarse a ese orden de insectos.

Hormigas no tan sociales

Investigaciones recientes han mostrado que las colonias de hormigas tradicionales pueden ser menos comunes de lo pensado, y que aquellas formas de comportamiento “anómalas” son más comunes de lo creído: colonias con múltiples reinas, reinas con múltiples apareamientos, reinas y obreras polimórficas, nidos sin reinas, obreras que asesinan a sus reinas, nidos con intercambio de obreras y aceptación de reinas extrañas, machos longevos. Las estrategias de comportamiento social en las hormigas son mucho más variadas, ricas y sorprendentes de lo creído hasta hace poco. Estos nuevos estudios comprometen la propuesta realizada en los 70 para explicar el alto grado de “sacrificio” o altruismo en estos insectos.

Si la genética (bajo la mira neodarwinista) no puede explicar todas las manifestaciones “anómalas” en el comportamiento social de las hormigas, ¿dónde puede estar la luz en el túnel? Algunos investigadores piensan que la teoría y principios de la autorganización pueden ayudar a entender.

Número de reinas

Además de las colonias monogínicas (con una sola reina), existen aquellas donde coexisten varias reinas funcionales (poliginia). Las especies mono tienden a diferir en varios atributos con las poligínicas. Por ejemplo en el primer caso las reinas suelen ser de larga vida en colonias que se reproducen por haplometrosis, mientras que en el segundo caso las reinas suelen ser más pequeñas, de corta vida, y las colonias se pueden expandir por pleometrosis o fisión del nido. También se cree que el número de reinas es una estrategia como respuesta a factores ambientales, riesgos de fundación sin ayuda, costos de dispersión (Heinze y Tsuji 1995). Lo destacable es que el número de reinas incrementa las probabilidades de que las obreras del nido tengan poca relación entre sí, compartiendo pequeñas fracciones de genes. En nidos con múltiples reinas es más difícil aplicar la propuesta de Hamilton, pues muchas obreras estarían defendiendo un nido y manteniendo progenies nuevas de obreras con las cuales compartirían escasas relaciones de sangre.

Poliandria

Aunque algunas reinas se aparean sólo una vez (monandria), algunas se aparean varias veces con diferentes machos (poliandria) antes de fundar un nuevo nido. Aunque algunos de estos machos sean del mismo nido, otros provienen de nidos vecinos y aún otros más de lugares lejanos. Esto, por supuesto, influencia el grado de parentesco de las obreras de la colonia, como en el caso de la poliginia. En algunos casos, si las reinas de colonias poligínicas tienen múltiples apareamientos, el grado de heterogeneidad genética es aún mayor.

Gamergates

Se ha detectado en muchas especies de hormigas cazadoras (Ponerinae) nidos con obreras que se aparean y ponen huevos fértiles (gamergates). Estas obreras reproductoras reemplazan la función de la inexistente reina. En algunos casos se ha observado que hay contiendas y peleas ritualizadas (raras veces terminando en heridas graves) entre obreras dominantes para lograr el preciado puesto de reproductora de la colonia. Las subordinadas, aunque acepten a la dominante, están continuamente al acecho para desbancar a la líder o destruirle sus huevos. A este comportamiento no podemos llamarle precisamente altamente social: las obreras subordinadas parecen hacer su oficio a “regañadientes”.

Partenogénesis obligada

El nacimiento de machos de huevos no fertilizados (hecho común en himenópteros) corresponde al tipo de partenogénesis arrenótoica. Pero el otro tipo de partenogénesis, telitoca, que implica el nacimiento de hembras de madres no fertilizadas, es raro en hormigas. En Japón se han estudiado dos especies de hormigas, *Pristomyrmex pungens* y *Cerapachys biroi* donde existe partenogénesis telitoca obligada.

En una serie de interesantes experimentos Tsuji (1988) mostró que los nidos de *Pristomyrmex* carecen de machos y hembras fértiles. Por lo menos un gran grupo de obreras (las intranidales) poseen ovarios desarrollados y pueden poner huevos viables. El hecho de que no exista una casta reproductora (la reina) diferenciable por morfología y comportamiento de una casta infértil (las obreras) hace difícil aplicar a esta especie los parámetros aplicados a formas eusociales (Hölldobler y Wilson 1990).

Parasitismo y esclavismo

Aunque en porcentaje pequeño, algunas especies de hormigas han dejado las complejidades del comportamiento social para tomar ciertos atajos. Algunas especies han perdido la casta obrera y sólo poseen belicosos soldados que atacan nidos de hormigas, saquean huevos y larvas y las transportan hasta sus propios nidos. Las obreras que nacen servirán a sus raptoras (y no a sus hermanas originales) y quedarán en condición de esclavas de por vida. Cuando mueran, las esclavistas buscarán otro nido y repetirán el ciclo. En un extremo mayor, en algunas pocas especies las reinas invaden nidos ajenos y lo explotan temporal o permanentemente para el beneficio de su propia descendencia (Buschinger 1990). Estas prácticas parasíticas son también variadas, desde coexistencia hasta eliminación total de la reina o hembras asaltadas.

¡Matricidios?

Las hormigas del fuego (*Solenopsis* grupo *geminata*) son de las más estudiadas entre los formícidos gracias a su importancia económica. Recientemente Balas y Adams (1996) estudiaron la mortalidad de reinas en *Solenopsis invicta*. En esta especie, que ha invadido el sur de los EEUU, existe la fundación de nuevas colonias con el concurso de varias reinas (pleometrosis). Con el nacimiento de las obreras, aumenta la inestabilidad de las reinas produciendo agresividad entre ellas. Las propias obreras contribuyen a la eliminación de reinas. Los experimentos de estos investigadores mostraron, sorprendentemente, que en casos donde la mayoría de obreras correspondían a una sola reina, esta no tenía (como era de esperarse) buenas opciones de sobrevivir. En otras palabras, el hecho de ser la madre principal no evitaba que pudiese ser eliminada por sus propias hijas. El matricidio no es de esperarse en estos insectos altamente sociales. Al parecer, los lazos de sangre entre madres e hijas es lo menos importante cuando llega el fatal momento de escoger una sola reina.

Conflicto de intereses

Los apartados anteriores han mostrado, en pocas palabras, la gran heterogeneidad genética que se puede observar dentro de hormigas. Esto ha hecho pensar que existe un conflicto de intereses entre reinas y obreras por la producción de machos. En colonias monogínicas y monandrias las obreras comparten más genes con sus hermanas que con sus hermanos. Algunos piensan que las obreras preferirían invertir más recursos en otras hermanas (con las cuales comparten más genes) que en sus hermanos (menos genes compartidos), en oposición a la reina, la cual invierte recursos iguales en cada sexo (hijas e hijos) pues con cada uno de éstos comparte genes en proporciones iguales.

En 1976 Trivers y Hare propusieron que, debido al conflicto entre reinas y obreras por la producción de la prole, estas invertirán tres veces más en la producción de hermanas que en machos. Esta es la famosa proporción 3:1, en oposición a la de la reina, 1:1. Esto crea un balance de fuerzas entre madre e hijas, donde ésta tenderá a evitar que aquellas tengan sus propios hijos (por partenogénesis), pues éstos (los nietos) compartirán apenas un 25% de genes con la abuela.

Existen datos poco uniformes sobre la extensión de este conflicto y su resolución. Algunos resultados sugieren que son las obreras las que “ganan” en este conflicto, pero aparentemente en la contienda se usa el engaño y la agresión ((Heinze *et al.* 1994).

¿Es suficiente la selección parental para explicar la eusociabilidad?

Se debe a Hamilton (1964) la formulación matemática y teórica de aquello que se acuñaría como selección parental (*[kin selection]* véase arriba, Parte I). En Bourke y Franks (1995)

se define: “Selección parental es la selección natural de genes para acciones sociales por vía de los genes compartidos entre el protagonista de la acción y sus parientes”. Estos autores consideran esta propuesta como una teoría de “nivel profundo” y no una “hipótesis local”. En efecto, como teoría que genere estudios de corroboración, produjo un gran impacto en la biología evolucionaria y del comportamiento (Futuyma 1998), y, de hecho, cierta sensación de poder explicativo (Dawkins 1981).

Pero, ¿realmente se trata de una teoría fuerte? Una primera objeción, señalada arriba, es que, al descansar sobre sistemas haplodiploides sólo es aplicable a himenópteros. Las termitas, todas sociales, son diploides. Existe incluso un mamífero social (rata topo de África) y muy recientemente se encontró un crustáceo marino social (aparentemente diploide). Por otro lado, existen algunos artrópodos (p.e. en escarabajos y ácaros) donde hay haplodiploidía pero no comportamiento social.

Si nos limitamos sólo a los himenópteros, la sociabilidad es un fenómeno más bien poco frecuente. De las más de 200.000 especies descritas sólo un pequeño porcentaje es altamente social, alrededor de 16.000 especies, menos del 8% (Snelling 1981). Puesto que la proporción de nuevas especies que se están descubriendo (o que se estiman) es mayor en las formas solitarias que en las sociales (La Salle y Gauld 1991), el porcentaje de sociales puede ser aún más pequeño. ¿Por qué la sociabilidad no es más alta en un orden tan diverso y tan antiguo?

Se conocen los himenópteros desde el Triásico, hace más de 200 millones de años. Se argumenta que en estos insectos ha existido una serie de atributos que los han “predispuesto” para la sociabilidad, como construcción elaborada de nidos, uso de feromonas, comportamiento cooperativo en hembras, posesión de aguijón. Así, la selección parental estaría reforzada por estos atributos y no necesariamente por sí sola sería la explicación de la sociabilidad en Hymenoptera. Sin embargo, existen varios linajes de avispa y abejas con todos estos requisitos y sin ningún asomo de sociabilidad. En las avispas cazadoras de arañas (Pompilidae), p.e. no hay eusociabilidad sino a lo sumo cierto grado de construcción cooperativa de nido de barro en especies de *Ageniella*. En otra familia importante y con ricos repertorios de construcción y aprovisionamiento de nidos, como Crabronidae (=Sphecidae), hay algunas formas semisociales pero la alta sociabilidad sólo se conoce en un género, *Microstigmus*.

Algunos de los apartados de arriba han mostrado una serie de comportamientos que se consideraban “inusuales” en hormigas. Bajo la perspectiva de la selección parental sus adherentes han visto estos casos como excepciones o desviaciones que se pueden “acomodar” al cuerpo de la teoría hamiltoniana. Sin embargo, a medida que crecen las evidencias de que los comportamientos “inusuales” no son tan inusuales, puede ser cada vez más engorroso acomodar las

nuevas observaciones a la teoría defendida. Quizás podría ser mejor buscar otras explicaciones y examinar otras teorías por si el edificio hamiltoniano se cae estrepitosamente.

Autorganización y sociabilidad

Nacida dentro de la física y química para “describir la emergencia de patrones macroscópicos más allá de procesos e interacciones definidas en el nivel microscópico” (Bonabeau *et al.* 1997), la *teoría de la autorganización* se ha extendido al campo de la biología, particularmente el de la etología, y finalmente a los insectos sociales (p.e. Aron 1990). La teoría se ha aplicado a diversos patrones de comportamiento en hormigas (p.e. *Leptothorax*, *Solenopsis* y *Pheidole*), abejas (*Apis*), avispas sociales (*Polistes*) y termitas (*Macrotermes*).

Bonabeu y colegas definen autorganización como “el conjunto de mecanismos dinámicos por los cuales aparecen niveles globales en un sistema a partir de interacciones entre sus componentes de bajo nivel”. Se trata de una “propiedad emergente” más allá de ser una propiedad impuesta sobre el sistema por una influencia externa.

La autorganización posee cuatro “ingredientes”. 1- Reacción positiva (amplificación): acciones simples que promueven la creación de estructuras (p.e. el reclutamiento de hormigas a una fuente de alimentos); 2- Reacción negativa: contrapeso a la reacción positiva, p.e. ayudando a la estabilización de un patrón colectivo (saturación, agotamiento, competencia) (p.e. cuando el número de obreras disponibles es insuficiente para explotar una fuente de alimento, o llegan hormigas de otra colonia o especie a esta fuente de alimentación); 3- Amplificación de fluctuaciones: por ejemplo, las acciones al azar (hormigas buscando alimento caminando sin rumbo fijo) pueden descubrir soluciones espontáneamente (toparse con una rica e inexplorada fuente de alimento); 4- Interacciones múltiples: Bajo una “mínima densidad de individuos mutuamente tolerantes” un individuo de una colonia puede generar una estructura autorganizada. Consecuentemente, los autores de esta propuesta resumen tres características de la autorganización: 1- La creación de estructuras espaciotemporales en un medio inicialmente ho-

mogéneo; 2- La posible coexistencia de diferentes estados estables (“multiestabilidad”); 3- La existencia de bifurcaciones en frente de parámetros variables.

La aplicación de las ideas arriba expuestas a varios aspectos en el comportamiento de los insectos sociales ha mostrado algunas consecuencias interesantes. Sus investigadores se apresuran a aclarar que la autorganización no es “mecanismo universal” y que variadas acciones de comportamiento en insectos sociales pueden tener otra explicación (p.e. el uso de la feromona por la reina para el control de la colonia). Estas personas piensan que su teoría puede incluso coexistir con otras propuestas.

Existen dos aspectos atractivos en la autorganización: primero, se puede aplicar a todos los insectos sociales. La selección parental descansa en el mecanismo de la haplodiploidía, universal en Hymenoptera, pero ausente en Isoptera (termitas). Segundo, supera el problema de los bajos grados de cercanía genética entre individuos de una misma colonia (p.e. poliginia, poliandria, reinas adoptadas), el cual ha sido un problema importante para la selección parental. Acerca del origen y evolución de la sociabilidad, la autorganización no ofrece respuestas completas. No explica, p.e., el origen de comportamiento social en los artrópodos, aunque, según sus autores, “no contradice sino que complementa las teorías en evolución”. De hecho, sus propagadores piensan que puede hablarse de selección operando sobre sistemas autorganizados, y que algunos de éstos puede ser “favorecidos por la evolución”.

Perspectivas

Probablemente, como en otras áreas de la ciencia, no encontremos nunca un mecanismo universal que explique satisfactoriamente el origen y mantenimiento de la sociabilidad en los artrópodos y otros organismos. Puede que cada uno de los expuestos someramente en este artículo tenga parte de la respuesta, sin excluirse mutuamente. Quizás necesitemos de nuevas formas de enfrentar el fenómeno: aunque sólo un pequeño porcentaje de especies en el mundo es social, su preponderancia en los ecosistemas terrestres es indiscutible.

Cuadro 5.1 Glosario de términos en biología del comportamiento en hormigas (Basado en Hölldobler y Wilson 1990 y Bourke y Franks 1995).

Reina: Hembra reproductora en una colonia.	Ergatoide: Hembra reproductora permanentemente sin alas.
Obrera: Hembra generalmente infértil, o fértil pero inhabilitada para reproducirse, de una colonia.	Gamergate: Obrera que se ha apareado y puede reemplazar a la reina.
Soldado: Obrera con atributos morfológicos y/o de comportamiento dirigidos principalmente a la defensa del nido.	Macraner: Macho grande.
	Micraner: Macho pequeño.

<p>Macrogyne: Reina grande, alada (común en colonias monogínicas).</p> <p>Microgyne: Reina pequeña (en algunas colonia poligínicas).</p> <p>Casta: Cualquier conjunto de individuos de un tipo particular de morfología o edad, o ambos, que realizan labores especializadas en la colonia. Más estrictamente, cualquier conjunto de organismos en una colonia dada que se distinguen morfológicamente y se especializan en comportamiento (Hölldobler y Wilson 1990).</p> <p>Monoginia: Estado de una colonia donde sólo hay una reina operativa.</p> <p>Monoginia: Colonia funcional con varias reinas presentes, pero donde sólo una realmente monopoliza la puesta de huevos.</p> <p>Oligoginia: Colonia con unas pocas reinas fértiles que muestran algún grado de hostilidad entre ellas.</p> <p>Poliginia: Estado de una colonia donde hay varias reinas fértiles y poniendo huevos.</p> <p>Poliginia primaria: Aquella que es producto de fundación por asociación de reinas.</p> <p>Poliginia secundaria: Aquella que es producto de una colonia monogínica que secundariamente adopta nuevas reinas.</p> <p>Haplometrosis: Fundación de colonia por una sola reina.</p> <p>Pleometrosis: Fundación de colonia por más de una reina.</p> <p>Admisión de reinas: Cuando una colonia admite o adopta nuevas reinas.</p> <p>Fundación claustral: Fundación de una colonia por una o varias reinas, las cuales se valen únicamente de sus propias reservas en su cuerpo, sin búsqueda de alimento por fuera del nido.</p>	<p>Fundación dependiente: Cuando la creación de una nueva colonia depende de obreras, como en la fundación por brote, o adopción de reinas.</p> <p>Fundación en masa: Creación de una nueva colonia por una o varias reinas asistidas por un grupo de obreras. Si son pocas obreras se trata de fundación por brote, si son muchas se trata de fundación por fisión.</p> <p>Fundación por "brote": Fundación de una colonia por parte de una (o varias) reina(s) que abandonan el nido madre en compañía de un séquito de obreras.</p> <p>Fundación por fisión: Fundación de una colonia por parte de una (o varias) reina(s) que abandonan el nido madre en compañía de un gran grupo de obreras (común en hormigas legionarias).</p> <p>Monódoma: Colonia que ocupa un nido.</p> <p>Polídoma: Colonia que ocupa varios nidos vecinos.</p> <p>Unicolonia: Colonias en un sitio dado, cuyos nidos no poseen límites y cuyos miembros no son hostiles entre sí.</p> <p>Multicolonia: Colonias mutuamente excluyentes y hostiles en un sitio dado.</p> <p>Supercolonia: Población unicolonial.</p> <p>Partenogénesis: Hembras que producen progenie sin concurso del macho. Los machos que nacen de huevos no fertilizados (haploides) comprenden la partenogénesis arrenótoa. La partenogénesis que produce hembras se llama telítoca.</p> <p>Diploide: Organismo con dos complementos de cromosomas (2n).</p> <p>Haploide: Organismo con un complemento de cromosomas (n).</p> <p>Selección parental: Cuando la propagación de unos genes se afecta por la influencia que sus poseedores puedan tener en sus parientes, quienes también llevan esos genes.</p>
---	---

Literatura citada

- Alexander, R.D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:325-383.
- Aron, S. 1990. Self organizing spatial patterns in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr), pp. 438-451 en R.K. Van der Meer, K. Jaffé y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective* Westview Press.
- Balas, M.T. y E.S. Adams. 1996. The dissolution of cooperative groups: mechanisms of queen mortality in incipient fire ant colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38:391-399.
- Bonabeau, E., G. Theraulaz, J.L. Deneuborg, S. Arona y S. Camazine. 1997. Self-Organization in social insects. *Tree* 12(5):188-193.
- Bourke, A.F.G. y N.R. Franks. 1995. *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press, NY.
- Buschinger, A. 1990. Regulation of worker and queen formation in ants with special reference to reproduction and colony development, pp. 37-57, in: W. Engel, ed., *Social Insects. An evolutionary approach to castes and reproduction*. Springer Verlag.

- Dawkins, R. 1981. *The extended phenotype*. W.H. Freeman & Co.
- Fernández, F. 1999. *Innovación y Ciencia* 7(3):23-29
- Futuyma, D.J. 1998. *Evolutionary Biology* (3 ed.). Sinauer.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology* 7:1-52.
- Heinze J., B. Hölldobler y C. Peeters. 1994. Conflict and cooperation in ant societies. *Naturwissenschaften* 81:489-497.
- Heinze, J. y K. Tsuji. 1995. Ant reproductive strategies. *Research in Population Ecology* 37(2):135-149.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- LaSalle, J. y I. Gauld. 1991. Parasitic Hymenoptera and the biodiversity crisis. *Redia* (Appendice) 74(3):315-334.
- Michener, C.D. 1974. *The Social Behavior of the Bees*. Harvard University Press, Cambridge.
- O'Neill, K.M. 2001. *Solitary Wasps: Behavior and Natural History*. Cornell University Press, Ithaca, 406 pp.
- Snelling, R.R. 1981. Systematics of Social Hymenoptera, pp. 369-453 in H.R. Hermann, ed., *Social Insects* Vol. II Academic Press.
- Taber, S.W. 2000. *Fire Ants*. Texas A&M University Press, College Station.
- Tsuji, K. 1988. Obligate parthenogenesis and reproductive division of labor in the Japanese queenless ant *Pristomyrmex pungens*. *Behavioral and Ecological Sociobiology* 23:247-255.
- Trivers, R.L. y H. Hare. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191:249-263.
- West-Eberhard, M.J.. 1979. Sexual selection, social competition, and evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society* 123(4):222-234.
- Wilson, E.O. 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge.

Capítulo 6

Introducción a la ecología de las hormigas

M. Kaspari

Como lo sugieren otras partes de este libro, las hormigas son un grupo que ofrece mucho a aquellos interesados en monitoreos a largo plazo, inventarios y ecología básica. Este capítulo tiene dos propósitos. El primero es presentar al lector aspectos ecológicos claves en hormigas. Parte de los usuarios de este capítulo no estarán familiarizados con hormigas, pero estarán interesados en usarlas en estudios de monitoreo y biodiversidad. Esta es una revisión no exhaustiva con sus propios puntos de vista. Otros puntos de vista pueden encontrarse en Sudd y Franks (1987), Hölldobler y Wilson (1990), Andersen (1991) y Agosti *et al.* (2000). Muchos tópicos en ecología de hormigas (como grupos funcionales, patrones de composición de especies, dinámica e interacciones) se tocan aquí brevemente pero pueden encontrarse en otras partes de este libro o el manual editado por Agosti *et al.* (2000). El segundo propósito de este capítulo es mostrar varios enigmas básicos por resolverse como un reto para potenciales mirmecólogos.

Este capítulo se organiza alrededor de cinco tópicos: vida de la colonia, el nicho de la hormiga, qué regula las poblaciones de hormigas y preguntas abiertas sobre ecología de hormigas. Donde sea apropiado se hacen sugerencias sobre como aplicar esta historia natural para el diseño de un programa de monitoreo.

Vida de la colonia

En un capítulo introductorio como éste, es inevitable glosar sobre las variaciones que disfrutaron los científicos estudiando este tema. Aquí se describe el comportamiento y composición de una colonia típica de hormigas, para después pasar a algunas de las interesantes variaciones a este tema.

Las hormigas son organismos eusociales, caracterizados por cuidado cooperativo de la cría, sobreposición de generaciones de obreras dentro de la colonia y el desarrollo de un avanzado sistema de castas (Wilson 1971). Castas son grupos de miembros especializados de la colonia que ejecutan diferentes funciones, grupos con sus correspondientes diferencias en forma. Por ejemplo, si usted va a cavar una colonia de hormigas en el suelo, probablemente va a ver centenas de *obreras* en ebullición. La casta obrera es la que realiza la mayoría de tareas en el nido, como recolección de alimento, asistencia a la cría, mantenimiento y defensa del nido. Si continúa cavando va a encontrar la cría: huevos, larvas y pupas en cámaras pequeñas y discretas. Todas las hormigas comienzan como huevos, crecen como larvas y se desarrollan como adultos pasando por la fase de pupa; estos estadios inmaduros son objeto de alimentación, limpieza y protección por parte de las obreras. Dependiendo de la época del año puede encontrar hormigas grandes y aladas, hembras y machos *alados* o sexuales. Los alados son la fase

reproductora de la colonia y tienen poco que hacer en la colonia mientras están a la espera de alejarse de ésta volando para aparearse. No obstante, como estos alados representan el futuro reproductor de la colonia, son objeto de una vigorosa protección. Eventualmente usted puede encontrarse con la cámara de la *reina* y a su ocupante, rodeada de obreras. La reina, que una vez fue una hembra alada en otra colonia de hormigas, es el centro en la vida de la colonia, frecuentemente la hormiga más grande, hinchada de huevos y grasas. El papel principal de la reina es poner huevos, esto es, ser la madre de todos los miembros de la colonia. Ningún otro de los miles de miembros de la colonia pone huevos.

Ha sido aparente desde hace tiempo que las obreras dentro de una colonia trabajan conjuntamente buscando alimento y defendiendo la colonia. Esta cooperación aparente y auto-sacrificio se tomó por largo tiempo como un ejemplo de virtud. Cómo trabajan las obreras conjuntamente y porqué éstas no se reproducen han sido temas de constante fascinación. Estos hechos incluso se tomaron como una potencial excepción a la teoría de evolución por selección natural propuesta por Darwin: los individuos no se comportan como egoístas, sino que parecen sacrificarse por el beneficio de la colonia.

Una solución a este paradigma vino del estudio del sistema genético de determinación del sexo característico en muchos insectos sociales: haplodiploidía (Hamilton 1964, 1972; Alexander 1974; Trivers y Hare 1976). Para entender cómo es esto, recordemos que en los humanos los sexos difieren genéticamente por los cromosomas sexuales. Las mujeres heredan dos cromosomas X de sus padres, los hombres heredan un cromosoma X de un padre y uno Y del otro.

El sexo en las hormigas se determina de una forma fundamentalmente diferente, pues no hay cromosomas del sexo. Reinas, hembras aladas y obreras tienen dos pares de cada cromosoma (esto es, son diploides), los machos sólo poseen uno de cada par y son haploides. Hembras y obreras reciben los dos complementos de cromosomas desde la fusión del óvulo y espermatozoide. Los machos se producen a partir de huevos no fertilizados.

Este sistema simple tiene consecuencias profundas para la cooperación dentro de la colonia. Las obreras, por ende, están muy relacionadas entre sí, compartiendo el 75% de sus genes. Las reinas, como las mujeres, comparten en prome-

dio sólo el 50% de sus genes con sus hijas. Estas también tienden a vivir más que sus crías en el ambiente aislado del nido. En esta situación, las obreras pueden hacer mucho más por sus genes ayudando a la reina a producir más obreras y reproductoras. La mejor forma de hacer esto es mantener a la reina y por ende a toda la colonia, viviendo y funcionando. Si la obrera se enfrasca en dicha conducta “desinteresada” como defender vigorosamente el nido o dejarse comer por otras, es esta realmente una conducta egoísta, dado que está mejorando las probabilidades de supervivencia de la colonia y, en consecuencia, de sus genes. Esta división de labor y organización social permite un alto grado de sofisticación de comportamiento. Y esto puede estar detrás de la sorprendente proporción de biomasa estimada para los insectos sociales en los ecosistemas del mundo.

Este bosquejo de vida de la colonia, aunque simple y de alguna forma típico, no tiene en cuenta la fascinante variación que se encuentra cuando hay obreras fértiles (Peeters 1991) o cuando hay muchas reinas ovipositoras en la misma colonia (Hölldobler y Wilson 1977). En ambos casos prosperan obreras “egoístas” y estos casos hacen parte de activa investigación en ecología de hormigas.

El mundo de la hormiga – Vida de una colonia de organismos diminutos

Se ha dicho frecuentemente que la ecología y biología de la conservación sufren de un sesgo hacia los vertebrados (Wilson 1993). Los humanos escogen estudiar organismos que sientan el mundo tal como ellos, como pájaros y mamíferos. Las hormigas viven e interactúan en partes del medio que es en muchas formas extraño a los humanos. Un programa de monitoreo efectivo requiere de un entendimiento básico de esas diferencias para explotarlas en el diseño del proyecto.

Las hormigas son pequeñas, con un peso seco típicamente muy inferior a un gramo. El tamaño permite a las hormigas entrar a hendiduras y microambientes (p.e. entre partículas del suelo o en la corteza de los árboles [Kaspari y Weiser 1999]). Esto permite a las colonias de hormigas existir sobre recursos limitados y explotar la mayoría de los otros organismos del planeta, que también son pequeños.

Pero el tamaño pequeño tiene su costo. Los animales pequeños se calientan y secan más rápidamente (Hood y Tschinkel 1990; Kaspari 1993a). Las hormigas, como ectotermos, están limitadas para forrajear si no hace mucho calor ni mucho frío. Esto resulta en una “cubierta” de temperatura en la cual muchas hormigas buscan alimento en tem-

peraturas superiores a 10°C, cesando actividades por encima de los 40°C, con un promedio de temperatura de forrajeo de 30°C (Hölldobler y Wilson 1990). La baja humedad también puede limitar el forrajeo; el mejor tiempo para coleccionar hormigas en el desierto es después de las lluvias de verano (Schumacher y Whitford 1976). Pero aún la humedad es un arma de dos filos, dado que las gotas de lluvia son pegajosas e inmanejables para las hormigas y el agua puede borrar los rastros químicos.

Esta interacción con su ambiente químico introduce otra forma profunda en la cual las sociedades de hormigas difieren de las sociedades humanas. Las hormigas están llenas de glándulas que se abren al mundo externo, glándulas que poseen tres funciones principales. Primero, vivir en el suelo requiere una defensa contra hongos y bacterias patógenas; algunas glándulas producen secreciones que ayudan a mantener a la hormiga limpia y libre de enfermedades. Segundo, las hormigas son tan conspicuas en sus ambientes que tienen muchos enemigos. Las hormigas – como las abejas y avispa – frecuentemente se defienden con sus aguijones. La evolución ha modificado el aguijón de las hormigas en variadas formas para producir sustancias químicas defensivas que se inyectan, untan o expelen sobre enemigos y competidores potenciales.

Finalmente, algunas glándulas producen feromonas, permitiendo a las hormigas comunicarse en formas sofisticadas con otras en la colonia, con otras colonias y especies (Vander Meer y Alonso 1998). Por ejemplo, cada colonia posee un olor individual; reinas de hormigas usan feromonas para

controlar obreras; obreras usan feromonas para dejar rastros olorosos hacia recursos explotables o para marcar territorios. Otras feromonas se liberan para alertar a la colonia de peligros. En resumen, las sustancias químicas son la moneda principal en la comunicación entre hormigas.

Ciclo de vida de la colonia

El ciclo de vida de la colonia se divide en tres fases: *fundación*, *crecimiento* y *reproducción*. Muchas colonias de hormigas se fundan cuando una reina recién apareada se aleja de su nido de origen en busca de un nuevo sitio. Muchos alados mueren durante esta fase, dado que son una atractiva fuente de alimento para varios depredadores (Whitcomb *et al.* 1973). Una vez encontrado un sitio de nidificación, la reina excava u ocupa una cavidad en una planta o el suelo, donde pone huevos. La reina convierte sus propias reservas en alimento para la primera nidada de obreras, bien sea como huevos tróficos o secreciones salivares.

Las colonias entran a la fase de crecimiento cuando la primera nidada de obreras entran en maduración. La labor de la reina se reduce entonces a poner huevos y al control feromonal de la colonia. Las obreras toman las tareas de cuidado de la cría, búsqueda de alimento, mantenimiento del nido y defensa. En esta fase, la colonia frecuentemente crece exponencialmente, pues todos los recursos se dirigen hacia la búsqueda de alimento y la crianza de nuevas obreras (Wilson 1971; Tschinkel 1993).

La extensión de la fase de crecimiento varía entre las especies y depende del clima; por ejemplo, el frío retarda el desarrollo de la cría. La fase de crecimiento cesa cuando la colonia ha crecido tanto que puede producir alados. Este umbral de tamaño de la colonia varía ampliamente dentro de las especies; algunas colonias alcanzan la madurez con 10 obreras, otras con 10.000, otras con 100.000. No es claro qué hay detrás de esta variación, aunque un patrón que emerge es que el promedio en tamaño de la colonia decrece a medida que nos acercamos al Ecuador (Kaspari y Vargo 1995) y cuando se pasa de ambientes menos productivos a más productivos (Kaspari, observación personal). Los factores determinantes de tamaño, tasas de crecimiento, tiempo de madurez y otras características de la vida en las hormigas se conocen muy poco (Tschinkel 1991).

La fase reproductora en el ciclo de vida de la colonia comienza cuando se le da mucha atención a los huevos no fertilizados (destinados a ser machos) y cuando algunos huevos fertilizados, mediante nutrición extra, se destinan para convertirse en hembras aladas (y en última instancia reinas de sus propias colonias). Como machos y hembras en general son más grandes que las obreras,

los recursos para su formación requieren usar parte de estos para formar obreras, por lo cual la colonia puede detener (o aún disminuir) su crecimiento. Los alados vuelan lejos del nido para buscar parejas de otros nidos. Los machos perecen después de la cópula. Las hembras buscan un sitio para nidificación, completándose así el ciclo de vida de la colonia. Los ciclos de la colonia están de alguna forma sincronizados en hábitats que muestran estacionalidad en temperatura y lluvias. Las salidas de los alados ocurren al comienzo o fin de la “estación benigna” (la época cálida en los climas templados, la época lluviosa en los trópicos). Las colonias producirán alados hasta tanto vivan las reinas, lo cual puede ser por décadas.

Esto concluye un bosquejo de una colonia “típica” de hormigas. Muchas especies de hormigas sólo poseen una reina por colonia y la colonia ocupa un único nido. En algunas hormigas, sin embargo, existen nidos con múltiples reinas en al menos una parte de su ciclo de vida. Este es un asunto de gran interés dado que complica las reglas de comportamiento por cercanía genética, como se señaló antes. Más aún, muchas de estas especies no nidifican en un solo sitio, sino en varias cámaras ligadas por largos túneles o caminos que pueden ser de varias decenas de metros.

Especies con múltiples reinas y múltiples nidos frecuentemente dominan los hábitats, gracias a su gran potencial de crecimiento y extensión espacial. Este es el caso para varias de las especies introducidas (*Linepithema humile*, *Pheidole megacephala*, *Solenopsis invicta*). La introducción de especies es un problema mundial y estas tres especies han causado impactos locales (Williams 1994; McGlynn 1999; Taber 2000; Capítulo 24). Estas hormigas pueden ser molestas para los humanos, cuidar pulgones y cochinillas en cultivos y jardines o pueden ser problemas médicos (como la hormiga de fuego). Las especies introducidas también azotan los ecosistemas que invaden. Aunque las especies nativas puedan realizar una serie de servicios a sus ecosistemas (como dispersión de semillas), esto no lo hacen las especies introducidas (Bond y Slingsby 1984). Liberadas de los factores que pueden estar limitando las especies nativas, las invasoras pueden sobreponerse e incluso extinguir las comunidades locales de hormigas y otros artrópodos (Porter y Savignano 1990), así como reducir las poblaciones silvestres (Allen *et al.* 1995).

El nicho de las hormigas

El nicho ecológico de una especie describe el papel que desempeña ésta en el ecosistema. Describir el nicho típico de una hormiga es como describir una colonia típica de hormigas. La variedad de dietas, sitios de nidificación, rangos de vida y asociaciones de hormigas en un hábitat dado hace de estos insectos un grupo atractivo para monitoreos.

Sin embargo, se pueden hacer algunas observaciones generales. La mayoría de colonias de hormigas son relativamente sésiles, como mucho moviendo sus colonias cada dos semanas, o sin desplazamientos (Smallwood 1982). Las hormigas toman su energía de otros organismos, bien sean plantas (néctar, hojas, semillas) o animales, vivos o muertos. Desde un punto central, las colonias envían exploradoras hacia sus alrededores, reclutando rápidamente nuevas obreras a nuevas fuentes de alimento, o abandonándolas si surge una nueva necesidad. De esta forma las hormigas coleccionan y concentran recursos en el medio, siendo también así mismas recursos predecibles para quienes dependen de ellas. En muchas formas, las hormigas, decididamente, son “como plantas” (Andersen 1991).

Las especies de una comunidad pueden variar a lo largo de tres ejes de nichos de particular interés para quienes diseñan programas de monitoreo. Estos son de nidificación, de alimentación y temporal.

El nicho del nido

Los nidos de hormigas toman variedad de formas. Si usted se desplaza a lo largo de un gradiente, desde un desierto cálido al bosque húmedo tropical, la variedad de sitios de nidificación para uso de las hormigas se incrementan dramáticamente. En los desiertos las hormigas tienden a nidificar en el suelo. Del suelo rara vez suben a la superficie, excepto para liberar alados (como en algunas *Acropyga* y en *Neivamyrmex*). Muchas de esas especies se conocen sólo de alados atrapados en trampas de luz. La diversidad e historia natural de estas especies permanecen prácticamente sin conocerse (Lévieux 1976, 1983).

Otras especies nidifican en el suelo pero emergen de entradas para hacer algo de forrajeo sobre éste. Esta es probablemente la imagen que más viene a la cabeza en las personas cuando se habla de hormigas, pero aún esta imagen simple tiene expresión en variadas formas. La entrada al nido puede ser un hueco discreto en el suelo. En desiertos fríos, particularmente la tundra, las colonias pueden encontrarse bajo las piedras, pues las piedras retienen el calor mejor que el suelo y las colonias toman ventajas de estos *hot spots* ambientales para calentar a sus crías (Brian y Brian 1951). En algunas praderas altas, casi cada piedra grande y plana aloja un nido de hormigas debajo. No es sorpresa entonces que la nidificación bajo piedras sea poco común en sitios donde la

temperatura del suelo sea más cálida (como desiertos y bosques tropicales, Brown 1973). En otros casos las hormigas llevan piedritas a la entrada del nido, frecuentemente formando un disco de grava alrededor de la misma.

Las hormigas nidifican en variedad de tipos de suelo, desde arcilla dura hasta marga o pura arena. Sin embargo mientras que un jardinero o botánico puede hablarnos mucho de cómo el pH, drenado y otras propiedades del suelo influyen una comunidad de hormigas, los ecólogos de hormigas pueden decir muy poco de ello. Por ejemplo, poco se sabe, dada la heterogeneidad del suelo y hojarasca de un sitio determinado, acerca del papel que estas diferencias puedan jugar sobre segregación de especies (aunque consúltese Johnson 1992).

Desplazándose desde desiertos hasta praderas y sabanas, vemos que muchas hormigas aún nidifican en el suelo. Sin embargo, en praderas densas las colonias pueden vivir en una perpetua sombra. Entonces la solución de algunas especies es la creación de un disco de suelo despejado alrededor de la entrada del nido. Otra solución, observada particularmente en el hemisferio norte, es la de hacer grandes montículos de paja que pueden alzarse varios centímetros sobre el herbaje que rodea la colonia. En los bosques, los tocones pueden ser *hot spots* para colonias de hormigas. En ambos casos, para salir o evitar la sombra, estos nidos prolongan la exposición de sus habitantes al sol.

Al entrar a los bosques, nos encontramos con un suelo cubierto de capas de desechos de los árboles, hojas, ramas y frutas. En los bosques leñosos muy secos siguen predominando las especies que nidifican en el suelo. A medida que el bosque se vuelve húmedo, las hormigas comienzan a nidificar en la hojarasca. Estas hormigas pueden nidificar en cavidades de ramas caídas, entre hojas o en grandes maderos caídos (Herbers 1989; Kaspari 1993b; Byrne 1994). La fracción de las especies que nidifican en la hojarasca es la más grande en los trópicos (Wilson 1959). En la hojarasca una sencilla parte de una ramita hueca puede alojar una colonia con obreras desde 10 hasta centenares; una manotada de hojas puede dar una pobre protección para una colonia y sus pupas, cubriendo varios metros cuadrados; un tronco caído grande puede contener múltiples colonias de varias especies. Para encontrar estas colonias, basta romper ramas, remover hojas o cortar el tronco caído. Si el ambiente sufre de estacionalidad fría o seca, estas colonias pueden moverse periódicamente desde la hojarasca al suelo (Herbers 1985).

En los bosques tropicales una porción substancial de la fauna local de hormigas puede encontrarse viviendo en las propias plantas, desde las plantas bajas hasta las copas de los árboles (Jeanne 1979). Algunas hormigas hacen sus nidos de material vegetal mascado. Estos “nidos de cartón” son

comunes en los trópicos donde pueden encontrarse fijados en los árboles en lo alto o en el sotobosque, debajo de las hojas (Black 1987). Hormigas como la carpintera (*Camponotus*) pueden construir una cámara de nidificación en un tronco parcialmente podrido. Finalmente, en un grupo de plantas han evolucionado cavidades y cuerpos alimenticios, para proveer cubierta y alimentación a las hormigas a cambio de protección de los herbívoros (Huxley y Cutler 1991, capítulo 10 de este libro). Sólo un pequeño subconjunto de estas plantas pueden ofrecer cavidades, que pueden usarse por especies que no se encuentran en otras partes.

El nicho de la alimentación

La mayoría de hormigas parecen ser forrajeras oportunistas, tomando combinaciones de exudados de plantas, semillas, restos de animales vivos o muertos. Sin embargo hay una fracción de la comunidad local que es más especializada en sus hábitos alimenticios. Por ejemplo las hormigas Attini cortan partes de vegetación o coleccionan insectos muertos o sus desechos. Este material se usa como sustrato para el crecimiento de hongos, hongos que son cultivados y cosechados por estas hormigas (Weber 1972a, b).

Otras hormigas se especializan en varios grados en exudados de plantas (Tennant y Porter 1991; Tobin 1994). Estos exudados se pueden obtener directamente de los nectarios de las plantas o indirectamente por parte de los “homópteros” chupadores de savia (Huxley y Cutler 1991; capítulo 11). Teniendo en cuenta la enorme cantidad de hormigas en las copas de los árboles, crecientes evidencias sugieren que las hormigas que allí habitan lo hacen en ambientes ricos en carbohidratos y pobres en proteínas (Tobin 1994; Davidson 1997; Fernández 1998; Kaspari y Yanoviak 2000).

Muchos géneros de hormigas incluyen depredadores especializados (como *Cerapachys*, *Neivamyrmex*, *Proceratium*, *Strumigenys*, *Thaumatomyrmex*) que se alimentan de un conjunto restringido de artrópodos. Algunos de estos “especialistas” pueden tener dietas taxonómicamente limitadas, aunque se alimenten de insectos de otra forma comunes (por ejemplo, los especialistas en hormigas dentro de las hormigas legionarias *Neivamyrmex*) o si no los aparentes para el

observador casual (por ejemplo los especialistas en colémbolos dentro de *Strumigenys* y *Pyramica*).

Finalmente, las especies de hormigas de una comunidad pueden especializarse en varios grados sobre el tamaño y densidad de un recurso. Las especies con obreras grandes tienen frecuentemente acceso a un amplio espectro de tamaños de presas (Kaspari 1996c). Asimismo, así como el alimento viene en “empaques” de diferentes tamaños, las partes más grandes y ricas de alimento frecuentemente son objeto de posesión y defensa con más éxito por parte de especies con colonias grandes y agresivas (Kaspari 1993b).

El nicho temporal

Dentro de una comunidad de hormigas, subconjuntos de éstas pueden restringir su actividad a algunos períodos del día o del año. Por ejemplo, *Prenolepis imparis*, que puede salir a buscar alimento en temperaturas cercanas a los 0°C, es una especie de bosque en Norteamérica comúnmente activa en primavera y otoño, aunque inactiva en verano (Talbot 1943; Fellers 1989).

Sobre el período de 24 horas, la misma partición de hábitat puede revelar diferentes partes de la fauna de hormigas. Por ejemplo, desiertos (Whitford y Ettershankl 1975; Bernstein 1979; Morton y Davidson 1988) y bosques tropicales (Greenslade 1972; Kaspari 1993a) tienen, frecuentemente, faunas particulares diurnas, crepusculares y nocturnas. Esta segregación probablemente surge de una combinación de tolerancias fisiológicas, interacciones competitivas y riesgos de depredación (Whitford 1978; Orr 1992). Sin embargo, la escasez de estudios nos deja sin poder hacer generalizaciones fiables para una pregunta importante en monitoreo de hormigas: ¿A qué tiempo del día coleccionar hormigas? Como una primera aproximación, comunidades de desierto (y quizás bosques tropicales) probablemente tienen la segregación entre especies más altamente desarrollada en referencia a actividad diaria. Las comunidades de desierto y zonas frías probablemente tienen las segregaciones estacionales más pronunciadas. Estudios con cebos en estos hábitats, efectuados en las épocas no apropiadas, pueden subestimar la estimación de riqueza de hormigas.

¿Qué regula las poblaciones de hormigas?

Una población es una colección de individuos de la misma especie que se encuentran en un área dada (por ejemplo la población de *Ectatomma ruidum* de una parcela de la Reserva Boraceia, Brasil). En esta sección se hace una breve revisión de lo que se sabe acerca de los factores que regulan las poblaciones de hormigas, esto es, factores que causan que las poblaciones se incrementen, disminuyan o estabilicen.

Los factores que regulan poblaciones pueden dividirse en dos grupos. Factores que se basan en recursos regulan las

poblaciones por control de los mismos, así como por el acceso de la colonia a dichos recursos. Factores basados en mortalidad, en contraste, son aquellos que pueden eliminar o segar partes de la colonia. Brevemente, los factores basados en recursos determinan que tan rápido puede crecer una población en un hábitat; factores basados en mortalidad determinan el *standing crop* real de una especie. Cómo estos factores actúan entre sí es un tópico de investigación en desarrollo.

Regulación basada en recursos

Los factores basados en recursos marcan la habilidad de las colonias para crecer y reproducirse. Estos son de tres tipos: *recursos*, *condiciones* e *interacciones entre poblaciones*. Los *recursos* son ítems que se usan y gastan por parte de las colonias de hormigas (como alimento y sitios para nidos). Las *condiciones* son factores abióticos que regulan el acceso a los recursos (como temperatura y humedad). Las *interacciones entre poblaciones* describen cómo otras poblaciones en el hábitat regulan el acceso a los recursos disponibles.

A medida que los hábitats se vuelven más productivos, frecuentemente tienen mayor número de colonias de hormigas. Por ejemplo: la producción primaria neta mide la cantidad de fotosíntesis en un hábitat, en unidades de gramos de carbón fijados por metro cuadrado por año. En el continente americano, la densidad de hormigas se incrementa desde cerca de 0.03 colonias por m² en el desierto de Colorado (< 10 gC/m²/año) a cerca de 10 colonias/m² en un bosque tropical ecuatorial (> 1.000 gC/m²/año) (Kaspari *et al.* 2000b). Pero este incremento está lejos de ser uniforme. El acceso a recursos disminuye en pobres condiciones (los “estresores” de Andersen 2000) y por poblaciones de hormigas y otros insectos en competencia.

La temperatura es una condición preeminente para las poblaciones de hormigas (Brown 1973). Como taxón, las hormigas son termofílicas, “desconectándose” en invierno y evitando sombras frías (Brian y Brian 1951). Aún así, en ambientes que están fríos la mayor parte del año, como la tundra alpina, las hormigas son frecuentemente comunes ante la luz del sol (Heinze y Hölldobler 1994). Donde la mayor parte del tiempo el clima es cálido (desiertos tropicales, sabanas, bosques lluviosos), las hormigas son una parte conspicua del paisaje.

Organismos o poblaciones *compiten* por recursos cuando un individuo o población crece a expensas de otros individuos o poblaciones. Por ejemplo, así como una colonia crece, puede agotar los recursos suficientemente como para privar a otra colonia de la explotación de éstos recursos. Asimismo, si hay un número limitado de ramas huecas o plantas mirmecófilas en un bosque, cualquier colonia o población que sea la primera en entrar puede excluir a una segunda colonia o población (Davidson *et al.* 1989; Longino 1991). La competencia puede ser dentro de especies (intraespecífica) o entre especies (interespecífica). En el primer caso, las interacciones dentro de la especie regulan la población; en el otro caso, interacciones entre las especies pueden regular la comunidad. La competencia puede darse indirectamente, a través del consumo de alimento o algún otro recurso, o directamente, eliminando otras colonias. La distinción entre competencia y depredación se vuelve borrosa en las interacciones hormiga-hormiga: ¿una colonia que

elimina a su vecina, se lleva sus pupas y reservas de alimentos, está depredando a esa colonia o simplemente la está sacando de competencia?

Donde hay abundante sol (*insolación*), hay evidencias crecientes de que las colonias de hormigas compiten entre sí por recursos como nido o alimento. Estas evidencias pueden jerarquizarse en orden de creciente credibilidad como sigue a continuación.

Muchas especies de hormigas son altamente territoriales. Si las colonias agotan recursos y asesinan fundadoras en su entorno, esto puede resultar en una distribución regular de las colonias de hormigas en un paisaje homogéneo. Muchos estudios se han enfocado en estos patrones, mapeando colonias en un área y evaluando la hipótesis de si las colonias están más dispersas de lo esperado por azar. Un sumario de estas evidencias (Levings y Traniello 1981) sugiere que la territorialidad es frecuentemente, aunque no siempre, el caso. Al menos una nota de precaución para este tipo de evidencia se encuentra en Ryti y Case (1992).

La densidad y el tamaño de la colonia también pueden afectar la competencia entre hormigas. Los recursos pueden subdividirse por una población en varias formas. Todos los recursos pueden estar dominados por una única colonia grande, o pueden estar divididos entre varias colonias pequeñas. Dicho en otra forma, así como el tamaño promedio de una colonia se incrementa en un hábitat, la densidad de las colonias disminuye. Esta relación inversa entre tamaño de la colonia y densidad se observa frecuentemente en una estación. Al principio, los hábitats son colonizados por varias fundadoras, las cuales levantan nidadas que encontrarán, enfrentarán, usurparán y eliminarán otras colonias hasta que el hábitat quede con unos pocos ganadores (Ryti y Case 1988a y b; Tschinkel 1992; Adams y Tschinkel 1995). Sin embargo, este no es siempre el caso. En un estudio en hormigas de hojarasca de bosque tropical se encontró poca relación entre el tamaño de la colonia y densidad (Kaspari 1996b); los disturbios causados por la lluvia o la actividad de las hormigas legionarias son suficientes para prevenir que las colonias saturen el medio.

Si las hormigas compiten por recursos o buenas condiciones, la eliminación de una colonia podría eliminar a otra. La eliminación experimental de colonias de hormigas puede resultar un rápido uso del sitio vacante, por parte de colonias vecinas (Davidson 1980; Andersen y Patel 1994).

Si los recursos o las condiciones limitan el crecimiento de una colonia, entonces el crecimiento en la disponibilidad de recursos podría aumentar la supervivencia o reproducción de la colonia. Este éxito individual podría finalmente resultar en densidades locales altas en las poblaciones. Esto puede llevar a un experimento simple, aunque raramente realizado por ecólogos de hormigas. Estudios con adición de alimento

en desiertos cálidos han dado resultados mixtos (Ryti y Case 1988a; Munger 1992). Las hormigas de sitios cercanos a los polos pueden responder con mayor probabilidad al incremento en alimento (Deslippe y Savolainen 1994). Una razón puede deberse a que los desiertos cálidos frecuentemente implican una economía basada en semillas y estas semillas se pueden almacenar por largo tiempo. Las “hormigas cosechadoras” pueden entonces estar mejor protegidas contra disminuciones en el alimento, probablemente respondiendo sólo después de periodos prolongados de carencia de alimento. Carencias en sitios de nidificación también pueden limitar las poblaciones de hormigas. En dos comunidades neotropicales de hormigas de hojarasca, las densidades de hormigas se duplicaron con la adición de ramas de bambú, aunque un 75% de los sitios para nido permaneció desocupado (Kaspari 1996b).

Es claro que los recursos, el clima y los competidores trabajan en conjunto para regular poblaciones de hormigas (Brown 1973). Aún en medios ricos en recursos, con climas fríos y húmedos hay pocas hormigas. Un buen ejemplo lo ofrecen los bosques lluviosos templados fríos. En contraste, ambientes secos y cálidos parecen tener condiciones adecuadas para hormigas. En este caso, el número de hormigas frecuentemente parece estar dado por la lluvia, un buen predictor de la producción de semillas de las cuales se alimentan las hormigas (Morton y Davidson 1988).

Regulación basada en mortalidad

Hay una variedad de factores que acaban las colonias de hormigas. La muerte de la reina de la colonia generalmente dicta el fin de la colonia, aunque ésta aún puede producir una última nidada de alados de los huevos existentes (o huevos puestos por las hormigas). Colonias de algunas especies con múltiples reinas pueden también adoptar una nueva reina (Tschinkel y Howard 1978).

Pero, como se ha sugerido antes, muchas de las muertes de reinas ocurren al principio de la vida de la colonia, cuando las potenciales fundadoras vuelan errantes constituyendo un alimento vulnerable y nutritivo para los depredadores, desde libélulas hasta pájaros. Aún después de lograr la fundación, muchas reinas pueden ser eliminadas por obreras errantes de colonias maduras. Las colonias maduras mueren menos fácilmente, aunque las causas de la muerte de reinas en colonias formadas no son bien conocidas, en parte por la dificultad en observación de nidos en lo alto de los árboles o en el nivel subterráneo. El clima puede jugar un papel en este aspecto. Incapaces de moverse rápidamente (una colonia grande de *Atta colombica* puede demorar 8 días en moverse; Porter y Bowers 1981), muchas especies de hormigas son susceptibles, probablemente, a la inundación de sus nidos.

Dadas sus densidades, biomasa e interacciones, las colonias de hormigas son partes conspicuas del medio. No es

sorprendente entonces que atraigan depredadores o parásitos, muchos de los cuales son también hormigas (Kistner 1982). Por ejemplo, algunas especies de hormigas son parásitos sociales. Tienen reinas que invaden nidos de especies huésped, encuentran a la reina, la eliminan y “adoptan” a las obreras de la reina para favorecer los huevos de la reina intrusa (Wilson 1984).

Las poblaciones de hormigas también pueden regularse por “cosechamiento”. Así como la poda en un jardín puede mantener a cada planta del excesivo crecimiento, los depredadores pueden agotar los recursos de una colonia eliminando obreras y regulando poblaciones de hormigas. En zonas boreales y frías algunas especies de hormigas realizan “incursiones esclavistas”, robando las pupas de otras colonias (Topoff 1990). Como lo implica el término, estas pupas son llevadas al nido de las saqueadoras, donde se desarrollarán como obreras para trabajar en las tareas de la colonia. Las especies esclavizadoras son reemplazadas (de una forma intrigante y sin explicación aún) hacia los trópicos por las hormigas legionarias, hormigas nómadas que andan en grandes incursiones que eliminan y transportan pupas (y otros artrópodos) para consumo inmediato. Hasta 20 especies de legionarias se pueden encontrar en un bosque dado en el neotrópico. Es posible que sus efectos combinados sobre la comunidad local de hormigas sean profundos (Rettenmeyer *et al.* 1983; Kaspari 1996a). Pero, ¿las hormigas esclavizadoras y las legionarias mantienen las densidades de las colonias más bajas de lo que podría ser de otra forma? Nadie ha realizado el simple experimento de remover artificialmente esclavistas o legionarias (o crear defensas alrededor de sus presas) para observar la respuesta de las especies normalmente atacadas.

Otros animales eliminan o agotan colonias de hormigas. Por ejemplo, casi cada continente tiene una serie de vertebrados (como osos hormigueros o lagartos) que consumen hormigas. Se ha mostrado en raros casos que estos depredadores regulan la distribución de sus presas (por ejemplo, cuando las hormigas-león son comunes, no lo son las hormigas; Gotelli 1993). Las colonias de hormigas también tienen sus asociados internos, incluyendo ácaros, nemátodos, arañas y escarabajos (Kistner 1982; Hölldobler y Wilson 1990). El impacto que ejercen estos asociados sobre la economía de la colonia es un misterio.

Finalmente, justamente el *riesgo* de parasitismo puede mantener a una colonia creciendo rápidamente. Trabajos recientes sobre las interacciones entre moscas Phoridae y hormigas son un ejemplo de este fenómeno. Los fóridos son unos diminutos parásitos, muchos de los cuales se especializan en un género o especie de hormigas (Brown y Feener 1991a, b; Brown 1993). Las moscas buscan a la hormiga (frecuentemente guiadas por el olor de este insecto), sobrevuelan sobre ésta y se coloca en algún lado de su cuerpo para poner un huevo (Porter *et al.* 1995a, b; Feener *et al.* 1996). La

hormiga cae atontada y eventualmente retorna a la colonia donde perece cuando el huevo de la mosca se ha desarrollado como larva, consumiendo a la hormiga como alimento.

Sin embargo, las moscas deben primero *atrapar* a las obreras. Y aquí está el asunto. Las hormigas frecuentemente corren y se esconden en presencia de los fóridos (Porter *et al.* 1995c). Esta reacción es tan profunda que interfiere con el forrajeo y quizás oscila el balance competitivo de la hormiga acechada a otras libres de la presencia o acecho del parásito (Feener 1981).

Los ecólogos de hormigas han compilado un catálogo de parásitos y depredadores, con efectos que van desde asesinar reinas hasta amenazar obreras. Sin embargo, el efecto de estos parásitos y depredadores sobre el número de colonias de hormigas en un área es algo muy desconocido. El hecho de que, por ejemplo, un lagarto consuma hormigas en un sitio determinado no significa que este vertebrado juegue un papel importante en limitar el número o tamaño de las colonias del sitio. Puesto de otra forma, no hay un solo

estudio sobre una población de hormigas (por no decir comunidad) en el cual se hayan listado todos sus depredadores, parásitos y se haya cuantificado el impacto de éstos sobre las colonias de hormigas.

Una palabra sobre distribución en parche

Densidad, el número de colonias de hormigas por unidad de área, es una abstracción; las colonias de hormigas nunca están distribuidas uniformemente en un paisaje. En realidad, las colonias de hormigas pueden estar distribuidas por parches, un fenómeno reconocido desde antes (Wilson 1958) y que continúa fascinando a ecólogos de hormigas (Levings y Traniello 1981; Levings 1983; Kaspari 1996a, b). Por ejemplo, un parche de 1 m² de hojarasca en un bosque tropical puede tener entre 1 y 17 especies nidificando. El papel de las fuerzas (*top down* y *bottom up*) que crean esta distribución en parches y amplios patrones geográficos de diversidad son objeto de actual investigación.

¿Qué regula las comunidades de hormigas?

Una comunidad ecológica es una colección de especies que viven en un ambiente determinado. Muchos programas de monitoreo tienen como uno de sus objetivos la descripción de una comunidad ecológica. Los descriptores de comunidad pueden agruparse en aquellos que describen *forma, función y diversidad*. *Forma* describe el tamaño, forma y masa de una comunidad de hormigas. *Función* describe lo que hacen las hormigas en el ecosistema (qué comen, qué tanto suelo remueven, qué otras poblaciones regulan). *Diversidad* describe la composición, número y relaciones taxonómicas de las especies entre y a través de las comunidades. La forma, función y diversidad de una comunidad de forma predecible en el espacio y tiempo.

Forma

La biomasa de una comunidad es la suma de los pesos de todas las especies. Hormigas y termitas pueden representar hasta un tercio del total de la biomasa animal en algunos bosques tropicales (Fittkau y Klinge 1973). Esta preponderancia en biomasa de hormigas es especialmente alta en las copas de los árboles, donde hasta la mitad de los individuos pueden ser hormigas (Stork y Blackburn 1993; nótese que esto es lo mismo que decir que las densidades de poblaciones de hormigas son más altas dado que la mayoría de estas hormigas son obreras de unas pocas colonias).

Todas las especies en una comunidad suman para formar una distribución de tamaño. Qué constituye “tamaño” en hormigas y otros insectos sociales es un poco complicado, las especies de hormigas tienen una distribución caracterís-

tica de tamaños de las hormigas individuales y un número característico de hormigas en una colonia. Tomadas en conjunto, las colonias de hormigas representan algunos de los insectos más grandes (Kaspari, en preparación).

El tamaño promedio de las hormigas y el número de hormigas por colonia parecen disminuir a medida que uno viaja desde los polos hacia el ecuador (Cushman *et al.* 1993; Kaspari y Vargo 1995). Las hormigas tropicales y las colonias de estas hormigas tienden a ser más pequeñas. La(s) causa(s) de este patrón, visto también en otros organismos, no es clara. Quizá tenga que ver con el incremento en el número de nidos en hojarasca en los trópicos o las adaptaciones para vivir en ambientes ricos, menos estacionales (Kaspari y Byrne 1995; Kaspari *et al.* 2000a). El tamaño pequeño, como se discutió antes, tiene costos y beneficios. Por ejemplo, las hormigas pequeñas pueden estar restringidas, en promedio, a ambientes húmedos y fríos, húmedos la mayor parte del día (Hood y Tschinkel 1990; Kaspari 1993a) dado que se pueden secar más rápidamente.

Aún dentro de las colonias las hormigas pueden variar en tamaño y forma más allá de las obvias diferencias entre obreras y formas reproductoras. Algunas veces hay castas discretas de obreras (como “mayores” y “menores”). En estos casos, una pregunta persistente en ecología de hormigas es cómo y por qué pasa esto y cómo varía la distribución de castas con el medio (Wilson 1985; Schmidt-Hempel 1992; Kaspari y Byrne 1995). Relativamente pocas especies tienen estas formas distintas: las hormigas típicamente muestran alguna variación continua en el tamaño de la casta de obrera.

Otra vez surge la pregunta si esta variación es una consecuencia natural de cambios en los suministros de alimento y demandas de energía dentro de la colonia, o si hay una “afinación fina” por parte de la colonia, permitiendo a las hormigas grandes especializarse sobre presas grandes (Rissing 1987; Wetterer 1991). Ecólogos de hormigas aún no han resuelto este asunto, en parte por la carencia de datos de cómo y cuando los recursos limitan el crecimiento de la colonia (Beshers y Traniello 1994; Kaspari y Byrne 1995).

Sin embargo, si el alimento es un recurso limitante, nosotros podemos esperar las ventajas de gran variación en tamaño de las hormigas cuando la especie tiene el medio para sí sola. En otras palabras, la variación en tamaño podría evolucionar para explotar el “espacio vacío o nicho vacío” dejado por la ausencia de otras especies. Este parece ser el caso con *Messor pergandei*, habitante del desierto al suroccidente de Norteamérica. En comunidades con pocas especies, las obreras de esta especie varían mucho en tamaño (Davidson 1978). En ambientes ricos, con grandes números de especies de hormigas, mucha de esta variación en tamaño desaparece.

Función

Dadas su diversidad y biomasa, no sorprende que las hormigas jueguen un papel importante en el funcionamiento de los ecosistemas. Muchas de esas funciones (como dispersión de semillas) se discuten en otras partes, aquí la discusión se centra en algunas de las formas en las cuales las hormigas modelan ecosistemas como removedores de suelo, especies “clave” y, patológicamente, como especies introducidas.

Primero, las hormigas afectan en gran medida la estructura de sus ambientes como “ingenieros ecológicos”, organismos que arreglan una y otra vez el ambiente en tal manera que afectan a otros organismos (Lawton 1994). Una forma de hacer esto es la remoción y enriquecimiento del suelo; grandes colonias de hormigas pueden excavar metros de suelo en sus vidas, aireando el suelo e incorporando restos en la superficie como lo hacen las lombrices (Elmes 1991). Lesica y Kanno (1998) sugieren que ciertas formaciones en las turbas pueden ser nidos abandonados de *Formica podzolica*, con base en niveles similares y elevados de nutrientes.

Dado que las hormigas toman alimento de todo su territorio de forrajeo, pueden servir para concentrar nutrientes en los nidos. Sin embargo, este efecto puede cambiar de especie a especie. Por ejemplo, Haines (1978, 1983) ha estudiado dos especies de las hormigas cortadoras de hojas *Atta colombica* y *A. cephalotes*. Estas hormigas usan las hojas cortadas de la vegetación como sustrato para el crecimiento de hongos, los cuales son su alimento. Dado que estas colonias pueden tener millones de obreras, la disposición de desechos es un gran problema, solucionado de formas diferentes por ambas

especies. Estos hábitos, sugiere Haines, predisponen a las dos especies a tener efectos muy diferentes sobre el reciclado de nutrientes en el suelo. *Atta cephalotes* almacena sus desperdicios bajo el suelo; *Atta colombica* concentra sus desechos en pilas sobre el suelo. En el caso de *A. cephalotes* los nutrientes de los desperdicios son lixiviados profundamente en el suelo, mientras que con *A. colombica* los nutrientes quedan retenidos cerca de la superficie del suelo, quedando más accesibles para el reciclado por parte de la vegetación.

Algunas hormigas son probablemente especies clave – organismos que tienen un impacto desproporcionado sobre su comunidad (Paine 1968; Lawton 1994). Un ejemplo potencial es la hormiga legionaria *Eciton burchelli*. Las hormigas legionarias son nómadas, con centenares o miles de individuos. Estas hormigas incursionan en búsqueda de presas, especialmente artrópodos e insectos sociales. *E. burchelli* puede considerarse una especie clave por dos razones. En primer lugar, las andanzas de estas especies forman una muchedumbre de artrópodos huyendo al frente del ejército de obreras. Estos artrópodos son a su vez presa de numerosas especies de pájaros que forman bandadas mixtas y pasan sus vidas siguiendo a las hormigas legionarias y a sus asociados (Rettenmeyer 1962; Willis y Oniki 1978; Kistner 1982; Willis 1983). En segundo lugar hay alguna evidencia de que, al atacar a especies grandes de hormigas, *E. burchelli* puede abrir oportunidades para que las especies pequeñas escapen a la depredación (Franks y Bossert 1983).

El papel de las hormigas en los ecosistemas puede verse claramente cuando una hormiga introducida trastorna comunidades. Las hormigas llevadas lejos de sus ecosistemas pueden alterar los ecosistemas hacia donde son transportados. Relaciones sobre dos especies introducidas pueden ilustrar este aspecto. La “hormiga argentina”, *Linepithema humile*, es ahora común en hábitats templados del mundo (Bond y Slingsby 1984; McGlynn 1999). En África del Sur, la comunidad de plantas *fynbos* es extraordinariamente diversa. Muchas plantas de esta comunidad dependen de las hormigas nativas para dispersar sus semillas a nuevos sitios. A medida que *L. humile* invade esta región, desplaza a las especies nativas y no hace la dispersión de semillas. Como consecuencia, varias plantas de esta comunidad enfrentan el peligro de extinción local.

En América del Norte la hormiga de fuego, *Solenopsis invicta*, ha ocupado mucho del suroccidente de los EEUU. Una serie de estudios ha comenzado a crear un cuadro de una amplia alteración del ecosistema. En Texas, esta especie puede llegar al 99% de las hormigas capturadas en sitios infectados. En estos sitios, el número de especies comunes de hormigas ha declinado de un promedio de 13 a 4 y el número de otras especies de hormigas también ha bajado (Camilo y Phillips 1990; Porter y Savignano 1990). En contraste, en su nativa Brasil *S. invicta* se ha encontrado entre el 0.1 y 19%

de los cebos de hormigas, pudiendo coexistir hasta con 48 especies de hormigas (Fowler *et al.* 1990). Las densidades poblacionales en esta especie son al menos cuatro veces superiores en EEUU que en Brasil.

Estas explosiones de poblaciones de hormigas plaga, con destrucción de comunidades nativas de artrópodos se pueden ver en *Wasmannia auropunctata* en las Islas Galápagos (Clark *et al.* 1982; Lubin 1984), *L. humile* en California (Erickson 1971; Ward 1987) y varias especies exóticas en Hawai (Fluker y Beardsley 1970). Se espera que muchos biólogos puedan estudiar la ecología de las especies introducidas para poder detener o minimizar su impacto.

Diversidad

Los estudios de diversidad documentan el número e identidad de las especies en un sitio dado. Así como desaparecen los hábitats en el mundo, las cuantificaciones cuidadosas de diversidad han tomado nueva importancia. Pero la diversidad es una de las cosas más difíciles de medir sin ambigüedades (Capítulo 12). Comparación de diversidad entre sitios demanda de protocolos estándar, al incrementarse la riqueza de especies con el tamaño de las áreas muestreadas y el tiempo empleado en colecciones (Capítulos 12 y 13, anexo 1). Aquí se revisan brevemente algunos de los mayores patrones en riqueza de especies y composición de especies en hormigas que se han descubierto hasta el momento.

El patrón más llamativo de la riqueza de especies (número de especies en un área dada en un tiempo determinado) se incrementa desde los polos hasta el ecuador. Jeanne (1979) fue el primero en estudiar esta tendencia de una forma estandarizada. Jeanne investigó la intensidad de depredación de hormigas en transectos de zonas templadas y tropicales del Nuevo Mundo. Estos se ubicaron en cinco sitios de bosque, en el norte y suroriente de EEUU, México tropical, Costa Rica y Brasil. El mismo cebo (larvas de avispas en viales abiertos) se dejaron por tiempos específicos en variedad de hábitats: bosques intactos y campos abandonados, en lo alto y bajo de los árboles. Algunas tendencias se hicieron notar. Primero, la riqueza de especies en cada hábitat se incrementó de las zonas templadas a las tropicales. Sin embargo, la riqueza se incrementó en diferentes tasas a diferentes áreas dentro de un sitio. Las hormigas arbóreas fueron todo menos ausentes en el norte, aunque con creciente proporción de la fauna de hormigas hacia los trópicos. Por contraste, los campos abandonados representaron una proporción decreciente en la riqueza de especies en comparación con los bosques.

Los gradientes latitudinales tienen muchas causas. Como se discutió antes, los ambientes tropicales son más productivos. Dado que las plantas forman la base de las pirámides tróficas, ambientes más productivos pueden soportar más hormigas y de ahí más especies. Pero, como se discutió tam-

bién antes, las hormigas son termofílicas. Como las hormigas hacen las cosas a temperaturas cálidas, la temperatura puede regular el acceso a la productividad (Brown 1973).

Puesto en esta forma, los otros patrones tienen sentido. Nidificar en árboles permite a las hormigas estar más cerca de la mayoría de la productividad del bosque: las copas de los árboles. Sin embargo, las copas carecen de la habilidad del suelo de amortiguar a la colonia de fuertes fríos. Así como la temperatura promedio se hace más benigna, se incrementa la nidificación arbórea. Asimismo, la temperatura promedio disminuye hacia los polos y la temperatura en la sombra es siempre más fría que a pleno sol. En ambientes fríos, la abundancia de hormigas y riqueza de especies puede ser proporcionalmente alta en áreas abiertas más que en sitios a la sombra de bosques maduros.

La riqueza de especies muestra otros patrones. Por ejemplo, las islas grandes tienden a tener más especies que las pequeñas (Wilson 1961; Goldstein 1975). La riqueza de especies también tiende a incrementarse, aunque frecuentemente en forma esporádica, después de que un área es objeto de perturbación. En contraste, como se señaló antes, las hormigas introducidas pueden rápidamente “simplificar” una comunidad de hormigas conduciendo muchas especies nativas a la extinción.

Aún así, quedan aún grandes enigmas en los patrones de riqueza de especies. Por ejemplo, dos estudios examinaron la correlación entre lluvia y diversidad de hormigas cosechadoras en ambientes áridos. Davidson (1977a, b), estudiando los desiertos de Norteamérica encontró una correlación positiva. Puesto que la productividad en ambientes secos está mayoritariamente limitada por la lluvia, este estudio parece apoyar la productividad como explicación para la tendencia. Sin embargo, cuando la misma técnica se aplicó en faunas de hormigas de desiertos y matorrales en Australia, no se encontró correlación (Morton y Davidson 1988). La riqueza de especies es obviamente una variable compleja modelada por un número de factores, incluyendo la historia única de cada área.

Distribuciones geográficas de las composiciones de especies se pueden ver en Brown (1973) y Ward (2000). Aquí se revisa brevemente cómo la composición de especies puede variar en formas interesantes dentro de un hábitat.

Mucha de la investigación sobre composición de especies se ha centrado sobre el papel que la competencia interespecífica juega en los arreglos de especies a través de los paisajes. Por ejemplo, en muchas comunidades de hormigas de zonas templadas hay una aparente jerarquía regular (Wilson 1971; Savolainen y Vepsäläinen 1988; Savolainen 1990; Andersen 1992). Estas jerarquías se han estandarizado de varias formas pero se reducen a dominantes y subordinadas. Las dominantes frecuentemente forman grandes colonias, con comportamiento territorial agresivo y recluta-

miento rápido de alimento. La diversidad y densidad de hormigas es frecuentemente baja alrededor de las especies dominantes. Las especies subordinadas frecuentemente forman colonias pequeñas, con baja capacidad de reclutamiento y se encuentran en la periferia de los territorios controlados por las dominantes. Este patrón es excepcionalmente pronunciado en los hábitats boreal y templado al norte, desiertos áridos y matorrales en Australia y en comunidades simples (Hölldobler y Wilson 1990). Un fenómeno similar puede verse en las copas de los árboles, donde unas pocas especies están dispersas en mosaico, constituyendo hasta el 95% de la biomasa y/o número de hormigas (Majer 1976; Blackburn *et al.* 1990; Adams 1994; Tobin 1997).

Esta jerarquía de dominancias no es universal en las hormigas. En la hojarasca tropical, las especies muestran pocas correlaciones fuertes positivas o negativas en abundancia predichas por fuerte competencia interespecífica por las dominantes (Kaspari 1996b). Esta puede deberse a varios factores. Las colonias de hojarasca nunca alcanzan un tamaño que les permita dominar a sus vecinas. Los nidos en hojarasca presentan descomposición que previenen establecimiento en un territorio grande, estable (Yanoviak y Kaspari 2000). Por otro lado, las hormigas de las copas de los árboles forman “islas” con troncos aseguibles, defendibles, que conectan con las copas fron-

dosas arriba (Hölldobler y Lumsden 1980). Una única colonia puede así monopolizar árboles y mantener a raya otras especies (Hölldobler 1983; Adams 1994). Un fenómeno similar, en pequeña escala, se encuentra en las plantas mirmecófilas del sotobosque (Davidson *et al.* 1988, 1989).

Las jerarquías de dominancia pueden silenciarse cuando los depredadores disminuyen la habilidad de las dominantes para monopolizar recursos. En un estudio clásico Feener (1981) estudió dos especies de hormigas (*Solenopsis texana* y *Pheidole dentata*) con la mosca parásita *Apocephalus* (Phoridae). Las *Pheidole* tienen soldados de grandes cabezas que son reclutados hacia ricas fuentes de alimento. Estos soldados son víctimas favoritas de las moscas. Como consecuencia, en presencia de las moscas los soldados de *Pheidole* huyen despavoridos, dejando las colonias “desemparejadas” en estas fuentes de alimento, en comparación con *Solenopsis*. Entonces el fórido puede inclinar la balanza en la competencia entre estas dos especies de hormigas comunes y conspicuas en las hojarascas de Texas.

En suma, aunque la competencia interespecífica puede jugar un papel importante en modelar los patrones de composición de especies, no significa que esto sea común en todas partes. Sus efectos están modificados por factores como la arquitectura del medio y la presencia de depredadores.

Preguntas abiertas en ecología de hormigas

Este capítulo ha presentado un vistazo al estado de conocimiento en ecología de hormigas. Como se ha señalado, quedan grandes lagunas en nuestro entendimiento de estos importantes insectos. Siguen sólo algunas de esas preguntas sin respuesta.

¿Qué elimina colonias adultas? Sabemos que la mayoría de colonias mueren en el estadio de fundación. ¿Pero cómo factores abióticos (como inundaciones, sequías, fríos) y bióticos (como hormigas legionarias, esclavistas, parásitos, virus, depredadores) se combinan para acabar con colonias que han alcanzado la madurez?

¿Cuáles son los impactos y posibles medios de control, de las especies introducidas? Dondequiera que se hayan estudiado, las hormigas introducidas como la hormiga importada de fuego o la hormiga argentina han alterado ecosistemas. ¿Qué regula la expansión y distribución final de las hormigas importadas? ¿Sus efectos disminuyen con el tiempo? ¿Puede introducirse un biocontrol seguro?

¿Cómo los sistemas de apareamiento influyen las interacciones? ¿Bajo qué circunstancias las colonias grandes, con múltiples reinas, evolucionan y ocupan paisajes (Davidson 1998; Holway *et al.* 1998)? ¿Por qué no son más comunes?

¿Qué hacen las hormigas subterráneas, de hojarasca y de las copas de los árboles? Estas son partes integrales de los ensamblajes de hormigas, pero su difícil acceso ha evitado extensos estudios. ¿Es su biología fundamentalmente diferente de las hormigas que nidifican en el suelo, las cuales se han estudiado más extensamente?

¿Qué factores regulan las poblaciones de hormigas? ¿Cómo se combinan recursos y mortalidad para determinar tendencias poblacionales a largo plazo en hormigas? ¿Cómo puede diferir esta respuesta si vamos de las regiones boreales a tropicales y de desiertos a praderas? ¿Difieren las respuestas fundamentalmente entre regiones (como Australia, Asia, Suramérica) con diferentes historias y taxonomías?

¿Qué tan intercambiables son las especies? Sorprendentemente, es muy poco lo que sabemos de historia natural de muchas hormigas, especialmente tropicales. En comunidades ricas en especies ¿qué tanto de las 30 o más especies de *Pheidole* o *Camponotus* hacen lo mismo? ¿Qué papeles juegan las hormigas en los ecosistemas?

¿Cómo los cambios ambientales (cambios en clima, destrucción de hábitat) se reflejan en cambios en abundancia y diversidad de hormigas? ¿Son las hormigas indicadores sensitivos de cambios ambientales? ¿O sus estilos de vida las amortiguan contra cambios antropogénicos?

Consejos para trabajo de campo

Uno nunca desea hacer estragos en las poblaciones más allá de lo necesario para satisfacer las necesidades de un estudio científico. Afortunadamente, coleccionar obreras de colonias grandes es como cortar o podar un arbusto o extraer unas cuantas células de la piel: por lo general uno deja la colonia (reina y obreras) poco alterada detrás de sí.

Escoja un periodo de colección que maximice la actividad de las hormigas, típicamente uno donde las temperaturas sean altas y las lluvias abundantes. Las comunidades de desierto y trópico frecuentemente son más activas durante la estación húmeda. En las zonas templadas el comienzo de verano es un buen tiempo. En los climas mediterráneos, donde más llueve en invierno y es más cálido en verano, puede ser mejor coleccionar en primavera. Evite coleccionar cuando hay agua presente en abundancia o la vegetación está mojada. Esto frena la actividad de hormigas, especialmente de las pequeñas.

Sea cuidadoso con el manejo de cebos, trampas de caída y cualquier cosa que pueda estar en contacto con las hormigas. Evite perfumes, colonias y repelentes.

Si un objetivo es hacer monitoreo de densidades de colonias, no se deben contar más de una entrada en nidos con múltiples entradas. Para evitar errores en este sobreconteo, se pueden ignorar nidos de la misma especie a una distancia dada (como un metro). También se pueden hacer “experimentos de trasplante”: si una hormiga puesta en una entrada de un nido es atacada vigorosamente, es probable que se trate de una hormiga de otra colonia.

Si va a usar cebos en sus protocolos, use pequeños, que sean difíciles de monopolizar por colonias grandes, agresivas. Por ejemplo, pedacitos de galletas (hechas de harina, azúcar, huevos y nueces) atraen la mayor variedad de hormigas, en comparación de mantequilla de maní, atún y agua azucarada. Aún las hormigas cortadoras de hojas (*Attini*) y algunas *Dacetini* cazadoras de colémbolos (*Strumigenys*, *Pyramica*) se detienen para llevarse migajas de esas galletas. En el oscuro suelo de un bosque tropical un investigador puede ver la migaja moviéndose sobre el suelo antes de ver la hormiga.

Si es posible, expanda su esfuerzo de colección a lo largo del día. Una forma de hacer esto es usar técnicas de trampas pasivas como trampas de caída (*pitfall*).

La distribución en parche es un problema cuando se está ensamblando un programa de monitoreo. Las densidades de hormigas pueden variar mucho de un metro cuadrado a otro o de un valle a otro, por lo cual es importante determinar cuadrados de muestreo al azar y cuantos sean posibles para cubrir esta variabilidad.

En resumen, la ecología de hormigas, pequeñas, sésiles, coloniales, organismos quimiosensoriales, difiere básicamente de la de los vertebrados y de ahí de nuestro propio mundo. El impacto de las hormigas en los ecosistemas es profundo y su presencia es ubicua. Por estas razones es una buena decisión incluir hormigas en las listas de taxa para programas de monitoreo. Una cuidadosa consideración de la historia de vida de las hormigas, durante la fase de diseño, puede maximizar los dividendos de esta inversión.

Literatura citada

- Adams, E. S. 1994. Territory defense by the ant *Azteca trigona*: Maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia* 97:202-208.
- Adams, E. y W. Tschinkel. 1995. Density-dependent competition in fire ants: Effects on colony survivorship and size variation. *Journal of Animal Ecology* 64:315-324.
- Agosti, D., J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz (eds). 2000. *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. x + 280 pp. Smithsonian Institution Press.
- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:325-383.
- Allen, C., R. Lutz y S. Demarais. 1995. Red imported fire ants impacts on northern bobwhite populations. *Ecological Applications* 5:632-638.
- Andersen, A. N. 1991. Parallels between ants and plants: Implications for community ecology pp.539-558 in: C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Andersen, A. N. 1992. The rainforest ant fauna of the northern Kimberley region of Western Australia (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Australian Entomological Society* 31:187-192.
- Andersen, A. N. 2000. A Global Ecology of Rainforest Ants: Functional groups in relation to environmental stress and disturbance, pp.25-34 in D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.
- Andersen, A. N. y A. D. Patel. 1994. Meat ants as dominant members of Australian ant communities: An experimental test of their influence on the foraging success and forager abundance of other species. *Oecologia* 98:15-24.
- Bernstein, R. A. 1979. Schedules of foraging activity in species of ants. *Journal of Animal Ecology* 48:921-930.
- Beshers, S. y J. Traniello. 1994. The adaptiveness of worker demography in the attine ant *Trachymyrmex septentrionalis*. *Ecology* 75:763-775.

- Black, R. W. 1987. The biology of leaf nesting ants in a tropical wet forest. *Biotropica* 19:319-325.
- Blackburn, T., P. Harvey y M. Pagel. 1990. Species number, population density and body size relationships in natural communities. *Journal of Animal Ecology* 59:335-345.
- Bond, W. y P. Slingsby. 1984. Collapse of ant-plant mutualism: The argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous proteaceae. *Ecology* 65:1031-1037.
- Brian, M. V. y A. D. Brian. 1951. Insolation and ant populations in the west of Scotland. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 102:303-330.
- Brown, B. V. 1993. Taxonomy and preliminary phylogeny of the parasitic genus *Apocephalus*, subgenus *Mesophora* (Diptera: Phoridae). *Systematic Entomology* 18:191-230.
- Brown, B. V. y D. H. 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. Feener. 1991b. Life history parameters and description of the larva 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. 1973. A comparison of the Hylean and Congo West African rain forest ant faunas, pp.161-185 in: B. J. Meggers, E. S. Ayensu y W. D. Duckworth, eds., *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A comparative review* Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Byrne, M. M. 1994. Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica* 26:61-72.
- Camilo, G. R. y S. A. Philips. 1990. Evolution of ant communities in response to invasion by the fire ant *Solenopsis invicta*, pp.190-198 in: R. K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeno, eds., *Applied Myrmecology: A World Perspective* Westview Press, Boulder.
- Clark, D. B., C. Guayasamín, O. Pazmiño, C. Donoso y Y. Páez de Villacís. 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: Autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island. Galápagos *Biotropica* 14:196-207.
- Cushman, J. H., J. H. Lawton y B. F. J. Manly. 1993. Latitudinal patterns in European ants assemblages: Variation in species richness and body size. *Oecologia* 95:30-37.
- Davidson, D. W. 1977a. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58:711-724.
- Davidson, D. W. 1977b. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58:725-737.
- Davidson, D. W. 1978. Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *American Naturalist* 112:253-532.
- Davidson, D. W. 1980. Some consequences of diffuse competition in a desert ant community. *American Naturalist* 116:92-105.
- Davidson, D. W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:153-181.
- Davidson, D. W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: A functional mechanism for breaking the tradeoff. *Ecological Entomology* 23:484-490.
- Davidson, D. W., J. T. Longino y R. R. Snelling. 1988. Pruning of host ant neighbors by ants: An experimental approach. *Ecology* 69:801-808.
- Davidson, D. W., R. R. Snelling y J. T. Longino. 1989. Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica* 21:64-73.
- Deslippe, R. J. y R. Savolainen. 1994. Role of food supply in structuring a population of *Formica* ants. *Journal of Animal Ecology* 63:756-764.
- Elmes, G. W. 1991. Ant colonies and environmental disturbance, pp.15-32 in: P. S. y A. Meadows, eds., *Environmental Impact of Burrowing Animals and Animal Burrows*. Clarendon Press, Oxford.
- Erickson, J. M. 1971. The displacement of native ant species by the introduced Argentine ant *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Psyche* 78:257-266.
- Feener, D. H. Jr. 1981. Competition between ant species: Outcome controlled by parasitic flies. *Science* 214:815-817.
- Feener, D. H. Jr., L. F. Jacobs y J. O. Schmidt. 1996. Specialized parasitoid attracted to a pheromone of ants. *Animal Behavior* 51:61-66.
- Fellers, J. H. 1989. Daily and seasonal activity in woodlands ants. *Oecologia* 78:69-76.
- Fernández, F. 1998. ¿Por qué hay tantas hormigas en los árboles?. *Innovación y Ciencia* 7(2):42-51.
- Fittkau, E. J. y H. Klinge. 1973. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5:2-14.
- Fluker, S. S. y J. W. Beardsley. 1970. Sympatric associations of three ants: *Iridomyrmex humilis*, *Pheidole megacephala*, and *Anoplolepis longiceps* in Hawaii. *Annals of the Entomological Society of America* 63:1290-1296.
- Fowler, H. G., J. V. E. Bernardi y L. F. T. di Romagnano. 1990. Community structure and *Solenopsis invicta* in São Paulo, pp.199-207 in: R. K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeno, eds., *Applied Myrmecology: A World Perspective* Westview Press, Boulder.
- Franks, N. R. y W. H. Bossert. 1983. The influence of swarm raiding army ants on the patchiness and diversity of a tropical leaf-litter ant community, pp.151-163 in: S. L. Sutton, T. C. Whitmore y A. C. Chadwick, eds., *Tropical Rain Forest: Ecology and Management* Blackwell, Oxford.
- Goldstein, E. L. 1975. Island biogeography of ants. *Evolution* 29:750-762.

- Gotelli, N. J. 1993. Ant lion zones: Causes of high-density predator aggregations. *Ecology* 74:226-237.
- Greenslade, P. J. M. 1972. Comparative ecology of four tropical ant species. *Insectes Sociaux* 19:195-212.
- Haines, B. L. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panamá. *Biotropica* 10:270-277.
- Haines, B. L. 1983. Leaf cutting-ants bleed mineral elements out of rainforest in southern Venezuela. *Tropical Ecology* 24:85-93.
- Hamilton, D. H. 1964. The genetical evolution of social behavior I. *Journal of Theoretical Biology* 7:1-16.
- Hamilton, D. H. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:193-232.
- Heinze, J. y B. Hölldobler. 1994. Ants in the cold. *Memorabilia Zoologica* 48:99-108.
- Herbers, J. M. 1985. Seasonal structuring of a north temperate ant community. *Insectes Sociaux* 32:224-240.
- Herbers, J. M. 1989. Community structure in north temperate ants: Temporal and spatial variation. *Oecologia* 81:201-211.
- Hölldobler, B. 1983. Territorial behavior in the green ant (*Oecophylla smaragdina*). *Biotropica* 15:241-250.
- Hölldobler, B. y C. J. Lumsden. 1980. Territorial strategies in ants. *Science* 210:732-739.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64:8-15.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The Ants* Harvard University Press, Cambridge, 732 pp.
- Hood, W. G. y W. R. Tschinkel. 1990. Dessication resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiological Entomology* 15:23-35.
- Huxley, C. R. y D. F. Cutler, eds. 1991. *Ant-Plant Interactions* Oxford University Press, Oxford.
- Jeanne, R. L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology* 60:1211-1224.
- Johnson, R. A. 1992. Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvest ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia* 89:118-124.
- Kaspari, M. 1993a. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia* 96:500-507.
- Kaspari, M. 1993b. Removal of seeds from Neotropical frugivore droppings. *Oecologia* 95:81-99.
- Kaspari, M. 1996a. Litter ant patchiness at the 1 m² scale: Disturbance dynamics in three Neotropical forests. *Oecologia* 107:265-273.
- Kaspari, M. 1996b. Testing resource-based models of patchiness in four Neotropical litter ant assemblages. *Oikos* 76:443-454.
- Kaspari, M. 1996c. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105:397-404.
- Kaspari, M. y M. Byrne. 1995. Caste allocation in litter *Pheidole*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37:255-263.
- Kaspari, M. y E. L. Vargo. 1995. Colony size as a buffer against seasonality: Bergmann's rule in social insects. *American Naturalists* 145:610-632.
- Kaspari, M. y M. Weiser. 1999. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology* 13:530-538.
- Kaspari, M., L. Alonso y S. O'Donnell. 2000a. Three energy variables predict ant abundance at a geographic scale. *Proceedings of the Royal Society B* 267:485-490.
- Kaspari, M., S. O'Donnell y J. Kercher. 2000b. Energy, density, and constraints to species richness: Studies of ant assemblages along a productivity gradient. *American Naturalist* 155:280-293.
- Kaspari, M. y S. P. Yanoviak. 2000c. Bait use in tropical litter and canopy ants – evidence for differences in nutrition limitation. *Biotropica* 33(1):207-211.
- Kaspari, M., S. O'Donnell y J. Kercher. 2000. Energy, density, and constraints to species richness: Studies of ant assemblages along a productivity gradient. *American Naturalist* 155:280-293.
- Kistner, D. H. 1982. The Social Insects' Bestiary, pp.1-244 in: H. R. Hermann, ed., *Social Insects* Vol 3. Academic Press, New York.
- Lawton, J. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71:364-374.
- Lesica, P. y P. Kanno. 1998. Ants create hummocks and alter structure and vegetation of a mountain fen. *American Midland Naturalist* 139:58-68.
- Lévieux, J. 1976. Étude de la structure du nid de quelques espèces terrioles de fourmis tropicales. *Annales de l'Université d'Abidjan, Serie C: Sciences* 12:23-33.
- Lévieux, J. 1983. The soil fauna of tropical savannas IV The ants, pp.525-540 in: F. Bourlière, ed., *Tropical Savannas: Ecosystems of the World* Elsevier, Amsterdam.
- Levings, S. 1983. Seasonal, annual and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: Some causes of patchy species distribution. *Ecological Monographs* 53:435-455.
- Levings, S. y J. F. A. Traniello. 1981. Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. *Psyche* 88:265-319.
- Longino, J. T. 1991. *Azteca* ants in *Cecropia* trees: Taxonomy, colony structure, and behavior, pp.271-288 in: C. R. Huxley y F. D. Cutler, eds., *Ant-Plant Interactions* Oxford University Press, Oxford.
- Lubin, Y. D. 1984. Changes in the native ant fauna of the Galápagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biological Journal of the Linnean Society* 21:229-242.
- Majer, J. D. 1976. The maintenance of the ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Journal of Applied Ecology* 13:123-144.
- McGlynn, T. P. 1999. The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *Journal of Biogeography* 26:535-548.

- Morton, S. R. and D. W. Davidson. 1988. Comparative structure of harvester ants communities in arid Australia and North America. *Ecological Monographs* 58:19-38.
- Munger, J. C. 1992. Reproductive potential of colonies of desert harvester ants (*Pogonomyrmex desertorum*): effects of predation and food. *Oecologia* 90:276-282.
- Orr, M. R. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30:395-402.
- Paine, R. 1968. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 102:91-93.
- Peeters, C. 1991. The occurrence of sexual reproduction among ant workers. *Biological Journal of the Linnean Society* 44:141-152.
- Porter, S. D. y M. A. Bowers. 1981. Emigration of an *Atta* colony. *Biotropica* 12:232.
- Porter, S. D. y D. A. Savignano. 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupt arthropod community. *Ecology* 71:2095-2106.
- Porter, S. D., H. G. Fowler y W. P. MacKay. 1992. Fire ant mound densities in the United States and Brazil (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology* 85:1154-1161.
- Porter, S. D., H. G. Fowler, S. Campiolo y M. A. Pesquero. 1995a. Host specificity of several *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasites of fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in South America. *Florida Entomologist* 78:70-75.
- Porter, S. D., M. A. Pesquero, S. Campiolo y H. G. Fowler. 1995b. Growth and development of *Pseudacteon* phorid fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology* 24:475-479.
- Porter, S. D., R. K. Vander Meer, M. A. Pesquero, S. Campiolo y H. G. Fowler. 1995c. *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) fire ant reactions to attacks of pseudacteon flies (Diptera: Phoridae) in southeastern Brazil. *Annals of the Entomological Society of America* 88:570-575.
- Rettenmeyer, C. W. 1962. The diversity of arthropods found with Neotropical army ants and observations on the behavior of representative species. *Proceedings of the North Central Branch of the Entomological Society of America* 17:14-15.
- Rettenmeyer, C. W., R. Chadab Crepet, M. G. Naumann y L. Morales. 1983. Comparative foraging by Neotropical army ants, pp.59-73 in: P. Jaisson, ed., *Social Insects in the Tropics* Université Paris-Nord, Paris.
- Rissing, S. W. 1987. Annual cycles in worker size of the seed-harvester ant *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:117-124.
- Ryti, R. T. y T. J. Case. 1988a. Field experiments on desert ants: Testing for competition between colonies. *Ecology* 69:1993-2003.
- Ryti, R. T. y T. J. Case. 1988b. The regeneration niche of desert ants: Effects of established colonies. *Oecologia* 75:303-306.
- Ryti, R. T. y T. J. Case. 1992. The role of neighborhood competition in the spacing and diversity of ant communities. *American Naturalist* 139:355-374.
- Savolainen, R. 1990. Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polyctena*. *Ecological Entomology* 15:79-85.
- Savolainen, R. y K. Vepsäläinen. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: Impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 15:135-155.
- Schmidt-Hempel, P. 1992. Worker castes and adaptive demography. *Journal of Evolutionary Biology* 5:1-12.
- Schumacher, A. y W. G. Whitford. 1976. Spatial and temporal variation in Chihuahuan desert ant faunas. *Southwestern Naturalist* 21:1-8.
- Smallwood, J. 1982. Nest relocation in ants. *Insectes Sociaux* 29:138-147.
- Stork, N. E. y T. M. Blackburn. 1993. Abundance, body size and biomass of arthropods in tropical forest. *Oikos* 67:483-489.
- Sudd, J. H. y N. R. Franks. 1987. *The Behavioral Ecology of Ants*. Blackwell, Glasgow.
- Taber, S. W. 2000. *Fire Ants*. Texas University Press, College Station.
- Talbot, M. 1943. Population studies of the ant *Prenolepis imparis* Say. *Ecology* 24:31-44.
- Tennant, L. E. y S. D. Porter. 1991. Comparison of diets of two fire ants species (Hymenoptera: Formicidae): Solid and liquid components. *Journal of Entomological Science* 26:450-465.
- Tobin, J. 1994. Ants as primary consumers: Diet and abundance in the Formicidae, pp. 297-307 in: J. H. Hunt y C. A. Napela, eds., *Nourishment and Evolution in Insect Societies* Westview Press, Boulder.
- Tobin, J. 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.
- Topoff, H. 1990. Slave making in ants. *American Scientist* 78:520-528.
- Trivers, R. L. y H. Hare. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191:249-263.
- Tschinkel, W. R. 1991. Insect sociometry, a field in search of data. *Insectes Sociaux* 38:77-82.
- Tschinkel, W. R. 1992. Brood raiding and the population dynamics of founding and incipient colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecological Entomology* 17:179-188.
- Tschinkel, W. R. 1993. Sociometry and sociogenesis of colonies of the fire ant *Solenopsis invicta* during one annual cycle. *Ecological Monographs* 63:425-457.
- Tschinkel, W. R. y D. F. Howard. 1978. Queen replacement in orphaned colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:297-310.

- Vander Meer, R. y L. Alonso. 1998. Pheromone directed behavior in ants, pp.159-192 in: R. Vander Meer, M. Breed, M. Winston y K. Espelie, eds., *Pheromone communication in Social Insects*. Westview Press, Boulder.
- Ward, P. S. 1987. Distribution of the introduced argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the Lowe Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia* 55:1-16.
- Ward, P. S. 2000. Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities, pp.99-121 in D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- Weber, N. A. 1972a. The Attines: The fungus culturing ants. *American Scientist* 60:448-456.
- Weber, N. A. 1972b. *Gardening Ants: The Attines*. American Philosophical Society, Philadelphia.
- Wetterer, J. K. 1991. Allometry and the geometry of leaf-cutting ants in *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29:347-351.
- Whitcomb, W. H., A. Bhatkar y J. C. Nickerson. 1973. Predators of *Solenopsis invicta* queens prior to successful colony establishment. *Environmental Entomology* 2:1101-1103.
- Whitford, W. G. 1978. Structure and seasonal activity of Chihuahua desert ant communities. *Insectes Sociaux* 25:79-88.
- Whitford, W. G. y G. Ettershank. 1975. Factors affecting foraging activity in Chihuahuan desert harvester ants. *Environmental Entomology* 4:689-696.
- Williams, D. F. 1994. *Exotic ants: Biology, impact. And control of introduced species*. Westview Press, Boulder.
- Willis, E. O. 1983. A study of ant-following birds of northeastern. *Brazil Research Reports of the National Geographic Society* 15:745-748.
- Willis, E. O. y Y. Oniki. 1978. Birds and army ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:243-263.
- Wilson, E. O. 1958. Patchy distributions of ants species in New Guinea rain forests. *Psyche* 65:26-38.
- Wilson, E. O. 1959. Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. *Ecology* 40:437-447.
- Wilson, E. O. 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *American Naturalist* 95:169-193.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies* Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson, E. O. 1984. Tropical species parasites in the ant genus *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 31:316-334.
- Wilson, E. O. 1985. The principle sof caste evolution. *Fortschritte der Zoologie* 31:307-324.
- Wilson, E. O. 1993. *The Diversity of Life*. W.W. Norton, New York.
- Yanoviak, S. P. y M. Kaspari. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89:259-266.

Capítulo 7

Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del *Cerrado*

R. Silvestre, C.R.F. Brandão y R. Rosa da Silva

Este capítulo caracteriza, en términos generales, la comunidad de hormigas que habita las áreas del *Cerrado* de América del Sur y propone un modelo para la clasificación de la comunidad de hormigas en la forma de gremios.

La posibilidad de encuadrar a los invertebrados en categorías funcionales transforma a este grupo de organismos particularmente importante en la evaluación del estado y condición del ambiente, principalmente debido a la abundancia relativamente alta y su capacidad de respuesta a las modificaciones en la estructura de los sistemas naturales. Con la descripción de la composición de los gremios reconocidos tenemos en las manos una herramienta que nos permite realizar comparaciones funcionales entre composiciones de especies de diferentes ambientes, no solamente tomando en consideración una lista de especies por localidad, sino también confrontando los modelos estructurales de los gremios; revelando, de esta forma, diferencias en la ecología de las comunidades observadas.

Presentamos inicialmente en este capítulo una breve descripción del *Cerrado* del altiplano central suramericano, con algunos comentarios sobre la ecología de las hormigas de este bioma. Los estudios sobre la composición de los gremios de hormigas fueron hechos en tres etapas. En la primera hicimos un análisis de la influencia de las interacciones comportamentales entre las especies de hormigas que visitan cebos atractivos, con la categorización de los comportamientos de dominancia y agresividad. En la segunda consideramos el levantamiento faunístico realizado en siete localidades del *Cerrado*, utilizando diversos métodos de muestreos aplicados para hormigas que habitan el suelo (Bestelmeyer *et al.* 2000) y colectas cualitativas para la vegetación y para las formas aladas. En la tercera presentamos la categorización de las especies de hormigas del *Cerrado* en grupos funcionales y sugerimos una forma de clasificación de los gremios utilizando criterios morfológicos y comportamentales dentro de categorías ecológicas, comentando las posibles aplicaciones de este estudio en programas de monitoreo ambiental y en el soporte a las investigaciones que apuntan al estudio de la biodiversidad en los ambientes tropicales.

La elección del *Cerrado* como área de investigación se realizó en función de este bioma que está desapareciendo rápidamente debido al crecimiento demográfico y a la expansión agropecuaria en el altiplano central brasileño y la fragmentación de las otras formaciones de sabanas suramericanas. En el Brasil, el *Cerrado* está protegido apenas por el Código Forestal y no es considerado legalmente un bioma de preservación permanente como es el caso de la Mata Atlántica y de la selva amazónica.

La eusocialidad, la diversidad morfológica, la plasticidad comportamental y el supuesto “suceso ecológico”, posibilitan que las hormigas sean consideradas organismos de extrema importancia en los estudios de comunidades terrestres. Las hormigas ejercen un importante papel ecológico en la dinámica del ambiente, en función de la diversidad del grupo, de la gran plasticidad comportamental y de la alta densidad poblacional en las comunidades locales (Wilson 1992; Longino y Colwell 1997).

Lévieux (1982) estima que en un área de sabana en la costa de Marfil, la densidad poblacional de hormigas puede llegar a alcanzar cerca de 20 millones de individuos por hectárea. El impacto de sus poblaciones en los ambientes terrestres es relativamente grande, ya que pueden actuar como depredadoras de artrópodos y pequeños invertebrados, herbívoras desfoliadoras, colectoras de polen, néctar y compiten con mamíferos en la colecta de semillas (Davidson *et al.* 1980).

Las hormigas son buenas candidatas para el uso como bioindicadores en ambientes terrestres porque presentan una distribución geográfica amplia, son localmente abundantes, funcionalmente importantes en todos los niveles tróficos, fácilmente muestreados y separados en morfoespecies, por ser susceptibles a los cambios climáticos y también porque permiten una clasificación en grupos funcionales debido a su diversidad de tal manera que pueden correlacionarse con la de otros componentes bióticos del área estudiada (Majer 1983; Andersen 1991, 1992; Vanderwoude *et al.* 1997; Alonso 2000). El creciente estudio de la estructura de las comunida-

des de invertebrados tiene resultados en la formulación de estrategias de conservación y directrices de manejo de ecosistemas.

La estructura de las comunidades existentes en un determinado hábitat puede estar relacionada con la productividad primaria bruta de biomasa y sus mecanismos estudiados a través del flujo de energía, constitución de las redes alimenticias y la diversidad de especies (May 1973). Por otro lado, podemos investigar qué factores dentro de un ecosistema regulan la presencia o ausencia de determinadas especies (Diamond 1975).

Conceptos relativos al término gremio

Se atribuye a Elton (1927) la idea de que las comunidades animales pueden estar estructuradas en la forma de gremios. Este término, adoptado por los ecólogos, se refiere a grupos de especies que obtienen su subsistencia de los mismos tipos de recursos y que utilizan las mismas estrategias en la ocupación de sus nichos. Esta definición hace una analogía a las corporaciones medievales de oficios, que reunían individuos con la misma habilidad o que dependían de la misma forma de sustento, como por ejemplo los artesanos, los orfebres, los carpinteros, los dueños de molinos, etc, cada cual ejecutando una función dentro de la comunidad.

Modos diferentes de interpretación del término “gremio” por diferentes autores fueron mencionados en los trabajos de Jaksic (1981); Adams (1985); Hawkins y MacMahon (1989) y Jaksic y Medel (1990). Uno de ellos está relacionado a los autores que utilizan los agrupamientos taxonómicos pura y simplemente para definir la composición de los gremios. Jaksic (1981) considera el nivel taxonómico una etapa preliminar para el entendimiento del papel de los gremios en la organización de las comunidades, por no esclarecer los mecanismos por el cual la partición de recursos es obtenida. Otros autores consideran apenas los diferentes niveles tróficos para establecer los gremios. Esto también no sería suficiente para la determinación de un gremio, una vez que, por ejemplo, grupos de roedores granívoros interactúan mas con hormigas granívoras que con otros roedores sintópicos.

Partimos del supuesto de que para la formación de un gremio debemos considerar el mayor número de variables ecológicas posibles. Especies pertenecientes al mismo gremio serían, de esta manera, aquellas que sobreponen el mayor número de variables dentro del nicho multidimensional; solamente así podríamos afirmar que este grupo de especies estaría actuando de modo similar en el ecosistema, siendo ecológicamente “correspondiente” en sus funciones, independiente de la discontinuidad de los recursos a lo largo de un gradiente espacial.

Terborgh y Robinson (1986) levantan algunas dudas al respecto de la interpretación de las comunidades en una escala global. ¿En condiciones semejantes (climáticas, físicas y químicas) las comunidades presentarían la misma forma de organización? Esto es, ¿La selección natural, operando sobre condiciones ambientales específicas, produciría resultados semejantes, de esta forma previsible? ¿La diferencia en el índice de similaridad entre la fauna de dos localidades indica apenas una diferencia en la composición de las especies, o refleja también una diferencia física entre esos dos hábitats? ¿Puede la composición de las comunidades ser diferente en cuanto que la estructura de los gremios permanece igual?

No obstante gremios y grupos funcionales pueden ser considerados sinónimos, los gremios son agrupamientos de especies, más refinados que los grupos funcionales, una vez que un grupo funcional puede ser constituido con representantes de más de un gremio y un gremio no puede estar constituido por más de un grupo funcional.

Es posible agrupar especies con características ecológicas semejantes para componer un macrogremio, que puede ser formado a partir de una o muchas variables ecológicas sumadas. Por ejemplo: podemos formar un macrogremio a partir de la preferencia trófica de las especies, formando por ejemplo los grupos de especies de hormigas carnívoras, nectarívoras, necrófagas, etc.; pero también podríamos formar grupos en función de la localización del nido y del lugar preferencial para forrajear, entonces tendríamos las hormigas arbóreas, las de hojarasca, las subterráneas, etc.; se aproximan de esta forma de grupos funcionales, pues cada grupo utiliza de un modo un determinado recurso.

Cuanto más aumentemos las variables ecológicas para la definición de un gremio, más nos aproximaremos a la definición de nicho y cuanto menos variables sean consideradas en el agrupamiento de especies, más nos aproximaremos al grupo funcional. Hormigas granívoras y roedores granívoros son ejemplos de un grupo funcional de especies que pertenecen a gremios diferentes.

El término “nicho” también es usado en la literatura ecológica con diversos significados, aunque siempre bien definidos. Ayala, en su trabajo “*Competition, Coexistence and Evolution*”, nos da un vistazo histórico muy interesante de la utilización de este término. Según él, Grinnell aparentemente fue el primer naturalista en utilizarlo en 1904 (*apud* Ayala 1970), definiéndolo como la subdivisión del hábitat en que el organismo vive, que incluiría todos los componentes esenciales para su sobrevivencia. Elton (1927) llamó el nicho al papel (función) de una especie dentro del ecosistema. El concepto de nicho como un hipervolumen abstracto formado por puntos definidos por coordenadas, cada cual representando un factor ambiental,

como por ejemplo, temperatura, humedad, tipo de alimento, etc., fue aplicado por la primera vez por Hutchinson (1957).

Si un gremio representa un grupo de especies que utiliza los mismos tipos de recursos ambientales de manera similar, estamos hablando de especies competidoras en potencia (Putman 1994). De acuerdo con el principio de exclusión competitiva de Gause, dos especies compitiendo por el mismo recurso limitado no podrían coexistir en una misma localidad, de tal forma que una de ellas debe ser eliminada tarde o temprano (Begon *et al.* 1996). Como explicar entonces, la enorme diversidad de hormigas en los ambientes terrestres, ¿con gran parte de ellas sobreponiendo su nicho ecológico? ¿Especies pertenecientes al mismo gremio serían obligatoriamente competidores en potencia?

El bioma *Cerrado*

El nombre “cerrado”, empleado en Brasil, tiene origen español y significa cerrado, oculto, escondido, vedado, denso y probablemente fue empleado originalmente para designar un tipo de vegetación de difícil travesía.

El tipo de vegetación del *Cerrado* se presenta bajo diferentes formas en América del Sur, pues su caracterización se basa más en la fisonomía que en los aspectos florísticos o ecológicos, tomando las formaciones abiertas de América del Sur regiones fisonómicamente semejantes en otras partes del globo (principalmente África y Australia), conocidas como sabanas.

Adoptamos en este estudio la terminología de la vegetación del *Cerrado* elaborada por Ribeiro y Walter (1998) por ser bastante congruente con la utilización de términos regionales de uso difundido. Según estos autores existen tres acepciones generales del término “cerrado” de uso corriente. El primero es más común, se refiere al bioma predominante en el Brasil central, el cual debe escribirse con inicial mayúscula, no tiene plural, pues existe apenas un bioma *Cerrado*. El segundo término cerrado *sensu lato* reúne las formaciones boscosas (bosques ciliares, bosques de galería, bosques secos y cerrados), las formaciones de sabana (cerrado denso, o cerrado en sentido estricto, o cerrado ralo, parque de cerrado, palmeral y veredas) y las formaciones campestres (campos rupestres, campo sucio, campo limpio), y se puede designar en plural. El tercer término cerrado *sensu stricto* designa uno de los tipos fitofisionómicos que ocurren en la formación de sabana, definido por una determinada composición florística y fisionómica, presencia de xeromorfismo, árboles con corteza gruesa y densa pilosidad y con evidencia de quemadas periódicas, con cobertura vegetal entre 20 a 50%.

Estos autores concluyen a partir de una amplia revisión de literatura, que el bioma *Cerrado* no es homogéneo en cuanto a la fitosociología, siendo las interacciones de todos los

El panorama general indicado por Pianka (1980) en el estudio de los gremios de lagartos del desierto es que los gremios representarían verdaderas „arenas de competencia“, una vez que las especies utilizan la oferta insuficiente de recursos de modo similar. Otra visión (Connell 1980) es que las especies, dependiendo de la abundancia de recursos en determinados ambientes, convergen en su utilización sin mucha competencia entre ellas. Holt (1987) analiza las relaciones entre competencia y nicho y concluye que la competencia puede existir lo mismo que la sobreposición del nicho multidimensional será cero, una vez el hábitat no separa arenas distintas de competencia y las proyecciones de las dimensiones del nicho reflejen los múltiples caminos por el cual el ambiente puede influenciar el “*fitness*” de un organismo.

parámetros bióticos y abióticos los que determinan los cambios en los aspectos cuantitativos y cualitativos de la vegetación. El resultado de esas interacciones produce una gran variedad de tipos, con el establecimiento de una vegetación en mosaico. Factores temporales (alteraciones climáticas y geomorfológicas) y espaciales (expansión y retracción) permiten el desarrollo de formaciones boscosas dentro del bioma *Cerrado*.

El área central del *Cerrado* está constituida por diversas formaciones vegetales que van desde bosques caducifolios tropicales que acompañan los principales cursos de agua (Araguaia y Tocantins) hasta el campo limpio del altiplano centro-sur (variantes de estepas); tiene como límites la Catinga (al nordeste), el bosque pluvial tropical perennifolio y la semicaducifolia amazónica (al norte), el bosque pluvial estacional tropical perennifolio de la costa atlántica (al sudeste) y el pantanal de Mato-grosso (al sudoeste) (Veloso 1966).

El área central del altiplano central Brasileño comprende los estados de Goiás, Tocantins y parte de Mato Grosso, Mato Grosso del Sur, Bahía y Minas Gerais, alcanzando al norte los estados de Piauí, Maranhão y en la forma de áreas de penínsulas al sur de Rondônia. Otras áreas típicas de sabana se encuentran en Amapá, Roraima, Amazonas y Pará (Eiten 1972). En sus límites al sur, el *Cerrado* está fragmentado en forma de manchas o islas, alcanzando São Paulo y Paraná. Todas las áreas juntas comprenderían aproximadamente 25% del territorio brasileño (Ferri 1977).

El *Cerrado* del altiplano central presenta una estación lluviosa típica de verano con sequía en el invierno, siendo clasificado como tipo Aw de Köppen. La media anual de precipitación se encuentra alrededor de 1.300 a 1.600mm y la temperatura media en torno de 20°C. De la misma forma en el invierno existen días muy calientes, a pesar de las noches frías. Las altitudes donde ocurren las varias fisionomías de

Cerrado varían de 300m en la Baixada Cuiabana, Mato Grosso; 1.200m en la Chapada Diamantina, Bahía y más de 1.600m en la Chapada dos Veadeiros, Goiás. (IBGE 1989).

Diversos tipos de cerrado se presentan sobre diferentes tipos de suelos. El *Cerrado* es muy frecuente en latisuelos; el cerrado en el sentido estricto es común en arenas cuarzosas, latisuelos amarillo y podzólico rojizo-amarillo; o campo sucio es más frecuente en plintosuelos

y planosuelos; las veredas pueden aparecer en el suelo hidromórfico cinzento y gris húmedo y el cerrado rupestre en suelos litóicos (Reatto *et al.* 1998). La fitofisionomía predominantemente de los campos rupestres es herbáceoarbustiva, con árboles de hasta 2m de altura, ocurriendo generalmente en altitudes mayores de 900m, en áreas con afloramientos rocosos. Pocas especies leñosas se concentran en las grietas de las rocas y hay ocurrencia de muchos endemismos.

Estructura de las comunidades de hormigas

Los métodos de forrajeo comúnmente empleados por hormigas de colonias sedentarias pueden agruparse en tres categorías: individual, donde una obrera colecta alimentos independientemente de las otras; con reclutamiento, donde obreras buscan el alimento aisladamente, pero la colecta es hecha por un sistema coordinado entre los individuos; el de grupo, donde las obreras colectan independientemente, pero moviéndose por trillas (rastros) o columnas definidas (Bernstein 1975). Estos tres tipos de comportamiento pueden ser ejemplificados por los grupos Ponerini, Camponotini y Attini, respectivamente.

Las variables ambientales que más comúnmente afectan el forrajeo son la distribución, densidad y renovación en la disponibilidad de alimento (Schoener 1970). La forma por la cual una especie busca y captura el alimento depende principalmente de la cantidad de alimento disponible, su distribución espacial y temporal, su resistencia a ser capturada, la capacidad de acarreamiento de carga y morfología de cada obrera forrajera; también está asociada al tipo de orientación empleado por las obreras, el aprendizaje, la distancia de la jornada hasta la fuente de alimento, el estrés térmico y al estatus nutricional de la colonia (Levings y Traniello 1981; Traniello 1989).

Los factores determinantes en el comportamiento del grupo son: la razón de depósitos de marcas químicas, la persistencia en una determinada dirección, la atracción a nuevas fuentes y rastros, o el efecto de la concentración de feromonas en el reclutamiento, además de propiedades como tasa de evaporación, velocidad de locomoción y tamaño de las poblaciones (Edelstein-Keshet *et al.* 1995).

Bred *et al.* (1987) mostraron en sus estudios con *Paraponera clavata* qué respuestas graduales de comportamiento aparecen dependiendo de la cantidad y calidad de las fuentes alimenticias.

Hunt (1974) analizó las preferencias alimenticias y sitios de forrajeo de dos especies de hormigas con requisitos ecológicos similares y concluyó que las diferentes fases de la actividad presentadas sugieren cómo pueden ellas coexistir en el mismo espacio. La temperatura de la superficie del

suelo fue reportada como uno de los factores que regulan la actividad de las forrajeras de las dos especies; otro factor señalado como determinante fue la agresividad de la especie dominante en relación a la otra, lo que forzó un traslado de la especie dominada, que pasó a forrajear en horario donde la temperatura no era favorable a la dominante.

Moutinho (1991) relacionó la actividad de dos especies de *Pheidole* con la temperatura del suelo, concluyendo que las diferencias en los horarios preferidos de forrajeo y en la composición relativa de los ítems que componen las dietas de las especies posibilitan su coexistencia.

Torres (1984), estudiando la coexistencia de especies de hormigas en comunidades de Puerto Rico, intentó responder si especies que tienen sus nichos sobrepuestos con los de otras tenderían a ser más agresivas. Sus resultados indican que agresiones entre hormigas de especies diferentes son menos frecuentes en áreas boscosas cuando son comparadas con las áreas cubiertas por otras formaciones, incluyendo agroecosistemas, sugiriendo que agresiones interespecíficas en las fuentes alimenticias prevalecen en hábitats de estructura más simples y que no siempre la sobreposición de nichos induce a la agresividad.

Bernstein (1975) constató que hormigas del desierto de Mojave, en California, adoptan diferentes estrategias de forrajeo en respuesta a las variaciones en la densidad de alimento. Donde el alimento es relativamente abundante, las mismas especies utilizan el método de colecta individual durante todas las estaciones del año, mientras que la colecta es hecha en grupo donde y cuando el alimento es escaso.

Levings (1983) discute el empleo de la flexibilidad y la territorialidad en la búsqueda y obtención del alimento por las hormigas de una comunidad y concluye que una especie probablemente interactúe con muchas otras con requisitos ecológicos similares a lo largo del tiempo, o que puede resultar en dos efectos selectivos opuestos: en la especialización, que reduce el número de especies interactivas y en la alta flexibilidad y generalidad en el comportamiento, que aumentarían la probabilidad de contingencias.

Interacciones comportamentales

La intención de la primera etapa de este trabajo fue evaluar las diferentes respuestas com-portamentales de hormigas frente a las otras especies en los cebos y determinar si existe una jerarquía preestablecida de dominancia dentro de la comunidad de hormigas del *Cerrado*. Para esto, estudiamos la dinámica de visita a los cebos de sardina ofrecidos en el suelo en dos localidades del *Cerrado*, anotando la secuencia de las especies que llegaron a los cebos y su comportamiento cuando se enfrentaron con otras especies.

El primer caso que investigamos fue la existencia de comportamientos agresivos interespecíficos en la disputa por los cebos ofrecidos y la posibilidad de categorizar los actos comportamentales observados. ¿Cuándo se constataba la dominancia en la fuente de alimento, cómo ocurría? Qué categorías comportamentales, estrategias de forrajeo y determinantes morfológicos estarían involucrados en las interacciones que resultan en la dominancia de la fuente?. Procuramos responder si una determinada especie es siempre dominante independientemente de cuáles son las otras especies que están presentes en la misma fuente de alimento.

La categorización de dominancia y flujo de los individuos en los cebos generan conjuntos que representan

los “síndromes” comportamentales exhibidos en cada evento en que una especie fue observada interactuando con otra en la fuente de alimento, siendo posible, de esa forma, ordenar las especies comportamentalmente dentro de las interacciones.

Fueron registrados y descritos todos los actos comportamentales que las especies empleaban durante la visita a los cebos. Los principales parámetros observados fueron: tiempo que los individuos demoraron para localizar los cebos, número de hormigas de cada especie presentes en el cebo en intervalos de 5 minutos (flujo de individuos), número de especímenes capturados al final de cada período de observación, acción y reacción de las especies envueltas, tipos de dominancia y exclusión.

Fue tomada también una medida del tórax de las obreras que se encontraban en los cebos en el final de las observaciones (90 minutos), ya que tal medida no sufre efectos del estado fisiológico del individuo, en una tentativa de evaluar el efecto del tamaño de los individuos en las interacciones que presentaron dominancia. Posteriormente las especies fueron encuadradas en categorías de tamaño definidas arbitrariamente.

Categorías comportamentales

Los actos comportamentales exhibidos por las especies que visitaron los cebos y que interactuaron agresivamente fueron divididos en dos categorías llamadas de Acción (o comportamiento de ataque) y Reacción (defensa).

Acción

1. Avanzar: ir en dirección al individuo de otra especie con las mandíbulas abiertas, en un movimiento abrupto, interpretado como una forma de amenaza
2. Morder: agarrar con las mandíbulas partes del cuerpo de otro individuo por algunos instantes
3. Robar el cebo: retirar el cebo del individuo que lo acarrea
4. Exhibir la región del aguijón o aguijonear
5. Levantar el gáster: agitar el gáster, aparentemente expeliendo químicos repelentes
6. Matar: agresiones que resultaran en la muerte del individuo agredido

Reacción

1. Permanecer en el cebo: El individuo no sale del cebo después de agredido
2. Huir : El individuo agredido deja el cebo rápidamente
3. Exhibir la región del aguijón o aguijonear al agresor
4. Levantar el gáster
5. Luchar: los dos individuos se involucran en “disputa corpórea”
6. Matar: el individuo agredido, en este caso, mata al agresor

Cada especie de hormiga registrada, fue también clasificada en categorías que expresan su comportamiento en relación al tipo de dominancia observada, siendo definidos dos parámetros para evaluar: El primero, relativo al tipo de interacción, que indica principalmente la dominancia o exclusión de la fuente alimenticia y el segundo, relativo al flujo de los individuos que cada especie presentó en la visita de los cebos, indicando también si este flujo fue similar para la parte de abajo del cebo, lo que volvería el registro inviable.

1. En cuanto a la interacción:

- 1.0 - no dominó
- 1.1 - dominó por ser la única en el cebo
- 1.2 - dominó por ser abundante
- 1.3 - dominó por ser agresiva
- 1.4 - dominó por ser abundante y agresiva
- 1.5 - excluida del cebo

2. En cuanto al flujo:

- 2.0 - individuos aislados visitaron los cebos
- 2.1 - flujo débil: de 3 a 10 ind./ 90 min
- 2.2 - flujo medio: de 11 a 30 ind./ 90 min
- 2.3 - flujo intenso: más de 30 ind./ 90 min
- 2.4 - frecuentando la porción ventral del cebo

Las especies consideradas “no dominantes” fueron aquellas que, en la mayoría de las interacciones en que se involucraron, no interfirieron en la obtención del alimento ni en el flujo de las otras especies que visitaron los mismos cebos; no fueron consideradas las agresiones aisladas sin influencia en el panorama general de las interacciones.

Fue considerada “dominante” la especie que excluía, impedía o disminuía el flujo de las otras en el cebo.

Fueron registrados, durante las 90 horas sumadas de observaciones, 352 actos comportamentales agresivos entre las especies, resultando en la muerte de 22 individuos que visitaban los cebos. La principal forma de agresión fue “morder” con 199 registros y la reacción más frecuente fue “huir del cebo” con 190 registros. Sumando a esos valores las reacciones a los actos agresivos (330 registros), resultó en un total de 682 actos comportamentales, además de eso otros siete individuos murieron debido a la reacción a los sus actos agresivos (Tabla 7.1).

Tabla 7.1 Número de registros de los actos comportamentales exhibidos

Actos comportamentales	Número de registros		
	Aguas Emendadas, DF	Cajuru, SP	Total
Acción			
Avanzar	45	53	98
Robar el cebo	01	02	3
Exhibir aguijón	02	07	9
Levantar el gáster	02	19	21
Morder	123	76	199
Matar	06	16	22
Total	179	173	352
Reacción			
	Aguas emendadas, DF	Cajuru, SP	Total
Permanecer en el cebo	37	37	74
Huir de el cebo	118	72	190
Exhibir aguijón	02	01	03
Levantar el gáster	01	03	04
Luchar	10	42	52
Matar	05	02	07
Total	173 *	157 *	330

* La diferencia en el total de registros (16 para Cajuru, SP y 6 para Aguas Emendadas, DF.) es debido a la muerte de los individuos agredidos

Esta clasificación posibilitó ordenar el comportamiento en conjuntos de números que indican, el primer par, los tipos de respuestas comportamentales que la especie presentó en las interacciones; segundo, la intensidad del flujo de los individuos de la especie y tercero, la frecuencia de las categorías en relación al número total de registros (Tabla 7.2). Por ejemplo: el conjunto [1.3],[2.2],[3/3] significa que esta especie dominó por ser agresiva, con un flujo de individuos en el cebo considerado medio y que esto sucedió en las tres oportunidades en que fue observada, mientras el conjunto [1.0],[2.0],[1/6] significa que esta especie en este evento no dominó el cebo, que solo visitantes aislados fueron observados en este cebo y que este comportamiento ocurrió apenas una vez en las seis cebos en que la especie fue registrada dentro de las 60 observaciones.

De los 60 períodos de observaciones realizados 70% de las especies demoraron menos de 5 minutos para localizar los cebos (Figura 7.1), en 41 de ellos se caracterizó la dominancia de una especie en relación a las otras que visitaban el mismo cebo durante los 90 minutos de observación. En 19 oportunidades no fue caracterizada la dominancia de la fuente alimenticia, incluso siendo el cebo visitado por dos o más especies. En 19

oportunidades no fue caracterizada la dominancia de la fuente alimenticia, incluso siendo el cebo visitado por dos o más especies (Figura 7.2).

Dentro de esas 41 veces en que una especie fue considerada dominante, apenas un cebo fue dominado por un único visitante [1.1]; 13 cebos fueron dominados por especies más abundantes que las demás presentes [1.2]; 5 cebos dominados por especies con comportamiento agresivo [1.3] y 22 cebos dominados por especies abundantes y que también adoptan un comportamiento agresivo [1.4].

De las 72 especies observadas en las dos localidades de cerrado, 68 presentaron comportamiento del tipo no dominante [1.0] y/o [1.5] (visitó una porción ventral del cebo), a pesar que entre ellas 12 también recibieron el “estatus” de dominante en por lo menos uno de los eventos [1.1] a [1.4] y apenas cuatro se encuentran exclusivamente en la categoría de “dominante”: *Solenopsis saevissima*, *Camponotus* sp. 8, *Solenopsis* sp. 3 e *Solenopsis* sp. 5. En apenas 28% de los casos (17/60) la primera especie que encontró el cebo fue registrada como la más abundante al final de los 90 minutos

Tabla 7.2 Conjuntos representando los “síndromes” comportamentales exhibidos por las 72 especies de hormigas observadas en cebos (yesca, cebo, migaja, porción pequeña) de sardina expuestos en el suelo de dos localidades del Cerrado, en 60 períodos de 90 minutos cada uno. Obs: 1º par = tipo de interacción, 2º par = flujo de los individuos, 3º par = número de veces que las categorías aparecieron en relación al total de veces que la especie fue observada

PONERINAE

<i>Dinoponera australis</i>	[1.0],[2.0],[3/3]	<i>Ectatomma edentatum</i>	[1.0],[2.0],[2/6] [1.0],[2.1],[2/6] [1.0],[2.3],[2/6]
<i>Ectatomma permagnum</i>	[1.0],[2.1],[6/6]	<i>Ectatomma brunneum</i>	[1.0],[2.1],[1/1]
<i>Odontomachus bauri</i>	[1.0],[2.1],[1/1]	<i>Odontomachus chelifer</i>	[1.0],[2.0],[2/5] [1.0],[2.1],[2/5] [1.1],[2.0],[1/5]
<i>Odontomachus minutus</i>	[1.0],[2.4],[1/1]	<i>Pachycondyla villosa</i>	[1.5],[2.2],[1/1]
<i>Pachycondyla obscuricornis</i>	[1.0],[2.1],[7/13] [1.0],[2.2],[1/13] [1.0],[2.3],[3/13] [1.5],[2.1],[2/13]	<i>Pachycondyla striata</i>	[1.0],[2.0],[2/4] [1.0],[2.1],[1/4] [1.0],[2.2],[1/4]

PSEUDOMYRMECINAE

<i>Pseudomyrmex tenuis</i>	[1.0],[2.1],[3/3]	<i>Pseudomyrmex termitarius</i>	[1.0],[2.0],[1/1]
----------------------------	-------------------	---------------------------------	-------------------

DOLICHODERINAE

<i>Linepithema</i> sp. 1	[1.5],[2.1],[1/1]	<i>Linepithema</i> sp. 2	[1.0],[2.4],[5/6] [1.5],[2.4],[1/6]
--------------------------	-------------------	--------------------------	--

MYRMICINAE

<i>Atta sexdens rubropilosa</i>	[1.5],[2.2],[1/1]	<i>Cephalotes atratus</i>	[1.0],[2.2],[1/2] [1.2],[2.3],[1/2]
<i>Crematogaster</i> sp. 1	[1.0],[2.1],[1/2] [1.5],[2.2],[1/2]	<i>Crematogaster</i> sp. 2	[1.0],[2.4],[1/3] [1.4],[2.3],[2/3]
<i>Crematogaster</i> sp. 3	[1.5],[2.2],[1/2] [1.5],[2.3],[1/2]	<i>Cyphomyrmex transversus</i>	[1.0],[2.0],[1/1]
<i>Hylomyrma balzani</i>	[1.0],[2.4],[1/1]	<i>Pheidole gertrudae</i>	[1.0],[2.1],[2/8] [1.4],[2.3],[4/8] [1.4],[2.4],[1/8] [1.5],[2.1],[1/8]

Tabla 7.2 Conjuntos representando los “síndromes” comportamentales exhibidos por las 72 especies de hormigas observadas. Continuación

<i>Pheidole</i> sp. 1	[1.0],[2.3],[2/17] [1.0],[2.4],[7/17] [1.4],[2.3],[4/17] [1.5],[2.1],[1/17] [1.5],[2.3],[3/17]	<i>Pheidole</i> sp. 2	[1.4],[2.3],[1/4] [1.5],[2.2],[2/4] [1.5],[2.3],[1/4]
<i>Pheidole</i> sp. 3	[1.0],[2.0],[2/15] [1.0],[2.1],[1/15] [1.0],[2.3],[1/15] [1.2],[2.2],[3/15] [1.4],[2.3],[1/15] [1.5],[2.1],[6/15] [1.5],[2.2],[1/15]	<i>Pheidole</i> sp. 4	[1.0],[2.0],[2/3] [1.5],[2.2],[1/3]
<i>Pheidole</i> sp. 5	[1.4],[2.3],[1/2] [1.5],[2.2],[1/2]	<i>Pheidole</i> sp. 6	[1.0],[2.1],[1/1]
<i>Pheidole</i> sp. 7	[1.0],[2.4],[1/1]	<i>Pheidole</i> sp. 8	[1.0],[2.4],[5/5]
<i>Pheidole</i> sp. 9	[1.5],[2.2],[2/2]	<i>Pheidole</i> sp. 10	[1.0],[2.4],[2/2]
<i>Pheidole</i> sp. 11	[1.5],[2.3],[1/2] [1.5],[2.4],[1/2]	<i>Pheidole</i> sp. 12	[1.0],[2.4],[2/2]
<i>Pheidole</i> sp. 13	[1.0],[2.4],[1/1]	<i>Pheidole</i> sp. 14	[1.5],[2.1],[1/1]
<i>Pheidole</i> sp. 15	[1.2],[2.4],[1/2] [1.5],[2.4],[1/2]	<i>Pheidole</i> sp. 16	[1.0],[2.4],[1/1]
<i>Pheidole</i> sp. 17	[1.0],[2.4],[1/1]	<i>Pheidole</i> sp. 18	[1.0],[2.4],[1/1]
<i>Pheidole</i> sp. 19	[1.0],[2.4],[1/1]	<i>Solenopsis saevissima</i>	[1.4],[2.3],[3/3]
<i>Solenopsis</i> sp. 1	[1.5],[2.4],[1/1]	<i>Solenopsis</i> sp. 2	[1.0],[2.4],[1/1]
<i>Solenopsis</i> sp. 3	[1.2],[2.3],[1/1]	<i>Solenopsis</i> sp. 4	[1.5],[2.1],[1/1]
<i>Solenopsis</i> sp. 5	[1.2],[2.3],[1/1]	<i>Solenopsis</i> sp. 6	[1.0],[2.1],[1/3] [1.0],[2.2],[1/3] [1.2],[2.3],[1/3]
<i>Solenopsis</i> sp. 7	[1.0],[2.4],[1/1]	<i>Solenopsis</i> sp. 8	[1.0],[2.4],[1/1]

Tabla 7.2 Conjuntos representando los “síndromes” comportamentales exhibidos por las 72 especies de hormigas observadas. Continuación

<i>Solenopsis</i> sp. 9	[1.0],[2.4],[1/1]	<i>Solenopsis</i> sp. 10	[1.0],[2.0],[1/1]
<i>Trachymyrmex dichrous</i>	[1.0],[2.1],[1/1]	<i>Trachymyrmex papulatus</i>	[1.0],[2.0],[1/1]
<i>Cephalotes pavonii</i>	[1.0],[2.0],[2/2]	<i>Cephalotes pusillus</i>	[1.0],[2.0],[3/9] [1.0],[2.1],[2/9] [1.0],[2.2],[1/9] [1.5],[2.0],[3/9]

FORMICINAE

<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	[1.0],[2.4],[2/3] [1.4],[2.3],[1/3]	<i>Brachymyrmex</i> sp. 2	[1.0],[2.0],[1/1]
<i>Brachymyrmex</i> sp. 3	[1.0],[2.1],[1/9] [1.0],[2.4],[3/9] [1.2],[2.3],[1/9] [1.5],[2.1],[4/9]	<i>Camponotus cingulatus</i>	[1.0],[2.1],[1/1]
<i>Camponotus crassus</i>	[1.0],[2.0],[3/19] [1.0],[2.1],[3/19] [1.0],[2.2],[2/19] [1.0],[2.4],[2/19] [1.3],[2.2],[1/19] [1.4],[2.3],[2/19] [1.5],[2.1],[6/19]	<i>Camponotus rufipes</i>	[1.0],[2.0],[4/18] [1.0],[2.2],[2/18] [1.0],[2.1],[4/18] [1.2],[2.3],[4/18] [1.4],[2.3],[3/18] [1.5],[2.1],[1/18]
<i>Camponotus sericeiventris</i>	[1.0],[2.0],[1/4] [1.0],[2.1],[1/4] [1.0],[2.2],[1/4] [1.5],[2.0],[1/4]	<i>Camponotus</i> sp. 1	[1.0],[2.1],[5/14] [1.0],[2.2],[1/14] [1.0],[2.4],[1/14] [1.3],[2.2],[1/14] [1.4],[2.3],[1/14] [1.5],[2.1],[4/14] [1.5],[2.3],[1/14]
<i>Camponotus</i> sp. 2	[1.0],[2.1],[1/1]	<i>Camponotus</i> sp. 3	[1.0],[2.2],[1/1]
<i>Camponotus</i> sp. 4	[1.0],[2.0],[1/4] [1.0],[2.1],[2/4] [1.0],[2.2],[1/4]	<i>Camponotus</i> sp. 5	[1.0],[2.1],[1/2] [1.5],[2.0],[1/2]
<i>Camponotus</i> sp. 6	[1.0],[2.0],[3/6] [1.0],[2.1],[2/6] [1.0],[2.3],[1/6]	<i>Camponotus</i> sp. 7	[1.0],[2.0],[1/1]
<i>Camponotus</i> sp. 8	[1.3],[2.2],[1/1]	<i>Paratrechina longicornis</i>	[1.0],[2.4],[4/5] [1.5],[2.2],[1/5]

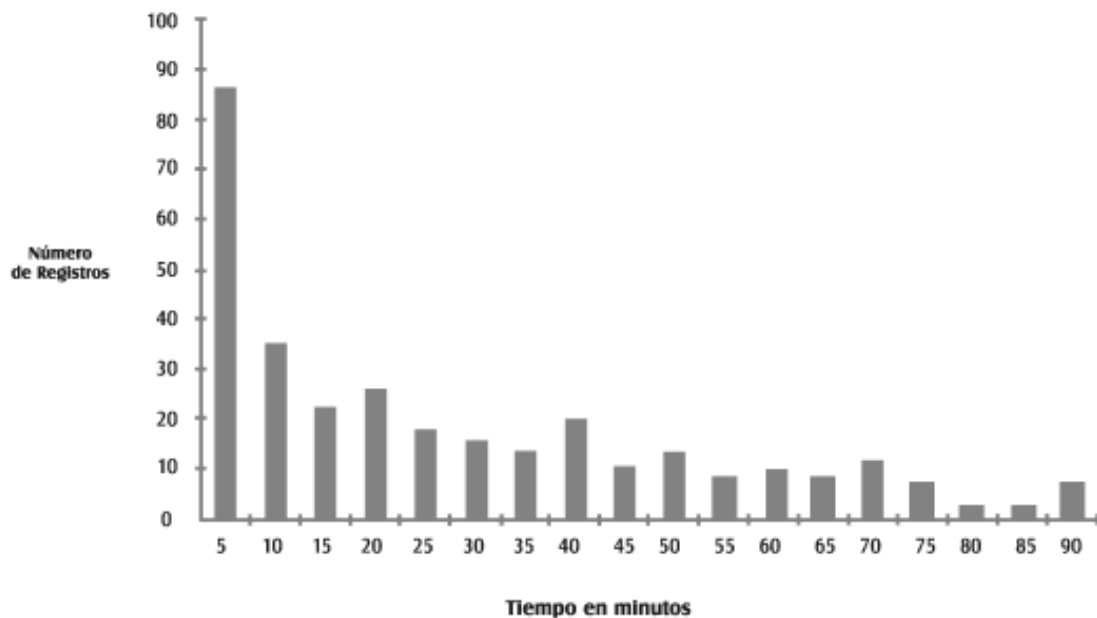


Figura 7.1 Histograma representando el tiempo que las especies demoraron para encontrar los cebos, en los 60 cebos de sardina expuestas por 90 minutos, en el suelo en Águas Emendadas- DF. e Cajuru- SP. en 298 registros

Fue observada en las dos localidades del *Cerrado* la superposición de las áreas de forrajeo de diversas especies de hormigas visitando cebos, así como en otros estudios realizados en otros ambientes (Petal 1978; Andersen 1986 y Hölldobler 1987) demostraron que era común, en el caso de hormigas, la superposición del nicho.

Fueron registradas “luchas” y exhibiciones de comportamientos agresivos entre los individuos de las especies observadas en un cebo, resultando en algunos casos en la monopolización y en la defensa del recurso por las obreras de una de las especies integrantes, impidiendo el acceso de las otras. La estructura de la comunidad que patrulla el suelo puede estar siendo determinada por la competencia por “simple exploración de recursos” (Krebs y Davies 1996).

Esos resultados indican que el dominio de una fuente alimenticia no es prerrogativa de determinadas especies comportamentalmente agresivas, pero de especies que emplean también otras estrategias importantes en ese contexto, como por ejemplo el reclutamiento en masa, pero la distribución de las categorías comportamentales en relación al flujo de individuos de las especies visitando los cebos es proporcional (Figura 7.3).

La “dominancia” de una fuente de alimento por una especie de hormiga parece estar asociada al tamaño de la colonia; la estrategia de forrajeo adoptada por cada especie en diferentes situaciones, localidad, época, período de actividad preferencial y principalmente la atracción del alimento y estatus nutricional en que las colonias de las especies integrantes se encuentran en el momento en que el alimento se vuelve disponible.

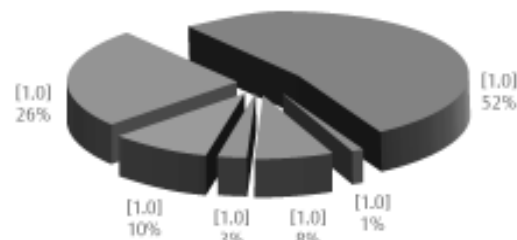


Figura 7.2 Porcentaje de especies registradas en cada una de las 6 categorías comportamentales en relación a la interacción [1.0] a [1.5], presentadas por las 72 especies observadas en los cebos

Legenda- [1.0]= no dominó; [1.1]= dominó por ser única; [1.2]= dominó por ser abundante; [1.3]= dominó por ser agresiva; [1.4]= dominó por ser abundante y agresiva y [1.5] excluida del cebo

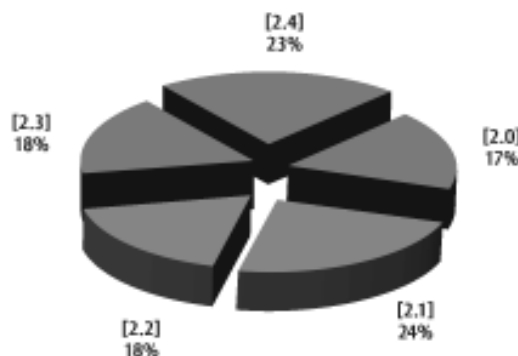


Figura 7.3 Porcentaje de especies registradas en cada una de las cinco categorías comportamentales en relación al flujo de individuos [2.0] a [2.4], presentadas por las 72 especies observadas en los cebos

Legenda- [2.0]= individuos aislados; [2.1]= flujo débil; [2.2]= flujo medio; [2.3]= flujo intenso y [2.4]= frecuentando la porción ventral del cebo

Las Ponerinae, a pesar de ser generalmente depredadoras agresivas, casi nunca dominarán el cebo, posiblemente debido a la estrategia individual de forrajeo que emplean; entre tanto casi siempre alcanzaron la fuente alimenticia y colectaron alimento, inclusive en la presencia de otras especies. Con relación al tamaño, nuestros análisis indican que especies mayores tienden a sufrir menos agresiones y que el tamaño no tiene relación con la dominancia del cebo. En muchas oportunidades especies grandes fueron excluidas de los cebos por especies pequeñas.

En la competencia por el alimento las hormigas emplean un rico repertorio de técnicas, las cuales monopolizan un territorio, patrullándolo continuamente, es la más común. Muchas especies impiden aún el acceso de otras a los alimentos empleando reclutamiento de masa, donde obreras utilizan repelentes químicos eficientes.

El levantamiento faunístico de las áreas del *Cerrado*

Realizamos levantamientos de la fauna de hormigas en las siguientes localidades del *Cerrado*: municipios de Niquelândia, Colinas do Sul, Campinaçu y Uruaçú, donde hicimos el inventario de la fauna antes del relleno del lago formado por el embalse de la Hidroeléctrica de Serra da Mesa, en el río Tocantins, inundando 48.000ha de *Cerrado* en el norte del Estado de Goiás (13° 45' - 14° 35' S e 47° 50' - 49° 15' W); Estación Ecológica "Jataí"- municipio de Luiz Antônio- SP, mantenida por el Instituto Florestal do Estado de São Paulo (21° 33' S; 47° 51' W); Estación Ecológica de Águas Emendadas, municipio de Planaltina- Distrito Federal (15° 31'-35' S; 47° 32'-37' W) y la hacienda Santa Carlota, municipio de Cajuru- Estado de São Paulo (21° 18'-27' S; 47° 12'-20' W).

El método utilizado para las colectas cuantitativas fue la atracción con cebos de sardina en un grado de colecta de 1ha en áreas del cerrado típico y en forma de transectos en áreas de matas (Tabla 7.3), totalizando 4.900 cebos.

Para las colectas cualitativas fueron empleados los siguientes métodos o materiales:

- Frasco aspirador
- Colecta manual, con pinza
- Trampas de tipo pit-fall
- Tamiz de hojarasca
- Adaptación de embudo del Berlesse -Tüllgren
- Trampa subterránea (frascos de filmes perforados y enterrados a 20cm de profundidad)
- Bandejas de colores
- Trampa luminosa
- Trampa de tipo Malaise
- Winkler

De un modo general, las especies más propensas a visitar fuentes artificiales de alimento (cebos) son las comportamentalmente generalistas, las cuales generalmente exploran cualquier nuevo tipo de recurso disponible en su área de forrajeo. Según análisis estadísticos realizados en el levantamiento de la fauna de hormigas del *Cerrado* de Cajuru-SP (Silvestre 1995), se demostró que no existe diferencia significativa entre la fauna de hormigas atraída por miel de aquella atraída a la sardina, en el intervalo de confianza de 95%, indicando la omnívora de la mayoría de las especies de obreras forrajeras que patrullan la superficie del suelo.

No obstante especies con marcada preferencia por determinados grupos alimenticios no visitan cebos, las que lo hacen representan un fragmento significativo de la comunidad y a través de este método diversos parámetros ecológicos pueden ser evaluados dentro de una comunidad sirviendo como método de comparación entre localidades, principalmente por ser fácilmente medido en términos cuantitativos (frecuencia de registros).

Un total de 333 especies de hormigas fueron registradas en este levantamiento, pertenecientes a 65 géneros en 7 subfamilias. Las subfamilias fueron representadas en las localidades muestreadas así: Myrmicinae 165 especies, Formicinae 53, Ponerinae 51, Pseudomyrmecinae 29, Dolichoderinae 21, Ectoninae 13 y Cerapachyinae con 1 especie (Cuadro 7.1).

Apenas 15 especies fueron registradas en todas las siete localidades muestreadas: *Pheidole oxyops*, *Pheidole* sp. 1, *Pheidole* sp. 2, *Pheidole* sp. 4, *Pheidole* sp. 6, *Pheidole* sp. 20, *Camponotus crassus*, *Camponotus melanoticus*, *Camponotus (Myrmaphaenus)* sp. 3, *Ectatomma permagnum*, *Cephalotes pusillus*, *Mycocepurus goeldii*, *Dolichoderus lutosus*, *Wasmannia auropunctata* y *Solenopsis* sp. 3.

De los 65 géneros registrados en el *Cerrado*, los más ricos en número de especies fueron: *Camponotus* con 41 especies y *Pheidole* con 36 especies, seguidos por *Pseudomyrmex* (29), *Solenopsis* (22), *Trachymyrmex* (12), *Pachycondyla* (12), *Crematogaster* (11) y *Cephalotes* (10). Los géneros representados por apenas una especie fueron *Cerapachys*, *Nomamyrmex*, *Gigantiops*, *Acropyga*, *Blepharidatta*, *Chelystruma*, *Creightonidris*, *Daceton*, *Eurhopalothrix*, *Monomorium*, *Neostruma*, *Ochetomyrmex*, *Oligomyrmex*, *Procryptocerus*, *Smithistruma*, *Tapinoma*, *Tingimyrmex*, *Tranopelta*, *Acanthoponera*, *Belonopelta*, *Dinoponera*, *Paraponera* y *Prionopelta*.

Con relación al número de registros obtenidos en cebos en los diferentes períodos de colecta, registramos una media de 338 registros de especies en cebos en las colectas diurnas por localidad y 307 en cebos en las colectas nocturnas por localidad.

Tabla 7.3 Resumen esquemático de todas las localidades muestreadas en el *Cerrado*, en la forma de colectas cuantitativas, fisionomía de la vegetación, tamaño de la grada utilizada, número de puntos, número de cebos utilizados y épocas de muestreos. En las gradas en los cerrados fueron realizadas colectas en suelo y vegetación en los periodos diurno y nocturno. En los transectos en los bosques se realizaron colecciones de suelo y vegetación en el período diurno solamente

COLECTAS EN GRADAS

Localidades	Fisionomía	Tamaño de la grada	Nº de Puntos	Nº de cebos	Eventos de colecta	Época de muestreo
Niquelândia	Cerrado Típico	10.000 m ²	25	400	2	09/95
Colinas do Sul	Cerrado Típico	10.000 m ²	25	400	2	12/95
Campinaçu	Cerrado Típico	10.000 m ²	25	400	2	02/96
Uruaçu	Cerrado Típico	10.000 m ²	25	400	2	04/96
Luiz Antônio	Cerrado Denso	10.000 m ²	25	400	2	04/97
Cajuru	Cerrado Denso	8.100 m ²	25	1.200	6	06,08,10,12/92 e 02,04/93
E.E.A.E	Cerrado Típico	12.600 m ²	25	1.200	6	01,03,05,07,09, 11/92

COLECTAS EN TRANSECTOS

Localidades	Fisionomía	Tamaño de la grada	Nº de Puntos	Nº de cebos	Eventos de colecta	Época de muestreo
Niquelândia	Bosque Seca de Encosta	250 m ²	25	100	1	09/95
Colinas do Sul	Bosque Ciliar	250 m ²	25	100	1	12/95
Campinaçu	Bosque de Galeria	250 m ²	25	100	1	02/96
Uruaçu	Bosque de Galeria	250 m ²	25	100	1	04/96
Luiz Antônio	Bosque Ciliar	250 m ²	25	100	1	12/97

Nuestros datos sugieren que muchas especies existentes en el *Cerrado* Típico ocupan también áreas de Bosques ciliares; todavía, aproximadamente 30% de la fauna muestreada en los bosques ciliares no están en el *Cerrado* Típico. Los bosques ciliares constituyen importantes mallas de relación entre diferentes tipos de vegetación y la fauna de esas áreas puede tener elementos oriundos de varios ecotipos.

El estimativo calculado de riqueza total para la fauna que visita cebos es de $241 \pm 14,98$ especies (Jack1), significando que aproximadamente 70% de la fauna es atraída a los cebos. No obstante la similaridad de la fauna entre las localidades será intermedia (Morisita-Horn = 0,53) (Tabla 7.4; Figura 7.4), la estructura de la comunidad de estas localidades es bastante semejante, con un elevado número de especies raras y un bajo número de especies muy abundantes; patrón conocido para ambientes tropicales (Samways 1990; Olson 1991 y Samson *et al.* 1997).

Tabla 7.4 Índice de similitud de Sørensen comparando la lista total de las especies de hormigas muestreadas a través de todos los métodos de colectas aplicados en las cuatro localidades donde fue realizado el mismo esfuerzo de colecta y distancias (entre paréntesis) en línea recta entre las localidades

Similaridad de Sørensen (QS)	Colinas do Sul	Campinaçu	Uruaçu	Luiz Antônio
Niquelândia	72,6 % (10Km)	67,3 % (30Km)	62,8 % (70Km)	53,8 % (800Km)
Colinas del Sur	-	68,5 % (30Km)	60,5 % (80Km)	52,8 % (800Km)
Campinaçu		-	62,9 % (80Km)	58,2 % (830Km)
Uruaçu			-	50,3 % (780Km)

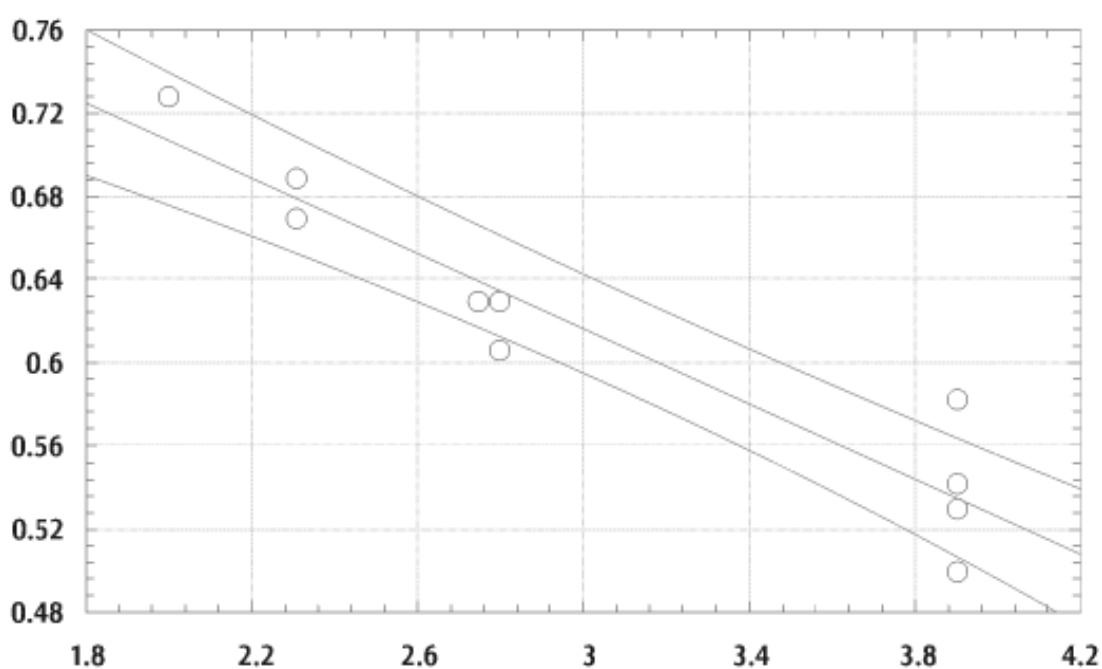


Figura 7.4 Regresión lineal entre las distancias y la similitud encontrada por el Índice de Sørensen entre las cuatro localidades muestreadas en la Serra da Mesa- GO y la estación ecológica Jataí, Luiz Antônio- SP. Obs: Las distancias fueron medidas en línea recta y sus valores ajustados para la escala logarítmica+1.

Caracterización de los gremios de hormigas del *Cerrado*

Para la tercera parte de este estudio, el primer paso fue listar qué atributos ecológicos serían considerados para expresar la actividad de las especies (la forma por la cual las especies de hormigas utilizan los recursos en el espacio y tiempo) y como estas informaciones serían analizadas.

Procuramos recoger el mayor número de informaciones posibles de la biología de las especies observadas, recurriendo a las informaciones de campo (observaciones de la primera etapa del trabajo), a los registros de los levantamientos faunísticos, informaciones de la biología de

varias especies extraídas de la literatura e informaciones asociadas a la colección de referencia del Museo de Zoología de la USP, en São Paulo. A partir de las informaciones colectadas y del método de análisis establecido, damos inicio a la descripción previa de la constitución de los posibles gremios existentes para el bioma de *Cerrado* y cuáles serían las características principales de los agrupamientos, con el objetivo de, en el futuro, con los grupos ya definidos, comparar localidades diferentes cubiertas por vegetación de *Cerrado*, demostrándose la “funcionalidad” de la comunidad que se mantiene dentro de

diferentes áreas, o si existen substituciones de grupos o traslado en la estructura de las comunidades de las localidades comparadas, posibilitando una herramienta para los estudios de monitoreo de biodiversidad.

Elaboramos un protocolo de observaciones de campo con el propósito de levantar el mayor número de información posible de las especies analizadas. Adoptamos el criterio de utilizar determinadas especies e intentar seguirlas el máximo de tiempo posible; muchos nidos fueron excavados con la intención de hacer estimativos del tamaño de las colonias; mientras que para otros grupos de especies, como las Ecitoninae, por ejemplo, fueron destinadas muchas horas de seguimiento en los rastros, en busca de observar interacciones agresivas.

Cada especie observada fue clasificada de acuerdo con las siguientes variables: 1 = patrón de comportamiento observado; 2 = trófica; 3 = localización del nido; 4 = sustrato de forrajeo; 5 = tipo de actividad de forrajeo; 6 = forma de reclutamiento; 7 = estructura corporal especializada; 8 = tamaño relativo de las obreras; 9 = agilidad relativa de las obreras en los rastros, 10 = población estimada para la colonia madura y 11 = método de colecta por el cual la especie fue capturada con mayor eficiencia. Un total de 51 categorías son consideradas dentro de 11 variables (Tabla 7.5). La terminología adoptada para designar las categorías dentro de las variables se basó en Hölldobler y Wilson (1990); Baroni Urbani (1993); Tobin (1994).

Optamos por determinar los grupos de especies a través de la técnica de agrupamiento, donde las especies que presentan una gran sobreposición de información en las características ecológicas listadas son colocadas juntas, definiendo un cluster de especies separado de otro en función de la distancia mayor que aquella existente entre los representantes de las extremidades del mismo agrupamiento (Joern y Lawlor 1981).

Después de coleccionar los datos de la biología de las especies, construimos una planilla matriz con la lista de las especies de la que obtuvimos información en las variables consideradas. Esta matriz fue analizada en el paquete Statistic, versión 4.3/1993 (ver Ludwig y Reynolds 1988). El análisis de agrupamientos que separa los grupos por Distancia Euclidiana, donde las distancias geométricas en la matriz son analizadas dentro de un espacio multidimensional, fue la que mejor representó los agrupamientos entre especies afines. Utilizamos como método de agrupamiento la relación completa, en la cual la fusión de dos grupos depende del par de objetos más distantes; este método genera un dendrograma donde los grupos son fácilmente evidenciados (Valentin 1995). A partir de la formación del cluster, optamos por el nivel de corte que aparentemente mejor delimitó los gremios. Este procedimiento fue arbitrario y, en muchos casos, el nivel de corte adoptado en la Distancia Euclidiana fue un poco diferente para cada grupo.

Tabla 7.5 Variables ecológicas con sus categorías consideradas para el análisis de la comunidad de hormigas del Cerrado en la forma de gremios

VARIABLE I PATRÓN DE COMPORTAMIENTO	VARIABLE II TRÓFICA	VARIABLE III LOCALIZACIÓN DEL NIDO OBSERVADO
1- Agresiva; dominante	6- Colectora de exudados	12- Arbóreo o en plantas de pequeño porte
2- Generalista	7- Cultiva hongo a partir de hojas frescas	13- Tronco podrido, leño caído, fóllico, paja
3- Especialista	8- Cultiva hongo a partir de materia en descomposición	14- Subterráneo, bajo piedra, dentro de otros nidos
4- Oportunista	9- Depredadora generalizada, necrófaga	15- Diversificado
5- Subordinada	10- Depredadora especializada	
	11- Omnívora, detritívora	

VARIABLE IV SUSTRATO DE FORRAJE	VARIABLE V TIPO DE ACTIVIDAD DE FORRAJE	VARIABLE VI FORMA DE RECLUTAMIENTO
16- Vegetación	21- Patrullera	25- Solitaria
17- Epigeo	22- Focal (<i>Trunk trail</i>)	26- <i>Tandem running</i> ; reclutamiento parcial
18- Hipogeo	23- Críptica	27- Reclutamiento masivo
19- Vegetación y epigeo	24- Nómada	28- Legionaria
20- Epigeo e hipogeo		

Tabla 7.5 Variables ecológicas con sus categorías consideradas para el análisis de la comunidad de hormigas del Cerrado en la forma de gremios (continuación)

VARIABLE VII ESTRUCTURAS ESPECIALIZADAS	VARIABLE VIII TAMAÑO	VARIABLE IX AGILIDAD
29- Glándulas para defensa química	35- Mínima (< 1mm)	40- Baja
30- Aparato de aguijón	36- Pequeña (1 a 2mm)	41- Media
31- Mandíbula trampa	37- Media (2 a 3mm)	42- Alta
32- Tegumento esclerotizado; espinas	38- Grande (> 3mm)	43- Muy alta
33- Coloración críptica; camuflaje	39- Polimorfismo grande	
34- Visión desarrollada aumentada		

VARIABLE X POPULACIÓN ESTIMADA PARA LA COLONIA MADURA	VARIABLE XI MÉTODO DE COLECTA
44- Pequeña (hasta 100 Ind.)	48- Cebo
45- Media (100 - 1.000 Ind.)	49- Manual; Frasco aspirador
46- Grande (1.000 - 10.000 Ind.)	50- Trampa (Pit fall, bandeja, luminosa, malaise)
47- Muy grande (>10.000 Ind.)	51- Winkler; Berlesse; Peneira

Otras categorías podrían haber sido utilizadas y al igual que otras variables de importancia ecológica, pero nos decidimos por aquellas en que fue posible obtener un número satisfactorio de informaciones para cada especie. Las categorías colonias poligínicas y colonias monogínicas podrían, por ejemplo, ser consideradas dentro de una variable, siendo de extrema importancia en la forma en que una especie utiliza el ambiente espacialmente; Aún así, esta condición es muy difícil de ser observada en el campo y existen pocas informaciones disponibles en la literatura para las especies del *Cerrado*. La presencia y ausencia de soldados también podría considerarse, pero en muchos casos no es visible la

diferencia funcional de esta casta. En otros casos, el polimorfismo de la especie no permite la clara separación entre un soldado y una obrera.

Un total de 111 especies (1/3 de la fauna total muestreada) fue encuadrado en 51 categorías distintas dentro de 11 variables propuestas (Tabla 7.6). Las especies, en orden alfabético, recibieron una numeración y ese número aparece en el terminal del cluster. El análisis del cluster fue responsable por la formación de por lo menos 15 grupos distintos, considerando el nivel de corte de la Distancia Euclidiana siendo aproximadamente 4.0 (Figura 7.5).

Tabla 7.6 Lista de las 111 especies observadas en el Cerrado, encuadradas en 51 categorías dentro de las 11 variables consideradas para análisis de cluster

No	Especies	Variables										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
		Categorías										
1	<i>Acanthoponera mucronata</i>	1	10	13	17	22	26	30	37	40	44	48
2	<i>Acromyrmex landolti balzani</i>	1	7	14	19	22	27	32	38	41	47	49
3	<i>Acromyrmex subterraneus brunneus</i>	1	7	14	17	22	27	32	38	42	47	50
4	<i>Acromyrmex coronatus</i>	1	7	13	17	22	27	32	37	41	47	49
5	<i>Acropyga</i> sp.	3	6	14	18	22	26	29	35	40	46	51

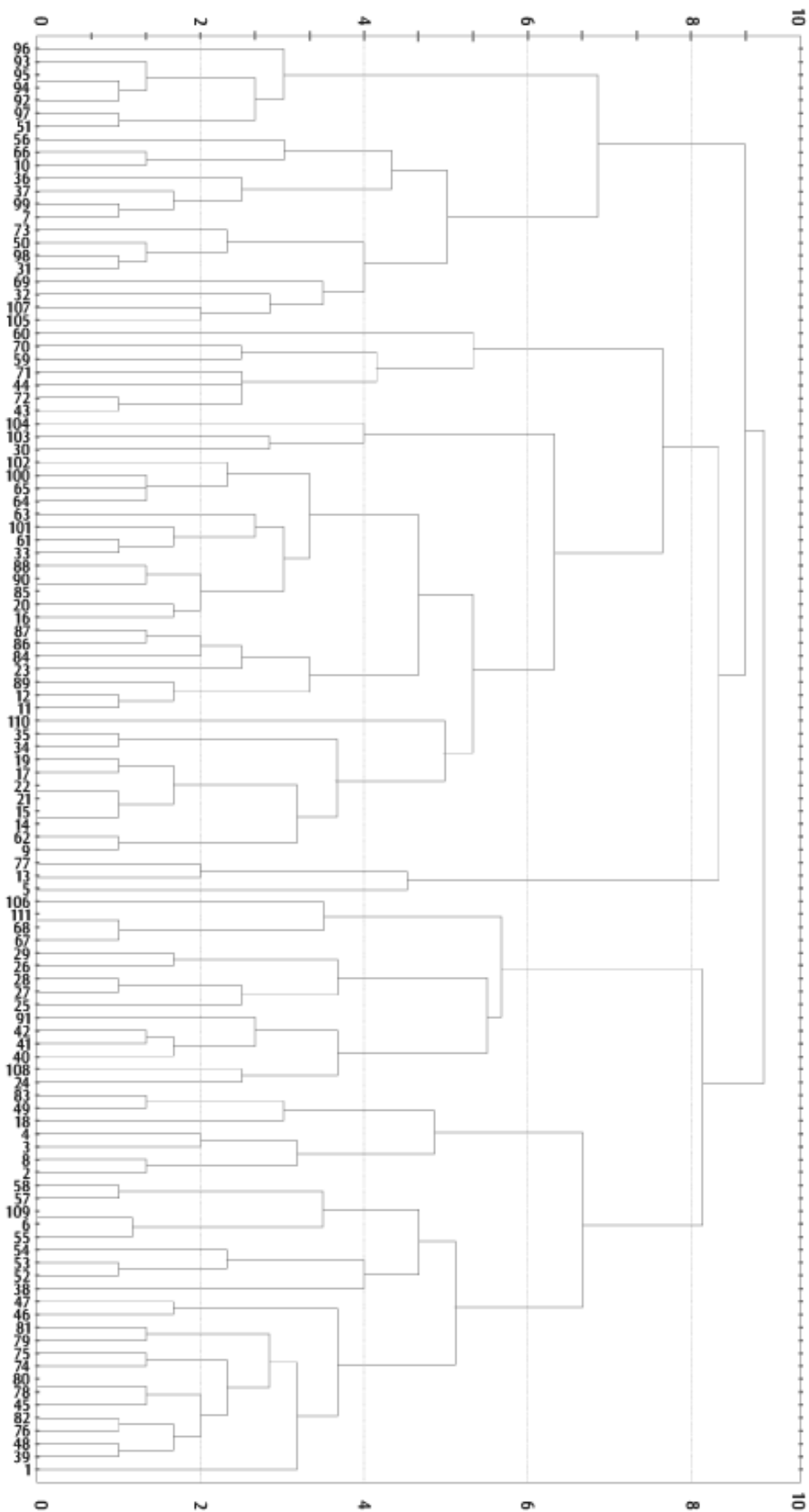
Tabla 7.6 Lista de las 111 especies observadas en el Cerrado, encuadradas en 51 categorías dentro de las 11 variables consideradas para análisis de cluster (continuación)

No	Especies	Variables										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
		Categorías										
6	<i>Anochetus</i> sp. 2	3	10	13	20	23	25	31	36	40	44	51
7	<i>Apterostigma muelleri</i>	3	8	13	17	23	26	33	36	41	44	51
8	<i>Atta sexdens rubropilosa</i>	1	7	14	19	22	27	32	39	41	47	48
9	<i>Azteca alfari</i>	1	11	12	19	22	27	29	36	42	47	48
10	<i>Blepharidatta conops</i>	3	8	14	17	22	26	32	36	40	44	49
11	<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	2	11	15	19	21	27	29	35	41	46	48
12	<i>Brachymyrmex</i> sp. 2	2	11	15	19	21	27	29	36	41	46	48
13	<i>Carebara</i> sp.	3	10	14	18	23	26	30	35	40	45	50
14	<i>C.(Myrmaphaenus) blandus</i>	2	11	13	19	21	27	29	37	42	46	48
15	<i>C.(Myrmaphaenus) crassus</i>	2	11	13	19	21	27	29	37	42	46	48
16	<i>C.(Myrmaphaenus) sp. 2</i>	2	11	13	16	21	27	29	37	42	46	48
17	<i>C.(Myrmobrachys) arboreus</i>	2	11	12	19	21	27	29	38	42	45	48
18	<i>C.(Myrmoclad.) latangulus</i>	2	6	12	19	22	27	29	37	42	46	48
19	<i>C.(Tanaemyr.) melanoticus</i>	2	11	12	19	21	27	29	38	42	46	48
20	<i>Camponotus cacicus</i>	2	11	13	17	21	27	29	38	42	46	49
21	<i>Camponotus renggeri</i>	2	11	13	19	21	27	29	38	42	46	48
22	<i>Camponotus rufipes</i>	2	11	13	19	21	27	29	38	42	46	48
23	<i>Camponotus sericeiventris</i>	1	11	15	19	21	27	29	38	42	46	48
24	<i>Cephalotes atratus</i>	1	6	12	16	22	27	32	38	41	45	48
25	<i>Cephalotes clypeatus</i>	5	6	12	16	22	26	32	38	41	45	49
26	<i>Cephalotes depressus</i>	5	6	12	19	22	26	32	36	41	45	48
27	<i>Cephalotes pallens</i>	5	6	12	16	22	27	32	36	41	45	48
28	<i>Cephalotes pavonii</i>	5	6	12	16	22	27	32	37	41	45	48
29	<i>Cephalotes pusillus</i>	5	6	12	19	21	27	32	37	41	45	48
30	<i>Cerapachys splendens</i>	1	10	13	20	24	28	30	36	41	44	49
31	<i>Chelystruma lilloana</i>	3	10	13	18	23	25	31	36	40	44	51
32	<i>Creightonidris scambognatha</i>	3	11	13	20	23	26	33	36	40	45	50
33	<i>Crematogaster</i> sp. 1	1	11	14	17	21	27	29	36	41	47	48
34	<i>Crematogaster</i> sp. 2	4	11	13	19	21	27	29	36	41	47	48
35	<i>Crematogaster</i> sp. 3	4	11	12	19	21	27	29	36	41	47	48
36	<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	3	8	14	17	22	26	33	36	41	46	51
37	<i>Cyphomyrmex transversus</i>	3	8	14	17	22	26	33	36	41	44	51
38	<i>Daceton armigerum</i>	3	10	12	16	22	26	31	39	40	45	49
39	<i>Dinoponera australis</i>	1	9	14	17	21	25	30	38	41	44	48
40	<i>Dolichoderus attelaboides</i>	3	6	12	16	21	26	32	38	42	45	49
41	<i>Dolichoderus bispinosus</i>	2	6	12	16	21	26	32	37	42	46	49
42	<i>Dolichoderus lutosus</i>	2	6	12	16	21	26	32	37	42	45	48
43	<i>Ectiton mexicanum</i>	1	9	14	20	24	28	30	39	42	47	48
44	<i>Ectiton vagans dubitatum</i>	1	9	13	19	24	28	30	39	42	47	50
45	<i>Ectatomma brunneum</i>	1	9	13	17	21	26	30	38	42	45	48
46	<i>Ectatomma edentatum</i>	1	9	13	19	21	26	30	37	42	45	48
47	<i>Ectatomma opaciventri</i>	1	9	12	19	22	26	30	38	42	45	48
48	<i>Ectatomma permagnum</i>	1	9	14	17	21	25	30	38	42	44	48
49	<i>Ectatomma tuberculatum</i>	1	6	12	19	21	25	30	38	42	45	48
50	<i>Eurhopalothrix pilulifera</i>	3	10	14	18	23	25	31	35	40	44	51
51	<i>Gigantiops destructor</i>	4	9	13	19	21	25	34	38	43	46	49
52	<i>Gnamptogenys g. striatula</i>	3	9	13	17	21	26	30	37	41	45	48
53	<i>Gnamptogenys pleurodon</i>	3	9	13	17	21	26	30	36	41	45	48
54	<i>Gnamptogenys sulcata</i>	3	9	13	17	21	26	30	36	41	45	50
55	<i>Gnamptogenys mordax</i>	3	10	14	18	23	25	30	37	40	44	51
56	<i>Hylomyrma balzani</i>	3	10	14	18	23	26	33	36	41	44	48
57	<i>Hypoconerops</i> sp. 1	3	10	14	18	23	25	30	36	41	44	48
58	<i>Hypoconerops</i> sp. 4	3	10	14	18	23	25	30	36	40	44	48

Tabla 7.6 Lista de las 111 especies observadas en el Cerrado, encuadradas en 51 categorías dentro de las 11 variables consideradas para análisis de cluster (continuación)

No	Especies	Variables										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
		Categorías										
59	<i>Labidus praedator</i>	1	9	15	17	24	28	30	39	42	47	48
60	<i>Leptogenys (Lobopelta) sp</i>	3	10	14	20	24	28	30	37	42	47	51
61	<i>Leptothorax (Nesomyrmex) sp</i>	1	11	14	17	21	27	29	36	41	46	48
62	<i>Linepithema sp. 1</i>	1	11	12	19	21	27	29	36	42	47	48
63	<i>Linepithema sp. 2</i>	1	11	13	17	21	27	29	36	42	46	50
64	<i>Megalomyrmex acauna</i>	1	9	14	17	21	27	29	38	42	46	49
65	<i>Megalomyrmex silvestrii</i>	1	9	14	17	21	27	29	37	42	46	48
66	<i>Mycocepurus goeldii</i>	3	8	14	17	22	27	32	36	41	44	49
67	<i>Monomorium floricola</i>	3	6	12	16	22	26	29	35	40	44	49
68	<i>Myrmelachista sp.</i>	3	6	12	16	22	26	29	35	40	44	48
69	<i>Myrmicocrypta sp.</i>	3	8	13	20	23	26	33	36	41	44	51
70	<i>Neivamyrmex pilosus</i>	1	9	14	17	24	28	30	37	42	47	49
71	<i>Neivamyrmex pseudops</i>	1	9	13	20	24	28	30	37	42	47	49
72	<i>Nomamyrmex esenbeckii</i>	1	9	14	20	24	28	30	39	42	47	49
73	<i>Octostruma balzani</i>	3	10	13	18	23	25	33	35	40	44	51
74	<i>Odontomachus bauri</i>	1	9	13	17	21	25	31	37	41	45	48
75	<i>Odontomachus brunneus</i>	1	9	14	17	21	25	31	37	42	45	48
76	<i>Odontomachus chelifer</i>	1	9	14	17	21	25	31	38	41	45	48
77	<i>Oligomyrmex sp.</i>	3	10	14	18	23	27	29	35	40	46	51
78	<i>Pachycondyla obscuricornis</i>	1	9	14	17	21	26	30	38	41	45	48
79	<i>Pachycondyla commutata</i>	1	9	14	17	21	26	30	38	41	45	50
80	<i>Pachycondyla crassinoda</i>	1	9	14	17	21	26	30	38	41	45	48
81	<i>Pachycondyla marginata</i>	1	9	14	17	21	26	30	37	41	45	49
82	<i>Pachycondyla striata</i>	1	9	14	17	21	25	30	38	41	45	48
83	<i>Paraponera clavata</i>	1	6	12	19	22	26	30	38	42	45	48
84	<i>Paratrechina longicornis</i>	2	11	15	19	21	27	29	36	43	46	48
85	<i>Pheidole gertrudae</i>	1	11	14	17	21	27	29	37	42	46	48
86	<i>Pheidole sp. 1</i>	1	11	14	19	22	27	29	36	42	46	48
87	<i>Pheidole sp. 2</i>	2	11	14	19	22	27	29	37	42	46	48
88	<i>Pheidole sp. 3</i>	2	11	14	17	21	27	29	37	43	46	48
89	<i>Pheidole sp. 4</i>	1	11	14	19	21	27	29	36	41	46	48
90	<i>Pheidole oxyops</i>	1	11	14	17	21	27	29	37	42	46	48
91	<i>Procryptocerus sp.</i>	3	6	12	16	22	26	32	37	41	44	49
92	<i>Pseudomyrmex atripes</i>	4	9	12	19	21	25	34	37	43	45	49
93	<i>Pseudomyrmex elongatus</i>	4	9	12	19	21	25	34	36	43	45	48
94	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	4	9	12	19	21	25	34	37	43	45	48
95	<i>Pseudomyrmex tenuis</i>	4	9	12	19	21	25	34	37	43	45	48
96	<i>Pseudomyrmex termitarius</i>	4	11	14	19	21	25	34	37	43	45	48
97	<i>Pseudomyrmex unicolor</i>	4	9	13	19	21	25	34	38	43	46	48
98	<i>Pyramica subdentata</i>	3	10	13	18	23	25	31	35	40	44	51
99	<i>Sericomyrmex sp.</i>	3	8	13	17	23	26	33	36	41	45	51
100	<i>Solenopsis (gr. geminata) sp. 1</i>	1	9	14	17	21	27	29	37	42	47	49
101	<i>Solenopsis saevissima</i>	1	11	14	17	21	27	29	36	42	47	49
102	<i>Solenopsis sp. 1</i>	1	9	14	17	21	27	29	36	41	46	49
103	<i>Solenopsis sp. 2</i>	1	11	14	20	23	27	29	35	41	45	48
104	<i>Solenopsis sp. 3</i>	1	11	13	20	23	25	31	35	40	45	48
105	<i>Strumigenys elongata</i>	3	10	13	18	23	25	31	37	40	44	51
106	<i>Tapinoma sp.</i>	2	6	12	16	22	27	30	35	42	46	48
107	<i>Tingimyrme mirabilis</i>	3	10	13	18	23	25	31	37	40	44	51
108	<i>Trachymyrme fuscus</i>	1	7	14	17	22	27	32	38	41	45	48
109	<i>Typhlomyrmex sp.</i>	3	10	13	20	23	25	33	36	40	44	51
110	<i>Wasmannia auropunctata</i>	1	11	12	16	22	27	29	35	42	47	48
111	<i>Xenomyrmex sp.</i>	3	6	12	16	22	26	29	35	40	44	48

Figura 7.5 Diagrama de árbol demostrando la relación entre 111 especies de hormigas del Cerrado, según 11 variables ecológicas



Descripción de los gremios de hormigas del *Cerrado*

Grupo 1- Depredadoras grandes epigeas: especies de la subfamilia Ponerinae, depredadoras y necrófagas, epigeas, de colonias pequeñas y agresivas, utilizando el aparato de aguijón en las interacciones agonísticas. Son en la mayoría patrulleras solitarias con nidos subterráneos, con algunas excepciones de especies que nidifican en troncos caídos (*Acanthoponera*). Pertenecen a este gremio especies de los géneros *Dinoponera*, *Pachycondyla*, *Ectatomma* y *Odontomachus*. Probablemente este gremio puede ser correlacionado con la abundancia de otros invertebrados, como por ejemplo larvas de coleópteros, isópteros y de otras hormigas.

Grupo 2- Pseudomyrmecinas ágiles: Este grupo está compuesto por las especies del género *Pseudomyrmex* + *Gigantiops destructor*, que patrullan solitariamente grandes áreas al rededor del nido y son extremadamente ágiles; pueden actuar como depredadoras de suelo o visitante de nectarios extraflorales. Son especies diurnas que se orientan por la visión y evitan interacciones agresivas con otras especies, en la mayoría de las veces consiguiendo obtener el recurso antes de la llegada de alguna otra especie. La mayoría de las especies nidifican en la vegetación con excepción de algunas que nidifican en troncos caídos como *Pseudomyrmex termitarius*. Hay indicios de que *Gigantiops* puede estar mimetizando *Pseudomyrmex unicolor*.

Grupo 3- Especies nómadas: Principalmente de la tribu Ecitonini, con reclutamiento del tipo legionario, extremadamente agresivas e invasoras de nidos de colémbolos, abejas, avispas y hormigas, causando un gran impacto en la estructura de la fauna por donde pasan. Algunas especies de *Neivamyrmex* forrajean en rastros subterráneos. Se encuadran aún en este gremio, las especies nómadas del género *Leptogenys* (Ponerinae), especialistas en preda isópteros; otros ponerinos presentan un nomadismo menos acentuado. La mayoría de las especies nómadas presentan un gran polimorfismo entre castas y división de trabajo.

Grupo 4- Cortadoras: especies polimórficas de colonias grandes, con diferentes castas y que cultivan hongos a partir de la colecta de hojas frescas. Son más abundantes en áreas abiertas del *Cerrado*, con predominancia de gramíneas. Tienen actividad focal, con reclutamiento masivo, recorriendo largos rastros de cargamento. Se encuadran en este gremio las especies de los géneros *Atta* y *Acromyrmex*. La disminución de los sus depredadores naturales (aves, reptiles y anfibios) por la deforestación y apertura de áreas para plantaciones favorece la diseminación de ese grupo.

Grupo 5- Atinas crípticas, cultivadoras de hongos sobre material en descomposición: grupo formado por las especies de la tribu Attini, que cultiva hongos sobre cáscaras, heces y materia vegetal en descomposición +

Blepharidatta conops + *Hylomyrma balzani*. Son individuos de tamaño medio a pequeño y colonias de tamaño pequeño a medio. Generalmente son encontradas en localidades más cerradas del bosque, con un comportamiento y coloración crípticos. Se encuadran en este gremio las especies de los géneros *Mycocepurus*, *Sericomyrmex*, *Apterostigma*, *Myrmicocrypta* y *Cyphomyrmex*. *Blepharidatta conops* presenta algunas características en común con las Attini, principalmente el cuerpo con tegumento esclerotizado, con espinas y la asociación con restos; citada por Diniz *et al.* (1998) como grupo hermano de Attini y como probable pista para la investigación del origen de la crianza de hongos en este grupo, toda vez que ésta especie acumula restos de artrópodos en la entrada de sus nidos y muchas veces estos restos presentan hongos. Otras especies de *Trachymyrmex* se encuadran perfectamente en este gremio, siendo este género un eslabón de relación entre los dos grupos cultivadores de hongos.

Grupo 6- Dominantes omnívoras de suelo: construyen nidos subterráneos, con colonias grandes, reclutan masivamente y son agresivas en interacciones interespecíficas y generalistas en la elección de los alimentos. Se incluyen en este gremio la mayoría de las especies del género *Pheidole*, la mayoría de *Solenopsis*, *Megalomyrmex*, algunas *Crematogaster* de suelo y algunas especies de *Camponotus*. Algunas especies de *Pheidole*, *Solenopsis* y *Megalomyrmex* fueron observadas en varias ocasiones cargando insectos muertos y son los principales visitantes de carcasas. Hay indicios de que esas especies pueden estar siendo favorecidas en ambientes perturbados, como el caso de *Solenopsis saevissima*, que construye nidos poco profundos en áreas de gran estrés ambiental.

Grupo 7: Oportunistas de suelo y vegetación: especies que construyen nidos en sitios diversificados y forrajean grandes áreas tanto en el suelo como en la vegetación, tienen colonias grandes y reclutamiento masivo, mas evitan interacciones agresivas con las otras especies. Pertenecen a este gremio especies de los géneros *Camponotus*, *Pheidole*, *Paratrechina* y *Brachymyrmex*.

Grupo 8- Camponotinas patrulleras generalistas: especies del género *Camponotus*, de tamaño medio a grande, omnívoras, nidifican preferencialmente en troncos podridos, o con nidos construidos con pajas y astillas. Son patrulleras y reclutan obreras masivamente cuando descubren una fuente alimenticia abundante, exhibiendo la región del abdomen como defensa química en la disputa de la fuente de alimento. La mayoría de las especies mantiene relaciones mutualistas con membrácidos, como *Camponotus arboreus* y *Camponotus renggeri*. En general las camponotinas son oportunistas y generalistas en términos de dieta y lugar para nidificación. La amplitud de este gremio puede estar rela-

cionada con la cantidad de troncos en estado de pudrimiento dentro del bosque, con la biomasa vegetal, bien como la densidad de homópteros presentes.

Grupo 9- Arbóreas pequeñas de reclutamiento masivo: se incluyen en este gremio las especies de los géneros *Azteca*, *Linepithema*, *Wasmannia* y *Crematogaster*. Nidifican en la vegetación, con actividad focal y reclutamiento masivo; utilizan químicos repelentes en las interacciones interespecíficas y dominan la fuente de alimento excluyendo otras especies; son omnívoras y fácilmente muestreadas con cebos. Demostraron gran territorialidad en la dominancia del recurso alimenticio, son ágiles y descienden al suelo cuando perciben una fuente de alimento.

Grupo 10: Especialistas mínimas de vegetación: fueron agrupadas en este gremio las especies de tamaño minúsculo con actividad especializada, de difícil observación en el campo. Las especies *Xenomyrmex* sp., *Myrmelachista* sp. y *Monomorium floricola* tienen actividad exclusivamente en la vegetación. *Brachymyrmex* sp. 5, registrada en el levantamiento, fue observada dentro de una semilla de Marolo (Anonaceae); las especies especialistas parecen ser particularmente buenas indicadores de áreas que están siendo recuperadas.

Grupo 11: Especialistas mínimas de suelo: *Acropyga* mantiene relaciones mutualistas con cochinillas de raíces de plantas. *Carebara*, que es citada por Hölldobler y Wilson (1990) como inquilina de termitas, *Pheidole* sp. 17, que es inquilina de los nidos de *Dinoponera australis* y aún *Oligomyrmex* y *Tranopelta* componen este gremio.

Grupo 12- Cefalotinas: especies de la tribu Cephalotini, colectoras de polen y néctar, pero también omnívoras, siendo registradas en cebos de sardinas; nidifican casi que exclusivamente en la vegetación y algunas nidifican en troncos caídos. Tienen agilidad media y evitan interacciones agresivas con otras especies. Muchas especies descienden al suelo para forrajear y dependiendo del recurso, el reclutamiento va de parcial a masivo. El tegumento fuertemente esclerotizado provee a estas especies una cierta protección en las interacciones agonísticas con otras especies de hormigas. Casi siempre fueron observadas abandonando el cebo con la llegada de otra especie, siendo incluidas en el grupo de las subordinadas.

Grupo 13- Dolícoederinas arbóreas grandes, colectoras de exudados: incluye las especies grandes del género *Dolichoderus* (*Hypoclinea*) + *Procryptocerus*. Poseen el tegumento con espinas, nidifican exclusivamente en la vegetación, con pequeñas poblaciones en la colonia, reclutamiento parcial y actividad focal.

Grupo 14- Mirmicinas crípticas depredadoras especializadas: especies minúsculas que ocupan la hojarasca; muchas veces depredadoras especializadas, como las Dacetini y las Basicerotini, con mandíbulas bastante desarrolladas. Casi nunca suben a la superficie del suelo para buscar alimentos y son fácilmente muestreadas por el extractor de Winkler. Se incluyen en este gremio las especies de los géneros *Pyramica*, *Strumigenys*, *Tyngimymex*, *Octostruma*, *Eurhopalothrix*, *Chelystruma*. Este gremio debe estar asociado con la cantidad de materia orgánica en descomposición en el suelo, donde se desarrollan pequeños insectos como Collembola y Diplura. La riqueza de especies dentro de este gremio debe estar también relacionada con la espesura de la hojarasca.

Grupo 15- Ponerinas crípticas depredadoras especializadas: depredadoras pequeñas que nidifican en la hojarasca de la subfamilia Ponerinae; con actividad hipógea, de baja agilidad y colonias pequeñas. Son citados en la literatura como depredadores de larvas de Entomobridae. Se incluyen en este gremio las especies de los géneros *Anochetus*, *Hypoponera*, *Prionopelta*, *Typhlomyrmex* y *Gnamptogenys mordax*. También son frecuentemente muestreados por el método de extracción en Winkler y su diversidad está relacionada con la biomasa de la hojarasca.

Casos especiales: las especies que permanecieron fuera de los agrupamientos principales son:

- *Paraponera clavata* y *Ectatomma tuberculatum* que nidifican en la vegetación, visitan cebos y colectan también nectarios extraflorales. No se incluyen en el grupo de las Ponerinae grandes depredadores epígeos y podrían hasta ser los representantes de un nuevo gremio.
- *Camponotus latangulus*: aislada de las otras Camponotinas en el clado obtenido.
- *Cephalotes atratus*: que fue agrupada en el cluster junto con los Dolícoederinas grandes.
- *Daceton armigerum*: especie arbórea con mandíbulas especializadas y polimorfismo de castas (ver Wilson 1962), que podría ser el representante de un agrupamiento monoespecífico.

Como el objetivo del trabajo fue caracterizar la comunidad en la forma de gremios para la su utilización como herramienta en la comparación entre diferentes áreas, optamos por la clasificación en macrogremios. Una separación más refinada de la fauna total del *Cerrado*, con certeza produciría un número de gremios muy superior a los aquí propuestos. Como ejemplo de esto tenemos los Cerapachyinae y Leptanilloidinae, que también podrían constituir gremios diferenciadas, lo mismo sucede con las especialistas que con certeza podrían ser separadas en diferentes gremios.

Gremios de hormigas como bioindicadoras

Las hormigas vienen recibiendo una atención particular como indicadoras biológicas, demostrando que algunos parámetros de sus comunidades como diversidad, abundancia relativa y grupos funcionales, describen con razonable fidelidad el ambiente (Andersen 1995, 1997).

Una de las razones que torna interesante un modelo de clasificación de la comunidad de hormigas en gremios es la posibilidad de ampliar los conocimientos de la dinámica de un determinado hábitat. Especies de una comunidad local de hormigas ocupan diferentes niveles estructurales del hábitat, componiendo de esta forma grupos funcionales distintos. Como ejemplo podemos citar la fauna de hormigas que habita exclusivamente en el dosel de la vegetación, o la fauna críptica que habita la hojarasca. Brühl *et al.* (1998) demostraron que aproximadamente 75% de las especies de una comunidad están asociadas exclusivamente a un estrato, siendo su actividad de forrajeo y nidificación adaptada a la estructura física de este estrato.

Varios estudios en diferentes regiones del mundo utilizaron hormigas en programas de monitoreo de áreas forestales (Lawton *et al.* 1998), en relación al traslado en las condiciones del ecosistema como resultado de gramíneas invasoras (Miller y New 1997) y en relación a los diferentes métodos de uso del suelo (Bestelmeyer y Wiens 1996) y colonización de dunas (Boomsma y van Loo 1982).

Brown y Maurer (1989) hacen un análisis de la diversidad de especies de mamíferos y aves en función de la masa corporal, densidad poblacional y distribución geográfica en las biotas continentales. Los primeros resultados de ese análisis apuntan a una relación entre los fenómenos microscópicos y macroscópicos de los procesos ecológicos que determinan la diversidad, abundancia de las especies y la distri-

bución de los organismos en el ambiente. Esos autores sugieren que las comunidades locales están estructuradas en varios gremios y que tres tipos de mecanismos producen la estructura observada: la competencia por el recurso, que es más fuerte entre especies de mismo tamaño; la extinción diferencial de las especies de tamaño grande, eliminando grandes especies que exploran pequeñas áreas y manteniendo en baja frecuencia apenas aquellas que exploran grandes extensiones y la tercera hipótesis que relaciona la energética con el tamaño del cuerpo y la tendencia a la especialización de las especies menores.

No obstante las faunas de aves y de mamíferos están en otra escala de fenómenos ecológicos macroscópicos, la comparación con la fauna de hormigas refuerza la importancia de la interdisciplinariedad para el entendimiento del origen y subsistencia de la diversidad biológica.

Los mismos tipos de mecanismos observados arriba son observados en las comunidades de hormigas del *Cerrado*. Las especies de tamaño grande como la mayoría de las Ponerinae, por ejemplo, presentan poblaciones pequeñas y recorren grandes áreas en el forrajeo; cada individuo recoge una gran cantidad de alimento de una sola vez y las interacciones competitivas son casi que inexistentes cuando la especie que interactúa es de tamaño pequeño. Estas a su vez (*Brachymyrmex*, por ejemplo) son más populosas y tienen su radio de acción limitado alrededor de la colonia y en muchos casos son especializadas en un determinado tipo de recurso.

La utilización de los gremios como bioindicadores es especialmente apropiado si los grupos funcionales pudieran ser identificados (Silva y Brandão 1999; Silvestre y Silva 2001).

Estructura espacial de los gremios de hormigas en regiones tropicales

Las especies pertenecientes al mismo gremio exploran los recursos dentro del nicho multidimensional de diferentes maneras, con preferencia por determinadas porciones de la oferta de alimento, ocupación espacial y distintos períodos de actividad. En ambientes tropicales la oferta de recursos permite la coexistencia de un gran número de especies sobreponiendo grandes porciones del nicho (Figura 7.6).

Los efectos de la competencia dentro de los gremios se minimiza por la oferta de recursos y por la plasticidad de las estrategias comportamentales adoptadas por cada especie, evitando los encuentros agonísticos.

La estructura de los gremios de hormigas neotropicales se asemeja a los modelos de sistemas solares, con los planetas girando en órbitas concéntricas alrededor del sol; algunos con un radio pequeño de circunferencia, otros recorriendo distancias extremadamente grandes (Figura 7.7). Si hiciéramos una analogía con el sistema solar, el sol representaría el núcleo de las condiciones ecológicas en que la especie establece su nicho multidimensional, el tamaño de los planetas representaría el tamaño de las poblaciones de las especies y sus órbitas representarían la especialización dentro del gremio, o sea, las relaciones de afinidad con las variables ecológicas involucradas; cuanto más estrecha la órbita, más generalista

la especie en relación a esas variables. Especies con hábitos generalistas dentro de un gremio muchas veces demuestran sobreposición de la utilización de determinados recursos con especies de otros gremios (Figura 7.8).

Competiciones más intensas fueron observadas entre especies de gremios distintos que disputaron el mismo ítem alimenticio, o entre especies que se encontraron acaso debido a la sobreposición espacial del área de forrajeo. La compe-

tencia dentro del mismo gremio parece ser menos traumática (menos dañina), dando la impresión de que las especies reconocen los enemigos en potencia, actuando con extrema cautela frente al recurso alimenticio, abandonando muchas veces la fuente de alimento en la presencia de otra especie en mejores condiciones de exploración. La distancia del nido hasta la fuente de alimento, el tamaño de las poblaciones y el *status* nutricional de la colonia son condiciones de influencia en la dominancia del recurso.

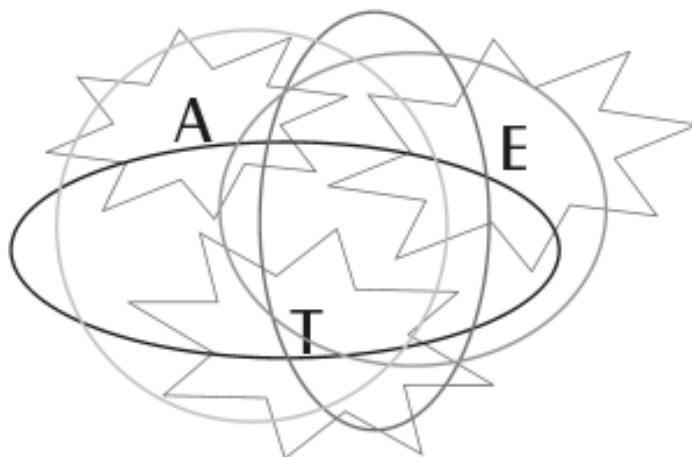


Figura 7.6 Representación de la utilización de recursos por parte de diferentes especies pertenecientes al mismo gremio, demostrando la preferencia por determinadas porciones de la oferta de alimento (A), de la ocupación espacial (E) y del periodo o época de actividad (T)

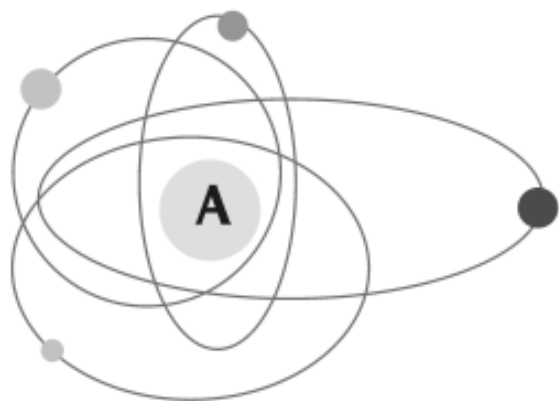


Figura 7.7 Analogía de la estructura de los gremios de hormigas con el sistema solar. El sol representaría el núcleo de las condiciones ecológicas en que la especie establece su nicho multidimensional, el tamaño de los planetas representaría el tamaño de las poblaciones de especies y sus órbitas representarían la especialización dentro del gremio, o sea, las relaciones de afinidad con las variables ecológicas involucradas

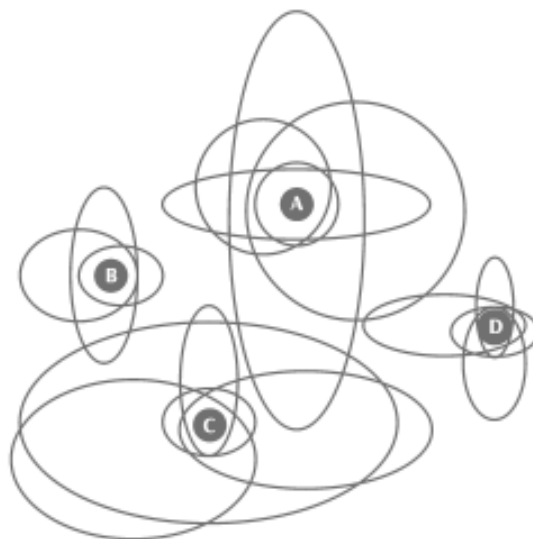


Figura 7.8 Proyecciones de las relaciones entre los componentes de 4 gremios hipotéticos a, b, c, d, cada cual compuesta por un número variable de especies (amplitud de gremio), con diferentes dimensiones de nicho multidimensional, demostrando la sobreposición de la utilización de determinados recursos entre especies pertenecientes a gremios distintos

La comparación de la estructura de las comunidades a través del modelo de gremios

Con la descripción de la composición de los gremios reconocidos tenemos en las manos una herramienta que nos permite realizar comparaciones funcionales entre composiciones de especies en diferentes ambientes, no solamente teniendo en consideración una lista de especies por localidad pura y simplemente, sino también confrontando los modelos estructurales de los gremios y la amplitud de cada gremio considerada; revelando, de esta forma, diferencias en la ecología de las comunidades observadas.

Silvestre (2000) elaboró un método para la comparación entre dos localidades distintas, utilizando como camino el índice de similaridad de Sørensen, haciendo algunas adaptaciones para incluir el número de gremios muestreados por localidad y el número de especies presentes dentro de los gremios. El índice de similaridad de Sørensen es así definido:

$$\text{Índice de Sørensen} = S = \frac{2C}{A+B} \times 100, \text{ siendo:}$$

A = número de especies registradas en la localidad 1
B = número de especies registradas en la localidad 2
C = número de especies en común en las dos localidades

Utilizando el índice de Silvestre (2000) para el modelo de gremios, estimamos la “similaridad funcional” entre las comunidades:

$$\text{Índice de similaridad funcional} = Sf = \frac{2 \times Gc \times Nc}{Ga \times Na + Gb \times Nb} \times 100$$

Siendo:

Ga = número de gremios en la localidad 1
Gb = número de gremios en la localidad 2
Gc = número de gremios en común en las dos localidades
Na = número de especies registradas en la localidad 1
Nb = número de especies registradas en la localidad 2
Nc = número de especies compartidas dentro de los gremios

De esta forma, consideramos cuántos gremios existen en cada localidad y cuántos son comunes entre ellas; el número de especies registradas por localidad y el número de especies compartidas dentro de los gremios, a través de la observación del número mínimo de especies presentes en cada gremio, en cada localidad.

La similaridad funcional (ver Martínez 1996) es más indicada en la comparación de la estructura de las comunidades de diferentes localidades, una vez que las especies dentro de los gremios son consideradas equivalentes ecológicas.

Las localidades consideradas para la aplicación del modelo de gremios fueron la Estación Ecológica de Aguas Emendadas, DF y la Hacienda Santa Carlota, localizada en el municipio de Cajuru, SP. Para cada localidad fue realizado un levantamiento faunístico a lo largo de un año con colectas cada dos meses, utilizando cebos de sardina y miel, en el suelo y en la vegetación, en los períodos diurno y nocturno. Un total de 1.200 cebos fue distribuido para cada una de las áreas del *Cerrado*.

Un total de 75 especies de hormigas fue colectada en Aguas Emendadas y 85 especies en Cajuru. Estas especies fueron encuadradas en los gremios identificados en las descripciones citadas anteriormente y el número de especies dentro de cada gremio fue comparado. Atribuimos aquí el nombre de “amplitud del gremio” para la riqueza de especies presentes dentro de cada grupo.

La composición de los gremios para cada localidad es indicada en la Tabla 7.7, lado a lado, para facilitar la visualización de su amplitud. La similaridad entre las faunas muestreadas entre las dos localidades fue analizada inicialmente a través del índice de Sørensen y enseguida, el análisis de similaridad fue hecho a través del índice adaptado para la inclusión de la composición de los gremios, o lo que llamamos aquí de “similaridad funcional”.

Aplicando el índice de similaridad de Sørensen para esta lista de especies tendríamos:

$$S = \frac{2 \times 41}{75 + 85} \times 100 \quad \text{Similaridad } S = 51,2\%$$

Utilizando el índice de Silvestre (2000) para el modelo de gremios, estimamos la similaridad funcional entre esas comunidades:

$$\text{Similaridad funcional} = Sf = \frac{2 \times Gc \times Nc}{Ga \times Na + Gb \times Nb} \times 100$$

Ga = número de gremios en Aguas Emendadas
Gb = número de gremios en Cajuru
Gc = número de gremios en común en las dos localidades
Na = número de especies en Aguas Emendadas
Nb = número de especies en Cajuru
Nc = número de especies compartidas dentro de los gremios

De esta manera tendríamos:

$$Sf = \frac{2 \times 11 \times 67}{11 \times 74 + 11 \times 82} \times 100 \quad \text{Similaridad funcional} \quad Sf = 85,89\%$$

12 gremios están presentes en Aguas Emendadas por el levantamiento con cebos (Ga) y 14 en Cajuru (Gb). 12 gremios son comunes a las dos localidades (Gc); dentro de ellas son compartidas 68 especies (Nc); o sea la suma del número mínimo de especies presentes dentro de cada gremio.

Aún podemos recalculer este valor de similaridad funcional si consideramos que los gremios especies nómadas (muestreado en Cajuru con un único individuo), mirmicinas crípticas y ponerinas crípticas, pueden haber sido muestreadas accidentalmente, una vez que la metodología de cebos no es la apropiada para el muestreo de ese taxón y probablemente *Hypoponera* debe haber sido colectada junto con el papel en la colecta de uno de los cebos; como también no es frecuente la captura de Ecitoninae en cebos, sólo cuando el grupo nómada está recorriendo el área de la colecta por coincidencia en el momento de colocar los cebos. Excluyendo los gremios muestreados accidentalmente por la metodología de cebos en el análisis, y recalculando el índice, la similaridad funcional entre esas dos localidades aumenta cerca de 86%.

Tabla 7.7 Composición de los gremios de hormigas muestreadas en Águas Emendadas, DF y Cajuru, SP

Gremios	Especies	
	Aguas Emendadas	Cajuru
Dominantes omnívoras de suelo	<i>Pheidole gertrudae</i> <i>Pheidole oxyops</i> <i>Pheidole</i> sp. 1 <i>Pheidole</i> sp. 2 <i>Pheidole</i> sp. 3 <i>Pheidole</i> sp. 4 <i>Pheidole</i> sp. 5 <i>Pheidole</i> sp. 6 <i>Pheidole</i> sp. 12 <i>Pheidole</i> sp. 13 <i>Pheidole</i> sp. 19 <i>Pheidole</i> sp. 20 <i>Pheidole</i> sp. 23 <i>Pheidole</i> sp. 32 <i>Solenopsis</i> sp. 3 <i>Solenopsis</i> sp. 7 <i>Solenopsis</i> sp. 8 <i>Solenopsis</i> sp. 14	<i>Megalomyrmex silvestrii</i> <i>Pheidole gertrudae</i> <i>Pheidole oxyops</i> <i>Pheidole</i> sp. 1 <i>Pheidole</i> sp. 2 <i>Pheidole</i> sp. 4 <i>Pheidole</i> sp. 6 <i>Pheidole</i> sp. 12 <i>Pheidole</i> sp. 13 <i>Pheidole</i> sp. 14 <i>Pheidole</i> sp. 16 <i>Pheidole</i> sp. 18 <i>Pheidole</i> sp. 20 <i>Pheidole</i> sp. 21 <i>Pheidole</i> sp. 22 <i>Pheidole</i> sp. 23 <i>Pheidole</i> sp. 25 <i>Solenopsis</i> sp. 13 <i>Solenopsis</i> sp. 14 <i>Solenopsis</i> sp. 15
Arbóreas pequeñas de reclutamiento masivo	<i>Crematogaster</i> sp. 2 <i>Crematogaster</i> sp. 3 <i>Crematogaster</i> sp. 4 <i>Crematogaster</i> sp. 6 <i>Crematogaster</i> sp. 7 <i>Leptothorax</i> sp. 1 <i>Leptothorax</i> sp. 2 <i>Wasmannia auropunctata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1 <i>Crematogaster</i> sp. 3 <i>Crematogaster</i> sp. 5 <i>Crematogaster</i> sp. 7 <i>Crematogaster</i> sp. 9 <i>Crematogaster</i> sp. 10 <i>Wasmannia auropunctata</i>
	<i>Azteca</i> sp. 1 <i>Linepithema</i> sp. 1 <i>Linepithema</i> sp. 2 <i>Linepithema</i> sp. 3	<i>Azteca alfari</i> <i>Linepithema</i> sp. 2

Tabla 7.7 Composición de los gremios de hormigas muestreadas en Águas Emendadas, DF y Cajuru, SP (continuación)

Gremios	Especies	
	Águas Emendadas	Cajuru
Depredadoras grandes	<i>Dinoponera australis</i> <i>Ectatomma edentatum</i> <i>Ectatomma permagnum</i> <i>Odontomachus caelatus</i> <i>Pachycondyla obscuricornis</i> <i>Pachycondyla striata</i> <i>Pachycondyla villosa</i>	<i>Acanthoponera mucronata</i> <i>Ectatomma edentatum</i> <i>Ectatomma permagnum</i> <i>Gnamptogenys pleurodon</i> <i>Odontomachus chelifer</i> <i>Odontomachus</i> sp. <i>Pachycondyla harpax</i> <i>Pachycondyla striata</i>
Oportunistas de suelo y vegetación	<i>Brachymyrmex</i> sp. 1 <i>Brachymyrmex</i> sp. 2 <i>Brachymyrmex</i> sp. 3 <i>Paratrechina</i> sp. 2	<i>Brachymyrmex</i> sp. 1 <i>Paratrechina</i> sp. 1
Mirmicinas crípticas	<i>Hylomyrma</i> sp. 4	<i>Hylomyrma</i> sp. 4
Ponerinas crípticas	-	<i>Hypoponera</i> sp. 1
Camponotíneas Patrulleras generalistas	<i>Camponotus atriceps</i> <i>C.(Myrmaphaenus) blandus</i> <i>C.(Myrmaphaenus)</i> sp. 1 <i>C.(Myrmaphaenus)</i> sp. 2 <i>C.(Myrmaphaenus)</i> sp. 3 <i>C.(Myrmaphaenus)</i> sp. 4 <i>Camponotus crassus</i> <i>Camponotus melanoticus</i> <i>Camponotus rufipes</i> <i>C.(Tanaemyrmex)</i> sp. 1 <i>Camponotus</i> sp. 1 <i>Camponotus</i> sp. 16	<i>Camponotus atriceps</i> <i>C.(Myrmaphaenus) blandus</i> <i>C.(Myrmaphaenus)</i> sp. 1 <i>C.(Myrmaphaenus)</i> sp. 2 <i>C.(Myrmaphaenus)</i> sp. 3 <i>C.(Myrmaphaenus)</i> sp. 4 <i>Camponotus cingulatus</i> <i>Camponotus crassus</i> <i>C.(Myrmobrachs)</i> sp. 2 <i>Camponotus lespeii</i> <i>Camponotus melanoticus</i> <i>Camponotus renggeri</i> <i>Camponotus rufipes</i> <i>Camponotus sericeiventris</i> <i>C.(Tanaemyrmex)</i> sp. 1 <i>Camponotus</i> sp. 1 <i>Camponotus</i> sp. 7 <i>Camponotus</i> sp. 17 <i>Camponotus</i> sp. 18
Pseudomirmecinas ágiles	<i>Pseudomyrmex elongatus</i> <i>Pseudomyrmex flavidulus</i> <i>Pseudomyrmex gracilis</i> <i>Pseudomyrmex pisinnus</i> <i>Pseudomyrmex schuppi</i> <i>Pseudomyrmex tenuis</i> <i>Pseudomyrmex termitarius</i> <i>Pseudomyrmex unicolor</i>	<i>Pseudomyrmex elongatus</i> <i>Pseudomyrmex flavidulus</i> <i>Pseudomyrmex gracilis</i> <i>Pseudomyrmex kuenckeli</i> <i>Pseudomyrmex tenuis</i> <i>Pseudomyrmex urbanus</i>

Tabla 7.7 Composición de los gremios de hormigas muestreadas en Águas Emendadas, DF y Cajuru, SP (continuación)

Gremios	Especies	
	Águas Emendadas	Cajuru
Dolichoderinas grandes colectoras de exudados	<i>Dolichoderus lutosus</i>	<i>Dolichoderus lutosus</i> <i>Dolichoderus</i> sp.
Cortaderas (Atinas con colonias grandes)	<i>Acromyrmex landolti balzani</i> <i>Atta laevigata</i>	<i>Trachymyrmex fuscus</i> <i>Acromyrmex landolti balzani</i> <i>Atta sexdens rubropilosa</i>
Cultivadoras de hongos sobre restos (Atinas crípticas)	<i>Cyphomyrmex</i> sp 4 <i>Cyphomyrmex</i> sp 5 <i>Mycocarpus goeldii</i> <i>Trachymyrmex</i> sp 1 <i>Trachymyrmex</i> sp 2	<i>Cyphomyrmex rimosus</i> <i>Trachymyrmex dichrous</i> <i>Trachymyrmex farinosus</i> <i>Trachymyrmex oetkeri</i> <i>Mycocarpus goeldii</i>
Especies nómadas	-	<i>Neivamyrmex pseudops</i>
Cephalotinas	<i>Cephalotes atratus</i> <i>Cephalotes depressus</i> <i>Cephalotes pavonii</i> <i>Cephalotes pusillus</i>	<i>Cephalotes atratus</i> <i>Cephalotes depressus</i> <i>Cephalotes minutus</i> <i>Cephalotes pallens</i> <i>Cephalotes pusillus</i> <i>Cephalotes</i> sp. 1
Especialistas mínimas de vegetación	<i>Myrmelachista</i> sp. 2	<i>Myrmelachista</i> sp. 1
Total= 14	75	85

El presente análisis realizado con la aplicación del modelo de gremios elaborado, indica que la estructura de la comunidad de hormigas es bastante semejante entre una localidad dentro del *Cerrado* y una “isla” de *Cerrado* distantes casi mil kilómetros. Existen diferencias en la composición de especies entre estas áreas cubiertas por *Cerrado*, pero, en la mayor parte de los casos, estas especies son equivalentes ecológicos.

La principal diferencia en la composición de los gremios entre las dos localidades está entre los Camponotini, siendo la

amplitud de este gremio mayor en Cajuru de lo que en Águas Emendadas (Tabla 7.7). Este resultado sugiere que esta diferencia encontrada en el gremio de las camponotinas patrulleras puede ser debida a una mayor densidad de troncos podridos y tallos caídos presentes en el área muestreada en Cajuru, donde el *Cerrado* tiene una biomasa vegetal mayor, favoreciendo la nidificación de los camponotinos. Las quemadas en Águas Emendadas son mucho más frecuentes debido a la unidad relativa del aire que es muy baja en épocas secas; ya en Cajuru- SP la fauna de hormigas puede tener elementos oriundos de la selva atlántica adyacente.

Conclusión

La intención del estudio de los gremios es proporcionar ese tipo de apreciación ambiental utilizando no solamente una única especie de hormiga, ni tampoco una fauna entera como indicador, pero sí de preferencia un grupo de especies ecológicamente equivalentes. Cada gremio de hormigas está relacionado a un determinado segmento de la flora y fauna y ocupa un determinado estrato del ambiente como actividad local. Es necesario entonces identificar grupos funcionales de especies que puedan ser utilizados como indicadores en programas de valoración, conservación y manejo ambiental, para cada caso específico a ser monitoreado. La compo-

sición de los gremios de hormigas puede ser de gran utilidad en estos programas, desde que sean establecidos criterios metodológicos claros y reproducibles. Las especies y los límites de los gremios se establecen después de la colección de información, utilizando técnicas de análisis multivariado de un gran número de variables. Se discute actualmente la necesidad de un protocolo formal para definir los gremios, determinando el significado y la consistencia de los agrupamientos revelados. Análisis futuros utilizando otros componentes ecológicos importantes, como análisis morfométricos, pueden esclarecer algunos gremios aún oscuros.

Cuadro 7.1 Lista de las especies de hormigas registradas en todos los tipos de colectas empleados en las siete localidades del Cerrado: Aguas Emendadas, DF (A.Em), Cajuru, SP (Caj), Luiz Antônio, SP (L.Ant), Niquelândia, GO (Niq), Colinas del Sur, GO (C.Sul), Campinaçu, GO (Cam) e Uruaçu, GO (Uru). Substrato de colecta: suelo (s) y vegetación (v); fisonomía de la vegetación (Veget.): *Cerrado* (c), bosque (m) y método de colecta: cebo de sardina (is), cebo subterráneo (sb), frasco aspirador (as), pit-fall (pf), peneira (pe), berlesse (be), bandeja de agua (bd), malaise (ml), trampa luminosa (lm), winkler (wk) y colecta manual (ma)

No	SUBFAMILIAS	Localidades										
		A.Em	Caj.	L.Ant	Niq.	C.Sul	Cam.	Uru.	Subst	Veget	Método	
1	CERAPACHYINAE <i>Cerapachys splendens</i>			x					x	s	m/c	mn/wk
2	DOLICHODERINAE <i>Azteca alfari</i>		x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pf	
3	<i>Azteca</i> sp. 1	x							s/v	c	is	
4	<i>Azteca</i> sp. 2				x				s	m/c	is	
5	<i>Dolichoderus attelaboides</i>			x					v	c	mn	
6	<i>Dolichoderus bispinosus</i>					x			v	c	as	
7	<i>Dolichoderus decollatus</i>					x			v	m/c	mn	
8	<i>Dolichoderus diversus</i>					x		x	s/v	m/c	is/mn	
9	<i>Dolichoderus imitator</i>						x		s	c	bd	
10	<i>Dolichoderus lamellosus</i>							x	v	c	mn	
11	<i>Dolichoderus lutosus</i>	x	x	x	x	x	x	x	v	c	is/mn/lm	
12	<i>Dolichoderus quadridenticulatus</i>				x	x	x		s	c	bd/lm	
13	<i>Dolichoderus</i> sp.		x	x				x	v	m/c	as	
14	<i>Dorymyrmex</i> sp. 1				x	x		x	s	c	mn	
15	<i>Dorymyrmex</i> sp. 2			x	x	x	x	x	s/v	m/c	mn/pf	
16	<i>Dorymyrmex</i> sp. 3			x					s	c	mn	
17	<i>Dorymyrmex</i> sp. 4				x				s	c	mn	
18	<i>Linepithema</i> sp. 1	x			x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pf/sb	
19	<i>Linepithema</i> sp. 2	x	x	x		x	x		s	m/c	as/pf/be/bd/wk	
20	<i>Linepithema</i> sp. 3	x				x	x	x	s	c	is/mn	
21	<i>Linepithema</i> sp. 4			x			x		s	m	pe	
22	<i>Tapinoma</i> sp.							x	v	c	is	
23	ECITONINAE <i>Eciton dulcium</i>					x			s	c	mn/pf	
24	<i>Eciton mexicanum</i>			x	x	x			s	c	is/mn	
25	<i>Eciton vagans dubitatum</i>					x			s	c	pf	
26	<i>Labidus coecus</i>			x			x	x	s	c	mn/be	
27	<i>Labidus praedator</i>			x	x	x	x	x	s	m/c	is/as/mn/pf/be	

Cuadro 7.1 Lista de las especies de hormigas registradas en todos los tipos de colectas empleados en las siete localidades del Cerrado (continuación)

No	SUBFAMILIAS	Localidades									
		A.Em	Caj.	L.Ant	Niq.	C.Sul	Cam.	Uru.	Subst	Veget	Método
28	<i>Labidus</i> sp.				x		x		s	c	is/be
29	<i>Neivamyrmex micans</i>					x			-	c	lm
30	<i>Neivamyrmex pilosus</i>				x	x	x	x	s	c	mn/wk
31	<i>Neivamyrmex postangustatus</i>						x	x	s	m/c	pe/lm/wk
32	<i>Neivamyrmex pseudops</i>		x		x	x		x	s	c	mn
33	<i>Neivamyrmex shuckardi</i>				x	x	x		-	c	lm
34	<i>Neivamyrmex vicinus</i>					x			-	c	lm
35	<i>Nomamyrmex esenbeckii</i>					x	x	x	s	m/c	mn/pf
FORMICINAE											
36	<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	x	x	x	x	x	x		s/v	m/c	is/mn/sb/wk
37	<i>Brachymyrmex</i> sp. 2	x		x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pe/be
38	<i>Brachymyrmex</i> sp. 3	x							v	c	is
39	<i>Brachymyrmex</i> sp. 4				x	x			s	c	is/mn/be
40	<i>Brachymyrmex</i> sp. 5			x		x			s	c	mn
41	<i>Camponotus arboreus</i>				x				s/v	m	is/mn
42	<i>Camponotus cacicus</i>				x				s	c	mn/pf
43	<i>Camponotus cingulatus</i>		x						s/v	c	is
44	<i>Camponotus lespesii</i>		x	x					s/v	c	is
45	<i>Camp. (Myrmaphaenus) blandus</i>	x	x		x	x	x	x	s/v	m/c	is/as/mn/pf/ml
46	<i>Camponotus blandus scintilans</i>						x	x	s/v	c	is
47	<i>Camp. (Myrmaphaenus) sp. 1</i>	x	x		x	x	x	x	s/v	m/c	is/as/mn/pf
48	<i>Camp. (Myrmaphaenus) sp. 2</i>	x	x		x	x	x	x	v	m/c	is
49	<i>Camp. (Myrmaphaenus) sp. 3</i>	x	x	x	x	x	x	x	s/v	c	is/mn/pf
50	<i>Camp. (Myrmaphaenus) sp. 4</i>	x	x		x	x	x	x	s/v	c	is/mn/bd/ml
51	<i>Camp. (Myrmepomis) sericeiventris</i>		x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn
52	<i>Camp. (Myrmobrachys) burtoni</i>					x			s	m	is
53	<i>Camp. (Myrmobrachys) crassus</i>	x	x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/bd/ml
54	<i>Camp. (Myrmobrachys) sp. 1</i>				x	x			s/v	c	is
55	<i>Camp. (Myrmobrachys) sp. 2</i>		x		x				v	c	is
56	<i>Camp. (Myrmocladoecus) latangulus</i>			x					v	m	is
57	<i>Camp. (Myrmothrix) atriceps</i>	x	x	x	x	x	x		s/v	c	is/pf
58	<i>Camp. (Myrmothrix) renggeri</i>		x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pf/bd/lm
59	<i>Camp. (Myrmothrix) sp. 1</i>			x	x	x		x	s	c	is
60	<i>Camp. (Myrmothrix) sp. 2</i>			x		x	x	x	s	c	is
61	<i>Camponotus rufipes</i>	x	x	x	x	x	x		s/v	m/c	is/pf/bd
62	<i>Camp. (Tanaemyrmex) melanoticus</i>	x	x	x	x	x	x	x	s/v	c	is/pf
63	<i>Camp. (Tanaemyrmex) sp. 1</i>	x	x	x		x			s	c	is
64	<i>Camponotus</i> sp. 1	x	x	x			x	x	v	c	is
65	<i>Camponotus</i> sp. 2				x	x	x	x	s/v	m/c	is/pf/be
66	<i>Camponotus</i> sp. 3							x	s	c	is
67	<i>Camponotus</i> sp. 4					x			s	c	pf
68	<i>Camponotus</i> sp. 5				x	x	x	x	s	c	is/as
69	<i>Camponotus</i> sp. 6							x	s	c	mn
70	<i>Camponotus</i> sp. 7		x	x			x		s/v	c	is/pf
71	<i>Camponotus</i> sp. 8							x	s	m/c	is
72	<i>Camponotus</i> sp. 9			x	x	x	x		s/v	c	is/pf
73	<i>Camponotus</i> sp. 10					x			v	m	is
74	<i>Camponotus</i> sp. 11					x			v	m	is
75	<i>Camponotus</i> sp. 12					x	x		s	c	is/as

Cuadro 7.1 Lista de las especies de hormigas registradas en todos los tipos de colectas empleados en las siete localidades del Cerrado (continuación)

No	SUBFAMILIAS	Localidades									
		A.Em	Caj.	L.Ant	Niq.	C.Sul	Cam.	Uru.	Subst	Veget	Método
76	<i>Camponotus</i> sp. 13				x				v	c	is
77	<i>Camponotus</i> sp. 14						x	x	s	c	pf
78	<i>Camponotus</i> sp. 15				x	x			s	m	is/mn
79	<i>Camponotus</i> sp. 16	x				x		x	v	c	is
80	<i>Camponotus</i> sp. 17		x						s	c	is
81	<i>Camponotus</i> sp. 18		x						s	c	is
82	<i>Gigantiops destructor</i>				x	x	x	x	s	m/c	mn
83	<i>Myrmelachista</i> sp. 1		x	x				x	s	c	is
84	<i>Myrmelachista</i> sp. 2	x					x		v	c	is
85	<i>Paratrechina longicornis</i>		x						s	c	is
86	<i>Paratrechina</i> sp. 1		x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pf/pe/bd/wk
87	<i>Paratrechina</i> sp. 2	x		x	x	x	x	x	s	m/c	is/pe/be/wk
88	<i>Paratrechina</i> sp. 3			x	x	x	x	x	s	m/c	is/pe/bd/ml/wk
MYRMICINAE											
89	<i>Acromyrmex coronatus</i>				x	x	x	x	s	c	mn/pf/bd
90	<i>Acromyrmex landolti balzani</i>	x	x		x	x	x		s	c	is/mn
91	<i>Acromyr. subterraneus brunneus</i>			x	x			x	s	c	is/pf
92	<i>Acromyrmex</i> sp.			x					s	c	mn
93	<i>Acropyga</i> sp.							x	s	c	pe
94	<i>Apterostigma muelleri</i>					x		x	s	c	pe/wk
95	<i>Apterostigma</i> sp.				x	x		x	s	c	pe
96	<i>Atta laevigata</i>	x			x	x	x	x	s	c	is/mn
97	<i>Atta sexdens rubropilosa</i>		x	x					s	m/c	is
98	<i>Blepharidatta conops</i>				x	x	x	x	s/v	c	is/mn/pf/bd
99	<i>Carebara</i> sp.			x					-	c	lm
100	<i>Cephalotes atratus</i>	x	x		x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pf
101	<i>Cephalotes clypeatus</i>			x	x			x	v	m/c	mn
102	<i>Cephalotes depressus</i>	x	x						s/v	c	is
103	<i>Cephalotes minutus</i>		x	x		x	x	x	s/v	m/c	is/mn
104	<i>Cephalotes pallens</i>		x	x	x		x		v	c	is
105	<i>Cephalotes pavonii</i>	x						x	v	c	is
106	<i>Cephalotes</i> (gr. <i>pinelli</i>) sp.				x	x		x	v	m/c	is
107	<i>Cephalotes pusillus</i>	x	x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/as/mn/pe/bd
108	<i>Cephalotes</i> sp. 1		x						v	c	is
109	<i>Cephalotes</i> sp. 2				x				v	m	is/mn
110	<i>Chelystruma lilloana</i>							x	s	c	wk
111	<i>Creightonidris scambognatha</i>					x			-	m	lm
112	<i>Crematogaster</i> sp. 1		x						s/v	c	is
113	<i>Crematogaster</i> sp. 2	x			x	x	x	x	s/v	c	is/mn
114	<i>Crematogaster</i> sp. 3	x	x		x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pe
115	<i>Crematogaster</i> sp. 4	x			x	x			s/v	m/c	is/pf/pe/sb
116	<i>Crematogaster</i> sp. 5		x						s/v	c	is
117	<i>Crematogaster</i> sp. 6	x		x	x	x	x	x	s/v	c	is/mn/pe/bd
118	<i>Crematogaster</i> sp. 7	x	x						s/v	c	is
119	<i>Crematogaster</i> sp. 8			x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pf/pe/bd
120	<i>Crematogaster</i> sp. 9		x		x	x	x	x	s/v	m/c	is
121	<i>Crematogaster</i> sp. 10		x		x	x		x	s/v	m/c	is/as/mn
122	<i>Crematogaster</i> sp. 11							x	v	c	is
123	<i>Cyphomyrmex</i> (gr. <i>rimosus</i>) sp.		x	x	x	x	x	x	s	c	is/pe/pf

Cuadro 7.1 Lista de las especies de hormigas registradas en todos los tipos de colectas empleados en las siete localidades del Cerrado (continuación)

No	SUBFAMILIAS	Localidades									
		A.Em	Caj.	L.Ant	Niq.	C.Sul	Cam.	Uru.	Subst	Veget	Método
124	<i>Cyphomyrmex</i> sp. 1				x			x	s	c	pe
125	<i>Cyphomyrmex</i> sp. 2			x		x			s	c	pe
126	<i>Cyphomyrmex</i> sp. 3				x				s	c	pf
127	<i>Cyphomyrmex</i> sp. 4	x							s	c	is
128	<i>Cyphomyrmex</i> sp. 5	x							v	m	is
129	<i>Daceton armigerum</i>				x		x	x	v	m/c	mn
130	<i>Eurhopalothrix pilulifera</i>				x			x	s	c	be/wk
131	<i>Hylomyrma balzani</i>		x						s	c	is
132	<i>Hylomyrma</i> sp. 1			x	x	x	x	x	s	c	is/mn
133	<i>Hylomyrma</i> sp. 2			x					s	c	wk
134	<i>Hylomyrma</i> sp. 3					x	x	x	s	c	pe/wk
135	<i>Hylomyrma</i> sp. 4	x		x					s	c	is
136	<i>Hylomyrma</i> sp. 5							x	s	c	pe
137	<i>Hylomyrma</i> sp. 6						x		s	c	pe
138	<i>Hylomyrma</i> sp. 7							x	s	c	wk
139	<i>Leptothorax (Leptothorax)</i> sp.					x			s	c	bd
140	<i>Leptothorax (Nesomyrmex)</i> sp.			x	x		x		s	c	is/mn
141	<i>Leptothorax</i> sp. 1	x							s/v	c	is
142	<i>Leptothorax</i> sp. 2	x							s	c	is
143	<i>Leptothorax</i> sp. 3					x			s	c	bd
144	<i>Leptothorax</i> sp. 4							x	s	m/c	pe
145	<i>Megalomyrmex acauna</i>							x	s	c	mn
146	<i>Megalomyrmex drift</i>							x	s	c	wk
147	<i>Megalomyrmex silvestrii</i>		x						s	c	is
148	<i>Monomorium floricola</i>							x	v	c	as
149	<i>Mycocepurus goeldii</i>	x	x	x	x	x	x	x	s	c	is/as/mn/pf/be/wk
150	<i>Mycocepurus obsoletus</i>			x		x		x	s	c	is/wk
151	<i>Myrmicocrypta</i> sp. 1							x	s	c	pf/pe
152	<i>Myrmicocrypta</i> sp. 2						x		s	c	wk
153	<i>Myrmicocrypta</i> sp. 3			x					s	c	is
154	<i>Myrmicocrypta</i> sp. 4						x		s	c	is
155	<i>Neostruma crassicornis</i>				x				s	c	pe
156	<i>Ochetomyrmex</i> sp.				x	x	x	x	v	m	is/sb/wk
157	<i>Octostruma balzani</i>							x	s	c	is/wk
158	<i>Octostruma ihering</i>			x				x	s	m/c	wk
159	<i>Octostruma</i> sp.							x	s	m	wk
160	<i>Oligomyrmex</i> sp.						x		s	c	sb
161	<i>Pheidole gertrudae</i>	x	x	x	x		x	x	s/v	m/c	is/mn/pf/sb
162	<i>Pheidole oxyops</i>	x	x	x	x	x	x	x	s	m/c	is/mn
163	<i>Pheidole</i> sp. 1	x	x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pf/pe/sb
164	<i>Pheidole</i> sp. 2	x	x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pf/pe/be
165	<i>Pheidole</i> sp. 3	x		x	x		x		s	m/c	is/mn
166	<i>Pheidole</i> sp. 4	x	x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pe/bd
167	<i>Pheidole</i> sp. 5	x		x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pf
168	<i>Pheidole</i> sp. 6	x	x	x	x	x	x	x	s	m/c	is/mn/pf/pe/bd
169	<i>Pheidole</i> sp. 7			x					s	m	is
170	<i>Pheidole</i> sp. 8				x				s	c	pf/pe/bd
171	<i>Pheidole</i> sp. 9				x	x			s/v	m/c	is/mn/pf/pe
172	<i>Pheidole</i> sp. 10			x			x		s	c	sb

Cuadro 7.1 Lista de las especies de hormigas registradas en todos los tipos de colectas empleados en las siete localidades del Cerrado (continuación)

No	SUBFAMILIAS <i>Especies</i>	Localidades									
		A.Em	Caj.	L.Ant	Niq.	C.Sul	Cam.	Uru.	Subst	Veget	Método
173	<i>Pheidole</i> sp. 11					x			s	c	is
174	<i>Pheidole</i> sp. 12	x	x		x	x			s/v	m/c	is
175	<i>Pheidole</i> sp. 13	x	x						s/v	c	is
176	<i>Pheidole</i> sp. 14		x			x			s	c	is
177	<i>Pheidole</i> sp. 15				x	x	x	x	s	m/c	is/mn/pf
178	<i>Pheidole</i> sp. 16		x						s/v	c	is
179	<i>Pheidole</i> sp. 17				x				s	c	mn
180	<i>Pheidole</i> sp. 18		x		x	x	x		s/v	c	is
181	<i>Pheidole</i> sp. 19	x			x		x		s/v	m/c	is/mn
182	<i>Pheidole</i> sp. 20	x	x	x	x	x	x	x	s	m/c	is/as/pe/bd/sb
183	<i>Pheidole</i> sp. 21		x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn
184	<i>Pheidole</i> sp. 22		x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/pe/sb
185	<i>Pheidole</i> sp. 23	x	x	x	x	x	x		s/v	m/c	is/mn
186	<i>Pheidole</i> sp. 24						x		s	c	bd
187	<i>Pheidole</i> sp. 25		x	x					v	c	is
188	<i>Pheidole</i> sp. 26			x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/pf/bd
189	<i>Pheidole</i> sp. 27			x	x	x		x	s	m/c	is
190	<i>Pheidole</i> sp. 28			x	x	x	x		s	c	is/pe/bd
191	<i>Pheidole</i> sp. 29			x					s	c	is
192	<i>Pheidole</i> sp. 30			x	x	x			s	c	is/mn
193	<i>Pheidole</i> sp. 31					x			s	c	mn
194	<i>Pheidole</i> sp. 32	x			x		x	x	s	c	is
195	<i>Pheidole</i> sp. 33				x	x		x	s	c	is/as/mn
196	<i>Pheidole</i> sp. 34			x	x				s	m	is
197	<i>Procryptocerus</i> sp.					x	x		v	c	mn
198	<i>Pyramica eggersi</i>			x	x	x	x	x	s	c	is/pe/be/wk
199	<i>Pyramica subdentata</i>			x					s	c	is/wk
200	<i>Pyramica zeteki</i>					x		x	s	c	pe/wk
201	<i>Rogeria</i> sp. 1			x		x	x	x	s	m/c	is/wk
202	<i>Rogeria</i> sp. 2				x		x	x	s	m/c	pe/lm/wk
203	<i>Sericomyrmex</i> sp. 1			x	x	x	x	x	s	c	mn/pf/bd
204	<i>Sericomyrmex</i> sp. 2			x					s	c	wk
205	<i>Smithistruma hyphata</i>							x	s	c	wk
206	<i>Solenopsis</i> (gr. <i>geminata</i>) sp. 1							x	s	c	as
207	<i>Solenopsis</i> (gr. <i>globularia</i>) sp. 1							x	s	c	is
208	<i>Solenopsis saevissima</i>			x	x	x	x	x	s	c	as/mn
209	<i>Solenopsis</i> sp. 1				x	x	x	x	s	c	is/mn/pe/pf
210	<i>Solenopsis</i> sp. 2				x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn
211	<i>Solenopsis</i> sp. 3	x	x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/pe
212	<i>Solenopsis</i> sp. 4			x	x	x	x		s/v	c	is/mn
213	<i>Solenopsis</i> sp. 5			x	x	x	x		s/v	c	is
214	<i>Solenopsis</i> sp. 6			x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/pe/be/wk
215	<i>Solenopsis</i> sp. 7	x			x	x	x		s	m/c	is/as/mn/pe
216	<i>Solenopsis</i> sp. 8	x		x	x	x	x	x	s	m/c	is/as/mn/pe/wk
217	<i>Solenopsis</i> sp. 9			x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/pe/be/sb
218	<i>Solenopsis</i> sp. 10			x	x	x	x		v	m/c	is/bd/sb
219	<i>Solenopsis</i> sp. 11			x	x	x			s/v	m/c	is/pe/mn
220	<i>Solenopsis</i> sp. 12				x				s	c	mn
221	<i>Solenopsis</i> sp. 13		x	x				x	s	c	is/pe

Cuadro 7.1 Lista de las especies de hormigas registradas en todos los tipos de colectas empleados en las siete localidades del Cerrado (continuación)

No	SUBFAMILIAS	Localidades									
		A.Em	Caj.	L.Ant	Niq.	C.Sul	Cam.	Uru.	Subst	Veget	Método
222	<i>Solenopsis</i> sp. 14	x	x		x	x		x	s/v	c	is/be/pf
223	<i>Solenopsis</i> sp. 15		x	x					s	c	is
224	<i>Solenopsis</i> sp. 16							x	s	c	mn
225	<i>Solenopsis</i> sp. 17							x	v	c	is
226	<i>Solenopsis</i> sp. 18			x					s	c	is
227	<i>Solenopsis</i> sp. 19							x	s	c	wk
228	<i>Strumigenys cordovens</i>				x			x	s	m	pe/wk
229	<i>Strumigenys elongata</i>			x			x	x	s/v	c	pe/wk
230	<i>Strumigenys denticulata</i>			x					s	c	wk
231	<i>Strumigenys lousianae</i>			x		x		x	s	c	pe/be
232	<i>Strumigenys smilax</i>							x	s	c	pe
233	<i>Strumigenys trinidadensis</i>					x		x	s	c	pe
234	<i>Tingimyrme mirabilis</i>							x	s	m	wk
235	<i>Trachymyrme bugnioni</i>				x				s	c	pf
236	<i>Trachymyrme dichrous</i>		x						s	c	is
237	<i>Trachymyrme farinosus</i>		x						s	c	is
238	<i>Trachymyrme fuscus</i>		x	x	x	x	x	x	s/v	c	is/mn
239	<i>Trachymyrme</i> (gr. <i>thering</i>) sp.					x	x		s	c	mn
240	<i>Trachymyrme oetkeri</i>		x						s	c	is
241	<i>Trachymyrme papulatus</i>		x						s	c	is
242	<i>Trachymyrme</i> sp. 1	x							s	c	is
243	<i>Trachymyrme</i> sp. 2	x							s	c	is
244	<i>Trachymyrme</i> sp. 3			x					s	c	wk
245	<i>Trachymyrme</i> sp. 4							x	s	c	is
246	<i>Trachymyrme</i> sp. 5							x	s	c	pe
247	<i>Trachymyrme</i> sp. 6					x			s	c	mn
248	<i>Tranopelta</i> sp.				x	x			s	c	pf/be/bd/lm
249	<i>Wasmannia auropunctata</i>	x	x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/as/mn
250	<i>Wasmannia</i> sp. 1				x	x	x		s/v	m/c	is/pe
251	<i>Wasmannia</i> sp. 2				x	x	x	x	s/v	m/c	is/as/bd/pe
252	<i>Xenomyrme</i> sp. 1				x	x	x		v	c	is
253	<i>Xenomyrme</i> sp. 2				x				v	m	is
PONERINAE											
254	<i>Acanthoponera mucronata</i>		x				x		s/v	c	is/bd
255	<i>Anochetus</i> sp. 1			x		x	x	x	s	c	is/pe/wk
256	<i>Anochetus</i> sp. 2							x	s	c	pe/wk
257	<i>Anochetus</i> sp. 3			x		x			s	c	wk
258	<i>Belonopelta</i> sp.				x	x	x	x	-	c	lm
259	<i>Dinoponera australis</i>	x			x	x	x	x	s	c	is/mn
260	<i>Ectatomma brunneum</i>				x	x	x	x	s/v	c	is/mn
261	<i>Ectatomma edentatum</i>	x	x	x	x	x			s/v	m/c	is/mn
262	<i>Ectatomma muticum</i>							x	s	m/c	pf/wk
263	<i>Ectatomma opaciventris</i>			x	x	x	x	x	s	c	is/mn/pf/bd
264	<i>Ectatomma permagnum</i>	x	x	x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pf/pe
265	<i>Ectatomma planidens</i>			x			x	x	s	c	is/mn/pe/wk
266	<i>Ectatomma tuberculatum</i>			x	x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pf
267	<i>Gnamptogenys pleurodon</i>		x						s	c	is
268	<i>Gnamptogenys mordax</i>						x	x	s	m	wk
269	<i>Gnamptogenys</i> (gr. <i>striatula</i>) sp. 1			x	x	x	x	x	s	c	is/mn/pf

Cuadro 7.1 Lista de las especies de hormigas registradas en todos los tipos de colectas empleados en las siete localidades del Cerrado (continuación)

No	SUBFAMILIAS	Localidades									
		A.Em	Caj.	L.Ant	Niq.	C.Sul	Cam.	Uru.	Subst	Veget	Método
270	<i>Gnamptogenys sulcata</i>			x	x		x	x	s	c	mn/pf/pe
271	<i>Gnamptogenys regularis</i>			x		x			s	c	mn
272	<i>Hypoponera</i> sp. 1		x	x			x	x	s	m/c	is/wk
273	<i>Hypoponera</i> sp..2			x		x	x	x	s	c	is/pe/wk
274	<i>Hypoponera</i> sp. 3			x					s	c	is
275	<i>Hypoponera</i> sp. 4			x				x	s	c	is
276	<i>Hypoponera</i> sp. 5						x		s	c	mn/pe/lm/wk
277	<i>Hypoponera</i> sp. 6			x					s	m	wk
278	<i>Hypoponera</i> sp. 7			x		x			s	m/c	is/pe/lm
279	<i>Hypoponera</i> sp. 8			x					s	c	wk
280	<i>Leptogenys bohlsi</i>				x				s	c	pe
281	<i>Leptogenys (Lobopelta)</i> sp.							x	s	m	pe
282	<i>Leptogenys</i> sp.						x		s	c	pf
283	<i>Odontomachus bauri</i>			x	x	x	x	x	s	m/c	is/as
284	<i>Odontomachus brunneus</i>			x	x	x	x	x	s	m/c	is/mn
285	<i>Odontomachus caelatus</i>	x							s	c	is
286	<i>Odontomachus chelifer</i>		x	x	x	x	x		s	m/c	is/pf/bd
287	<i>Odontomachus</i> sp.		x						s	c	is
288	<i>Pachycondyla arhuaca</i>			x	x	x		x	s	c	mn/pe/wk
289	<i>Pachycondyla commutata</i>				x	x	x	x	s	m/c	mn/pf
290	<i>Pachycondyla crassinoda</i>				x	x	x	x	s	m/c	is/mn/pf
291	<i>Pachycondyla harpax</i>		x	x	x	x	x	x	s	m/c	is/mn/pf/pe
292	<i>Pachycondyla marginata</i>			x	x	x	x	x	s	c	mn
293	<i>Pachycondyla obscuricornis</i>	x			x		x	x	s	m/c	is/pe/pf
294	<i>Pachycondyla striata</i>	x	x	x	x				s	m/c	is/pf
295	<i>Pachycondyla striatinodis</i>				x				s	m	pf
296	<i>Pachycondyla unidentata</i>						x		v	m	is
297	<i>Pachycondyla villosa</i>	x		x	x	x	x	x	s/v	c	is/mn
298	<i>Pachycondyla</i> sp. 1							x	s	m/c	pe
299	<i>Pachycondyla</i> sp. 2				x	x		x	s/v	c	mn/pf/bd
300	<i>Paraponera clavata</i>				x	x	x	x	s/v	m/c	is/mn/pf
301	<i>Prionopelta punctulata</i>					x	x		s	c	pe
302	<i>Typhlomyrmex</i> sp. 1				x	x			s	c	pe/sb
303	<i>Typhlomyrmex</i> sp. 2					x	x		s	c	pe/be
304	<i>Typhlomyrmex</i> sp. 3					x			s	c	pe
PSEUDOMYRMECINAE											
305	<i>Pseudomyrmex atripes</i>						x		s	c	mn
306	<i>Pseudomyrmex curacaensis</i>					x			v	c	is
307	<i>Pseudomyrmex elongatus</i>	x	x		x	x	x	x	v	c	is/mn
308	<i>Pseudomyrmex euryblemma</i>						x		s	c	is/pe
309	<i>Pseudomyrmex filiformis</i>					x	x		v	m	is/as
310	<i>Pseudomyrmex flavidulus</i>	x	x						s	c	is
311	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	x	x		x	x	x		s/v	c	is/mn/pe
312	<i>Pseudomyrmex (gr. gracilis)</i> sp. 1						x		s	c	mn
313	<i>Pseudomyrmex (gr. gracilis)</i> sp. 2			x				x	s/v	c	mn
314	<i>Pseudomyrmex (gr. gracilis)</i> sp. 3						x		v	c	is
315	<i>Pseudomyrmex (gr. gracilis)</i> sp. 4					x			v	c	ml
316	<i>Pseudomyrmex (gr. gracilis)</i> sp. 5							x	v	c	mn
317	<i>Pseudomyrmex (gr. gracilis)</i> sp. 6						x		v	c	as

Cuadro 7.1 Lista de las especies de hormigas registradas en todos los tipos de colectas empleados en las siete localidades del Cerrado (continuación)

No	SUBFAMILIAS	Localidades									
		A.Em	Caj.	L.Ant	Niq.	C.Sul	Cam.	Uru.	Subst	Veget	Método
318	<i>Pseudomyrmex holmgreni</i>			x				x	v	c	is/bd
319	<i>Pseudomyrmex kuenckeli</i>		x	x	x		x		s/v	c	is
320	<i>Pseudomyrmex laevivertex</i>				x				s	c	pe
321	<i>Pseudomyrmex oculatus</i>				x		x	x	v	c	is/mn/ml
322	<i>Pseudomyrmex (gr. pallidus) sp. 1</i>			x	x		x	x	v	c	is/pe/bd
323	<i>Pseudomyrmex (gr. pallidus) sp. 2</i>							x	s	m	mn
324	<i>Pseudomyrmex pisinnus</i>	x							v	c	is
325	<i>Pseudomyrmex simplex</i>							x	s	c	bd
326	<i>Pseudomyrmex schuppi</i>	x							v	c	is
327	<i>Pseudomyrmex tenuis</i>	x	x		x		x	x	s/v	c	is/mn/pf
328	<i>Pseudomyrmex (gr. tenuis) sp. 1</i>				x			x	s	c	mn/pf
329	<i>Pseudomyrmex termitarius</i>	x		x	x	x	x	x	s/v	c	is/as/mn/bd
330	<i>Pseudomyrmex unicolor</i>	x			x	x	x	x	s/v	c	is/mn
331	<i>Pseudomyrmex urbanus</i>		x	x			x		s/v	c	is/ml
322	<i>Pseudomyrmex venustus</i>					x			v	c	mn
333	<i>Pseudomyrmex sp. 1</i>						x		s	c	bd
	Total= 333	75	85	128	158	167	154	170			

Literatura citada

- Adams, J. 1985. The definition and interpretation of guild structure in ecological communities *Journal of Animal Ecology* 54:43-59.
- Alonso, L. E. 2000. Ants as indicators of diversity, pp. 80-88 en: D. Agosti, J. Majer, L. E. Alonso y T. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity* Biological Diversity Handbook Series, Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Andersen, A. N. 1986. Patterns of ant communities organization in mesic southeastern Australia *Australian Journal of Ecology* 3:87-97.
- Andersen, A. N. 1991. Responses of ground-foraging ant communities to three experimental fire regimes in a savanna forest of tropical Australia. *Biotropica* 23(4b):575-585.
- Andersen, A. N. 1992. Regulation of momentary diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of Australia seasonal tropics. *American Naturalist* 140(3):401-420.
- Andersen, A. N. 1995. A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography* 22:15-29.
- Andersen, A. N. 1997. Function groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24:433-460.
- Ayala, F.J. 1970. Competition, coexistence, and evolution, pp. 121-157 en: M. K. Hecht, W. C. Steere, eds., *Essays in evolution and genetics*. New York, Appleton-Century-Crofts.
- Baroni Urbani C. 1993. The diversity and evolution of recruitment behaviour in ants, with a discussion of the usefulness of parsimony criteria in the reconstruction of evolutionary histories. *Insects Sociaux* 40:233-260.
- Begon, M., C. R. Harper y C. R. Townsend. 1996. *Ecology, individuals, populations and communities*. Tercera edición. Cambridge, MA, Blackwell Science Ltd. 1068 pp.
- Bernstein R. A. 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology* 56:213-219.
- Bestelmeyer, B. T., D. Agosti, L. E. Alonso, C. R. F. Brandão, W. L. Jr. Brown, J. H. C. Delabie, R. Silvestre. 2000. Field Techniques for the Study of Ground-Dwelling Ants: An Overview, Description and Evaluation, pp. 122-144 en: D. Agosti, J. Majer, L. E. Alonso, T. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Biological Diversity Handbook Series, Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Bestelmeyer, B. T. y J. A. Wiens. 1996. The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in Argentine chaco. *Ecological Applications* 6(4):1225-1240.

- Boomsma, J. J. y A. J. van Loo. 1982. Structure and diversity of ant communities in successive coastal dune valleys. *Journal of Animal Ecology* 51:957-974.
- Bred, M. D., J. H. Fewell, A. J. Moore y K. R. Williams. 1987. Graded recruitment in a Ponerinae ant. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:407-411.
- Brown, J. H. y B. A. Maurer. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243:1145-1150.
- Brühl, C. A., G. Gunsalam y K. E. Linsenmair. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera: Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14:285-297.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35:131-138.
- Davidson, D. W., J. H. Brown y R. S. Inouye. 1980. Competition and the structure of granivore communities. *BioScience* 30(4):233-238.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of Species Communities en: M. L. Cody y J. M. Diamond, eds., *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, Mass, Belknap Press.
- Diniz, J. L. M., C. R. F. Brandão y C. I. Yamamoto. 1998. Biology of *Blepharidatta* ants, the sister group of the Attini: a possible origin of fungus-ant symbiosis. *Naturwissenschaften* 85:270-274.
- Edelstein-Keshet, L., J. Watmough y G. B. Ermentrout. 1995. Trail following in ants: individual properties determine population behaviour. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36:119-133.
- Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation in Brazil. *Botanical review* 38:201-341.
- Elton, C. S. 1927. *Animal Ecology*. London, Sidgwick & Jackson.
- Ferri, M. G. 1977. Ecología dos cerrados, pp. 15-36 en: M. G. Ferri, ed., *Simpósio sobre o Cerrado: bases para a utilização agropecuária 4* Brasília, 1976. São Paulo, Itatiaia/EDUSP.
- Hawkins, C. P. y J. A. Macmahon. 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annual Review of Entomology* 34:423-451.
- Hölldobler, B. 1987. Communication and competition in ant communities, pp. 95-124 en: S. Kawano, J. H. Connel y T. Hidaka, eds., *Evolution and coadaptation in biotic communities*. Tokio, Tokyo University Press.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Cambridge, Belknap/Harvard University Press. 732pp.
- Holt, R. D. 1987. On the relation between niche overlap and competition: the effect of incommensurable niche dimension. *Oikos* 48:110-115.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks, Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology, 22:415-427.
- Hunt, J. H. 1974. Temporal activity patterns in two competing ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 8(2):237-242.
- IBGE. 1989. *Geografia do Brasil: Região Centro-Oeste*. Rio de Janeiro. IBGE. 267 pp.
- Jaksic, F. M. 1981. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos* 37:397-400.
- Jaksic, F. M. y R. G. Medel. 1990. Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species cluster. *Oecologia* 82:87-92.
- Joern, A. y L. R. Lawlor. 1981. Guild structure in grasshopper assemblages based on food and microhabitat resources. *Oikos* 37:93-104.
- Krebs, J. R., N. B. Davies. 1996. *Introdução à Ecologia Comportamental*. São Paulo, Atheneu Ed. Traducción de la tercera edición. 420 pp.
- Lawton, J. H., D. E. Bignell, B. Bolton, G. F. Bloemers, P. Eggleton, P. M. Hammond, M. Hodda, R. D. Holt, T. B. Larsen, N. A. Mawdsley, N. E. Stork, D. S. Srivastava y A. D. Watt. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391:72-76.
- Lévieux, J. 1982. A comparison of the ground dwelling ant populations between a Guinea savanna and an evergreen rain forest of the Ivory Coast, pp. 48-53 en: M. D. Breed, C. D. Michener y H. E. Evans, eds., *The biology of the social insects*. Boulder, West-view Press (Proceedings of the Ninth Congress of the International Union for the Study of Social Insects, Boulder, Colorado).
- Levings, S. C. 1983. Seasonal, annual and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest. *Ecological Monographs* 53(4):435-455.
- Levings, S. C. y J. F. A. Traniello. 1981. Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. *Psyche* 88(3/4):265-319.
- Longino J. T. y R. K. Colwell. 1997. Biodiversity assessment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological Applications* 7(4):1263-1277.
- Ludwig, J. A. y J. F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology, A primer on methods and computing*. Wiley J. & Sons Inc. New York.
- Majer, J. D. 1983. Ants: bio-indicators of minesite rehabilitation, land use, and land conservation. *Environmental Management* 7(4):375-383.
- Martínez, N. D. 1996. Defining and measuring functional aspects of biodiversity, pp. 115-148 en: K. J. Gaston, ed., *Biodiversity: a biology of numbers and difference*. London, Blackwell Science Ltd.
- May, R. M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton, Princeton University Press.
- Miller, L. J., T. R. New. 1997. Mount piper grasslands: pitfall trapping of ants and interpretations of habitat variability. *Memoirs of the Museum of Victoria* 56(2):377-381.
- Moutinho, P. R. S. 1991. Note on foraging activity and diet of two *Pheidole* Westwood species (Hymenoptera: Formicidae) in an area of "shrub canga" vegetation in Amazonian Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 51(2):403-406.

- Olson, D. M. 1991. A comparison of efficacy of litter sifting and pitfall traps for sampling leaf litter ants (Hymen.: Form.) in a tropical wet forest, Costa Rica. *Biotropica* 23(2):166-172.
- Petal, J. 1978. The role of ants in ecosystems en: M. V. Brian, ed., *Production ecology of ants and termites*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Pianka, E. R. 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos* 35:194-201.
- Putman, R. J. 1994. *Community Ecology*. London, Chapman & Hall, 178 pp.
- Reatto, A., J. R. Correia y S. T. Spera. 1998. Solos do Bioma Cerrado en: S. M. Sano, S. P. Almeida, eds., *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina, DF, Embrapa.
- Ribeiro, J. F. y B. M. T. Walter. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado en: S. M. Sano, S. P. Almeida, eds., *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina, DF, Embrapa.
- Samson, D. A., E. A. Rickart y P. C. Gonzales. 1997. Ant diversity and abundance along an elevational gradient in the Philippines. *Biotropica* 29(3):349-363.
- Samways, M. J. 1990. Species temporal variability: epigaeic ant assemblages and management for abundance and scarcity. *Oecologia* 84:482-490.
- Schoener, T. W. 1970. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:369-404.
- Silva, R. R. y C. R. F. Brandão. 1999. Formigas (Hymenoptera: Formicidae) como indicadores da calidad ambiental e da biodiversidad de otros invertebrados terrestres. *Biotemas* 12:55-73.
- Silvestre, R. 1995. *Levantamento da fauna de formigas de uma mancha de Cerrado no Estado de São Paulo e observações sobre a dinâmica de visitaç o às iscas*. Ribeir o Preto, SP, FFCL-USP. (Disertaci o de Maestr a). 141 pp.
- Silvestre, R. 2000. *Estrutura de comunidades de formigas do Cerrado*. Ribeir o Preto, SP, FFCL-USP. (Tesis de Doctorado). 216 pp.
- Silvestre, R. y R. R. Silva. 2001. Guildas de formigas da Estac o Ecol gica Jata , Luis Ant nio-SP, sugest es para a aplica o do modelo de guildas como bio-indicadores ambientais. *Biotemas* 14(1):37-69.
- Terborgh, J., S. Robinson. 1986. Guilds and their utility in Ecology, pp. 65-90 en: J. Kikkawa y J. A. Derek, eds., *Community Ecology*. London, Blackwell Scientific Publications.
- Tobin, J. E. 1994. Ants as primary consumers: diet and abundance in the Formicidae, en: J. H. Hunt y C. A. Nalepa, eds., *Nourishment & Evolution in Insects Societies*. Westview Press/ Oxford & IBH Publ. Co.
- Torres, J. A. 1984. Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: repeated patterns. *Biotropica* 16(4):284-295.
- Traniello, J. F. A. 1989. Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology* 34:191-210.
- Valentin, J. L. 1995. Agrupamento e ordena o , pp. 27-55 en: P. R. Peres-Neto, J. L. Valentin y F. A. S. Fern ndez, eds., *Oecologia Brasiliensis. Volume II: T picos em tratamento de dados biol gicos*. Programa de P s-gradua o em Ecologia, Instituto de Biologia, Rio de Janeiro.
- Vanderwoude, C., A. N. Andersen y A. P. N. House, 1997. Ant communities as bio-indicators in relation to fire management of spotted gum (*Eucalyptus maculata* Hook.) forests in south-east Queensland. *Memoirs of the Museum of Victoria* 56(2):671-675.
- Veloso, H. P. 1966. *Atlas Florestal do Brasil*, Rio de Janeiro, Minist rio da Agricultura.
- Wilson, E. O. 1962. Behavior of *Daceton armigerum* (Latreille) with a classification of self-grooming movements in ants. *Bulletin Museum of Comparative Zoology* 127:401-422.
- Wilson, E. O. 1992. The effects of complex social life on evolution and biodiversity. *Oikos* 63:13-18.

Capítulo 8

Mosaicos de hormigas arbóreas en bosques y plantaciones tropicales

*A. Dejean, B. Corbara, F. Fernández y
J.H.C. Delabie*

Estudios sobre artrópodos de las copas de los árboles en los bosques tropicales muestran la preponderancia de las hormigas, frecuentemente representando el 90% de los individuos y el 50% de la biomasa (para las definiciones de “*canopy*”, o copa de árboles, véase Moffett 2000). Las hormigas arbóreas tropicales se caracterizan por alta abundancia y diversidad moderada (Adis *et al.* 1984; Stork 1991; Tobin 1994, 1995; Davidson y Patrell-Kim 1996; Brühl *et al.* 1998; Fernández 1998). Este notable exitoso suceso puede ser un reflejo de las adaptaciones de estas hormigas arbóreas a este ambiente particular, tridimensional (en oposición al ambiente bidimensional de las hormigas habitantes del suelo). Entre las principales desventajas de este medio se puede notar el número limitado de sitios para nidificación y fuentes de alimentación, factores climáticos, y el hecho de que las copas de los árboles son más bien secas en comparación con el suelo (Adis *et al.* 1984; Wilson 1987; Stork 1991; Davidson y Patrell-Kim 1996; Davidson 1997; Floren y Linsenmair 1997; Yanoviak y Kaspari 2000).

Las hormigas que se encuentran en los árboles pueden incluir auténticas habitantes de árboles y además especies del suelo que pueden desarrollar colonias en suelo “colgante” y epífitas (Longino y Nadkarni 1990; Delabie y Dos Mariano, en prensa). Esto es frecuente en el neotrópico donde abundan bromelias y orquídeas epífitas, así como aráceas hemiepífitas del género *Phyllodendron* (Dejean *et al.* 1995; Blüthgen *et al.* 2000; Durou *et al.* 2002). En Africa, helechos epífitos y aráceas hemiepífitas del género *Rektophyllum* juegan el mismo papel, aún si son menos frecuentes (Ngnegueu y Dejean 1992; Djiéto-Lordon *et al.* 2002). Otras especies de hormigas crípticas nidifican en hendiduras de la corteza áspera de algunos árboles. Muchas especies arbóreas poseen nidos polídomos construidos con cartón, o en ramas huecas (véase Delabie *et al.* 1991; Fowler *et al.* 1997).

La técnica de niebla de insecticida (*fogging*) ha permitido que los investigadores obtengan información sobre la presencia de hormigas en copas de los árboles en términos de abundancia y riqueza de especies (Adis *et al.* 1998; Brühl *et al.* 1998; Schulz y Wagner, sin publicar). Como resultado, esta técnica es particularmente útil para estudios comparados sobre el impacto de la tala de árboles sobre las comunidades de artrópodos arbóreos (Lawton *et al.* 1997; Watt *et al.* 1997, 2002; Floren y Linsenmair 1999, 2001; Floren *et al.* 2001).

Otras técnicas de muestreo que dependen de artefactos de exploración, como las grúas de árbol, la «balsa de árbol» o el «trineo de árbol», son inadecuados para estimar la riqueza de especies de hormigas (detalles de estas técnicas pueden encontrarse en Basset *et al.* 2002). En Camerún del Sur, por medio de estas últimas dos técnicas encontraron sólo 28 especies de hormigas en 167 árboles en un bosque maduro (Dejean *et al.* 2000a), mientras que el *fogging* permitió a Watt *et al.* (2002) registrar 97 especies en plantaciones de la combretácea *Terminalia ivorensis*, un árbol maderable de rápido crecimiento. Entre estas especies, las 22 más comunes constituyeron hasta el 99% del número total de individuos de hormigas coleccionadas. Debido a su facilidad para observación directa, las grúas, “balsas” y “trineos” de copas de árboles pueden tener un mejor uso para hacer investigación en comportamiento y ecología a nivel de la colonia. Las grúas y “balsas” permiten estudios repetibles a largo plazo, mientras los “trineos” de copas de árboles permiten la colección de datos sobre un largo número de árboles (Blüthgen *et al.* 2000; Dejean *et al.* 2000b).

Mosaicos de hormigas: historia y definiciones

Wilson (1958) fue el primero en describir la distribución desigual de la fauna de hormigas arbóreas en los bosques tropicales. La noción de «mosaicos de hormigas» aparece después en una serie de estudios realizados en plantaciones de árboles de cacao en África (Room 1971; Majer 1972, 1976a, b; Leston 1973; Taylor 1977; Jackson 1984). Los cacaotales ofrecen una “copa” accesible que permite identificaciones rápidas y eficientes de las hormigas en cada árbol. El concepto de «mosaico de hormigas» se generalizó después para incluir bosques de América, Papúa y Australia, así como plantaciones de árboles de cultivo (Room 1975; Leston 1978; Winder 1978; Majer 1990, 1993; Paulson y Akre 1991; Adams 1994; Andersen y Reichel 1994; Majer *et al.* 1994; Medeiros *et al.* 1995, 1996; Armbrrecht *et al.* 2001). Este concepto no es exclusivo para copas de árboles, pues se ha atribuido en otras diferentes situaciones donde se ha estudiado la dominancia de especies de hormigas, como en casas, maderos caídos en descomposición y suelo (Delabie *et al.* 1995, 1997 y resultados en prensa).

Estos estudios han mostrado que las copas de los bosques tropicales y árboles cultivados están ocupados por especies de hormigas “dominantes”. Estas se caracterizan por colonias muy pobladas (varios cientos de miles a varios millones de individuos), la habilidad para construir nidos grandes o polídomos (constructoras de cartón, hormigas carpinteras y tejedoras), y una territorialidad elevada intra e interespecífica. Como consecuencia de su comportamiento territorial, las hormigas dominantes se distribuyen en un patrón de mosaicos de tres dimensiones en las copas de los bosques (Leston 1973). Estas hormigas arbóreas dominantes se llaman también “dominantes territoriales” o simplemente especies “territoriales” (Vepsäläinen 1982; Davidson 1998), siendo lo mismo la definición (i.e., especies de hormigas que defienden espacio *per se*, i.e., territorios espaciales absolutos, usualmente contra enemigos intraspecíficos y algunos interespecíficos). En comparación, en especies del suelo se puede hablar de “dominancia numérica”, o de la predominancia de especies en número, biomasa o frecuencia de ocurrencia en la comunidad de hormigas, “dominancia comportamental”, o dominancia en competencia interespecífica debido a habilidades superiores de lucha

o reclutamiento, y “dominancia ecológica” que aplica a especies invasivas, o la combinación de dominancia numérica y comportamental (Davidson 1998).

Hölldobler y Lumsden (1980) fueron los primeros en demostrar que las colonias de las hormigas tejedoras de África *Oecophylla longinoda* Latreille obtienen ventajas considerables al excluir competidores de su territorio, más allá de sus nidos y fuentes de alimentación cercanas. Ellos introdujeron el concepto de «territorio absoluto». En esta situación el territorio se marca con feromonas persistentes o con marcas territoriales que pueden persistir más de un año (Beugnon y Dejean 1992). Este territorio se defiende, especialmente en la periferia, día y noche, contra extraños de la misma especie y otras especies de hormigas dominantes. Colonias pequeñas de hormigas no dominantes pueden ser toleradas. La exclusión mutua de miembros extraños de colonias vecinas, durante interacciones agresivas, llevan a la formación de zonas “vacías” que constituyen una “tierra de nadie” (Hölldobler 1979; Hölldobler y Wilson 1978, 1990a).

Defender el “territorio absoluto”, aunque puede ser energéticamente costoso, no es un problema para las especies involucradas en explotación de néctares extraflorales ricos en azúcares (NEF) y ligamaza producida por trofobiontes (véase Delabie 2001 y capítulo 11). Estos últimos son principalmente hemipteros del antiguo taxón “Homoptera” (i.e. áfidos, cóccidos, pseudocóccidos, membráccidos, tetigométridos), aunque algunas veces son atendidos heterópteros (véase Dejean *et al.* 2000c; Gibernau y Dejean 2001; Dejean *et al.* 2002). Como resultado, la energía no es un factor limitante en la defensa del territorio. Más aún, los NEF o los trofobiontes son capaces de desarrollarse sobre diferentes especies de árboles, ciertamente modelando el mosaico de hormigas (Davidson 1997; Blüthgen *et al.* 2000; Dejean *et al.* 2000e; Hossaert-McKey *et al.* 2001). La necesidad de sustancias azucaradas puede ilustrarse por la ausencia de mosaicos de hormigas en árboles de copa baja de un bosque virgen en Borneo donde están notoriamente ausentes los hemipteros asociados a hormigas (Floren y Lisenmair 2000), mientras que hay mosaicos de hormigas en árboles de niveles superiores en la misma región biogeográfica (N. Stork, com. per.).

Relaciones entre hormigas dominantes y otras especies arbóreas

Las hormigas arbóreas dominantes toleran la presencia de especies “no dominantes” en sus territorios. Las hormigas no dominantes poseen colonias menos numerosas (hasta unos pocos miles de individuos) y generalmente dependen para nidificación de estructuras botánicas preexistentes (ramas huecas, cortezas, epífitas). Se ha descrito también un

estado intermedio, conocido como “subdominante”. Corresponde a especies que generalmente actúan como no dominantes pero que, bajo ciertas condiciones, defienden sus territorios en la misma forma en que lo hacen los dominantes (Majer 1972, 1993; Leston 1973; Hölldobler y Wilson 1977, 1978; Hölldobler 1979, 1983; Majer *et al.* 1994). Las no domi-

nantes toleradas por dominantes se seleccionan parcialmente por su tamaño, donde aquellas no dominantes similares en tamaño a las dominantes pueden ser posibles presas (Majer *et al.* 1994).

En Camerún, cuando grandes colonias de *O. longinoda* producen su cría, la necesidad de proteína es tan grande que ciertas obreras cazan en territorios secundarios a nivel del suelo (Dejean 1990b, 1991). Las obreras pueden atacar y diezmar las crías de colonias de *Camponotus* y *Polyrhachis*, colonias que éstas obreras normalmente toleran dentro de su territorio (Mercier *et al.* 1998; Dejean, observación personal). En esta situación, las especies no dominantes sirven como una especie de reserva alimenticia para las dominantes. Hormigas dominantes pueden también robar presas de las no dominantes (lo mismo es cierto entre especies no dominantes). Este es el caso de las especies africanas *Polyrhachis laboriosa* F. Smith y *P. weissi* Santschi que comparten árboles con *O. longinoda*. Para evitar robo de presas, algunas obreras guardias de *P. laboriosa* liberan alomonas sobre sus presas capturadas, mientras sus compañeras las despedazan en el sitio. Actos de intimidación entre guardias, más alomonas depositadas alrededor del perímetro de captura de la presa, impiden la confrontación directa entre obreras de esas especies (Mercier *et al.* 1998).

Majer (1976a,b) notó que ciertas especies subdominantes desarrollan colonias que pueden ocupar toda la copa de un árbol, comportándose como dominantes y excluyendo otras especies de hormigas de sus territorios, incluyendo conocidas dominantes. Lo mismo se observa en bosques de man-

gle en la costa oriental de Brasil donde algunas especies normalmente subdominantes (como *Camponotus*) actúan como verdaderas dominantes (Delabie y Dos Mariano en prensa). La hormiga africana *Polyrhachis laboriosa* es una típica especie subdominante que es capaz de ocupar árboles enteros de cacao o árboles pioneros en los bordes de bosque (Majer 1976a, b; Dejean y Gibernau 2000). Esta especie ha desarrollado una agresividad limitada a través de comportamiento ritualizado, a nivel intraespecífico o cuando está en confrontación con *Camponotus brutus* Forel. En este último caso, ambas especies pueden compartir el mismo territorio, siendo *P. laboriosa* activa durante el día y *C. brutus* en la noche, permitiendo la ocupación permanente del territorio (Mercier y Dejean 1996; Mercier *et al.* 1997).

Dos especies compartiendo el mismo territorio y que son dominantes se llaman “codominantes” de acuerdo con Majer (1976b) y frecuentemente resultan en ritmos complementarios de actividad de las dos especies, una diurna, la otra nocturna (véase Mercier y Dejean 1996; Dejean y Olmsted 1997; Mercier *et al.* 1998; Hossaert-McKey *et al.* 2001). La ocurrencia de especies codominantes en copas de árboles de la Guyana Francesa es relativamente frecuente si se compara con los bosques de África (Majer *et al.* 1994; Dejean *et al.* 1999). Entre las especies codominantes, “parabióticas”, como *Camponotus femoratus* Fabricius y *Crematogaster limata parabiótica* Smith es frecuente que compartan las mismas pistas y nidos (jardines de hormigas), aunque se abrigan en diferentes cavidades de los nidos (véase Wilson 1987; Davidson 1988; Dejean *et al.* 2000a; VanDunné y Mora 2001).

Comportamiento depredador de hormigas arbóreas

Se ha considerado generalmente que en hormigas la vida arbórea se adquirió secundariamente (Hölldobler y Wilson 1990a). Se mencionó arriba que las hormigas arbóreas explotan fuentes energéticas de azúcar como néctar extrafloral y ligamaza de hemípteros, sin que la “energía” sea un factor limitante. Por otro lado, el nitrógeno puede ser un factor limitante, de tal forma que muchas especies arbóreas dominantes poseen obreras con cutículas delgadas y veneno no proteínico (Davidson 1997; Orivel y Dejean 1999). Una gran proporción de nitrógeno se adquiere explotando el exceso de ligamaza de los trofobiontes (Way 1963; Carroll y Janzen 1973, Delabie 2001).

Modos especiales de depredación se consideran buenas adaptaciones a la vida arbórea (como en el caso de *Ectatomma tuberculatum* (Olivier), Delabie y Barbola 1990), donde muchas presas tienen generalmente más probabilidad de escaparse cuando están en el árbol. El comportamiento depredador de la hormiga tejedora *O. longinoda* ha sido el más estudiado y sirve de referencia. Esta hormiga dominante caza diurnamente en grupos. La presa, que puede ser detectada

por la vista a una distancia relativamente larga, es capturada e inmovilizada por una obrera que llama a sus compañeras con la ayuda de una feromona. Estas agarran algunos de los apéndices de la presa y halan hacia atrás, separando la presa. Este comportamiento, que aún se usa para presas relativamente pequeñas (solo presas muy pequeñas pueden ser el botín de obreras solitarias), también permite la captura de grandes insectos (Dejean 1990a, b; Hölldobler y Wilson 1990a). Presas enteras se recuperan cooperativamente, incluyendo presas tan pesadas como pájaros pequeños (Wojtusiak *et al.* 1995). Esta forma de captura y recuperación de presas requiere que las obreras se adhieran al sustrato por medio de poderosas almohadillas y uñas adhesivas, característica que parece ser general en especies arbóreas (Wojtusiak *et al.* 1995; Federle *et al.* 2000; Orivel *et al.* 2001; Richard *et al.* 2001; Djiéto-Lordon *et al.* 2001c).

Otras hormigas dominantes exhiben un comportamiento similar en su trato a la presa. La detección puede ocurrir desde una corta distancia o aún por contacto; el veneno generalmente se usa para someter la presa antes de destasarla en el

sitio y transportarla en pequeñas partes. Hay varios casos registrados para África (Ngnegueu y Dejean 1994; Kenne *et al.* 2000; Richard *et al.* 2001; Djiéto-Lordon *et al.* 2001c).

Las obreras de la especie subdominante *P. laboriosa* cazan solitariamente y son capaces de someter presas grandes. Cuando una obrera no puede hacerse a una presa, convoca a compañeras distantes. Sus compañeras reclutadas cortan la presa en el sitio y generalmente transportan las piezas

solas (Dejean *et al.* 1994b). La caza solitaria, observada en algunas especies tropicales no dominantes, parece ser un hecho de amplia distribución (Dejean y Corbara 1990; Orivel *et al.* 2000; Djiéto-Lordon *et al.* 2001a). Esto probablemente depende de venenos muy potentes como se ha observado en *Pachycondyla goeldii* (Forel) (Orivel y Dejean 2000; Orivel *et al.* 2001). En algunas especies, cuando se ha capturado una presa grande, toda la colonia puede desplazarse hacia la presa y consumirla allí (Djiéto-Lordon *et al.* 2001b).

Factores que influyen en la distribución de hormigas dominantes

Los mosaicos de hormigas no son una constante en copas de bosques y plantaciones tropicales. Por ejemplo, en las copas bajas de árboles de un bosque maduro en Borneo, no se detectaron mosaicos de hormigas (Floren y Lisenmair 2000). En bosques y plantaciones al norte de Australia, las coronas de árboles entre bloques de hormigas dominantes están sin hormigas, ocupadas por hormigas arbóreas no dominantes, o están visitadas por especies que nidifican en el suelo (Majer y Camer-Pesci 1991). También puede ocurrir que los investigadores puedan subestimar la presencia de ciertas especies dominantes, independientemente de la técnica usada. Este puede ser el caso de *Paraponera clavata* Fabricius, una ponerina nocturna de gran tamaño que nidifica en el suelo en la base de árboles que posean nectarios extraflorales. Durante el día, los árboles parecen estar desprovistos de hormigas o estar ocupados por *Crematogaster* spp., mientras que, en la noche, numerosas obreras gigantes forrajeaban entre las hojas (Young y Hermann 1980; Breed y Harrison 1989; Hölldobler y Wilson 1990b; A. Dejean, observación personal).

Comparaciones entre diferentes especies de árboles cultivados muestran diferentes asociaciones en la comunidad de hormigas. La presencia de nectarios extraflorales e insectos productores de ligamaza “modelan” la distribución de hormigas dominantes (Blüthgen *et al.* 2000; Dejean *et al.* 2000e; Hossaert-McKey *et al.* 2001). En plantaciones de árboles, las proporciones de diferentes hormigas dominantes varían con la especie de cultivo. Por ejemplo *O. longinoda*, como

Oecophylla smaragdina Fabricius de Asia, es relativamente frecuente en árboles de cítricos y mango, menos frecuente en cacaotales, y raras en palmas (Majer 1976 a, b; Jackson 1984; Dejean *et al.* 1997; Mercier 1997; Way y Bolton 1997).

En Camerún, estudios etológicos realizados con *O. longinoda* y *T. aculeatum*, dos especies que compiten por sitios de nidificación en formaciones pioneras y plantaciones, permiten demostrar que la selección de plantas hospedadoras por hembras aladas (diseminación de colonias) y obreras (gemación de colonias; i.e., nuevas colonias iniciadas por obreras y reinas originadas de una colonia ya existente) pueden tomar dos caminos. Individuos de *O. longinoda* escogen espontáneamente hojas de cítricos o mango en lugar de hojas de cacao y guava. Lo contrario es cierto para obreras de *T. aculeatum*. No obstante, usando hembras aladas y obreras originadas de una de las plantas para evaluar, se mostró en ambas especies la existencia de un proceso de familiarización, el cual puede suplantar la atracción “innata”. Individuos criados en contacto con una de las plantas evaluadas durante la vida larval (aprendizaje preimaginal) o en los primeros días de vida adulta (aprendizaje temprano), o ambos, tienen la tendencia a escoger hojas de la planta con la cual estuvieron en contacto. Después de varios días de vida adulta, esta condición no es posible. Hay, no obstante, un periodo sensible después del cual la influencia del ambiente es obsoleta, sugiriendo un proceso de *imprinting* (Djiéto-Lordon y Dejean 1999).

Dinámica de las asociaciones

En los bosques húmedos de Akok, en Camerún, sólo se registraron tres especies dominantes de hormigas en 167 árboles muestreados. Uno de éstas, *Crematogaster depressa* (Latreille) ocupó el 87.4% de los árboles (N. Stork, com. pers., también observó la excesiva representación de una especie de hormiga en un bosque de Asia). También se han encontrado *Crematogaster* sp.1 (1.8% de los árboles), y *O. longinoda* (6%). En el bosque de Makandé, Gabón, de carácter secundario debido a la presencia del árbol de Okoumé (*Aucoumea klaineana*; Burseraceae), *T. aculeatum* fue la más frecuente (en 27.5% de 200 árboles) entre 18 espe-

cies de hormigas. Resultados similares se obtuvieron en un bosque secundario de 50 años en Matomb, Camerún. En los bordes de bosque, *O. longinoda* y *T. aculeatum* fueron las especies más frecuentes, aunque especies que nidifican en el suelo y forrajeaban en los árboles compiten con estas hormigas (Dejean *et al.* 1994a; Dejean *et al.* 2000b; Dejean y Gibernau 2000; Dejean *et al.* 2000e). Algunas observaciones breves en los parques nacionales Amacayacú y Nukak Makú, amazonía colombiana, sugieren que *Cephalotes atratus* y *Dolichoderus* sp. pueden ser localmente muy abundantes en algunos árboles.

En 1990, Kenne (sin publicar), quien estudió plantaciones de citrus y guava en Camerún, observó que los tratamientos con insecticida favorecieron hormigas que nidifican en el suelo y buscan su alimento en los árboles. Estas hormigas ocupan el 94.2% de los árboles de cítricos (N=593) durante periodos de tratamiento con insecticida. Obreras de *Myrmicaria opaciventris* se observaron en todos los árboles (véase también Kenne y Dejean 1999), mientras que se observaron *Camponotus acvapimensis* Mayr y *Paratrechina longicornis* (Latreille) en 51.4% y 39.3% de los árboles, respectivamente. Estas tres especies se toleran entre sí y se observaron frecuentemente en el mismo árbol. Hormigas realmente arbóreas ocuparon sólo el 5.8% de los árboles. Una evaluación paralela realizada en plantación de guava donde se detuvieron tratamientos con insecticidas por dos años, mostró que las colonias de hormigas arbóreas ocuparon el 65.3% de los árboles (N = 414) donde excluyeron hormigas nidificadoras en el suelo y forrajeras en árboles. Mercier (1997) estudió una plantación de mango durante ocho años (1989-1996) después de tratamiento con insecticida. Se observó un establecimiento progresivo del mosaico. Dos años después de que se detuvo el tratamiento con insecticidas, el 73% de los árboles estaban ya ocupados por especies de hormigas arbóreas, y después de seis años este nivel alcanzó el 100% (N = 284). En plantaciones de cacao en Bahía, Brasil se observó una situación similar, donde *Wasmannia auropunctata* (Roger), que nidifica en el suelo y normalmente vive discretamente en la hojarasca, ocupó copas de cacaotales de amplias áreas, con el estatus de dominante, después de aplicación de insecticidas con la

consecuente eliminación de otras hormigas arbóreas dominantes, como *Azteca* spp. o *Crematogaster* spp. (Delabie 1988, 1990). Después de diez años (Delabie y Dos Mariano en prensa), la situación, favorecida por una fuerte crisis económica regional que disminuyó drásticamente el uso de insecticidas en los cacaotales de Brasil, ha vuelto a sus comienzos y, actualmente, *W. auropunctata* ha desaparecido virtualmente de las copas de los árboles.

Estas observaciones sugieren que, como una regla general en un ambiente de bosque tropical o algo parecido, la aplicación regular de insecticidas (o de cualquier otro impacto sobre ecosistemas o agrosistemas arbóreos), seguidas por su suspensión, es concomitante a una sucesión de diferentes grupos de especies de hormigas, donde las especies del suelo y que forrajean en los árboles, inicialmente favorecidas por el tratamiento, sustituyen a las hormigas originalmente dominantes en los árboles. Más aún, si la aplicación de insecticida se detiene, estas hormigas después son reemplazadas por otras “intermedias” o dominantes definitivas, de acuerdo con el tiempo desde la última aplicación y a la habilidad de la comunidad para regenerar. En cualquier forma, con o sin impactos grandes sobre los mosaicos de hormigas arbóreas dominantes, se ha observado que algunos cambios ocurren naturalmente en el equilibrio del mosaico, donde varias especies pueden cambiar oportunísticamente su estatus dominante o subdominante, y donde la ocupación espacial de los árboles está sujeta a reorganización entre las especies (Medeiros *et al.* 1995; Armbrecht *et al.* 2001).

Protección de plantas por hormigas dominantes: el uso de hormigas como agentes de control biológico

El uso de hormigas dominantes como agentes de control biológico es tradicional en el sur de Asia, donde *O. smaragdina* es tolerada, o aún más introducida en cítricos en jardines (Huang y Yang 1987; Way y Khoo 1992; van Mele y Cuc 2000). Se ha observado esta hormiga como un agente eficaz de control de plagas de anacardo en Australia (Peng *et al.* 1997). En Africa se ha observado la eficacia de hormigas arbóreas dominantes contra defoliadores en cacaotales, palmas y cocos (Way 1953; Majer 1976a, b, 1993; Dejean *et al.* 1991, 1997; Bigger 1993). Lo mismo se ha evidenciado en Suramérica (Majer y Delabie 1993). Bajo condiciones naturales, se han observado dominantes en Africa como buenos protectores de árboles contra langostas (Orthoptera) gregarias (Dejean 2000; Dejean *et al.* 2000d).

Con estudios de cacaotales, Majer (1976a, b; 1993) introdujo la noción de “manipulación de mosaicos de hormigas”. Efectivamente, las plantas mantienen hemípteros productores de ligamaza, a su vez explotados por hormigas, y a cambio las plantas están protegidas contra otros herbívoros (Delabie 2001). En este contexto, hormigas dominantes pueden ser

agentes efectivos de control biológico contra plagas de cosechas, bajo el supuesto de que los hemípteros no dañen la planta. Esta situación está demostrada satisfactoriamente por el uso de *O. smaragdina* en jardines de cítricos en Asia.

Numerosos estudios sobre mosaicos de hormigas se han realizado sobre cacaotales para determinar el impacto de diferentes especies de hormigas sobre control de plagas. Muchos de estos estudios se han realizado en Africa (Majer 1976a, b, 1993; Taylor 1977; Dejean *et al.* 1991; Bigger 1993), y algunos en Suramérica (Majer y Delabie 1993; Delabie y Dos Mariano, en prensa). *Tetramorium aculeatum*, *O. longinoda*, y varias especies de *Crematogaster* constituyen la base del mosaico en las copas de cacaotales en Africa. *Crematogaster* spp., que toleran móridos (Heteroptera) y explotan Pseudococcidae que transmiten enfermedades al cacao, deberían excluirse de cualquier esquema de manipulación de mosaicos de hormigas, mientras *O. longinoda*, que explota Stictococcidae (que no causa daños a la planta) debe favorecerse (Majer 1976a, b). Lo contrario es cierto para palmas de aceite, donde *Crematogaster gabonensis* Emery es

capaz de limitar ataques de un crisomélido minador de hojas, mientras que *T. aculeatum* es inefectivo y *O. longinoda* es raro (Dejean *et al.* 1997).

En jardines de cítricos en regiones subtropicales y templadas, las hormigas del suelo y forrajeras en árboles explotan grandes números de áfidos, pseudocóccidos y cóccidos que afectan la producción de frutas y la salud de los árboles de soporte. Como estas hormigas cazan toda clase de insectos, incluyendo depredadores y parasitoides de sus trofobiontes, deben excluirse (Samways 1990; James *et al.* 1999).

En conclusión, sabemos que (1) muchas especies de hormigas dominantes protegen los árboles que habitan, aunque en general también explotan hemípteros chupadores de savia; (2) en plantaciones ciertas especies de Hemiptera explotadas por hormigas dominantes pueden

ser agentes selectivos sobre los árboles hospederos; (3) una sucesión de especies de hormigas sigue a la aplicación y cesación de tratamientos con insecticidas; (4) hormigas arbóreas dominantes pueden ser atraídas a ciertas especies de plantas más que a otras; y (5) puede ser posible condicionarlas para ser atraídas a plantas blanco gracias al *imprinting*. Aunque se ha predicho que el mosaico de hormigas puede ser objeto de manipulación (Majer 1976a, b), al menos en cacaotales de Africa Occidental, quedan varias preguntas por resolver, en particular en las regiones Neotropical y Asiática, como por ejemplo el mejoramiento del estatus de las especies de hormigas dominantes, verificar si éstas realmente defienden territorios absolutos (Davidson 1997), el papel de la competencia (si lo hay) en modelar mosaicos (Ribas y Schoederer 2002) y si la selección de nidos depende de las especies de árboles.

Nota

Este capítulo ha sido especialmente traducido y adaptado para este libro a partir de: Dejean, A. y B. Corbara 2002. Review on mosaics of dominant ants in rainforests and plantations. In Y. Basset, V. Novotny, S.E. Miller y R.L. Kitching (Eds.). *Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.

Literatura citada

- Adams, E. S. 1994. Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia* 97:202-208.
- Adis, J. Y. A. Harada, C. R. V. da Fonseca, W. Paarmann y J. A. Rafael. 1998. Arthropods obtained from the Amazonian tree species "cupiuba" (*Goupia glabra*) by repeated canopy fogging with natural pyrethrum. *Acta Amazonica* 28:273-283.
- Adis, J., Y. D. Lubin y G. C. Montgomery. 1984. Arthropods from the canopy of inundated terra firme forests near Manaus, Brazil, with critical considerations on the pyrethrum fogging technique. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 19:223-236.
- Andersen, A. N. y H. Reichel. 1994. The ant (Hymenoptera: Formicidae) fauna of Holmes Jungle, a rainforest patch in the seasonal tropics of Australia's Northern Territory. *Journal of the Australian Entomology Society* 33:153-158.
- Armbrecht, I., E. Jiménez, G. Alvarez, P. Chacón y H. Armbrecht. 2001. An ant mosaic in the Colombian rain forest of Chocó (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 37:491-509.
- Basset, Y., V. Novotny, S. E. Miller y R. L. Kitching. 2002. Methodological advances and limitations in canopy entomology, in: Y. Basset y S. E. Miller eds., *Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Beugnon, G. y A. Dejean. 1992. Adaptive properties of the chemical trail system of the African weaver ant. *Insectes Sociaux* 39:341-346.
- Bigger, M. 1993. Ant-hemipteran interactions in a tropical ecosystem. Description of an experiment on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 83:475-505.
- Blüthgen, N., M. Verhaagh, W. Goitía, K. Jaffé, W. Morawetz y W. Barthlott. 2000. How plant shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and hemipteran honeydew. *Oecologia* 125:229-240.
- Breed, M. D. y J. Harrison. 1989. Arboreal nesting in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 62:133-135.
- Brühl, C. A., G. Gunsalam y K. E. Linsenmair. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14: 285-297.
- Carroll, C. R. y D. H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematic* 4:231-257.
- Davidson, D. W. 1988. Ecological studies of neotropical ant-gardens. *Ecology* 69:1138-1152.
- Davidson, D. W. 1997. The role of resource imbalance in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:153-181.

- Davidson, D. W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* 23:484-490.
- Davidson, D. W. y L. Patrell-Kim. 1996. Tropical arboreal ants: why so abundant?, pp. 127-140 in: A. C. Gibson, ed., *Neotropical Biodiversity and Conservation. Publication N°1*. Los Angeles: Mildred E. Mathias Botanical Garden, University of California.
- Dejean, A. 1990a. Prey capture strategy of the African weaver ant, pp. 472-481 in: R. K. Vander Meer, K. Jaffe y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: a World Perspective* Boulder, Westview Press.
- Dejean, A. 1990b. Circadian rhythm of *Oecophylla longinoda* in relation with territoriality and predatory behaviour. *Physiological Entomology* 15:393-403.
- Dejean, A. 1991. Adaptation d'*Oecophylla longinoda* aux variations spatio-temporelles de la densité en proies. *Entomophaga* 36:29-54.
- Dejean, A. 2000. Ant protection (Hymenoptera: Formicidae) of two pioneer plant species against the variegated locust. *Sociobiology* 36:217-226.
- Dejean, A., Amougou-Akoa, C. Djiéto-Lordon y A. Lenoir. 1994a. Mosaic ant territories in an African secondary forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 23:275-292.
- Dejean, A. y B. Corbara. 1990. Predatory behavior of a neotropical arboricolous ant: *Pachycondyla villosa* (Formicidae, Ponerinae). *Sociobiology* 17:271-286.
- Dejean, A., B. Corbara y J. Orivel. 1999. The arboreal ant mosaic in two Atlantic rain forests. *Selbyana* 20:133-145.
- Dejean, A., B. Corbara, J. Orivel, R. R. Snelling, J. H. C. Delabie y M. Belin-Depoux. 2000a. The importance of ant gardens in the pioneer vegetal formations of French Guiana. *Sociobiology* 35:425-439.
- Dejean, A., C. Djiéto-Lordon y J. L. Durand. 1997. Ant mosaic in oil palm plantations of the South-west Province of Cameroon: impact on a leaf miner chrysomelid beetle. *Journal of Economic Entomology* 90:1092-1096.
- Dejean, A., S. Durou, B. Corbara, S. Lewis, B. Bolton, O. Pascal y F. J. Breteler. 2000b. La mosaïque des fourmis arboricoles dominantes dans la forêt de la Makandé, pp. 59-66 in : F. Hallé, ed., *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale IV. Rapport de la mission du radeau des cimes à la Makandé, forêt des Abeilles, Gabon*, Pro-natura International y Opération Canopée. Paris: Pro-natura International y Opération Canopée.
- Dejean, A. y M. Gibernau. 2000. A rainforest ant mosaic: the edge effect. *Sociobiology* 35: 385-401.
- Dejean, A., M. Gibernau y T. Bourgoïn. 2000c. A new case of trophobiosis between ants and heteropterans. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 323: 447-454.
- Dejean, A., M. Gibernau, J. L. Durand, D. Abehassera y J. Orivel. 2000d. Pioneer plant protection against herbivory: impact of different ant species (Hymenoptera: Formicidae) on a proliferation of the variegated locust. *Sociobiology* 36:227-236.
- Dejean, A., A. Lenoir y E. J. Godzinska. 1994b. The hunting behaviour of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae; Formicinae). *Sociobiology* 23:293-313.
- Dejean, A., D. McKey, M. Gibernau y M. Belin-Depoux. 2000e. The arboreal ant mosaic in a Cameroonian rainforest. *Sociobiology* 35:403-423.
- Dejean, A., B. Nkongmeneck, B. Corbara y C. Djiéto-Lordon. 1991. Impact des fourmis arboricoles sur une prolifération d'*Achaea catocaloides* (Lepidoptera, Noctuidae) dans une cacaoyère du Cameroun. *Acta Oecologica* 12:471-488.
- Dejean, A. y I. Olmsted. 1997. Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Swartz) (Bromeliaceae). *Journal of Natural History* 31:1313-1334.
- Dejean, A., I. Olmsted y R. R. Snelling. 1995. Trees-epiphytes-ants relationships in the biosphere reserve of Sian Ka'an, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* 27:57-70.
- Dejean, A., J. Orivel y M. Gibernau. 2002. Specialized predation on plataspid heteropterans in a coccinellid beetle: adaptive behavior and responses of prey attended or not by ants. *Behavioral Ecology* 13:154-159.
- Delabie, J. H. C. 1988. Ocorrência de *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) em cacauais na Bahia. *Revista Theobroma* 18:29-37.
- Delabie, J. H. C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Braz, pp.555-569 in: R. K. Van der Meer, A. Jaffe y A. Cedeno, eds., *Applied Myrmecology: a World Perspective*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Delabie, J. H. C. 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotropical Entomology* 30:501-516.
- Delabie, J. H. C. y I. F. Barbola. 1990. Ecologia nutricional de *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ponerinae): observações preliminares *Resumos do XVII Congresso Brasileiro de Zoologia*, SBZ y UEL, Londrina (Brazil):148.
- Delabie, J. H. C., F. P. Benton y M. A. de Medeiros. 1991. La polydomie de Formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil: optimisation de l'occupation de l'espace ou stratégie défensive?. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 7:173-178.
- Delabie, J. H. C., S. Lacau, I. C. do Nascimento, A. B. Casimiro y I. M. Cazorla. 1997. Communauté des fourmis des souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt Atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae). *Ecologia Austral* 7:95-103.
- Delabie, J. H. C. y S. F. dos Mariano (en prensa). Papel das formigas (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) no controle biológico natural das pragas do cacauero na Bahia: síntese e limitações. *Proceedings, XIII International Cocoa Research Conference*, (Malaysia, 2000), Cocoa Producer's Alliance, Lagos, Nigeria.
- Delabie, J. H. C., I. C. do Nascimento, P. Pacheco y A. B. Casimiro. 1995. Community structure of house-infesting ants in southern Bahia, Brazil (Hymenoptera; Formicidae). *The Florida Entomologist* 78:264-20.

- Djiéto-Lordon, C. y A. Dejean. 1999. Tropical arboreal ant mosaic: innate attraction and imprinting determine nesting site selection in dominant ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45:219-225.
- Djiéto-Lordon, C., J. Orivel y A. Dejean. 2001a. Predatory behaviour of an African ponerine ant *Platythyrea modesta* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 38:303-316.
- Djiéto-Lordon, C., J. Orivel y A. Dejean, 2001b. Consuming large prey on the spot: the case of the arboreal foraging ponerine ant *Platythyrea modesta* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 48:324-326.
- Djiéto-Lordon, C., B. Nkonmeneck, M. Lowman y A. Dejean. 2002. Fauna of the tangle roots of *Platyserium* (Polypodiaceae) in southern Cameroon. *Selbyana* (en prensa).
- Djiéto-Lordon, C., F. J. Richard, C. Owona, J. Orivel y A. Dejean. 2001c. The predatory behavior of the dominant ant species *Tetramorium aculeatum* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* 38:765-775.
- Durou, S., A. Dejean, I. Olmsted y R. R. Snelling. 2002. Ant Diversity in Coastal Zones of Quintana Roo, Mexico, with Special Reference to Army ants. *Sociobiology* (en prensa).
- Federle, W., K. Rohrseitz y B. Hölldobler. 2000. Attachment forces of ants measured with a centrifuge: better "wax-runners" have a poorer attachment to a smooth surface. *Journal of Experimental Biology* 203:505-512.
- Fernández, F. 1998. ¿Por qué hay tantas hormigas en los árboles? *Innovación y Ciencia* 7(2):42-51.
- Floren, A. y K. E. Linsenmair. 1997. Diversity and recolonization dynamics of selected arthropod groups on different tree species in a lowland rainforest in Shaba, Malaysia with special reference to Formicidae, pp.344-381 in: N. E. Stork, J. Adis y R. K. Didham, eds., *Canopy Arthropods*. London, Chapman y Hall.
- Floren, A. y K. E. Linsenmair. 1999. Changes in arboreal arthropod communities along a disturbance gradient. *Selbyana* 20:284-289.
- Floren, A. y K. E. Linsenmair. 2000. Do ant mosaics exist in pristine lowland rain forests? *Oecologia* 123:129-137.
- Floren, A. y K. E. Linsenmair. 2001. The influence of anthropogenic disturbances on the structure of arboreal arthropod communities. *Plant Ecology* (en prensa).
- Floren, A., A. Freking, M. Biehl y K. E. Linsenmair. 2001. Anthropogenic disturbance changes the structure of arboreal tropical communities. *Ecography* (en prensa).
- Fowler, H. G., M. A. Medeiros y J. H. C. Delabie. 1997. Carton nest allometry and spatial patterning of the arboreal ant *Azteca chartifex spiriti* (Hymenoptera, Formicidae). *Revista brasileira de Entomologia* 40:337-339.
- Gibernau, M. y A. Dejean. 2001. Ant protection of a Heteroptera trophobiont against a parasitoid wasp. *Oecologia* 126:53-57.
- Hölldobler, B. 1979. Territories of the African weaver ant (*Oecophylla longinoda* Latreille): a field study. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 51:201-213.
- Hölldobler, B. 1983. Territorial behavior of the green tree ant (*Oecophylla longinoda*). *Biotropica* 15:241-250.
- Hölldobler, B. y C. J. Lumdsen. 1980. Territorial strategies in ants. *Science* 210:732-739.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1977. Colony-specific territorial pheromone in the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 74:2072-2075.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1978. The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:19-60.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990a. *The Ants*. Cambridge: Harvard University Press.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990b. Host tree selection by the neotropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 22:213-214.
- 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.
- Huang, H. T. y P. Yang. 1987. The ancient cultured citrus ant. A tropical ant is used to control insect pests in southern China. *BioScience* 37:665-671.
- Jackson, D. A. 1984. Ant distribution patterns in a Cameroonian cocoa plantation: investigation of the ant-mosaic hypothesis. *Oecologia* 62:318-324.
- James, D. G., M. M. Stevens, K. J. O'Malley y R. J. Faulder. 1999. Ant foraging reduces the abundance of beneficial and incidental arthropods in citrus canopies. *Biological Control* 14: 121-126.
- Kenne, M. y A. Dejean. 1999. Spatial distribution, size density of nests of *Myrmecaria opaciventris* Emery (Formicidae: Myrmicinae). *Insectes Sociaux* 46:179-185.
- Kenne, M., B. Schatz y A. Dejean. 2000. Hunting strategy of a generalist ant species proposed as a biological control agent against termites. *Entomologia Experimentalis y Applicata* 94: 31-40.
- Lawton, J. H., D. E. Bignell, B. Bolton, G. F. Bloemers, P. Eggleton, P. M. Hammond, M. Hodda, R. D. Holt, T. B. Larsen, N. A. Mawdsley, N. E. Stork, D. S. Srivastava y A. D. Watt. 1997. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391:72-76.
- Leston, D. 1973. The ant mosaic, tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *Pest Articles and News Summaries* 19:311-341.
- Leston, D. 1978. A Neotropical ant mosaic. *Annals of the Entomological Society of America* 71:649-653.
- Longino, J. T. y N. M. Nadkarni. 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Neotropical montane forest. *Psyche* 97:81-94.

- Majer, J. D. 1972. The ant-mosaic in Ghana cocoa farms. *Bulletin of Entomological Research* 62:151-160.
- Majer, J. D. 1976a. The maintenance of the ant-mosaic in Ghana cocoa farms. *Journal of Applied Ecology* 13:123-144.
- Majer, J. D. 1976b. The ant mosaic in Ghana cocoa farms: further structural considerations. *Journal of Applied Ecology* 13:145-156.
- Majer, J. D. 1990. The abundance and diversity of arboreal ants in northern Australia. *Biotropica* 22:191-199.
- Majer, J. D. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brasil, Papua New Guinea and Australia: its structure and influence of ant diversity, pp.115-141 in: J. LaSalle y I. D. Gauld, eds., *Hymenoptera and Biodiversity*. Wallingford, CAB International.
- Majer, J. D. y P. Camer-Pesci. 1991. Ant species in tropical Australian tree crop and native ecosystems – Is there a Mosaic? *Biotropica* 23:173-181.
- Majer, J. D. y J. H. C. Delabie. 1993. An evaluation of Brazilian cocoa farm ants as potential biological control agents. *Journal of Plant Protection in the Tropics* 10:43-49.
- Majer, J. D., J. H. C. Delabie y M. R. B. Smith. 1994. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica* 26:73-83.
- Medeiros, M. A., H. G. Fowler y O. C. Bueno. 1995. Ant (Hym., Formicidae) mosaic stability in Bahian cocoa plantations: implications for management. *Journal of Applied Entomology* 119:411-414.
- Medeiros, M. A., H. G. Fowler y J. H. C. Delabie. 1996. O mosaico de formigas (Hymenoptera; Formicidae) em cacauais do sul da Bahia. *Científica* 23:291-300.
- Mercier, J. L. 1997. *Les communications sociales chez la fourmi Polyrhachis laboriosa (Hymenoptera: Formicidae)*. Thèse de Doctorat de l'Université Paris-Nord.
- Mercier, J. L. y A. Dejean. 1996. Ritualized behaviour during competition for food between two Formicinae. *Insectes Sociaux* 43:17-29.
- Mercier, J. L., A. Dejean y A. Lenoir. 1998. Limited aggressiveness among African arboreal ants sharing the same territories: the result of a co-evolutionary process. *Sociobiology* 32:139-150.
- Mercier, J. L., A. Lenoir y A. Dejean. 1997. Ritualized versus aggressive behaviours displayed by *Polyrhachis laboriosa* (F. Smith) during intraspecific competition. *Behavioural Processes* 41:39-50.
- Moffett, M. W. 2000. What's "Up"? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica* 32:569-596.
- Ngnegueu, P. R. y A. Dejean. 1992. Les relations plantes-fourmis au niveau des troncs d'arbres, pp.81-82 in : F. Hallé y O. Pascal, eds., *Biologie d'une Canopée de Forêt Équatoriale II*. Paris, Fondation Elf.
- Ngnegueu, P. R. y A. Dejean. 1994. Prey capture by the carpenter ant *Atopomyrmex mocquersyi* André (Formicidae-Myrmicinae), pp.480-480 in: A. Lenoir, G. Arnold and M. Lepage, eds., *Les Insectes Sociaux*. Paris, Presses de l'Université Paris Nord.
- Orivel, J. y A. Dejean. 1999. L'adaptation à la vie arboricole chez les fourmis. *L'Année Biologique* 38:131-148.
- Orivel, J. y A. Dejean. 2000. Comparative effect of the venoms of ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Ponerinae). *Toxicon* 39:195-201.
- 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.
- Orivel, J., V. Redeker, J. P. Le Caer, F. Krier, A. M. Revol-Junelles, A. Longeon, A. Chaffote, A. Dejean y J. Rossier. 2001. Ponericin, new antibacterial and insectidal peptides from the venom of the ant, *Pachycondyla goeldii*. *Journal of Biological Chemistry* 276:17823-17829.
- Orivel, J., A. Souchal, P. Cerdan y A. Dejean. 2000. Prey capture behavior of the arboreal ant *Pachycondyla goeldii* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35:131-140.
- Paulson, G. S. y R. D. Akre. 1991. Behavioral interactions among formicid species in the ant mosaic of an organic pear orchard. *Pan-Pacific Entomologist* 67:288-297.
- Peng, R. K., K. Christian y K. Gibb. 1997. The effect of the green ant, *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera: Formicidae), on insect pests of cashew trees in Australia. *Bulletin of Entomological Research* 85:279-284.
- Ribas, C. R. y J. H. Schoederer. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* 131:606-611.
- Richard, F. J., A. Fabre y A. Dejean. 2001. Predatory behavior in dominant arboreal ant species: the case of *Crematogaster* sp. (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior* 14:271-282.
- Room, P. M. 1971. The relative distribution of ant species in Ghana's cocoa farms. *Journal of Animal Ecology* 40:735-751.
- Room, P. M. 1975. Relative distributions of ant species in cocoa plantations in Papua New Guinea. *Journal of Applied Ecology* 12:47-61.
- Samways, M. J. 1990. Ant assemblage structure and ecological management in citrus and subtropical fruit orchards in southern Africa, pp.570-587 in: R. K. Van der Meer, A. Jaffé y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: a World Perspective*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Stork, N. E. 1991. The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland rain forest trees. *Journal of Tropical Ecology* 7:161-180.
- Taylor, B. 1977. The ant mosaic on cocoa and other tree crops in western Nigeria. *Ecological Entomology* 2:245-255.
- Tobin, J. E. 1994. Ants as primary consumers: diet and abundance in the Formicidae, pp 279-307 in: J. H. Hunt and C. A. Napela, eds., *Nourishment and Evolution in Insect Societies*. Boulder: Westview Press.
- Tobin, J. E. 1995. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants, pp.129-147 in: M. D. Lowman y M. D. Nadkarni, eds., *Forest Canopies*. London: Academic Press.

- VanDunné, H. J. F. y V. I. Mora. 2001. Development of ant gardens in secondary forests in the Colombian Amazon, pp.63-79 in: H. J. F. VanDunné, *Establishment and development of epiphytes in secondary neotropical forests*. Dissertation, Universiteit van Amsterdam, 123 pp.
- van Mele, P. y N. T. T. Cuc. 2000. Evolution and status of *Oecophylla smaragdina* (Fabricius) as a pest control agent in citrus in the Mekong Delta, Vietnam. *International Journal of Pest Management* 46:295-301.
- Vepsäläinen, K. 1982. Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici* 19:327-335.
- Watt, A. D., N. E. Stork, C. McBeath y B. Lawson. 1997. Impact of forest management on insect abundance and damage in a lowland tropical forest in southern Cameroon. *Journal of Applied Ecology* 34:985-998.
- Watt, A. D., N. E. Stork y B. Bolton. 2002. The diversity and abundance of ants in relation to forest disturbance and plantation establishment in southern Cameroon. *Journal of Applied Ecology* 39:18-30.
- Way, M. J. 1953. The relationship between certain ant species with particular reference to biological control of the coreid, *Theraptus* sp. *Bulletin of Entomological Research* 44:669-671.
- Way, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera. *Annual Review of Entomology* 8:307-344.
- Way, M. J. y B. Bolton. 1997. Competition between ants for coconut palm nesting sites. *Journal of Natural History* 31:439-455.
- Way, M. J. y C. Khoo. 1992. Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology* 37:479-503.
- Wilson, E. O. 1958. Patchy distributions of ant species in Guinea rain forest. *Psyche* 65:26-38.
- Wilson, E. O. 1987. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests. *Biotropica* 19:245-251.
- Winder, J. A. 1978. The role of non-dipterous insects in the pollination of cocoa in Brazil. *Bulletin of Entomological Research* 68:559-574.
- Wojtusiak, J., E. J. Godzinska y A. Dejean. 1995. Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda* (Latreille 1802). *Tropical Zoology* 8:309-318.
- Yanoviak, S. P. y M. Kaspari. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89:256-266.
- 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.

Capítulo 9

Hormigas como herramienta para la bioindicación y el monitoreo

A.M. Arcila C. y F.H. Lozano-Zambrano

Según Allaby (1992) *bioindicadores* son especies que tienen rangos estrechos de amplitud con respecto a uno o más factores ambientales, y su presencia indica una condición particular o un conjunto de condiciones ambientales. El acercamiento mediante el uso de bioindicadores se ha propuesto ya que no es posible y/o práctico evaluar la respuesta individual de cada uno de los componentes de un sistema a las diferentes condiciones del ambiente. En este sentido, se debe asumir que las respuestas de los indicadores reflejan las respuestas de muchos de los otros miembros del ensamblaje estudiado y que son una parte importante de la integridad ecológica de los hábitats (Feinsinger 2001).

Numerosos autores han listado criterios *a priori* para la selección de grupos potencialmente efectivos de taxa indicadores y muchos estudios han aplicado esto para justificar la conveniencia de grupos particulares como indicadores (por ejemplo Holloway y Stork 1991; Pearson y Cassola 1992). Estos criterios probablemente han servido más para descartar que para escoger las especies o grupos que sean candidatos para indicadores.

La bioindicación y la variedad de términos usados con relación al concepto, pueden ser repartidos en tres categorías correspondientes a las tres principales aplicaciones de bioindicadores según McGeoch (1998):

Indicadores ambientales: especie o grupos de especies que responden predeciblemente, en formas que son fácilmente observadas y cuantificadas a la degradación ambiental o al cambio en el estado ambiental (Hellawell 1986).

Indicadores ecológicos: especie o grupos de especies que se conocen como sensitivas a la fragmentación del hábitat, la polución, la perturbación u otras condiciones de estrés que degradan la biodiversidad. Un indicador ecológico es un taxón característico o gremio de especies que es sensitivo para la identificación de factores de estrés del ambiente, que demuestra los efectos de estos factores de estrés sobre la biota y cuya respuesta es representativa de la respuesta de al menos un subgrupo de otros taxa presentes en el hábitat.

Indicadores de biodiversidad: especie, gremio o grupo seleccionado de especies, en el que su diversidad refleja alguna medida de la diversidad (como riqueza de especies y nivel de endemismos) de otros taxa en un hábitat o grupos de hábitat (Gaston y Blackburn 1995). En este caso, la riqueza de especies (u otra medida de diversidad) del taxón indicador, gremio o grupo de especies se usa para estimar la riqueza de especies de otros taxa (Noss 1990).

Cada una de las categorías mencionadas presenta una serie de funciones esperadas para los indicadores clasificados dentro de ellas las cuales se resumen en la Tabla 9.1.

Tabla 9.1 Funciones de los grupos indicadores en cada categoría de bioindicación

Categoría del indicador	Funciones alternativas
Ambiental	Detecta un cambio en el estado del ambiente Monitorea cambios en el estado del ambiente
Ecológica	Demuestra el impacto de un factor de estrés sobre la biota Monitorea durante largo tiempo cambios inducidos por factores de estrés en la biota
Biodiversidad	Identifica la diversidad de taxa en un área específica Monitorea cambios en la biodiversidad

Las hormigas como indicadores

Entre las bondades más frecuentemente resaltadas del uso de hormigas como indicadores están su alta diversidad, gran abundancia en casi todo tipo de ambientes, variedad de funciones dentro de los ecosistemas, respuesta rápida a cambios ambientales, facilidad de muestreo y resolución taxonómica relativamente buena (Alonso y Agosti 2000; Andersen 1990; Peck *et al.* 1998).

Numerosos estudios han abordado la evaluación del uso de las hormigas como indicadores ecológicos y /o de biodiversidad (Horvitz y Schemske 1990; Majer 1983; Oliver

et al. 1998); en contraste poco se ha explorado el posible uso de las hormigas como indicadores ambientales (Lobry de Bruyn 1999).

Los resultados de los diversos estudios de hormigas como indicadores ecológicos y de biodiversidad son controvertidos, especialmente en lo que respecta a la utilidad de las hormigas como indicadores de biodiversidad de otros taxa (Alonso 2000). Algunos aspectos de estos trabajos y de los principales usos de hormigas como indicadores se abordan en las siguientes secciones.

Hormigas como indicadores ambientales

Un indicador ambiental debe ser una especie o conjunto de especies con rangos de tolerancia estrechos para las variables que interesa indicar. Para elegir el sujeto de estudio adecuado hace falta un buen conocimiento biológico y ecológico de las especies lo cual, para las hormigas, es especialmente deficiente en el neotrópico (Alonso y Agosti 2000).

La misma sociabilidad de las hormigas las hace sujetos difíciles para análisis de fluctuaciones poblacionales relacionadas con cambios ambientales. Las comparaciones interespecíficas se verían obstaculizadas por las diferencias en cuanto a tipo de organización social y tamaño de la colonia; también sería necesario establecer primero una línea base que permitiera distinguir entre las fluctuaciones poblacionales normales y aquellas que puedan estar relacionadas con un cambio ambiental de interés (Kaspari y Majer 2000). Finalmente, la organización social les permite también crear su propio microambiente dentro del nido (Brian 1983), razón por la cual no se esperaría una correlación muy estre-

cha entre los cambios ambientales (a no ser que sean muy drásticos) y las poblaciones de hormigas. Por ejemplo algunas especies del género *Formica* poseen colonias que termorregulan y logran mantener la temperatura interna del nido más o menos constante a pesar del cambio de temperatura exterior (Hölldobler y Wilson 1990).

A pesar de los argumentos en contra, existen propuestas para emplear las hormigas como indicadores ambientales, tal como lo expone Lobry de Bruyn (1999) quien propone el empleo de hormigas como indicadores de la calidad del suelo en ambientes rurales. Destacamos este acercamiento porque más allá de la correlación de la diversidad de hormigas con la calidad del suelo, se propone la identificación de especies o grupos de especies que cumplan funciones clave en el mantenimiento de la energía y flujo de materiales. Además del estudio de la forma como las hormigas influyen en el movimiento del agua, reciclaje de nutrientes, bioturbación y pedogénesis.

Uso de hormigas en inventarios rápidos de riqueza de especies

El objetivo de un inventario rápido es lograr la mejor resolución posible con poco tiempo de muestreo y procesamiento del material colectado, ya sea porque se necesita tomar decisiones urgentes o hay pocos recursos disponibles para trabajar.

Debido a la gran diversidad de las hormigas, 11000 especies descritas (Bolton 1994, 1995), lograr un inventario local completo de la riqueza total de especies, no es compatible con los objetivos y/o limitaciones de un inventario rápido.

Debido a esto ha habido gran interés en encontrar sustitutos que provean estimativos confiables de la riqueza total de especies. Varios estudios han examinado la correlación entre la riqueza de algunos géneros o grupos de hormigas con la riqueza total de especies de hormigas (Kremen 1994; Pearson 1994; Oliver y Beattie 1996, Andersen 1997), otros han evaluado la correlación entre la riqueza de taxa superiores y la riqueza total de especies (Gaston y Williams 1993; Prance

1994; Williams y Gaston 1994, Andersen 1997). De esta manera se identifican los géneros o grupos con mayor poder predictivo de la riqueza total de hormigas y se somete a prueba la validez del uso de taxa superiores para inventarios de diversidad de especies.

De acuerdo con Andersen (1997), existen géneros de hormigas cuya riqueza de especies a nivel local se correlaciona fuertemente con la riqueza total de hormigas, pero esto varía con la escala. Un género que es buen predictor de la riqueza a nivel local puede no serlo a nivel regional. De igual manera dicha correlación tiende a mantenerse en sitios dentro de un mismo tipo de hábitat más no entre hábitats diferentes. El poder de predicción de la riqueza de géneros o de taxa superiores disminuye a medida que aumenta la escala; de igual manera la relación tiende a ser más fuerte en sitios que representan un mismo tipo de hábitat. Para sintetizar, el uso de sustitutos para la riqueza total de especies es posible pero limitado a una escala local y dentro del mismo tipo de hábitat.

Uso de hormigas como indicadores ecológicos

Tal como lo menciona Feinsinger (2001) la mayoría de las especies de animales de la región tropical tienden a mostrar rangos geográficos que son naturalmente discontinuos. La presencia de una especie determinada nos puede estar indicando una buena integridad ecológica en un sitio determinado, pero su ausencia no necesariamente significa lo contrario. Además el conocimiento de la composición de las comunidades de hormigas es todavía incipiente, razón por la cual el poder predictivo a nivel específico es bajo (Andersen 1997).

Teniendo en cuenta lo anterior es deseable el empleo de un grupo de especies, más que de una sola especie (véase capítulo 7). Andersen (1997) propone el uso de grupos funcionales definidos en términos de su comportamiento ecológico. Los grupos funcionales de hormigas que han sido identificados varían de manera predecible con relación al clima, tipo de suelo, vegetación y perturbación, con la ventaja adicional de permitir las comparaciones entre comunidades con poco traslape de especies (Andersen 1990).

En el neotrópico se ha dedicado buen esfuerzo a la identificación de especies y grupos de especies indicadoras de diferentes estadios de sucesión, desde potreros hasta ecosistemas poco o no intervenidos (Aldana y Chacón de Ulloa 1999; Bustos y Ulloa-Chacón 1996; Fowler y Haines 1983). Si bien dichos estudios reportan una alta asociación entre las posibles especies indicadoras y su respectivo estado sucesional, el principal problema es la falta de generalidad que no permite hacer comparaciones entre comunida-

des de hábitats diferentes. Casi cada especie o grupo de especies indicadoras se vuelve específica para las condiciones de cada estudio, lo cual desvirtúa un poco el propósito inicial del uso de indicadores. Existe la necesidad de cambiar el enfoque de los estudios y realizar análisis que busquen patrones de respuesta de grupos funcionales que estén por encima de las identidades de las especies y permitan hacer generalizaciones y comparaciones.

A manera de ejemplo, Lozano-Zambrano (2002) evaluó el efecto de la pérdida de área en fragmentos de bosque seco en Colombia, sobre hormigas en tres grupos funcionales (cazadoras solitarias, cazadoras en grupo “legionarias” y cultivadoras de hongos). Las comparaciones de relaciones especies-área entre grupos funcionales pueden resaltar diferencias esenciales en sus dinámicas espaciales y respuestas a la heterogeneidad del hábitat (Kareiva 1994). El estudio mostró que el número de especies cazadoras solitarias y especies cultivadoras de hongos no se afectó por la reducción del área de los fragmentos, mientras que la riqueza de especies cazadoras en grupos (legionarias) fue afectada significativamente (Figura 9.1). Las especies de legionarias no generan competencia interespecífica por su alimento en su comportamiento de forrajeo y evitan cruzar su propio camino y reincursionar en las mismas zonas, donde en su irrupción diezmaron las poblaciones de sus presas. Esta situación de abundancia de presas y tiempo de recuperación de las incursiones, puede estar limitando en algunos casos el número de colonias y de especies de legionarias en los fragmentos más pequeños de bosque seco (Lozano-Zambrano 2002).

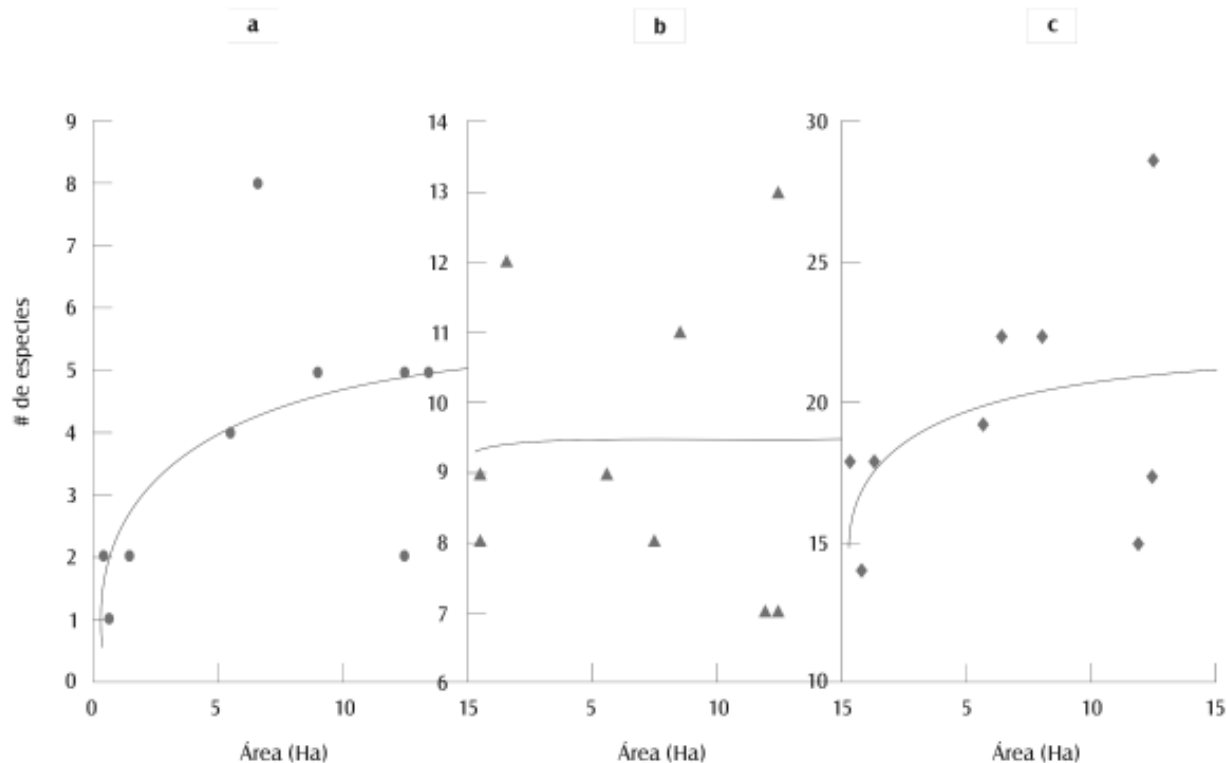


Figura 9.1 Relación entre el número de especies (S) y el área de los fragmentos (A): (a) Hormigas legionarias; $S = 1.738 A^{0.398}$, $r = 0.729$, $F = 7.958$, $P = 0.026$, $n = 9$; (b) hormigas cultivadoras de hongos; $S = 9.183 A^{0.005}$, $r = 0.028$, $F = 0.006$, $P = 0.942$, $n = 9$ y (c) hormigas cazadoras; $S = 17.539 A^{0.095}$, $r = 0.469$, $F = 1.972$, $P = 0.203$, $n = 9$.

Uso de hormigas como indicadores de biodiversidad

Los resultados de los diferentes estudios en este tema son controvertidos. Alonso (2000) realiza la revisión de siete estudios para Australia, de las 46 correlaciones examinadas sólo 18 fueron significativas. La figura 9.2 muestra en detalle el número de correlaciones significativas y no significativas para cada uno de los grupos evaluados. En general parece que las hormigas no son buenas predictoras de la diversidad de otros taxa; sin embargo Alonso (2000) reporta una tendencia a un mayor número de correlaciones significativas entre las hormigas y otros taxa con nichos similares como el caso de las hormigas de dosel y las aves, mariposas y escarabajos del dosel.

El uso de la diversidad de algunos grupos de hormigas como sustituto para la diversidad total de hormigas fue abordado cuando se mencionaron los inventarios rápidos, pero vale la pena destacar el trabajo de Armbrrecht y Ulloa-Chacón (2003),

ya que presenta un acercamiento diferente y es el de indicadores negativos.

Según Feinsinger (2001) un indicador negativo es por lo general una especie oportunista, relacionada con la perturbación humana. Cuando éste aparece es señal de que algo no anda bien con la biota nativa o con la integridad ecológica del paisaje.

Andersen (1990) propone los grupos generalistas de Myrmicinae como indicadores negativos entre las hormigas. Precisamente a este grupo pertenece la pequeña hormiga de fuego *Wasmannia auropunctata* cuya utilidad como indicadora de diversidad de hormigas fue evaluada por Armbrrecht y Ulloa-Chacón (2003), hallando una correlación negativa significativa entre la frecuencia de captura de *W. auropunctata* y la riqueza total de hormigas en fragmentos de bosque seco tropical en Colombia.

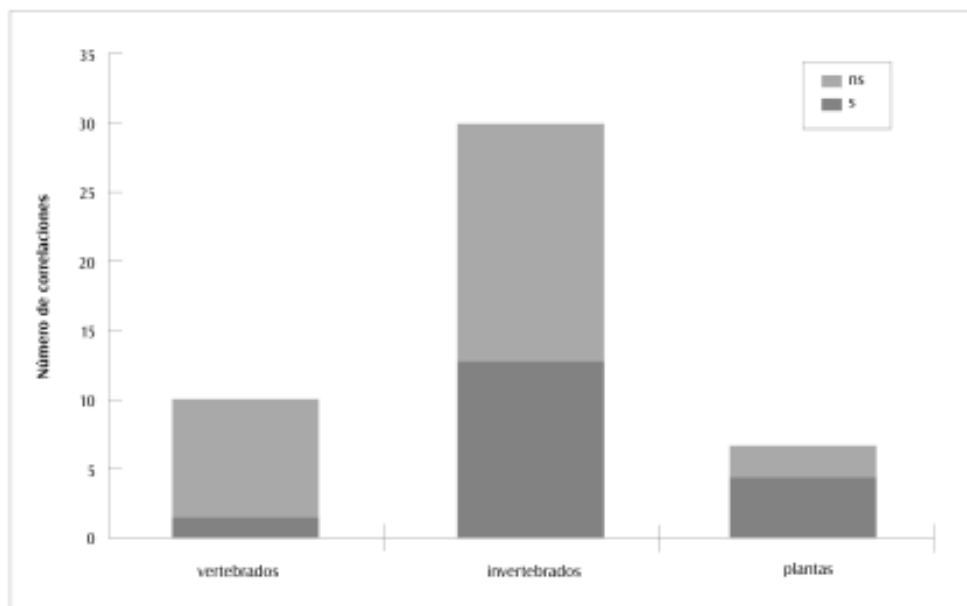


Figura 9.2 Correlaciones entre hormigas y otros organismos examinadas por Alonso (2000) para 7 estudios hechos en Australia entre 1983 y 1998. ns = no significativa, s = significativa

Evaluación del uso potencial de hormigas en trabajos de conservación de la biodiversidad

A continuación se sugieren una serie de pasos a seguir para evaluar el potencial de las hormigas como bioindicadores en dos de las categorías mencionadas anteriormente, como indicadores ecológicos e indicadores de biodiversidad. Este método es una propuesta que busca fortalecer la informa-

ción mirmecológica, y ser la base para evaluar la utilidad de las hormigas como el grupo con mayor potencial bioindicador para caracterizaciones de biodiversidad e identificación de áreas de interés para la conservación en ecosistemas naturales y ecosistemas transformados (Cuadro 9.1).

Cuadro 9.1 Uso potencial de hormigas en conservación y biodiversidad. Modificado de McGeoch (1998)

Pasos	Actividades	Indicador ecológico (Ejemplo: monitoreo de recuperación de áreas perturbadas)	Indicador de biodiversidad (inventarios de diversidad)
1ro.	Determinar el objetivo general	Indicación ecológica	Indicación de biodiversidad
2do.	Definición de objetivos	Objetivo 1: Determinar y predecir los impactos de la perturbación sobre la biota. Objetivo 2: Determinar y predecir los niveles de recuperación de áreas perturbadas	Objetivo 1: Identificar sitios de alta concentración de biodiversidad Objetivo 2: Evaluar y predecir los niveles de biodiversidad en áreas seleccionadas.
3ro.	Seleccionar indicadores potenciales basados sobre criterios <i>a priori</i> de conveniencia.	Seleccionar una especie, gremio o la comunidad (decisión parcialmente dependiente de la escala)	Seleccionar un gremio o la comunidad.

Cuadro 9.1 Uso potencial de hormigas en conservación y biodiversidad (Continuación)

Pasos	Actividades	Indicador ecológico (Ejemplo: monitoreo de recuperación de áreas perturbadas)	Indicador de biodiversidad (inventarios de diversidad)
4to.	Acumular información relacionada para el análisis	<p>Establecer el número de replicas o repeticiones de las áreas a evaluar</p> <p>Establecer las condiciones bióticas y abióticas en áreas no perturbadas (construcción de la línea base)</p> <p>Establecer condiciones bióticas y abióticas en áreas perturbadas en diferentes tiempos. Cuantificar presencia / ausencia de especies, abundancia (s), riquezas, cambios temporales del indicador (es). Datos de variables abióticas como temperatura, humedad, etc.</p>	<p>Establecer el número de replicas o repeticiones de las áreas a evaluar</p> <p>Definir límites geográficos dentro de los cuales la biodiversidad será evaluada y cuantificada la diversidad</p> <p>Determinar la diversidad (riqueza y abundancia) de otros grupos en las áreas seleccionadas</p>
5to.	Establecer estadísticamente la relación entre el indicador y la información relacionada	Establecer patrones de correlación entre la recuperación de los factores abióticos originales del área (estado de la sucesión del área) y la información del indicador (es) (presencia/ausencia, abundancia(s), otros	Establecer patrones de correlación entre la diversidad del grupo indicador y la diversidad de otros taxa en las áreas
6to.	De acuerdo con los resultados de las relaciones, dos opciones: a. Se debe aceptar el indicador (preliminarmente). b. Rechazar la especie, gremio o comunidad como un indicador	<p>¿Son las correlaciones fuertemente significativas entre los datos de recuperación de las áreas y las medidas del indicador (es)?</p> <p>Entonces, si la respuesta es: Sí: Se continúa al paso 7mo. No: Se concluye que las medidas del indicador (es) no reflejan la recuperación de las áreas o se repite nuevamente el procedimiento desde el paso 3ro.</p>	<p>Es significativamente fuerte la correlación entre la diversidad del grupo indicador y la diversidad de los otros taxa en el área?</p> <p>Entonces, si la respuesta es: Sí: Se continúa al paso 7mo. No: Se concluye que el grupo no es indicador de la diversidad de los otros taxa o se repite nuevamente el procedimiento desde el paso 3ro</p>
7mo.	Establecer la solidez del indicador (es) mediante la puesta a prueba de las hipótesis bajo diferentes condiciones en tiempo y espacio	Ho: No hay relaciones significativas entre los datos bióticos y abióticos de recuperación de áreas y las medidas del indicador en otras áreas y/o en diferente tiempo	Ho: No hay una significativa y fuerte relación entre la diversidad del grupo indicador y la diversidad de uno o más de otros taxa, en diferentes tiempos o áreas geográficas
8vo.	Si la hipótesis nula es rechazada, entonces, hacer recomendaciones específicas para el uso de la especie, gremio o comunidad de hormigas como indicador (es)	Se propone el indicador (es) para monitorear y predecir la recuperación de áreas perturbadas en hábitats	Se propone el uso del grupo indicador para estimar o para monitorear la biodiversidad en regiones seleccionadas

Literatura Citada

- Aldana, R.C y P. Chacón de Ulloa. 1999. Megadiversidad de hormigas de la cuenca media del río Calima. *Revista Colombiana de Entomología* 25 (1-2): 37-47.
- Allaby, M. 1992. *The Concise Oxford dictionary of Zoology*. Oxford University Press, Oxford, 442 pp.
- Alonso, L.E. 2000. Ants as indicators of diversity, pp. 80-88 en D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso y T.R. Schultz, eds., *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington. 280 pp.
- Alonso, L.E. y D. Agosti. 2000. Biodiversity studies, monitoring, and ants: An Overview, pp. 1-8 en D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso y T.R. Schultz, eds., *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington. 280 pp.
- Andersen, A.N. 1990. The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: a review and a recipe. *Proceedings of the Ecological Society of Australia* 16: 347-357.
- Andersen, A.N. 1997. Using Ants as bioindicators: Multiscale Issues in Ant Community Ecology. *Conservation Ecology* [online] 1(1): 8. Disponible en Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art8>
- Armbrecht, I. y P. Ulloa-Chacón. 2003. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera : Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest fragments of Colombia. *Environmental Entomology* 32(3) : 542-547
- Bolton, B. 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Harvard University Press. Cambridge, Mass, USA. 222 pp.
- Bolton, B. 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press. Cambridge, Mass, USA. 504pp.
- Brian, M. V. 1983. *Social Insects: Ecology and behavioural biology*. Cambridge University Press, Cambridge. 377 pp.
- Bustos, J. y P. Ulloa-Chacón. 1996. Mirmecofauna y perturbación en un bosque de niebla tropical (Reserva Natural Hato Viejo, Valle del Cauca, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 44(3)/ 45(1):259-266
- Feinsinger, P. 2001. *Designing Field Studies for Biodiversity Conservation*. Island Press. Washington, USA. 212 pp.
- Fowler, H.G y B.L. Haines. 1983. Diversidad de especies de hormigas cortadoras y termites de tumulo en cuanto a la sucesión vegetal en praderas paraguayas, en P. Jaisson, ed., *Social Insects in the tropics. Vol 2*. Proceedings of the first international symposium IUSI and Sociedad Mexicana de Entomología. Cocoyoc, México. 252 pp.
- Hellawell, J.M. 1986. *Biological Indicators of Freshwater Pollution and Environmental Management*. Elsevier Applied Science Publishers, London. 546 pp.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.
- Holloway, J.D. y N.E. Stork. 1991. The dimensions of biodiversity: the use of invertebrates as indicators of human impact. In: D.L. Hawksworth (editor), *The Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates: Its Role In Sustainable Agriculture*, C.A.B International, Wallingford UK. 302 pp.
- Gaston, K.J. y P.H. Williams. 1993. Mapping the world's biodiversity: the higher taxon approach. *Biodiversity Letters* 1: 2-8.
- Gaston K. J. y Blackburn T. M. (1995). Mapping biodiversity using surrogates for species richness: macro-scales and New World birds. *Proceedings of the Royal Society of London B* 262, 335-341.
- Horvitz, C. y D. Schemske. 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology* 71:1085-1097.
- Kareiva, P. 1994. Space: The final frontier for ecological theory. *Ecology*. 75: 1
- Kaspari, M. y J.D. Majer. 2000. Using ants to monitor environmental change, pp. 89-98 en D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso y T.R. Schultz, eds., *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington. 280pp.
- Kremen, C. 1994. Biological inventory using target taxa: a case study of the butterflies of Madagascar. *Ecological Applications* 4: 407-422.
- Lobry de Bruyn, L.A. 1999. Ants as bioindicators of soil function in rural environments. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 425-441.
- Lozano-Zambrano, F. H. 2002. *Estimación de la riqueza de hormigas y relaciones especies-área en fragmentos de bosque seco tropical en Colombia*. Tesis de Maestría. Universidad del Valle, Cali, Colombia. 86 pp.
- Majer, J.D. 1983. Ants : Bioindicators of minesite rehabilitation, land-use and land conservation. *Environmental management* 7(4):375-383.
- Mc Geoch, M.A. 1998. The selection, testing, and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews*. 73 (2): 181-201.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology*. 4(4): 355-364.
- Oliver, I., and A.J. Beattie. 1996. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of some methods for the rapid assessment of invertebrate biodiversity. *Ecological Applications* 6: 594-607.
- Oliver, I., A.J. Beattie y A. York. 1998. Spatial fidelity of plant, vertebrate and invertebrate assemblages in multiple-use forest in eastern Australia. *Conservation Biology* 12(4): 822-835.

- Pearson, D.L. 1994. Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 345: 75-79.
- Pearson, D.L. & F. Cassola. 1992. World-wide species richness patterns of tiger-beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology*. 6: 376-391.
- Peck, S.I., B. Mcquaid y C.L. Campbell. 1998. Using ant species as a Biological Indicator of Agroecosystem condition. *Environmental Entomology* 27(5):1102-1110.
- Prance, G.T. 1994. A comparison of the efficacy of higher taxa and species numbers in the assessment of biodiversity in the neotropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 345: 89-99.
- Williams, P.H. y K.J. Gaston. 1994. Measuring more of biodiversity: can higher taxon richness predict wholesale species richness? *Biological Conservation* 67: 211-217.

Capítulo 10

Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción

J.H.C. Delabie, M. Ospina y G. Zabala

La singularidad de las relaciones entre hormigas y plantas, especialmente en las regiones tropicales, llama cada vez más la atención de biólogos y ecólogos sobre la importancia de los procesos evolutivos que rigen el establecimiento de estas interacciones. El presente capítulo pretende presentar de manera introductoria las principales formas de interacción que existen entre hormigas y plantas, haciendo énfasis en casos bien conocidos en la región Neotropical. A pesar de que no existe mucha información al respecto en nuestro idioma, la literatura concerniente al tema, publicada en los últimos 30 años en el ámbito mundial es considerable y compleja; información general y complementaria sobre estas relaciones puede encontrarse en Benson (1984), Beattie (1985), Jolivet (1986, 1987, 1996), Huxley y Cutler (1991) y Davidson y Mckey (1993a y b). Información adicional muy útil sobre la biología y el comportamiento de las hormigas puede encontrarse en Jaffé (1984), Hölldobler y Wilson (1990) y Fowler *et al.* (1991), entre otros textos de referencia.

Evolución de las relaciones entre hormigas y plantas

Las plantas superiores o Angiospermas se diferenciaron a comienzos del Cretáceo Medio, hace aproximadamente 100 millones de años y rápidamente se tornaron dominantes en la superficie de la tierra, en particular durante el periodo Terciario. Según Beattie (1985), los factores que posibilitaron este rápido suceso fueron: (1) las modificaciones en las condiciones ambientales (climáticas, geográficas o físicas); (2) la aparición de un gran número de potenciales polinizadores; (3) la aparición de organismos con la facultad de dispersar el polen; (4) la proliferación de herbívoros que llevaron a las plantas, por selección natural, a “adquirir” o “generar” mecanismos de defensa; (5) la capacidad de las plantas de producir metabolitos secundarios; (6) la diversificación del grupo de hormigas, cuyo papel en este proceso evolutivo será explicado a continuación.

Los himenópteros son conocidos desde el inicio del Triásico (Ronquist 1999). Se presumía inicialmente que la primera expansión del grupo tuvo lugar durante el Cretáceo Medio, simultáneamente a la expansión de las Angiospermas. Sin embargo, las evidencias muestran que la diversificación de Formicidae pudo ocurrir desde el Cretáceo Inferior, hace 130 millones de años, con la más antigua hormiga fósil conocida del Turoniano de América del Norte, hace 94 millones de años (Agosti *et al.* 1997; Grimaldi *et al.* 1997; Grimaldi y Agosti 2000). No existe registro fósil de estructuras especializadas de plantas destinadas a proteger hormigas o de cualquier otro tipo de rastro de interacción con estos insectos,

que permitan datar la aparición de tales relaciones en el transcurso de la evolución. Según Brown (1973), las dos subfamilias de hormigas que presentan el mayor número de relaciones mutualistas con las plantas son Dolichoderinae y Myrmicinae, las cuales se diversificaron durante el periodo Terciario.

Los diferentes tipos de relación planta-hormiga no se restringen a las plantas superiores, pues se han registrado un buen número de casos en los que estos himenópteros interactúan con diversas pteridófitas. Beattie (1985) cita 11 géneros de helechos que poseen diferenciaciones que pueden estar ligadas a un proceso coevolutivo con hormigas, sugiriendo que estas estructuras pueden haber aparecido desde el Cretáceo. Según el mismo autor, la asociación entre hormigas y plantas debió haberse iniciado con las plantas dominantes durante este período en los grupos que antecedieron a las angiospermas, ya que la diferenciación de estas últimas en relación con las plantas primitivas está basada principalmente en la evolución del sistema reproductivo, que indujo la diferenciación del aparato floral. Generalmente las hormigas no están bien adaptadas a las flores; en cambio, se encuentran frecuentemente asociadas a otras partes de la planta como raíces, hojas y tallo, estructuras ya existentes en plantas primitivas. Solamente en Panamá, un tercio de las plantas superiores están asociadas de esa forma con hormigas (Schupp y Feenes 1991).

Existen también evidencias de que otro importante grupo de insectos, los „homópteros“, que se diferenciaron a partir del Pérmico, tuvo alguna influencia en la evolución de las relaciones entre plantas y hormigas, direccionando de cierta forma el proceso evolutivo. Estos insectos, con un aparato bucal adaptado para succionar la savia de las

plantas, estaban ampliamente distribuidos desde el Cretáceo. Otros fitófagos como lepidópteros, coleópteros y ortópteros, ya eran comunes durante este período, y se presume que también contribuyeron, por selección natural, a que las plantas llegaran a adquirir diversos mecanismos de defensa.

Algunas definiciones

Las relaciones entre hormigas y plantas se están presentando generalmente bajo una óptica evolutiva en la literatura científica actual. Sin embargo, los primeros observadores de plantas mirmecófilas en los siglos XVII y XVIII pensaban que las estructuras observadas eran producidas por las hormigas, o que las propias hormigas eran producto de la generación espontánea (Jolivet 1986, 1996). Los autores del siglo XIX y de principios del siglo XX ya tenían una visión evolutiva de la mirmecofilia; no obstante, en el sentido lamarckiano, ésta se adquiría por heredabilidad. Así, los autores de la época entendían que, por ejemplo, las modificaciones observadas en algunas plantas mirmecófilas permanecerían una vez que sus estructuras fuesen regularmente masticadas por hormigas (Jolivet 1996).

El consenso actual es que plantas y hormigas sufrieron un proceso de coevolución por selección natural en los casos más evidentes; sin embargo, existen muchas asociaciones típicamente oportunistas por parte de las hormigas con poca especialización por parte de las plantas (Beattie 1985; Fowler 1993). En contraposición, muchas plantas, para protegerse de las hormigas, han desarrollado estructuras de defensa, o componentes repelentes o tóxicos muy efectivos. De cualquier forma, en los casos de simbiosis o de mutualismo, se considera que ambas partes logran ventajas con la asociación. Para Buckley (1987), la coevolución incluye plantas, “homópteros y hormigas”, cuando estas últimas se han ocupado del cuidado de las especies de “homópteros” asociados a las primeras. En un sentido amplio, se acepta que en este proceso también tuvieron cabida otros grupos además de los ya mencionados, como parásitas y depredadores de los “homópteros” o de las hormigas, plantas epífitas y diversos tipos de fitófagos (Mckey y Meunier 1996). Hoy, se considera que la coevolución entre plantas y hormigas ocurrió de manera independiente en diferentes formas, incluso en una misma familia de plantas como Melastomataceae, donde los géneros que poseen especies asociadas a hormigas son polifiléticos (Davidson y Mckey 1993a).

El término *mirmecofilia* define cierto tipo de relación entre plantas y hormigas, en la cual, las plantas, llamadas *mirmecófilas*, presentan estructuras especializadas destinadas a alimentar o a servir de abrigo a las hormigas, y en donde estas últimas, pueden llegar a ser especialistas u oportunistas en la explotación del recurso en cuestión. Aunque muchas de las relaciones entre plantas y hormigas se arro-

pan bajo este concepto, gran número de ellas quedan por fuera del mismo; por ejemplo, el uso de fragmentos que sirven como base para el cultivo del hongo simbiótico en el caso de las hormigas cortadoras de hojas (Buckley 1982; Jolivet 1986, 1996). Otros ejemplos de relaciones no mirmecófilas son las interacciones entre las hormigas que cuidan artrópodos fitófagos como los “homópteros” (Nixon 1951) o lepidópteros de las familias Lycaenidae o Riodinidae en determinadas plantas (Devries 1991; Pierce *et al.* 1991). Las hormigas pueden llegar a favorecer las plantas, ya sea enriqueciendo el sustrato o protegiéndolas ante la depredación de grupos fitófagos, sin que esto implique obligatoriamente una relación de dependencia entre ambas partes. Mckey y Meunier (1996) hacen un análisis del costo energético de la mantención de una colonia de hormigas mutualistas por una planta, considerando varios casos posibles, incluso de especies llamadas “parásitas” que explotan la planta hospedera.

Jolivet (1986, 1996) ofrece una serie de definiciones, la mayoría ya consagradas en la literatura sobre hormigas, de términos usados para designar las diferentes relaciones mirmecófilas. Por ejemplo, la *mirmecotrofia* designa la producción de corpúsculos nutritivos por las plantas para alimentar a las hormigas; la *mirmecocoria* refiere al mecanismo de dispersión de semillas por parte de las hormigas; un *mirmecodomacio* es una estructura bien diferenciada, ofrecida como abrigo de la planta para las hormigas; la *mirmecogamia* designa la polinización por hormigas; Las *mirmecófitas* son plantas que ofrecen una estructura para abrigar a las hormigas; Benson (1984) diferencia dos tipos: primarias, si las estructuras son preexistentes, y secundarias, si son resultado de una diferenciación secundaria de la planta. Algunos ejemplos de estas relaciones se presentan a continuación.

Varios géneros de hormigas que habitan en ecosistemas abiertos o en zonas subdesérticas de las regiones templadas del Mediterráneo y subtropicales (principalmente Australia y África del Sur), como *Pheidole*, *Messor* o *Pogonomyrmex*, practican la *mirmecocoria*, es decir, colectan semillas o fragmentos de las mismas (generalmente de gramíneas), con o sin envoltura (Andersen 1991; Westoby *et al.* 1991). Las semillas colectadas se convierten en reservas que se utilizan durante la estación seca en las regiones subdesérticas, o el invierno en las regiones templadas. Debido a la importancia

de estas reservas las hormigas se esmeran en su cuidado para evitar que se fermenten o se pudran. Muchas de las especies recolectoras de semillas también colectan insectos y materiales de origen animal para suplir hasta un cuarto de sus necesidades nutricionales. Es a partir de comportamientos como estos, que se diferencia la *mirmecocoria*, fenómeno que ocurre principalmente en regiones de suelos de fertilidad baja (Westoby *et al.* 1991).

Frecuentemente, en la recolección de semillas para su alimentación, las hormigas pierden a lo largo del camino algunas de ellas, permitiendo así la colonización de nuevas áreas por la planta después de la germinación. Debido a que la semilla colectada es generalmente seleccionada en función de su tamaño y del tamaño de la hormiga cargadora, la calidad de la vegetación alrededor del hormiguero se altera. Numerosas especies de la región Neotropical, como algunas de la tribu Attini y especies del género *Solenopsis*, modifican también la vegetación alrededor de su hormiguero debido al abandono de buena parte de las semillas que colectan, a pesar de que no ocurre un almacenaje de semillas de la forma antes descrita. Existen también casos descritos de

carga y dispersión de tallos de pteridófitas por hormigas, que pueden ser considerados equivalentes a la mirmecocoria en las plantas superiores (Jolivet 1996).

Un tejido rico en lípidos y aminoácidos, denominado *elaiosoma*, cubre total o parcialmente las semillas de muchas especies de plantas, y constituye un factor realmente importante en la mirmecocoria, pues forma una expansión que facilita la aprensión y el transporte de la semilla por parte de la hormiga. Generalmente, las hormigas introducen al hormiguero la semilla y consumen únicamente este tejido; lo que queda es abandonado en un medio propicio para su germinación, en el suelo o sobre algún compuesto orgánico (Beattie 1985). Un ejemplo típico de elaiosoma es el de las semillas de *Codonanthe uleana* (Gesneriaceae) colectadas por las hormigas de injertos *Azteca paraensis bondari* en el sudeste de Bahía (ver la sección **Jardines de hormigas**, p. 172) (Delabie 1990). Muchas hormigas compiten con diferentes especies de vertebrados por la recolección de semillas; especialmente, aves y roedores. Por ello, en los diferentes grupos, existen estrategias específicas de forrajeo; una de ellas es la colecta en horarios diferentes.

Ventajas biológicas en las relaciones de tipo mutualista entre plantas y hormigas

Según Beattie (1985) y Giliomee (1986) existen múltiples razones que explican, desde el punto de vista de la planta, la coevolución entre éstas y hormigas recolectoras de semillas:

- 1- **Evitar la depredación:** las semillas transportadas hasta el nido escapan a la depredación mientras las hormigas consumen el elaiosoma. Al interior del nido las semillas permanecen protegidas contra el ataque de otros insectos, mamíferos y aves consumidoras de semillas.
- 2- **Evitar la competencia:** algunas especies de plantas logran crecer únicamente en inmediaciones de los hormigueros de una especie dada, debido al control que ejercen las hormigas sobre las plantas dominantes.
- 3- **Evitar el fuego:** estudios realizados en regiones semiáridas de Australia y de África, donde ocurren quemadas anuales de vegetación, mostraron un gran número de plantas involucradas en este tipo de relación: 1.300 especies de plantas en África del Sur y 1.500 en Australia. La mirmecocoria pasa a ser un mecanismo de regeneración de la vegetación después del fuego. Las semillas, depositadas de cuatro a siete centímetros bajo la superficie, eluden el fuego y así, logran condiciones apropiadas para su germinación. Otras plantas seleccionan la inducción de germinación de sus semillas debido al fuego; solamente germinan las

semillas abandonadas en las galerías superficiales de los hormigueros que sufren un calentamiento debido al fuego que se extiende por la superficie.

- 4- **Dispersión – Propagación:** las plantas se valen de la hormiga para el transporte de sus semillas para colonizar nuevas áreas y/o abandonar la planta madre, cuya sombra, en muchos casos, puede impedir su germinación o su normal desarrollo.
- 5- **Nutrición:** algunas plantas son seleccionadas en función de los nutrientes disponibles en el suelo, mientras que otras especies pueden crecer preferencialmente sobre el material orgánico o mineral abandonado por las hormigas en las proximidades del nido. Elementos indispensables para el crecimiento de las plantas como nitrógeno, potasio y fósforo pueden ser encontrados en mayor concentración en este sitio (Benzing 1991; Farji-Brenner 1997). En la entrada de los hormigueros de ciertas especies (por ejemplo, *Ectatomma tuberculatum* frecuente en los cacaotales de Bahía), es común observar que cavidades donde las hormigas acumulan la basura (restos de insectos y otras presas, heces, cadáveres, etc.) son colonizadas por numerosas raicillas de plantas que encuentran en estos espacios abono de buena calidad con todos los nutrientes ya referenciados. Ese fenómeno, bastante común en las plantas epífitas es conocido como *mirmecotrofia* (Benzing 1991).

Los jardines de hormigas

Los ejemplos conocidos de *mirmecocoria* existen solamente en las asociaciones entre plantas herbáceas y hormigas. Sin embargo, relaciones análogas existen entre hormigas arborícolas y epífitas, como por ejemplo *Crematogaster longispina* y *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) (Kleinfeldt 1978) y *Azteca paraensis* y *Codonanthe uleana* (Bondar 1939) en las regiones neotropicales. Este tipo de relación ha sido descrita en 11 familias de plantas superiores (Benzing 1991; Thompson 1994). Existe una fuerte atracción entre las hormigas y los frutos o semillas de las plantas epífitas con las cuales las hormigas mantienen relaciones mutualistas, que parecen ser, principalmente, de naturaleza química (Orivel *et al.* 1996). En algunas de estas relaciones, las hormigas buscan la semilla al interior del fruto (generalmente de color rojo), la introducen al hormiguero y consumen el *elaiosoma*. La semilla es entonces abandonada en la pared del nido junto con heces ricas en nitrógeno y otros detritos de origen orgánico. Las semillas germinan y dan origen a los **jardines de hormigas**, los cuales cubren totalmente el hormiguero. Las epífitas son capaces de sobrevivir en ausencia de las hormigas cuando el hormiguero muere. Sin embargo, las hormigas son normalmente el único vector de estas plantas. Las hormigas favorecen su nutrición y crecimiento ofreciendo sustancias nitrogenadas y retirando materia orgánica producida por la propia planta. *A. paraensis bondari* por ejemplo, común en el sudeste de Bahía, retira sustancias resinosas de los brotes de *C. Uleana*, y las incorpora a elementos del suelo para construir una superficie artificial donde las epífitas se desarrollan. Debido a los ataques que sufren los brotes de las plantas hospederas, en los cuales también se desarrollan “homopteros”, estos

terminan por secarse, favoreciendo el crecimiento de las epífitas al recibir una mayor cantidad de radiación solar. De otro lado, la planta contribuye a la asociación, asegurando la estructura del nido con el crecimiento de sus raíces (Delabie 1990).

Las plantas que conforman los **jardines de hormigas** pertenecen, según Bondar (1939), Jolivet (1986) y Orivel *et al.* (1996), a diversas familias como las Araceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Gesneriaceae, Moraceae, Piperaceae, Orchidaceae y Solanaceae, y los géneros de hormigas neotropicales que participan de estas asociaciones son *Anochetus*, *Azteca*, *Camponotus*, *Crematogaster*, *Dolichoderus*, *Monomorium*, *Odontomachus*, *Pachycondyla* y *Solenopsis*. Según Jolivet (1986), los **jardines de hormigas** serían para las plantas resultado de la selección natural por parte de éstas, en la búsqueda de algún mecanismo que les permitiera escapar a la fitofagia como la ejercida por hormigas cortadoras de hojas de los géneros *Atta* y *Acromyrmex*, pues, como se ha comprobado, normalmente las hormigas que habitan en estos los jardines son bastante agresivas. No obstante, este argumento pierde fuerza cuando se considera la existencia de auténticas **parabiosis** en **jardines de hormigas** estudiados en la Guyana Francesa, en los cuales es común encontrar dos o más especies de hormigas de los géneros *Camponotus*, *Crematogaster*, *Odontomachus* y *Pachycondyla*, conviviendo sin ningún tipo de agresión en el mismo grupo de plantas; allí, estas especies comparten las mismas pistas químicas, exploran las mismas fuentes alimenticias y realizan **trofalaxis** (intercambio de alimentos en forma líquida directamente por contactos bucales) interespecíficas (Orivel *et al.* 1996).

Nectarios extraflorales

Los **nectarios extra-florales**, o **pseudonectarios**, son glándulas productoras de exudados azucarados atrayentes para las hormigas; pueden encontrarse en varias partes de la planta como tallos, hojas y en las partes externas de las flores, exhibiendo un gran diversidad de formas. Los nectarios extraflorales se diferencian de los florales por su función y no por su forma o posición en la planta, y porque están exclusivamente dedicados a la función de polinización (Bentley 1977). La existencia de pseudonectarios es resultado de un proceso coevolutivo convergente entre diversas familias de plantas (en el Cerrado brasileño existen 44 especies de plantas superiores con pseudonectarios, distribuidas en 17 familias según Oliveira y Brandão 1991 y Oliveira y Pie 1998) y hormigas. A pesar de ser más conocidos en las Angiospermas, también están presentes en las pteridófitas y en algunas coníferas de la región Neotropical (Benson 1985).

Algunos autores atribuyen a los **nectarios extra-florales** la función de excreción o de reserva de azúcares de las plantas, permitiendo la concentración de otros nutrientes en diversos órganos y en la savia. Sin embargo, la explicación que prevalece es la de coevolución planta-insecto: las plantas alimentan a las hormigas y en compensación, las hormigas las protegen de los fitófagos (Rogers 1985; Heads 1986; Oliveira *et al.* 1987; Oliveira y Pie 1998). Esto parece confirmarse teniendo en cuenta diferentes estudios realizados recientemente en plantas cultivadas de las regiones tropicales, tales como el algodón, marañón, maracuyá y palma forrajera (Bentley 1977; Rogers 1985; Soares 1998; Rickson y Rickson 1998).

El néctar es rico en oligosacáridos como fructuosa, sacarosa y glucosa, pero además contiene proteínas, aminoácidos, ácidos orgánicos, lípidos, alcaloides, fenoles, vitaminas y

saponinas entre otros elementos (Bentley 1977). La concentración en azúcares es relativamente constante en una especie determinada de planta y la evaporación del agua puede provocar su cristalización. Hay evidencias de que ciertas especies de hormigas escogen su planta hospedera en función del contenido de aminoácidos. El número de obreras forrajeras es proporcional al número de glándulas productoras de néctar en actividad en *Epidendrum cinnabarinum* (Orchidiaceae), y por tanto es proporcional a la productividad de la planta (Delabie 1995), mientras que en *Tococa occidentalis* (Melastomataceae) no se han observado visitas de hormigas en la parte de la planta donde las glándulas más viejas han perdido la capacidad de producir néctar (Morawetz *et al.*, 1992). Algunas especies de hormigas construyen un abrigo durante la estación seca para evitar la desecación de los *pseudonectarios*.

En términos generales, después de la fecundación la producción de néctar por *pseudonectarios* cesa y todos los recursos energéticos de la planta son destinados a la fructificación. Sin embargo, en otras plantas la producción de néctar comienza después de la fecundación por abejas, para que las hormigas que visitan los *pseudonectarios* protejan la fructificación. Se ha observado en algunas plantas tropicales como el algodón y el maracuyá que especies de parasitoides se alimentan también en los pseudonectarios (Koptur 1991) antes de depositar su postura sobre los insectos fitófagos que atacan estos cultivos. La importancia de estas glándulas es considerable desde el punto de vista de control biológico y la selección de clones de algodón sin pseudonectarios para reducir los gastos ener-

géticos de la planta, no es lógica según Bentley (1977). Su existencia garantiza la presencia de hormigas y de parasitoides en la planta, que la protegen contra plagas (Rogers 1985).

Según Bentley (1977), las características de las hormigas que contribuyen al desarrollo de los *pseudonectarios* en una planta son las siguientes (cualidades similares a las aceptadas en las especies de hormigas, estudiadas para ser utilizadas en programas de control biológico):

- 1- Comportamiento agresivo o depredación de cualquier organismo extraño a la planta
- 2- Actividad ininterrumpida durante 24 horas
- 3- Nidificación en la propia planta. A veces, la agresividad de las hormigas aumenta por causa de su comportamiento territorial
- 4- Disponibilidad de grandes cantidades de individuos capaces de recorrer la planta simultáneamente en toda su extensión.

Las hormigas que visitan los *pseudonectarios* son especies arborícolas que buscan líquidos azucarados, siendo la mayoría también carnívoras oportunistas. Las más comunes en el Cerrado brasileño son las Formicinae y las Myrmicinae, pero estas glándulas son en realidad visitadas por varias decenas de especies que pertenecen a por lo menos 18 géneros en 5 subfamilias (Oliveira y Pie 1998).

Los domacios

El caso más clásico de *domacio primario* en la región Neotropical (Benson 1984) es el de los yarumos (*Cecropia* spp.) y su asociación mutualista con hormigas del género *Azteca* (Jolivet 1986; Harada y Benson 1988; Davidson y Fisher 1991). Las hormigas ocupan las cavidades naturales del tronco de los yarumos después de haber perforado los agujeros en las áreas más finas de las paredes internas del tronco de la planta. Existe un equivalente ecológico al yarumo en África: el *Macaranga* (Euphorbiaceae), al cual están asociadas las hormigas del género *Crematogaster* (Fiala *et al.*, 1991). En América Central, diversas especies de *Pseudomyrmex* construyen sus nidos en cavidades preexistentes en los espinos de varias especies de *Acacia* (Ward 1991, 1993). Existen otras plantas que ofrecen el mismo tipo de abrigo en los géneros *Bombax*, *Cladium*, *Ficus* y *Vitex*. Diferentes tipos de domacios primarios pueden existir en raíces, bulbos y tubérculos como en las peridófitas del género *Solenopteris*, o en los espinos como los de *Acacia* en América Central. En muchos casos, los domacios están cubiertos por numerosos pelos largos llamados *tricomios*, destinados según ciertas interpretaciones, a limitar el acce-

so a la cavidad de especies con determinado patrón de tamaño (Davidson y Mckey 1993a). La coevolución entre plantas y hormigas, traducida en la formación de domacios por las primeras, parece haber ocurrido en hormigas del género *Pseudomyrmex* por lo menos 12 veces de forma independiente (en plantas de los géneros *Acacia*, *Tachigali* y *Triplaris*), y por lo menos dos veces, del mismo modo, en hormigas del género *Azteca* (Longino 1991; Ward 1991; Davidson y Mckey 1993a; Thompson 1994). Este fenómeno es conocido como *coevolución difusa* (Ward 1991).

Un ejemplo típico de *domacios secundarios* (Benson 1984) es la formación de bolsas o pliegues laminares en la base de las hojas o al lado de las mismas, como en algunas Melastomatáceas.

En segundo plano, existen otras estructuras en las plantas que pueden ofrecer abrigo a las hormigas, como las vainas de algunas leguminosas o diferentes tipos de agallas, que no pueden ser consideradas como verdaderos domacios.

Corpúsculos nutritivos

Existen básicamente cuatro tipos descritos de corpúsculos nutritivos: *s de Belt*, *de Müller*, *de Beccari* y *en perla*. Los trabajos de Rickson, frecuentemente citados por Jolivet (1986, 1996), son los que más hacen referencia a estas estructuras.

Los *corpúsculos de Müller* son producidos por algunas especies de *Cecropia* para alimentar las hormigas *Azteca*. Se forman en una almohadilla o *trichilium* que se encuentra en la base del peciolo de las hojas. Como nutrientes, poseen glucógeno (Rickson 1971), lípidos y proteínas. Según Jolivet (1986) las hormigas cortadoras de hojas podrían ser el principal fitófago que estaría ejerciendo una presión de selección sobre la asociación entre *Azteca* y *Cecropia*. Las características mirmecófilas de *Cecropia peltata* desaparecen al norte de su área de expansión geográfica en el Caribe (Janzen 1973 1975; Rickson 1977), donde disminuye la cantidad de especies de hormigas cortadoras. Las *Azteca* contribuyen eficientemente a la protección de las plantas de *Cecropia* contra otros fitófagos como los Chrysomelidae y favorecen su desarrollo (Schupp 1986). Sólo una especie de *Cecropia* desarrolló una estrategia diferente contra las hormigas cortadoras de hojas; este yarumo posee un tronco liso cubierto de cera que impide el ascenso de los insectos, no forma corpúsculos para su alimentación y no ofrece abrigo a ninguna especie de hormiga (Jolivet 1986).

Los *corpúsculos de Belt* son ricos en proteínas y lípidos y se diferencian en las extremidades de folíolos en la base de las hojas de *Acacia*, donde son utilizados como fuente alimenticia por hormigas del género *Pseudomyrmex* (Rickson

1969). En un mismo tronco de *Acacia* pueden encontrarse simultáneamente espinos huecos donde las hormigas nidifican, pseudonectarios produciendo carbohidratos, y corpúsculos ricos en otros tipos de nutrientes, para la alimentación de las hormigas.

Los *corpúsculos de Beccari* se desarrollan en la base de las hojas de *Macaranga* (Euphorbiaceae), planta de África y del sudeste asiático. Los corpúsculos se presentan bajo la forma de gránulos blancos ricos en lípidos y almidón (Rickson 1980).

Los *corpúsculos en perlas* (“pearl-bodies”) son ricos en lípidos y proteínas y están presentes generalmente en plantas que poseen también pseudonectarios. Existen en diversas formas y se conocen al menos en 19 familias de plantas tropicales; por ejemplo, algunos yarumos (Cecropiaceae) fabrican perlas en la cara inferior de sus hojas. Numerosas especies de Melastomataceae, además de suministrar habitación (domacios) a las hormigas, secretan corpúsculos en perlas para alimentarlas (Clausing 1998). En *Piper cenocladum* (Piperaceae), en Costa Rica, estos corpúsculos se producen solamente si está presente la hormiga *Pheidole bicornis*. En este caso, tales estructuras representan un alimento muy completo para las hormigas, ya que están constituidos por proteínas (10%), carbohidratos (21%), y lípidos (22%). Además, este es el único caso conocido en el cual la secreción del corpúsculo es inducido por la hormiga (Risch y Rickson 1981).

Nutrición de las plantas por hormigas

La asociación entre plantas y hormigas permite que las plantas aprovechen materiales ricos en nitrógeno, residuos alimenticios, y residuos metabólicos de las hormigas. En los *jardines de hormigas*, las raíces de las epífitas asociadas crecen en un suelo artificial, edificado por las hormigas con pequeños trozos de tierra, deyecciones y otros materiales orgánicos. Algunas plantas mirmecófilas desarrollan raíces o estructuras especializadas para la absorción de nutrientes depositados en las cavidades donde habitan las hormigas, y se nutren de los residuos alimenticios y de las excreciones de estos insectos (Beattie 1989). Desde el punto de vista fisiológico, este tipo de relación es similar al de las plantas insectívoras. Otra característica común entre plantas mirmecófilas e insectívoras es que ambas se desarrollan en suelos extremadamente pobres, con poco nitrógeno disponible. El material nitrogenado puesto a disposición de la planta por las hormigas aumenta su fertilidad y productividad. El cacao, en el sudeste de Ba-

hía (Brasil), desarrolla una densa red de raíces en pequeñas cavidades de hormigueros de *Ectatomma tuberculatum*, a más de un metro de profundidad, en las cuales las hormigas abandonan la “basura”, que está constituida principalmente por exoesqueletos de insectos (Delabie, no publicado).

Existen evidencias de que en sistemas forestales, las hormigas son uno de los principales factores de reciclaje de los nutrientes en el suelo, por la incorporación de materia orgánica en descomposición (no hojarasca) con sustancias minerales provenientes de las excavaciones que son transportadas para la superficie. Por ejemplo, en el sur de Bahía, hormigas de la tribu Attini (Myrmicinae): *Sericomyrmex bondari* y *Mycocepurus smithi* son probablemente uno de los principales responsables de esa actividad mecánica en los horizontes superficiales del suelo de los cacaotales (Leite y Delabie, no publicado).

Sin embargo, esta interpretación aplicada al fenómeno conocido como “*islas verdes*” en un bosque templado de *Betula*, en Finlandia, fue bastante controvertida. Después de una infestación de larvas de Geometridae, donde todas las plantas fueron deshojadas, aparecieron “*islas verdes*” de vegetación intacta, con 15 a 20 metros de diámetro alrededor de hormigueros de *Formica aquilonia*. Este fenómeno fue sucesivamente interpretado como el resultado de la depredación de las larvas por las hormigas o

como producto de la concentración de nutrientes en el suelo por las hormigas. Finalmente, fue demostrada que la hipótesis de la nutrición de las plantas por las hormigas sólo es válida en las inmediaciones de los hormigueros y que las áreas verdes corresponden a las áreas de forrajeo de las hormigas (Niemela y Laine 1986), inclusive porque existe un gradiente en la depredación por parte de las hormigas de ese género que depende de la distancia al hormiguero (Whittaker 1991).

Polinización

En general, las hormigas no son buenas agentes polinizadoras. Carecen de pelos diferenciados para atender ésta función como las abejas. El par de glándulas metapleurales, característico de Formicidae, secretan antibióticos y ceras que tienen la propiedad de bloquear la germinación del polen. Además, las obreras no vuelan, razón por la cual sus posibilidades de participar en algún proceso de polinización cruzada, son remotas. Sin embargo, algunas plantas pueden ser polinizadas por hormigas, como el cacao, polinizado por *Wasmannia auropunctata* (Billes 1941). Muy raramente las hormigas llegan a ser polinizadoras específicas. No obstante, Peakall *et al.* (1991) citan 12 especies de plantas, la mayoría de la familia Orchidaceae, que son obligatoriamente polinizadas por hormigas.

Desde el punto de vista evolutivo, las hormigas habrían sido excluidas de los procesos de polinización de las flores debido a la mayor eficiencia de otros organismos más competitivos como dípteros y abejas (Schubart y Anderson 1978). En el transcurso de la evolución, las hormigas se adaptaron mejor a los mecanismos de defensa de las plantas, que se desarrollaron en otras estructuras. Algunas plantas desarrollaron sistemas de protección de sus flores contra las hormigas como nectarios florales repelentes, pelos que constituyen obstáculos para la penetración, superficies lisas, escu-

rridizas, adhesivas, etc. Según Buckley (1982) y Beattie (1985), varias razones explican la ineficiencia de las hormigas como polinizadores: 1) limitación de las distancias de cruzamiento entre plantas, debido a que las hormigas obreras son apteras. Esto privilegia otros agentes polinizadores más competitivos; 2) poca especificidad de las hormigas en la elección de las flores; 3) ausencia de pelos adaptados a la polinización como los que poseen las abejas; 4) inhibición de la germinación del polen por las secreciones de las glándulas metapleurales. Sin embargo, las observaciones sugieren que en algunos casos las hormigas se han tenido que adaptar a la polinización; por ejemplo, los machos de *Myrmecia urens* fecundan una orquídea del género *Leporella* en Australia por pseudocopulación. Un factor evolutivo, que, tal vez, resultó determinante para que surgiera esta relación, es que los machos de *M. urens* no poseen glándulas metapleurales (Peakall *et al.* 1987). En otros casos de plantas que son polinizadas por hormigas citados por Thompson (1994), la frecuencia elevada de visitas de hormigas compensa la pérdida de la actividad de los granos de polen por las secreciones de su glándula metapleural; así, de un gran número de granos de polen que entran en contacto con las partes femeninas de las flores, al menos uno llega con todo su potencial para la fecundación.

Las hormigas cortadoras

Las hormigas cortadoras de hojas (Myrmicinae, Attini) son exclusivamente neotropicales y se encuentran distribuidas desde Texas hasta el norte de Argentina. Estas hormigas poseen dos características que las hacen relevantes en este contexto. Son los principales fitófagos en las regiones neotropicales, ya que las especies de los dos géneros más evolucionados, *Acromyrmex* y *Atta*, defoliar grandes cantidades de plantas de un sinnúmero de especies. De otro lado, los fragmentos vegetales que cortan las obreras, son utilizados para el cultivo de un hongo simbiótico, *Rozites (Leucocoprinus) gongylophora*, asociado con estos dos géneros, y que sirve, en parte, como alimento para la hormiga y su cría. Géneros menos evolucionados de Attini colec-

tan heces, caparazones de insectos y detritos vegetales que son utilizados también para el cultivo de hongos (Weber 1972). Un caso aislado de hormigas cultivadoras de hongos se registra en las zonas templadas: *Lasius fuliginosus* (Formicinae) cultiva en las paredes de sus nidos construidos al interior de troncos en descomposición, el hongo *Cladotrichum microsporum*, cuyo papel en su alimentación no está claramente definido (Amouriq 1973).

En los géneros *Atta* y *Acromyrmex*, se observan grandes variaciones en tamaño y en las funciones que desempeñan las obreras. Estos fenómenos, denominados respectivamente **polimorfismo** y **polietismo**, permiten una mejor división del

trabajo en las colonias. Simplificando, a grosso modo, las obreras *mayores* ejecutan trabajos afuera del nido, como el corte y transporte de las hojas, mientras que las obreras *menores* realizan sus actividades al interior del hormiguero, ocupándose del cuidado del cultivo del hongo y de la cría.

Aunque las hormigas cortadoras de hojas pueden utilizar una amplia variedad de plantas, sus preferencias de corte dependen de diversos criterios, como la calidad de los nutrientes presentes en la hoja, su edad, su grosor, la estación, etc. La savia absorbida por las hormigas en el momento del corte representa el 95% de las necesidades nutricionales de las obreras, mientras que el 5% restante es proporcionado por el hongo simbiótico (Quinlan y Cherrett 1979). La mayor parte del hongo está destinado a la alimentación de las larvas. Los fragmentos cortados se someten a un verdadero proceso de industrialización antes de ser incorporados al hongo: se limpian de manera sucesiva, se cortan en pequeños trozos, y finalmente pasan a las obreras de menor tamaño. Este procedimiento está destinado a minimizar la entrada de gérmenes contaminantes o de sustancias antifúngicas al cultivo.

La calidad del material vegetal colectado puede influir en el crecimiento del hongo, ya sea por los nutrientes disponibles o por la presencia de hormonas vegetales que puedan alterar su desarrollo. El hongo cultivado por las hormigas no existe en la naturaleza sin la presencia de estos insectos. Así mismo, existe solamente en su forma vegetativa el micelio, en el cual se diferencian estructuras características: las *gongylidia* (tipo de col) se agrupan en paquetes denominados *staphylae*. Estas estructuras son utilizadas como alimento por las hor-

migas y su cría. Desde el punto de vista nutricional, el hongo contiene 27% de carbohidratos, 5% de aminoácidos, 13% de proteínas y 0,2% de lípidos. El mutualismo entre Attini y el hongo está tan bien establecido que durante el vuelo nupcial, las hembras transportan fragmentos del micelio en su cavidad infrabucal, que utilizan posteriormente como elemento inicial del cultivo del futuro hormiguero (Weber 1972). Para algunos autores, la asociación entre hormigas cortadoras de hojas y hongo aumenta la polifagia de las hormigas, transformando muchas especies vegetales para el consumo. En este contexto, el hongo puede ser considerado como un agente que elimina o reduce la toxicidad del material vegetal. Powell y Stradling (1991) afirman que el hongo disuelve los componentes fenólicos de las plantas. Otros autores sostienen que las hormigas cortadoras de hojas practican la conservación de los recursos alrededor del nido. Según Cherrett (1983), en los bosques tropicales, gracias a las estrategias de búsqueda de nuevas plantas para el consumo, se presentan variaciones de preferencia alimenticia de acuerdo con la estacionalidad; así, la probabilidad de acabar con los árboles que se encuentran cerca del nido por sucesivas defoliaciones es muy reducida. Para Fowler y Stiles (1980) las estrategias de forrajeo dependen del tipo de vegetación disponible. Los territorios de forrajeo son establecidos por las hormigas para explorar mejor los recursos próximos al nido, mientras que los caminos se destinan a la búsqueda directa de vegetación. Para estos últimos autores “No existe granjero o campesino latinoamericano que acepte la idea de que los defoliadores hacen un manejo conservacionista de los recursos de la vegetación, ya que en los medios agrícolas es evidente que no lo realizan”.

Defensa de las plantas contra las hormigas

Las plantas poseen diversos mecanismos de defensa, generalmente poco estudiados, para defenderse del ataque de una amplia variedad de fitófagos. Algunas poseen flores con mecanismos como los ya mencionados, para protegerse de hormigas que son pésimos agentes polinizadores y temidas ladronas de néctar. Otras, secretan sustancias viscosas destinadas a impedir su consumo, como el látex de las moraceas, apocynaceas o euphorbiaceas (Howard 1980; Jolivet 1986), o las resinas de otros grupos vegetales (Powell y Stradling 1991). Una introducción general a las defensas químicas (compuestos secundarios) de las plantas contra los herbívoros es presentada por Janzen (1975). Powell y Stradling (1991) afirman que en 250.000 especies de Angiospermas, existen cerca de 30.000 compuestos secundarios tóxicos para los insectos fitófagos y que la mayoría de las plantas poseen por lo menos una de estas sustancias. La estrategia más

común entre estas plantas es la producción de hojas jóvenes con altos niveles de estos compuestos con el fin de protegerse de insectos fitófagos y de otros herbívoros.

Algunas plantas superiores de la región Neotropical desarrollaron sustancias aleloquímicas para defenderse específicamente de las hormigas cortadoras de hojas. Estas sustancias son compuestos secundarios fabricados por las plantas, como alcaloides, taninos, lípidos repelentes, fenoles o terpenos y derivados. Generalmente funcionan como repelentes, agentes tóxicos, fungistáticos o fungicidas (Powell y Stradling 1991). Según Howard (1987, 1988), los compuestos secundarios pueden variar en función de la edad de la hoja o de la estación. Esta característica puede explicar los cambios estacionales observados en las estrategias de cosecha de material vegetal por las hormigas (Bristow 1988).

Las hormigas tejedoras

Las *hormigas tejedoras* del género *Oecophylla* (Formicinae), se encuentran en África, Asia y en las islas del Pacífico, así como al norte de Australia. Son especies arborícolas que poseen una estrategia de nidificación bien particular. Se conocen fósiles de hormigas de este género del Mioceno Inferior (hace 30 millones de años) en Kenia, con una estructura similar a la actual. Son extremadamente agresivas y con excelente potencial en control biológico. Se sabe que los chinos, desde hace 3.000 años, las utilizaban en sus plantaciones para el control de plagas.

Estas hormigas tienen una técnica bien particular para la construcción de sus hojas vivas. Los márgenes de dos hojas son empujadas hasta por una docena de obreras *mayores*, mientras un pequeño número de obreras *menores* manipula

las larvas. Estas larvas, aseguradas en las mandíbulas de las obreras adultas y sujetadas como si fuesen tubos de pasta de dientes, secretan una seda en las glándulas seríceas situadas en la región bucal que actúa como adhesivo. Las obreras presionan alternadamente las larvas de una hoja a otra, cociéndolas entre sí. Cuando la seda se seca, las obreras *mayores* liberan las hojas unidas y repiten el proceso con las otras. El nido puede contar con hasta 500.000 individuos, aunque la población se encuentra siempre subdividida en varios nidos secundarios (*nido polidómico*) (Sudd y Franks 1987).

Existen otros géneros de hormigas donde existen especies tejedoras, como *Camponotus* (incluyendo *Dendromyrmex*), *Dolichoderus* y *Polyrhachis* (Dolichoderinae y Formicinae).

Relaciones hormigas - “homópteros” - plantas

Muchas especies de hormigas crían “homópteros” succionadores de la savia de las plantas como pulgones, cochinillas, membrácidos, y psílidos, para alimentarse de sus excreciones azucaradas (Nixon 1951; Cushman y Addicott 1991) (un fenómeno similar se presenta con larvas de lepidópteros de las familias Lycaenidae y Riodinidae (Devries 1991; Pierce *et al.* 1991)). Ese tipo de relación se conoce desde el Terciario gracias al registro fósil de la asociación entre una hormiga del género *Iridomyrmex* y un pulgón, encontrados en el mar Báltico y conservados en ámbar. Debido a su comportamiento peculiar, los “homópteros” pueden transmitir enfermedades virales a las plantas cuando perforan los tejidos de hojas y tallos con el fin de alcanzar los vasos conductores de savia (Nixon 1951; Mckey y Meunier 1996).

Se ha estimado la producción de sustancia azucarada de un pulgón en 1,4 mg por día, aproximadamente. La oferta de sustancia azucarada obedece a la necesidad fisiológica del donador. El volumen de líquido que atraviesa el cuerpo del pulgón es muy importante y el insecto precisa excretar grandes cantidades de éste para poder concentrar los nutrientes indispensables para su supervivencia. Se calcula que los “homópteros” ingieren una cantidad de nutrientes diez veces mayor a la que son capaces de asimilar, y rechazan el exceso en forma de un líquido azucarado parcialmente degradado, rico en glucosa, sacarosa, fructuosa y melizetosa. Con el fin de satisfacer sus necesidades, los pulgones han desarrollado algunas adaptaciones como la diferenciación de un largo tubo que permite la expulsión de las deyecciones lejos del cuerpo. Algunos “homópteros” secretan hilos de cera que envuelven los productos excretados.

En términos evolutivos, la adaptación de las hormigas se manifiesta por estos mecanismos, en su contribución a la liberación de los “homópteros” de sus excrementos. Las señales usadas por los pulgones para ofrecer sus excreciones a las hormigas son, según algunos autores, comparables a las usadas en la *trofalaxis* (Fowler *et al.* 1991).

En términos generales, las hormigas protegen a los “homópteros” de ataques de parásitoides y depredadores, y eligen el lugar más adecuado para que los “homópteros” extraigan la savia (Delabie *et al.* 1994). Gracias al cuidado, los “homópteros” logran una mayor tasa de supervivencia. La manutención de al menos una colonia de “homópteros” garantiza a las hormigas el acceso a la sustancia azucarada, sin depender de la fluctuación estacional de la producción de otros nutrientes por la planta (Mckey y Meunier 1996). En algunos casos, los “homópteros” hacen parte de la dieta de las hormigas que los crían (Nixon 1951; Rosengren y Sundström 1991; Mckey y Meunier 1996). Existen evidencias de que diversas especies de “homópteros” compiten por la atención de las hormigas (Addicott 1978). Para muchos autores, los “homópteros” sustituyen los pseudonectarios, e indirectamente, su presencia, con la de las hormigas que los cuidan, constituye un medio de defensa para la planta. Cuando son equilibrados los beneficios de la asociación “homópteros”, hormigas y plantas, muchos autores consideran que la planta se perjudica; principalmente, en situaciones de monocultivos. No obstante, en términos generales, las tres partes obtienen beneficios: las hormigas porque reciben la sustancia azucarada y ganan tiempo en la exploración de los recursos, ya que los “homópteros” se mantienen en puntos fijos controlados por la colonia de

hormigas (Rosengren y Sundström 1991); los „homópteros“ por ser liberados de sus deyecciones, por recibir protección y transporte hasta los sitios adecuados para la alimentación y por incrementar su esperanza de vida; y las plantas, a

pesar del gasto energético evidente con la presencia de los insectos, reciben en compensación la protección de las hormigas contra fitófagos que podrían causar daños mayores (Cusman y Addicott 1991; Delabie *et al.* 1994).

Los mosaicos de hormigas dominantes

La estructura organizacional de las hormigas arborícolas es objeto de estudio desde hace más de 25 años. Algunas especies arborícolas dominan su medio, interactuando de forma competitiva entre sí, y tolerando un pequeño número de otras especies; esto conlleva a la constitución de un verdadero mosaico formado por la yuxtaposición de sus territorios. Este fenómeno fue inicialmente estudiado en Gana y en Papua Nueva Guinea (Room 1971; Majer 1972; Taylor 1977), y más recientemente, en la región Neotropical (todos realizados en áreas experimentales del centro de Pesquisa do Cacau en Ilhéus: Leston 1978; Winder 1978; Majer *et al.* 1994). Los mecanismos de convivencia y de manutención de dichos territorios son particularmente complejos. Cada especie posee un mecanismo propio para mantener su lugar en el mosaico. *Wasmannia auropunctata*, por ejemplo, se establece en extensas áreas de plantaciones, ocupando de forma continua la hojarasca (su hábitat natural), y secundariamente la copa de los árboles, adquiriendo características de especie arborícola dominante (Delabie 1988; Majer y Delabie 1993; Majer *et al.* 1994). Sus características ecológicas y

reproductivas hacen que de todas las especies que están presentes naturalmente en los cacaotales, sea la más competitiva, apta y veloz para ocupar un nicho vacío dentro del agroecosistema. Otro caso analizado es el de *Azteca chartifex spiriti*, que es extremadamente territorial, originando comportamientos de defensa particulares: estas hormigas impiden la instalación de otras especies dominantes en los árboles que ellas ocupan por medio de alomonas (Medeiros y Delabie 1991). Las mismas hipótesis de organización territorial a través de la competencia de las especies dominantes, sirvieron de base para otros análisis sobre la organización de las hormigas que viven en las cavidades internas; principalmente especies exóticas (Delabie *et al.* 1995) que viven en los troncos en reservas de la Mata Atlántica (Delabie *et al.* 1997), y en el suelo, a nivel de la hojarasca (Delabie *et al.* en preparación). En los arrecifes del litoral de Bahía, donde la comunidad de hormigas es menos compleja de lo que es en otros ambientes regionales, existen formas simplificadas de organización de las especies dominantes en mosaico (Delabie 1995).

Control biológico con hormigas

El uso de hormigas en control biológico es una antigua tradición en la China y en Vietnam, donde desde hace aproximadamente 3.000 años, poblaciones de la hormiga tejedora *Oecophylla smaragdina* son manipuladas en la lucha contra defoliadores, llegando incluso a ser comercializadas en las ferias populares. En Italia y en otros países de Europa, las hormigas de los grupos de *Formica rufa* y *Formica lugubris* han sido ampliamente estudiadas, debido a su eficacia en el control biológico de plagas en sistemas forestales (OILB 1979; Pavan y Ronchetti 1965). Por esta razón, hormigueros de los dos grupos se han transplantado a nuevas áreas forestales; incluso, nidos de *F. lugubris* provenientes de Italia se han introducido en Canadá.

En cacaotales ya existen algunas experiencias en la utilización de hormigas para el control biológico de las plagas del cultivo. Por ejemplo, hormigueros de *Dolichoderus bituberculatus* son transplantados para control de miridos del género *Helopeltis* en Malasia e Indonesia (Giesberger 1983; Way y Khoo 1992). En la República de Camerún, el control de Miridae, una de las plagas más serias en los cacaoteros de África, se está llevando a cabo mediante el transplante de nidos de

Wasmannia auropunctata (Bruneau De Miré 1969), hormiga considerada como plaga del cultivo en el Brasil (Delabie 1988).

Existen otros ejemplos de control biológico de chinches plaga con uso de hormigas; *Oecophylla longinoda* se ha usado en el control de Coreidae del género *Therapus*, plaga del coco de Tanzania; otra especie del mismo género está siendo utilizada en el control de *Amblypelta coccophaga* (Coreidae), plaga de cocos (cocoteros) y eucaliptos en las islas Salomón.

En Pará, los indios Kayapós utilizan una hormiga del género *Azteca*, a través de injertos de pedazos de nidos para reducir los daños provocados por las hormigas cortadoras de hojas en sus plantaciones (Overal y Posey 1984). Un control similar se práctica en la región cacaotera de Bahía, donde los productores utilizan tradicionalmente la hormiga *Azteca chartifex spiriti* para el control del trips *Selenothrips rubrocinctus* y de los chinches *Monalonion* spp. (Miridae) en los cacaoteros (Delabie 1989). El potencial de otras especies de hormigas del sudeste de Bahía ya fue estudiado para fines de control biológico en los cacaoteros (Majer y Delabie 1993).

En algunos casos las hormigas controlan también las plantas invasoras de la planta hospedera, como trepadoras y enredaderas. Por ejemplo, las *Azteca*, huéspedes de las yarumos, recortan los brotes de las plantas trepadoras que invaden la copa del árbol (Janzen 1967). *Myrmelachista* sp., huésped de *Tococa occidentalis* (Melastomataceae), ataca mediante una sustancia herbicida los tejidos meristemáticos y consume la nerviación foliar de las plantas de otras especies en un radio de 10 metros de distancia a la planta hospedera, provocando la muerte de las plantas indeseadas y pro-

moviendo la formación de manchas de „monocultivo“ de *Tococa* de hasta 30 metros de diámetro (Morawetz *et al.* 1992). En general, existe poca información acerca de este fenómeno en el marco del control biológico de plagas. El control biológico de plantas trepadoras por hormigas arborícolas también puede interpretarse como una meta para impedir el acceso al territorio por otras hormigas dominantes instaladas en plantas vecinas. Una extensiva revisión sobre el uso de hormigas para control biológico se encuentra en Way y Khoo (1992).

Literatura citada

- Addicott, J.T. 1978. Competition for mutualists: aphids and ants. *Canadian Journal of Zoology* 56:2093-2096.
- Agosti, D., D. Grimaldi y J. M. Carpenter. 1997. Oldest known ant fossils discovered. *Nature* 391:447.
- Amouriq, L. 1973. *Rapports entomologo-cryptogamiques, éléments sur les relations entre insectes et champignons*. Hermann, Paris, 230pp.
- Andersen, A. 1991. Seed harvesting by ants in Australia, pp. 493-503 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Bach, C.E. 1991. Direct and indirect interactions between ants (*Pheidole megacephala*), scales (*Coccus viridis*) and plants (*Pluchea indica*). *Oecologia* 87:233-239.
- Baroni Urbani, C. y M. L. de Andrade. 1997. Pollen eating, storing and spitting by ants. *Naturwissenschaften* 84:256-258.
- Beattie, A.J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge, University Press, 182pp.
- Beattie, A.J. 1989. Myrmecotrophy: plants fed by ants. *Trends in Ecology and Evolution* 4(6):172-176.
- Benson, W. W. 1984. Amazon ant-plants, pp. 239-266 en G. T. Prance y T. E. Lovejoy, eds., *Amazonia* Pergamon Press.
- Bentley, B.L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:407-427.
- Benzing, D.H. 1991. Myrmecotrophy: origins, operation, and importance, pp. 353-373 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions* Oxford University Press, Oxford.
- Billes, D. J. 1941. Pollination of *Theobroma cacao* L. in Trinidad BWI. *Tropical Agriculture* 18:151-156.
- Bondar, G. 1939. *Insectos daninhos y parasitas do cacau na Bahia, Salvador-Bahia*, ICB, Boletim Técnico N° 5, 112pp.
- Bristow, C. M. 1988. Is diet choice a picnic for leaf-cutter ants? *Trends in Ecology and Evolution* 3(7):153-154.
- Brown, W. L. Jr. 1973. A comparison of the Hylean and Congo - West African rain forest ant faunas, pp. 161-185 en B. J. Meggers, E. S. Ayenson y W. D. Duckworth, eds., *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A comparative review*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Bruneau De Miré. 1969. Une fourmi utilisée au Cameroun dans la lutte contre les mirides du cacaoyer. *Wasmannia auropunctata Roger Café Cacao Thé* 13(3): 209-212.
- Buckley, R. C. ed. 1982. *Ant-plant interactions in Australia*. The Hague, Junk, 162pp.
- Buckley, R. C. 1987. Interactions involving plants, homoptera, and ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:111-135.
- Cammel, M. E., M. J. Way y M. R. Paiva. 1996. Diversity and structure of ant communities associated with oak, pine, eucalyptus and arable habitat in Portugal. *Insectes Sociaux* 43:37-46.
- Chapela, I. H., S. A. Rehner, T. R. Schultz y U. G. Mueller. 1994. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. *Science* 266:1691-1694.
- Cherrett, J. M. 1983. Resource conservation by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical rain forest, pp. 253-263 en S. L. Sutton, T. C. Whitmore y A. C. Chadwich, eds., *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Clausing, G. 1998. Observations on ant-plant interactions in *Pachycentria* and other genera of the Dissochaeteae (Melastomataceae) in Sabah and Sarawak. *Flora* 193:361-368.
- Cushman, J. H. 1991. Host-plant mediation of insect mutualisms: variable outcomes in herbivore-ant interactions. *Oikos* 61(1):138-144.
- Cushman, J. H. y J.F. Addicott. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms, pp. 92-103 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Davidson, D. W. y B. Fisher. 1991. Symbiosis of ants with *Cecropia* as a function of light regime, pp.289-309 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Davidson, D. W. y D. Mckey. 1993a. Ant-plant symbioses: stalking the Chuyachaqui. *Trends in Ecology and Evolution* 8(9):326-332.
- Davidson, D. W. y D. Mckey. 1993b. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research* 2(1):13-83.

- Delabie, J. H. C. 1988. Ocorrência de *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) em cacauais na Bahia. *Revista Theobroma* 18(1):29-37.
- Delabie, J. H. C. 1989. The ant problem of cocoa farms in Brasil, pp. 555-569 en R. K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology. A World Perspective*. Westview Press, Boulder Colorado.
- Delabie, J. H. C. 1995. Hormigas asociadas aos nectarios extraflorales de *Epidendrum cinnabarinum* Salzm. (Orchidaceae) nuna área de restinga na Bahia. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 24(3):479-487.
- Delabie, J. H. C., A. M. da Encarnação y C. I. Maurício. 1994. Relations between the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, and its associated mealybug, *Planococcus citri*, in Brazilian cocoa farms, pp. 91-103 en D. F. Williams, ed., *Exotic ants: biology, impact and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, Colorado, U.S.A.
- Delabie, J. H. C., S. Lacau, I. C. do Nascimento, A. B. Casimiro y I. M. Cazorla. 1997. Communauté des fourmis des souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt Atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae). *Ecologia Austral* 7:95-103.
- Delabie, J. H. C., I. C. do Nascimento, E. C. da Fonseca, R. B. Sgrillo, P. A. O. Soares, A. B. Casimiro y M. Furst. 1997. Biogeografía das hormigas cortadoras de hojas (Hymenoptera; Formicidae; Myrmicinae; Attini) de importancia econômica no leste da Bahia y en las regiones periféricas de los estados vizinhos. *Agrotropica* 9(2):49-58.
- Delabie, J. H. C., I. C. do Nascimento, P. Pacheco y A. B. Casimiro. 1995. Community structure of house-infesting ants in southern Bahia, Brazil (Hymenoptera; Formicidae). *The Florida Entomologist* 78(2):264-270.
- Devries, P. J. 1991. Evolutionary and ecological patterns in myrmecophilous riodinid butterflies, pp. 143-156 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Fiala, B., U. Maschwitz y T. Y. Pong. 1991. The association between Macaranga trees and ants in South-east Asia, pp. 263-270 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Fiala, B. y K. E. Linsenmair. 1995. Distribution and abundance of plants with extrafloral nectaries in the woody flora of a lowland primary forest in Malaysia. *Biodiversity and Conservation* 4:165-182.
- Fowler, H. G. 1993. Herbivory and assemblage structure of myrmecophytous understory plants and their associated ants in the central Amazon. *Insectes Sociaux* 40:137-145.
- Fowler, H. G. y E. W. Stiles. 1980. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness. *Sociobiology* 5(1):25-41.
- Giesberger, G. 1983. Biological control of the *Helopeltis* pest of cocoa in Java, pp. 90-180 en H. Taxoepus y P. C. Wessel, eds., *Archives of Cocoa Research 2, Cocoa Research in Indonesia 1900-1950*, American Cocoa Research Institute, International Office of Cocoa and Chocolate, Wageningen, The Netherlands.
- Giliomee, J. H. 1986. Seed dispersal by ants in the cape flora threatened by *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis* 11(3/4):217-219.
- Gomes, C. y X. Espadaler. 1994. Curva de dispersión de semillas por hormigas en *Euphorbia characias* L. y *Euphorbia nicaeensis* All. (Euphorbiaceae). *Ecologia Mediterranea* 20(3/4):51-59.
- Grimaldi, D. y D. Agosti. 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97(25):13678-13683.
- Grimaldi, D., D. Agosti y J. M. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3208:1-43.
- Handel, S. y A. Beattie. 1990. La dispersion des graines par les fourmis. *Pour la Science* 156:54-61
- Harada, A. Y. y W. W. Benson. 1988. Especies de *Azteca* (Hymenoptera, Formicidae) especializadas em *Cecropia* spp (Moraceae): distribución geográfica y consideraciones ecológicas. *Revista Brasileira de Entomologia* 32(3/4):423-435.
- Heads, P. A. 1986. Bracken, ants and extrafloral nectareies. IV. Do wood ants (*Formica lugubris*) protect the plant against insect herbivores? *Journal of Animal Ecology* 55:795-809.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. The Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 732pp.
- Howard, J. J. 1987. Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, walter, and secondary chemistry. *Ecology* 68(3):503-515.
- Howard, J. J. 1988. Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology* 69(1):250-260.
- Huxley, C. R. y D. F. Cutler, eds. 1991. *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, 601pp.
- Janzen, D. H. 1967. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50(1):147-153.
- Janzen, D. H. 1973. Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its *Azteca* ants. *Biotropica* 5(1):15-28.
- Janzen, D. H. 1975. *Ecology of plants in the tropics*. Edward Arnold Ltd.
- Jolivet, P. 1986. *Les fourmis et les plantes, um exemple de coévolution*. Boubée, Paris, 249pp.
- Jolivet, P. 1987. Nouvelles observations sur les plantes à fourmis, Réflexions sur la myrmécophilie. *L'Entomologiste* 43(1):39-52.

- Jolivet, P. 1996. *Ants and plants, an example of coevolution* (enlarged edition). Backhuys Publishers, Leiden, 303pp.
- Kaufmann, S., D. B. Mckey, M. Hossaert-Mckey y C. C. Horvitz. 1991. Adaptations for a two-phases seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa*: Moraceae). *American Journal of Botany* 78(7):971-977.
- Kleinfeldt, S. E. 1978. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology* 59(3):449-456.
- Koptur, S. 1991. Extrafloral nectaries of herbs and trees: modelling the interaction with ants and parasitoids, pp. 213-230 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions* Oxford University Press, Oxford.
- Longino, J. 1991. Azteca ants in Cecropia trees: taxonomy, colony structure, and behaviour, pp. 271-288 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Majer, J. D. y J. H. C. Delabie. 1993. An evaluation of Brazilian cocoa farm ants as potential biological control agents. *Journal of Plant Protection in the Tropics* 10(1):43-49.
- Majer, J. D., J. H. C. Delabie y M. R. B. Smith. 1994. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica* 26(1):73-83.
- Mckey, D. 1989. Interactions between ants and leguminous plants, pp. 673-718 en C. H. Stirton y J. L. Zarucchi, eds., *Advances in legume biology*. Monographs of Systematics Botany of the Missouri Botanical Garden No.29.
- Mckey, D. y D. W. Davidson. 1993. Ant-plant symbioses in Africa and the Neotropics: history, biogeography and diversity, pp. 568-606 en P. Goldblatt, ed., *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven, CT.
- Mckey, D. y L. Meunier. 1996. Évolution des mutualismes plantes-fourmis – quelques éléments de réflexion. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 10:1-9.
- Medeiros, M. A. De y J. H. C. Delabie. 1991. O mosaico de hormigas arborícolas na Região cacauera da Bahia : estudo por olfatométrica das relaciones entre especies, pp. 201 en Resumos do XIII Congresso Brasileiro de Entomologia, Vol. I, Sociedade de Entomologia do Brasil, Recife –PE.
- Morawetz, W., M. Henzl y B. Wallnöfer. 1992. Tree killing by herbicide producing ants for the establishment of pure *Tococa occidentalis* populations in the Peruvian amazon. *Biodiversity and Conservation* 1:19-33.
- Niemela, P. y K. J. Laine. 1986. Green islands - predation not nutrition. *Oecologia* 68:476-478.
- Nixon, G. J. 1951. *The association of ants with aphids and coccids*. Commonwealth Institute of Entomology, London, 36pp.
- O.I.L.B. 1979. C.R. Réunion des groupes de travail «*Formica rufa*» et Vertébrés prédateurs des insectes» *Bulletin de l'O.I.L.B.* SROP II-3, 514pp.
- Oliveira, P. S. y C. R. F. Brandão. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados, pp. 198-212 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Oliveira, P. S. y M. R. Pie. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 27(2):161-176.
- Oliveira, P. S., A. F. da Silva y A. B. Martins. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia* 74:228-230.
- Orivel, J., C. Errard y A. Dejean. 1996. La parabiose dans les jardins de fourmis. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 10:11-20.
- Overall, W. L. y P. A. Posey. 1984. Uso de hormigas do género *Azteca* para control de hormigas del Brasil entre os índios Kaidespués do Brasil. *Attini* 16:2.
- Pavan, M. y G. Ronchetti. eds. 1965. Studi ed esperienze pratiche diprotezione biologica delle forest. *Collana Verde* No.16, 414pp.
- Peakall, R., A. J. Beattie y S. H. James. 1987. Pseudocopulation of an orchid by male ants: a test of two hypotheses accounting for the rarity of ant pollination *Oecologia*. 73:522-524.
- Peakall R., S. N. Handel y A. J. Beattie. 1991. The importance for, and importance of, ant pollination, pp. 421-429 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Powell, R. J. y D. J. Stradling. 1991. The selection and detoxification of plant material by fungus-growing ants, pp. 19-41 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Quinlan, R. J. y J. N. Cherrett. 1979. The role fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). *Ecological Entomology* 4:151-160.
- Rickson, F. R. 1969. Developmental aspects of the shoot apex, leaf, and Beltian bodies of *Acácia cornigera*. *American Journal of Botany* 56(2):195-200.
- Rickson, F. R. 1971. Glycogen plastids in Mullerian body cells of *Cecropia peltata* - a higher green plant. *Science* 173:344-347.
- Rickson, F. R. 1977. Progressive loss of ant-related traits of *Cecropia peltata* on selected Caribbean islands. *American Journal of Botany* 64(5):585-592.
- Rickson, F. R. 1980. Developmental anatomy and ultrastructure of the ant-food bodies (Beccarian bodies) of *Macaranga triloba* and *M. hypoleuca* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 67(3):285-292.
- Rickson, F. R. y M. M. Rickson. 1998. The cashew nut, *Anacardium occidentale* (Anacardiaceae), and its perennial association with ants: extrafloral nectary location and the potential for ant defense. *American Journal of Botany* 85(6):835-849.

- Risch J. y F. R. Rickson. 1981. Mutualism in which ants must be present before plants produce food bodies. *Nature* 291(5811):149-150.
- Rogers, C. E. 1985. Extrafloral nectar: Entomological implications. *Bulletin of the Entomological Society of America* 31(3):15-20.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: The state of the art. *Zoologica Scripta* 28(1-2):3-11.
- Rosengren, R. y L. Sundström. 1991. The interaction between red wood ants, Cinra aphids, and pines. A ghost of mutualism past? pp. 80-91 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Schubart, H. O. R. y A. B. Anderson. 1978. Why don't ants visit flowers? A reply to D.H. Janzen. *Biotropica* 10(4):310-311.
- Schupp, E. W. 1986. *Azteca* protection of Cecropia: ant occupation benefits juvenile trees. *Oecologia* 70:379-385.
- Schupp, E. W. y D. H. Feener Jr. 1991. Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest, pp. 175 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Sudd, J. H. 1987. Ant aphid mutualism, pp. 355-365 en Av. Minks y P. Harrewijn, eds., *Aphids, their biology, natural enemies, and control*. Vol. 2A, World Crop Pests, W. Helle, Elsevier, Amsterdam.
- Sudd, J. H. y N. R. Franks. 1987. *The behavioural ecology of ants*. Blackie, Glasgow, 206pp.
- Thompson, J. N. 1994. *The coevolutionary process*. The University of Chicago Press, Chicago, 376pp.
- Vasconcelos, H. L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivore. *Oecologia* 87:295-298.
- Ward, P. S. 1991. Phylogenetic analysis of pseudomyrmecine ants associated with domatia-bearing plants, pp. 335-352 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Way, M. J., M. E. Cammel y M. R. Paiva. 1992. Studies on egg predation by ants (Hymenoptera: Formicidae) especially on the eucalyptus borer *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae) in Portugal. *Bulletin of Entomological Research* 82:425-432.
- Way, M. J. y K. C. Khoo. 1992. Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology* 37:479-503.
- Weber, N. A. 1972. *Gardening ants, the Attines*. The American Philosophical Society, Philadelphia, 146pp.
- Westoby, M., K. French, L. Hughes, B. Rice y L. Rodgerson. 1991. Why do more plant species use ants for dispersal on infertile compared with fertile soils? *Australian Journal of Ecology* 16:445-455.
- Wilson, E. O. 1987. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. *Biotropica* 19(3):245-251.
- Whittaker, J. B. 1991. Effects of ants on temperate woodland trees, pp. 67-79 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.

Capítulo 11

Relaciones entre hormigas y «Homópteros» (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha)

J.H.C. Delabie y F. Fernández

Se conoce por trofobiosis a las relaciones mutualistas y convergentes entre hormigas y algunos grupos de Hemiptera (Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha), conocidos ampliamente como «Homoptera» (por estar agrupados en el pasado en éste orden y que ahora hace parte de Hemiptera). Algunas características en las familias de “homópteros” y en las hormigas pueden asociarse con esta trofobiosis: la excreción de “rocío de miel” (*honeydew*) o ligamaza por parte de los auquenorrhincos y esternorrhincos, la propensión de las hormigas a explotar estos insectos, y las necesidades fisiológicas de ambos grupos. Esta relación puede presentar también evolución convergente. El sistema más arcaico no es propiamente trofobiótico; en éste las obreras forrajeras coleccionan casualmente la ligamaza expelida esporádicamente en hojas por parte de individuos o grupos de “homópteros” no asociados. Las relaciones trofobióticas más comunes son facultativas; por tanto, esta forma de mutualismo es muy diversa y responsable de un amplio espectro de adaptaciones fisiológicas, morfológicas y de comportamiento en “homópteros” principalmente en Sternorrhyncha. En trofobiosis más diferenciadas nos encontramos con verdaderas simbiosis, donde los cambios más extremos pueden observarse en los “homópteros”, mientras que las hormigas muestran principalmente adaptaciones de comportamiento, como resultado de un largo proceso coevolutivo. Algunos de estos insectos chupadores de savia son plagas importantes de cultivos de amplia distribución.

Las relaciones mutualistas entre hormigas y “homópteros”, conocidas con el nombre de trofobiosis, (estudios de Wasmann referenciados en Myers 1928; Hölldobler y Wilson 1990; Gullan 1997), han llamado la atención de muchos investigadores y han sido objeto de numerosas publicaciones desde el siglo 19. No es posible en este espacio revisar apropiadamente estas asociaciones facultativas u obligadas, ante la riqueza de interacciones y la cantidad de información publicada, la mayoría en los últimos 30 años. Se han realizado varias revisiones adecuadas del tema (Nixon 1951; Way 1963; Buckley 1987a,b; Sudd 1987; Hölldobler y Wilson 1990; Gullan 1997). Información complementaria, enfocada más hacia la relación de las hormigas con otros organismos puede encontrarse en Myers (1928), Beattie (1985), Fowler *et al.* (1991), Jolivet (1996) y Schultz y McGlynn (2000). Aquí se revisa el conocimiento actual sobre las relaciones trofobióticas entre dos grupos de insectos y se presentan algunos puntos de actualidad como una contribución a la realización de más estudios en la evolución de estas interacciones insecto-insecto, así como en entomología aplicada.

La trofobiosis que existe entre hormigas y algunos “homópteros” no es única: dado que las hormigas son incapaces de digerir material vegetal por sí mismas, han desarro-

llado diferentes tipos de relaciones trofobióticas con larvas de Lepidoptera de las familias Lycaenidae, Riodinidae, y Tortricidae (Maschwitz *et al.* 1986; Hölldobler y Wilson 1990; DeVries 1991; Pierce *et al.* 1991) y especies de Heteroptera de las familias Coreidae, Pentatomidae y Plataspidae (Myers 1928; Maschwitz *et al.* 1987; Hölldobler y Wilson 1990; Dejean *et al.* 2000b; Giberneau y Dejean 2001). Algunos “homópteros” mantienen relaciones similares con un espectro de otros insectos, particularmente Anthribidae, Coccinellidae, Apoidea y otros himenópteros aculeados (avispa *sensu lato*), Tachinidae, Syrphidae y Neuroptera (Belt 1874 en Myers 1928; Auclair 1963; Castro 1975; Kosztarab 1987; Hölldobler y Wilson 1990; Carver *et al.* 1991). Pero es entre hormigas y los diferentes grupos de insectos colocados bajo la etiqueta de “Homoptera”, que este fenómeno ha alcanzado su plenitud, con diferentes grados y adaptaciones convergentes.

Aunque muchos autores norteamericanos y varias revistas internacionales siguen usando el término “Homoptera”, este nombre ya no se acepta como orden o suborden entre taxónomos hemipterólogos (Carver *et al.* 1991; ver “*The Scale*”, 2001. Debido a la naturaleza parafilética de Homoptera, se reconocen tres subórdenes: Sternorrhyncha (insectos escama o cochinillas, áfidos o pulgones, moscas blancas);

Auchenorrhyncha (cigarras, cicadélidos); y Heteroptera (chinchas verdaderas), siendo Sternorrhyncha el grupo hermano del resto de Hemiptera (Carver *et al.* 1991). “Homoptera” es entonces una agregación artificial de los herbívoros Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha, nombre

que se mantiene aquí (con comillas) por conveniencia y facilidad de uso, debido a los comportamientos convergentes en relación con hormigas observados en ambos subórdenes. No obstante, como regla se seguirá la nomenclatura de Carver *et al.* (1991) para Hemiptera.

¿Cuáles son las partes de la trofobiosis y qué las hace tan especiales?

Los “homópteros” son visitantes obligados de plantas anuales o perennes, con diferentes grados de especialización con sus huéspedes. Como herbívoros altamente especializados, a estos insectos se les ve generalmente como parte de las peores plagas de plantas en el mundo debido a que extraen su savia, dañan tejidos vegetales o inyectan toxinas o virus en varias especies de importancia económica (Nixon 1951; Carter 1962; Way 1963; Conti 1985; Buckley 1987a; Carver *et al.* 1991; Dejean y Matile-Ferrero 1996; Gullan 1997; Dejean *et al.* 2000a). Muchas de estas plagas no son específicas para determinadas especies vegetales; plantas no cultivadas vecinas pueden servir de huéspedes intermedios para estos “homópteros” y sus patógenos asociados (Carter 1962; Adenuga y Adebayeku 1987). El rasgo más característico corresponde a la estructura de sus partes bucales: las cabezas de Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha son opistognatas y los apéndices de la boca están altamente especializados para la extracción de la savia de las plantas, modificados como un *rostrum* con dos pares de estiletes esclerotizados y flexibles intrincados como un tubo con canales salivares y de alimento, capaces de penetrar los tejidos vegetales más duros (Pesson 1944; Auclair 1963; Carver *et al.* 1991; Dolling 1991). Muchos de los “homópteros” cuidados por hormigas se alimentan del floema, excepto Cercopidae que se alimenta del xilema (Carter 1962; Carver *et al.* 1991; Gullan 1997). La búsqueda de savia en los tejidos vegetales, usando los estiletes, puede gastar desde unos minutos hasta varias horas, implicando un largo tiempo (Auclair 1963). Esta forma de búsqueda de savia hace de estos “homópteros” presas muy fáciles para cualquier depredador debido a que ellos son incapaces de retirar prontamente los estiletes para escapar (Stadler y Dixon 1998b, 1999). Ciertamente la relativa lentitud de estos insectos para chuzar y después sacar sus partes bucales para alimentación, puede haber sido uno de los fuertes determinantes para la evolución de la mirmecofilia en diferentes grupos de especies.

Mientras los «homópteros» exploran los tejidos de las plantas con los estiletes, generalmente depositan una secreción para formar una ruta de alimentación (Carter 1962). La dieta líquida depende claramente de la naturaleza de la planta atacada; ésta comprende principalmente compuestos nitrogenados, aminoácidos, ácidos orgánicos, amidas, carbohidratos y un espectro de compuestos secundarios (Auclair 1963). La savia se digiere a través del complejo sis-

tema digestivo del hemíptero, donde una parte del intestino está encapsulada a la otra pared, constituyendo un sistema eficiente de filtro alimentario, permitiendo que el agua excedente, azúcares y otros elementos se eliminen rápidamente a través del intestino posterior (Pesson 1944; Ammar 1985; Carver *et al.* 1991). El volumen de líquido que pasa a través del cuerpo del insecto es muy alto y éste necesita excretar grandes cantidades del mismo mientras concentra los nutrientes esenciales para su sobrevivencia y desarrollo. Microorganismos endosimbiontes intracelulares se alojan en células especializadas (micetocistos o bacteriocitos), órganos (micetomas) o en diversidad de tejidos; son muy diversos y existen en todos los “homópteros”. Estos organismos suplen al insecto huésped con productos nitrogenados, aminoácidos, lípidos o vitaminas no disponibles en la savia de la planta (Auclair 1963; Miller y Kosztarab 1979; Houk y Griffiths 1980; Ammar 1985; Gullan y Kosztarab 1997; Douglas 1998). Con la excepción de pocas familias, como Diaspididae, muchos de los Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha emiten a través del recto gotas de excreción, conformadas por un líquido azucarado conocido en inglés como *honeydew* (literalmente “rocío de miel”, ligamaza en español). Este líquido, derivado de la savia y parcialmente digerido, está aliado a los productos de los túbulos de Malpighi, y es una fuente rica y estable de nutrientes para todos los insectos que consumen savia. La ligamaza es, en consecuencia, una mezcla compleja de carbohidratos solubles en agua (proporción principal, incluyendo glucosa, sucrosa, fructosa y otros), aminoácidos, aminos, ácidos orgánicos, alcohol, auxinas y sales (Hackman y Trikojus 1952; Auclair 1963; Way 1963). La producción de ligamaza es extremadamente variable y se ha estimado en varias veces la masa corporal del insecto por hora (Auclair 1963; Larsen *et al.* 1992). Es diferente, cualitativa o cuantitativamente, si el áfido está protegido o no por hormigas, dependiendo también de la planta huésped (Way 1963; Stadler y Dixon 1999).

Aunque Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha son gregarios, al menos sólo en estadios tempranos de su desarrollo, algunos siguen este comportamiento hasta el estado adulto como Aphidoidea, Coccoidea, Eurymelidae o Membracidae (Carver *et al.* 1991). Algunos Sternorrhyncha, como las hembras de cochinillas tienen una vida sedentaria, en estado adulto o algunas veces en estadios anteriores (Pesson 1944; Gullan y Kosztarab 1997). Generalmente el primer estadio de estas

cochinillas, los *crawlers* (“que se arrastran”), corresponden a una fase de dispersión donde éstos caminan por sus propios medios, son transportados por hormigas o se dispersan por el viento (Stephens y Aylor 1978; Washburn y Washburn 1983). Las especies que muestran alguna forma de asociación con las hormigas, van aproximadamente desde 1 hasta 10 a 15mm. Tamaño pequeño, sedentarismo, ubicuidad y hábitos gregarios contribuyen en conjunto a facilitar su encuentro y control por parte de las hormigas, las cuales pueden pasar a usar estos insectos como una fuente estable de nutrientes. Por otro lado, el mismo argumento es válido para hacer de estos insectos huéspedes fáciles y llamativos para un espectro de himenópteros parásitos (Carver *et al.* 1991; Sullivan y Völck 1999).

Muchas hormigas que visitan «homópteros» son altamente oportunistas y poseen características de alimentación similares a aquellas que visitan nectarios extraflorales (sino son las mismas especies) (Carroll y Janzen 1973; Wood 1982; Hölldobler y Wilson 1990; Oliveira y Brandão 1991; Oliveira y Pie 1998). Blüthgen *et al.* (2000) observan por lo tanto que las hormigas que explotan «homópteros» en las copas de los árboles en la Amazonia son generalmente dominantes y monopolizan la explotación trofobionte para su propia colonia, lo cual no es el caso en sitios de nectarios extraflorales. Más aún, mucho de lo que pueda decirse sobre mutualismos obligados o facultativos entre angiospermas y hormigas puede aplicarse también a la relación hormiga–“homóptero”. Los «homópteros» productores de ligamaza pueden verse como equivalentes ecológicos de los nectarios extraflorales, y así, la presencia de hormigas e insectos chupadores de savia puede entenderse como un mecanismo beneficioso para la planta, con la condición de que la densidad del trofobionte permanezca relativamente baja (Way 1963; Wood 1982; Cushman y Addicott 1991). Además, la explotación de poblaciones de “homópteros” garantiza a las hormigas el acceso permanente a la fuente de ligamaza sin depender de la variación estacional de otros productos de la planta (McKey y Meunier 1996). Sin embargo, los procesos evolutivos de las dos clases de mutualismo son totalmente independientes en todos los casos, excepto quizás, cuando, como algunos autores han observado, ambos sistemas aparentemente compiten o se complementan el uno al otro (Rico-Gray 1993; Blüthgen *et al.* 2000; Sakata y Hashimoto 2000).

Parece claro que las hormigas, como organismos sociales, tuvieron sus orígenes durante el Cretáceo, hace unos 100-120 millones de años (Johnson *et al.* 2001). Proto-Hemiptera podría remontarse al Carbonífero (Evans 1963), siendo Auchenorrhyncha y Sternorrhyncha mucho más viejos que las hormigas, conociéndose desde el Pérmico o Triásico. Aphidoidea y Coccoidea podrían ya ser comunes en el Cretáceo pero más diversos en el Terciario y ciertamente capaces de producir ligamaza en condicio-

nes similares a las actuales (Carroll y Janzen 1973; Miller y Kosztarab 1979; Gullan y Kosztarab 1997; Johnson *et al.* 2001). Sin embargo, relaciones trofobióticas verdaderas entre hormigas y “homópteros” aparecen ya en el terciario inferior, puesto que existen fósiles de ambar Báltico que sugieren una asociación entre áfidos e *Iridomyrmex* en el Oligoceno Inferior (Hölldobler y Wilson 1990), y hay registros claros en ambar dominicano de interacciones entre hormigas *Acropyga* y cochinillas Rhizoecinae hacia el Mioceno (Johnson *et al.* 2001).

Las hormigas más comunes que explotan trofobiontes son arborícolas, territoriales, omnívoras, depredadoras oportunistas o carroñeras, capaces de convocar grandes cantidades de compañeras de nido sobre una fuente de alimento particular. Estas hormigas generalmente pertenecen a las subfamilias Dolichoderinae, Formicinae o Myrmicinae (Carroll y Janzen 1973; Hölldobler y Wilson 1990), aunque algunos casos de explotación por Pseudomyrmecinae (Klein *et al.* 1992, Gullan 1997) o Ponerinae se han registrado. Estas hormigas primitivas generalmente se catalogan como cazadoras solitarias o depredadoras-carroñeras (Carroll y Janzen 1973; Hölldobler y Wilson 1990), aunque algunas ponerinas neotropicales han desarrollado estrategias para coleccionar y transportar líquidos hacia sus nidos (Weber 1944; Hölldobler y Wilson 1990), y se ha registrado colecta de ligamaza sobre Sternorrhyncha o Auchenorrhyncha para *Odontomachus troglodytes* en Africa Occidental (Evans y Leston 1971), *Odontomachus haematodus* (Myers 1929), *Ectatomma tuberculatum*, *Ectatomma ruidum* (Weber, 1946) y *Ectatomma* sp. (Dietrich y McKamey 1990). El alimento líquido está más disponible para las hormigas filogenéticamente más avanzadas, particularmente Dolichoderinae y Formicinae (Sudd 1987), dado que éste puede ser fácilmente coleccionado y predigerido a través de su almacenamiento en el *crop* (“molleja”), de forrajeras u obreras especializadas (= el “estómago social”) y es fácil y rápidamente redistribuido a toda la colonia con costos energéticos bajos a través de la trofalaxis (Hölldobler y Wilson 1990; Fowler *et al.* 1991).

Generalmente las hormigas que atienden trofobiontes Auchenorrhyncha no son muy “poseivas” y simultáneamente varias especies de hormigas pueden visitar un grupo formado por una única especie de cicadélido, delfácido o membrácido (Larsen *et al.* 1991; Dejean *et al.* 1996); lo mismo puede decirse para un espectro de Sternorrhyncha para los cuales las hormigas ofrecen sólo una atención discontinua (Way 1963; Adenuga y Adeboyeke 1987). No obstante, casos de trofobiosis especializada, esto es, donde un grupo trofobionte está atendido por la misma especie de hormiga, son más comunes entre los Sternorrhyncha, particularmente Coccidae y Pseudococcidae.

Diversidad y evolución de mutualismos entre hormigas y “homópteros”

Primeros estadios de interacciones hormigas y “homópteros”

Casi todos los Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha poseen necesidades similares para desembarazarse de la ligamaza extra que producen. Muchos no son cuidados por hormigas o reciben atención accidental de estos himenópteros. Por ejemplo, de acuerdo con Bristow (1991b), sólo un 24% de los áfidos de Montañas Rocosas (Estados Unidos) son atendidos por hormigas, mientras que los demás no. La eliminación física o mecánica de ligamaza es sin duda uno de los más importantes problemas en la evolución de “Homoptera” dado que la inhabilidad para eliminar esta excreción por sí mismos puede significar la muerte a corto término de especies sésiles, por contaminación fungal del medio o del organismo mismo, o simplemente por inundación en el líquido (Gullan 1997; Gullan y Kosztarab 1997). Además, los depredadores pueden usar la ligamaza como un signo químico para localizar los sitios de alimentación de especies sésiles o no (Bristow 1991b). Para enfrentar estas exigencias, algunas cochinillas producen filamentos cerosos, los cuales aíslan el cuerpo del insecto de las excreciones; otros se enrollan en un tubo hueco, destinado a eliminar la ligamaza tan lejos del cuerpo como se pueda, teniendo este tubo varios centímetros de longitud en algunas especies (Gullan y Kosztarab 1997).

En “Homoptera” los mecanismos comunes para la eliminación de la ligamaza pueden ser por agitación del extremo del abdomen para deshacerse de la gota de este compuesto (Way 1963; Gullan y Kosztarab 1997) o “pateándola” con la pata posterior (Way 1963). En otras circunstancias, la gota se elimina por contracciones abdominales o por eliminación pasiva por el recto (Way 1963; Gullan 1997). Esto generalmente origina la formación de grandes manchas de moho oscuro (Way 1954, 1963; Carter 1962; Gullan 1997), registrado algunas veces como algo no parásito, ocasionalmente deletéreo, sobre las hojas donde hay poblaciones de “Homoptera”, donde entonces puede haber reducción en la fotosíntesis y contacto con insectos chupadores de savia. Consecuentemente y debido a la actividad de forrajeo sobre la vegetación de numerosas especies de hormigas, la interacción más común entre éstas e insectos chupadores de savia parece ser la colección de esta ligamaza dispersa por las hormigas, las cuales lamen directamente sobre el sustrato, y donde no hay contacto directo entre los dos organismos como algo establecido *a priori* (Hölldobler y Wilson 1990). Especies oportunistas de hormigas, como aquellas que asisten “homópteros” también son comúnmente depredadores generalistas y, simultáneamente con la colección de ligamaza en las hojas o en los insectos, pueden cazar insectos chupadores

de savia, como ocurre con las hormigas que visitan perales plagados por *Cacopsylla pyricola* (Psyllidae) (Paulson 1998). En efecto, aún con registros de interacción entre los dos grupos de insectos en China desde la antigüedad (Buckley 1987a; Huang y Yang 1987), esta relación está establecida por la habilidad depredadora de las hormigas sobre los “Homoptera” y origina la primera aplicación histórica de control biológico.

Trofobiosis facultativa

Muchas de las relaciones mutualistas mejor documentadas entre hormigas y Sternorrhyncha o Auchenorrhyncha comprenden verdadero contacto entre los dos organismos y constituyen el siguiente paso evolutivo. Como Stadler y Dixon (1999) señalan con los áfidos, es probable que cualquier clase de trofobiosis haya comenzado como una relación predador-presa en donde la hormiga ha inhibido su ataque ante el ofrecimiento de una gota azucarada por parte del «homóptero». El cuidado de poblaciones de pulgones es muy común en regiones frías del hemisferio norte (Sudd 1987; Bristow 1991b), mientras que es más diversificado en un espectro de familias de Auchenorrhyncha y Sternorrhyncha en los trópicos (Malsch *et al.* 2001) (Tabla 11.1). En efecto, múltiples formas de trofobiosis han evolucionado de manera independiente aunque convergente en las familias más diversas de “Homoptera” (Tabla 11.1), algunas de éstas en mutualismo obligado, pero la mayoría sólo facultativas o meramente oportunistas.

Los casos más comunes se encuentran entre Sternorrhyncha, siendo tal vez consecuencia de la inhabilidad para moverse (Coccoidea), o por la abundancia y calidad de la ligamaza producida de otros hemípteros (Aphidae). Por esta razón, es también dentro de estos insectos donde se observan más a menudo las adaptaciones morfológicas o de comportamiento, destinadas a facilitar las interacciones con las hormigas. Por ejemplo, el cicadélido *Dalbulus quinquenotatus*, asistido obligatoriamente por hormigas (Moya-Raygoza y Nault 2000) produce más cantidad de ligamaza que especies congénicas no asistidas. Además, posee un comportamiento más complejo y es más sésil (no saltador) que especies no cuidadas por hormigas (Larsen *et al.* 1992). Según Dietrich y McKamey (1990), este comportamiento sésil observado en diferentes familias de Auchenorrhyncha asistidas por hormigas favorece la subsociabilidad y hábitos gregarios.

Tabla 11.1 Clasificación de las familias de Auchenorrhyncha y Sternorrhyncha y sus relaciones trofobióticas con hormigas

Clasificación superior	Nombre de familia	Nombre común	Frecuencia de interacciones trofobióticas con hormigas	Referencias
Auchenorrhyncha				
<i>Cicadomorpha</i>				
Cercopoidea	Cercopidae	salivazos	Rara	Dietrich y McKamey 1990, Hölldobler y Wilson 1990
Cicadelloidea	Aetalionidae	Saltadores aetaliónidos	Rara, Región Neotropical	Castro 1975, Brown 1976, Dejean pers. Comm
	Cicadellidae	Saltadores	Ocasional	Dietrich y McKamey 1990, Carver <i>et al.</i> 1991, Larsen <i>et al.</i> 1992, Buckley <i>et al.</i> 1990, Moya-Raygoza y Nault 2000, Michereff Filho pers. comm
	Eurymelidae	Eurimélidos	Obligada, región australiana	Buckley 1990, Buckley <i>et al.</i> 1990, Dietrich y McKamey 1990, Hölldobler y Wilson 1990, Rozario <i>et al.</i> 1993
	Membracidae	Saltadores	Común	Myers 1928, Wood 1982, Bristow 1983, Hölldobler y Wilson 1990, Morales 2000
	Nicomiidae	Saltadores	Rara	Blüthgen <i>et al.</i> 2000
Fulgoromorpha				
Fulgoroidea	Cixiidae	Saltadores cixiidos	Rara	Myers 1928, 1929, Dietrich y McKamey 1990, Carver <i>et al.</i> 1991
	Delphacidae	Saltadores delfácidos	Rara (<i>Peregrinus maidis</i>)	Myers 1928, Dietrich y McKamey 1990, Dejean <i>et al.</i> 1996, Michereff Filho com. pers.
	Derbidae	Saltadores dérbidos	Rara	Myers 1928
	Dictyopharidae	Saltadores dictiofáridos	Rara	Myers 1928
	Flatidae	Saltadores flátidos	Rara y confusa (Región Etiópica)	Adenuga 1975
	Fulgoridae	Lanternarias, machacas		Hölldobler y Wilson 1990,

Clasificación superior	Nombre de familia	Nombre común	Frecuencia de interacciones trofobióticas con hormigas	Referencias
	Issidae	Saltadores ísidos	Rara (Xestocephalinae, Región Australiana)	Myers 1928, Dietrich y McKamey 1990
	Tettigometridae	Saltadores tetigométridos	Rara (Región Etiópica)	Myers 1928, Bourgoïn 1985, Dietrich y McKamey 1990, Dejean y Bourgoïn 1998, Dejean <i>et al.</i> 1997, 2000a
Sternorrhyncha				
Aphidoidea				
	Aphididae	Pulgones	Muy común	Revisión en Nixon 1951, Way 1963, Sudd 1987, Hölldobler y Wilson 1990, Bristow 1991b
Aleyrodoidea				
	Aleyrodidae	Moscas blancas	Rara	Myers 1928, Carver <i>et al.</i> 1991, Bastien 1996
Coccoidea				
	Aclerdidae	Cochinillas aclerdidas	Rara	Smith 1940 en Nixon 1951
	Coccidae	Cochinillas blandas	Muy común	Nixon 1951, Way 1963, Hölldobler y Wilson 1990, Gullan 1997
	Dactylopiidae	Cochinillas	Rara	Webster 1890 en Hayes 1920, www.ru.ac.za/academic/departments/zootchto/Martin/dactylopiidae.htm
	Diaspididae	Cochinillas armadas	Rara, asociación conocida sólo con hormigas <i>Melissotarsus</i> (Ethiopian Region)	Ben-Dov 1990, Adenuga 1975, Dejean y Mony 1991, Fisher y Robertson 1999
	Eriococcidae	Cochinillas fieltro	Rara	Nickerson <i>et al.</i> 1974, Buckley <i>et al.</i> 1990
	Kerriidae (Lacciferidae)	Cochinillas lac	Rara	Nixon 1951, Prins <i>et al.</i> 1975, Ben-Dov y Matile-Ferrero 1983, Ben-Dov 1990
	Kermesidae	Coccidos agalla	Rara	Ben-Dov y Matile-Ferrero 1983, Bullington y Kosztarab 1985
	Lecanodiaspididae	Falsas cochinillas	Rara <i>(Psoraleococcus,</i> Región Australian)	Lambdin y Kosztarab 1988

Clasificación superior	Nombre de familia	Nombre común	Frecuencia de interacciones trofobióticas con hormigas	Referencias
	Margarodidae	Cochinillas gigantes	Rara (<i>Icerya</i> spp.) y generalmente confusa	Nixon 1951, Adenuga 1975, Campbell 1984, Bigger 1993
	Pseudococcidae	Cochinillas	Muy común	Nixon 1951, Way 1963, Hölldobler y Wilson 1990, Williams 1998
	Stictococcidae	Cochinillas duras	Obligada (Región Etiópica)	Nixon 1951; Evans y Leston 1971; Adenuga y Adeboyeku 1987; Campbell 1984, 1994; Bigger 1993; Dejean y Matile-Ferrero 1996
Psylloidea				
	Psyllidae (=Chermidae)	Piojo saltador de las plantas	Rara	Myers 1928, Buckley <i>et al.</i> 1990, Hölldobler y Wilson 1990, Carver <i>et al.</i> 1991, Paulson 1998

Siguiendo a Bristow (1991b), el mutualismo se sostiene sólo cuando los costos de mantener la asociación son bajos para ambas partes, mientras que los beneficios son grandes. Al menos desde el punto de vista de los «homópteros», el costo básico del mutualismo es bajo, siendo la ligamaza un producto de desecho, mientras los otros costos para ambas partes son variables y dependen de un espectro de circunstancias y situaciones (Buckley 1987a; Bristow 1991b; Stadler *et al.* 2001).

Las hormigas no explotan «homópteros» solamente por su sustancia azucarada de desecho, sino también como fuente potencial de proteínas o lípidos; por ello pueden tratar estos insectos como presas (Nixon 1951; Way 1963; Carroll y Janzen 1973; Buckley 1987a, b; Sudd 1987; Mckey y Meunier 1996; Hölldobler y Wilson 1990; Sakata 1994, 1995; Gullan 1997). Way (1963) señala que las hormigas diferencian entre trofobiontes y presas comunes gracias al movimiento lento de los primeros, los cuales semejan los movimientos de las larvas de sus nidos, mientras que los intrusos normalmente son más activos o agitados. La “elección” por parte de las hormigas que asisten los “Homoptera” que se encuentran en su territorio, depende de diversos factores imbricados (véase Buckley 1987a), como el grado de perturbación de las hormigas o de los trofobiontes (Way 1963); la existencia de una o más especies de éstos, puesto que puede existir competencia por la atención de la hormiga (Sudd 1987; Cushman y Addicott 1991; Sakata y Hashimoto 2000); la especialización de la hormiga por el insecto asistido (Sakata 1994; Gullan 1997); la carencia de proteínas en la dieta de las hormigas, y la densidad o importancia numérica del grupo de “Homoptera”

y su habilidad de producir ligamaza, tanto cualitativa como cuantitativamente (Way 1963; Tilles y Wood 1982; Delabie *et al.* 1990; Sakata 1994, 1995; Dejean *et al.* 2000a,b).

Por lo general, la hormiga solicita la gota azucarada estimulando con su antena el extremo del abdomen del insecto con toques suaves, rápidos o en movimientos amplios y prolongados (Nixon 1951; Way 1963; Sudd 1987; Hölldobler y Wilson 1990; Larsen *et al.* 1992; Dejean y Bourgoïn 1998). La “antenación” continúa durante el tiempo de solicitud de ligamaza (Hölldobler y Wilson 1990; Dejean y Bourgoïn 1998). Cuando hay ligamaza para expeler, el trofobionte mantiene la gota en el extremo del abdomen hasta que alguna hormiga la tome, o la suelta después de un tiempo dado (Larsen *et al.* 1992). En muchos casos, la gota de ligamaza se libera independientemente de la asistencia de una hormiga; la gota que cae es entonces lamada por las hormigas (Dejean *et al.* 1996).

Hay un abanico de avispas parasíticas especializadas en atacar individuos solos o en agregación de Sternorrhyncha o Auchenorrhyncha en diferentes estadios: Aphelinidae, Braconidae (subfamilia Aphidiinae), Dryinidae, Encyrtidae, Eupelmidae o Mymaridae (Nixon 1951; Nechols y Seibert 1985; Rozario *et al.* 1993; González-Hernández *et al.* 1999; Sullivan y Völk 1999; Stadler y Dixon 1999; Moya-Raygoza y Nault 2000). Escarabajos mariquitas (Coccinellidae) y moscas Syrphidae están entre los principales depredadores (Way 1963; Collins y Scott 1982), siendo también las arañas objeto de frecuentes citas recientes (Cushman y Whitham 1989; Buckley 1990; Cushman y Addicott 1991; Moya-Raygoza y Nault 2000). Muchas especies de hormigas ofrecen protec-

ción directa a sus trofobiontes, aunque ésto no impide la acción de algunos depredadores o parásitos que han desarrollado estrategias sofisticadas para evadirlas o evitar su ataque (Way 1963). Un beneficio indirecto puede darse también a través de la eliminación de insectos muertos, y su comportamiento contribuye ciertamente a disminuir la tasa de parasitismo entre los trofobiontes (Buckley 1987a). La “motivación” de las hormigas para la protección de sus trofobiontes, como se estima por su tasa de sobrevivencia, depende principalmente de la accesibilidad de los insectos, distancia a la colonia, del número de individuos en el grupo atendido por hormigas, de su habilidad de agregación y su capacidad en producir ligamaza, así como de la diversidad de fuentes de alimento disponibles para las hormigas (Way 1963; Wood 1982; Delabie *et al.* 1994; Gullan 1997). En la opinión de Wood (1982), las plantas perennes proveen mejores sitios para asistencia de hormigas que las anuales, dado que estos sitios son predecibles y pueden ser objeto de explotación permanente por las hormigas de la colonia. La tasa de sobrevivencia de los “Homoptera” depende también de la especie de hormiga que los protege y de si ésta es dominante (Nixon 1951; Wood 1982; Buckley y Gullan 1991; Campbell 1994; Gullan 1997), aunque no del número de trofobiontes viviendo en agregación (Flatt y Weisser 2000; Morales 2000). En algunos casos, los trofobiontes quedan marcados por un olor específico de la colonia de hormigas que éstas pueden discriminar de miembros de la misma especie atendidos por otra colonia (Schütze y Maschwitz 1991).

Muchas hormigas construyen un refugio o cubierta de protección con restos vegetales, sobre agregaciones en sitios favorables para extracción de savia en la planta, para proteger sus trofobiontes contra parásitos o depredadores, o contra la lluvia, o para evitar que especies no sésiles (o estadios) se escapen, como es el caso de los Membracidae comúnmente observados en vainas de pedúnculos en plantaciones de cacao en Bahía y “protegidos” por hormigas arbóreas de los géneros *Azteca*, *Crematogaster* o *Dolichoderus* (Nixon 1951; Kirkpatrick 1952; Way 1954, 1963; Evans y Leston 1971; Delabie 1990; Dejean *et al.* 1996; Gullan 1997; Liefke *et al.* 1998). De acuerdo con Way (1963), las cubiertas construidas por hormigas sobre sus trofobiontes derivan primariamente de construcciones similares hechas por muchas hormigas con el objeto de proteger sus rutas y recursos. Otras hormigas, como *Formica obscuripes*, construyen galerías subterráneas para proteger a sus áfidos mutualistas que migran allí diariamente (Seibert 1992). Estas precauciones no son exclusivas para “Homoptera” dado que las hormigas también hacen refugios para la protección de chinches *Catantopidae* *rugosa* (Plataspidae) en el sur de Camerún (Dejean *et al.* 2000b). Para unas pocas especies de hormigas, el refugio es una estructura obligada destinada al establecimiento permanente de insectos productores de ligamaza hacia la periferia del territorio de especies arbóreas como *Azteca paraensis bondari* (Delabie 1990). Las hormigas asisten

algunas veces a sus trofobiontes en sus propios nidos, tal es el caso de las subterráneas *Acropyga* que asisten a sus cochinillas simbióticas en las raíces de las angiospermas (Bünzli 1935; Weber 1944; Delabie *et al.* 1990), o las mantienen dentro del nido durante el invierno (Nixon 1951; Seifert 1996; Malsch *et al.* 2001). Las especies arbóreas nidifican juntamente con sus trofobiontes dentro de “vestuarios” cocidos en seda, como algunas *Camponotus* y *Polyrhachis* de Malasia (Dumpert *et al.* 1989; Dorow y Maschwitz 1990; Liefke *et al.* 1998), o en internodos huecos de árboles o domacios tropicales, como en algunas *Azteca* asociadas con *Cecropia* y *Cordia* en el Neotrópico (Gullan 1997), *Camponotus* o *Crematogaster* con *Macaranga* en Asia suroriental (Maschwitz *et al.* 1996; Heckroth *et al.* 1998), *Crematogaster* con *Avicennia* en mangles de Australia (Nielsen 1997) o *Tetraponera* con el bambú *Gigantochloa* (Klein *et al.* 1992), y atienden aquí ocasional u obligadamente una población de cochinillas o cóccidos (véase también Gullan *et al.* 1993; Maschwitz y Fiala 1995; Gullan 1997; Liefke *et al.* 1998).

Otro aspecto importante para considerar es si los trofobiontes pueden manipularse fácilmente, para llevarlos o transportarlos a un sitio conveniente para las hormigas (Nixon 1951; Way 1954; Carroll y Janzen 1973; Delabie *et al.* 1994; Malsch *et al.* 2001). No obstante, algunos Coccidae son capaces de colonizar por sí mismos los sitios de exploración para terminar siendo atendidos por hormigas (Nixon 1951; Delabie *et al.* 1994; Maschwitz *et al.* 1996, 2000). La escogencia de un sitio conveniente por una hormiga puede depender de diversas condiciones, no excluyentes unas de las otras: a) el lugar debe ser el más favorable para la producción de ligamaza de alta calidad (como vainas de cacao), b) de fácil defensa contra ataques de depredadores y parásitos de los insectos productores de ligamaza, c) es más fácil fortalecer esta defensa con la construcción de refugios, d) el sitio debe ser de acceso fácil y rápido para las hormigas, permitiendo una importante economía de tiempo y costo energético de forrajeo, e) debe permitir la producción de ligamaza de un suficiente número de insectos para compensar los costos de exploración por las hormigas, f) debe constituir una fuente estable y permanente de alimento para las hormigas, y g) no puede estar al alcance de una hormiga competidora del mismo mosaico.

Mutualismo obligado

Se ha atribuido a una serie de adaptaciones morfológicas, fisiológicas o de comportamiento de los trofobiontes, la coevolución con sus hormigas asociadas. Por esto, algunos autores (Bristow 1991b; Stadler y Dixon 1998b) han postulado que el mutualismo obligado entre hormigas y áfidos es raro y sólo pocas especies muestran dichas adaptaciones, esencialmente fisiológicas. De acuerdo con Way (1963) y Stadler y Dixon (1998a), un áfido facultativamente asistido por hormigas tiene un rendimiento reproductivo y de desa-

rollo más bajo cuando está asociado con hormigas que cuando no lo está. Otros autores (Way 1963; Fowler *et al.* 1991) han atribuido a los cornículos (o *siphunculi*, que producen sustancias de defensa o repelentes contra enemigos de los áfidos) y a la extremidad abdominal de los áfidos, una representación mimética de la cabeza de una hormiga ofreciendo trofalaxis, representando los cornículos antenas. En algunos áfidos, la reducción de los cornículos puede ser una adaptación a la asociación con hormigas (Nixon 1951; Sudd 1987; Schütze y Maschwitz 1991; Seibert 1992). La casta de soldados en el áfido *Pseudoregma sundanica* podría existir como compensación a la deficiencia en protección de hormigas contra depredadores grandes (Schütze y Maschwitz 1991). Algunos trofobiontes presentan otras adaptaciones. Las cochinillas Myzolecaniinae siempre viven en nidos de hormigas y tienen sus espiráculos abiertos dorsalmente mientras que la posición normal del espiráculo es ventral en todos los otros Coccidae (Gullan y Kosztarab 1997). Los Rhizoecini *Neochavesia caldasiae* mueven vigorosamente su abdomen en forma de cola de escorpión cuando no hay atención de la hormiga mutualista *Acropyga* (Delabie, en prensa). Las sedas en la región anal de algunas cochinillas actúan como una cesta destinada a retener las gotas de ligamaza hasta que las hormigas las recolecten (Way 1963; Gullan y Kosztarab 1997). Estructuras equivalentes en áfidos asociados a hormigas reciben el nombre de “órgano trofobiótico” por parte de Way (1963). El cicadélido tettigométrido *Euphyonarthex phyllostoma* “avisa” a la hormiga que va a expeler una gota de ligamaza alzando su cuerpo y expeliendo y retirando alternadamente la primera gota (Dejean y Bourgoin 1998). Glándulas exocrinas situadas en diferentes regiones del cuerpo de esta especie podrían explicar su atracción ante las hormigas (Dejean y Bourgoin 1998).

Varias especies del género *Dolichoderus* en Malasia se conocen como “hormigas vaqueras” debido a que pasan su vida como nómadas, migrando junto con sus cochinillas simbióticas Allomyrmococcini y ocasionalmente asistiendo algunos Coccidae o Membracidae (Maschwitz y Hänel 1985; Hölldobler y Wilson 1990; Maschwitz y Dill 1998). El nido de estas hormigas nómadas se establece en cavidades existentes en la vegetación; en tales espacios ellas forman con sus cuerpos una masa compacta trepando unas sobre otras para proteger a su cría y a las cochinillas. Las hormigas transportan las cochinillas hasta los sitios de alimentación, a veces lejos de la colonia. La migración no es periódica, como pasa con las hormigas legionarias, pues depende principalmente de las reservas de los sitios de alimentación de los “homópteros”. La elección del nuevo sitio de nidificación está determinada por la proximidad de lugares adecuados para el establecimiento de trofobiontes (Maschwitz y Hänel 1985; Hölldobler y Wilson 1990; Maschwitz y Dill 1998). En caso de peligro, las cochinillas usan una estrategia especial forética: se trepan a las hormigas o las estimulan a ser transportadas con sus mandíbulas, logrando escapar rápidamente. Un comportamiento similar se ha registrado para la

cochinilla de Java *Hippeococcus* asistida por otra especie de *Dolichoderus* (Way 1963; Hölldobler y Wilson 1990).

Los géneros hipógeos de cochinillas *Eumyrmococcus*, *Neochavesia* y *Xenococcus* (Rhizoecinae) son objeto de atención obligatoria por parte de hormigas del género *Acropyga* (Formicinae) en varias partes del mundo (Williams 1998). Tanto las hormigas como las cochinillas viven sobre la superficie de raíces de diferentes plantas, en particular café y cacao, relación ampliamente registrada (Delabie *et al.* 1990). Este mutualismo ha existido desde hace al menos 15 a 20 millones de años, puesto que se han encontrado juntas, en ámbar de Mioceno dominicano, hembras del género extinto *Electromyrmococcus* (Rhizoecinae) y reinas de *Acropyga* (Johnson *et al.* 2001). Además, está tan bien establecido que la hembra de la hormiga transporta en sus mandíbulas a la hembra de la cochinilla en el momento del vuelo nupcial (Weber 1944; Flanders 1957; Campos y Morais 1986; Johnson *et al.* 2001), comportamiento convergente al de hormigas Attini donde las hembras se aparean y dispersan llevando consigo parte de micelio de hongo simbiótico en su cavidad infrabucal (Hölldobler y Wilson 1990). Un comportamiento similar se conoce también en hormigas arborícolas *Tetraponera binghami* (antes con el nombre de *T. sp. cerca a attenuata*) (Pseudomyrmecinae) del suroriente de Asia, la cual vive en internodos huecos de especies grandes de bambú y transportan en sus mandíbulas una cochinilla mutualista durante el vuelo nupcial (Klein *et al.* 1992). Estos comportamientos convergentes garantizan el éxito en la fundación de una nueva colonia, cuando se asegura la presencia del trofobionte. *Acropyga* cuida, en cámaras especiales, los huevos de la cochinilla junto con su propia cría (Delabie *et al.* 1990). Las hormigas cuidan las cochinillas en sitios adecuados sobre la superficie de las raíces de las plantas (generalmente árboles), en cuya vecindad se establece el nido (Delabie *et al.* 1990). Recientemente se ha descrito *Pseudolasius* de Malasia en hormigas un comportamiento similar (Malsch *et al.* 2001). La situación normal para insectos escama es la formación de una cubierta, ovisaco o capas cerosas por parte de la hembra para proteger los huevos (Gullan y Kosztarab 1997), aunque el caso de *Acropyga* ilustra el abandono, por parte del «homóptero», del cuidado parental a manos de la hormiga. Otro caso de “transferencia” de cuidado parental de trofobionte a la hormiga ha sido descrito para *Publilia reticulata*: las hembras abandonan facultativamente su primera cría sólo si las hormigas se ocupan de esta, con lo que las hormigas incrementan en gran medida la probabilidad de sobrevivencia de los trofobiontes (Bristow 1983). En este caso, las hembras comienzan a producir una nidada adicional, contribuyendo a la población del «homóptero», mientras que en una situación sin atención de hormigas, sólo hay una única generación por año y las hembras de esta especie y otras subsociales ciudan sus huevos y ninfas (Wood 1982; Bristow 1983; Buckley 1987a).

Otro ejemplo espectacular se encuentra en regiones intertropicales, como en África, donde Gaume *et al.* (2000) sugieren que la hembra formicina de *Aphomyrmex afer* mantiene una relación mutualista doble con la leguminosa *Leonardoxa*, transportando sus cóccidos asociados a ella sobre su cuerpo durante el vuelo. En latitudes frías varias especies de *Lasius* mantienen huevos de áfidos en sus nidos, únicamente durante el invierno (Way 1963), mientras que, según Dietrich y McKamey (1990), en muchos de los mutualismos descritos de hormigas con Auchenorrhyncha de las familias Cercopidae, Cixiidae, Issidae, Delphacidae y Tettigometridae,

los trofobiontes habitan al interior de los nidos todo el tiempo.

En buen número de estas relaciones trofobióticas obligadas, las hormigas forrajea exclusivamente con sus trofobiontes, como lo hacen *Acropyga* spp. (Johnson *et al.* 2001) y algunas *Camponotus* asociadas con la palma *Korthalsia* en Asia suroriental (Mattes *et al.* 1998). Aunque sin tener este comportamiento tan confinado, las hormigas vaquero se alimentan también exclusivamente en sus trofobiontes, como los humanos nómadas con sus ganados (Maschwitz y Hänel 1985; Maschwitz y Dill 1998).

El caso del mutualismo Diaspididae-hormigas

El caso de las cochinillas armadas (Diaspididae) no está bien documentado: estos insectos son incapaces de liberar ligamaza, excretando solamente productos de los túbulos de Malpighi, debido a una configuración anatómica peculiar de su intestino (Pesson 1944; Gullan y Kosztarab 1997). Los productos en exceso de la digestión de savia pueden retornar por vía bucal o pueden usarse en la formación del escudo de la cochinilla (Gullan y Kosztarab 1997). Algunos Diaspididae africanos son cuidados por hormigas del género *Melissotarsus* en condiciones muy crípticas, con el nido de las hormigas completamente oculto bajo las cortezas de los árboles. Parece que éstas atienden estas cochinillas por su cera, puesto que estos “homópteros” permanecen completamente desnudos cuando están bajo cuidado de hormigas, mientras que en condiciones naturales desarrollan un escudo normal (Delage-Darchen *et al.* 1972; Prins *et al.* 1975; Ben-Dov 1978, 1990; Ben-Dov y Matile-Ferrero 1983). Por otro lado, debido a su ciclo sedentario, el escudo de estas cochinillas, conformado por superposición de varias capas de cera depositadas sucesivamente durante sus estadios de desarrollo, parece una protección muy eficiente contra hormigas depredadoras en el caso de *Pseudomyrmex* asociadas a *Acacia* en el Neotrópico (Janzen 1966 en Kosztarab 1987). El áfido *Prociphilus fraxini* posee una densa cubierta de cera cuando carece de asistencia de hormigas, mientras que las hormigas remueven esta cera si hay asociación con ellas (Way 1963). Existen otros ejemplos de hormigas moviendo la cera de cochinillas trofobióticas (Nixon 1951; Way 1963). La protección en Diaspididae no siempre es eficaz, así lo comprueban registros de depredación de hormigas (Ozaki *et al.* 2000) o sospechas de depredación (Soares y Delabie 1999), en la búsqueda de agentes de control biológico.

Interacciones bióticas alrededor del nicho hormiga-“homóptera” y sus consecuencias para el manejo integrado de plagas

Mucho de nuestro conocimiento sobre las interacciones entre los dos grupos de insectos provienen de estudios a pequeña escala. Las otras partes involucradas, directa o in-

directamente, han sido objeto de estudio sólo en un número limitado de publicaciones. Todas las interacciones dentro de la comunidad han sido siempre examinadas como un todo (Gullan 1997; Wimp y Whitham 2001), excepto en evaluaciones sobre la eficiencia de las hormigas que simultáneamente asisten “Homoptera” como agentes de control biológico (Figura 11.1) (Skinner y Whittaker 1981; González-Hernández *et al.* 1999). En realidad, el tercer socio más evidente, la planta, raramente ha sido objeto de atención, excepto en algunas publicaciones recientes (Buckley 1987a, b; Bristow 1991a; Gullan 1997; Gaume *et al.* 1998). Sin embargo, cuando se evalúan los beneficios para cada una de las tres partes, muchos de los autores están de acuerdo en que la planta sale altamente perjudicada, especialmente en monocultivos, aunque también en manejo de bosques y producción de frutas (Buckley 1987a, b; Buckley y Gullan 1991; Dejean y Matile-Ferrero 1996). A pesar del alto costo energético de mantener poblaciones de insectos chupadores de savia, la planta recibe como compensación la protección de las hormigas contra herbívoros especializados u oportunistas (Buckley 1987a; Cushman y Addicott 1991; Floate y Whitham 1994; Wimp y Whitham 2001), algo que no puede negarse debido a la actividad depredadora de las hormigas en sus territorios aún contra productores de ligamaza no asistidos por hormigas (Perfecto y Sediles 1992; Ozaki *et al.* 2000). Buckley (1987a) hace una evaluación exhaustiva de la tasa costo-beneficio para las tres partes de la asociación.

Por lo tanto, esta interacción en tres partes podría llegar a considerarse un matrimonio perfecto si muchos “Homoptera” no fueran señalados como responsables de la transmisión de toxinas, hongos patógenos o virus a las plantas (Carter 1962; Conti 1985). Las toxinas se originan por la inoculación de las sustancias salivares de los insectos, las cuales incluyen enzimas y otros compuestos, destinados a permitir la penetración o instalación de los estiletes cerca de los vasos de las plantas y a facilitar el flujo de savia a través de los tejidos de las plantas. Estas sustancias provocan malformaciones específicas locales o sistémicas, necrosis, amarillamiento y otros síntomas (Carter 1962). Una de las fitotoxemias mejor conocidas y la peor enfermedad de la piña, es «Marchitamiento de la piña» provocada en todas partes

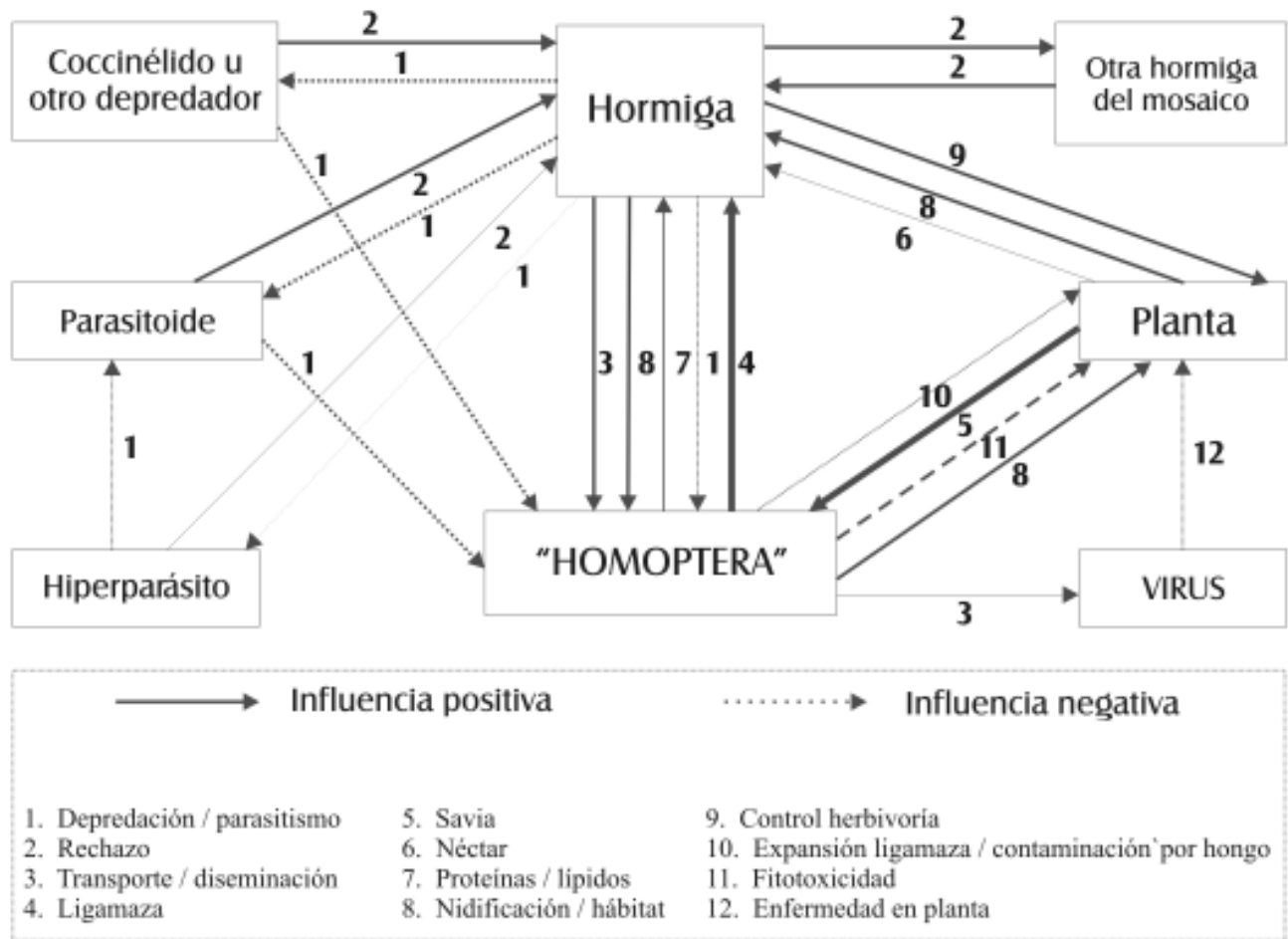


Figura 11.1 Diagrama de la organización de la comunidad hormiga-"Homoptera"

por las cochinillas *Dysmicoccus brevipes* y *D. neobrevipes*, asociadas en Hawaii con la hormiga *Pheidole megacephala* (Nixon 1951; Carter 1962; González-Hernández *et al.* 1999).

Muchos insectos chupadores de savia también son reservorios de virus que se inyectan, junto con su saliva, en los tejidos de las plantas. Estos actúan como vectores de los virus, siendo responsables de epidemias en cultivos, muchas de ellas anuales (Carter 1962). La naturaleza de los virus es altamente específica con plantas; recientemente se han evidenciado varias familias de éstos, cada una empleando diferentes familias de Sternorrhyncha como vectores (Karasev 2000). Evidentemente, los mejores vectores se hayan dentro de las especies no sésiles y se ha demostrado tal vez por esta razón, que muchos de los virus ligados a "Homoptera" son áfidos diseminadores (Carter 1962), independientemente si son o no asistidos por hormigas. No obstante, una de las peores enfermedades por virus del árbol de cacao, siempre letal, es el «Cocoa Swollen Shoot» en plantaciones de Costa de Marfil, Ghana, Nigeria, Sierra Leona y Togo. El patógeno se disemina obligatoriamente por *crawlers* de quince a veinte especies de cochinillas y sus hormigas asociadas, siendo el principal responsable *Planococcoides*

njalensis (Nixon 1951; Campbell 1974; Dufour 1991; Bigger 1993). Cochinillas asociadas a hormigas se han registrado también como vectores de otros virus de cacao en Trinidad, Sri Lanka y Java (Carter 1962). Nixon (1951) registra otras enfermedades de plantas, donde se presumen como vectores Aphidoidea o Coccidea.

Las hormigas son capaces también de minimizar los efectos deletéreos de una enfermedad fungal de sus trofobiontes (Samways 1983) y protegerlos contra depredadores o parásitos (Way 1963; Collins y Scott 1982; Buckley 1987a, 1990; Vinson y Scarborough 1991), y cazar un amplio espectro de hiperparasitoides (Sullivan y Völck 1999). Algunos de ellos son capaces de engañar a las hormigas por mimetismo químico de sus áfidos asistidos (Liepert y Dettner 1993). Muchas de las hormigas dominantes que explotan "Homoptera" son también depredadoras generalistas y ejercen un notorio efecto sobre la biota (Way y Khoo 1992). Más aún, estas hormigas compiten entre ellas por territorio y recursos (incluyendo insectos chupadores de savia) (Majer 1993). Todos estos aspectos hacen de la situación de la comunidad algo muy complejo (Figura 11.1), en particular si se enfoca un problema de manejo integrado de plagas: en esta

situación, y tomando en cuenta la supervivencia y producción de la planta, existen muchos puntos positivos viendo los posibles beneficios de la hormiga al cultivo, aunque muchos aspectos negativos pueden presentarse. En las regiones templadas la situación es generalmente simple, ya que sólo dos o tres elementos de las interacciones presentadas en la figura 11.1 ocurren simultáneamente, mientras que en latitudes tropicales puede ser drásticamente más confusa, debido a que ocurren simultáneamente tres o más de éstas; por ello, cualquier intento de control biológico en el trópico constituye un

verdadero desafío para entomólogos. También ha de tenerse en cuenta que las hormigas tropicales “odian” los espacios vacíos y que cualquier medida de control aplicada a una especie de hormiga particular podría resultar posiblemente en su exclusión y en su substitución por otra especie de hormiga, que probablemente arribe con su cohorte de especies asociadas, incluyendo trofobiontes (los cuales pueden ser plagas peores que sus antecesores), patógenos de plantas, los enemigos naturales de los trofobiontes, sus parásitos y los parásitos de sus parásitos.

Agradecimientos

Los autores están en deuda con investigadores que dieron acceso a material bibliográfico, en particular: A. Dejean, S. Durou, S. Lacau, P. Gullan, U. Maschwitz, D. Matile-Ferrero, H. Sakata y D. Williams. El manuscrito se escribió durante el postdoctorado del primer autor en la Universidad Federal de Viçosa (Brasil), bajo la asesoría de J.E. Serrão. Numerosos profesores, estudiantes y miembros de la Universidad contribuyeron con su experiencia durante ese período, en particular: D. Amaral, M. Araújo, M. Baptista, L.A. Oliveira Campos, M.P. da Costa, I.C. Nascimento, J. Lino Neto, M. Michereff Filho, S. Pompolo, F. Salles, E.A. Monteiro da Silva, A. Zaccaro, L. Zinato Carraro y Cléa S.F. Mariano. Proyectos CNPq 52091096-6 y 463452/00-3.

Nota

Este capítulo ha sido especialmente adaptado para este libro a partir de: Delabie J.H.C. 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotropical Entomology* 30(4):501-516. Proyecto CNPq 52091096-6.

Literatura citada

- Adenuga, A. O. 1975. Mutualistic association between ants and some Homoptera - its significance in cocoa production. *Psyche* 82:24-29.
- Adenuga, A. O. y K. Adeboyeke. 1987. Notes on distribution of ant-Homoptera interaction on selected crop plants. *Insect Science Applied* 8:239-243.
- Ammar, E. D. 1985. Internal morphology of leafhoppers and planthoppers, pp.127-162 en: L. R. Nault y J. G. Rodríguez, eds., *The leafhoppers and planthoppers*. John Wiley y Sons, New York.
- Auclair, J. 1963. Aphid feeding and nutrition. *Annual Review of Entomology* 8:439-490.
- Bastien, D. 1996. *L'association Philodendrons-Fourmis-Aleurodes. Une étude en Guyane française*. 37pp. D.E.A. Ecologie générale et production végétale Université Paris 6, I. N. A. Paris-Grignon.
- Beattie, A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. 182pp. Cambridge, University Press.
- Ben-Dov, Y. 1978. *Andaspis formicarum* n. sp. (Homoptera, Diaspididae) associated with a species of *Melissotarsus* (Hymenoptera, Formicidae) in South Africa. *Insectes Sociaux* 25:315-321.
- Ben-Dov, Y. 1990. Relationships with ants. Armored scale insects – their biology, natural enemies and control, pp.339-343 en: A. D. Rosen, ed., Vol I. Elsevier, Amsterdam.
- Ben-Dov, Y. y D. Matile-Ferreto. 1983. On the association of ants, genus *Melissotarsus* (Formicidae), with armoured scale insects (Diaspididae) in Africa, pp.378-380 en: *Verh. SIEEC X*. Budapest.
- Bigger, M. 1993. Ant-homopteran interactions in a tropical ecosystem. Description of an experiment on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 83:474-505.
- Blüthgen, N., M. Verhaagh, W. Goitia, K. Jaffé, W. Morawetz y W. Barthlott. 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectarines and homopteran ligamaza. *Oecologia* 125:229-240.
- Bourgoin, T. 1985. Une association méconnue: les Tettigometridae (Hemiptera: Fulgoromorpha) et les fourmis (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Gallica* 1:233-234.
- Bristow, C. M. 1983. Treehoppers transfer parental care to ants: a new benefit of mutualism. *Science* 20:532-533.

- Bristow, C. M. 1991a. Are ant-aphid associations a tritrophic interaction? Oleander aphids and argentine ants. *Oecologia* 87:514-521.
- Bristow, C. M. 1991b. Why are so few aphids ant-tended? en: C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Brown, R. L. 1976. Behavioral observations on *Aethalion reticulatum* (Hem., Aethalionidae) and associated ants. *Insectes Sociaux* 23:99-108.
- Buckley, R. C. 1987a. Interactions involving plants, homoptera, and ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:111-135.
- Buckley, R. C. 1987b. Ant-plant-homopteran interactions. *Advances in Ecological Research* 16:53-85.
- Buckley, R. C. 1990. Ants protect tropical Homoptera against nocturnal spider predation. *Biotropica* 22:207-209.
- Buckley, R. y P. Gullan. 1991. More aggressive ant species (Hymenoptera: Formicidae) provide better protection for soft scales and mealybugs (Homoptera: Coccidae, Pseudococcidae). *Biotropica* 23:282-286.
- Buckley, R., P. Gullan, M. J. Fletcher y R. W. Taylor. 1990. New ant homopteran interactions from tropical Australia. *Australian Entomological Magazine* 17:57-60.
- Bullington, S. W. y M. Kosztarab. 1985. Revision of the family Kermesidae (Homoptera) in the Nearctic Region based on adult and third instar females. *Bulletin Virginia Polytechnic Institute and State University* 85:1-118.
- Bünzli, G. H. 1935. Untersuchungen über coccidophile Ameisen aus den Kaffeefeldern von Surinam. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 16:453-593.
- Campbell, C. A. M. 1974. The distribution of mealybug vectors of CSSV within trees, pp.67-71 en: *Proceedings 4th Conf. Western African Cocoa Entomologists*. Legon, Ghana.
- Campbell, C. A. M. 1984. The influence of overhead shade and fertilizers on the Homoptera of mature Upper-Amazon coca trees in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 74:163-174.
- Campbell, C. A. M. 1994. Homoptera associated with the ants *Crematogaster clariventris*, *Pheidole meacephala* and *Tetramorium aculeatum* (Hymenoptera: Formicidae) on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 84:313-318.
- Campos, L. A. de O. y H. C. Morais. 1986. Transporte de homópteros por fêmeas de formigas do gênero *Acropyga* (Formicinae) em Viçosa, MG, pp.52-53 en: *Anais do VII Encontro de Mirmecologia do Estado de São Paulo*. F. H. Caetano, Editora Unesp-Fapesp-CNPq.
- Carroll, C. R. y D. H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:23-257.
- Carter, W. 1962. *Insects in relation to plant disease*. 705pp. 2d edition. John Wiley y Sons, New York.
- Carver, M., G. F. Gross y T. E. Woodward. 1991. 30- *Hemiptera*. *The Insects of Australia* pp.429-515 Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Castro, P. R. C. 1975. Mutualismo entre *Trigona spinipes* (Fabricius, 1793) e *Aethalion reticulatum* (L. 1767) em *Cajanus indicus* Spreng. na presença de *Camponotus* spp. *Ciência e Cultura* 27:537-539.
- Collins, L. y J. K. Scott. 1982. Interaction of ants, predators and the scale insect, *Pulvinariella mesembryanthemi*, on *Carpobrotus edulis*, an exotic plant naturalized in western Australia. *Australian Entomological Magazine* 8:73-78.
- Conti, M. 1985. Transmission of plant viruses by leafhoppers and planthoppers, pp.289-307 en: L. R. Nault y J. G. Rodríguez, eds., *The leafhoppers and planthoppers*. John Wiley y Sons, New York.
- Cushman, J. H. y J. F. Addicott. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms, pp.92-103 en: C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Cushman, J. H. y T. G. Whitham. 1989. Conditional mutualism in a membracid-ant association: temporal, age-specific, and density-dependent effects. *Ecology* 70:1040-1047.
- Dejean, A. y T. Bourgoïn. 1998. Relationships between ants (Hymenoptera : Formicidae) and *Euphyonarthex phyllostoma* (Hemiptera : Tettigometridae). *Sociobiology* 32:91-100.
- Dejean, A., T. Bourgoïn y M. Gibernau. 1997. Ant species that protect figs against other ants: result of territoriality induced by a mutualistic homopteran. *Ecoscience* 4:446-453.
- Dejean, A., T. Bourgoïn y J. Orivel. 2000a. Ant defense of *Euphyonarthex phyllostoma* (Homoptera: Tettigometridae) during trophobiotic associations. *Biotropica* 32:112-119.
- Dejean, A., M. Gibernau y T. Bourgoïn. 2000b. A new case of trophobiosis between ants and Heteroptera. *Comptes Rendus Academie (Hebdomadaire) des Séances de l'Academie des Sciences Paris, Sciences de la Vie* 323:447-454.
- Dejean, A. y D. Matile-Ferrero. 1996. How a ground-dwelling forest ant species favors the proliferation of an endemic scale insect (Hymenoptera: Formicidae; Homoptera: Stictococcidae). *Sociobiology* 28:183-195.
- Dejean, A. y R. Mony. 1991. Attaques d'arbres fruitiers tropicaux par les fourmis du genre *Melissotarsus* (Emery) (Hymenoptera, Formicidae) associées aux Homoptères Diaspididae. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 7:179-187.
- Dejean, A., P. R. Ngnegueu y T. Bourgoïn. 1996. Trophobiosis between ants and *Peregrinus maidis* (Hemiptera, Fulgoromorpha, Delphacidae). *Sociobiology* 28:111-120.
- Delabie, J. H. C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil, pp.555-569 en: R. K. Vander Meer, K. Jaffe y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A World Perspective*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Delabie, J. H. C., A. M. Encarnação y I. C. Maurício. 1994. Relations between the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, and its associated mealybug,

- Planococcus citri*, in Brazilian cocoa farms, pp.91-103 en: D. F. Williams, ed., *Exotic ants : biology, impact and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, Colorado USA.
- Delabie, J. H. C., J. E. Mantovani y I. C. Mauricio. 1990. Observações sobre a biologia de duas espécies de *Acropyga* (Formicidae, Formicinae, Plagiolepidini) asociadas a rizosfera do cacauero. *Revista Brasileira de Biologia* 51:185-192.
- Delage-Darchen, B., D. Matile-Ferrero y A. S. Balachowsky. 1972. Sur un cas aberrant de symbiose cochenilles x fourmis. *Comptes Rendus (Hebdomadaires) des Séances de l'Academie des Sciences Paris. Série D. Sciences Naturelles* 275:2359-2361.
- DeVries, P. J. 1991. Evolutionary and ecological patterns in myrmecophilous riodinid butterflies, pp.143-156 en: C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Dietrich, C. H. y S. H. McKamey. 1990. Three new idiocerine leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) from Guyana with notes on ant-mutualism and subsociality. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 92:214-223.
- Dolling, W. R. 1991. *The Hemiptera*. 274 pp. Oxford University Press, Oxford.
- Dorow, W. H. O. y U. Maschwitz. 1990. The *arachne*-group of *Polyrhachis* (Formicidae, Formicinae): weaver ants cultivating Homoptera on bamboo. *Insectes Sociaux* 37:73-89.
- Douglas, A. E. 1998. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria. *Buchnera Annual Review of Entomology* 43:17-37.
- Dufour, B. 1991. Place et importance des différentes espèces d'insectes dans l'écologie du CSSV (Cocoa Swollen Shoot Virus) au Togo. *Café Cacao Thé* 35:197-204.
- Dumpert, K., U. Maschwitz, W. Nassig y W. Dorow. 1989. *Camponotus* (*Karavaievia*) sp. n. and *C. (K.) montanus* sp. n., two weaver ant species from Malaysia (Formicidae: Formicinae). *Zoologische Beiträge* 32:217-231.
- Evans, H. C. 1963. The phylogeny of the Homoptera. *Annual Review of Entomology* 8:77-94.
- Evans, H. C. y D. Leston. 1971. A Ponerine ant (Hym., Formicidae) associated with Homoptera on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 61:357-362.
- Fisher, B. L. y H. G. Robertson. 1999. Silk production by adult workers of the ant *Melissotarsus emeryi* (Hymenoptera, Formicidae) in South African fynbos. *Insectes Sociaux* 46:78-83.
- Flanders, S. E. 1957. The complete interdependence of an ant and a coccid. *Ecology* 38:535-536.
- Flatt, T. y W. W. Weisser. 2000. The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. *Ecology* 81:3522-3529.
- Floate, K. D. y T. G. Whitham. 1994. Aphid-ant interaction reduces chrysomelid herbivory in a cottonwood hybrid zone. *Oecologia* 97:215-221.
- Fowler, H. G., L. C. Forti, C. R. F. Brandão, J. H. C. Delabie y H. L. Vasconcelos. 1991. Ecologia nutricional de formigas, pp.131-223 en: A. R. Panizzi y J. R. P. Parra, eds., *Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas*. Editora Manole-CNPq, São Paulo.
- Gaume, L., D. Matile-Ferrero y D. McKey. 2000. Colony foundation and acquisition of coccid trophobionts by *Aphomomyrmex afer* (Formicinae): co-dispersal of queens and phoretic mealybugs in an ant-plant-homopteran mutualism? *Insectes Sociaux* 47:84-91.
- Gaume, L., D. McKey y S. Terrin. 1998. Ant-homopteran mutualism: how the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series B* 265:569-575.
- Gibernau, M. y A. Dejean. 2001. Ant protection of a Heteropteran trophobiont against a parasitoid wasp. *Oecologia* 126:53-57.
- González-Hernández, H., N. J. Reimer y M. W. Johnson. 1999. Survey of the natural enemies of *Dysmicoccus* mealybugs on pineapple in Hawaii. *BioControl* 44:47-58.
- Gullan, P. J. 1997. Relationships with ants, pp. 351-377 en: Y. Ben-Dov y C. J. Hodgson, eds., *Soft scale insects - their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Gullan, P. J., R. C. Buckley y P. S. Ward. 1993. Ant-tended scale insects (Hemiptera: Coccidae: *Myzolecanium*) within lowland rain forest trees in Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology* 9:81-91.
- Gullan, P. J. y M. Kosztarab. 1997. Adaptations in scale insects. *Annual Review of Entomology* 42:23-50.
- Hackman, R. y V. M. Trikojus. 1952. The composition of the *ligamaza* excreted by Australian coccids of the genus *Ceroplastes*. *Biochemical Journal* 51:653-656.
- Hayes, W. P. 1920. *Solenopsis molesta* Say (Hym.): a biological study. *Agricultural Experiment Station, Kansas State Agriculture College, Manhattan, Kansas, Technical Bulletin* 7:1-54.
- Heckroth, H. P., B. Fiala, P. J. Gulan, A. H. J. Idris y U. Maschwitz. 1998. The soft scale (Coccidae) associates of Malaysian ant-plants. *Journal of Tropical Ecology* 14:427-443.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. 732pp. The Belknap Press of the Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Houk, E. J. y G. W. Griffiths. 1980. Intracellular symbiontes of the Homoptera. *Annual Review of Entomology* 25:161-187.
- Huang, H. T. y P. Yang. 1987. The ancient cultured citrus ant - a tropical ant used to control insect pests in southern China. *Bioscience* 37:665-671.

- Johnson, C., D. Agosti, J. H. Delabie, K. Dumpert, D. J. Williams, M. von Tschirnhaus y U. Maschwitz. 2001. *Acropyga* and *Azteca* ants (Hymenoptera: Formicidae) with scale insects (Sternorrhyncha: Coccoidea): 20 million years of intimate symbiosis. *American Museum Novitates* 3335:1-18.
- Jolivet, P. 1996. *Ants and plants, an example of coevolution* (enlarged edition). 303pp. Backhuys Publishers, Leiden.
- Karasev, A. V. 2000. Genetic diversity and evolution of closteroviruses. *Annual Review of Phytopathology* 38:293-324.
- Kirkpatrick, T. W. 1952. Notes on minor insect pests of cacao in Trinidad, pp.62-71 en: *A Report of Cacao research, The Imperial College of Tropical Agriculture*, St Augustine, Trinidad, B.W.I.
- Klein, R. W., D. Kovac, A. Schellerich y U. Maschwitz. 1992. Mealybug-carrying by swarming queens of a Southeast Asian bamboo-inhabiting ant. *Naturwissenschaften* 79:422-423.
- Kosztarab, M. 1987. Everything unique or unusual about scale insects (Homoptera: Coccoidea). *Bulletin of the Entomological Society of America* 33:215-220.
- Lambdin, P. y M. Kosztarab. 1988. *Psoraleococcus browni*: a new species of pit scale from Papua New Guinea (Homoptera: Coccoidea: Lecanodiaspididae). *Annals of the Entomological Society of America* 81:724-727.
- Larsen, K. J., S. E. Heady y L. R. Nault. 1992. Influence of ants (Hymenoptera: Formicidae) on *ligamaza* excretion and escape behaviors in a myrmecophile, *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae), and its congeners. *Journal of Insect Behavior* 5:109-122.
- Larsen, K. J., F. E. Vega, G. Moya-Raygoza y L. R. Nault. 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) associated with the leafhopper *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) on gamagrasses in Mexico. *Annals of the Entomological Society of America* 84:498-501.
- Liefke, C., W. H. O. Dorow, B. Hölldobler y U. Maschwitz. 1998. Nesting and food resources of syntopic species of the ant genus *Polyrhachis* (Hymenoptera, Formicidae) in West-Malaysia. *Insectes Sociaux* 45:411-425.
- Liepert, C. y K. Dettner. 1993. Recognition of aphid parasitoids by *ligamaza*-collecting ants: the role of cuticular lipids in a chemical mimicry system. *Journal of Chemical Ecology* 19:2143-2153.
- Majer, J. D. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia - its structure and influence on arthropod diversity, pp.115-141 en: J. LaSalle y I. D. Gault, eds., *Hymenoptera and biodiversity*. CAB International, Wallingford, UK.
- Malsch, A. K. F., E. Kaufmann, H. P. Heckroth, D. J. Williams, M. Maryati y U. Maschwitz. 2001. Continuous transfer of subterranean mealybugs (Hemiptera, Pseudococcidae) by *Pseudolasius* spp. (Hymenoptera, Formicidae) during colony fission. *Insectes Sociaux* 48: (en prensa).
- Maschwitz, U. y M. Dill. 1998. Migrating herdsmen of Mount Kinabalu. *Borneo* 4:32-41.
- Maschwitz, U., W. H. O. Dorow, A. L. Schellerich-Kaaden, A. Buschinger y H. I. Azarae. 2000. *Cataulacus muticus* Emery 1889 a new case of a Southeast arboreal ant-non-mutualistically specialized on giant bamboo (Insecta, Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *Senckenbergiana Biologica* 80:165-173.
- Maschwitz, U., K. Dumpert y K. R. Tuck. 1986. Ants feeding on anal exudate from tortricid larvae: a new type of trophobiosis. *Journal of Natural History* 20:1041-1050.
- Maschwitz, U. y B. Fiala. 1995. Investigations on ant-plant associations in the South-East-Asian genus *Neonauclea* Merr. (Rubiaceae). *Acta Oecologica* 16:3-18.
- Maschwitz, U., B. Fiala, S. J. Davies y K. E. Linsenmair. 1996. A South-East Asian myrmecophyte with two alternative inhabitants: *Camponotus* or *Crematogaster* as partners of *Macaranga lamellate*. *Ecotropica* 2:29-40.
- Maschwitz, U., B. Fiala y W. R. Dolling. 1987. New trophobiotic symbioses of ants with South East Asian bugs. *Journal of Natural History* 21:1097-1107.
- Maschwitz, U. y H. Hänel. 1985. The migrating herdsman *Dolichoderus (Diabolus) cuspidatus*: an ant with a novel mode of life. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17:171-184.
- Mattes, M., J. Moog, M. Werner, B. Fiala, J. Nais y U. Maschwitz. 1998. The rattan palm *Korthalsia robusta* Bl. and its ant and aphid partners: studies of a myrmecophytic association in the Kinabalu Park. *Sabah Parks Nature Journal* 1:47-60.
- McKey, D. y L. Meunier. 1996. Évolution des mutualismes plantes-fourmis - quelques éléments de réflexion. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 10:1-9.
- Miller, D. R. y M. Kosztarab. 1979. Recent advances in the study of scale insects. *Annual Review of Entomology* 24:1-27.
- Morales, M. A. 2000. Mechanisms and density dependence of benefit in an ant-membracud mutualism. *Ecology* 81:482-489.
- Moya-Raygoza, G. y L. R. Nault. 2000. Obligatory mutualism between *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) and attendant ants. *Annals of the Entomological Society of America* 93:929-94.
- Myers, J. G. 1928. Insects exploiters of animal secretions. A chapter of animal behaviour. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* 23:157-173.
- Myers, J. G. 1929. Observations on the biology of two remarkable cixiid plant-hoppers (Homoptera) from Cuba. *Psyche* 34:283-292.
- Nichols, J. R. y T. F. Seibert. 1985. Biological control of the spherical mealybug, *Nipaeococcus vastator* (Homoptera: Pseudococcidae): assessment by ant exclusion. *Environmental Entomology* 14:45-47.
- Nickerson, J. C., W. H. Whitcomb y G. W. Dekle. 1974. *Eriococcus smithi* (Eriococcidae: Homoptera): a new species record for Florida. *Florida Entomologist* 57:285.

- Nielsen, M. G. 1997. Two specialized ant species, *Crematogaster (australis* Mayr group) sp. and *Polyrhachis sokolova* Forel in Darwin Harbour mangroves. *Northern Territory Naturalist* 15:1-5.
- Nixon, G. J. 1951. *The association of ants with aphids and coccids*. 36pp. Commonwealth Institute of Entomology, London.
- Oliveira, P. S. y C. R. F. Brandão. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados, pp.198-212 en: C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Oliveira, P. S. y M. R. Pie. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 27:161-176.
- Ozaki, K., S. Takashima y O. Suko. 2000. Ant predation suppresses populations of the scale insect *Aulacaspis marina* in natural mangrove forests. *Biotropica* 32:764-768.
- Paulson, G. S. 1998. Population ecology of *Formica neoclara* (Emery) (Hymenoptera: Formicidae) and its possible role in the biological control of pear psylla, *Cacopsylla pyricola* (Foerster) (Homoptera: Psyllidae). *Recent Research and Development Entomology* 2:113-124.
- Perfecto, I. y A. Sediles. 1992. Vegetational diversity, ants (Hymenoptera: Formicidae), and herbivorous pests in a Neotropical agroecosystem. *Environmental Entomology* 21:61-67.
- Pesson, P. 1944. *Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de coccides*. 260pp. Ministère de l'Agriculture et du Ravitaillement, Imprimerie Nationale, Paris.
- Pierce, N. E., D. R. Nash, M. Baylis y E. R. Carper. 1991. Variation in the attractiveness of lycaenid butterfly larvae to ants, pp.131-142 en: C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Prins, A. J., Y. Ben-Dov y D. J. Rust. 1975. A new observation on the association between ants (Hymenoptera: Formicidae) and armoured scale insects (Homoptera: Diaspididae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 38:211-216.
- Rico-Gray, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica* 25:301-315.
- Rozario, S. A., R. A. Farrow y P. J. Gullan. 1993. Effects of ant attendance on reproduction and survival of *Eurmeloides punctata* (Signoret) and *Eurymela distincta* Signoret (Hemiptera: Eurymelidae) on eucalypts. *Journal of the Entomological Society of Australia (New South Wales)* 32:177-186.
- Sakata, H. 1994. How an ant decides to prey on or to attend aphids. *Research Population Ecology* 36:45-51.
- Sakata, H. 1995. Density-dependent predation of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) on two attended aphids *Lachnus tropicalis* and *Myzocallis kuricola* (Homoptera: Aphididae). *Research Population Ecology* 37:159-164.
- Sakata, H. y Y. Hashimoto. 2000. Should aphids attract or repel ants? Effect of rival aphids and extrafloral nectarines on ant-aphid interactions. *Research Population Ecology* 42:171-178.
- Samways, M. J. 1983. Interrelationship between an entomogenous fungus and two ant-homopteran (Hymenoptera: Formicidae – Homoptera: Pseudococcidae y Aphididae) mutualisms on guava trees. *Bulletin of Entomological Research* 73:321-331.
- Schultz, T. R. y T. P. McGlynn. 2000. The interactions of ants with other organisms, pp.35-44 en: D. Agosti, J. D. Majer, L. Tennant de Alonso y T. Schultz, eds., *Ants: standart methods for measuring and monitoring biodiversity*. 280 pp. Smithsonian Institution, Washington.
- Schütze, M. y U. Maschwitz. 1991. Enemy recognition and defense within trophobiotic associations with ants by the soldier caste of *Pseudoregma sundanica* (Homoptera: Aphidoidea). *Entomologia Generalis* 16:1-12.
- Seibert, T. F. 1992. Mutualistic interactions of the aphid *Lachnus allegheniensis* (Homoptera: Aphididae) and its tending ant *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 85:173-178.
- Seifert, B. 1996. *Ameisen: beobachten, bestimmen*. 351pp. Naturbuch Verlag, Augsburg.
- Skinner, G. J. y J. B. Whittaker. 1981. An experimental investigation of inter-relationships between the wood-ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores. *Journal of Animal Ecology* 50:313-326.
- Soares, I. M. F. y J. H. C. Delabie. 1999. Influência da população de formigas (Hymenoptera: Formicidae) sobre a população de cochonilhas da “palma” forrageira, *Diaspis echinocacti* (Bouché, 1833) (Hemiptera: Diaspididae). *Naturalia* 24:141-142.
- Stadler, B. y A. F. G. Dixon. 1998a. Costs of ant attendance for aphids. *Journal of Animal Ecology* 67:454-459.
- Stadler, B. y A. F. G. Dixon. 1998b. Why are obligate mutualistic interactions between aphids and ants so rare?, pp.271-278 en: J. M. Nieto Nafria y A. F. G. Dixon, eds., *Aphids in natural and managed ecosystems*. Universidad de León, León, Spain.
- Stadler, B. y A. F. G. Dixon. 1999. Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? *Ecological Entomology* 24:363-369.
- Stadler, B., K. Fiedler, T. J. Kawecki y W. W. Weisser. 2001. Costs and benefits for phytophagous myrmecophiles: when ants are not always available. *Oikos* 92:476-478.
- Stephens, G. R. y D. E. Aylor. 1978. Aerial dispersal of red pine scale, *Matsucoccus resinosae* (Homoptera: Margarodidae). *Environmental Entomology* 7:556-563.

- Sudd, J. H. 1987. Ant aphid mutualism, pp.355-365 en: A. K. Minks y P. Harrewijn, eds., *Aphids, their biology, natural enemies, and control*. Vol. 2A, World Crop Pests, Elsevier, Amsterdam.
- Sullivan, D. J. y W. Völck. 1999. Hyperparasitism: multitrophic ecology and behavior. *Annual Review of Entomology* 44:291-31.
- Tilles, D. A. y D. L. Wood. 1982. The influence of Carpenter ant (*Camponotus modoc*) (Hymenoptera: Formicidae) attendance on the development and survival of aphids(*Cinara* spp.) (Homoptera: Aphididae) in a giant sequoia forest. *Canadian Entomologist* 114:1133-1142.
- Vinson, S. B. y T. A. Scarborough. 1991. Interactions between *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae), *Rhopalosiphum maidis* (Homoptera: Aphididae), and the parasitoid *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hymenoptera: Aphidiidae). *Annals of the Entomological Society of America* 84:158-1.
- Washburn, J. O. y L. Washburn. 1983. Active aerial dispersal of minute wingless arthropods: exploitation of boundary-layer velocity gradients. *Science* 223:1088-1089.
- Way, M. J. 1954. Studies on the association of the ant *Oecophylla longinoda* (Latr.) (Formicidae) with the scale insect *Saissetia zanzibarensis* Williams (Coccidae). *Bulletin of Entomological Research* 113-136.
- Way, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annual Review of Entomology* 8:307-344.
- Way, M. J. y K. C. Khoo. 1992. Role of ants in pest management *Annual Review of Entomology* 37:479-503.
- Weber, N. A. 1944. The Neotropical coccid-tending ants of the genus *Acropyga* Roger. *Annals of the Entomological Society of America* 37:89-122.
- Weber, N. A. 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 48:1-16.
- Williams, D. J. 1998. Mealybugs of the genera *Eumyrmococcus* Silvestri and *Xenococcus* Silvestri associated with the ant genus *Acropyga* Roger and a review of the subfamily Rhizoecinae (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae). *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* London 67:1-64.
- Wimp, G. M. y T. G. Whitham. 2001. Biodiversity consequences of predation and host plant hybridization on an aphid-ant mutualism. *Ecology* 82:440-452.
- Wood, T. K. 1982. Seletive factors associated with the evolution of membracid sociality, pp.175-178 en: M. D. Breed, C. D. Michener y H. E. Evans, eds., *The biology of social insects*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.

Capítulo 12

Metodologías de captura y estudio de las hormigas

C.E. Sarmiento-M.

La abundancia y ubicuidad de las hormigas en los ecosistemas terrestres y en especial en los del trópico podrían indicarnos que su captura es una labor relativamente simple y que se puede conocer la mirmecofauna de una región usando un solo método; no obstante, las diferencias en los objetivos de una investigación más las diferencias que muestran los distintos grupos de hormigas en sus hábitos, sean estas especies, géneros o incluso subfamilias, han marcado el desarrollo de toda una gama de métodos para captura y estudio de estos insectos. El texto más actualizado y de obligatoria consulta para el muestreo estandarizado de hormigas es el editado por Agosti *et al.* (2000). Adicionalmente, para el análisis de datos se recomienda revisar otros documentos como Magurran (1988) y Luwdig y Reynolds (1988) que a pesar de haberse publicado hace algún tiempo, poseen una estructura muy clara y analítica en relación con las complejidades que el investigador enfrentará al describir la información de campo. A continuación se presentarán algunas de las técnicas más utilizadas en los estudios mirmecológicos.

Captura

Disposición espacial de las unidades de muestreo

Para el análisis de los datos de muestreos estandarizados muchos estadísticos requieren que las poblaciones sigan una distribución espacial aleatoria; sin embargo, dado el carácter social de las hormigas así como la especificidad en su escogencia del sitio para anidación, podría pensarse que el estudio de su abundancia y riqueza requieren metodologías estadísticas especiales (Betelsmeyer *et al.* 2000). No obstante, algunos trabajos sugieren que no hay diferencias en la forma de distribuir espacialmente las unidades de muestreo (Sarmiento 2001). En consecuencia, se recomienda usar transectos lineales simples pues son más eficientes. La distancia entre unidades de muestreo puede considerarse como un elemento importante pero algunos estudios sugieren que la mirmecofauna no varía significativamente dentro de un bosque a distancias de hasta 100 metros. Por esta razón no habría mayor diferencia en ponerlas cada 5 o cada 50 metros (Fisher 1999). Con el ánimo de estandarizar los métodos de trabajo entre investigadores y hacer posibles futuras comparaciones o metanálisis, se propone entonces que se pongan las unidades de muestreo cada 10 metros.

Por otro lado, se ha sugerido que las estimaciones de riqueza se basen en la información provista por el número de individuos (Gotelli y Colwell 2001); sin embargo, el carácter social de las hormigas limita seriamente esta posibilidad por lo que

una alternativa viable es anotar la presencia (1) o ausencia (0) de la especie o morfoespecie por trampa y registrar las abundancias como la suma de la frecuencias de captura dentro de la unidad muestral que en este caso es el transecto (Romero y Jaffe 1989, Lattke 2000, Colwell com. pers.).

Captura directa

Este es quizás el método más indicado para tener un cubrimiento taxonómico relativamente completo de la riqueza de hormigas en un lugar y para tener una primera aproximación a los hábitos que las distintas especies pueden mostrar, por esto, la captura directa nunca debería descartarse en estudios de reconocimiento faunístico; no obstante sus notorias bondades, este método tiene tres desventajas que deben considerarse para hacer un plan de trabajo bien diseñado: la primera, y de lejos la más importante, es que la captura directa requiere mucho tiempo y en ocasiones éste es un serio limitante en la investigación; la segunda, también relacionada con la anterior, es que algunas especies son extremadamente pequeñas y habitan lugares crípticos o de difícil acceso con lo que es virtualmente imposible capturarlas sin antes invertir una prohibitiva cantidad de tiempo; la tercera es que este método se ve influenciado por la habilidad del colector para buscar y ver las hormigas en su ambiente. En este sentido la repetitibilidad del estudio o la variación de los datos encontrados por los participantes pueden verse afectadas.

Para este método se suelen usar aditamentos que facilitan el acceso al individuo y limitan la posibilidad de ser mordido o aguijoneado. A continuación describiremos algunos de estos materiales y su modo de empleo.

Hisopos de algodón. En este caso se mantiene a mano un hisopo de algodón impregnado con alcohol y se coloca rápidamente encima de la hormiga empapándola y paralizándola de manera casi inmediata. La ventaja de este método es que no requiere mucha precisión y una vez capturada la hormiga, se transfiere con unas pinzas al vial respectivo dejando el algodón listo para usar de nuevo; no obstante, la mayor desventaja de este método es que es de difícil aplicación en superficies poco firmes e irregulares como ramas delgadas.

Pinzas. Pueden facilitar el acceso a sitios difíciles aunque requieren mayor habilidad que el hisopo de algodón. Un aspecto importante para la apropiada captura es la rigidez de las pinzas; si son muy duras no se deben usar pues fácilmente aplastarán el insecto y lo harán inútil para el trabajo taxonómico. Quizás las mejores son las “Featherweight” pues no maltratan el animal y permiten sujetarlo con propiedad. Se trata de pinzas elaboradas en un metal bastante liviano y suave.

Pinceles. Un pincel delgado de punta relativamente aguda y frecuentemente empapado con alcohol es excelente para la captura de ejemplares medianos y pequeños; no requiere excepcionales habilidades de captura y puede llegar a las más variadas superficies; de otro lado, si el alcohol toca la hormiga, la captura está prácticamente asegurada pues además de su acción química, la fuerza cohesiva del líquido detiene el animal. Dado su tamaño, algunas especies de hormigas legionarias (Ecitoninae), ponerinas como la famosa Conga (*Paraponera clavata*) y hormigas Arrieras o Parasol (*Atta*) se encuentran fuera del alcance de este instrumento. Es importante resaltar que en ocasiones el olor a alcohol puede llegar a alarmar los insectos antes que el pincel los toque por lo que se recomienda estar atento a esta posibilidad.

Aspiradores. Se consiguen muchas variantes de estos aparatos con varios niveles de complejidad. Los aspiradores de succión con la boca son de fácil manejo y tienen la ventaja de permitir el acceso a lugares recónditos; no obstante, en ocasiones su uso intensivo puede conllevar a problemas clínicos ya que sus filtros de salida no retienen esporas de hongos o microorganismos. Otro problema potencial es que las hormigas pueden liberar ácidos al aire que luego pueden afectar los pulmones (Bestelmeyer *et al.* 2000). Existen bombas manuales de caucho como las usadas para pipetas de vidrio o hay aspiradoras eléctricas que desempeñan una buena labor aunque en este caso la cantidad de material no deseado que se aspira puede ser inconveniente.

Ya en el campo, hay varios aspectos a tener en cuenta para mejorar los resultados; en primer lugar, las hormigas presentan variación horaria en sus actividades de forrajeo por lo que esto debe considerarse durante el diseño del plan de

captura. En segundo lugar, se debe recordar que nuestra presencia es mucho más que notoria para estos pequeños insectos y que cuando nos acercamos a un sitio, nuestras pisadas pueden ser equivalentes a pequeños movimientos sísmicos y por ende es posible que las especies más crípticas, muchas veces las más interesantes, se escondan inmediatamente o permanezcan paralizadas por un tiempo. En consecuencia, es recomendable llegar suavemente al sitio y ubicarse en una posición cómoda que le permita acceder al entorno con facilidad sin mayores desplazamientos. Capturar en el sitio durante más de 10 minutos sin hacer movimientos bruscos facilitará que se esté allí cuando las especies más crípticas reinicien sus labores y “aparezcan”.

A fin de estandarizar la captura directa y hacer posible la comparación de resultados, se recomienda definir como unidad de muestreo un lapso de 10-15 minutos en un espacio constante en cada muestreo; en cada unidad de muestreo se coleccionan todas las hormigas que se encuentren buscando representantes de todas las morfoespecies en todos los microhábitats posibles. Si el trabajo de captura se hace entre varias personas, se sugiere distribuir el esfuerzo de manera uniforme para reducir el sesgo debido a las diferencias individuales. Asignar un número a cada persona y trabajar en el mismo orden de manera rotativa es una buena opción.

Los ejemplares de cada unidad de muestreo se depositan en un frasco de cierre hermético con alcohol etílico (mínimo al 75%). Se recomienda tener dos tipos de etiquetas, una de ellas se puede imprimir previamente al viaje y debe contener datos básicos de localidad (país, departamento, municipio, sitio) dejando espacios para altitud, fecha y colector. Vale anotar que el dato de posición geográfica es quizás una de las formas de referencia más precisa y dados los bajos precios de los geoposicionadores manuales, se recomienda fuertemente su uso. La segunda etiqueta tendrá la información acorde con el tipo de trabajo que se esté haciendo. Si se está haciendo un muestreo estandarizado, es importante registrar las variables que servirán para buscar explicaciones a la riqueza o abundancia encontradas; el tipo de microhábitat (a,b,c,...), tipo de muestreo (m = manual), cobertura, etc. Otros datos metodológicos como número del transecto (1,2,3,...) número de unidad muestral (1,2,3,4,...10) serán vitales.

En ocasiones es posible desarrollar sistemas de codificación para consignar esta información de la segunda etiqueta de manera ágil pero es importante advertir que estos códigos deben ser muy claros y deben estar acompañados de la etiqueta básica. Esto último se recomienda habida cuenta de los no pocos frascos en colecciones y museos con códigos intraducibles de investigadores que ya nadie conoce. La segunda etiqueta de un frasco en un muestreo hipotético puede tener el siguiente código b-d-2-4. Éste significa que la muestra corresponde al microhábitat b, viene de captura directa, en el transecto número 2, y es la cuarta unidad muestral. Esta etiqueta debe escribirse con lápiz de mina blanda o rapidógrafo con tinta china sobre papel dúrex o Canson y se debe depositar dentro del frasco, nunca en el exterior pegada con cinta.

Cebos

Se trata de pedazos de alimento puestos sobre un cuadrante de papel o un trozo plástico. En este caso, el cebo puede ser una fuente de proteína o de azúcar húmedos. Atún o un hisopo de algodón impregnado con agua azucarada pueden cumplir esta función respectivamente. Se recomienda estandarizar el tamaño del cebo a fin de hacer más comparable la información. Este método se ve fuertemente influenciado por el tipo de cebo. De otra parte, las hormigas que se capturan con más frecuencia son especies generalistas o dominantes. La revisión continúa de estos cebos revelará los cambios en la composición de hormigas que se acercan; Bestelmeyer *et al.* (2000) sugieren dejar las trampas entre 60 y 90 minutos como lapso suficiente para registrar las especies dominantes. Para el uso de estas trampas en árboles, se puede colocar el cebo dentro de un vial pequeño con agujeros de varios tamaños y sujeto a la rama mediante un alambre o cuerda. Brandão y Silvestre (en Bestelmeyer *et al.* 2000) indican que son necesarias 1.800 trampas de cebo para capturar un 90% de la mirmecofauna que visita esta fuente de alimento en el Cerrado brasileño. Para la colección de las hormigas que llegan a la trampa se recomienda usar un aspirador (Bestelmeyer *et al.* 2000)

Trampas de caída

En general una trampa de caída es un recipiente de superficie interna lisa y casi perpendicular lleno hasta la mitad con una mezcla compuesta de dos terceras partes agua, unas gotas de jabón líquido y una tercera parte de alcohol etílico; la trampa se dispone enterrada a nivel del suelo de manera que las hormigas que la merodeen, caigan y queden atrapadas (Figura 12.1). Los diseños y tamaños pueden variar aunque los vasos plásticos desechables son bastante prácticos y baratos. La profundidad mínima de estos debe ser de 10cm. Los muy pequeños son más difíciles de manejar y algunas especies no caerán mientras que los grandes incluirán animales grandes no deseados en el muestreo. La principal limitante de esta trampa se presenta cuando el terreno es difícil de excavar, como en cantos rocosos o suelos con muchas raíces. El éxito de estas trampas descansa en su adecuado montaje para lo cual se recomienda:

1. Durante la excavación del hoyo, perturbar lo menos posible el área circundante, el suelo extraído se debe colocar en un pequeño montón, el hoyo debe ser suficientemente profundo para que el borde de la trampa esté al nivel de la superficie del suelo y tenga varios puntos de contacto como palitos, rocas o pedazos de hoja que faciliten la llegada de las hormigas. Estos bordes se deben rellenar con la tierra extraída del hoyo.

2. Una vez enterrada la trampa trate de ubicar la hojarasca en una disposición similar a la encontrada inicialmente y coloque una hoja grande que apenas tape el vaso sin tocarlo. Un

palito atravesado que no toque los bordes de la trampa puede servir de soporte para la hoja que queda encima, pues esta puede perder rigidez con las horas y terminar tapando la entrada o convirtiéndose en un puente de escape o de acceso al cebo.

Todas estas precauciones están dirigidas a simular el ambiente original de suerte que las hormigas transiten “normalmente” por allí. Áreas despejadas con suelo compactado a mano, no son muy apetecidas por hormigas que acostumbran patricular entre la hojarasca. Bestelmeyer *et al.* (2000) recomiendan, cuando es posible, dejar las trampas cerradas en el sitio por varios días antes de destaparlas y agregar el líquido preservante, esto con el fin de evitar el “efecto de excavación” el cual incrementa el número de hormigas capturadas debido a la generación del nuevo hábitat.

Al enterrar una trampa vale usar siempre un vaso doble de manera que al rellenar sus bordes todo el material caiga en el vaso interior. Este vaso se retira posteriormente dejando el vaso inferior limpio, bien enterrado y listo para aplicar el líquido de captura sin dejar objetos dentro como hojas o palitos; además, se facilita la posterior separación de muestras pues el líquido estará más limpio.

Se puede colocar cebo en las trampas mediante un alambre delgado ensortijado en un extremo. El alambre se puede sujetar al vaso enterrándolo en la parte interna apenas encima del nivel del líquido. El ensortijado donde va el cebo debe quedar centrado y a la altura del borde superior de la boca del vaso. El tipo de cebo colocado puede determinar el tipo de hormigas capturadas; una fuente de azúcar o una de proteína pueden usarse de manera estándar; en el primer caso se enreda al alambre un hisopo de algodón empapado con agua azucarada, en el segundo se ensartada en el alambre un pedazo de salchicha; aunque pueden usarse otro tipo de carnes, ésta se sugiere dada la facilidad para manejo y para estandarización del tamaño del cebo. Recuerde que el tipo de cebo necesariamente sesgará los resultados.

Se recomienda el uso de señales o marcas notorias como un pedazo de cinta señalizadora o una banderola localizada a un metro de altura encima de la trampa. Se puede gastar mucho tiempo buscando una trampa colocada hace dos días y cuando hablamos de muestreos con más de 100 trampas, puede ser difícil recordar donde está cada una. Además, ocurre que gastamos buen tiempo buscando una trampa que no aparece sin saber si no está porque no es el lugar correcto o por que algún animal se la ha llevado, hecho que no es raro. Estas trampas se suelen dejar en el lugar por 48 horas. No obstante si ocurren lluvias fuertes en el área, puede ser necesario reducir el tiempo, de otro modo se rebosarán y se perderán los insectos.

El traspaso de la muestra del vaso al vial debe hacerse con mucho cuidado y detalle pues muchos “mugrecitos” que

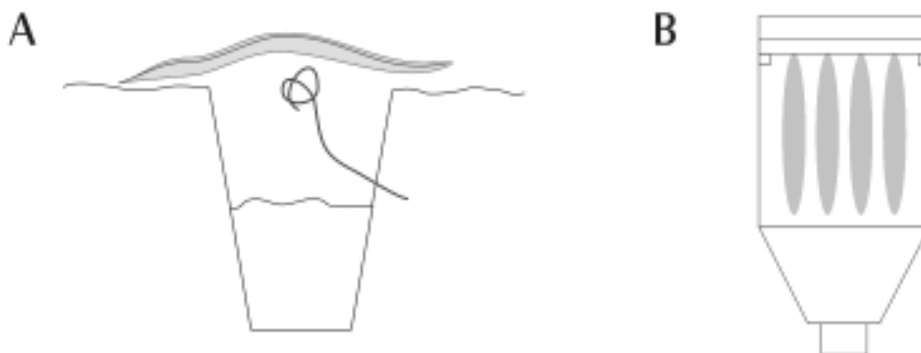


Figura 12.1 A. Diagrama en vista lateral de una trampa de caída con alambre para el cebo y una hoja cubriéndola parcialmente. B. Diagrama en vista lateral de una trampa Winkler

vemos pueden ser minúsculas hormigas de géneros poco estudiados. También ocurre que las hormigas quedan atrapadas entre las patas de animales mas grandes y solo aparecen cuando hay un lavado juicioso de lo encontrado en la trampa. En el sitio de captura se recomienda hacer un primer traspaso a un frasco suficientemente grande que facilite lavar completamente el vaso. Ya en un lugar mejor habilitado y cómodo, se puede hacer una primera limpieza de la muestra para pasarla a un vial. La muestra de cada trampa se debe depositar en viales individuales con las etiquetas respectivas y alcohol nuevo. Tal como se indicó en la sección de captura directa, se pueden desarrollar codificaciones para acelerar la captura de datos y el trabajo de campo en general. Al usar un vial para cada trampa, se podrá analizar la variación dentro de cada transecto y se hará un registro más fino de las preferencias de cada especie.

Trampa Winkler

Esta trampa está dirigida principalmente a capturar artrópodos del suelo y en el caso de hormigas, es excelente para grupos hipógeos y muy crípticos que con frecuencia son escasos en capturas directas. Puede decirse que la trampa Winkler es una modificación para campo de un embudo de Berlesse pues opera bajo el mismo principio, colocar una muestra de suelo o de hojarasca dentro de la trampa y obligar a que los insectos caigan al frasco colector gracias a las adversas condiciones de sequía a que la muestra es sometida (Figura 12.1).

Esta trampa se usa de la siguiente manera: rápidamente se pone el suelo y la hojarasca en una bolsa plástica hermética grande para evitar que los animales huyan ante la perturbación. Una vez llena la bolsa o bolsas plásticas con la cantidad necesaria para llenar las bolsitas de la trampa, se pasan pequeños montones por el cernidor agitando fuertemente para que caiga al frasco inferior la mayor cantidad posible de

animales y hojarasca de pequeño tamaño, este frasco debe estar seco. El material cernido se pasa a las bolsitas de la Winkler. Las bolsitas llenas no deben tener más de 5cm de ancho para así estimular la salida de ejemplares. Para la definición de la unidad muestral existen dos posibilidades: En la primera se considera que dado que la profundidad y características del suelo cambian de sitio en sitio, es preferible usar la Winkler con sus bolsitas llenas como unidad de medida. En el segundo caso, se usa un área de terreno estándar (1m² es lo mas usado). Esta unidad se puede demarcar con un cuadrante portátil que se puede desarmar fácilmente para así rodear pequeñas plantas (Bestelmeyer *et al.* 2000).

Una vez las bolsitas se han llenado y colocado dentro de la trampa, se debe cerrar herméticamente la Winkler y dejar en un lugar donde nadie la toque. No permita que le llegue la lluvia. Esta debe recibir sólo parcialmente la luz solar directa. El frasco inferior de la Winkler se deja lleno hasta una tercera parte con alcohol etílico al 75%. Pasados dos días y habiendo comprobado que no caen más insectos de la trampa al frasco, traspase los insectos a un frasco más pequeño con alcohol teniendo cuidado de no dejar “mugrecitos” en el frasco colector como se explicó previamente. Algunos autores recomiendan, al cabo de los dos días, remover el contenido de las bolsitas Winkler para garantizar la salida de todas las hormigas (Bestelmeyer *et al.* 2000). Coloque la etiqueta con todos los datos teniendo en cuenta las mismas recomendaciones hechas en la sección de captura directa. En ocasiones puede darse que se requiera más de una Winkler para 1m² de muestra por lo que el etiquetado de cada Winkler debe indicar claramente esta situación.

Agitación de follaje

Con esta técnica se busca muestrear hormigas que se encuentran forrajeando en las ramas y hojas de plantas al al-

cance del investigador. El agitador de follaje consta de un colector y un palo. El colector es un lienzo o plástico blanco resistente sujeto en los extremos por dos palos o varillas delgadas dispuestas en cruz, la tela no debe quedar muy tensa. La vegetación se golpea enérgicamente y varias veces con un palo largo (Southwood 1978). Se recomienda revisar el área previamente al golpeteo a fin de evitar accidentes con un avispero o un animal venenoso. Las hormigas que caen al colector deben recogerse inmediatamente con un aspirador o un pincel.

Separación y montaje de especímenes

Una vez se ha realizado la captura de especímenes se inicia la etapa crítica de separarlos y ponerlos en alcohol limpio conservando sus respectivos datos. En primer lugar, se recomienda revisar cuidadosamente todos los viales lo antes posible a fin de evitar que las muestras se sequen; también es conveniente procesarlas tan pronto como sea posible pues de lo contrario la descomposición o daño del material será inminente. Si considera que el alcohol es muy viejo (más de 3 días en un frasco abierto expuesto al sol) o que la muestra es muy sucia, cambie el alcohol. Como se planteó anteriormente, la limpieza debe hacerse con suficiente tiempo y cuidando revisar detenidamente todos esos “mugrecitos” que pueden ser diminutas hormigas pertenecientes a taxa poco capturados.

En ocasiones durante la limpieza misma de la muestra aparecen ejemplares interesantes que se quieren separar inmediatamente. En este caso es imperativo acompañar este insecto en su vial de una serie completa de las etiquetas respectivas y anotar esto en la base de datos pues recuerde que su muestreo tendrá como producto básico una matriz especie/muestra en hoja de cálculo y de este archivo se desprenderán todos los análisis posteriores. Las muestras provenientes de trampas de caída y las de las de trampas Winkler, requieren una significativa porción de tiempo en la limpieza. A continuación se presentan dos técnicas para agilizar esta labor; en los otros casos, estos métodos no son tan urgentes.

Técnica 1. En un lugar bien iluminado, sumerja parcialmente una cantidad de muestra en un extremo de una bandeja panda de color claro que contenga agua y una gota de jabón; dispérsela gradual y ampliamente hacia el otro extremo con la ayuda de unas pinzas o un pincel mientras localiza y recoge todas las hormigas. Si puede marcar con cuadrícula la superficie de la bandeja, esto ayudará mucho. Recuerde agitar cuidadosamente todas las piedritas y palitos que encuentre para asegurar que ha retirado todas las hormigas. Pase este material a un vial con alcohol limpio y con las correspondientes etiquetas.

Muestreo de vegetación del dosel

Si bien el dosel es una de las zonas más interesantes para el muestreo de la riqueza biológica de los bosques tropicales, las dificultades logísticas para su acceso la hacen una de las menos conocidas. En el caso de hormigas, se pueden hacer muestreos con trampas Malaise adaptadas para ser izadas, trampas de caída suspendidas de cuerdas, cebos en viales y con aspersión de algún biocida (técnica llamada en inglés fogging (Erwin 1983)); esta última es quizás la técnica más adecuada.

Técnica 2. Extracción en agua salada (Lattke 2000). Se tibia agua en un beaker sin que llegue a estar muy caliente o hirviendo, se agrega sal poco a poco hasta el punto en que no sea posible disolver más, transfiera la muestra a un frasco graduado de no más 4cm de diámetro y saque el alcohol; adicione la solución salina, tape e invierta el frasco suavemente varias veces. Los restos de material inorgánico se precipitarán mientras que el material orgánico flotará. Golpee suavemente el frasco para separar materiales y burbujas adheridos a los organismos. Deje el frasco quieto por unos 15 segundos y luego retire rápidamente el material flotante usando una malla rígida. Lave el material con alcohol. Repita este proceso dos o tres veces lavando con alcohol cada vez. Coloque el filtrado en una caja de petri con alcohol y separe las hormigas del resto de material orgánico. Revise el precipitado pues hormigas grandes y pesadas pueden encontrarse allí.

Una vez se han separado todas las muestras en viales con alcohol limpio, se puede iniciar su montaje. En este punto es importante recalcar que la determinación taxonómica de las hormigas es mucho más fácil para el especialista si estas están montadas en alfiler, por esto, debe hacerse el montaje de la manera más profesional y seleccionando la mayor cantidad de “morfoespecies”. En ocasiones, es conveniente tener la asesoría de un taxónomo experimentado para saber cuáles ejemplares montar y cuáles no. Por otro lado, dado el tamaño de la gran mayoría de estos animales, se debe usar montaje en triángulo. Se trata de un triángulo de no más de 10mm de largo por 2mm de diámetro que va insertado por su base a un alfiler de papel duro como *Canson* o *Bond* de grueso calibre, pH neutro; la hormiga va sujeta por su costado derecho contactando solamente la mesopleura, con una pequeñísima cantidad de pegante soluble en agua como el pegante escolar, éste es generalmente de color blanco y tiene como base química un tipo de polivinilo.

Las siguientes recomendaciones acerca de la posición más recomendada para el espécimen se derivan del excelente documento de Lattke (2000). Se saca la hormiga del alcohol y se le extienden las patas hacia abajo sujetándola por un tiempo sobre un papel absorbente para extraer el alcohol; se deja

secar en esta posición un tiempo más y se le gira cuidadosamente la cabeza hacia la izquierda. Se pega al triángulo y se deja secar. Recuerde aplicar muy poco pegante para no untar otras partes del animal. Sostenga el ejemplar hasta que seque. Las patas hacia abajo y la cabeza girada hacia la izquierda facilitarán enormemente la observación de estructuras y la determinación. Inserte el alfiler en la base del triángulo hasta la altura apropiada para manipulación del alfiler y colocación de las etiquetas; haga esto sobre un pedazo de madera que tenga un pequeño agujero, así evitará que el triángulo se doble o deforme. También puede hacer este proceso en triángulos previamente insertados en los alfileres. En este caso se puede usar un montículo de plastilina desde el cual insertar el alfiler y moverlo hasta la posición exacta para que toque la hormiga; la plasticidad de este material permite un secado firme del pegante sin tener que sujetar directamente el material todo el tiempo. Si hay partes rotas como antenas o patas, péguelas a un triángulo adicional en el mismo alfiler donde está el resto del animal.

Las etiquetas, generalmente de 20 por 10 mm, se elaboran en papel grueso libre de ácido. Esta precaución es cada vez más importante en el montaje profesional de insectos pues muchas colecciones están perdiendo valiosos datos o se encuentran invirtiendo una gran cantidad de tiempo y esfuerzo duplicando o recuperando la información, dada la degradación que sufren los papeles usados anteriormente. La mejor tinta a usar es la tinta india o también conocida como tinta china; también son útiles las etiquetas impresas en láser. El alfiler se inserta en el costado derecho de la etiqueta de manera que ésta también sirve de protección para el espécimen.

La información de las etiquetas debe seguir dos principios, claridad y precisión. Consignada con letra legible, la etiqueta debe responder a dos preguntas básicas de la investigación: dónde y cuándo. Los datos geopolíticos de la localidad deben disponerse jerárquicamente (país, departamento o estado, municipio y sitio), luego la altitud, y si es posible, las coordenadas geográficas bajo el sistema internacional Mercator. Vale anotar que si bien las coordenadas suplantán con mayor precisión toda la información geopolítica, es bueno conservar ésta ya que es más familiar para los investigadores y sirve para controlar la veracidad de los datos numéricos. Es muy fácil cometer un error de digitación de un número y la hormiga terminará con datos de captura 100km al norte de donde realmente se encontró. Para los datos de fecha se recomienda usar el sistema francés de referencia: día en números, mes con las tres primeras letras y el año completo (p. ej.: 1 may 1968). Es muy frecuente el uso de mes en números romanos pero este puede prestarse para confusión, máxime cuando se hacen las etiquetas a mano. No son

pocos los ejemplos de etiquetas con datos de fecha dudosos. El colector es otro dato que va al final y puede ir acompañado del número de colección del investigador. Una segunda etiqueta puede adicionarse con datos de las características del hábitat y método de captura. Almacene las hormigas en cajas debidamente elaboradas para tal propósito; éstas deben estar bien cerradas y deben tener una bola de naftalina bien asegurada en su interior.

El material está a punto para su fase más importante, es decir para ser entregado al taxónomo. Se recomienda hacer contacto con el especialista previo al inicio del trabajo de campo. Esta persona puede darle muy buenas ideas sobre la captura y preservación. Recuerde que cuando el taxónomo acepta determinar el material de su trabajo, está prestando una colaboración invaluable y en muchas ocasiones, puede estar interrumpiendo sus propias investigaciones para ayudarle. Coordine previamente y establezca claramente las condiciones de trabajo. De otro lado, si bien el trabajo puede tener una duración limitada, la colección no. Se debe definir previamente una buena colección pública donde dejar los ejemplares y si se pueden dejar duplicados en más de una institución, es mejor. Como se ha mencionado antes, es clave que previa iniciación del estudio se revise la disponibilidad de taxónomos y colecciones que sirvan de referente para el trascendental trabajo de determinación taxonómica.

Si va a enviar el material por correo, empáquelo siempre pensando como si ese precioso envío fuera a ser pateado y lanzado de lado a lado por los aires. Entierre los alfileres muy bien en la espuma de base de la caja para evitar que los animales se muevan, o lo peor, salten por toda la caja; déje los especímenes a distancias mayores a las que permitan contacto entre ellos por si empiezan a girar en el alfiler. Otra buena opción es sujetar el espécimen con alfileres adicionales enterrados en los costados. Cierre bien la caja y coloque una etiqueta con las direcciones del remitente y del destinatario. Coloque esta caja dentro de otra más grande rellena por todos los costados con pedazos de icopor o algún material que sirva de amortiguador. Coloque adentro copia de la carta con el listado de material que va mandar adicionalmente y ciérrela muy bien; sabrá que la cantidad de material amortiguador es la apropiada porque tendrá que hacer un poco de presión para cerrar la caja debido al “exceso” de éste. Coloque la etiqueta con las direcciones del destinatario y del remitente además de las etiquetas que identifican que se trata de especímenes DELICADOS, secos y muertos para estudio científico y sin valor comercial. Prefiera pagar un poco más en el servicio de correo para garantizar que el material sea tratado de mejor manera.

Manejo y análisis de la información

En general los datos se deben organizar en hojas de cálculo con tablas de especies por transecto. Es recomendable usar el mismo listado de especies en cada tabla, actualizando esta lista por cada muestreo. Un mismo lista-

do facilita transportar información de una hoja a otra para otros análisis. Además se dejan columnas y filas para totalizaciones parciales. Éstas son muy útiles para análisis parciales y controles (Tabla 12.1).

Tipos de análisis que se pueden hacer

Curva de acumulación de especies

Es quizás una de las herramientas más importantes para apreciar la representatividad de la muestra. Se trata de un plano cartesiano en el que se va registrando el número acumulado de especies (riqueza acumulada) que hay para la zona. Esto es, si en la primera unidad muestral se capturaron 10 especies de hormigas, entonces en el plano cartesiano el punto que indica la riqueza acumulada para ese muestreo

tendrá las coordenadas (1, 10); ahora, si en la segunda unidad muestral se capturan 10 especies pero dentro de ellas hay 8 que no se habían capturado antes; entonces la cifra acumulada de riqueza para la zona es de 18 y las coordenadas del segundo punto serán 2, 18 (Figura 12.2). Este proceso se repite con cada nueva unidad muestral. Vale reiterar aquí que dado el carácter social de estos insectos, la unidad de muestreo para los datos de abundancia es el transecto. De cada trampa de caída o de cada unidad de captura manual solo se puede registrar presencia de cada especie.

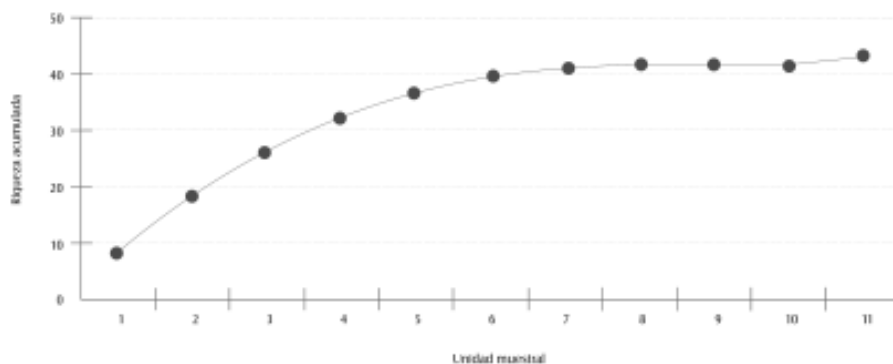


Figura 12.2 Curva de acumulación de especies a partir de un muestreo estructurado

Estas curvas de acumulación arrojan una forma característica de la que podemos decir dos cosas. En primer lugar, es manejable desde el punto de vista matemático, con lo que puede haber fórmulas que se ajustan muy bien a este patrón. En segundo lugar, el comportamiento de la curva es predictivo en el sentido que permite tener una aproximación al número de especies que puede haber en una región, dado que la porción final de la curva es asintótica.

La curva de acumulación expresa entonces en qué punto se encuentra el muestreo con relación al número total de especies que hay en una región y permite conocer el número de muestreos que se necesitan para obtener una muestra representativa de la riqueza biológica del lugar. Si la gráfica de este muestreo presenta una curva de acumulación cuya pendiente es todavía muy alta, entonces estamos muy lejos de coleccionar una muestra completa de las hormigas del lugar; si en cambio, la curva se hace muy plana en su parte final, el muestreo es bastante bueno y estamos cerca de tener un inventario completo. Otro buen referente del nivel de muestreo realizado se encuentra en publicaciones de inventarios de lugares similares.

Estimación de la riqueza

Con base en la curva de acumulación de especies se puede hacer una predicción cualitativa de la riqueza biótica. No obstante, al adicionar a este muestreo el número de individuos o la frecuencia de captura de las especies (abundancia), es posible tener una predicción matemática mucho más refinada. Tal es el caso del estimador Chao2 que utiliza particularmente el número de especies con abundancia 1 y con abundancia 2 (Colwell y Coddington 1994). El algoritmo es como sigue:

$$S_2 = S_{\text{obs}} + (L^2/2M)$$

S_{obs}	= especies observadas
L	= Especies con abundancia 1
M	= Especies con abundancia 2

Robert Colwell diseñó un paquete estadístico llamado EstimateS que calcula la riqueza de un lugar a partir del muestreo estructurado. Se puede acceder gratis a este paquete siempre y cuando en su uso se hagan los respectivos reconocimientos, en la dirección de internet: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. (vale anotar que pronto habrá una versión ampliada de este programa)

Hay un muy buen artículo revisional clásico de Colwell y Coddington (1994) en donde se explican los diferentes índices de estimación de diversidad que se han inventado, sus requerimientos y características. Vale la pena remitirse a esta referencia para conocer con claridad las condiciones del trabajo. También se recomienda el trabajo de Gotelli y Colwell (2001).

Índices de diversidad.

Sobre el particular existe en la actualidad una gran disparidad de criterios; pues luego de la proliferación de índices y algoritmos, algunos autores proponen simplemente volver a la comparación de los datos de riqueza y abundancia. Otros investigadores avalan índices de diversidad como los números de Hill. Libros como el de Ludwig y Reynolds (1988) y Magurran (1988) son excelentes guías para iniciarse en este complejo tema.

Proporciones por niveles tróficos o por hábitos.

En este caso se puede cuantificar el número y proporción de especies por cada nivel trófico o por tipos de hábitos. Esta es una herramienta útil para describir características del lugar de acuerdo con la oferta de recursos para las hormigas. Se debe ser muy cuidadoso para la asignación de una especie a cada categoría acudiendo a la literatura, al conocimiento de los especialistas y a los datos de campo. Estos criterios pueden ajustarse según las condiciones del trabajo y la disponibilidad de información. Lo más importante es tener claros los elementos de juicio para la definición de cada uno y para la asignación de una especie a una categoría. Abajo se listan algunas categorías sugeridas:

- Estrato de forrajeo: hipogeo, epigeo, arbóreo
- Tolerancia a la perturbación: propias de pastizales, propias de rastrojos de 2m propias de bosques secundarios, propias de bosques maduros
- Nivel trófico: descomponedoras, carnívoras, herbívoras, omnívoras

En algunos casos una especie se puede asignar a más de una categoría. Entonces lo más conveniente es que para el análisis cuantitativo, el valor de esta especie se divida en el número de categorías donde aparece: por ejemplo, una hormiga se encuentra tanto bajo la hojarasca como en el estrato arbóreo y por tanto se asignaría a las dos categorías del estrato de forrajeo, entonces lo que se hace es dividir su valor (1) por dos, de manera que el registro será 0.5 para la categoría “hipógeo” y 0.5 para “arbóreo”

Comparaciones temporales y espaciales.

Es necesario hacer comparaciones estadísticas entre los muestreos ya sea en términos temporales o espaciales. Es muy importante considerar el tipo de datos que se obtienen, puesto que esto determina la prueba estadística apropiada. No se debe tener temor por emplear pruebas no paramétricas, ya que éstas son bastante buenas y a veces mejores que las paramétricas en algunos casos. Si no hay mucha experiencia

sobre el análisis estadístico, libros como el de Fowler y Cohen (1982) o el de Magurran (1988), son excelentes introducciones aplicadas directamente a los casos de la biología de campo. Infortunadamente las bioestadísticas más difundidas se ajustan más a problemas clínicos o de laboratorio y no a las particularidades del trabajo de campo. Hay libros mucho más completos como la estadística de Zar (1999).

Dado que se emplean varios métodos para la captura de hormigas, se aconseja al comienzo hacer cada una de las estimaciones mencionadas anteriormente por separado. Esto permite analizar con mayor precisión lo que ocurre con los insectos.

Para iniciar el análisis se recomiendan los siguientes pasos:

1. Construcción de una tabla de datos para cada criterio de análisis por cada grupo de trabajo, como se indica en la Tabla 12.1
2. Realización y comparación de curvas de acumulación de especies por cada método de muestreo
3. Comparación la riqueza y diversidad obtenidas por cada método de muestreo
4. Realización de curva de acumulación de especies juntando la información de todos los métodos de captura
5. Comparación de riqueza y diversidad juntando los datos de todos los métodos de captura
6. Señalamiento de los hábitos de las especies en la tabla de acuerdo con los criterios definidos
7. Con datos acumulados de salidas anteriores, se realizan comparaciones a fin de determinar cambios en la dinámica de los lugares

Equipo

A continuación se presenta un listado de material de campo sugerido.

- Libreta de campo
- Rapidógrafos No. 0.3 y/ó 0.2 y tinta china
- Lápiz (mina blanda B)-tajalápiz-borrador
- Pinzas de punta plana y lisa
- Reloj cronómetro
- Navaja
- Recipientes o cajas plásticas resistentes y herméticas
- Cámara fotográfica con lente macro
- Papel Canson o Dúrex blanco para etiquetas (libre de ácido)
- 500m de cuerda plástica de vivo color (amarillo, naranja o rojo)
- Cinta de enmascarar
- Marcador de tinta indeleble
- Alfileres entomológicos
- Cebos
- Naftalina para los recipientes de transporte
- Pinceles delgados de pelo fino

- Alcohol etanol 75%
- Trampas Winkler
- Bolsas, frascos o viales con cierre hermético
- Vasos plásticos para trampas de caída
- Pala de jardinería
- Alambre maleable
- Botella hermética para agua
- Jabón líquido o shampoo
- Algodón
- Salchicha y azúcar

Agradecimientos

El autor agradece a John Lattke, Robert Colwell y Ángela Amarillo por sus sugerencias y colaboraciones. Este documento se preparó con el apoyo económico de la Fundación Nacional de Ciencia de los Estados Unidos, NSF, proyecto DEB No 9972024 a nombre de M. Sharkey (Universidad de Kentucky) B. Brown (Museo de Historia Natural de Los Angeles).

Literatura citada

- Agosti, D., J. Majer, L. Alonso y T. Schultz, eds. 2000. *Ants, Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian. Washington.
- Colwell, R. y J. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 345:101-118.
- Bestelmeyer, B., D. Agosti, L. Alonso, C. Brandão, W. Brown, J. Delabie y R. Silvestre. 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants, pp.122-144 en: D. Agosti, J. Majer, L. Alonso y T. Schultz, eds., *Ants, standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian. Washington.
- Erwin, T. 1983. Beetles and other arthropods of tropical rain forest canopies at Manaus, Brazil, sampled by insecticidal fogging, pp.59-79 en: S. Sutton, C. Whitmore y A. Chadwick, eds., *Ecology and management of tropical rain forest*. Blackwell. Oxford.
- Fowler, J. y L. Cohen. 1982. *Statistics for ornithologist*. British Trust for Ornithology. London.
- Fisher, B. 1999. Improving inventory efficiency: a case study of leaf-litter ant biodiversity in Madagascar. *Ecological Applications* 9(2):714-731.
- Gotelli, N. y R. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4(4):379-391.
- Heyer, W., Donnelly, M., McDiarmid, R., Hayek, y L., M. Foster. 1984. *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press. Washington.
- Lattke, J. 2000. Specimen processing, pp.155-171 en: D. Agosti, J. Majer, L. Alonso y T. Schultz, eds., *Ants, standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian. Washington.
- Luwding, J. y J. Reynolds. 1988. *Statistical ecology: A primer on methods and computing*. John Wiley y Sons.
- Magurran, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. New Jersey. USA.
- Romero, H y K. Jaffe. 1989. A comparison of methods for sampling ants (Hymenoptera, Formicidae) in savannas. *Biotropica* 21(4):348-352.
- Sarmiento, C. 2001. Comparación de tres clases de transecto para captura de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en dos formaciones vegetales. *Caldasia* 22(2):317-326.
- Southwood, T. 1978. *Ecological methods: with particular reference to the study of insect populations*. Chapman and Hall. London.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall.



Tabla 12.1 Hoja modelo para analizar datos de una salida de campo

LISTADO DE ESPECIES COLECCIONADAS EN LA SEGUNDA SALIDA (ENE 2002)														
	ESPECIE	CAPTURA MANUAL					TRAMPA DE CAÍDA						TOTAL M + C	
		Transecto					Transecto							
		A	B	C	D	E	TOTAL	A	B	C	D	E		TOTAL
DOLICHODERINAE														
1	<i>Dorymyrmex</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	<i>Linepithema</i> sp. 1	0	2	0	1	2	5	0	2	0	3	5	10	15
3	<i>Linepithema</i> sp. 2	0	0	0	1	0	1	4	0	6	0	0	10	11
ECITONINAE														
4	<i>Labidus praedator</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	2
5	<i>Neivamyrmex iridiscens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	3
6	<i>Neivamyrmex spinolai</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
7	<i>Nomamyrmex esenbecki</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	2
FORMICINAE														
8	<i>Brachymyrmex</i> sp 1	0	1	0	2	0	3	1	0	0	0	0	1	4
9	<i>Brachymyrmex</i> sp 2	2	0	0	1	0	3	2	0	1	1	1	5	8
10	<i>Brachymyrmex</i> sp 3	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3
11	<i>Camponotus substitutus</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	3
12	<i>Camponotus</i> sp 1	0	2	2	1	0	5	0	5	0	0	0	5	10
13	<i>Camponotus</i> sp 2	0	5	7	4	5	21	0	0	0	1	0	1	22
14	<i>Camponotus</i> sp 3	0	0	3	0	2	5	0	0	0	0	0	0	5
15	<i>Camponotus</i> sp 4	0	2	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	3
16	<i>Camponotus</i> sp 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	<i>Paratrechina</i> sp 1	0	0	1	1	1	3	0	0	1	0	0	1	4
MYRMICINAE														
18	<i>Crematogaster</i> sp 1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	7	9	9
19	<i>Crematogaster</i> sp 2	0	1	0	1	3	5	0	0	0	0	0	0	5
20	<i>Crematogaster</i> sp 3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	3
21	<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	0	2	0	0	0	2	0	2	0	0	0	2	4
22	<i>Leptothorax</i> sp	0	2	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	3
TOTAL		5	17	13	13	14	62	14	13	20	6	13	66	128

En cada celda se registra la abundancia (frecuencia de captura en hormigas) por especie. Es importante dejar columnas y filas para totalizaciones por método o por grupo taxonómico

Nótese que hay algunas especies con valores de cero (*Dorymyrmex* sp.). Esto se debe a que se capturaron en salidas anteriores pero no en esta.

Capítulo 13

Conservación de una colección de hormigas

J.E. Lattke

Este capítulo tiene la intención de introducir el lector al cuidado de una colección de hormigas, la cual tiene mucho en común con una colección entomológica general, pero con muchos detalles adaptados a las necesidades de estudios mirmecológicos. Sin embargo, dejo en claro que el lector debe tener conocimientos básicos sobre la conservación de colecciones entomológicas y para ese fin recomiendo cualquiera de los siguientes textos: Almeida *et al.* (1998), Uys y Urban (1996), Upton (1991) o Martin (1977). Como no se pueden tratar de manera aislada características sobre hormigas conservadas sin tomar en cuenta sus orígenes en el campo, también se cubrirán algunos aspectos sobre la recolección de hormigas en el campo. Aunque todo tiene su ciencia y técnica, esto también tiene su arte y sin duda cada entomólogo lleva su colección de manera distinta a otro, a pesar de compartir muchos criterios en común. Esta variedad está bien pero debemos pensar que estas colecciones nos sobrevivirán y consecuentemente hay que crearlas y manejarlas de modo que las futuras generaciones de mirmecólogos puedan hacer uso del material sin mayores inconvenientes. Daré normas y recomendaciones a granel, e intentaré justificar el porque de cada especificación para no parecer caprichoso y excesivamente maniático. Hay muchos detalles implícitos en el cuidado de una colección de hormigas, y es el cuidado con dichos pormenores que eventualmente dirán si la colección sirve o no.

El campo

Las hormigas en el campo no existen en un vacío, ya que interactúan con su ambiente y esto determinará un sin fin de aspectos acerca de su biología además de su mera presencia o ausencia. Ahora, esto puede parecer tan obvio que usted se preguntará por qué lo menciono, y también ¿qué tienen que ver hormigas vivas con ejemplares en una colección? Pues las hormigas muertas y dispuestas en una gaveta o frasquito de alcohol tampoco están en un vacío, ya que una vez estuvieron en un sitio con determinadas características y fueron colectadas en una fecha por alguien. Sin una relación con esa vida anterior dichos ejemplares no pasan de ser meros objetos de curiosidad, decoraciones sin un valor científico. Sin los datos de “dónde, cuándo y quién” estos especímenes sencillamente no tienen valor. Se intenta evitar el divorcio de la relación existente entre un insecto atravesado por un alfiler y conceptos ecológicos como nicho (Sarmiento 1994). En estos días de acelerada deforestación o “conversión de ecosistemas”, como también de cambios climáticos, esta información tiene más valor que nunca. El uso de insectos como indicadores biológicos resulta imposible sin saber como ha sido su distribución en el pasado.

Primero consideraremos algunos aspectos del trabajo de campo que resultan indispensables para después darle coherencia a las labores de conservación de especímenes. Cualquiera que sea su interés en las hormigas, bien sea ecológico

o taxonómico, hay aspectos del trabajo en el campo que son comunes para todos e intentaré hacer ese puente pero claro está, escribo las siguientes líneas con las preocupaciones de un taxónomo.

Libreta de campo

La recolección de insectos es una actividad muy común en diversos cursos en el área de la entomología, pero también en la ecología, agronomía o diversos estudios de biodiversidad. La mayoría de estos ejemplares no van a durar mucho tiempo y poco después de los cursos terminan en una papelería. Para los pocos que sobreviven algún lapso mayor, quedando en alguna colección que intenta tener algo de perdurabilidad, muchos estarían mejor en la papelería por la falta de datos fidedignos asociados a ellos. Estos datos tienen dos caras: una es el rótulo que acompaña a cada insecto, y otra es la anotación correspondiente en una libreta de campo. Sin esos datos el ejemplar carece de cualquier valor científico. El rótulo es absolutamente necesario y no admite discusión, mientras que llevar una libreta de campo certifica la seriedad del colector.

Un ejemplar biológico es un conjunto de información y se colecta con ese fin (guardar información), pero esa muestra también tiene datos inherentemente asociados que derivan

del entorno inmediato (ecológico) e histórico (evolutivo). Para que esta información con seis patas no sea incompleta y tenga sentido, debemos suplementarlo con algo del contexto del cual fue extraído. Cuando colectamos ese ejemplar, también tenemos que coleccionar los datos externos que le son inseparables. De aquí la importancia de llevar una libreta de campo. Sencillamente un biólogo que colecta muestras sin una libreta de campo no puede tomarse en serio porque en esa libreta se anotará la información que la da valor y sentido a las muestras.

¿Qué elementos debemos anotar? Primero la fecha, y si los horarios de actividad son importantes, entonces la hora. Después viene la localidad. Por supuesto que están los datos estándares como el estado o departamento, pero complémtelo con alguna división geopolítica menor como distrito o corregimiento. ¿Cuál es el nombre de la localidad en sí? ¿Hay algún caserío o pueblo en la vecindad? ¿Algún accidente topográfico notorio? Escriba los nombres de la gente que lo acompaña; estos son testigos de las actividades del día y si surge alguna duda y la necesidad de información adicional, que uno mismo no puede suministrar, esos nombres adicionales pueden ser muy útiles para otro investigador.

Cada estación de colecta debe contar con sus coordenadas geográficas, dato que se puede elucidar de cartas topográficas o con la ayuda de un GPS. Contar con un GPS actualmente no es impensable; los precios han caído sustancialmente a medida que se masifica su uso y por menos de USD150 (precio en los EEUU) se puede adquirir uno. El GPS no reemplaza la carta topográfica sino que la complementa, facilitando la ubicación de la localidad y su visualización tridimensional. La diferencia en ambientes de montaña entre una vertiente y otra puede ser como el día y la noche, y para tener la certeza de la localidad hace falta una carta topográfica de 1:100.000 ó 1:250.000. Un mapa de carretera jamás tendrá el detalle necesario para fijar una localidad sin ambigüedades ni tampoco permitirá la corroboración fidedigna de la altitud, un dato indispensable. Hay que tener cautela con los datos de altitud tomados con GPS y con frecuencia es preferible tener un altímetro, que no tiene que ser carísimo: los de reloj de pulsera sirven bien. Lo importante del altímetro, sea costoso o bueno, bonito y barato, es mantenerlo calibrado con mapas topográficos o datos de altitud suministrado por los entes cartográficos.

Cada colecta individual, sea un insecto individual o un lote de insectos proveniente de un trampeo, debe tener un número de colección. Se trata de un número individual, e intransferible que será permanentemente asociado a dicha muestra, algo parecido a los números de campo de los botánicos. La manera más fácil de enumeración es sencillamente asociando su apellido con un número, por ejemplo Lattke 1245. Ese numerito va facilitar la recuperación de información de una manera inimaginable: permitirá rápidamente buscar informa-

ción sobre una muestra en su libreta de campo, permitirá asociar los insectos de una colección con otra (alcohol vs. montado en seco) y permitirá mantener asociado los insectos de una muestra, como por ejemplo, las hormigas de un solo nido o las *Cephalotes* de una planta hospedera en particular. Datos útiles para documentar en su libreta de campo pueden ser los siguientes: el tipo de relieve, el tipo de suelo (compacto, arenoso, pedregoso, o con mucho humus) y el tipo de vegetación (el grado de modificación, biotipo) (Kusnezov 1948). Como la libreta de campo es un tesoro, no conviene cargarla en el propio campo sino mantenerla en el campamento y es muy recomendable hacer fotocopias de las páginas y guardarlas en un sitio seguro. Para uso de campo es muy útil una pequeña libreta en la que se anota información indispensable, mucho en forma de recordatorio para después transcribir y expandir en la propia libreta esa misma noche antes de empezar el nuevo día de actividades. La libreta de campo en sí puede ser de un tamaño aproximadamente la mitad de una hoja carta con un empastado duro, algo parecido a las libretas usadas en topografía. Haga las anotaciones en lápiz o marcador de pigmento. La tinta de bolígrafo no tiene buenas propiedades de durabilidad. Ya lo saben: de ahora en adelante siempre lleven una libreta de campo y operen con un número de colección.

Búsqueda y recolección

La captura de hormigas se puede efectuar con diversos aparatos o manualmente. Entre los aparatos figuran diversos tipos de trampas como las de caída (*pitfall*) o los embudos de Berlese o los sacos Winkler, mientras que la colección manual se vale de un buen par de ojos y unas pinzas hábilmente manejadas. Muchos tipos de trampas se prestan para recolecciones de tipo cuantitativo, como mediciones de poblaciones o especies en un área o gradiente, y eso será cubierto en el Capítulo 12 y en parte en el Anexo 1. Sin embargo, aparatos como los embudos de Berlese o sacos Winkler también se prestan para recolección en general, facilitando un muestreo de fauna pequeña e hipogea. La búsqueda manual no se presta para trabajos cuantitativos ya que depende mucho de la habilidad individual pero tiene la ventaja de que permite recopilar información ecológica individual sobre cada muestra y se concentra en la recolección total o parcial de nidos. Por supuesto que no se menosprecian hormigas individuales que atraviesen nuestro camino, pero la búsqueda manual será de las colonias. Es la única manera de obtener una asociación de las diferentes castas sin ambigüedades, y nos simplifica la vida cuando tenemos la certeza de saber que una obrera y un soldado son la misma especie. Eso no siempre es tan evidente si uno solamente tiene ejemplares capturados de manera aislada. Con esta asociación evitamos inflar las listas faunísticas y le ahorramos trabajo al que las va a estudiar e identificar. También nos permite hallar otros insectos y artrópodos que pueden estar conviviendo con las hormigas, como también darnos un indicio de la dieta de las hormigas si tienen su basurero cerca.

Materiales de campo

¿Qué clase de equipo lleva uno para coleccionar hormigas? Pues muchos frasquitos de vidrio o plástico con alcohol etílico (etanol) al 90-95% para las muestras. El alcohol desnaturalizado sirve bien, salvo que uno tenga intenciones de extraer material genético, y es mucho más barato que alcohol puro para análisis químico. Evite usar otros tipos de alcohol, como el isopropanol, porque pueden malograr las muestras. Personalmente prefiero llevar recipientes de plástico al campo y pasar los ejemplares a recipientes de vidrio en el laboratorio para conservación a largo plazo. Con ello se evita quebrar frascos de vidrio en el bolso de campo y el traspaso da la oportunidad de examinar las muestras como también extraer partículas de tierra y pedretas que pueden causar daños, como desgastar la pilosidad o cambiar la coloración.

Hace falta una herramienta para mover y separar sustratos como corteza, madera podrida, musgo o roca, y así descubrir los hormigueros. Un machete corto, o pequeña pala-pico servirá para romper madera podrida, levantar la corteza de troncos caídos o ayudar a levantar rocas. Una pala de jardinería es bien útil para excavar hormigueros en el suelo, y levantar capas de hojarasca o suelo. Hay trabajo tosco que se hace bien con un machete, pero a veces vale la pena trabajar madera podrida con una navajita para poder exponer hormigueros de pequeños tesoros como dacetinas, cuyo nido puede quedar aniquilado de un solo machetazo. Cuando uno está en esta búsqueda debe tomar en cuenta que muchas hormigas se inmovilizan al ser perturbadas y si uno espera con algo de paciencia se puede ubicar ejemplares de especies con buen camuflaje cuando se ponen en movimiento. Pero además de ir donde están las hormigas uno puede hacer que las hormigas vayan hacia uno; más o menos es así con los cebos. Los cebos pueden ser dulces, como miel, o pueden ser grasosos como la pasta seca, empanadas o *croissants*. La pasta seca tiene la ventaja de ser más fácil de ver por su color, en especial cuando las hormigas van car-

gando con las migajas. Una cinta plástica de color se puede dejar colgando del follaje para marcar los sitios donde se dejaron cebos, como también se puede poner el cebo directamente sobre una superficie clara como una ficha de cartulina. Un cebo natural son las termitas, y con frecuencia le caigo a machetazos o patadas a los termiteros que encuentro y los inspecciono de regreso para ver si hay hormigas aprovechándose de la situación.

Nunca deben faltar las pinzas, y varias de diferentes tamaños. Primero porque habrán diferentes tamaños de hormigas, y también porque las pinzas tienen la mala maña de perderse. Busque pinzas con puntas relativamente finas, que sean menos susceptibles de dañar las muestras, en farmacias o locales donde venden materiales para médicos. El uso de las pinzas es un arte y poco a poco uno va aprendiendo cómo manipularlas hasta que se convierten en una extensión de los dedos. Un aparato que resulta más fácil para recoger hormigas es un aspirador construido con un tubito de vidrio con una manguera de goma por un extremo, además de una fina tela que sirve de malla para evitar el ingreso de hormigas y tierra a la boca (Figura 13.1). Es bien útil para recoger hormigas que se mueven sobre rocas, árboles y follaje. Uno simplemente las succiona y después sopla para eyectarlas dentro del recipiente con alcohol. Cuidado con hormigas como *Camponotus* que disparan compuestos químicos, y evite el uso del aspirador sobre la tierra o madera descompuesta seca para evitar inocularse con algún hongo patógeno, como el causante de la histoplasmosis. Una linterna, en especial las frontales, ayuda mucho cuando uno está en la penumbra del bosque, donde con frecuencia a las 4:30 p.m. se pone difícil la visión.

La recolección de hormigas no tiene que ser grande, y la nueva generación de linternas a base de diodos tienen un mínimo de peso y las pilas rinden. Lo anterior son los materiales de colección más indispensables pero uno puede añadir otras cosas según sus necesidades particulares.

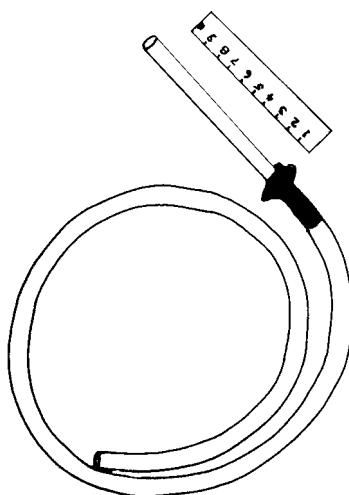


Figura 13.1 Aspirador para extraer hormigas y otros insectos del suelo o vegetación

Este modo de colección (manual) exige mantener cada colonia separada y la manera más sencilla es un frasquito por cada nido, y uno para los ejemplares individuales de una localidad. Pantalones con bolsillos en las mangas son bien útiles ya que meto frascos vacíos en un lado y al llenar cada uno con hormigas los paso para el otro bolsillo. Una bolsa de campo, con múltiples compartimentos, que se puede colgar sobre el hombro también sirve; lo importante es mantener separados los potes llenos de los vacíos. Este detalle puede significar atrapar aquella bella *Acanthostichus* antes que se pierda de vista entre la tierra y raíces, o quedarse furioso mientras uno busca un frasco vacío entre los que ya están llenos.

En la labor de campo se vale del uso de un rótulo breve, de carácter transitorio, como el número de colección, sea escrito sobre el recipiente o sobre un rótulo que se introduce en el mismo. Para tener más tiempo en el campo para la cosecha de hormigas, escriba los rótulos temporales en una hoja de cartulina y córtelos de manera que solamente tenga que arran-

car el rótulo que le interese. Ahora, como yo soy olvidadizo también anoto en la misma cartulina el intervalo de dichas etiquetas para así saber con qué número empiezo al hacer la nueva serie. Recuerden, estos rótulos son temporales y deben ser reemplazados lo más pronto posible con rótulos verdaderos, y de eso trataremos más adelante.

Peligros

Es muy fácil dejarse absorber por la búsqueda de hormigas y olvidarse que no son los únicos bichos que vamos a encontrar. Los puntos más obvios son serpientes ponzoñosas e himenópteros voladores que pican. Precisamente durante esa cacería uno puede tropezar con un avispero en el follaje, un nido de avispas o abejas en un tronco caído y una culebra situada inoportunamente. Los himenópteros son más preocupantes que los ofidios y en ese sentido recomiendo que antes de caerle a machetazos a un tronco caído, hay que fijarse bien si hay una actividad concentrada de insectos voladores. Esto le puede ahorrar una carrera apresurada por el monte y unas cuantas picadas.

MANEJO DE LA COLECCIÓN

Una colección de hormigas típicamente consiste en una parte seca, con los ejemplares sobre alfileres, y una parte húmeda, con los ejemplares inmersos en etanol. En ambos casos el objetivo es asegurar la conservación de los ejemplares y sus datos asociados, además de permitir un acceso fácil para uno y los demás investigadores. La colección seca usualmente es una muestra de la colección húmeda, ya que es muy fácil capturar hormigas y meterlas en recipientes con alcohol, pero es más difícil y caro montarlas sobre alfileres.

Rotulación

Los dos aspectos más importantes respecto al rotulado de los especímenes son presentar información sucinta pero adecuada, y la conservación en el tiempo de dicha información. Esta durabilidad viene dada por los materiales utilizados para los rótulos: cartulina de buena calidad y tinta indeleble. La cartulina no debe ser demasiado gruesa ya que ha de ser fácil de perforar con un alfiler pero tampoco tan delgada que la etiqueta no se adhiera bien y empiece a dar vueltas o inclinarse. Un calibre de cartulina un poquito mayor a la de una ficha resulta bien y la textura de la cartulina debe ser lisa para permitir escritura o impresión nítida y no chuparse la tinta formando manchas ilegibles. Una vez resueltos estos aspectos falta el más importante que es el pH de la cartulina, ya que de esta propiedad depende si la cartulina dura una que otra década antes de deshacerse, o si perdura en el tiempo. Cartulinas de fácil obtención en cualquier papelería como el *Canson* u *Opalina* resultan atractivas para cumplir con las

primeras dos condiciones, pero su pH ácido implica su propia desintegración dentro de pocas décadas, y con la destrucción de los datos del rótulo también se destruye el valor del ejemplar. Afortunadamente este problema de papeles ácidos ha sido reconocido por muchas empresas y cada vez es más frecuente ver un material descrito como de pH neutro o no ácido. Este tipo de cartulina se puede adquirir en sitios donde venden materiales artísticos o arquitectónicos. Muchas veces se venden *blocs* para dibujo en tinta china o pintura que sirven muy bien para nuestros fines. Son papeles algo costosos pero es mucho más costoso, y hasta trágico, perder la información asociada a una colección de ejemplares. Tomando en cuenta estos puntos por lo menos los conservadores futuros de dichas colecciones no se acordarán de nosotros con amargura. Entonces para la cartulina, recuerde tomar en cuenta el calibre, la textura y por último el pH. Después se debe considerar el tamaño de los propios rótulos ya que estos no deben ser tan grandes que amenace los ejemplares vecinos, ni ocupar demasiado espacio en una gaveta, como tampoco tan pequeños que obligaren a escribir pocos datos con una letra minúscula o montar media docena de rótulos en el mismo alfiler. En la práctica un tamaño que se aproxima a 1-1.5 x 2-2.5 centímetros está bien.

Medio de impresión

Aquí lo más importante es tener una letra nítida y legible, y que sea una tinta duradera, un pigmento indeleble. El medio más probado y de indiscutible durabilidad es la tinta china,

que puede aplicarse con una plumilla de dibujo técnico que se puede rellenar pero son costosos. Afortunadamente han surgido una serie de avances tecnológicos en los últimos años que nos dan más opciones pero que también nos dejan con algunas inquietudes en cuanto a la durabilidad de los medios. Las plumillas de dibujo técnico con pigmentos indelebiles que son desechables tienen mayor uso cada día por los bajos costos, trazos nítidos y el mantenimiento nulo que exigen en comparación con las plumillas de tinta china. Las puntas más delgadas son las ideales para escribir los datos: 0.1 ó 0.2. Si usted va escribir a mano hágalo con calma y preste atención a la caligrafía para permitir que otros puedan leer su letra sin dificultad. Etiquetas también se pueden imprimir tanto por *offset* como por impresoras de computadoras. Las primeras utilizan tintas que son bastantes confiables en cuanto su resistencia a los embates del tiempo pero es un proceso algo costoso que también hace salir de sus manos parte de la producción de etiquetas al tener que depender de un taller de imprenta. Las impresoras de impacto generalmente tienen tintas que aguantan alcohol pero el cabezal de impresión ha de ser con bastantes pines, de lo contrario las letras quedarán demasiado grandes. Las impresoras láser, a pesar de la nitidez de su impresión parecen no tener buenas propiedades de durabilidad. Hay casos donde las letras se despegan del papel y hay algunas cuyas letras se deshacen en alcohol. La mayoría de las impresoras de chorro usan tintas que son solubles en agua y no sirven para rotular ejemplares; sin embargo, hay algunas que usan tintas tipo pigmento que son calentadas por la impresora antes de ser depositadas sobre el papel y parecen tener buenas propiedades. Definitivamente rótulos fotocopiados no sirven y aunque su capacidad de reducir los textos a un tamaño adecuado para rótulos puede resultar tentador, no es opción para pensar. De todos modos, solamente el tiempo dirá si estas nuevas tecnologías serán tan confiables como la tinta china o impresión *offset*. Sea cuidadoso, es mejor irse por la vía que garantice la longevidad de sus datos.

Orden de los datos

Las primeras etiquetas en ser pinchadas siempre tienen que ser las que contienen la localidad de colección, y la última será la de identificación. El sitio de colección nunca cambiará, pero el nombre de la hormiga si puede cambiar, sea por error de determinación u otra causa. Los datos presentados en la etiqueta serán abreviados pero deben tener lo suficiente para ubicar el sitio de origen sin ninguna duda, con alguna información biológica relevante. Los datos deben tener un orden lógico, empezando con la localidad geográfica, la fecha, el colector y la información biológica que juzgue pertinente. Típicamente el orden es primero el país, seguido por la siguiente división política menor como estado, provincia o departamento. Si en su país existen abreviaciones estándares y las oficinas nacionales cartográficas suelen tenerlas, utilícelas para aho-

rrar espacio. Después viene la altitud sobre el nivel de mar, y lo sigue la localidad en sí, el nombre del sitio donde se hizo la colección. Como los nombres pueden repetirse (imagínese cuantos sitios hay con el nombre de Palma Sola o Quebrada Seca), el nombre debe suplementarse con datos adicionales. Con frecuencia se utiliza la distancia recorrida en una carretera desde un poblado hasta otro, pero esto puede causar confusión si eventualmente se abre más de una vía. Para evitar esto presente los datos en dos formas, una es la coordenada geográfica y la otra es la distancia desde un poblado o accidente geográfico importante dado en dirección cardinal. Finalmente viene la fecha, con la recomendación de poner el número del mes en números romanos y el nombre del colector seguido por el número de colecta de su libreta de campo. La información biológica adicional puede ser el hábitat donde fue hallado o el método de muestreo, algo breve pero útil. Evite la tentación de sobrecargar las etiquetas con leyendas y no olvide que en su libreta de campo se hallará información detallada. Trate de no hacer más de dos o tres rótulos y es mejor si el primer rótulo, con la información geográfica principal, sea el más grandecito de todos. A manera de ejemplo:

VEN, YA 250m, Río Carabobo ca. Barlovento 10°31'N 68°47'O
 Primer rotulo (superior)
 13.2 km OSO Aroa 17.xi.2001 J. Lattke 2789 bosque ~ en
 madera descomp
 segundo rótulo (inferior).

Otro ejemplo puede verse en la Figura 13.2. Cuando pinche el rótulo con el alfiler intente hacerlo entre las líneas o en cualquier espacio en blanco para evitar deteriorar los textos. Generalmente bastan dos, y nunca más de tres rótulos.

Montaje de ejemplares

Una colección de hormigas típicamente consiste en una colección en líquido, con ejemplares inmersos en alcohol, y en una colección seca, con ejemplares en doble montaje, es decir la hormiga se monta sobre un triangulito de cartulina y el triángulo es perforado por el alfiler. Solamente las más grandes de las hormigas como en el caso de *Paraponera*, *Dinoponera* o las reinas de *Atta*, se pueden clavar directamente por el alfiler. Las demás se hacen con doble montaje. Una hormiga bien montada es una obra de arte que permitirá el estudio de la mayor parte posible del ejemplar. La Figura 13.3 ilustra una hormiga montada en la manera deseada, erecta respecto la cartulina, con la punta del triángulo justo debajo de las meso y metacoxas y sin que la pega cubra los lados del cuerpo ni la parte ventral del peciolo. También observe cómo las patas están estiradas hacia abajo, permitiendo visibilidad total de los lados del cuerpo del animal. Si usted observa la dirección de la cabeza de la hormiga verá que está dirigida hacia la parte superior del rótulo de datos, con el alfiler atravesando el rótulo en su extremo derecho.

Materiales

Cartulina igual a la usada para los rótulos, esta vez cortada en forma de triángulos alargados con una longitud aproximada de 10mm y una base de no más de 2mm de ancho. Se pueden cortar a mano o utilizar un perforador que venden los comercios especializados en materiales entomológicos, donde además será necesario adquirir alfileres entomológicos de calibre 2 ó 3, preferiblemente de acero inoxidable. Dos pinzas de punta fina, preferiblemente los que usan los relojeros pero en su defecto busque en las casas médicas. Si la punta es muy burda intente darle forma con papel de lija. Otro par de pinzas se necesitará para manipular los triángulos de cartón, y estas han de ser algo más gruesas que las utilizadas para manejo de los ejemplares. El adhesivo para pegar la hormiga debe ser soluble en agua, o por lo menos en alcohol y la cantidad a usar es justo lo suficiente para garantizar la adherencia del ejemplar a la cartulina sin taparlo. Goma arábica es ideal pero he visto gente usar otros tipos de adhesivos. No es raro el uso de esmalte transparente, que puede ser diluido con acetona; sin embargo, desconocemos si esto puede afectar adversamente a la larga al ejemplar. Algunos mirmecólogos tienen dos lotes de adhesivo, uno bien diluido para el montaje de ejemplares bien pequeños y otro más espeso para hormigas de tamaño mediano a grande. El ítem más caro de todo será una lupa estereoscópica. Hay muchas marcas, modelos y rangos de precio, donde por lo general el factor económico será el de mayor peso. Asesórese bien antes de tomar una decisión sobre la lupa y una buena fuente de iluminación para acompañarla.

Montaje

Extraiga la hormiga del alcohol y déjala secar antes de acomodar las partes del cuerpo. Para estirar las alas en el caso de hormigas aladas se toma el ejemplar aún húmedo con las pinzas y se arrastran las alas en sentido paralelo a sus ejes longitudinales y en dirección con la base alar moviéndose hacia adelante sobre un papel o cartulina relativamente liso y ligeramente absorbente. Cuando la hormiga está relativamente seca use una pinza para sujetar el cuerpo por el mesosoma y con la otra pinza, o con un alfiler entomológico, manipule las diferentes partes del cuerpo: cabeza, antenas, patas y gaster. El movimiento de las extremidades siempre se hace tomando en cuenta los planos de flexión o de rotación para evitar dañarlas. Idealmente el ejemplar queda con las patas estiradas ventralmente y con un espacio que permite introducir la punta del triángulo sobre las meta y mesocoxas, y con la cabeza apuntando a su mano izquierda. Se sujeta el triángulo por su base con las pinzas y se pone un poquito de pega en la punta, para después llevar esa punta cuidadosamente sobre el último par de coxas, sin tocar las demás partes. Usualmente se necesita mantener el triángulo sujetado por breves segundos y después se suelta para dejar secar bien la pega unos minutos. Si al soltar el triángulo éste se mueve, entonces hay que sujetarlo más tiempo, y si el pro-

COLOMBIA Cundinamarca
El Colegio Vda. La Virginia
4°35'N 74°56'W 970m
15.viii.1998 F. Camacho leg.

Figura 13.2 Un ejemplo de etiqueta geográfica para montajes en seco. El tamaño aproximado es de 2.5 cm x 1 cm.

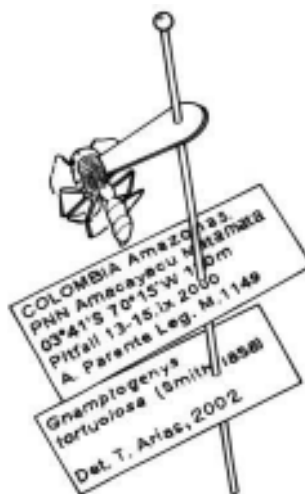


Figura 13.3 Esquema general de montaje en seco de una hormiga

blema persiste entonces se debe preparar un lote de pegante más espeso. Una vez bien seco se sujeta el triángulo para perforarlo con el alfiler usando un bloque de madera con un huequito de guía para evitar que se doble el triángulo. A veces se puede retocar la posición de las extremidades pero con mucha cautela ya que están más secas y por ende más frágiles. Como contraindicaciones se mencionan las siguientes cosas: evite clavar la hormiga directamente con el alfiler, no empotrar la hormiga en una masa de adhesivo, tampoco pegarla de lado o con las patas arriba, y asegurarse que las patas del ejemplar no se queden recogidas contra el cuerpo, ocultándola de la vista.

Todo lo anterior parecerá un fastidio de detalles (y probablemente lo es), pero es más fastidioso tener que desmontar un ejemplar mal montado para poder estudiarlo. Cuesta mucho más en términos de tiempo y desperdicio de materiales que si se hubiese montado con cuidado desde el principio. Practique primero con hormigas grandes y fáciles de conseguir, y después intente ejemplares cada vez más pequeños para afinar la técnica. Casi siempre la parte más difícil es la orientación y fijación de las patas del ejemplar en una posición idónea. La concentración del alcohol donde están almacena-

das las hormigas también tiene su influencia, ya que alcohol al 90% permite poco tiempo de trabajar las extremidades antes que se pongan duras, pero es más fácil la manipulación porque las extremidades se quedan en la posición deseada con mayor facilidad que cuando el alcohol tiene una concentración menor. Las hormigas bien pequeñas necesitan de cantidades mínimas de pega, pero en este caso se suele secar muy rápidamente el adhesivo, y es preferible tener un lote de adhesivo más diluido para contrarrestar este efecto. Usted se dará cuenta cuando la pega se ha secado demasiado porque deja un filamento cuando se retira la punta del triángulo de la pega, antes de adherir la hormiga. Durante el montaje y rotulado se debe prestar mucha atención para no confundir muestras de diferentes localidades o número de colección. Según el tamaño de las hormigas es posible tener dos o tres triángulos en un solo alfiler con la finalidad de ahorrar espacio y materiales. En este caso es bueno mezclar en un alfiler miembros de las diferentes castas. Para agilizar el trabajo se pueden montar hormigas en lotes, de modo que en una primera etapa se hacen hileras de hormigas para pegar, y en una segunda etapa se van pegando a sus triángulos. Aquí como en cualquier parte del procesamiento de muestras, se debe prestar una atención maníaca para evitar confundir los datos correspondientes a cada muestra. ¡Peor que una muestra biológica sin datos es una con los datos equivocados! Por último si se quiebra una parte del ejemplar durante el montaje no intente pegarla al cuerpo sino adhiera la parte a un triángulo que se montará al mismo alfiler que el resto de la muestra.

Colección en líquido

Los materiales principales son frasquitos y etanol entre 90-95% y en cualquier caso nunca menos del 70%. Los frasquitos deben ser de un tamaño relativamente pequeño pero no tan diminuto que apenas tienen ejemplares y la proporción de alcohol respecto a las hormigas es exigua. Intente obtener un tipo de frasco estándar y de fácil obtención en el mercado, el manejo de la colección húmeda es mucho más fácil si los frascos tiene un tamaño uniforme. El tapón debe ser lo más hermético posible para garantizar la buena conservación de la muestra; a falta de eso se pueden usar láminas de polímero (“Parafilm” u otro producto parecido) diseñado específicamente para forrar vidriera de laboratorio o tapas de roscas, y así aumentar su hermeticidad. Los frascos se pueden guardar en cajitas de plástico con separaciones y se ordenan según el número de colecta ya que habrá un enlace con los ejemplares montados que comparten el mismo número. Procure que ese número quede bien visible a través del recipiente. El alcohol se puede obtener en las farmacias y puede ser desnaturalizado, salvo en el caso que hay intención de extraer material genético, entonces es preferible etanol de calidad reactivo. Ningún frasco es totalmente hermético y eventualmente usted notará que el nivel del líquido va disminuyendo y habrá que reemplazarlo. Cuando llega la hora se debe cambiar todo el líquido y no simplemente compensar el

nivel del preservativo. El alcohol se evapora más rápidamente que el agua y si usted deja líquido viejo lo que hará es diluir la concentración de alcohol original. Cuando tiene bastantes hormigas o pocas hormigas muy grandes puede ser que el alcohol no sea suficiente para conservarlas bien y la cantidad de agua que contienen las hormigas causa una dilución mayor del alcohol que lo originalmente deseado. Con frecuencia este alcohol se pone de color más oscuro, algo amarillento y a veces espeso, entonces se debe cambiar todo el líquido al mes. Para cambiar el alcohol con cierta facilidad utilice un pedazo de tela o malla metálica muy fina para dejar colar el líquido y reemplace el alcohol con una probeta de laboratorio. Como casi siempre se van a retirar muestras del recipiente para montaje, uno debe meter varios rótulos dentro del frasquito para tenerlos listos de una vez para los alfileres.

Colección seca

La colección de hormigas montadas se guarda mejor en cajas de madera tipo gaveta con un cierre hermético para evitar invasiones de plagas que pueden acabar con la colección en pocas semanas. La gaveta puede tener una tapa con vidrio para ubicar rápidamente los ejemplares. Se pueden comprar gavetas de empresas especializadas en suministrar equipos y materiales entomológicos, pero como se trata de algo que un carpintero competente puede hacer, esta última opción puede ser menos costosa y burocrática que importar. Las dimensiones se pueden copiar de los mismos catálogos de las empresas especializadas, lo importante es prestarle atención a la uniformidad de esas dimensiones para tener un sistema de gavetas y armarios compatibles. Por supuesto que se debe cuidar que el cierre sea uniforme y hermético, y que el vidrio sea de 2mm en espesor para evitar mas peso que el necesario. El fondo puede ser de un material que permite la penetración y sujete bien a los alfileres, el corcho es bueno pero muy caro. El icopor es barato pero a la larga se deteriora, y lo mejor parece ser el poliestireno, pero es de difícil obtención. Lo mejor para manejar este tipo de colección es hacer bandejas de cartulina (o separadores), cada una con un fondo para recibir alfileres. La ventaja de estas bandejas es que a la hora de cambiar muestras uno solamente cambia las bandejas y no cada hormigas individuales, como en el caso en que la gaveta tenga un piso continuo de espuma. Las dimensiones de las bandejas generalmente vienen en fracciones del tamaño de la gaveta: 1/4, 1/8 y 1/16, lo importante es que sean compatibles y que uno pueda mezclar diferentes tamaños en una sola gaveta sin mayores dificultades.

La colección seca se ha de organizar de manera que sea fácil ubicar los ejemplares que uno quiere consultar, y la manera más fácil es hacerlo en orden alfabético, primero por subfamilia, y después poniendo los géneros de cada subfamilia en orden alfabético y para cada género las especies van alfabéticamente. Al final de cada categoría van los

ejemplares sin identificar, que casi siempre superan en número las muestras con nombre y apellido. Este modo de organización es lo más adecuado para una colección de corte taxonómico, pero en el caso de colecciones de muestreos ecológicos se pueden organizar las hormigas según el proyecto, el hábitat o una región en particular. Es bueno establecer una relación de trabajo con una colección entomológica establecida para favorecer la conservación de los ejemplares. Una colección puede crecer rápidamente y dentro de pocos años uno tiene un patrimonio científico valioso y también con un valor económico nada despreciable si se con-

sidera el tiempo, labor y los materiales implícitos en cada ejemplar. A veces es preferible ir cediendo los ejemplares a una colección institucional a medida que uno termina los proyectos, garantizando así la conservación de la colección. Es muy común que un investigador levante una colección admirable dentro de una institución o en su propia casa, pero eventualmente pierde interés o fallece. Si no hay nadie más activamente interesado en dicha colección, su destino será pasto de hongos y tenebriónidos. ¡He visto casos del uso de ejemplares tipos de la colección de un entomólogo fallecido para practicas estudiantiles!

Nota

Parte de este ensayo se fundamenta parcialmente en un capítulo sobre el procesamiento de ejemplares (Lattke 2000), el cual por cierto fue retocado y mejorado por un editor anónimo, a quien debo expresar mi gratitud.

Literatura citada

- Almeida, L., C. Ribeiro-Costa y L. Marinoni. 1998. *Manual de Coleta, Conservação, Montagem e Identificação de Insetos*. 88 pp. Ed. Holos, Riberão Preto.
- Kusnezov, N. 1948. *Instrucciones preliminares para la caza de las hormigas*. 28 pp. Instituto Miguel Lillo Miscelanea No.13. Tucumán, Argentina.
- Lattke, J. E. 2000. Specimen processing. Building and curating an ant collection, pp.155-171 en D. Agosti, J. Majer, L. Alonso y T. Schultz, eds., *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Martin, J. 1977. *Collecting, Preparing, and Preserving Insects, Mites, and Spiders. The Insects and Arachnids of Canada, Part I*. Agriculture Canada, Ottawa.
- Sarmiento, C. 1994. Las etiquetas. *Tacaya* 2:2-4.
- Upton, M. 1991. *Methods for Collecting, Preserving and Studying Insects and Allied Forms*. 86 pp. Australian Entomological Society, Brisbane, Australia.
- Uys, V. y R. Urban, eds. 1996. *How to Collect and Preserve Insects and Arachnids. Plant Protection Research Institute*. 73pp. Pretoria, República de Africa del Sur.

Capítulo 14

Morfología y glosario

B. Bolton, E.E. Palacio y F. Fernández

Las hormigas son una de las familias de Hymenoptera, en la superfamilia Vespoidea. Esto significa que presentan el plan básico de los himenópteros, y de los integrantes de la superfamilia. Sin embargo, debido a su forma de vida (altamente social) y a su casta de obreras ápteras, algunas estructuras pueden variar del plan básico. Por otra parte, debido a que el estudio de las hormigas ha constituido en sí una disciplina dentro de la entomología (Mirmecología), algunos investigadores han propuesto algunos términos que pueden diferir con otros especialistas o con otros grupos de himenópteros. Un problema adicional es que mucho de esta nomenclatura se ha propuesto en otros idiomas (en principio latín, francés, alemán y actualmente inglés) y no siempre es fácil “españolizar” estos términos. El glosario que se propone intenta buscar un consenso entre los especialistas hispanoparlantes con miras a una futura estabilización de estos términos morfológicos. Se citan algunas figuras del capítulo 15.

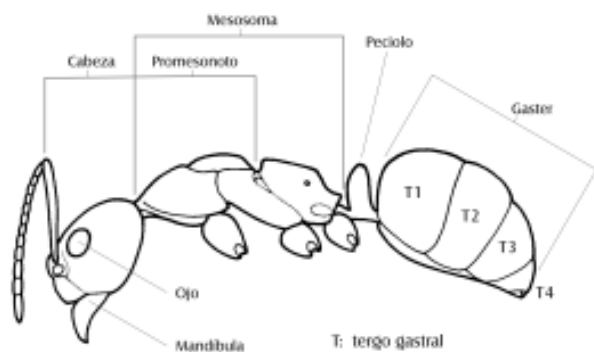


Figura 14.1 (a) Obrera de Formicinae, vista lateral (se omiten patas)

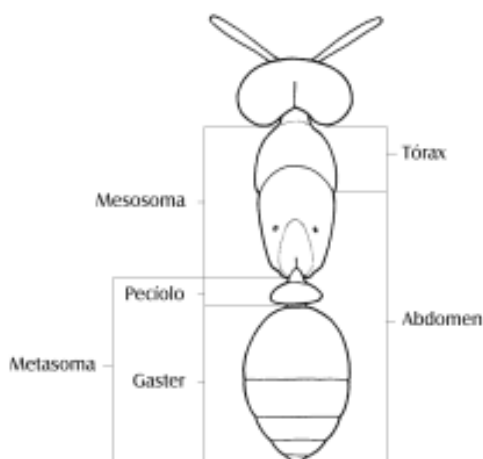


Figura 14.1 (b) Obrera de Formicinae, vista dorsal

Definición de las hormigas

Insectos himenópteros de la superfamilia Vespoidea, familia Formicidae. Forman colonias perennes altamente sociales (eusociales), con algunas formas secundariamente parásitas. Obreras (hembras ápteras) y reinas (hembras aladas/reinas) con la cabeza prognata, antenas entre 4 y 12 segmentos, escapo presente, glándula metapleural normalmente presente, peciolo presente, pospeciolo presente en algunos grupos, aguijón presente y funcional o secundariamente ausente o atrofiado. Las hembras pierden sus alas después del apareamiento. Machos con ojos y ocelos desarrollados, mandíbulas simples, antenas entre 9 y 13 segmentos, siempre alados, tórax con escleritos asociados al vuelo.

Las Figuras 14.1 a 14.11 muestran las características morfológicas externas de las obreras, básicas para el uso de claves (Capítulo 15). La Figura 14.12 muestra el aspecto general de larva madura de un género típico de cada una de las subfamilias. Las Figuras 14.13 a 14.20 representan los sexos y casta de obreras de cada una de las subfamilias, incluyendo el ala anterior: Ponerinae (Figura 14.13), Cerapachyinae (Figura 14.14), Leptanilloidinae (sólo obrera, Figura 14.15), Ecitoninae (Figura 14.16), Pseudomyrmecinae (Figura 14.17), Myrmicinae (Figura 14.18), Dolichoderinae (Figura 14.19) y Formicinae (Figura 14.20).

El glosario que sigue define y relaciona los términos relevantes de la morfología externa de hormigas y de utilidad el uso de claves y descripción de taxones. El glosario va precedido de algunos comentarios generales. Información más extensa sobre morfología en Hymenoptera y Formicidae puede encontrarse en Gauld y Bolton (1988), Goulet y Huber (1993), Bolton (1990a, 1990b, 1994), Hanson y Gauld (1995) y Ronquist (1999).

Las obreras de hormigas, como todo himenóptero Apocrita (con constricción en el abdomen o “cintura de avispa”) tienen tres partes claramente diferenciables: la cabeza, el tórax y el abdomen. El tórax incluye el primer segmento abdominal el cual se ha fusionado con el tórax en todos los himenópteros apócritos (es decir, todos los Hymenoptera excepto las avispas sierra, “Symphyta”). El abdomen incluye el *propodeo* (que es el primer segmento y que se ha fusionado con el tórax), el *pecíolo* (usualmente separado del propodeo y el siguiente segmento abdominal por constricciones), el *pospecíolo* en algunos grupos (también con constricción con el pecíolo y el siguiente segmento abdominal) y el *gáster* (los demás segmentos abdominales). Bolton (1994) propone el uso del término *alitrongo* (*alitrunk*) para el tórax y propodeo, término que equivale a *mesosoma* en otros autores (por ejemplo Michener 2000). Bolton (1994) sugirió el uso del término *gáster* para referirse al abdomen después del pecíolo (en aquellos grupos con un sólo segmento peciolar) o después del pospecíolo (en aquellos grupos con un segundo segmento en el pecíolo). Este término equivaldría a *metasoma* (por ejemplo Michener 2000), término que Bolton (1994) propone no usar.

Glosario

Abdomen. Tercera división (*tagma*) del cuerpo de los insectos. En las obreras de Formicidae el abdomen se compone de siete segmentos visibles (Figuras 14.1b, 14.2b). El primer segmento abdominal es el *propodeo* (Figura 14.8a), representado sólo por su tergo y rígidamente fusionado al torax. El tagma resultante de la fusión del propodeo con el torax se denomina *mesosoma* o *alitrongo* (Figuras 14.1, 14.2, 14.8). El segundo segmento abdominal es el *pecíolo* (Figuras 14.1, 14.2, 14.10), siempre especializado y reducido en las hormigas. El tercer segmento abdominal es llamado *pospecíolo* (Figuras 14.2a, 14.10), cuando está reducido y presenta constricciones marcadas tanto anterior como posteriormente; pero cuando está ampliamente articulado con el segmento siguiente se denomina primer segmento gastral (Figura 14.1a). Los términos *cintura* o *pedicelo* (Figura 14.10), se utilizan algunas veces para referirse al pecíolo, o al pecíolo más el pospecíolo, cuando este último se encuentra reducido. El *gáster* (abdomen aparente) (Figuras 14.1b, 14.2b) puede comprender los segmentos abdominales tres a siete cuando el tercero no se encuentra reducido; o los segmentos cuatro a siete cuando el tercero está reducido. Cada segmento abdominal, después del primero, se compone de un par de escleritos: un tergo dorsal y un esterno ventral (Figura 14.11), que pueden estar subdivididos en porciones anteriores para formar prescleritos (Figura 14.11b). El presclerito que articula el segundo segmento abdominal (pecíolo) con el tercero es de gran importancia taxonómica a nivel de

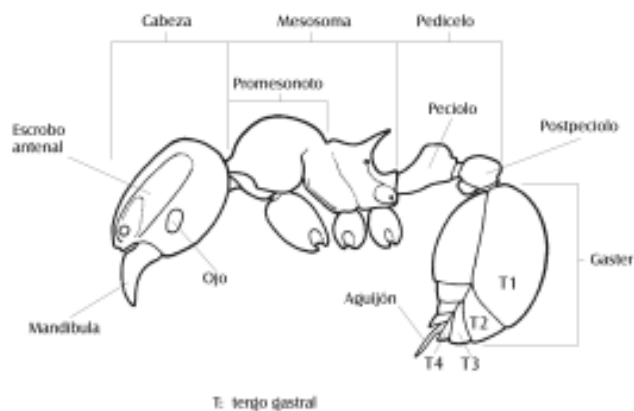


Figura 14.2 (a) Obrera de Myrmicinae, vista lateral

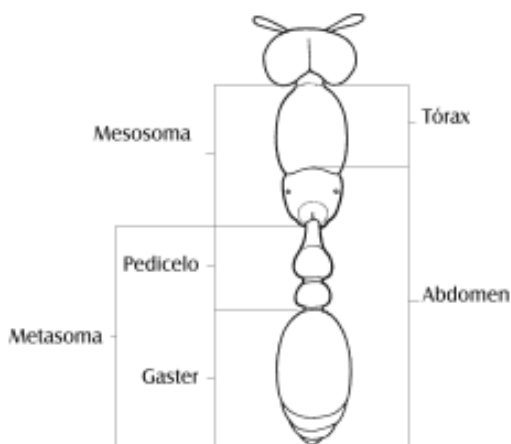


Figura 14.2 (b) Obrera de Myrmicinae, vista dorsal

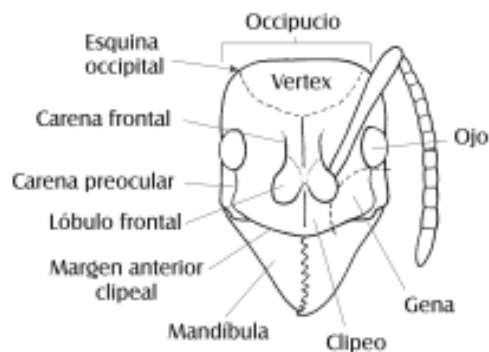


Figura 14.3 (a) Cabeza en vista frontal de obrera Ponerinae

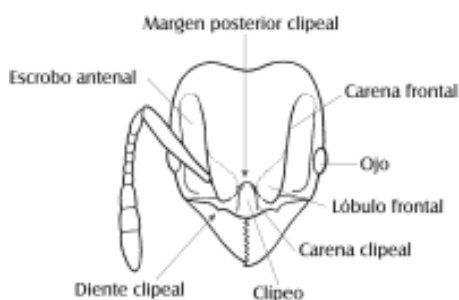


Figura 14.3 (b) Cabeza en vista frontal de obrera Myrmicinae

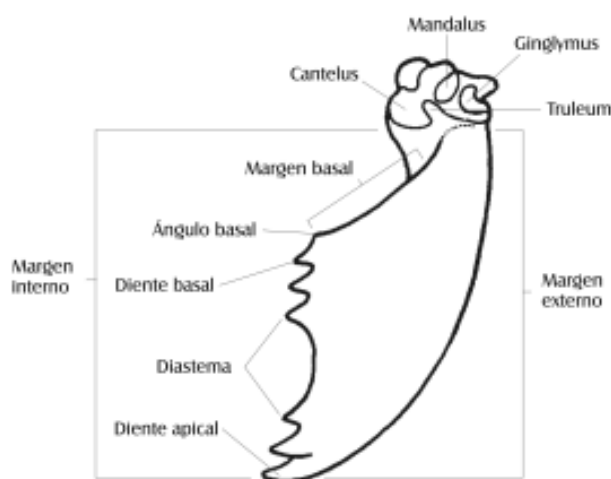


Figura 14.4 Mandíbula de obrera (Myrmicinae)

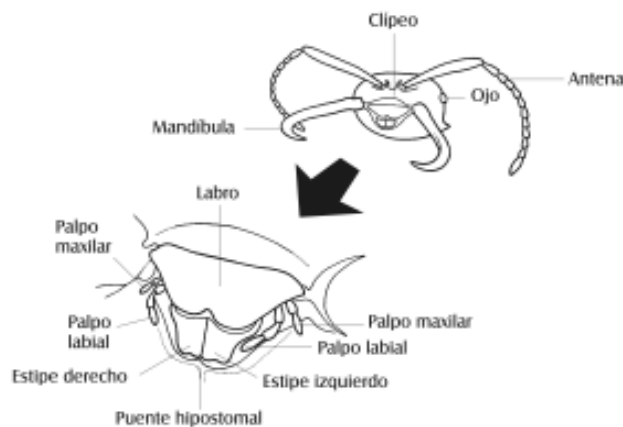


Figura 14.5 Partes bucales (Ecitoninae) Redibujado de Gotwald (1969)

subfamilias y ha sido denominado *helcio* (Figura 14.11b). En las obreras de Formicidae el último tergo visible es denominado *pigidio*, y su esterno correspondiente se conoce como *hipopigio* (Figura 14.11a).

Acidoporo. Orificio del sistema expulsor del ácido fórmico, diagnóstico de la subfamilia Formicinae. El acidoporo se forma desde el ápice del hipopigio y se observa generalmente como una estructura tubular en el ápice abdominal, generalmente bordeada por pelos (Figura 15.22); aunque en algunas ocasiones no tiene forma tubular y consiste simplemente en una emarginación semicircular a circular del margen apical del hipopigio (Figura 15.23). Por lo general el acidoporo es visible claramente, pero en algunos casos puede estar oculto por el margen apical del pigidio cuando no está en uso.

Alitrongo. Término propuesto para el tórax + propodeo (por ejemplo Bolton 1994) y equivalente a mesosoma de otros autores (Shattuck 1999).

Anepisterno. Ver Pleura/Pleuras.

Ángulo basal (de las mandíbulas). Ver Mandíbula.

Ángulos humerales. (= Humeri). Ángulos anterodorsales del pronoto.

Antena. Las antenas de las hormigas (Figura 14.6) están compuestas por un segmento basal alargado, el *escapo*, y una serie de segmentos pequeños que pueden variar en número desde tres hasta once y que en conjunto se denominan *funiculo*. El término *pedicelo* es utilizado en algunos himenópteros para referirse al segundo segmento antenal, denominando *flagelo* a los segmentos siguientes. Dentro de Formicidae es común considerar al pedicelo como parte del flagelo y a este último como equivalente al funículo. El escapo se articula con la cabeza mediante la inserción antenal (= *fosa antenal*), un foramen ubicado detrás del clipeo. En la base del escapo se encuentra una estructura esférica, el *cóndilo basal*, que es la parte que se articula con la inserción antenal. Los segmentos apicales del flagelo pueden ser filiformes o incrementar notablemente su grosor y longitud para formar una *maza antenal*; en las hormigas, esta maza puede constar de uno a cuatro segmentos (Figura 15.126 B-E).

Antenómero. Cada uno de los segmentos que componen la antena.

Bula. Ver glándula metapleural.

Carena. Una línea sobresaliente, en forma de quilla o cresta.

Carena frontal. (Figura 14.3) Un par de salientes longitudinales ubicadas detrás del clipeo, entre las

inserciones antenales. Las carenas frontales son variables en longitud y en el grado de desarrollo; con frecuencia son cortas y simples, pero algunas veces se extienden posteriormente hasta el margen occipital de la cabeza. En algunos grupos las carenas son vestigiales o están ausentes; en otros grupos están notablemente desarrolladas o forman el margen dorsal de las escrobas antenales (Figura 14.3b). Ver también *lóbulos frontales*.

Carena nual. Una saliente situada en la parte posterior cefálica que separa las superficies dorsal y lateral del occipucio (Figuras 15.195, 15.196).

Cintura. (= Pedicelo).

Clípeo (Figura 14.3). Esclerito anterior del dorso de la cabeza, bordeado posteriormente por la sutura fronto-clipeal, denominada también margen posterior clipeal (Figura 14.3b). El margen anterior clipeal normalmente constituye el margen anterior cefálico, aunque este margen también puede estar constituido por una proyección del labro en algunos taxa. El clípeo consiste en dos porciones laterales estrechas y una porción media de forma variada, que puede presentar una o más carenas longitudinales. El margen posterior del clípeo puede extenderse hacia atrás, entre, o más allá de las inserciones antenales y/o los lóbulos frontales.

Coxa (Figura 14.7). Primer segmento basal de las patas, el cual se articula con el tórax.

Dentado/Denticulado. Ver Mandíbula.

Diastema. Ver Mandíbula.

Diente apical (de la mandíbula). Ver Mandíbula.

Diente basal (de la mandíbula). Ver Mandíbula.

Dimórfico. La presencia de dos formas morfológicamente distintas: en el caso de las claves presentadas aquí, se refiere a dos castas de obreras morfológicamente diferenciadas.

Epinoto (Figura 14.8a). Nombre utilizado antiguamente por los mirmecólogos para referirse al propodeo.

Escama (del peciolo). Ver Peciolo.

Escapo. Ver Antena.

Esclerito. Funcionalmente es un término general para cada componente individual del exoesqueleto de los insectos en el que ha sido depositada la proteína esclerotina (ej. escleritos abdominales); en el caso de las hormigas involucra todas las partes del exoesqueleto.



Figura 14.6 Antena obrera

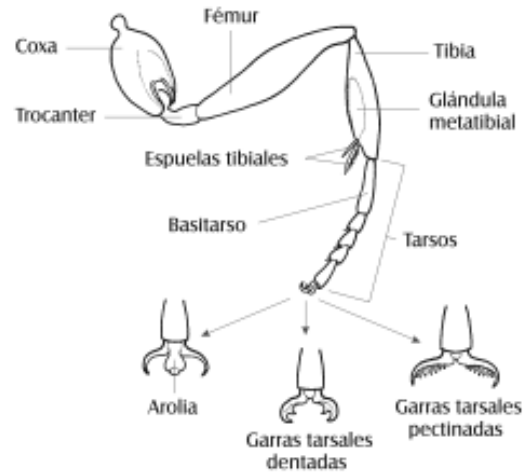


Figura 14.7 Pata y detalles de arolia y garras tarsales

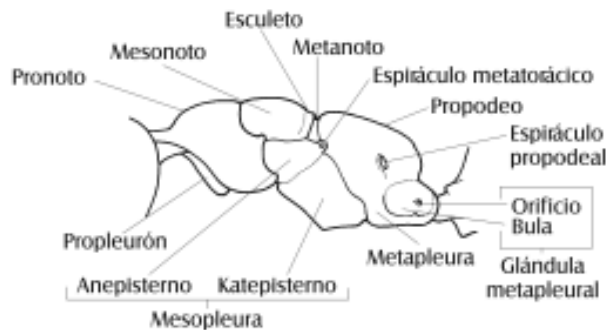


Figura 14.8 (a) Detalle de mesosoma en obreras (tórax)

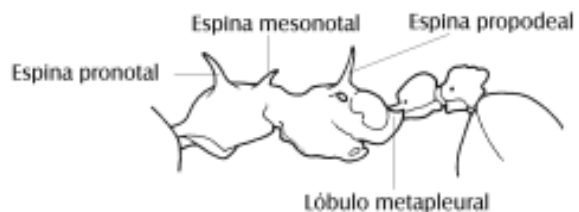


Figura 14.8 (b) Detalle de mesosoma en obreras (tórax)

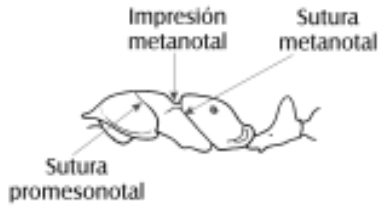


Figura 14.8 (c) Detalle de mesosoma en obreras (tórax)

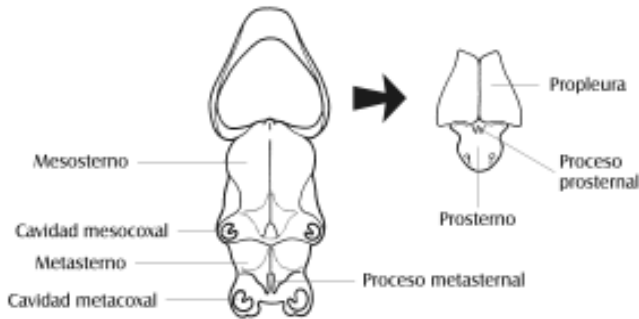


Figura 14.9 Mesosoma de obrera en vista ventral

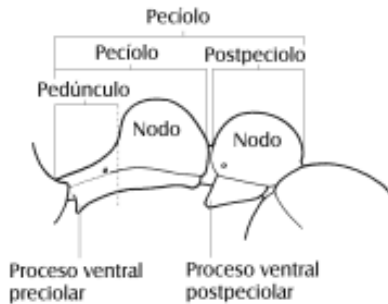


Figura 14.10 Peciolo en vista lateral (Myrmicinae)

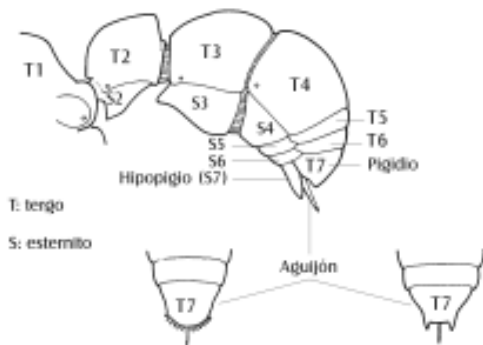


Figura 14.11 (a) Abdomen (metasoma o gáster) en vista lateral de obrera con dos vistas del tergo 7 en vista dorsal

Esquinas occipitales (Figura 14.3a). Ángulos posterolaterales redondeados o agudos, cuando la cabeza esta en vista frontal.

Espiráculo. Orificio del sistema traqueal a través del cual los gases entran y salen del cuerpo. Las hormigas poseen 9 ó 10 espiráculos a cada lado del cuerpo. El espiráculo protorácico se ha perdido, mientras que el mesotorácico es visible con muy poca frecuencia. En algunas especies se puede observar espiráculos metatorácicos (Figura 14.8a). Los espiráculos propodeales (siempre presentes) son los más grandes del mesosoma y del cuerpo en general. En los segmentos abdominales dos a cuatro los espiráculos siempre son visibles, mientras que en los segmentos cinco a siete están con frecuencia ocultos bajo el margen posterior de los tergos precedentes. El espiráculo del octavo segmento abdominal siempre está oculto; el esclerito en el que se encuentra (placa espiracular) es interno y forma parte del aparato picador.

Esterno. Esclerito ventral de un segmento (el tergo es el superior y las pleuras son los laterales). El esterno puede ser un esclerito simple, especializado o subdividido. En el orden Hymenoptera, el esterno del protorax (prosterno, Figura 14.9) es muy pequeño. Los esternos de meso y metatórax son reducidos e internos y por lo tanto las superficies ventrales del mesosoma están constituidas por proyecciones de las pleuras. Los términos mesosterno y metasterno (Figura 14.9) se utilizan para diferenciar estas proyecciones. El esterno del propodeo (primer segmento abdominal) se ha perdido, pero en los demás segmentos abdominales está generalmente bien desarrollado.

Faceta (= Omatidio). Cada componente óptico sencillo de un ojo compuesto.

Falcada. Ver Mandíbula.

Fémur (Figura 14.7). Tercer segmento de las patas, contando desde la base hasta el ápice. El fémur es por lo general el segmento más largo y se separa de la coxa sólo por un pequeño segmento, el trocánter.

Filiforme (antenas). Cuando los segmentos antenales son aproximadamente del mismo grosor e incrementan su longitud gradualmente hacia el ápice, sin formar un maza apical.

Flagelo (= Funiculo). Ver Antena.

Foramen. Perforación o abertura de un esclerito.

Fórmula palpal. Método estandarizado para referirse al número de segmentos en los palpos maxilares y labiales. El número de segmentos en los palpos maxilares se

nombrar primero y el de los labiales después. La fórmula palpal puede darse de dos maneras: por ejemplo, 6:4 ó 6, 4, indicando seis segmentos en los palpos maxilares y cuatro en los labiales.

Fosa antenal (= Inserción antenal). Ver Antena.

Funículo (= Flagelo). Ver Antena.

Fusión tergosternal. Condición de los segmentos abdominales donde el tergo y el esterno de un segmento se fusionan entre sí de tal manera que no son capaces de moverse independientemente. Para verificar esta fusión es necesario desarticular el espécimen. En el caso de ejemplares mantenidos en líquido se puede comprobar la fusión directamente separando los segmentos abdominales con pinzas: si al separarlos la sutura tergosternal no se observa en vista anterior o posterior (Figura 15.16, s4), significa que existe fusión; si la sutura es visible (Figura 15.19, s4), la fusión no existe. Si se tienen ejemplares en seco se debe utilizar reactivos (ej. hidróxido de sodio) para efectuar la separación.

Gaster. Abdomen aparente (Figuras 14.1, 14.2). Funcionalmente es el tagma terminal del cuerpo de las hormigas. Morfológicamente comprende los segmentos abdominales tres a siete, cuando el tercero no está reducido, o los segmentos cuatro a siete cuando el tercero está reducido.

Gena. Área del frente cefálico ubicada entre el margen posterior clipeal, el borde anterior del ojo y la inserción antenal (Figura 14.3a).

Glándula metapleuraleal (Figura 14.8). Glándula exocrina cuyo orificio está situado usualmente en las esquinas posteroventrales de los lados del mesosoma, sobre la metacoxa y debajo del nivel del espiráculo propodeal. El orificio de la glándula se encuentra emplazado en una superficie protuberante, algunas veces muy conspicua, denominada bula.

Glándula metatibial (Figura 14.7). Una glándula presumiblemente exocrina localizada en la parte ventral de la metatibia inmediatamente posterior a las espuelas tibiales. Está presente en algunas subfamilias de hormigas y varía considerablemente en tamaño y forma.

Helcio (Figura 14.11b). Presclerito especializado y muy reducido del tercer segmento abdominal, el cual forma una articulación compleja dentro del foramen posterior del peciolo (segundo segmento abdominal).

Hipopigio (Figura 14.11a). Esterno del séptimo segmento abdominal, esterno gastral terminal.

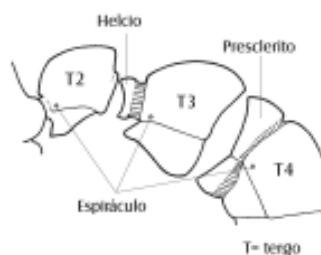


Figura 14.11 (b) Abdomen (metasoma o gaster) en vista lateral de obrera

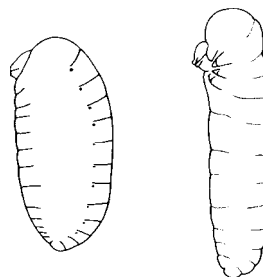


Figura 14.12 (a) Ejemplos de larvas maduras de *Crematogaster* (Myrmicinae) y *Pseudomyrmex* (Pseudomyrmecinae)

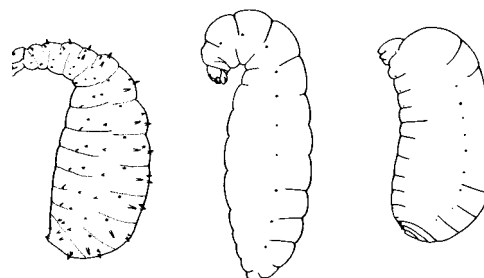


Figura 14.12 (b) Ejemplos de larvas maduras de *Leptogenys* (Ponerinae), *Camponotus* (Formicinae) y *Dolichoderus* (Dolichoderinae)

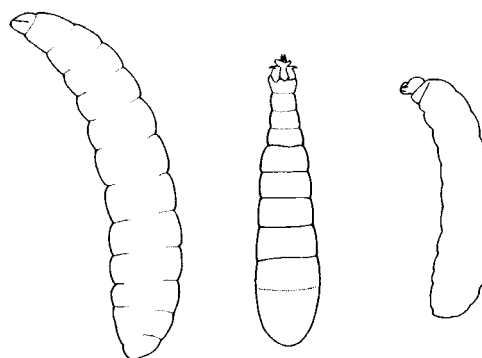


Figura 14.12 (c) Ejemplos de larvas maduras de *Eciton* (Ecitoninae), *Leptanilloides* (Leptanilloidinae) y *Cerapachys* (Cerapachyinae)

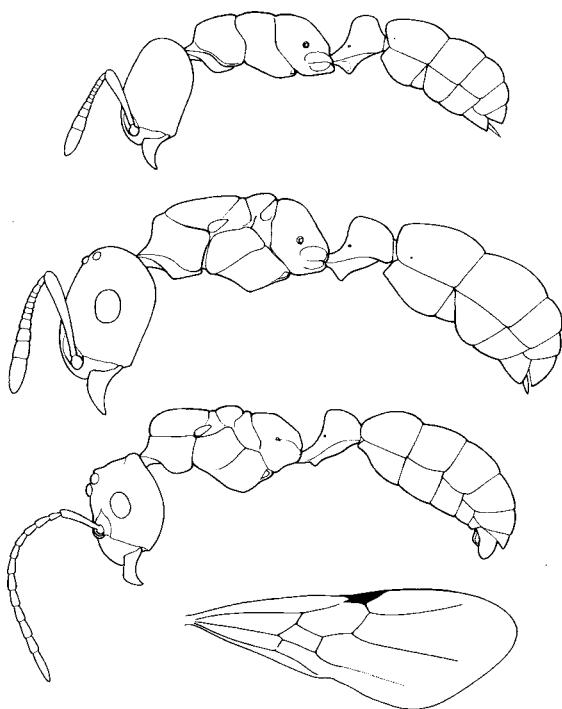


Figura 14.13 Habitus de Ponerinae. De arriba a abajo: obrero, hembra, macho, ala anterior

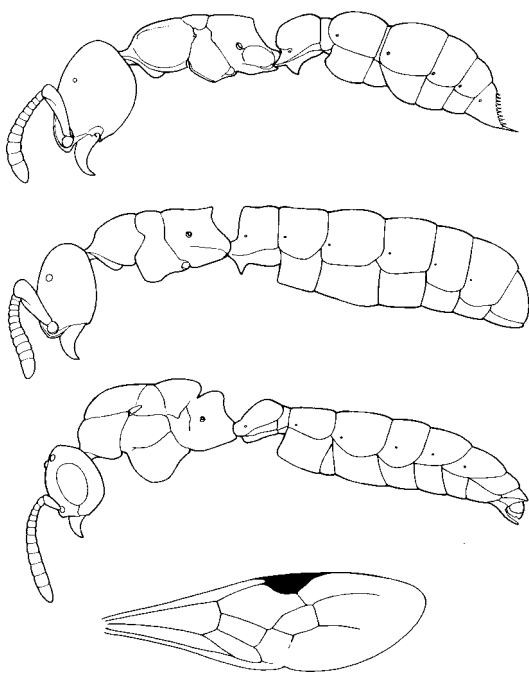


Figura 14.14 Habitus de Cerapachyinae. De arriba a abajo: obrero, hembra, macho, ala anterior

Hipostoma. Región anteroventral de la cabeza; área de cutícula inmediatamente detrás de la cavidad bucal (Figuras 15.46 y 15.47).

Katepisterno. Ver Pleura.

Labro. Esclerito de las partes bucales que se articula con el margen anterior del clipeo y que usualmente se dobla hacia abajo y atrás sobre el ápice de la maxila y el labio, cuando las partes bucales no están en uso (Figura 14.5). En la mayoría de las hormigas el labro no es visible frontalmente.

Lóbulos frontales. Proyecciones laterales de las carenas frontales que pueden estar muy desarrolladas y cubrir parcial o totalmente las fosas antenales (Figura 14.3). En algunos taxa los lóbulos frontales son la única expresión de las carenas frontales

Mandíbula (Figura 14.4). Apéndices cefálicos con los que las hormigas manipulan su entorno. Las mandíbulas de los formicidos son extraordinariamente variables en forma y tamaño, siendo de gran importancia taxonómica.

MÁRGENES. En vista frontal, las mandíbulas presentan hacia su parte interna un margen masticador usualmente provisto de dientes. En su parte proximal, adyacente al margen anterior del clipeo, el margen masticador usualmente se curva en un ángulo basal, para convertirse en el margen basal. Conjuntamente, los márgenes masticador y basal conforman el margen interno de las mandíbulas. El margen externo comprende el borde externo de las mandíbulas, el cual puede ser recto, curvo o sinuoso.

FORMA. En la gran mayoría de las especies, las mandíbulas presentan una forma triangular o subtriangular (como en la Figura 15.21), con márgenes basal y masticador bien diferenciados. En algunos casos el margen masticador se hace sumamente largo, mientras el basal es muy corto, dando lugar a unas mandíbulas alargado-trianguulares (Figura 15.127). Los márgenes basal y masticador pueden conformar una sola superficie recta o curva, y las mandíbulas se denominan lineares (Figura 15.20). Las mandíbulas extremadamente curvadas, relativamente cortas y con pocos o ningún diente en el margen masticador, son denominadas falcadas (Figura 15.106).

DENTICIÓN. El margen masticador está usualmente provisto de una serie de dientes y/o denticulos. Si se presentan dientes únicamente, las mandíbulas son dentadas; si sólo se presentan denticulos son denticuladas; si carecen de dientes y denticulos son edentadas. El diente distal de las mandíbulas es denominado diente apical; mien-

tras que el más proximal se denomina diente basal. El diente ubicado inmediatamente detrás del apical es el preapical (= subapical). En muchos casos se presenta un espacio en el margen masticador que separa los dientes basales de los apicales, denominado diastema; si este espacio no existe, se dice que las mandíbulas están dentadas en serie.

Margen apical (de la mandíbula). Ver Mandíbula.

Margen externo/ interno (de las mandíbulas). Ver Mandíbula.

Margen occipital (= Occipucio, Figura 14.3a). Margen posterior transverso de la cabeza.

Margen masticador (de las mandíbulas). Ver Mandíbula.

Marginado. Que posee un ángulo, borde o margen definido, separando una cara de un esclerito, segmento o tagma de otra.

Maza antenal. Ver Antena.

Mesonoto. Ver Tergo.

Metacoxa. Última coxa o coxa trasera, perteneciente a la pata metatorácica.

Metanoto. Ver Tergo.

Metatibia. Última tibia o tibia trasera.

Nodo (del pecíolo). Ver Pecíolo.

Palpos labiales. Un par de palpos sensores, con un máximo de cuatro segmentos, que se insertan anterolateralmente en el labio (Figura 14.5).

Palpos maxilares. Los palpos sensores segmentados de las maxilas. Cada palpo puede tener como máximo seis segmentos (Figura 14.5).

Pecíolo (Figuras 14.1, 14.2, 14.10). Morfológicamente, el segundo segmento abdominal, inmediatamente después del mesosoma. El pecíolo usualmente está muy reducido y siempre se encuentra notablemente diferenciado por constricciones anteriores y posteriores. Generalmente el pecíolo presenta un pedúnculo y un nodo bien diferenciados (Figura 14.2a), pero también puede estar reducido a una escama (Figura 14.1a). En algunos taxa puede estar extremadamente reducido, representado sólo por un estrecho segmento subcilíndrico escondido bajo el abdomen (Figura 15.53, *pe*). El tergo y el esterno del pecíolo usualmente están bien diferenciados.

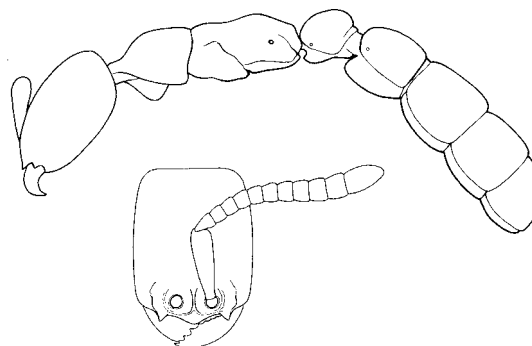


Figura 14.15 Habitus de Leptanilloidinae. Obrera

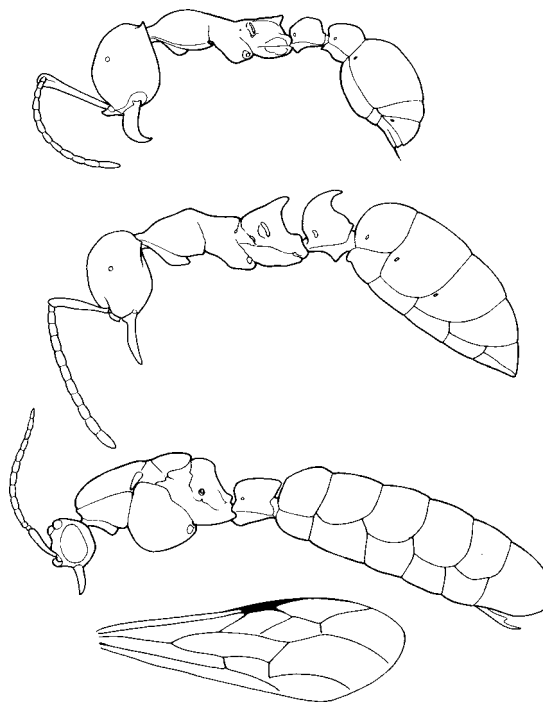


Figura 14.16 Habitus de Ecitoninae. De arriba a abajo: obrera, hembra, macho, ala anterior

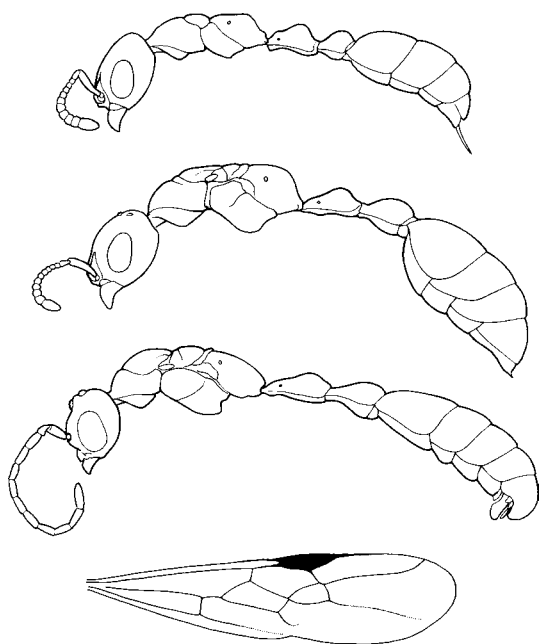


Figura 14.17 Habitus de Pseudomyrmecinae. De arriba a abajo: obrera, hembra, macho, ala anterior

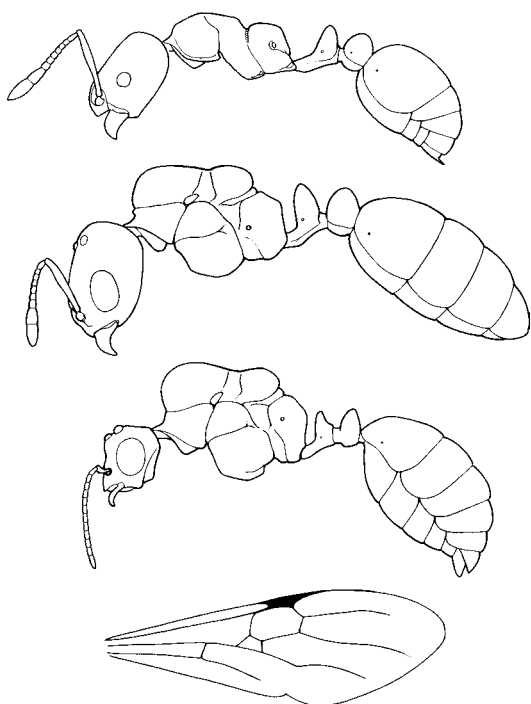


Figura 14.18 Habitus de Myrmicinae. De arriba a abajo: obrera, hembra, macho, ala anterior

Pectinada (garra tarsal). Cuando se presenta una serie de sedas preapicales en las garras tarsales, parecidas a un peine (Figura 14.7).

Pedicelo. Ver Abdomen y Antena.

Pedúnculo (del pecíolo). La sección anterior peciolar que comienza inmediatamente después de la articulación propodeo-pecíolo y termina en la cara anterior del nodo (Figura 14.10). En algunos casos el pedúnculo puede ser alargado y esbelto, y el pecíolo se denomina entonces pedunculado. Cuando el pedúnculo está ausente, el pecíolo es denominado sésil. Si el pedúnculo es muy corto, se suele utilizar el término semisésil.

Pleura (Figura 14.8a). Escleritos laterales del tórax verdadero (es decir, excluyendo el propodeo). La propleura es relativamente pequeña en las hormigas y está en gran parte sobrelapada por las partes laterales del pronoto, cuando es visto de perfil. La mesopleura (o mesepisterno) puede consistir en un sólo esclerito o puede estar dividido por una sutura transversa (sutura mesopleural) en una porción superior, el anepisterno y una porción inferior, el katepisterno. La metapleura está ubicada debajo del propodeo y en la mayoría de especies presenta una glándula metapleural.

Pigidio. Tergo del séptimo segmento abdominal, último tergo abdominal visible. La conformación y tamaño del pigidio puede variar desde un estrecho esclerito simple y en forma de U, hasta un esclerito conspicuo y provisto de dientes o denticulos numerosos (Figura 14.11a).

Pretarso. El segmento apical de la pata. Usualmente se trata de las garras tarsales y un aróleo.

Proceso subpeciolar. Proyección anteroventral del esterno del pecíolo, ubicada debajo del nodo o del pedúnculo peciolar (Figura 14.10). El proceso subpeciolar puede estar presente o ausente, pero cuando está presente es sumamente variable en forma y tamaño.

Pronoto. Ver Tergo.

Propodeo. Morfológicamente es el tergo del primer segmento abdominal, el cual se encuentra fusionado con el torax formando gran parte de la sección posterior del mesosoma (Figura 14.8a). El dorso propodeal usualmente no está especializado, pero en algunas ocasiones presenta un par de espinas o dientes posteriores. La superficie posterior del propodeo es denominada declive propodeal, el cual puede presentar diferentes especializaciones, siendo la más común las lóbulos propodeales (= lóbulos propodeales, lóbulos metapleurales), ubicadas en la base del declive propodeal, una a cada lado de la articulación peciolar

(Figura 14.8b). En cada lado del propodeo se observa un espiráculo propodeal (Figura 14.8a), que morfológicamente corresponde al primer espiráculo abdominal; su tamaño, forma y posición es muy variable, siendo de gran importancia taxonómica a nivel de subfamilias.

Seda. Cualquier pelo grueso presente en la superficie del cuerpo.

Semitriangular. Ver Mandíbula.

Surco antenal (Figura 14.3b). Una impresión o excavación a cada lado de la cabeza, que se extiende sobre (Figura 15.108), por debajo (Figura 15.101) o en frente del ojo (Figura 15.109), y en el cual se acomodan los escapos antenales (y algunas veces la antena completa) cuando descansan sobre la cabeza.

Surco metanotal. Ver Tergo.

Sutura. Una línea de unión entre dos escleritos.

Sutura fronto-clipeal (= margen posterior clipeal). Ver Clipeo.

Sutura promesonotal. Ver Tergo.

Tagma. Unidad corporal. Una parte o sección del cuerpo separada de otras unidades.

Tarso. Término colectivo para referirse a los cinco segmentos apicales pequeños de las patas. El primer segmento tarsal (primer tarsómero) se articula con la tibia y es denominado basitarso (Figura 14.7). El término pretarso se utiliza con frecuencia para referirse al último segmento tarsal.

Tergo. Esclerito superior de un segmento (el esterno es el inferior y las pleuras los laterales). Un tergo puede ser una placa simple (recta o curva) o puede estar especializada o subdividida. El tergo del protorax está conformado enteramente por el pronoto (Figura 14.8a); este esclerito se extiende a lo largo del dorso y los lados de la parte anterior del tórax, ocultando a menudo la propleura. El mesonoto (Figura 14.8a) es el tergo del mesotorax y puede estar fusionado con el pronoto o separado de este por el surco promesonotal (Figura 14.8c). El metanoto (Figura 14.8a), tergo del metatorax, puede estar algunas veces presente en el mesosoma, pero lo normal es que se encuentre obliterado. El mesonoto y el propodeo están frecuentemente separados por una impresión metanotal (Figura 14.8c), que representa el último vestigio del metanoto en el dorso del mesosoma. El propodeo es el tergo del primer seg-

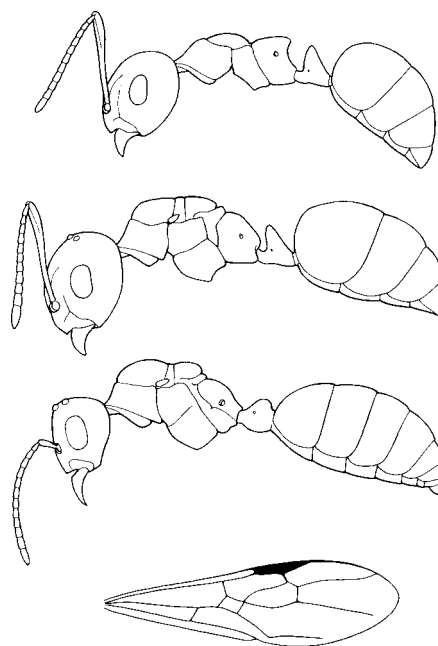


Figura 14.19 Habitus de Dolichoderinae. De arriba a abajo: Obrera, hembra, macho, ala anterior

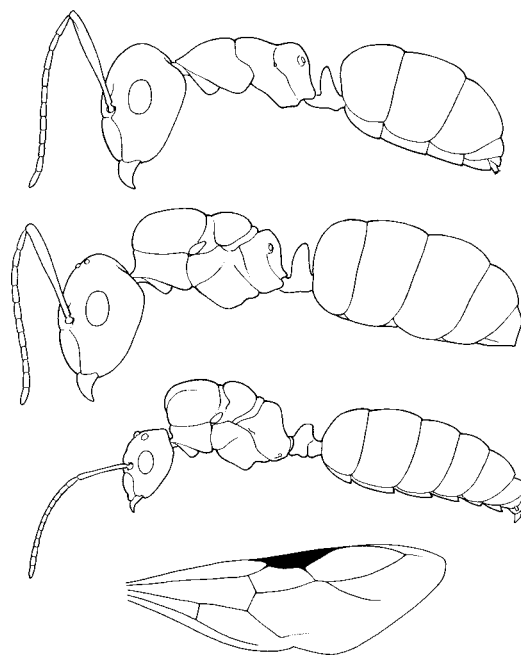


Figura 14.20 Habitus de Formicinae. De arriba a abajo: obrera, hembra, macho, ala anterior

mento abdominal. Los segmentos abdominales restantes (dos a siete) tienen tergos usualmente simples, pero algunas veces pueden estar especializados.

Tibia. Cuarto segmento de las patas, contando desde la coxa basal (Figura 14.7).

Torax. Segundo tagma del cuerpo de los insectos. En las hormigas y otros himenópteros el torax aparente está conformado por los tres segmentos usuales del tórax verdadero (pro, meso y metatorax) más el primer segmento abdominal (propodeo) rígidamente fusionado a

ellos (Figuras 14.1, 14.2). Esta modificación implica que el sistema “tórax verdadero + propodeo” no puede denominarse tórax, por lo que se han propuesto varios términos. Los términos mesosoma y alitrongo son los que se utilizan actualmente con más frecuencia.

Trocánter. Segmento reducido de las patas, ubicado entre la coxa y el fémur (Figura 14.7).

Vista frontal (de la cabeza). Orientación en la cual los puntos medios del margen anterior clipeal, el margen occipital y los lados de la cabeza son observables al mismo tiempo (Figura 14.3).

Agradecimientos

A John Lattke, Fabiana Cuezco, Mónica Ospina y Jeffrey Sosa por sus observaciones y comentarios.

Literatura citada

- Bolton, B. 1990a. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* 24:1339-1364.
- Bolton, B. 1990b. Abdominal characters and status of the cerapachyine ants (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* 24:53-68.
- Bolton, B. 1994 *Identification guide to the ant genera of the world*. 222pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, E.E.U.U.
- Gauld, I. D. y B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press, Oxford.
- Gotwald, W.H. 1969. Comparative morphological studies of the ants, with particular reference to the mouthparts (Hymenoptera: Formicidae). *Memoirs of the Cornell University Agricultural Experiment Station* 408:1-150
- Goulet, H. y J. Huber, eds. 1993. *Hymenoptera of the World: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Ottawa.
- Hanson, P. y I. D. Gauld, eds. 1995. *Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford.
- Michener, C.D. 2000. *Bees of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: The state of the art. *Zoologica Scripta* 28(1-2):3-11.
- Shattuck, S. O. 1999. *Australian Ants: Their Biology and Identification*. 226pp. Monographs on Invertebrate Taxonomy Series Vol. 3 CSIRO, Canberra.

Capítulo 15

Clave para las subfamilias y géneros

E. E. Palacio y F. Fernández

Nota 1. Las claves incluyen todos los géneros de la región Neotropical en un sentido amplio. Esto significa que se incluyen algunos elementos neárticos presentes en México.

Nota 2. Para la observación de muchas de las características morfológicas utilizadas en esta clave se recomienda tener ejemplares tanto en líquido (alcohol al 70%) como montados en seco. Muchos especímenes con tegumento delgado y flexible (por ejemplo Dolichoderinae y Formicinae) se colapsan al secarse y en consecuencia varios caracteres, especialmente en el abdomen (por ejemplo la presencia de acidoporo) no se pueden observar con claridad. Caracteres como la esculturación del tegumento y la pilosidad, por su parte, se observan mejor en ejemplares montados en seco. Es aconsejable que los especímenes pequeños (de menos de 5mm) se examinen en equipos que puedan alcanzar un aumento de 60 X o superior. Las claves incluyen tanto caracteres usados tradicionalmente para separar subfamilias, como autoapomorfias encontradas en trabajos más recientes; estas últimas con frecuencia son difíciles de observar por lo que se recomienda verificar todas las características mencionadas en cada numeral, antes de tomar una decisión.

Clave para las subfamilias

- | | |
|---|--|
| <p>1 Cuerpo con un sólo segmento aislado o reducido (el pecíolo, <i>pe</i>) entre el mesosoma y el gaster (Figuras 15.1, 15.2, 15.3). Primer segmento del gaster enteramente confluyente con el segundo o separado de este por una ligera constricción (<i>c</i>); en este último caso, el primer segmento del gaster no se encuentra marcadamente reducido (Figuras 15.1, 15.2, 15.3) 2</p> <p>- Cuerpo con dos segmentos aislados o reducidos (el pecíolo y el pospecíolo) entre el mesosoma y el gaster (Figuras 15.4, 15.5, <i>pd</i>). Pospecíolo tan reducido como el pecíolo o más grande que este, pero en ambos casos notablemente más pequeño que el primer segmento del gaster y separado de este por una constricción (<i>c</i>) muy marcada (Figuras 15.4, 15.5) 6</p> <p>2 (1) Espiráculos de los segmentos tres a cinco del gaster (segmentos abdominales cinco a siete) expuestos, no cubiertos por el tergo de los segmentos precedentes y visibles sin necesidad de distender el abdomen (Figuras 15.2, 15.4, 15.6, <i>ea</i>). Apertura de la glándula metapleurar cubierta dorsalmente por un largo flanco cuticular (<i>fc</i>), paralelo al eje principal del cuerpo (Figuras 15.2, 15.4, 15.6). Esterno del helcio grande, convexo en su parte ventral y visible lateralmente (Figura 15.6, <i>st</i>). Glándula metatibial generalmente presente (Figura 15.8, <i>gm</i>) 3</p> | <p>- Espiráculos de los segmentos tres a cinco del gaster no expuestos, escondidos bajo el tergo de los segmentos precedentes y sólo visibles con distensión abdominal (Figuras 15.3, 15.7). Apertura de la glándula metapleurar no cubierta dorsalmente por un flanco cuticular largo (Figura 15.7, <i>g</i>). Esterno del helcio pequeño, no visible lateralmente (Figura 15.7, <i>st</i>). Glándula metatibial ausente (Figura 15.9)..... 4</p> <p>3 (2) Pigidio grande y bordeado apicalmente por pequeñas espinas o denticulos (Figura 15.6, <i>pi</i>, 15.12). Garras tarsales simples (Figura 15.13). Espiráculos propodeales situados en la parte inferior de los costados del propodeo, debajo de la longitud media del esclerito (Figura 15.6, <i>ep</i>). Obreras monomórficas o escasamente dimórficas, con mandíbulas triangulares serialmente denticuladas o sin dientes (Figura 15.10) (hormigas colectadas con poca frecuencia) Cerapachyinae</p> <p>- Pigidio reducido a un estrecho esclerito en forma de U y a lo sumo con cuatro espínulas apicales inconspicuas. Garras tarsales con un proceso preapical dentiforme (Figura 15.14). Espiráculos propodeales situados en la parte superior de los costados del propodeo, justo sobre la parte media del esclerito (Figura 15.11, <i>ep</i>). Obreras con frecuencia marcadamente polimórficas; las mayores (sol-</p> |
|---|--|

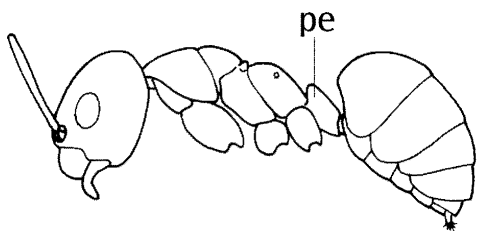


Figura 15.1

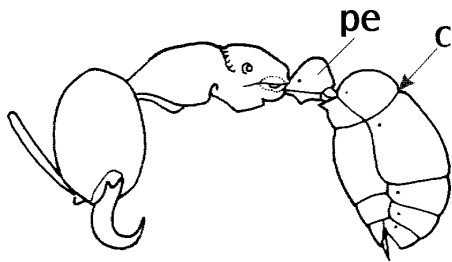


Figura 15.2

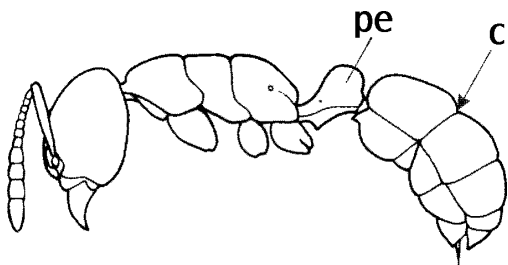


Figura 15.3

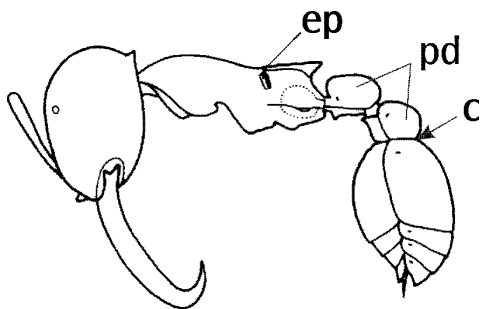


Figura 15.4

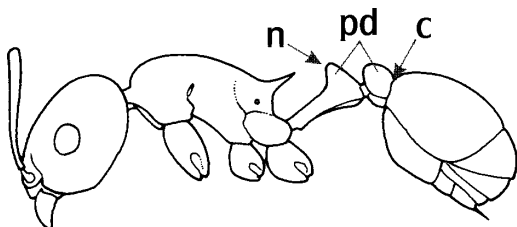


Figura 15.5

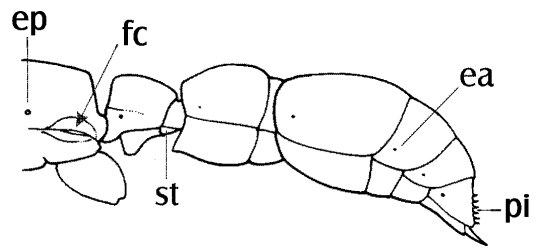


Figura 15.6

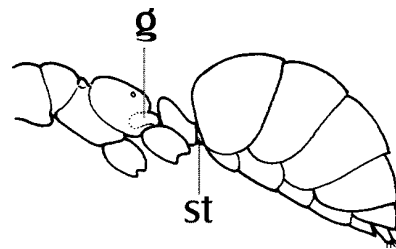


Figura 15.7



Figura 15.8



Figura 15.9

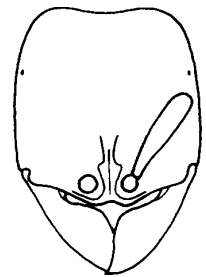


Figura 15.10

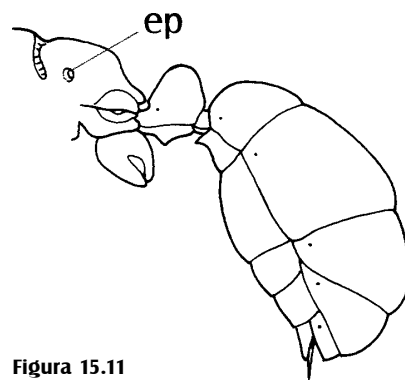


Figura 15.11

- dados) con mandíbulas alargadas y esbeltas, provistas de dos dientes preapicales largos y espiniformes (Figura 15.15) (Cheliomyrmecini) **Ecitoninae**
- 4 (2) Aguijón presente (Figura 15.16, *a*). Tercer segmento abdominal (= primer segmento del gaster) generalmente con una constricción posterior ligeramente marcada (Figura 15.17, *c*); de lo contrario, las mandíbulas son alargadas y lineares, abruptamente curvadas hacia adentro cerca a su ápice e insertadas en medio del margen anterior cefálico (Figura 15.20). Cuarto segmento abdominal (segundo segmento del gaster, *s4*) con fusión tergoesternal, los dos escleritos están rígidamente fusionados y son inmóviles uno con respecto al otro (Figura 15.16, *s4*) **Ponerinae**
- Aguijón ausente (Figuras 15.18; 15.19, *ac*). Tercer segmento abdominal generalmente confluyente con el cuarto, sin constricción posterior (Figura 15.18, *c*). Mandíbulas de forma variada, pero nunca alargadas y lineares, generalmente como en la Figura 15.21. Cuarto segmento abdominal sin fusión tergoesternal, los dos escleritos están separados y son móviles uno con respecto al otro (Figura 15.19 *s4*) 5
- 5 (4) Apice del gaster con un acidoporo circular a semicircular que sale del hipopigio y que usualmente está proyectado en forma tubular y bordeado por sedas, algunas veces cubierto por una proyección del pigidio (Figuras 15.22 y 15.23). Tergo del quinto segmento del gaster (último segmento abdominal) grande y visible (Figura 15.25, *t*). Propodeo casi siempre redondeado o ligeramente angulado visto de perfil (Figura 15.25, *p*), raramente presenta protuberancias, láminas o espinas **Formicinae**
- Ápice del gaster con el hipopigio (*h*) careciendo de acidoporo y formando un margen posterior liso (Figura 15.24, 15.26). Tergo del quinto segmento del gaster pequeño y usualmente no visible. Propodeo (*p*) algunas veces notablemente angulado, con protuberancias cónicas, láminas o espinas conspicuas (Figuras 15.24, 15.26, 15.27), particularmente en especies de más de 5mm **Dolichoderinae**
- 6 (1) Ojos notablemente desarrollados, ocupando cuando menos la mitad de los lados de la cabeza (Figura 15.28).
- Ocelos presentes (Figura 15.29, *oc*) **Pseudomyrmecinae**
- Ojos nunca abarcando más de la mitad de los lados de la cabeza (Figuras 15.30 y 15.31). Ocelos casi siempre ausentes 7
- 7 (6) Lóbulos frontales (*l*) generalmente bien desarrollados y algunas veces notablemente expandidos (Figuras 15.31, 15.35, 15.36, 15.37), inserciones antenales cubiertas en parte o completamente por los lóbulos frontales; de lo contrario, los ojos están bien desarrollados y compuestos por más de un omatidio. Tercer segmento abdominal (pospeciolo, *pp*) sin fusión tergoesternal (Figura 15.32). Glándula metatibial ausente (Figura 15.9). Espiráculos de los segmentos dos a cuatro del gaster no expuestos, escondidos bajo el tergo de los segmentos precedentes (Figura 15.5) **Myrmicinae**
- Lóbulos frontales vestigiales o ausentes (Figura 15.30, 15.34), inserciones antenales completamente expuestas en vista frontal. Ojos reducidos a un sólo omatidio, vestigiales o ausentes (Figuras 15.30, 15.34, 15.38, 15.39). Tercer segmento abdominal (pospeciolo) con fusión tergoesternal (Figura 15.33). Glándula metatibial presente (Figura 15.8, *gm*). Espiráculos de los segmentos dos a cuatro del gaster expuestos y visibles sin necesidad de distender el abdomen (Figuras 15.38, 15.39) 8
- 8 (7) Gaster con una profunda constricción entre el primer y segundo segmentos y una constricción similar entre el segundo y el tercero (Figura 15.38, *c*). Sutura promesonotal presente y muy conspicua en vista dorsal (Figura 15.38, *sp*). Espiráculos propodeales situados en la parte inferior de los costados del propodeo, debajo de la longitud media del esclerito (Figura 15.38, *ep*). Primer segmento del gaster mucho más corto que los segmentos restantes combinados. (Hormigas muy raramente coleccionadas) **Leptanilloidinae**
- Gaster sin constricciones entre los segmentos uno y dos, ni entre el dos y el tres (Figura 15.39). Sutura promesonotal completamente ausente en vista dorsal (Figura 15.39). Espiráculos propodeales situados en la parte superior de los costados del propodeo (Figura 15.39, *ep*). Primer segmento del gaster tan largo o más largo que los segmentos restantes combinados (Ecitonini) **Ecitoninae**

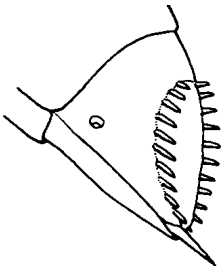


Figura 15.12



Figura 15.13



Figura 15.14

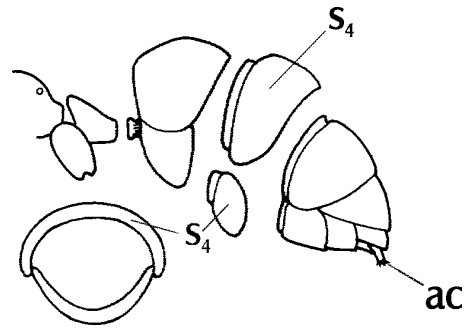


Figura 15.19

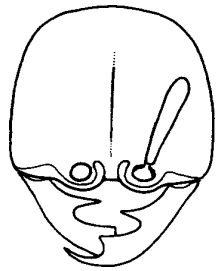


Figura 15.15

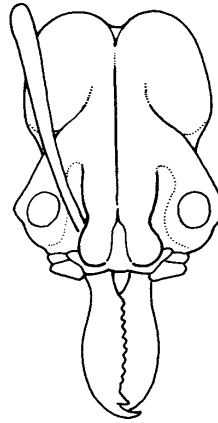


Figura 15.20

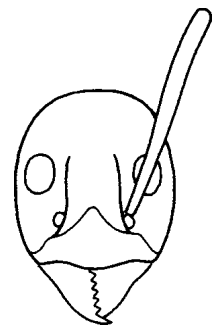


Figura 15.21

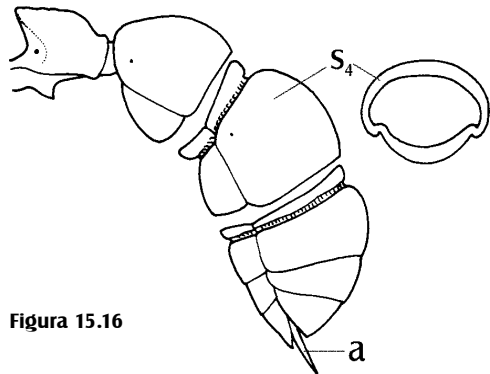


Figura 15.16



Figura 15.22

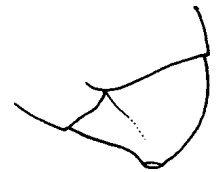


Figura 15.23

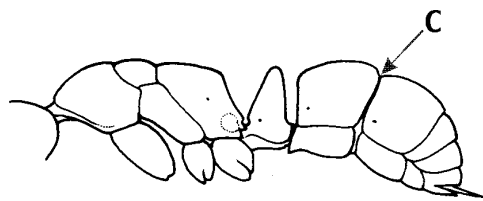


Figura 15.17

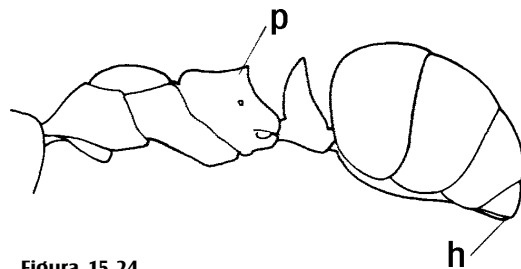


Figura 15.24

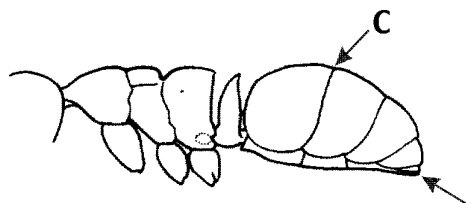


Figura 15.18

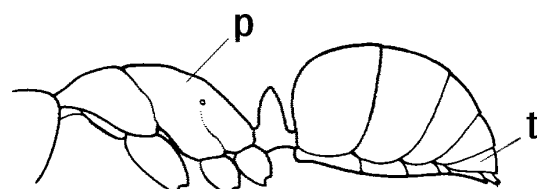


Figura 15.25

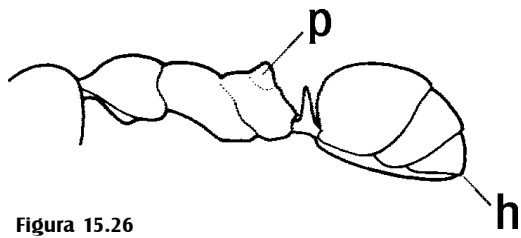


Figura 15.26

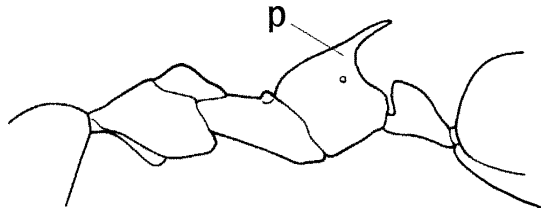


Figura 15.27

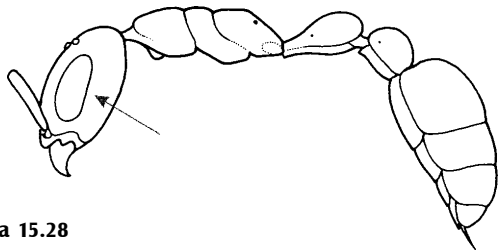


Figura 15.28

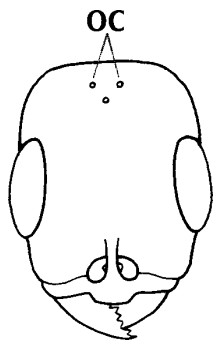


Figura 15.29

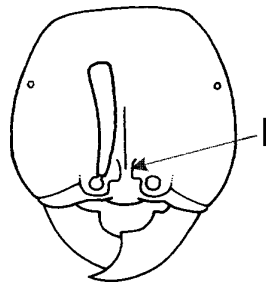


Figura 15.30

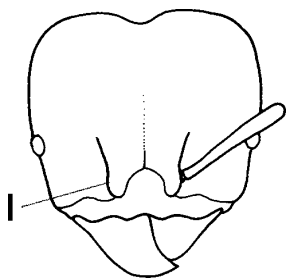


Figura 15.31

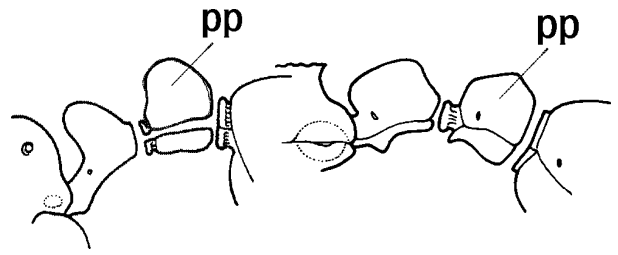


Figura 15.32

Figura 15.33

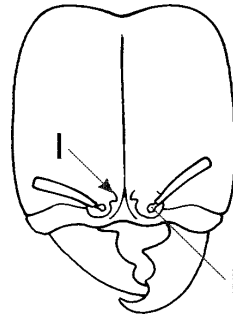


Figura 15.34

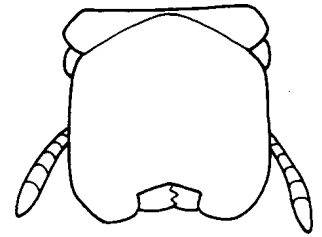


Figura 15.35

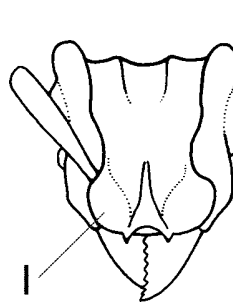


Figura 15.36

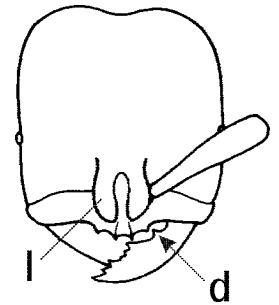


Figura 15.37

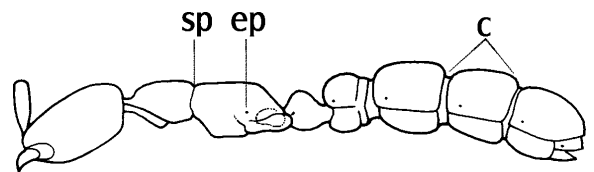


Figura 15.38

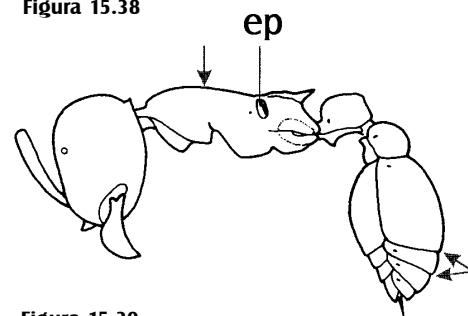


Figura 15.39

Claves para los géneros

Nota. Antes de utilizar estas claves, es aconsejable leer el glosario de términos morfológicos para familiarizarse con las estructuras básicas y así poder ubicar con más facilidad los caracteres mencionados adelante. Muchas características como las carenas y suturas pueden ser difíciles de observar, particularmente en especímenes pequeños; en estos casos se recomienda variar la posición del ejemplar y la incidencia de luz sobre éste. Cuando se mencione el número de segmentos antenales, estos incluyen el funículo (o flagelo) más el escapo. Las ilustraciones laterales del cuerpo y frontales de la cabeza, generalmente representan la apariencia general de cada género, es decir que el dibujo normalmente debe parecerse a la hormiga que está siendo identificada; la comparación del espécimen con la ilustración correspondiente puede ser una ayuda adicional en la determinación.

Subfamilia Cerapachyinae

- | | |
|---|--|
| <p>1 Cabeza con una carena curvada a ligeramente recta que se extiende desde el margen posterior de la porción lateral del clipeo hasta la gena, ligeramente debajo y en frente de los ojos (Figura 15.40, <i>cap</i>) <i>Cerapachys</i></p> <p>- Cabeza sin dicha carena (Figuras 15.41, 15.42) 2</p> <p>2 (1) Gaster con constricciones entre los segmentos 2 y 3 y entre 3 y 4, además de la constricción entre los 1 y 2 (Figura 15.43); Brasil <i>Sphinctomyrmex</i></p> | <p>- Gaster con constricción sólo entre los segmentos 1 y 2 (Figuras 15.44, 15.45) 3</p> <p>3 (2) Surcos antenales presentes (Figura 15.41, <i>e</i>). Ojos bien desarrollados. Superficie de la cabeza y el mesosoma algunas veces con estrías longitudinales (Figura 15.44) <i>Cylindromyrmex</i></p> <p>- Surcos antenales ausentes. Ojos diminutos a vestigiales (Figura 15.42). Superficie de la cabeza y el mesosoma con esculturación variada, pero sin estrías longitudinales (Figura 15.45) <i>Acanthostichus</i></p> |
|---|--|

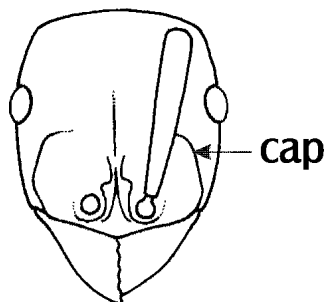


Figura 15.40

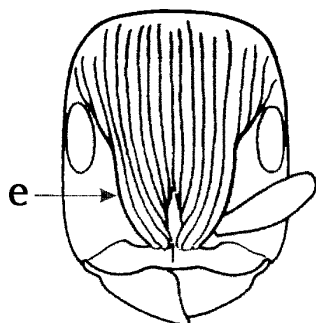


Figura 15.41

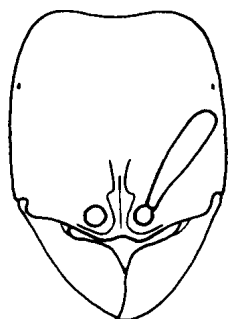


Figura 15.42

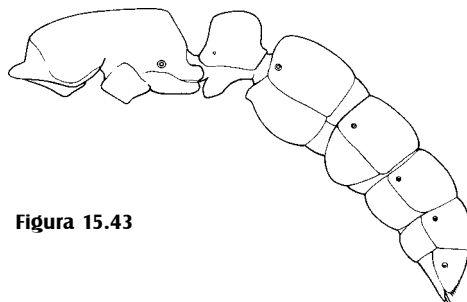


Figura 15.43

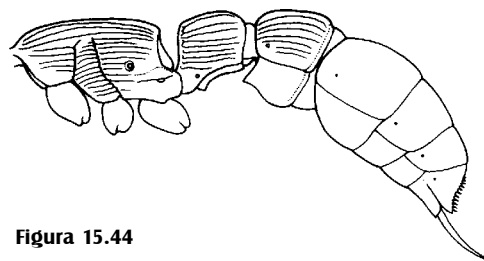


Figura 15.44

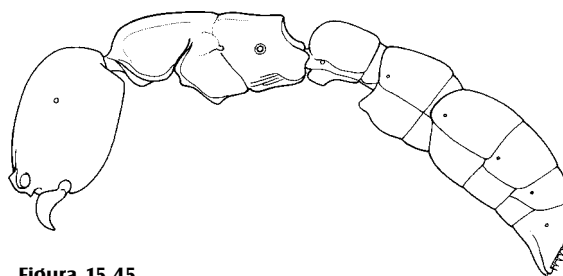


Figura 15.45

Subfamilia Dolichoderinae

- 1 Hipostoma (*hi*) con una expansión anterolateral dentiforme, algunas veces poco desarrollada (Figura 15.46, *hi*). Mesosterno expandido anteromedialmente, convexo en vista ventral (Figura 15.48). Tegumento grueso y con frecuencia esculturado; propodeo rara vez con espinas, lamelas o ángulos bien definidos (Figuras 15.50, 15.51, *p*); pronoto rara vez con espinas con espinas anterolaterales ***Dolichoderus***
 - Hipostoma reducido a una tenue banda anterolateral (Figura 15.47). Borde anterior del mesosterno plano (Figura 15.49). Tegumento delgado y flexible; propodeo algunas veces con procesos cónicos o aurículas (Figuras 15.52, 15.56), nunca con espinas; pronoto inerme 2
- 2 (1) Nodo del peciolo en forma de escama fuertemente reducida o ausente; peciolo oculto por el abdomen cuando es visto dorsalmente (Figura 15.53, *pe*) 3
 - Escama peciolar presente y definida, aunque algunas veces fuertemente inclinada hacia adelante; peciolo (*pe*) visible dorsalmente, no oculto bajo el abdomen (Figuras 15.52, 15.54, 15.56, 15.59) 4
- 3 (2) En vista dorsal cuatro tergos visibles en el gaster (Figura 15.53) ***Tapinoma***
 - En vista dorsal cinco tergos visibles en el gaster; Panamá ***Technomyrmex***
- 4 (2) Tercer segmento del palpo maxilar alargado, similar en longitud a los segmentos cuatro a seis combinados (Figura 15.55). Propodeo (*p*) con protuberancia coniformes que se proyectan más o menos verticalmente (Figura 15.52), o menos frecuentemente con aurículas (Figura 15.56). Psamóforo siempre presente con distinto grado de desarrollo (Figura 15.56, *ps*) ***Dorymyrmex***
 - Tercer segmento del palpo maxilar similar en longitud al cuarto. Propodeo generalmente inerme, a lo sumo angulado (Figuras 15.54, 15.59). Psamóforo ausente 5
 - 5 (4) Ojos ausentes (Figura 15.58); sur de Sudamérica ***Anillidris***
 - Ojos presentes 6
 - 6 (5) Dos a doce largos pelos curvados ventralmente sobre el margen anterior del clípeo; primer tergo del gaster se proyecta sobre el peciolo (Figuras 15.53 y 15.59) 7
 - Dos a seis pelos cortos sobre el margen anterior del clípeo; primer tergo del gaster no se proyecta sobre el peciolo 8
 - 7 (6) Obrera con ojos pequeños y ubicados muy adelante en la cabeza; carena frontal reducida o ausente; espiráculo propodeal redondeado ***Bothriomyrmex***
 - Obreras con ojos de desarrollo normal, más grandes que en el dilema anterior; carena frontal siempre presente; espiráculo propodeal a menudo alargado ***Forelius***
 - 8 (6) Perfil del mesonoto (*me*) notablemente elevado por encima del nivel del pronoto (Figura 15.59). Gaster frecuentemente doblado sobre el mesosoma en especímenes montados en seco ***Azteca***
 - Perfil de mesoto a lo sumo al mismo nivel del pronoto (Figura 15.54). Gaster nunca doblado sobre el mesosoma en especímenes montados en seco ***Linepithema***

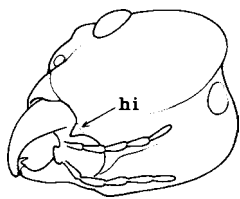


Figura 15.46

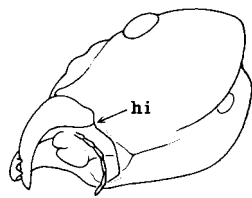


Figura 15.47

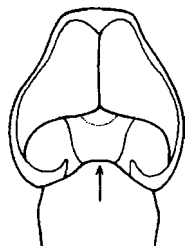


Figura 15.48

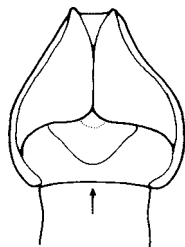


Figura 15.49

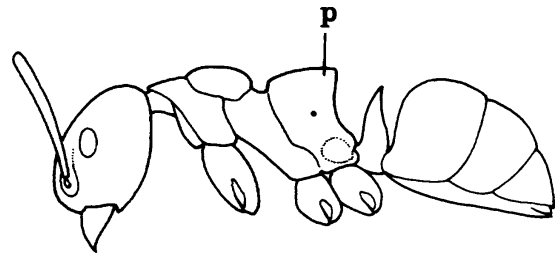


Figura 15.50

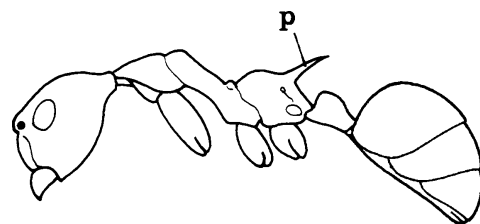


Figura 15.51

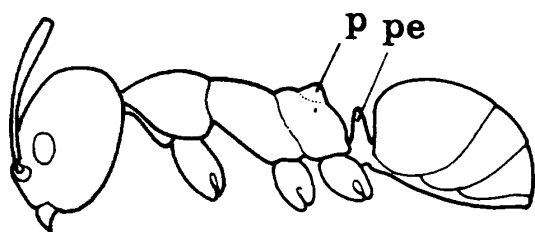


Figura 15.52

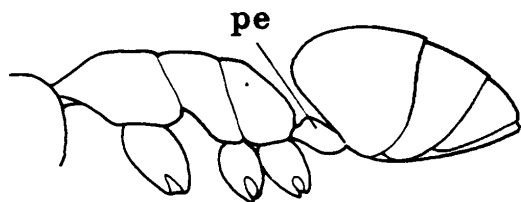


Figura 15.53

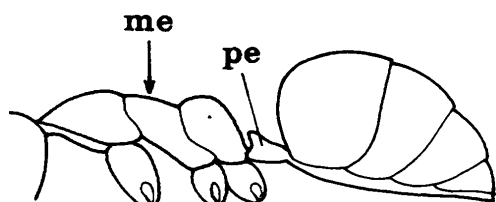


Figura 15.54

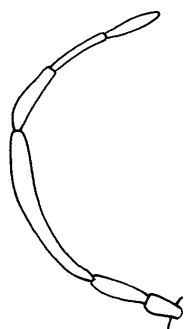


Figura 15.55

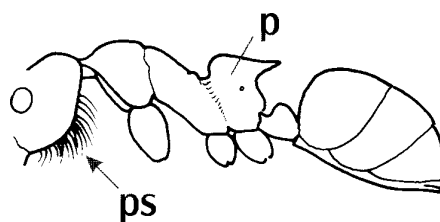


Figura 15.56

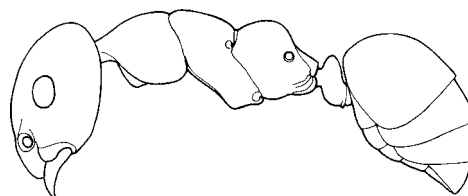


Figura 15.57

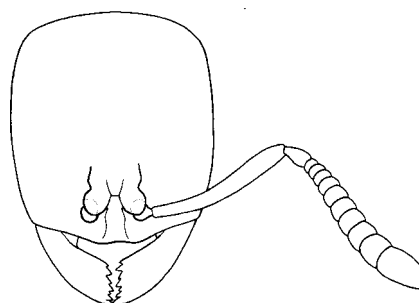


Figura 15.58

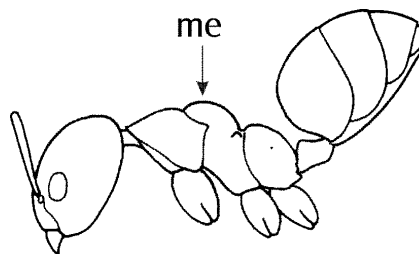


Figura 15.59

Subfamilia Ecitoninae

- 1 Pecíolo (*pd*) de un segmento; pospecíolo ampliamente articulado posteriormente con el gaster (Figura 15.60). Mandíbulas de los soldados con dos dientes preapicales largos y espiniformes (Figura 15.64). Proceso subpecíolar cerrado anteriormente (Figura 15.62) *Cheliomyrmex*
- Pecíolo de dos segmentos (Figura 15.67 *pd*); pospecíolo y gaster separados por una constricción conspicua (Figura 15.61). Mandíbulas de los soldados con o sin dientes preapicales (Figuras 15.65, 15.66, 15.72); si se presentan dos, estos no son tan largos ni espiniformes. Proceso

- subpecíolar abierto anteriormente (Figura 15.63) 2
- 2 (1) Garras tarsales simples, sin dientes; a lo sumo con una ligera protuberancia roma preapical (Figura 15.68). Longitud de la obreras mayores generalmente de menos de 8mm *Neivamyrmex*
- Garras tarsales con un diente preapical conspicuo (Figura 15.69). Longitud de la obreras mayores (o de los soldados) generalmente de más de 8mm 3

- 3 (2) Escapos antenales gruesos: su anchura apical es de más de 1/3 de su longitud total (Figuras 15.70; 15.72, *es*) *Nomamyrmex*
- Escapos antenales relativamente esbeltos: su anchura apical es de menos de 1/3 de su longitud total (Figuras 15.71, 15.73) 4

- 4 (3) Esquinas posterodorsales del propodeo con espinas o lamelas (Figura 15.61, *lm*). Soldados casi siempre con las mandíbulas excepcionalmente largas y en forma de anzuelos (Figura 15.66) *Eciton*
- Esquinas posterodorsales del propodeo inermes, a lo sumo anguladas (Figura 15.74, *p*). Mandíbulas de los soldados nunca en forma de anzuelos (Figura 15.73) *Labidus*

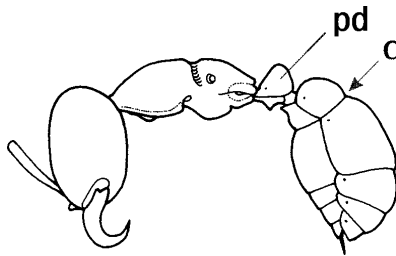


Figura 15.60

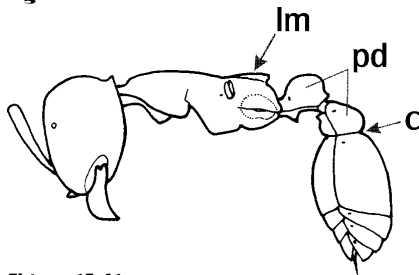


Figura 15.61



Figura 15.62

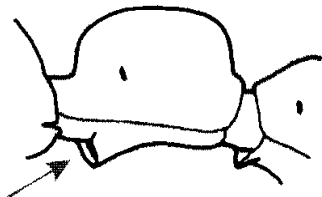


Figura 15.63

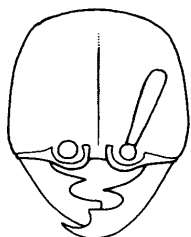


Figura 15.64

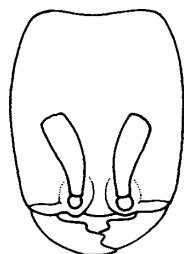


Figura 15.65

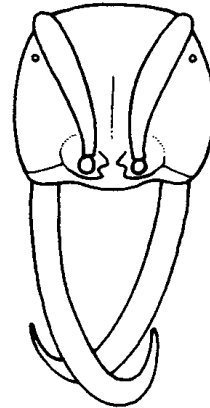


Figura 15.66

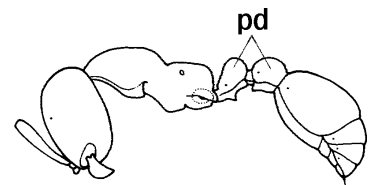


Figura 15.67



Figura 15.68



Figura 15.69

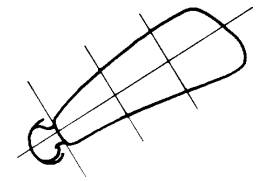


Figura 15.70

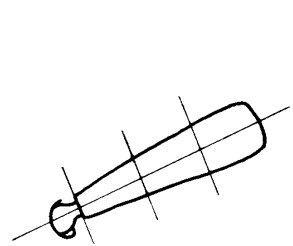


Figura 15.71

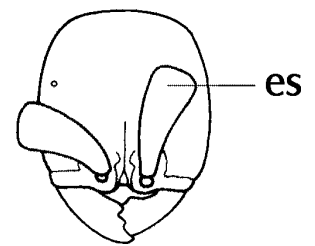


Figura 15.72

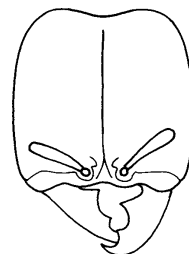


Figura 15.73

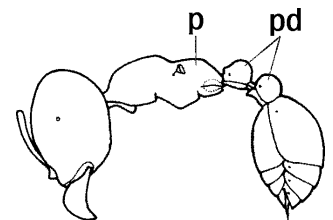


Figura 15.74

Subfamilia Formicinae

- 1 Ojos muy grandes, ocupando casi todo el lado de la cabeza (Figura 15.75). Patas traseras inusualmente largas, con el fémur ensanchado basalmente (Figura 15.76) *Gigantiops*
- Ojos ausentes, vestigiales o bien desarrollados, pero no ocupando más de la mitad de los lados de la cabeza (Figuras 15.77, 15.78, 15.79). Patas traseras de longitud y forma normal (Figura 15.80) 2
- 2 (1) Antenas con 11 segmentos o menos 3
- Antenas con 12 segmentos 7
- 3 (2) Ojos diminutos, vestigiales o ausentes; cuando están presentes son anteriores a la longitud media cefálica (Figura 15.79). Mandíbulas por lo general esbeltas, casi rectas y con el margen masticador por lo general notablemente oblicuo con tres a cinco dientes (Figura 15.79, *m*) *Acropyga*
- Ojos bien desarrollados y situados justo detrás de la longitud media cefálica (Figuras 15.81, 15.82). Mandíbulas triangulares o subtriangulares, con el margen masticador más o menos transversal y con 4 o más dientes o denticulos 4
- 4 (3) Antenas con 9 ó 10 segmentos 5
- Antenas con 11 segmentos 6
- 5 (4) Antenas con un mazo apical de 2 ó 3 segmentos (Figura 15.84). Escama del pecíolo (*pe*) erecta, prominente y muy expuesta (Figura 15.83) *Myrmelachista*
- Antenas sin mazo apical (Figura 15.85). Escama del pecíolo notablemente inclinada hacia adelante y escondida bajo la base del primer tergo del gaster (Figura 15.86) *Brachymyrmex*
- 6 (4) Mesonoto separado del metanoto por un surco transversal notorio (Figura 15.87); México *Plagirolepis*
- Mesonoto no separado del metanoto por un surco transversal notorio (Figura 15.88); introducido *Anoplolepis*
- 7 (2) Inserciones antenales situadas cerca o en contacto con el margen posterior del clípeo (Figuras 15.77, *i*, 15.81, 15.82). Perfil del mesosoma claramente discontinuo (Figura 15.89). Orificio de la glándula metapleurales presente 8
- Inserciones antenales bastante separadas del margen posterior del clípeo (Figuras 15.78, 15.92, *i*). Perfil del mesosoma generalmente casi recto o gradualmente convexo (Figuras 15.90, 15.91), rara vez discontinuo. Orificio de la glándula metapleurales ausente *Camponotus*
- 8 (7) Esterno del gaster en vista ventral con un surco transversal notorio detrás del helcio; México 9
- Primer esterno del gaster entero, sin surco transversal 10
- 9 (8) Mandíbulas triangulares y con dientes *Formica*
- Mandíbulas falcadas, sin dientes *Polyergus*
- 10 (8) Coxas posteriores muy cerca entre sí; Argentina y Chile *Lasiophanes*
- Coxas posteriores alejadas entre sí 11
- 11 (10) Fórmula palpal 3,3; México *Acanthomyops*
- Fórmula palpal 6,4 12
- 12 (11) Cuerpo dorsalmente con pares de pelos gruesos, erectos, firmes (Figura 15.89); ojos situados hacia la parte media de la longitud de la cabeza (Figura 15.77) *Paratrechina*
- Cuerpo sin pelos gruesos y erectos. Ojos en posición diferente; México 13
- 13 (12) Segmentos tres y cuatro de los palpos maxilares muy alargados *Myrmecocystus*
- Segmentos tres y cuatro de los palpos maxilares cortos 14
- 14 (13) Mandíbulas usualmente con 6 dientes. Mesosoma con constricción detrás del pronoto (Figura 15.93) *Prenolepis*
- Mandíbulas usualmente con más de 7 dientes. Mesosoma sin constricción detrás del pronoto (Figura 15.94) *Lasius*

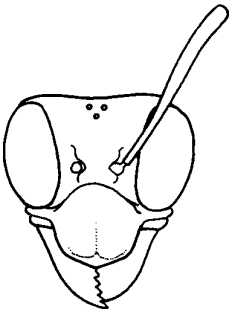


Figura 15.75

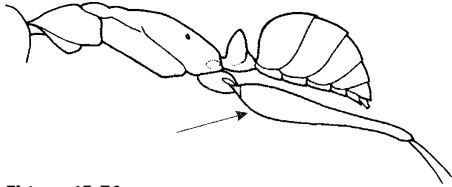


Figura 15.76

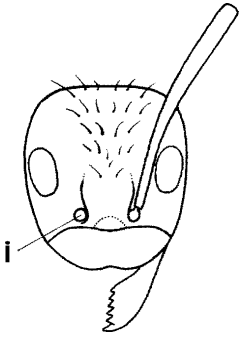


Figura 15.77

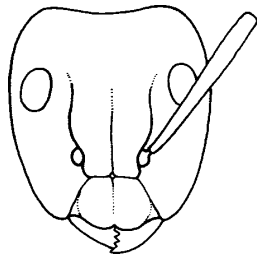


Figura 15.78

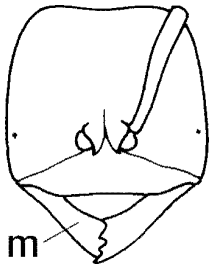


Figura 15.79

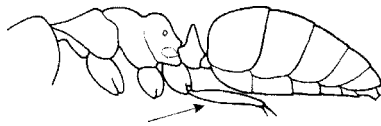


Figura 15.80

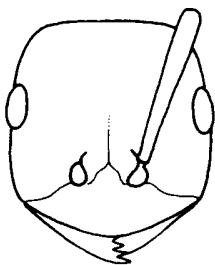


Figura 15.81

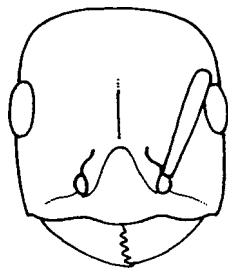


Figura 15.82

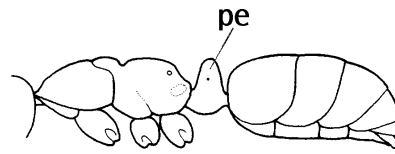


Figura 15.83



Figura 15.84



Figura 15.85

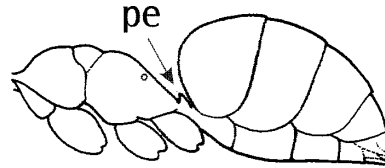


Figura 15.86

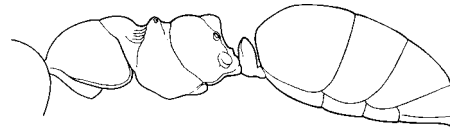


Figura 15.87

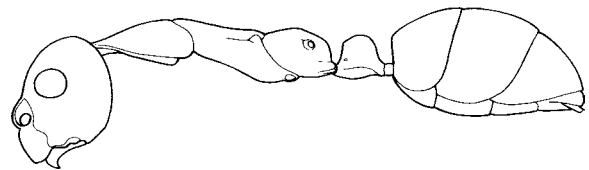


Figura 15.88

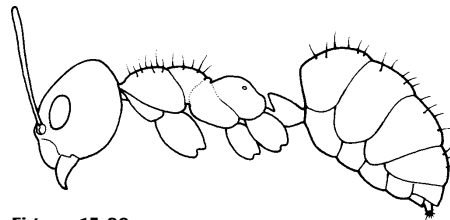


Figura 15.89

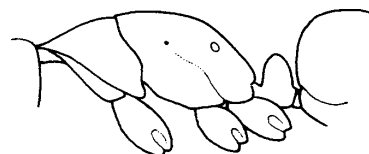


Figura 15.90

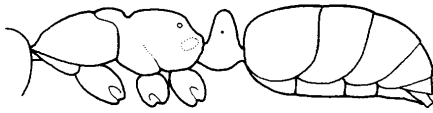


Figura 15.91

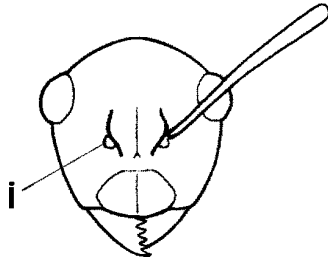


Figura 15.92

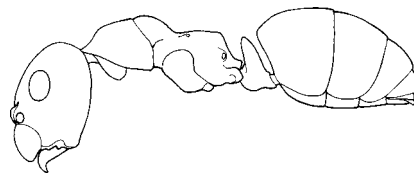


Figura 15.93

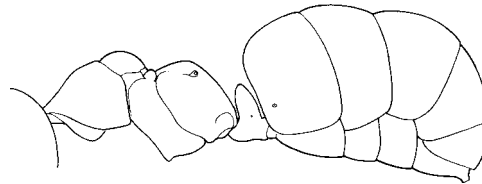


Figura 15.94

Subfamilia Leptanilloidinae

- 1 Con constricciones en el gaster (Figura 15.95); Costa Rica, Colombia, Ecuador, Bolivia *Leptanilloides*
- Sin constricciones en el gaster (Figura 15.96); Brasil *Asphinctanilloides*

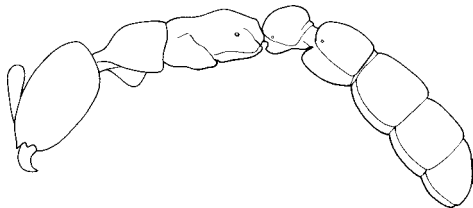


Figura 15.95

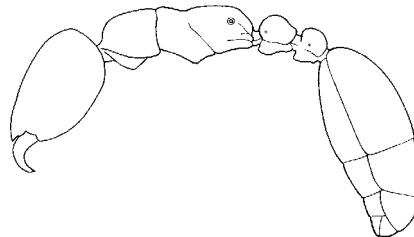


Figura 15.96

Subfamilia Myrmicinae

- 1 Pospeciolo (*pp*) articulado en la superficie dorsal del primer segmento del gaster (Figura 15.97). Gaster cordiforme en vista dorsal y capaz de doblarse sobre el mesosoma *CreMATogaster*
- Pospeciolo articulado en la superficie anterior del primer segmento del gaster (como en las Figuras 15.101, 15.102, 15.103). Gaster no cordiforme y generalmente incapaz de doblarse sobre el mesosoma 2
- 2 (1) Cabeza en perfil con surcos antenales (*e*) bien desarrollados que se extienden longitudinalmente por debajo y más atrás de los ojos (Figuras 15.101, 15.103). Si los ojos están ausentes, entonces: escapos antenales abruptamente curvos cerca a su inserción, con su máximo diámetro en o cerca de la curvatura y aplanándose notablemente a partir de la curva hacia el ápice (Figura 15.99, *es*) 3
- Cabeza con los surcos antenales presentes o ausentes, pero nunca extendiéndose longitudinalmente por debajo y atrás de los ojos, que pueden estar ubicados ligeramente encima (Figura 15.109), detrás, debajo (Figuras 15.108, 15.116) o justo sobre el margen ventral de los surcos (Figura 15.120). Escapos antenales usualmente poco curvados en su base, si lo están entonces son cilíndricos a subcilíndricos, no aplanados 8
- 3 (2) Antenas con doce segmentos (Figuras. 15.98, 15.99) *Basiceros*
- Antenas con siete a nueve segmentos 4
- 4 (3) Mandíbulas triangulares, márgenes masticadores serialmente dentados y/o denticulados, y enteramente en contacto cuando las mandíbulas están completamente cerradas (Figura 15.100) 5

- Mandíbulas lineares, sus inserciones están separadas de tal modo que sus márgenes masticadores se cruzan o entran en contacto sólo en el ápice (Figura 15.104) 6
- 5 (4) Antenas con ocho segmentos *Octostruma*
- Antenas con siete segmentos *Eurhopalothrix*
- 6 (4) Antena con nueve segmentos. Mandíbulas largas, delgadas, curvadas hacia arriba (Figura 15.102, 15.104). Colombia y Ecuador *Protalaridris*
- Antena con 7 segmentos. Mandíbulas variables pero no curvadas hacia arriba (Figuras 15.105, 15.106) 7
- 7 (6) Mandíbula con dientes preapicales cortos pero distinguibles claramente, algunos sobresalientes con respecto a los demás (Figura 15.105) *Rhopalothrix*
- Mandíbula con dientes preapicales muy cortos, casi indistinguibles (Figura 15.106) *Talaridris*
- 8 (2) Ojos ubicados muy atrás en los lados de la cabeza, por lo general separados del borde occipital cefálico (*bo*) (excluyendo espinas occipitales) por una distancia menor a su máximo diámetro en vista lateral (Figuras 15.108, 15.109). Lóbulos frontales (*l*) notablemente expandidos lateralmente y cubriendo las mejillas en vista frontal (Figuras 15.107, 15.110, 15.111, 15.112). Carenas frontales muy desarrolladas y conformando un área en forma de placa que constituye la superficie dorsal cefálica *Cephalotes*
- Ojos ubicados atrás, adelante o hacia la parte media de los lados de la cabeza, pero siempre separados del borde occipital por una distancia claramente mayor que su máximo diámetro en vista lateral. Lóbulos frontales usualmente no tan expandidos; si cubren las mejillas (Figuras 15.113, 15.115, 15.141), entonces: carenas frontales no tan desarrolladas y nunca conformando la superficie dorsal cefálica 9
- 9 (8) Lóbulos frontales (*l*) notablemente expandidos lateralmente, cubriendo las porciones laterales del margen anterior del clipeo en vista frontal (Figuras 15.113, 15.115). Pecíolo con pedúnculo largo (Figuras 15.114, 15.116, *pdl*). Surcos antenales profundos y extendiéndose hasta las esquinas occipitales (Figura 15.116, *e*) 10
- Difiere de la opción anterior en una o más características. Lóbulos frontales normales, no expandidos lateralmente adelante; margen anterior del clipeo claramente visible en vista frontal; **de lo contrario** (Figuras 15.132, 15.141): pecíolo sésil, sin pedúnculo peciolar (Figura 15.139), antenas de seis segmentos. Surcos antenales ausentes o de profundidad variable 11
- 10 (9) Esquinas posterodorsales del propodeo anguladas o a lo sumo con espinas cortas (Figura 15.114, *esp*). Superficie del cuerpo cubierta con pelos escamiformes *Stegomyrmex*
- Esquinas posterodorsales del propodeo con espinas largas (Figura 15.116, *esp*). Superficie del cuerpo con pelos largos y simples *Blepharidatta*
- 11 (9) Segmentos apical y preapical de las antenas alargados y ensanchados para formar una maza bien definida de dos segmentos (Figura 15.126C, 15.129A) 12
- Antenas nunca terminando en maza apical bien definida de dos segmentos; maza compuesta por uno (Figura 15.126B), tres (Figura 15.126D), cuatro segmentos (Figura 15.126E) o ausente (Figura 15.126A) 25
- 12 (11) Antenas con siete segmentos o menos 13
- Antenas con nueve a doce segmentos 15
- 13 (12) Antenas con siete segmentos (Figura 15.117). Ojos ubicados en el extremo posterior de los surcos antenales. Pecíolo sésil *Tatuidris*
- Antenas con seis segmentos o menos. Ojos (si presentes) ubicados en el margen inferior de los surcos. Pecíolo pedunculado 14
- 14 (13) Mandíbulas insertadas en los lados del margen anterior cefálico de tal modo que tienden a converger hacia el ápice cuando están cerradas (Figuras 15.119, 15.121, 15.123). Borde interno mandibular generalmente con numerosos dientes y/o denticulos (Figura 15.118) *Pyramica*
- Mandíbulas insertadas hacia la parte media del margen anterior cefálico de tal forma que tienden a divergir hacia el ápice cuando están cerradas (Figura 15.122). Borde interno mandibular generalmente con sólo uno a cuatro dientes preapicales *Strumigenys*
- 15 (12) Mandíbulas alargadas y lineares (Figura 15.124), terminando en una horqueta apical de 3 dientes; márgenes basal y masticador de la mandíbulas no diferenciables *Acanthognathus*
- Mandíbulas triangulares a subtriangulares (Figuras 15.127, 15.129b), algunas veces notablemente alargadas (15.127), pero nunca terminando en forma de horqueta, y con los márgenes basal y masticador bien diferenciables 16
- 16 (15) Carenas frontales (*ca*) extendiéndose posteriormente más atrás del nivel de los ojos (Figura 15.125), **o**: Surcos antenales presentes. Antenas siempre con 11 segmentos 17

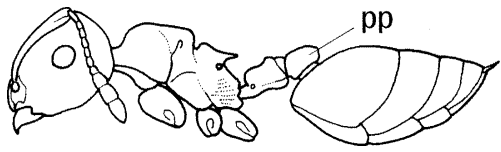


Figura 15.97

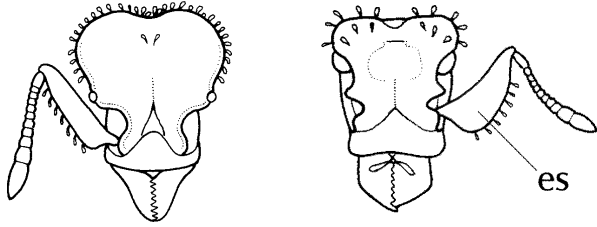


Figura 15.98

Figura 15.99

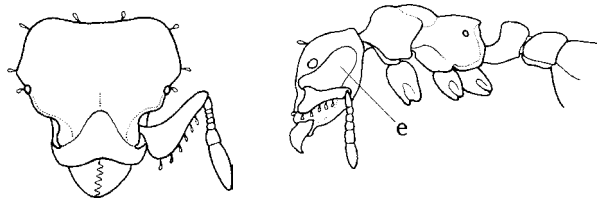


Figura 15.100

Figura 15.101

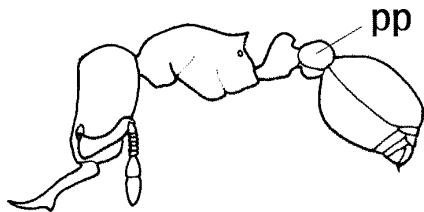


Figura 15.102

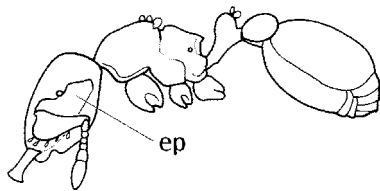


Figura 15.103

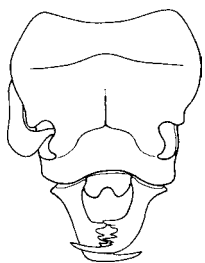


Figura 15.104

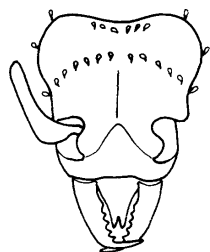


Figura 15.105

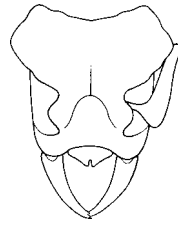


Figura 15.106

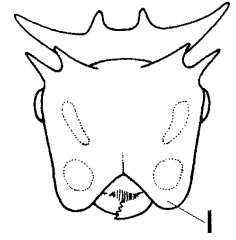


Figura 15.107

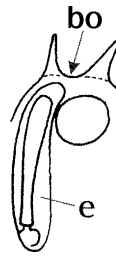


Figura 15.108

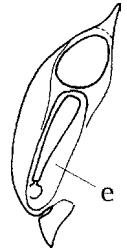


Figura 15.109

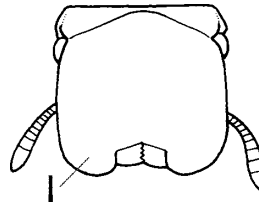


Figura 15.110

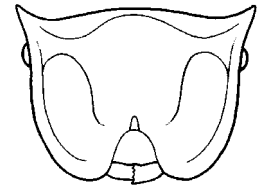


Figura 15.111

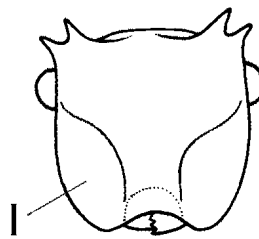


Figura 15.112

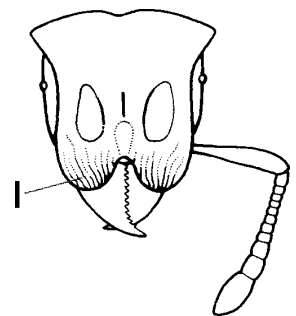


Figura 15.113

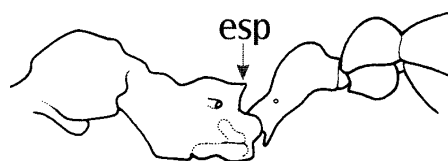


Figura 15.114

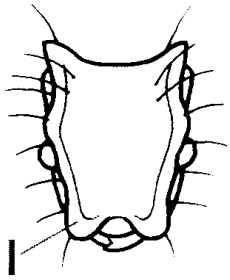


Figura 15.115

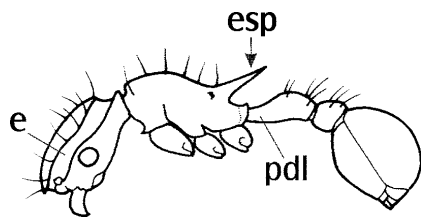


Figura 15.116

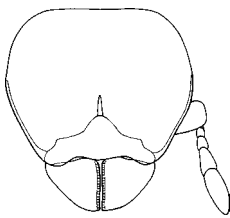


Figura 15.117



Figura 15.118

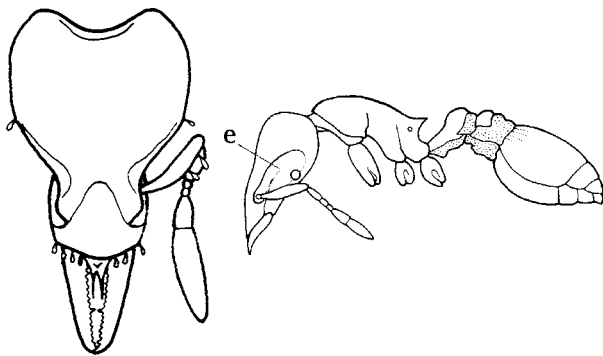


Figura 15.119

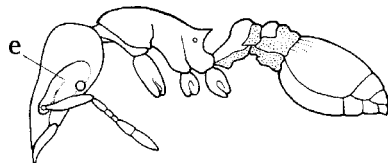


Figura 15.120

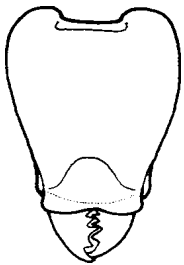


Figura 15.121

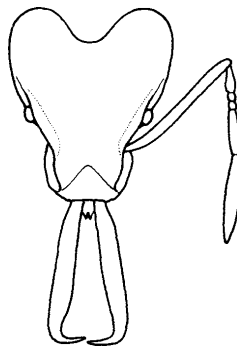


Figura 15.122

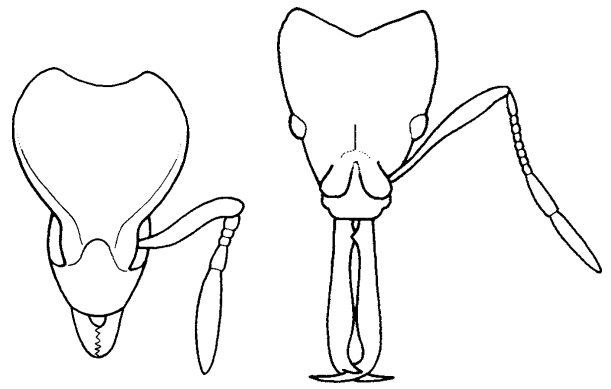


Figura 15.123

Figura 15.124

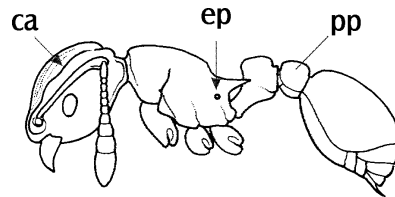


Figura 15.125

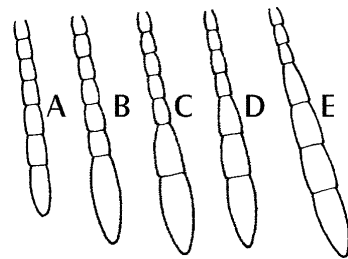


Figura 15.126

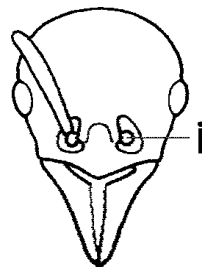


Figura 15.127

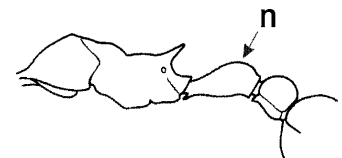


Figura 15.128

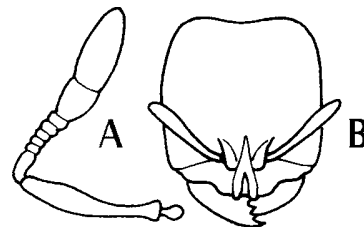


Figura 15.129

- Carenas frontales muy cortas, sin extenderse más atrás del nivel de los ojos cuando estos están presentes (Figuras 15.131, 15.134). Surcos antenales ausentes. Antenas con 9-12 segmentos 20
- 17 (16) Superficie dorsal de la cabeza con numerosos denticulos (Figura 15.143). Pronoto generalmente con más de 2 pares de espinas o denticulos (Figura 15.144, *epr*). Primer tergo del gaster con numerosos tubérculos (Figura 15.144, *t1*) parte de ***Trachymyrmex***
- Superficie dorsal de la cabeza sin denticulos. Pronoto inerme o a lo sumo con ángulos humerales. Primer tergo del gaster liso..... 18
- 18 (17) Mandíbula con 10 dientes, alternándose en tamaño desde la base hacia el ápice grande/pequeño (Figura 15.132). Lóbulos frontales notoriamente expandidos lateralmente, sobrepasando los ángulos anterolaterales de la cabeza (Figura 15.132). Brasil ***Phalacromyrmex***
- Mandíbulas normalmente con 5 dientes nunca alternándose en tamaño. Lóbulos frontales se expanden moderadamente, nunca hasta sobrepasar los ángulos anterolaterales de la cabeza (Figura 15.125) 19
- 19 (18) Porción media del clipeo longitudinalmente bicarenada. Propodeo con el espiráculo muy cercano al margen del declive, visto de perfil. Superficie de los surcos antenales lisa y brillante, contrastando con la superficie cefálica densamente esculpura ***Lachnomyrmex***
- Porción media del clipeo no bicarenada longitudinalmente. Propodeo con el espiráculo (*ep*) claramente separado del margen del declive, visto de perfil (Figura 15.125). Superficie de los surcos antenales opaca, sin contrastar con la superficie cefálica parte de ***Wasmannia***
- 20 (16) Mandíbulas alargadas, triangulares, con su margen masticador de más del doble de la longitud del margen basal (Figura 15.127). Lóbulos frontales poco desarrollados, inserciones antenales casi expuestas en vista frontal; fosas antenales grandes y profundas. Nodo peciolar (*n*) ausente o poco diferenciado (Figura 15.128) ***Lenomyrmex***
- Mandíbulas triangulares y con el margen masticador a lo sumo del doble de la longitud del margen basal (Figuras 15.129B, 15.134). Lóbulos frontales (*l*) bien desarrollados y cubriendo en gran parte las inserciones antenales (Figura 15.137); fosas antenales pequeñas. Nodo peciolar siempre bien diferenciado (Figuras 15.130, 15.133) 21
- 21 (20) Propodeo (*p*) inerme, sin espinas (Figuras 15.130, 15.133) 22
- Propodeo con un par de dientes o espinas (Figuras 15.135, 15.136, *p*) 23
- 22 (21) Antenas con nueve segmentos. Obreras monomórficas parte de ***Carebara*** (incluye ***Paedalgus***)
- Antenas con diez segmentos. Obreras polimórficas o débilmente dimórficas ***Solenopsis*** (incluye ***Carebarella***)
- 23 (21) Lóbulo medio del clipeo bicarenado y notablemente elevado, formando una placa estrecha que se fusiona con la carena frontal y termina en dos dientes romos en el borde anterior clipeal (Figura 15.140). Porción media del margen anterior clipeal con 2 dientes apicales laterales. Mandíbulas con un diente en su margen basal (Figura 15.140, *d*) ***Adelomyrmex***
- Lóbulo medio del clipeo algunas veces bicarenado, pero sin formar una placa que se fusiona con la carena frontal. Porción media del margen anterior clipeal sin dientes laterales (Figura 15.137). Mandíbulas sin dientes en su margen basal 24
- 24 (23) Antenas con doce segmentos. Cabeza y mesosoma sin pelos erectos visibles en sus superficies dorsales. Ojos bien desarrollados y con múltiples facetas (Figura 15.136). Obreras monomórficas parte de ***Cardiocondyla***
- Antenas con nueve, diez u once segmentos. Cabeza y mesosoma siempre con pelos erectos, algunas veces largos y abundantes. Ojos reducidos a vestigiales (Figuras 15.134, 15.137). Obreras dimórficas parte de ***Carebara*** (incluye ***Oligomyrmex***)
- 25 (11) Antenas con siete a once segmentos (Figuras 15.145, 15.147) 26
- Antenas con doce segmentos (Figura 15.179) 51
- 26 (25) Mandíbulas alargadas y lineares, pero robustas; terminando en una horqueta apical de 2 dientes. Cabeza triangular, estrechándose notablemente en su parte anterior (Figura 15.138). Antenas reposando debajo de los ojos cuando se apoyan sobre la superficie de la cabeza ***Daceton***
- Mandíbulas triangulares y nunca terminando en una horqueta apical de dos dientes. Cabeza subcuadrada o rectangular, sólo ligeramente estrechada anteriormente (Figuras 15.141, 15.143, 15.145). Antenas reposando sobre o en frente de los ojos cuando se apoyan sobre la superficie de la cabeza 27
- 27 (26) Alveólos antenales totalmente expuestos en vista frontal (Figura 15.145). Mandíbulas con un diente en el margen basal y tres en el margen masticador (Figura 15.145). México a Guatemala ***Perissomyrmex***

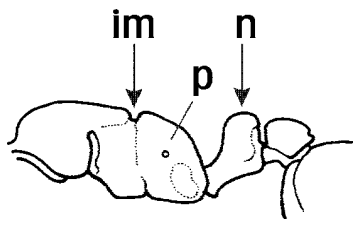


Figura 15.130

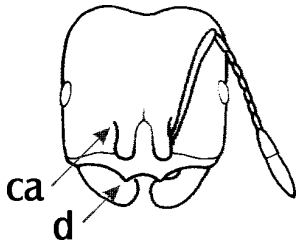


Figura 15.131

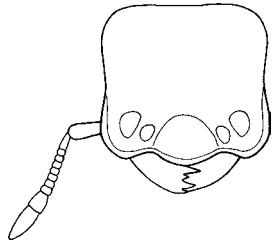


Figura 15.132

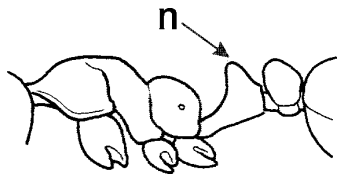


Figura 15.133

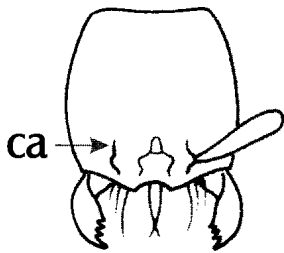


Figura 15.134

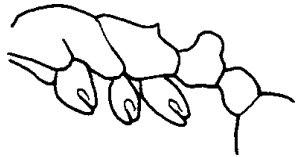


Figura 15.135

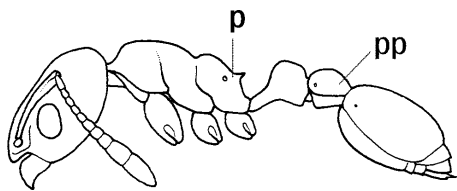


Figura 15.136

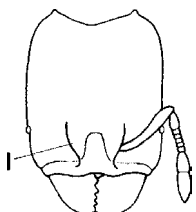


Figura 15.137

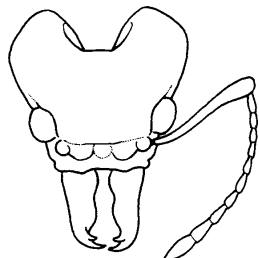


Figura 15.138

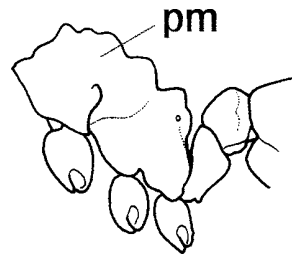


Figura 15.139

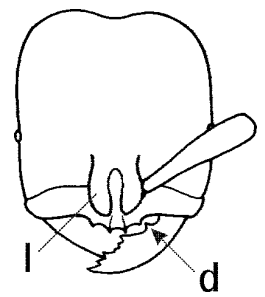


Figura 15.140

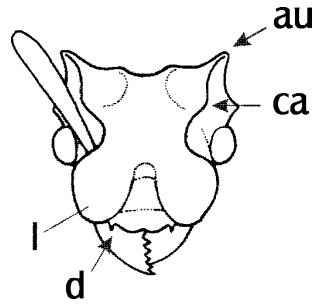


Figura 15.141



Figura 15.142

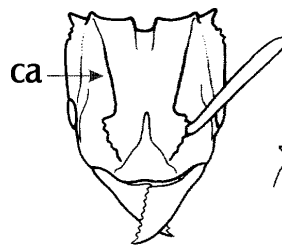


Figura 15.143

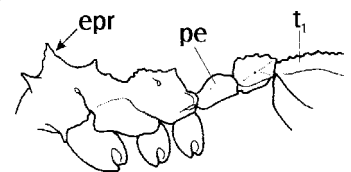


Figura 15.144

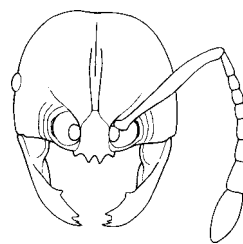


Figura 15.145

- Alveólos antenales parcial o totalmente cubiertos por los lóbulos frontales. Mandíbulas sin diente en el margen basal y con más de tres dientes en el margen masticador 28
- 28 (27) Carenas frontales (*ca*) conspicuas y bien desarrolladas, extendiéndose posteriormente hasta las esquinillas occipitales cefálicas y con frecuencia formando surcos (Figuras 15.141, 15.143, 15.146, 15.147) 29
- Carenas frontales cortas y extendiéndose sólo ligeramente hacia la parte posterior de la cabeza (Figura 15.149, *ca*); surcos antenales ausentes 34
- 29 (28) Lóbulos frontales (*l*) notablemente expandidos lateralmente en su parte anterior, con frecuencia cubriendo completamente o en gran parte las mejillas en vista frontal (Figura 15.141). Surcos antenales algunas veces extendiéndose posteriormente para formar aurículas (Figura 15.141, *au*). Porción media del margen anterior clipeal con dos dientes lameliformes apicales laterales (Figura 15.141, *d*). Promesonoto generalmente con tubérculos o espinas romas (Figura 15.139, *pm*)..... **Cyphomyrmex**
- Lóbulos frontales poco expandidos y no cubriendo las mejillas. Surcos antenales nunca formando aurículas. Porción media del margen anterior clipeal sin dientes apicales. Promesonoto variable 30
- 30 (29) Antenas con un mazo apical bien definido de tres segmentos. Pecíolo con un pedúnculo anterior largo y nodo bien definido (Figura 15.125) 31
- Antenas con mazo de un segmento o sin mazo apical definido, segmentos funiculares alargándose gradualmente hacia el ápice. Pecíolo (*pe*) sésil y con nodo poco diferenciado (Figura 15.144) 32
- 31 (30) Aguijón con un proceso lameliforme translúcido apical o apicodorsal, en forma de espátula, triangular o dentiforme (Figura 15.142) (visible bajo un considerable aumento, > 60X). Mandíbulas con más de seis dientes parte de **Tetramorium**
- Aguijón normal, sin proceso lameliforme. Mandíbulas con menos de seis dientesparte de **Wasmannia**
- 32 (30) Superficie dorsal de la cabeza con numerosos dentículos (Figura 15.143). Pronoto generalmente con más de dos pares de espinas o dentículos (Figura 15.144, *epr*). Primer tergo del gaster con numerosos tubérculos (Figura 15.144, *t1*) parte de **Trachymyrmex**
- Superficie dorsal de la cabeza sin dentículos. Pronoto inerme; si se presentan tubérculos o espinas (Figura 15.148, *pr*) entonces el primer tergo del gaster es liso o longitudinalmente carenado (Figura 15.148, *cl*), sin tubérculos 33
- 33 (32)Cabeza con su borde posterior semicircular en vista frontal (Figura 15.146). Surcos antenales profundos, divergiendo notablemente en dirección al margen posterior cefálico. Superficie dorsal del promesonoto continua, sin tubérculos. Superficie de la cabeza y el mesosoma fuertemente estriada o rugoreticulada, con frecuencia brillante. Pelos erectos del cuerpo generalmente cortos y esparcidos **Procryptocerus**
- Cabeza con su borde posterior ligeramente bilobulado (Figura 15.147). Surcos antenales poco profundos y no tan divergentes. Superficie dorsal del promesonoto con tubérculos romos (Figura 15.148). Superficie de la cabeza y el mesosoma opaca y granulosa. Superficie del cuerpo con pelos largos y flexibles abundantes parte de **Sericomyrmex**
- 34 (28) Lóbulos frontales (*l*) muy próximos entre sí; porción media posterior del clipeo (*cp*), entre los lóbulos, muy estrecha (Figuras 15.149, 15.151, 15.154) 35
- Lóbulos frontales separados notablemente por la porción media posterior del clipeo (Figuras 15.155, 15.157) 38
- 35 (34) Margen anterior del clipeo con un pelo medio largo, único, que se proyecta sobre las mandíbulas. Antenas con maza de tres segmentos (Figura 15.159). Mesosoma nunca con pelos escamiformes, tubérculos o espinas (excepto las espinas propodeales) **Oxyepoecus**
- Margen anterior del clipeo sin un pelo único que se proyecte hacia adelante; en su lugar pueden haber dos o más pelos. Antenas sin mazo de tres segmentos. Mesosoma con pelos escamiformes, tubérculos o espinas 36
- 36 (35) Superficie del cuerpo cubierta con pelos escamiformes (Figura 15.150). Hipostoma (*hi*) con expansiones anterolaterales dentiformes **Myrmicocrypta**
- Superficie del cuerpo cubierta sin pelos escamiformes. Hipostoma sin dientes 37
- 37 (36) Dorso pronotal con diez a doce espinas bien definidas (Figura 15.152a), 8 a 10 de los cuales están dispuestos en forma circular, con los restantes en el centro, cuando son vistos dorsalmente (Figura 15.152b). Unión entre el promesonoto y el propodeo moderadamente estrecha en vista lateral. Nodo del pecíolo con dos espinas dorsales bien definidas (Figura 15.152, *n*) **Mycocepurus**

- Dorso pronotal inerme o con pequeños tubérculos irregulares (Figura 15.153, *pr*). Unión entre el pronoto y el mesonoto marcadamente estrecha en vista lateral. Superficie dorsal del nodo del peciolo inerme (Figura 15.153, *n*)..... ***Apterostigma***
- 38 (34) Cabeza al menos con un par de espinas o denticulos dorsales bien definidos (Figuras 15.160, 15.161) 39
- Cabeza sin espinas, rara vez con un par de tubérculos dorsales (Figuras 15.162, 15.163)..... 43
- 39 (38) Superficie dorsal y lados del pronoto formando una proyección en forma de triángulo; Brasil ***Mycetagroicus***
- Pronoto sin formar una proyección lateral en forma de triángulo 40
- 40 (39) Angulos occipitales tridentados (Figura 15.161) ***Mycetarotes***
- Angulos occipitales no tridentados 41
- 41 (40) Dorso del promesonoto con dos pares de espinas (Figura 15.156). Primer tergo del gaster liso, sin tubérculos (Figura 15.156, *t1*) ***Atta***
- Dorso del promesonoto con 3 o más pares de espinas (Figuras 15.144, 15.158). Primer tergo del gaster conspicuamente tuberculado (Figura 15.158, *t1*) 42
- 42 (41) Mesosoma con la mayoría de las espinas de forma irregular (Figura 15.144, *epr*). Obreras monomórficas parte de ***Trachymyrmex***
- Mesosoma con la mayoría de las espinas uniformes (Figura 15.158, *epr*). Obreras polimórficas ***Acromyrmex***
- 43 (38) Porciones laterales del clipeo aplanadas dorsoventralmente y sobresaliendo a manera de un escudo que forma una pared en frente de las inserciones antenales ***Mycetophylax***
- Porciones laterales del clipeo no modificadas en la forma descrita arriba 44
- 44 (43) Pronoto con prominentes tubérculos dorsales. Cuerpo con abundante pilosidad larga y flexible 45
- Pronoto rara vez con tubérculos, generalmente inerme. Cuerpo generalmente con pelos cortos y esparcidos, rara vez con pilosidad larga y flexible 46

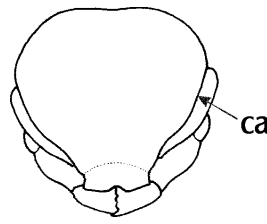


Figura 15.146

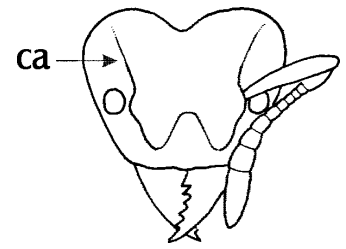


Figura 15.147

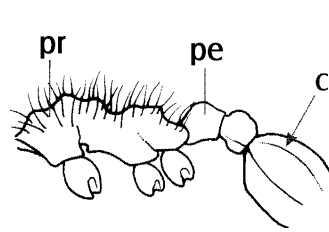


Figura 15.148

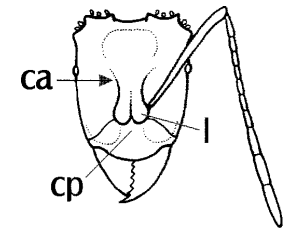


Figura 15.149

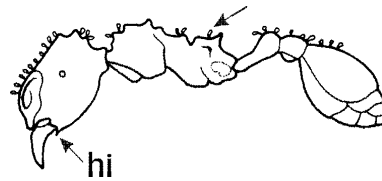


Figura 15.150

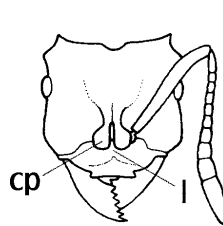


Figura 15.151

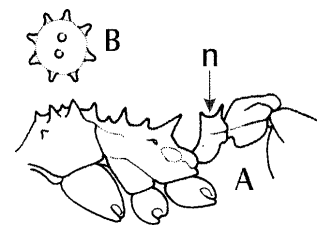


Figura 15.152

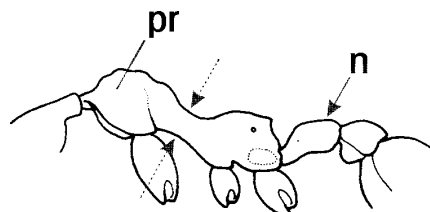


Figura 15.153

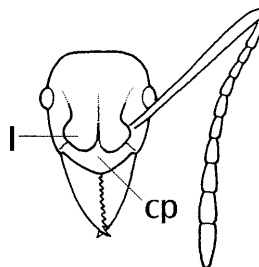


Figura 15.154

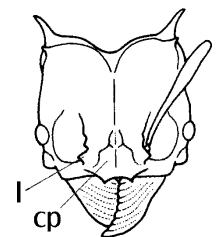


Figura 15.155

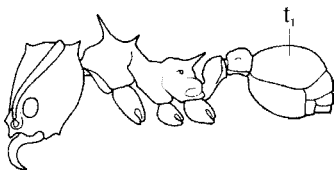


Figura 15.156

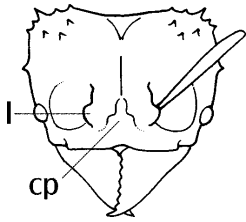


Figura 15.157

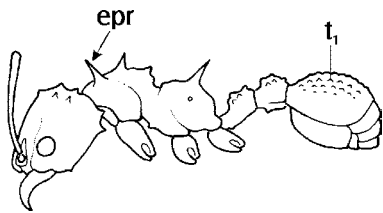


Figura 15.158

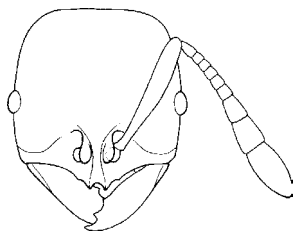


Figura 15.159

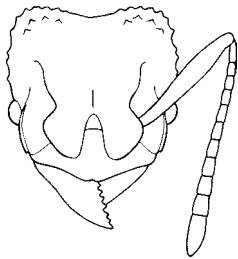


Figura 15.160

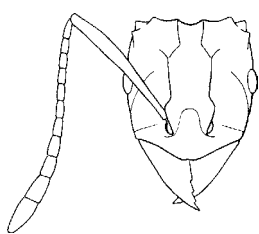


Figura 15.161

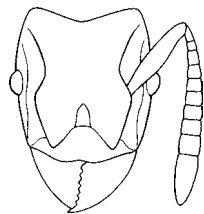


Figura 15.162

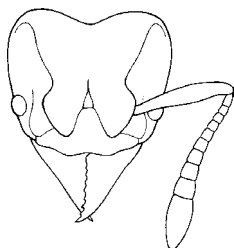


Figura 15.163

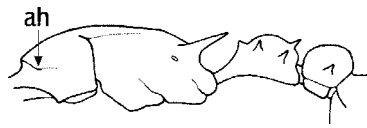


Figura 15.164

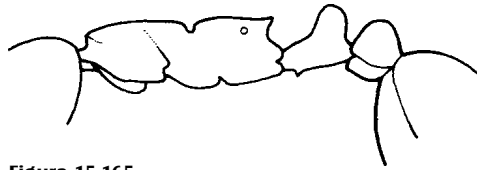


Figura 15.165

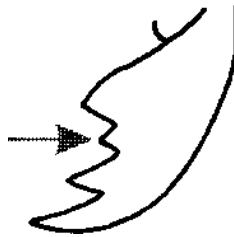


Figura 15.166



Figura 15.167

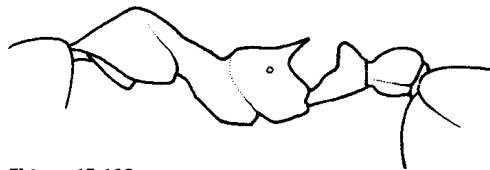


Figura 15.168

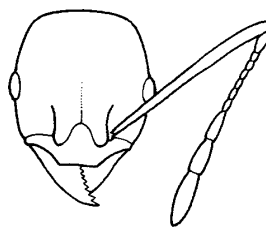


Figura 15.169

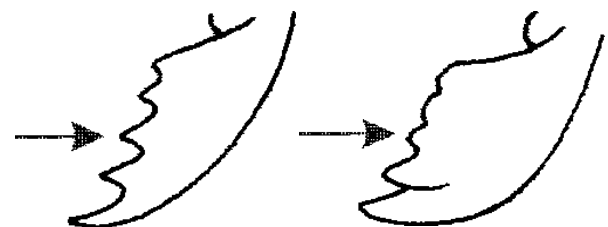


Figura 15.170

Figura 15.171

- 45 (44) Surcos antenales con márgenes ventrales definidos claramente detrás del nivel de los ojos (Figura 15.162) *Mycetosoritis*
- Surcos antenales sin márgenes ventrales claramente definidos detrás del nivel de los ojos (Figura 15.163) *Sericomyrmex*
- 46 (44) Ángulos humerales del pronoto bien definidos y algunas veces dentiformes (Figura 15.164, *ah*). Borde anterior del pronoto agudamente marginado. Pecíolo y/o pospecíolo generalmente con pequeños tubérculos o denticulos dorsales y laterales parte de *Leptothorax*
- Ángulos humerales del pronoto redondeados o ligeramente angulados y borde anterior del pronoto redondeado (Figuras 15.167, 15.168); **de lo contrario** (Figura 15.165): Pecíolo y pospecíolo lisos, sin tubérculos ni denticulos 47
- 47 (46) Propodeo con espinas (Figuras 15.165, 15.168), algunas veces muy cortas (Figura 15.167) 48
- Propodeo completamente inerme (Figuras 15.172, 15.173, 15.176) 49
- 48 (47) Mandíbulas con 4 dientes, el segundo diente preapical notablemente menor que los otros tres dientes (Figura 15.166). Perfil del propodeo aproximadamente al mismo nivel del promesonoto (Figura 15.165). Pronoto con ángulos humerales. Obreras monomórficas *Ochetomyrmex*
- Mandíbulas con cuatro o más dientes que aumentan gradualmente en tamaño hacia el ápice (Figuras 15.169, 15.170, 15.171). Perfil del propodeo por lo general notablemente más abajo del nivel del promesonoto (Figuras 15.167, 15.168). Pronoto con o sin ángulos humerales. Obreras dimórficas parte de *Pheidole*
- 49 (47) Antenas con siete a diez segmentos 50
- Antenas con once segmentos *Tranopelta*
- 50 (49) Antenas siempre con diez segmentos, los apicales nunca angostándose en su base. Clípeo bicarinado. Pecíolo casi sésil, pedúnculo extremadamente corto (Figura 15.173, *pe*). Hormigas muy pequeñas de menos de 3mm. *Xenomyrmex*
- Antenas variando desde 7 hasta 10 segmentos, al menos los apicales angostándose en su base (Figura 15.174). Clípeo sin carenas (Figura 15.175). Pecíolo pedunculado (Figura 15.176, *pe*). Hormigas de 3 mm o más *Allomerus*
- 51 (25) Dorso del mesosoma formando una superficie continua aplanada o convexa en perfil, sin suturas impresas entre el promesonoto y el propodeo (Figuras 15.180, 15.181, 15.183) 52
- Dorso del mesosoma discontinuo; si es aplanado, el promesonoto y el propodeo forman dos superficies separadas o divididas por una sutura bien impresa (Figuras 15.186, 15.187, 15.188, 15.189) 58
- 52 (51) Margen ventral lateral de la cabeza con una carena longitudinal que comienza cerca de la mandíbula y se dirige hacia o cerca de la superficie occipita. México *Myrmecina*
- Margen ventral de la cabeza sin una carena longitudinal 53
- 53 (52) Espolones de las tibias media y posterior pectinados. Proceso metasternal consiste de un par de placas o lamelas, la línea media ventral no visible entre ellas. México *Myrmica*
- Espolones de las tibias media y posterior simples. Proceso metasternal consiste de un par de placas o lamelas bajas, la línea media ventral visible entre ellas 54
- 54 (53) Placas propodeales bidentadas (Figura 15.178, *pl*). Carena mesoepisternal sobresaliente y bien desarrollada (Figura 15.178, *cm*). Borde masticador de las mandíbulas notablemente oblicuo (Figura 15.177). Nodo peciolar bajo e inconspicuo, mucho más largo que alto *Hylomyrma*
- Placas propodeales a lo sumo cada una con un diente (Figuras 15.180, 15.181, 15.183). Carena mesoepisternal generalmente poco desarrollada. Borde masticador de las mandíbulas transverso. Nodo peciolar con frecuencia bien diferenciado, al menos en su cara anterior 55
- 55 (54) Nodo peciolar con una corta y empinada cara anterior y una larga y moderadamente empinada cara dorsoposterior, alcanzando su máxima altura en o cerca de la cara anterior (Figura 15.180, *n*) (ápice del nodo con frecuencia terminando en un pequeño diente) *Pogonomyrmex*
- Nodo peciolar redondeado (Figura 15.183) o subcuadrado en perfil (Figura 15.181), nunca como en la opción anterior y alcanzando su máxima altura hacia su longitud media o más atrás; ápice no terminando en forma de diente 56
- 56 (55) Nodo peciolar corto, mucho más alto que largo en vista lateral y dos veces más ancho que largo en vista dorsal; pedúnculo peciolar muy largo parte de *Leptothorax*

- Nodo peccoliar al menos tan largo como alto en vista lateral y como mucho tan ancho como largo en vista dorsal (Figuras 15.181, 15.183); pedúnculo peccoliar variable, pero nunca tan largo como arriba 57
- 57 (56) Surcos antenales presentes. Carenas frontales por lo general extendiéndose casi hasta las esquinas occipitales (Figura 15.182, *ca*). Esquina anteroventral del pronoto redondeada. Aguijón con un apéndice lameliforme translúcido apical o apicodorsal, en forma de espátula, triangular o dentiforme (Figura 15.142) (visible bajo un considerable aumento, > 60X) **Tetramorium**
- Surcos antenales ausentes. Carenas frontales cortas (Figura 15.184, *ca*) Esquina anteroventral del pronoto angulada. Aguijón simple, sin apéndice lameliforme translúcido **Rogeria**
- 58 (51) Antenas con los antenómeros aumentando en tamaño sin formar una maza definida 59
- Antenas con una maza definida de 3 ó 4 segmentos 60
- 59 (58) Proceso metasternal grande o muy grande. Mandíbulas cortas y robustas, con sus márgenes externos fuertemente curvados hacia la línea media. Cabeza maciza, cuadrada a rectangular (Figura 15.190). México **Messor**
- Proceso metasternal vestigial a ausente. Mandíbulas alargadas, márgenes externos no fuertemente curvados hacia la línea media (Figura 15.192) parte de **Aphaenogaster**
- 60 (58) Antenas con un mazo apical de 4 segmentos 61
- Antenas con un mazo apical de 3 segmentos 63
- 61 (60) Superficie laterales del cuerpo predominantemente lisas y brillantes. Impresión metanotal muy marcada, frecuentemente en forma de muesca (Figura 15.186, *im*) parte de **Megalomyrmex**

- Superficie laterales del cuerpo esculpturadas y opacas; **de lo contrario:** sutura metanotal marcada, pero nunca en forma de muesca (Figura 15.187, *im*) 62
- 62 (61) Mesosoma compacto; perfil del propodeo y el pronoto aproximadamente al mismo nivel. Propodeo inerme o con denticulos pequeños (Figura 15.187, *p*) **Stenamma**
- Mesosoma esbelto; perfil del propodeo claramente por debajo del nivel del perfil del pronoto. Propodeo con espinas largas y agudas (Figura 15.188, *p*) parte de **Aphaenogaster**
- 63 (60) Margen anterior del clipeo con un pelo apical central, que se destaca de los demás; raramente este pelo desplazado hacia un lado o reemplazado por un par de pelos muy cercanos entre sí 64
- Margen anterior del clipeo sin un pelo apical central que se destaca de los demás 65
- 64 (63) Mandíbulas con 3 ó 4 dientes. Propodeo usualmente sin dientes o ángulos (Figuras 15.189, 15.191) y sin carena transversa **Monomorium**
- Mandíbulas con 5 o más dientes (figura 15.185). Propodeo a veces angulado o con espinas o denticulos. Declive del propodeo con una carena que forma un arco transverso sobre el declive y conectando los extremos de los lóbulos propodeales parte de **Megalomyrmex**
- 65 (63) Cabeza y mesosoma sin pelos erectos visibles en sus superficies dorsales. Margen anterior clipeal elevado y ligeramente extendido sobre las mandíbulas. Hormigas monomórficas parte de **Cardiocondyla**
- Cabeza y mesosoma con pelos erectos esparcidos a abundantes en sus superficies dorsales. Margen anterior clipeal no elevado ni extendido como en la opción anterior. Hormigas dimórficas y polimórficas parte de **Pheidole**

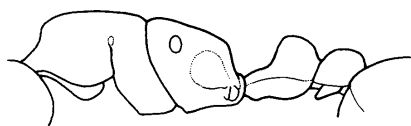


Figura 15.172

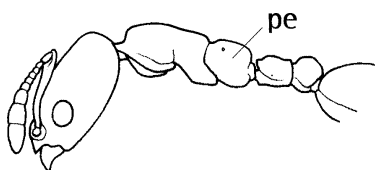


Figura 15.173

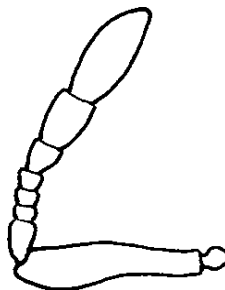


Figura 15.174



Figura 15.175

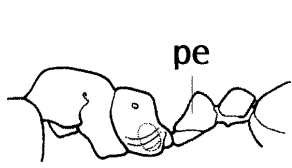


Figura 15.176

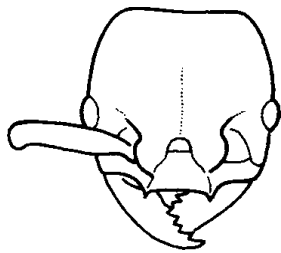


Figura 15.177

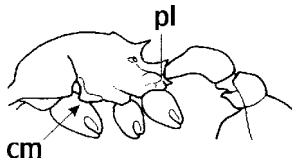


Figura 15.178

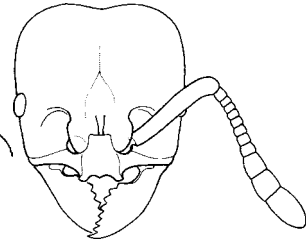


Figura 15.179

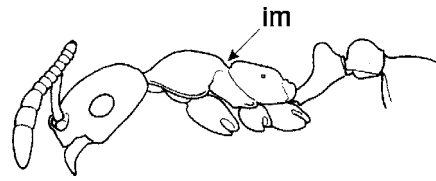


Figura 15.186

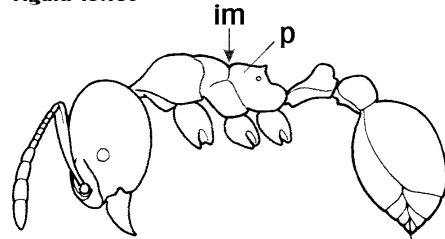


Figura 15.187

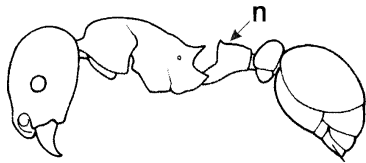


Figura 15.180

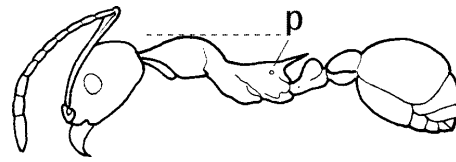


Figura 15.188

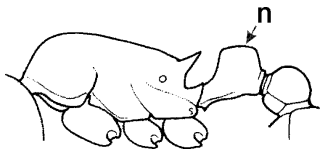


Figura 15.181

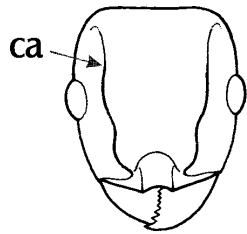


Figura 15.182

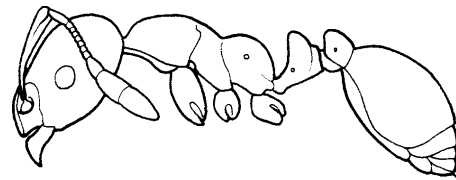


Figura 15.189

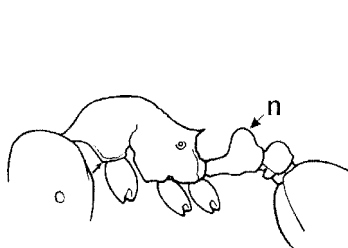


Figura 15.183

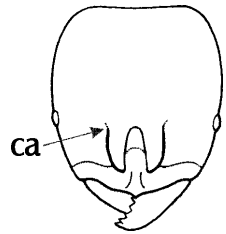


Figura 15.184

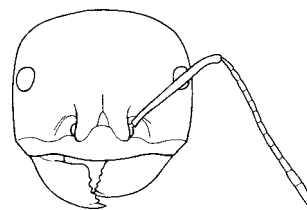


Figura 15.190

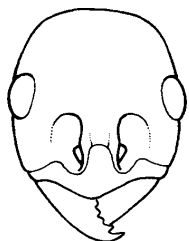


Figura 15.185

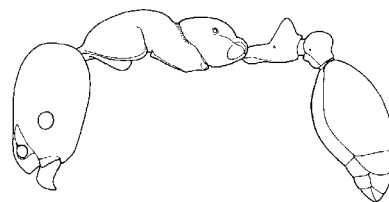


Figura 15.191

Subfamilia Ponerinae

E.E. Palacio y J.E. Lattke

- 1 Mandíbulas alargadas y lineares, articuladas en medio del borde anterior cefálico (Figura 15.193), semiparalelas al estar cerradas y formando un ángulo de 180 grados cuando abiertas; gaster sin constricción obvia entre el primer y segundo segmento (Figura 15.194, flecha) 2
- Mandíbulas de forma variada (Figuras 15.198, 15.199, 15.200, 15.204), pero nunca semiparalelas al estar cerradas ni articuladas en medio del margen anterior cefálico. Gaster con constricción obvia entre el primer y segundo segmentos (Figuras 15.197, 15.201, 15.206, *c*) 3
- 2 (1) Carena nucal convergiendo en forma de «V» en medio del margen posterior cefálico (Figura 15.195, *cn*); líneas apofisiales cefálicas presentes y bien definidas (Figura 15.195, *la*); nudo del pecíolo con ápice dorsal generalmente cónico o puntiagudo *Odontomachus*
- Carena nucal formando una curva amplia no interrumpida a través del margen posterior cefálico (Figura 15.196, *cn*); líneas apofisiales ausentes; nudo del pecíolo varía desde escamiforme hasta bidentado pero no cónico o puntiagudo *Anochetus*
- 3 (1) Pecíolo (*pe*) y primer segmento del gáster ampliamente articulados, separados entre sí por una constricción poco marcada (Figura 15.197). Lóbulo medio del clipeo (*cp*) amplio y con su margen anterior generalmente bordeado por múltiples denticulos (Figuras 15.198, 15.199) 4
- Pecíolo y primer segmento del gaster unidos por una articulación muy estrecha, separados entre sí por una constricción muy marcada (Figuras 15.203, 15.206, 15.225). Si esto no se observa con claridad (Figuras 15.205, 15.215), entonces: lóbulo medio del clipeo variable, pero con su margen anterior nunca multidentado (Figuras 15.204, 15.211) 5
- 4 (3) Mandíbulas largas y usualmente lineares, con más de tres dientes y separadas del clipeo cuando están cerradas (Figura 15.198) *Amblyopone*
- Mandíbulas cortas y estrechas, con tres dientes y adyacentes al clipeo cuando están cerradas (Figura 15.199) *Prionopelta*
- 5 (3) Mandíbulas muy largas y delgadas, provistas de tres ó cuatro dientes espiniformes muy esbeltos, el diente apical tocando las esquinas anterolaterales cefálicas opuestas cuando están cerradas. Inserciones antenales separadas entre sí por una distancia de más de 1/3 de la anchura de la cabeza (Figura 15.200) ... *Thaumatomyrmex*
- Mandíbulas triangulares (Figura 15.211) o falcadas (Figuras 15.216, 15.218); sin dientes tan extremadamente largos y nunca tocando las esquinas anterolaterales opuestas cuando están cerradas. Inserciones antenales (*i*) separadas entre sí por una distancia menor de 1/3 de la anchura de la cabeza (Figuras 15.216, 15.218) 6
- 6 (5) Lóbulos frontales ausentes, las inserciones antenales están completamente expuestas en vista frontal (Figura 15.202) y originándose sobre repisa que se proyecta anteriormente de la cabeza de tal forma que las mandíbulas no son visibles frontalmente (Figuras 15.202, 15.203) 7
- Lóbulos frontales (*l*) generalmente bien desarrollados y cubriendo en parte o completamente las inserciones antenales (Figuras 15.207, 15.216, 15.220); si estas últimas están expuestas (Figuras 15.204, 15.218, *i*), entonces las mandíbulas son claramente visibles frontalmente. Inserciones antenales ubicadas posteriores al clipeo de manera aparente y no proyectadas como anteriormente (Figura 15.205) 8
- 7 (6) Segmento apical de las antenas notablemente engrosado y aproximadamente igual o más largo que los seis segmentos anteriores combinados (Figura 15.202); ápice del gaster notablemente encorvado antero-ventralmente (Figura 15.201) *Discothyrea*
- Segmento apical de las antenas no muy engrosado y mucho más corto que los seis segmentos anteriores combinados; ápice del gáster dirigido posterior o ventralmente, nunca fuertemente encorvado (Figura 15.203) *Probolomyrmex*
- 8 (6) Inserciones antenales en vista dorsal como mucho ligeramente cubiertas por los lóbulos frontales (Figura 15.204, *i*); lóbulos frontales muy sobresalientes en vista lateral (Figura 15.205, *l*). Perfil del mesosoma gradualmente convexo y sin suturas apreciables en vista dorsal. (Figura 15.205); ápice del gaster con frecuencia notablemente encorvado *Proceratium*

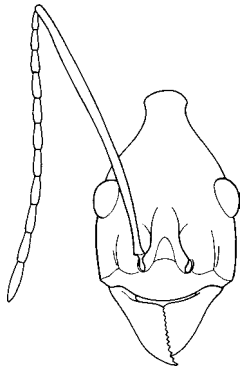


Figura 15.192

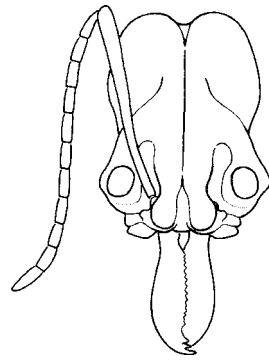


Figura 15.193

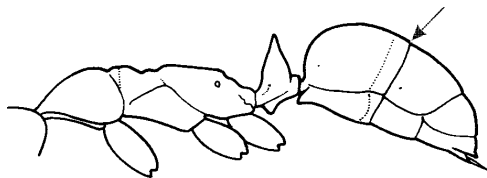


Figura 15.194

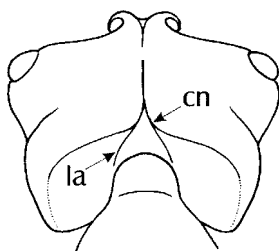


Figura 15.195

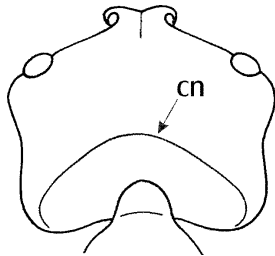


Figura 15.196

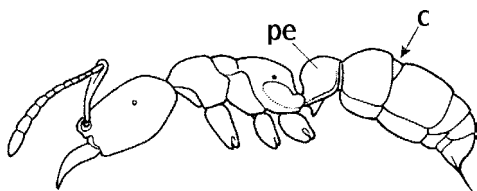


Figura 15.197

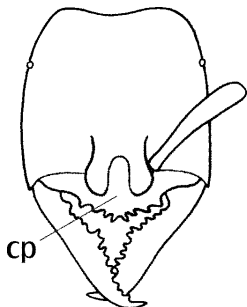


Figura 15.198

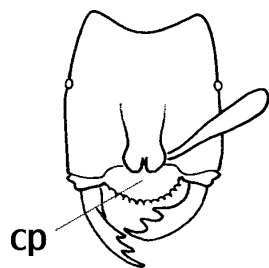


Figura 15.199

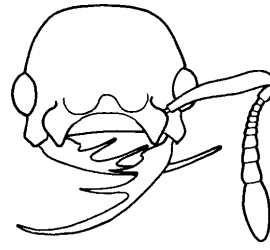


Figura 15.200

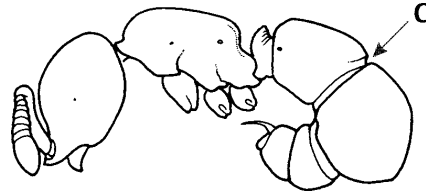


Figura 15.201

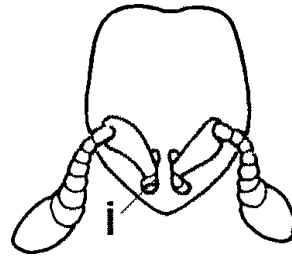


Figura 15.202

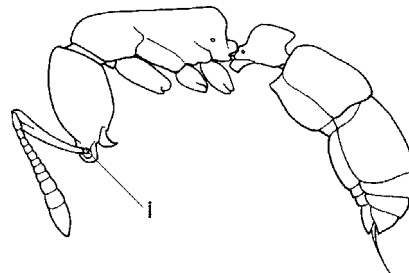


Figura 15.203

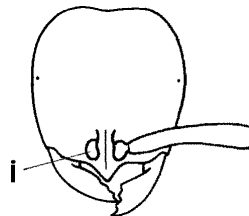


Figura 15.204

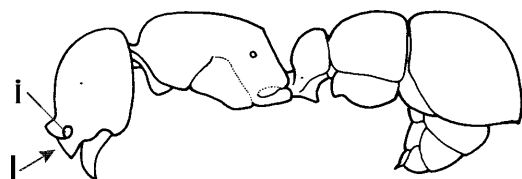


Figura 15.205

- Inserciones antenales (*i*) cubiertas en gran parte o completamente por los lóbulos frontales (Figuras 15.211, 15.216, 15.218), lóbulos frontales poco sobresalientes en vista lateral, **de lo contrario** (Figura 15.219, *l*): perfil del mesosoma irregular (promesonoto y propodeo formando convexidades separadas: Figura 15.219, *pm, p*). Ápice del gáster no encorvado anteroventralmente 9
- 9 (8) Hormigas gigantes; anchura cefálica superior a 4mm 10
 - Hormigas usualmente de tamaño mediano a pequeño; anchura cefálica siempre menor de 4mm 11
- 10 (9) Cabeza con surcos antenales que se extienden por encima y detrás de los ojos (Figura 15.206, *e*); dorso del pronoto con dos tubérculos laterales prominentes (Figura 15.206, *pr*); peciolo con pedúnculo anterior *Paraponera*
- Surcos antenales ausentes y un par de dientes clipeales presentes (Figura 15.207, *d*); dorso pronotal sin tubérculos; peciolo sin pedúnculo anterior *Dinoponera*
- 11 (9) Dorso de la cabeza con una costa media conspicua que va desde el borde posterior clipeal hasta o casi hasta el vértice (Figura 15.210, *co*); escapos antenales relativamente cortos y raramente alcanzando o sobrepasando escasamente los ángulos occipitales 12
 - Dorso de la cabeza sin costa media o con una incompleta; si se presenta costa (género *Ectatomma*) entonces los escapos antenales largos y sobrepasando claramente los ángulos occipitales (Figura 15.214)..... 13
- 12 (11) Garras tarsales con un lóbulo basal prominente y un largo diente preapical. Fórmula palpal 6,4. Propodeo (*p*) con espinas prominentes (Figura 15.208) *Acanthoponera*
- Garras tarsales sencillas, sin un lóbulo basal y sin diente preapical. Fórmula palpal 4,3. Propodeo angulado o con dientes cortos (Figura 15.209A, B) *Heteroponera*
- 13 (11) Lóbulos frontales (*l*) separados notablemente por la porción media posterior del clipeo (*cp*) (Figuras 15.211, 15.216) 14
 - Lóbulos frontales muy próximos entre sí; porción media posterior del clipeo, entre los lóbulos, muy estrecha (Figuras 15.218, 15.220, 15.222) 17
- 14 (13) Antenas con un mazo apical de tres ó cuatro segmentos bien definido. Garras tarsales simples. Ojos reducidos, con menos de 15 facetas o aparentemente ausentes. Peciolo pedunculado y con un proceso anteroventral prominente (Figura 15.212) *Typhlomyrmex*
- Antenas sin mazo apical definido. Garras tarsales de las patas anteriores y/o medias y traseras con un diente preapical que puede estar en posición media o basal. Ojos con frecuencia bien desarrollados. Peciolo sésil o pedunculado, con o sin proceso anteroventral 15
- 15 (14) Cuerpo opaco y sin pelos erectos, cubierto con una pubescencia que da al tegumento una apariencia verde amarillenta o plateada. Peciolo semirectangular o semicilíndrico, con su cara posterior cóncava (Figura 15.213, *pe*) *Platythyrea*
- Cuerpo generalmente brillante y siempre con al menos algunos pelos erectos. Peciolo variable, nunca como el anterior (Figuras 15.214, 15.215) 16
- 16 (15) Mesonoto prominente en perfil, conspicuamente diferenciado del propodeo por una profunda fisura transversa (Figura 15.214, *me*). Pronoto usualmente con dos ó tres tubérculos; ápice de la protibia, en vista lateral externa, con una seta cerca de la base del espolón; dorso metacoxal inerme *Ectatomma*
- Mesonoto no prominente en perfil (Figura 15.215, *me*), propodeo y mesonoto formando una superficie continua o casi continua en perfil. Pronoto inerme, sin tubérculos; ápice de la protibia sin una seta cerca de la base del espolón; dorso metacoxal frecuentemente con espina o lóbulo *Gnamptogenys*
- 17 (13) Garras tarsales de las patas frontales con frecuencia finamente pectinadas, raramente con uno ó dos dientes preapicales. Clípeo (*cp*) algunas veces con una carena media longitudinal y con su margen anterior sobresaliente y triangular (Figuras 15.217, 15.218). Mandíbulas alargadas y esbeltas, con su margen masticador oblicuo y usualmente sin dientes preapicales conspicuos *Leptogenys*
- Garras tarsales de las patas frontales inermes o a lo sumo con un diente preapical. Clípeo usualmente sin carena media longitudinal; margen anterior variable y rara vez sobresaliente y triangular; **de lo contrario** (Figuras 15.220, 15.222): mandíbulas generalmente triangulares o semitriangulares; si son alargadas y esbeltas, entonces presentan dientes preapicales conspicuos 18
- 18 (17) Mandíbulas alargadas, margen masticador notablemente oblicuo y con 3 a 5 dientes grandes (Figuras 15.220, 15.222). Lóbulo medio clipeal ampliamente triangular y proyectado sobre el resto del clipeo. Ojos generalmente conformados por una sola faceta aumentada o ausentes (Figura 15.219) 19
 - Mandíbulas más o menos triangulares, con numerosos dientes y/o denticulos en su margen masticador. Lóbulo medio del clipeo nunca de forma triangular y no proyectado hacia adelante. Ojos variables (Figuras 15.225, 15.227) 20

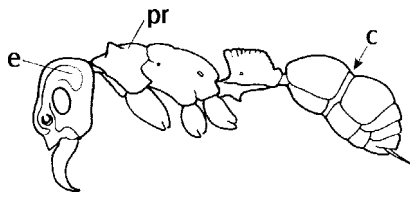


Figura 15.206

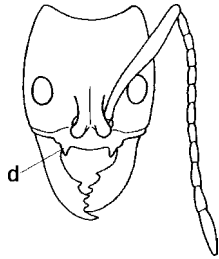


Figura 15.207

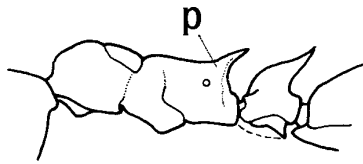


Figura 15.208

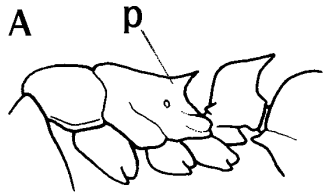


Figura 15.209

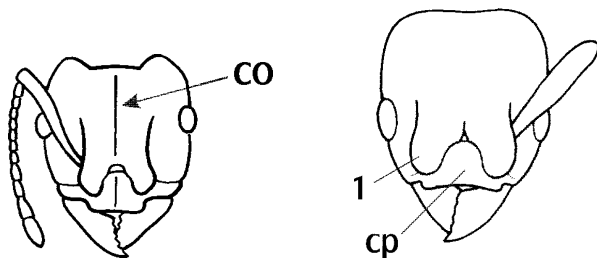
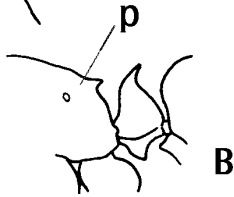


Figura 15.210

Figura 15.211

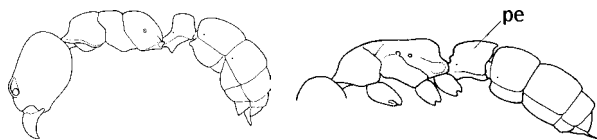


Figura 15.212

Figura 15.213

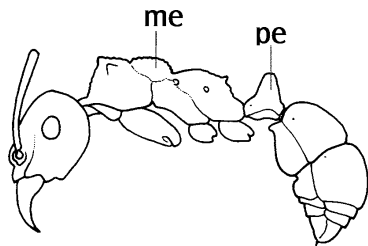


Figura 15.214

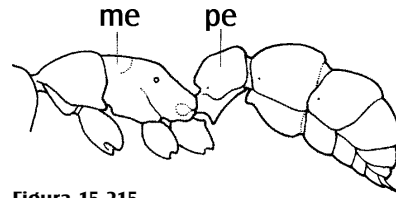


Figura 15.215

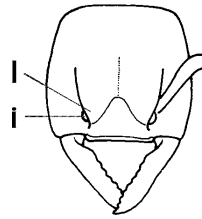


Figura 15.216

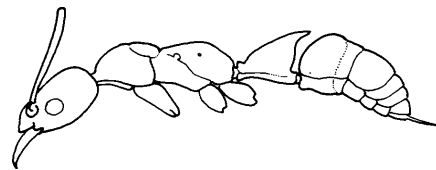


Figura 15.217

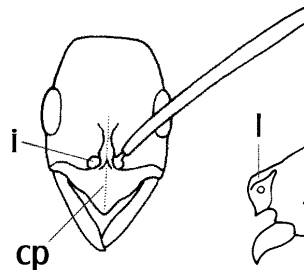


Figura 15.218

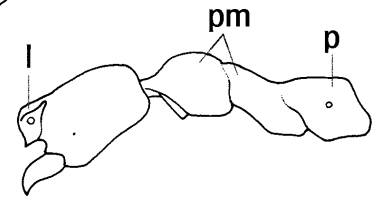


Figura 15.219

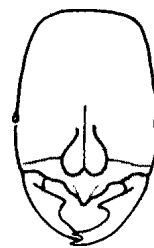


Figura 15.220

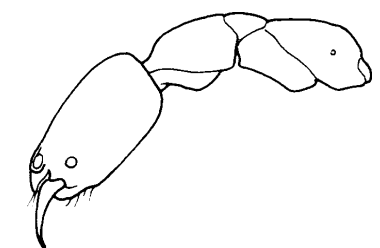


Figura 15.221

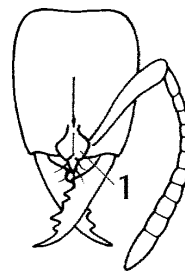


Figura 15.222

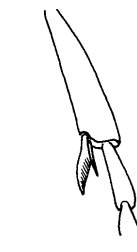


Figura 15.223

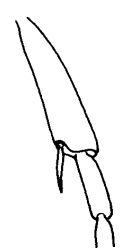


Figura 15.224

19 (18) Mandíbulas frecuentemente entrecruzadas en sus puntas y con 5 o raramente 6 dientes (Figura 15.222). Lóbulos frontales no elevados sobre el plano del frente cefálico en perfil (Figura 15.221) **Belonopelta**

- Mandíbulas no entrecruzadas en sus puntas con 3 o 4 dientes, y algunas veces también con 1 a 3 pequeños denticulos en la diastema entre los dientes 2 y 3 (Figura 15.220). Lóbulos frontales abruptamente elevados sobre el plano del frente cefálico en perfil **Simopelta**

20 (18) Cara externa de los basitarsos posteriores con numerosas setas espiniformes (Figura 15.226). Cápsula cefálica más ancha que larga (Figura 15.228). Ojos ausentes **Centromyrmex**

- Cara externa de los basitarsos posteriores sin setas espiniformes. Cápsula cefálica casi siempre al menos li-

geramente más larga que ancha. Ojos variables (Figura 15.225, 15.227), rara vez ausentes 21

21 (20) Tibias media y trasera con 2 espuelas apicales, la espuela externa simple y frecuentemente de la mitad, o menos, del largo de la interna que es pectinada (Figura 15.223) 22

- Tibias media y trasera con una sola espuela apical (Figura 15.224) **Hypoponera**

22 (21) Porción basal de la mandíbula con un orificio o fóvea circular a semicircular. Cabeza sin carena preocular (Figura 15.229) **Cryptopone**

- Porción basal de la mandíbula sin orificio circular. Cabeza frecuentemente con una carena preocular extendiéndose desde el margen posterior del clipeo hasta el borde anterior del ojo (Figura 15.225, *cap*) **Pachycondyla**

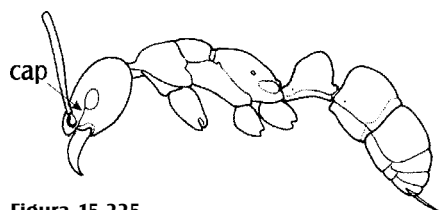


Figura 15.225

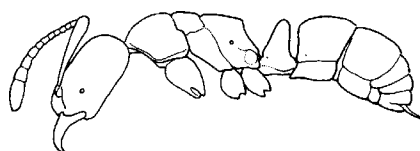


Figura 15.227

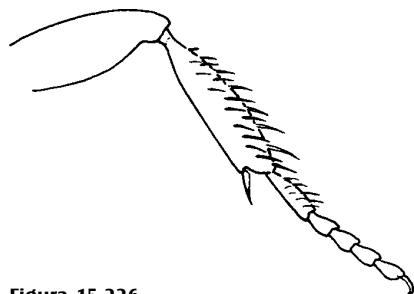


Figura 15.226

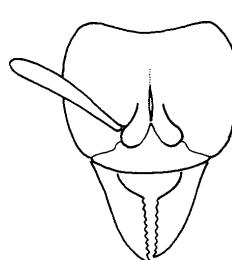


Figura 15.228

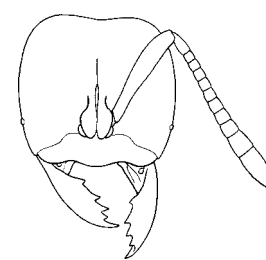


Figura 15.229

Subfamilia Pseudomyrmecinae

1 Antenas de 12 segmentos (Figura 15.230) **Pseudomyrmex**

- Antenas de 11 segmentos (Figura 15.231); Guyana y Brasil **Myrcidris**

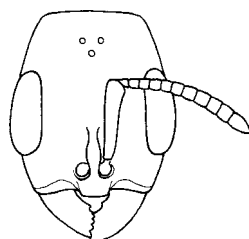


Figura 15.230

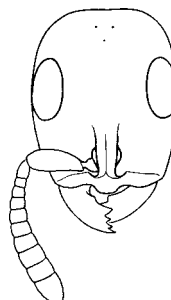


Figura 15.231

Capítulo 16

Subfamilia Ponerinae

J.E. Lattke

Caracterización

Clípeo generalmente amplio; inserciones antenales, con pocas excepciones tapadas por lóbulos frontales; ojos compuestos usualmente presentes, ocasionalmente atrofiados o ausentes; sutura promesonotal usualmente presente y flexible, a veces presente e inmóvil o ausente; abertura de glándula metapleurar dirigida lateral o posteriormente, el orificio destapado y no cubierto por una lámina de cutícula; lóbulos propodeales normalmente presentes; peciolo de un segmento y casi siempre con una constricción entre los segmentos abdominales 3 y 4; esternito del helcio pequeño, no visible en vista lateral; espiráculo abdominal de cada segmento posterior al pospeciolo oculto por la margen posterior del segmento anterior, al no estar extendido el gáster; tergos y esternos abdominales 3 y 4 fusionados, pigidio del séptimo segmento abdominal usualmente sencillo, sin un borde de espinas, a lo sumo una o dos espinas bastas; hipopigidio sencillo, rara vez con hilera de denticulos; aguijón presente, generalmente grande y bien desarrollado.

Biología

Son hormigas depredadoras por excelencia pero también se aprovechan de fuentes ricas en carbohidratos como nectarios o exudados de homópteros. La depredación puede ser general pero también hay especializaciones espectaculares como en *Thaumatomyrmex*. Los vuelos nupciales generalmente ocurren con las primeras precipitaciones de la temporada lluviosa. La reina que inicia un nido debe salir a cazar presas para alimentar a su cría. Para nidificar suelen aprovecharse de cavidades preexistentes y la población rara vez pasa de unos cuantos centenares. Las obreras salen a cazar y forrajear

individualmente pero ocasionalmente cazan en pequeños grupos como el caso de algunas *Gnamptogenys* especializadas en depredación de diplópodos polidésmidos. Al traer alimento al nido las obreras transportan las larvas hasta la presa para que ellas la devoren. Las larvas típicamente tejen un capullo para pupar pero hay algunas excepciones como en *Simopelta*, donde la pupa se queda desnuda. La reproducción es realizada por la reina y raramente hay poliginia, o reproducción por obreras fértiles (gamergates) como en *Dinoponera* (Hölldobler y Wilson 1990).

Filogenia

Entre las hormigas este grupo siempre ha sido considerado como primitivo, tanto por algunos aspectos de su morfología como también por su comportamiento. En el primer aspecto se puede citar el monomorfismo entre obreras, es decir no hay ponerinas polimórficas (excepto en *Megaponera*) como en el caso de géneros de otras subfamilias como *Atta*, *Pheidole* o *Camponotus*. También se puede mencionar la poca diferenciación morfológica entre obrera y reina por lo que a primera vista es difícil reconocer a la reina cuando uno descubre un nido de ponerinas. El hecho de que las reinas ponerinas cuando fundan un nido tengan que salir para cazar presas, exponiéndose al peligro, también se considera

más primitivo que en el caso de reinas que cuentan con reservas alimenticias que les permite permanecer enclaustradas.

Esta caracterización basada en rasgos primitivos, no ayuda a visualizar una filogenia y es necesario hallar caracteres derivados compartidos para unir los miembros de la agrupación. Nicolás Kusnezov (1955) fue el primero en reconocer el carácter “secundario” o derivado de la fusión del cuarto segmento abdominal en las ponerinas y su importancia filogenética, pero su hallazgo pasó inadvertido. Eventualmente Bolton (1990b) planteó la fusión tergo-esternal del

cuarto segmento abdominal como la apomorfia anhelada y esto fue corroborado por Baroni Urbani *et al.* (1992) cuando intentaron dilucidar la historia filogenética de las hormigas. Además de otras hormigas, ellos estudiaron casi 50 especies de ponerinas de unos 35 géneros, y de paso fue el grupo que tuvo la mayor cantidad (casi 37%) de polimorfismos de los 68 caracteres estudiados. La felicidad duró hasta que Ward (1994) halló en Madagascar *Adetomyrma venatrix*, una hormiga con características muy afines a las ponerinas, pero sin la fusión de los escleritos antes mencionados. Ward (1994), con base en una serie de caracteres derivados compartidos, se vio obligado (casi con disculpas) a incluir *Adetomyrma* en Amblyoponini y como él mismo reconoció, perturbó cualquier complacencia sobre certezas filogenéticas en hormigas. Grimaldi *et al.* (1997) incluyeron este género enigmático en un análisis filogenético que incluyó todas las subfamilias recientes y una que otra tribu. *Adetomyrma* no quedó como grupo hermano de Ponerinae en dicho estudio; sin embargo, en un cladograma posterior figura tentativamente como hermana de las ponerinas (Grimaldi y Agosti 2001). No se puede descartar que la fusión tergo-esternal del cuarto segmento abdominal pudo haber ocurrido en más de una ocasión entre los primeros linajes de hormigas. Al fin y al cabo fundamentar una subfamilia tan antigua, diversa y con tantos polimorfismos, sobre una sola apomorfia, no puede ser motivo de demasiada satisfacción. Aún hay tela que cortar en cuanto a la monofilia de lo que actualmente se considera como Ponerinae.

Los dos últimos trabajos que intentan cubrir con algún detalle a las ponerinas son Lattke (1994) y Keller (2000). El primer trabajo saca de la tribu Ectatommini a los géneros *Proceratium* y *Discothyrea* para formar Proceratiini, a *Paraponera* para formar Paraponerini y deja en la tribu *Rhytidoponera*, *Ectatomma* y *Gnamptogenys* como un grupo monofilético y a *Heteroponera* y *Acanthoponera* como otro grupo monofilético. Keller (2000) detectó algunos problemas con Lattke (1994) y amplió la matriz con más taxones y caracteres. Sus resultados confirman la lejanía de *Paraponera* con los géneros antes mencionados y apoya la monofilia del grupo *Ectatomma*, pero lo une con *Discothyrea* y *Proceratium* en un nudo trifurcado. Entre los taxones adicionales internos de Keller (2000) figuran Apomyrminae, *Cerapachys* y *Cheliomyrmex*, las cuales sorpresivamente forman un grupo monofilético dentro de las ponerinas, un resultado contrario a trabajos previos (Bolton 1990a,b; Baroni Urbani *et al.* 1992; Grimaldi *et al.* 1997; Perrault 1999). El grupo *Heteroponera* luce como hermano de ((Apomyrminae + (*Cerapachys* + *Cheliomyrmex*)) + Proceratiini + Grupo *Ectatomma*). Perrault (1999) estudió detalladamente la unión promesotorácica en las hormigas y apoya el reconocimiento del Grupo *Ectatomma* y del Grupo *Heteroponera*. También apoyó la separación de *Proceratium* y *Discothyrea* de Ectatommini e incluso puso en duda la ubicación de estos géneros, además de *Probolomyrmex* dentro de Ponerinae.

En cuanto a las relaciones entre las demás tribus es poco lo que se puede decir porque las politomías abundan. La posición de *Paraponera* en las ponerinas según Lattke (1994), Grimaldi *et al.* (1997) y Keller (2000) es algo basal o hermano al grueso de las demás ponerinas. Se puede señalar un parentesco muy cercano entre Thaumatomyrmecini y Ponerini. La primer tribu fue propuesta con base en su espectacular estructura cefálica y mandibular, sin embargo, aparte de eso, es claramente una Ponerini por la estructura de la inserción del pospeciolo en el helcio y también porque los machos tienen caracteres muy típicos de Ponerini como las mandíbulas reducidas que no se tocan al estar cerradas.

Aquí se excluye el género *Probolomyrmex* de la tribu Platythyreini. Esta tribu estaba compuesta solamente por *Platythyrea* hasta que Brown (1952, 1975) incluyó a *Probolomyrmex* con base en similitudes de esculpida y pilosidad cuticular. Los caracteres en cuestión consisten en una granulosis cuticular extremadamente fina de aspecto mate y una pubescencia aplicada y muy corta. Perrault (1999) puso en duda esta relación tan estrecha al examinar detalladamente la morfología torácica de los formicidos y eventualmente pasó *Probolomyrmex* fuera de las ponerinas (Perrault 2000) y crea la subfamilia Probolomyrmicinae. El género *Probolomyrmex* presenta una arquitectura promesotorácica muy diferente a la de *Platythyrea*, la cual es más típicamente poneriforme. Ahora, una breve comparación entre *Discothyrea* y *Probolomyrmex* pone en evidencia que comparten una serie de caracteres aparentemente derivados que hace pensar que la afinidad entre los dos sea más cercana de lo que se pensaba. Sin duda podría argumentarse que *Probolomyrmex* está más emparentado con *Discothyrea* que con *Platythyrea*. Los adultos comparten la configuración fronto-clipeal de tener las inserciones de los escapos contiguos y montados sobre una repisa anterior del clípeo que sobresale por encima de las mandíbulas. En *Probolomyrmex* los lóbulos frontales se han reducido a una simple lámina vertical que separa cada cóndilo de los escapos, condición duplicada en varias especies de *Discothyrea*, pero éste sí suele conservar los lóbulos (Brown 1958). En ambos géneros los segmentos del funículo carecen de una constricción entre ellos y hay tendencia a la reducción ocular, además de la fusión de la sutura promesonotal. Los dos géneros tienen cierto parecido en la textura general de la cutícula y la falta de pelos erectos, aunque áreas brillantes son algo frecuentes en *Discothyrea*, mientras que en *Probolomyrmex* la cutícula siempre es opaca. También comparten la pérdida del lóbulo anal en las alas, un solo espolón en cada meso y metatibia, además de tener garras tarsales simples. Las larvas de los dos grupos carecen del cuello característico de las demás ponerinas, como también le faltan pelos cefálicos y corporales y tienen la abertura de los sericterios pequeña y en forma de ranura, además de tener los palpos representados por sensilas (Taylor 1965; Wheeler y Wheeler 1971, 1976). Pero antes de animarse uno a efectuar cambios no se debe olvidar que Kugler (1991) estudió el aparato ponzoñoso de las

ectatomminas y señaló ocho sinapomorfias entre *Discothyrea* y *Proceratium*. Pero tratándose de un solo complejo de caracteres, es válido preguntarse ¿qué tan independientes son estos caracteres?

La fusión promesotorácica en *Probolomyrmex* sin embargo es mucho más derivada ya que carece de una sutura pronotomesopleural, estructura aún evidente en *Discothyrea*. Aunque se podría tratar de una autopomorfia de *Probolomyrmex*, la situación es más complicada porque en *Discothyrea* la unión entre el peciolo y el pospeciolo no se parece en nada a las demás ponerinas (Perrault 1999). Ante éstas evidencias se apoya la iniciativa de Perrault (2000) de sacar *Probolomyrmex* de Platythyreini, pero dejar el género *incertae sedis* hasta que se cuente con análisis filogenéticos adicionales de la situación en las ponerinas *sensu latu*. ¿Cuál es el afán en agruparla con otras hormigas sin certidumbre? Evidentemente dentro de las ponerinas tenemos grupos algo extraños como *Probolomyrmex*, *Discothyrea* y

Adetomyrma, los cuales constituyen un reto a la hora de establecer parentescos. Puede ser que representan remanentes de linajes antiguos de formícidos que se separaron del árbol genealógico principal antes que lo hiciesen miembros de las subfamilias que hoy conocemos. Tomando esto en cuenta Perrault (1999) opina que no es necesario cuadrar todos los taxones existentes dentro de las subfamilias actuales a toda costa. Pero también puede considerarse que estos grupos problemáticos sean muy derivados y anidados dentro de Ponerinae, por lo que sacarlos de la subfamilia agravaría aún más un problema de parafilia (R. Keller, com. pers). Sin embargo un análisis filogenético con la inclusión de bastantes taxones (y caracteres por supuesto) es un paso *sine qua non* para fundamentar relaciones de parentesco y por ende reflejarlo en la clasificación. De mi parte sugiero que debemos tomar las cosas con calma y seguir el “trabajo de hormiguita” para aclarar estos misterios gozosos de la mirmecología.

Reconocimiento

Las ponerinas son hormigas bien esclerotizadas, con un nodo peciolar y una constricción entre el primer y segundo segmento gastral (la constricción falta en algunas especies de *Odontomachus*), y además poseen un agujijón bien desarrollado. Las obreras son monomórficas y poco se diferencian de la reina, la cual tiene un tórax más abultado con escleritos adicionales y restos de las alas, además de ocelos. Los machos suelen ser de coloración más clara que las hembras, típicamente café o café claro. El cuerpo de las larvas tiene el extremo caudal más ancho, estrechándose éste progresiva-

mente hacia la cabeza y con un “cuello” relativamente largo. Las hormigas más comunes con un solo nodo peciolar son las dolichoderinas y formicinas, pero estas carecen de agujijón y nunca tienen la constricción en el gáster. También se podría tomar como ponerina a algún ejemplar de grupos como las cerapachyinas, leptanilloidinas y el género *Cheliomyrmex* de las ecitoninas pero en todos estos grupos el esterno del helcio se puede ver en perspectiva lateral y todas tienen el cuarto espiráculo del gáster descubierto, sin necesidad de extenderlo.

Distribución en el campo

Estas hormigas son más frecuentes en áreas boscosas húmedas, pero también habitan bosques secos con lluvias estacionales. Sus nidos son muy frecuentes en madera descompuesta sobre el suelo y en hojarasca, pero

también anidan en el suelo, tanto terrestre como suspendido, en raíces de algunas epifitas y hojarasca acumulada en las rosetas de bromeliáceas.

Composición de la subfamilia

Con apenas más de 40 géneros en el mundo, en América se encuentran 25 géneros, de los cuales 9 son endémicos. Según Bolton (1995), hay 348 especies descritas para el Neotrópico, casi la tercera parte de la fauna mundial de ponerinas y el 15% de todas las especies de hormigas neotropicales pertenecen a este grupo. Seguidamente se presenta un resumen de la clasificación en esta subfamilia, con los géneros presentes en cada tribu.

Amblyoponini: *Amblyopone*, *Paraprionopelta*, *Prionopelta*
 Ectatommini: *Acanthoponera*, *Ectatomma*, *Gnamptogenys*,
Heteroponera
 Paraponerini: *Paraponera*
 Platythyreini: *Platythyrea*
 Ponerini: *Anochetus*, *Belonopelta*, *Centromyrmex*,
Cryptopone, *Dinoponera*, *Hypoponera*,
Leptogenys, *Odontomachus*, *Pachycondyla*,
Ponera, *Simopelta*

Proceratiini: *Discothyrea*, *Proceratium*
 Thaumatomyrmecini: *Thaumatomyrmex*

Typhlomyrmecini: *Typhlomyrmex*
 Incertae sedis: *Probolomyrmex*

Sinopsis de tribus y géneros neotropicales

Tribu Amblyoponini

En estas hormigas las obreras carecen de ocelos y los ojos compuestos usualmente están reducidos a un omatidio e inclusive pueden estar ausentes. El clípeo normalmente presenta una serie de dentículos o pequeños tubérculos en su margen anterior en vista cefálica dorsal. El mesosoma suele ser de lados semiparalelos, con el pronoto ligeramente más ancho y la sutura promesonotal completa y móvil. El pecíolo tiene un pedúnculo poco desarrollado y está bien unido al pospecíolo por casi toda su cara posterior. Tienen afinidad por áreas boscosas húmedas, tanto en el trópico como en zonas templadas. Se conocen siete géneros y casi 90 especies en todo el mundo. Brian Fisher de la Academia de Ciencias de California en San Francisco, EEUU. está revisando el grupo usando caracteres morfológicos y moleculares.

Género *Amblyopone* Erichson (Figura 16.1)

A diferencia de *Prionopelta* las mandíbulas en éste género tienen más de tres dientes y se extienden más allá del borde anterior del clípeo cuando están cerradas; cada mandíbula es muy esbelta, con más de tres dientes o dentículos y las dos se cruzan solamente en sus ápices. La última revisión de las especies neotropicales fue hecha por Lattke (1991), mientras que Brown (1960) revisó la fauna mundial. Lacau y Delabie (2002) describen tres especies de Brasil y ofrecen una clave para todas las especies neotropicales.

Tiene colonias pequeñas en la hojarasca y madera podrida sobre el suelo. Aparentemente son depredadores especializados en cazar ciertos tipos de quilópodos. El examen de hojarasca es la manera más exitosa para capturar ejemplares de este grupo.

Se conocen 14 especies en el Neotrópico, incluyendo algunas endémicas en el Caribe y en Chile. El género se halla en todas las regiones del mundo, pero es en Australia donde hay más especies.

Género *Parapriopelta* Kusnezov

Este grupo monotípico fue descrito por Kusnezov (1955) basándose en unos machos capturados en Tucumán, Argentina. Es posible que estas hormigas ni siquiera sean amblioponinas pero es a lo que más se asemejan y Brown (1960) dejó la única especie conocida *P. minima*, provisionalmente en la tribu. Kusnezov (1963) sin embargo sospechó que podría tratarse del macho de *Amblyopone degenerata*.

No se conocen aspectos sobre su biología. Una especie del norte de Argentina.

Género *Prionopelta* Mayr (Figura 16.2)

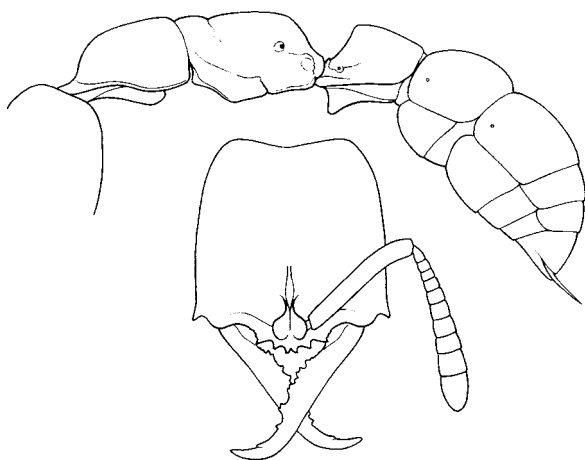
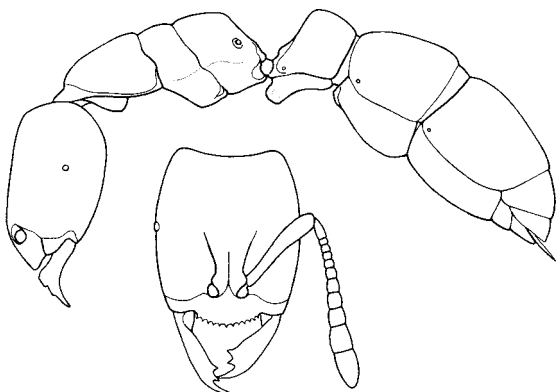
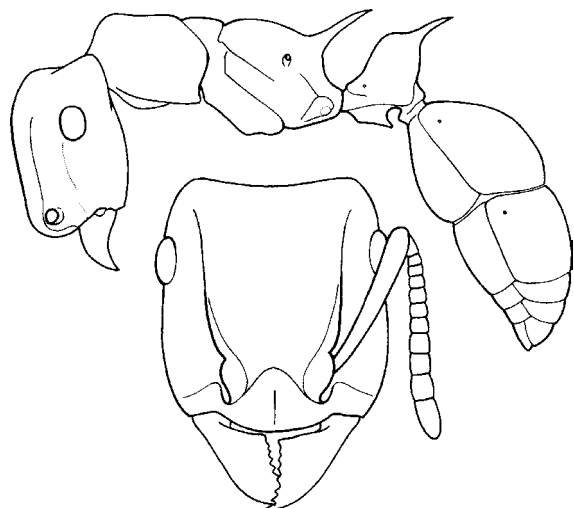
Se pueden confundir con el género *Amblyopone* pero a diferencia de este, las mandíbulas se pegan a la cabeza al cerrarse y cada una tiene tres dientes. Brown (1960) presenta una clave para separar las especies, pero son hormigas difíciles de identificar por su minúsculo tamaño y la confusión reinante entre especies como *P. antillana* y *P. amabilis*, en donde cabe la mayoría de los ejemplares que uno consigue.

Sus nidos se hallan en la hojarasca y en madera podrida sobre el suelo y son bien poblados. Se conoce la depredación especializada sobre dipluros campodeidos y quilópodos geofilomorfos (Hölldobler y Wilson 1986). Tamizar hojarasca es la manera más segura de hallar hormigas de este género, ya que por su diminuto tamaño son muy difíciles de ver en la penumbra del sotobosque.

Se conocen cinco especies neotropicales distribuidas desde el sur de los Estados Unidos hasta el noroeste argentino, incluyendo las Antillas Menores. En el mundo la distribución de este género es típicamente sureña, con representantes en Africa, Madagascar y la región Indo-Australiana.

Tribu Ectatommini

Las hormigas de este grupo forman una unidad algo dispareja pero básicamente se reconocen por ser ponerinas con el helcio en el centro de la cara anterior pospeciolar y sin aroleos entre las uñas tarsales. En la tribu podemos considerar dos agrupaciones monofiléticas, una formada por *Ectatomma*, *Gnamptogenys*, y *Rhytidoponera* (un género principalmente de Australia y Melanesia), y otra formada por *Heteroponera* y *Acanthoponera*. La primera agrupación está unida por sinapomorfias como la fusión de la sutura pronotal, la configuración del proceso posteroventral del pronoto y proceso prosternal y la vaina que circunscribe el foramen del prosterno por donde pasa el nervio principal (Lattke 2002b). En el segundo grupo hallamos las cavidades metacoxales cerradas, la carena y surco que circunscribe parcialmente el helcio y la forma del proceso ventral del pospecíolo (Lattke 1994). En la práctica se pueden diferenciar por que el grupo *Ectatomma* tiene la sutura promesonotal fusionada e inflexible y el otro grupo tiene la sutura flexible.

Figura 16.1 *Amblyopone*Figura 16.2 *Prionopelta*Figura 16.3 *Acanthoponera*

Género *Acanthoponera* Mayr (Figura 16.3)

Hormigas de coloración amarilla o marrón claro con ojos convexos grandes y surcos antenales poco profundos; presentan dos dientes propodeales y el peciolo termina en un ápice dorso-posterior puntiagudo. Se reconocen cuatro especies en este género que fue revisado por Brown (1958) pero sin presentar una clave. La taxonomía alfa no está del todo clara y la mayoría de los ejemplares colectados suelen encasillarse en dos formas variables: *A. minor* y *A. mucronata*.

Estas hormigas se encuentran recorriendo la vegetación en bosques húmedos pero también en bosques secos. Son principalmente nocturnas aunque ocasionalmente se colectan durante el día (Kempf y Brown 1968).

El género se encuentra distribuido desde el sur de Veracruz en México hasta el noroeste argentino.

Género *Ectatomma* F. Smith (Figura 16.4)

Tanto el mesonoto como el propodeo forman dos convexidades bien distintas en vista lateral. El espiráculo propodeal tiene forma alargada o como una ranura, nunca redondo y es frecuente (salvo tres excepciones) la presencia de tres tubérculos sobre el pronoto. El género fue revisado por Brown (1958) y posteriormente por Kugler y Brown (1982), ambos trabajos presentan claves pero el último, además de ser el más actualizado, está ilustrado con imágenes de microscopia electrónica de barrido. Lattke (1994) presenta una caracterización del género.

Se encuentran en bosques y sabanas, tanto húmedos como secos y pueden ser muy conspicuas y abundantes. Son depredadores generalizados de diversos artrópodos y anélidos y también recolectan líquidos azucarados como las secreciones de homópteros y nectarios, o líquidos de frutas. Los nidos son terrestres con una abertura de entrada.

Este género está distribuido desde el sur de México hasta el norte de Argentina. La mayoría de las 12 especies reconocidas son de Suramérica.

Género *Gnamptogenys* Roger (Figura 16.5)

La mayoría de las especies americanas se reconocen por presentar la cutícula con un costillaje regular y paralelo, y muchas tienen una espina o dentecillo sobre el dorso metacoaxal. A diferencia de *Ectatomma*, grupo con el cual algunas veces se puede confundir, tienen el espiráculo propodeal redondo y nunca en forma de ranura, además de carecer de un mesonoto convexo y circunscrito por suturas. Con 81 especies conocidas es el género de ponerinas más diverso y el noveno para toda la familia en la región Neotropical. Las especies americanas fueron revisadas por Lattke (1995, 2002a). Dicho trabajo presenta una clave para identificar las

especies pero conviene reunir diferentes especies para permitir comparaciones y facilitar el uso de la clave. El análisis filogenético presentado en Lattke (1995) debe tomarse con cautela, ya que algunas de sus agrupaciones fueron formadas *a priori* y carecen de sinapomorfias que las sustentan.

Son hormigas con afinidad a los bosques húmedos, donde anidan en madera descompuesta, tierra o en hojarasca; rara vez anidan en sabanas. La mayoría de las especies buscan presa a nivel del suelo pero hay especies arbóreas como *G. concinna*. Son depredadores con hábitos que van desde muy generales hasta especializaciones en cacería de otras hormigas, coleópteros o diplópodos (Lattke 1990; Brown 1992).

El género está distribuido desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina. Una especie suramericana se ha establecido en parte del Estado de La Florida. *Gnamptogenys* también está presente en el Paleotrópico desde la India hasta el Suroeste Asiático, incluyendo Melanesia y el norte de Australia (Deyrup *et al.* 2000). Lattke (2002a) ofrece clave para las especies de ámbar dominicano.

Género *Heteroponera* Mayr (Figura 16.6)

La frente cefálica tiene una carena longitudinal media, desde el vértice hasta el clipeo. Podría confundirse con *Acanthoponera* pero en este grupo las garras tarsales tienen un lóbulo basal y las espinas del propodeo son más largas. Las 13 especies americanas se pueden identificar con la ayuda de las claves y comentarios en la revisión de Brown (1958) y de Kempf (1962). Lattke (1994) caracteriza el género.

Se han hallado nidos, con algunas decenas de individuos a lo sumo, en madera podrida y bajo piedras en ambientes boscosos algo húmedos, cómo también en los tallos huecos de algunas plantas de sotobosque y bajo los rizomas de epifitas.

En América el género está presente desde Costa Rica hasta el norte de Argentina, incluyendo una especie endémica de Chile. También hay especies en Australia y Nueva Zelanda.

Tribu Paraponerini

Género *Paraponera* F. Smith (Figura 16.7)

Este género es muy fácil de reconocer por su gran tamaño, surcos antenales bien impresos que se encorvan por encima de los ojos y margen dorsal del hipopigidio denticulado. Este género monotípico contiene la especie *P. clavata*.

Sus nidos suelen ubicarse en las base de árboles con raíces tabulares y nectarios extraflorales, principalmente en bosques húmedos. Son depredadores pero también aprovechan los nectarios extraflorales. Están activas principalmente de noche en los árboles. Hay numerosos estudios sobre la biología de esta llamativa especie, infame por su picada extre-

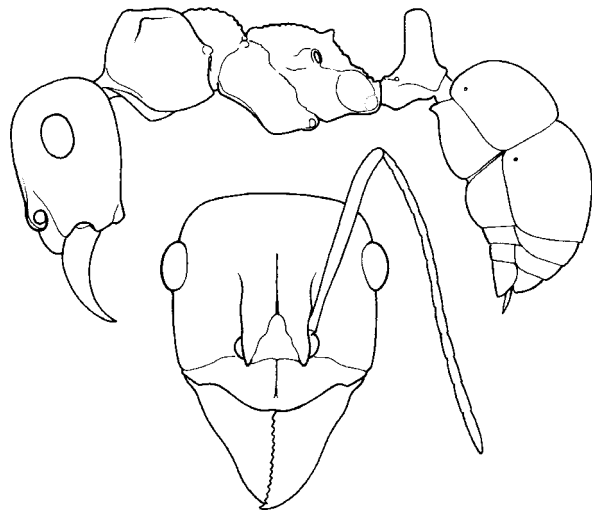


Figura 16.4 *Ectatomma*

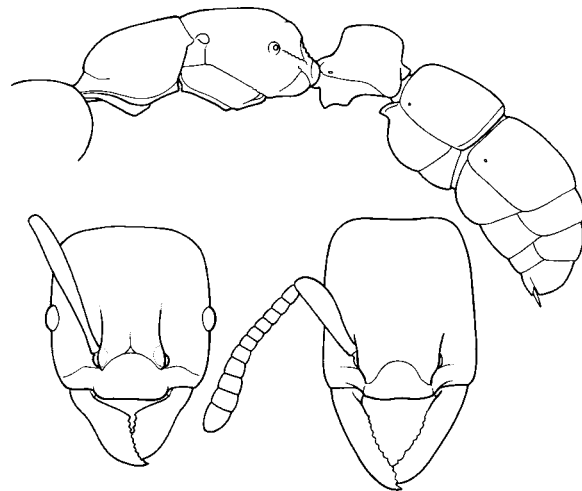


Figura 16.5 *Gnamptogenys*

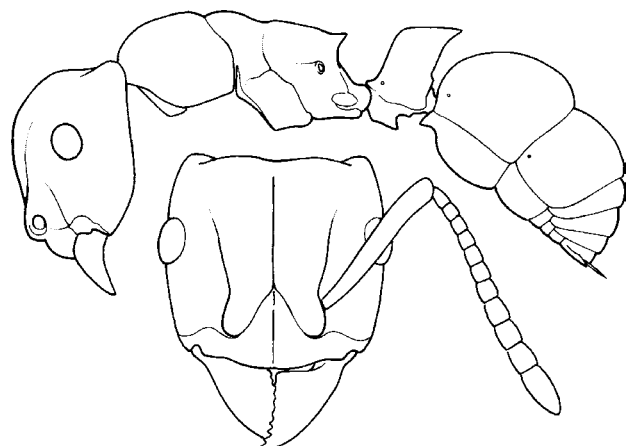
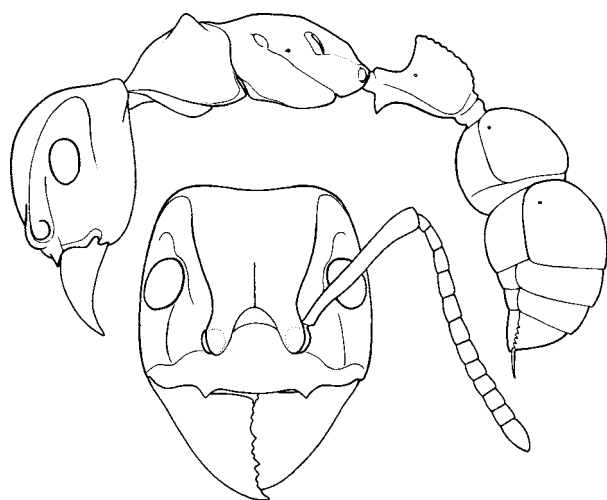
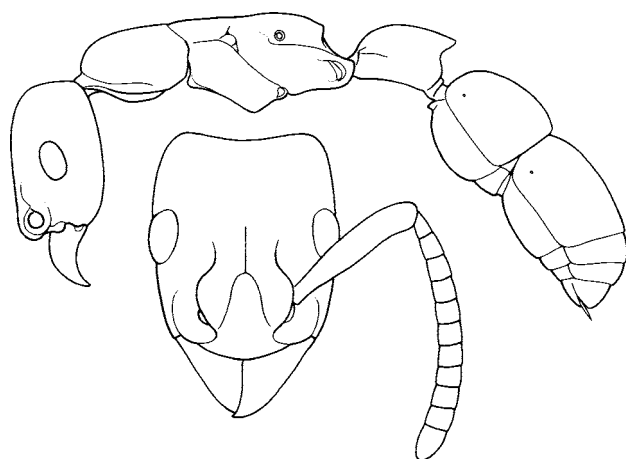
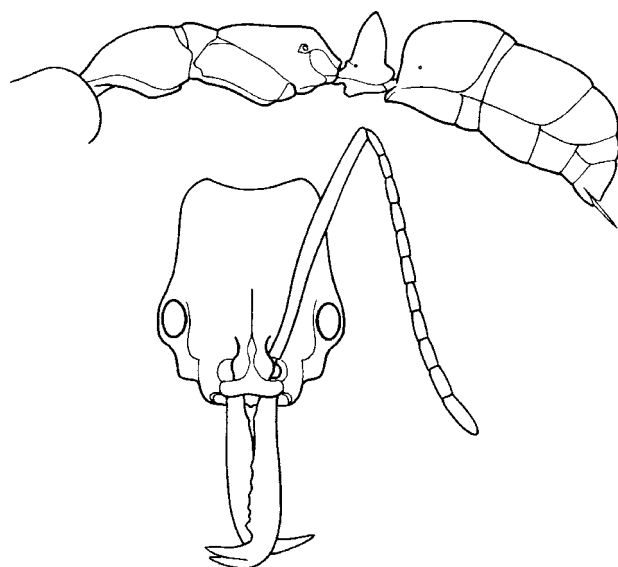


Figura 16.6 *Heteroponera*



Figura 16.7 *Paraponera*Figura 16.8 *Platythyrea*Figura 16.9 *Anochetus*

madamente dolorosa. Longino y Hanson (1995) resumen algunos de estos trabajos.

La única especie se conoce desde Nicaragua hasta Paraguay y el Estado de São Paulo. No está presente en la parte centro-oriental de Colombia ni en el centro-occidental de Venezuela.

Tribu *Platythyreini*

Anteriormente se incluía al género *Probolomyrmex* en esta tribu pero aquí se excluyó con base en los argumentos de la sección "Filogenia" al principio de este capítulo.

Género *Platythyrea* Roger (Figura 16.8)

La cutícula presenta un granulado extremadamente fino de aspecto mate y pubescencia aplicada muy corta, la sutura promesonotal es móvil y el ápice de las meso y metatibias tiene dos espolones. Las ocho especies americanas se pueden identificar con la clave en Brown (1975) y sin olvidar una especie descrita posteriormente por Kugler (1977). Latkce (1994) caracteriza el género.

Las obreras se colectan a menudo sobre árboles y suelen ser más fáciles de ubicar sobre los tallos en áreas con abundante luz como bosques secos o en el borde entre bosque y área talada. Los nidos se han encontrado en madera en descomposición, como también en cavidades en árboles vivos. Son muy veloces y rápidamente se dispersan al ser descubierto el nido, lo que dificulta su captura. Aparentemente tienen una preferencia para alimentarse de termitas y su picada es potente (Brown 1975).

El género se encuentra distribuido desde México y el sur del Estado de La Florida, Estados Unidos, hasta Suramérica tropical, incluyendo algunas islas del Caribe. En el resto del mundo se puede encontrar *Platythyrea* en todas las regiones salvo el Neártico y Paleártico.

Tribu *Ponerini*

Es la tribu más diversa de la subfamilia con unas 200 especies americanas que están ampliamente distribuidas en diversos climas y hábitats. Se considera un grupo monofilético por la manera en que se inserta el peciolo al tercer segmento abdominal, es una unión muy estrecha y generalmente situada más bien hacia el borde ventral si es vista en perspectiva lateral. Los machos se caracterizan por tener las mandíbulas tan atrofiadas que no se tocan al estar cerradas y suelen tener una espina apical en el pigidio. Dentro del grupo *Odontomachus* y *Anochetus* forman un grupo monofilético (Brown 1976) pero no hay información para agrupar los demás géneros. El género *Centromyrmex* puede no estar tan emparentado con los demás *Ponerini* como se podría creer y de hecho Emery (1911) lo encasillaba dentro de su propia

subtribu. A diferencia de los demás Ponerini que tienen la unión peciolo-pospeciolo hacia la parte ventral del margen anterior del pospeciolo, éstas lo tienen en el medio y los machos carecen de la espina posterior del pigidio.

Género *Anochetus* Mayr (Figura 16.9)

Este género, junto con su grupo hermano *Odontomachus*, está entre los géneros más fáciles de identificar por la cabeza semirectangular y las mandíbulas lineares; paralelas al estar cerradas y formando un ángulo 180° cuando están abiertas. Entre otras cosas las especies americanas del género *Anochetus* tienen el nodo peciolar de diversas formas, pero nunca semicónica y puntiaguda como en *Odontomachus*. Para identificar las especies de éste género es indispensable consultar a Brown (1976), una revisión bien completa con claves a toda la fauna mundial. Se tiene conocimiento de 23 especies en América de éste género.

Los nidos se encuentran en hojarasca, dentro de madera en descomposición. Son depredadoras con un mecanismo mandibular tipo trampa de resorte pero no se conoce nada sobre su especificidad alimenticia. Los nidos suelen tener menos de un centenar de adultos y típicamente se inmovilizan al ser descubiertas. Información biológica adicional puede encontrarse en Brown (1976, 1978).

Las especies de este género se pueden hallar en todas las regiones tropicales del mundo y en América están distribuidas desde el trópico mexicano y algunas islas caribeñas como Las Bahamas, hasta el norte de Argentina.

Género *Belonopelta* Mayr (Figura 16.10)

Estas ponerinas tienen los ojos compuestos bien reducidos y localizados en la mitad anterior cefálica, cada mandíbula es alargada y tiene 5 a 6 dientes prominentes en el margen masticador, terminando en un largo diente apical. Las únicas dos especies conocidas de éste género neotropical se pueden identificar con Baroni Urbani (1975). Se parecen al género *Simopelta*, pero éstas tienen los lóbulos frontales formando una especie de pequeño techo horizontal sobre la superficie frontal de la cabeza y las mandíbulas no tienen más de 4 dientes grandes.

Son hormigas que habitan bosques húmedos y hacen sus nidos en la hojarasca o madera podrida, depredando con preferencia a dipluros campodeídos.

Estas hormigas se han colectado desde Costa Rica hasta Colombia.

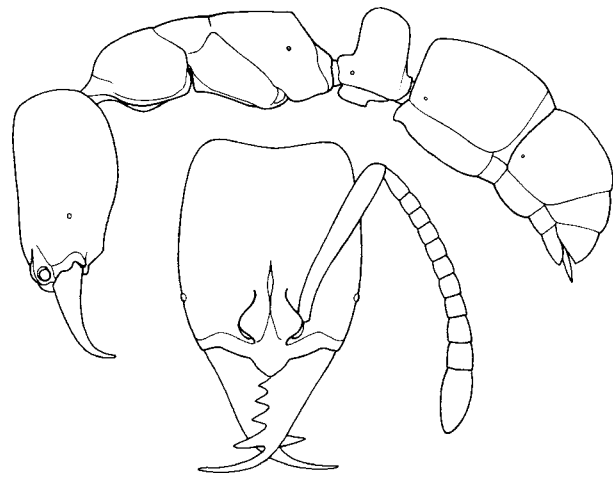


Figura 16.10 *Belonopelta*

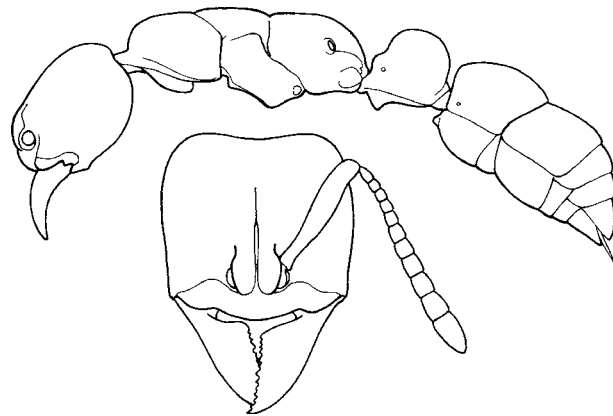


Figura 16.11 *Centromyrmex*

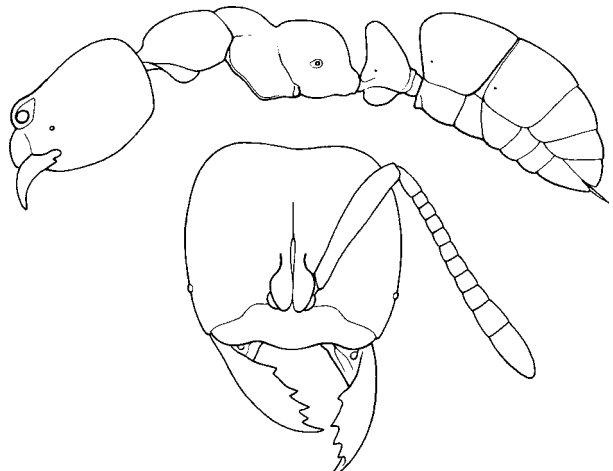
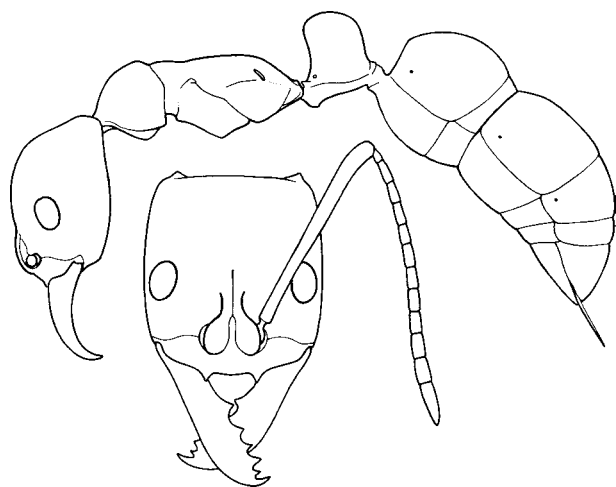
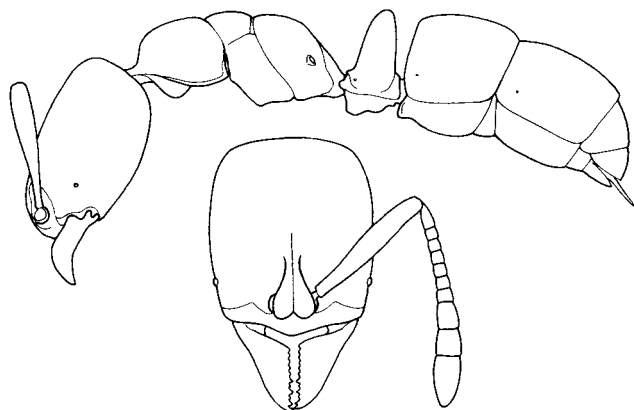
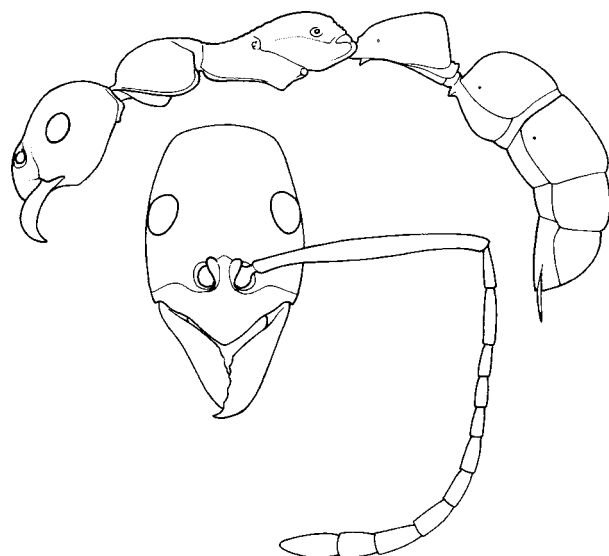


Figura 16.12 *Cryptopone*

Figura 16.13 *Dinoponera*Figura 16.14 *Hypoponera*Figura 16.15 *Leptogenys*

Género *Centromyrmex* Mayr (Figura 16.11)

Estas hermosas hormigas tienen una cutícula muy pulida de color ferruginoso a ámbar, carecen de ojos y tienen una cobertura algo densa de setas espiniformes sobre la mesotibia, mesotarso y metatarso. Los machos se desconocen aún para cualquier especie americana del grupo. Las tres especies que se conocen de América se pueden identificar con la revisión de Kempf (1966).

Son depredadores especializados en termitas y muy crípticos en sus hábitos, aparentemente conviviendo con su presa. Ocasionalmente se pueden encontrar en el suelo o debajo de piedras, pero la manera más segura es examinando termiteros en zonas boscosas pero también en sabanas. A veces hay hasta dos especies dentro de un termitero (Delabie 1995).

Los miembros de este grupo se hallan en las regiones Afrotropical, Indomalásica y Neotropical. En América se conocen desde Costa Rica hasta el norte de Argentina.

Género *Cryptopone* Emery (Figura 16.12)

El rasgo distintivo de este género está en la mandíbula, cuya parte basal posee un hoyuelo o fovea circular o casi circular, en la parte dorsal lateral. Kempf (1972) registró *C. guatemalensis* (Forel) para Guatemala y Nicaragua.

Género *Dinoponera* Roger (Figura 16.13)

Aquí se encuentran las hormigas más grandes de América y tal vez del mundo, llegando las obreras de algunas especies a superar la respetable longitud de 3cm. Presentan 2 dientes algo separados en el borde anterior del clipeo y por el otro extremo tiene una serie de dentículos en forma de peines finos que bordean el ápice del pigidio e hipopigidio. Solamente *Paraponera* se acerca en tamaño a éstas hormigas pero se diferencian fácilmente por su peciolo pedunculado, los surcos antenales sobre la cabeza y los tubérculos pronotales, caracteres ausentes en *Dinoponera*. Las seis especies conocidas se pueden identificar con Kempf (1971).

Estas hormigas se encuentran anidando en el suelo, tanto de bosques como en sabanas y aunque son relativamente raras, a escala local pueden ser abundantes. Son depredadores de artrópodos en general y las colonias son pequeñas. Hasta donde se sabe en éste grupo no hay reinas sino que la reproducción es realizada por obreras fértiles, o «gamergates», morfológicamente iguales a sus demás hermanas, salvo por los ovarios desarrollados.

Este género exclusivamente suramericano tienen su rango de distribución restringido entre el sureste de Colombia, este de Perú y Bolivia, Brasil, Paraguay y noreste de Argentina. No se conoce al oeste de los Andes ni en el norte del continente.

Género *Hypoponera* Santschi (Figura 16.14)

La mayoría son pequeñas y algunas se pueden confundir con el género *Cryptopone* o miembros pequeños de *Pachycondyla* pero la carencia de dos espolones en el ápice de cada meso y metatibia los separa de estos grupos. Las hormigas del género *Pachycondyla* suelen ser mucho más grandes y *Cryptopone* en cambio, tiene una foseta hacia la base mandibular. *Hypoponera* también es muy parecida a *Ponera* pero en nuestro hemisferio éste último género sólo se conoce en regiones templadas de Norteamérica y se diferencia en el proceso subpeciolar, que termina en una punta posteriormente y tiene una especie de ventanilla translúcida en vista lateral. Se conocen unas 35 especies americanas (y seguramente hay muchas más) de éste género y si usted desea identificar alguna, prenda una vela y encomiéndase a su deidad favorita. No hay revisión para ninguna fauna, solamente descripciones aisladas para hormigas muy monótonas desde el punto de vista morfológico. La situación se complica más aún por que las reinas ergatoides suelen parecerse a las obreras de otras especies y hay unas cuantas especies polizontes que se han arraigado en diferentes partes del mundo (Brown 2000). En fin, el grupo constituye una pesadilla taxonómica en espera de algún mirmecólogo guerrero a prueba de bombas.

Los nidos se encuentran principalmente en bosques húmedos, también en bosques secos, especialmente en la hojarasca y dentro de madera en descomposición, tanto en pequeñas ramas huecas como en troncos. Busque debajo de musgo, corteza arbórea, piedras y tamice hojarasca ya que es el tercer género más común en muestras de hojarasca (Ward 2000). Aparentemente son predatoras generalizadas, sin embargo su biología es desconocida.

El grupo está distribuido en todo el trópico y zonas templadas algo cálidas. En América se ha encontrado desde el norte de los Estados Unidos, aunque es más común desde el sur de Virginia hasta el norte de Argentina.

Género *Leptogenys* Roger (Figura 16.15)

Estas ponerinas de aspecto esbelto se reconocen fácilmente por presentar las garras tarsales finamente pectinadas; son las únicas con este rasgo. Algunas de las especies más espectaculares se destacan por presentar una cabeza muy ancha con las mandíbulas semifalcadas. La única revisión para la fauna americana fue publicada por Wheeler (1923), pero la cantidad de especies descritas desde entonces han inutilizado su clave. Al redactar este capítulo el mismo autor está empezando a revisar la taxonomía alfa de este género. Un análisis preliminar de ejemplares hace pensar que el número de especies americanas puede sobrepasar las cincuenta. Se conocen más de 200 especies de todo el mundo (Bolton 1994).

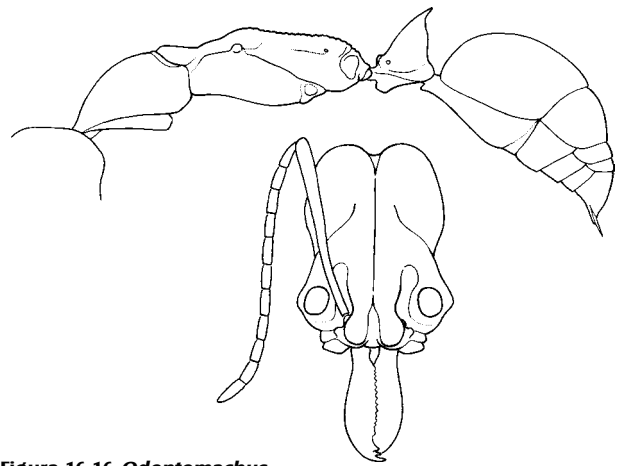


Figura 16.16 *Odontomachus*

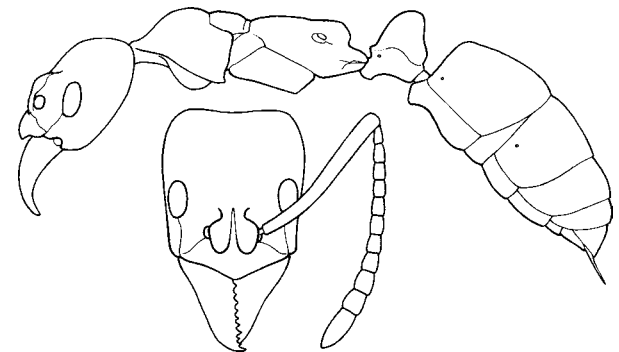


Figura 16.17 *Pachycondyla*

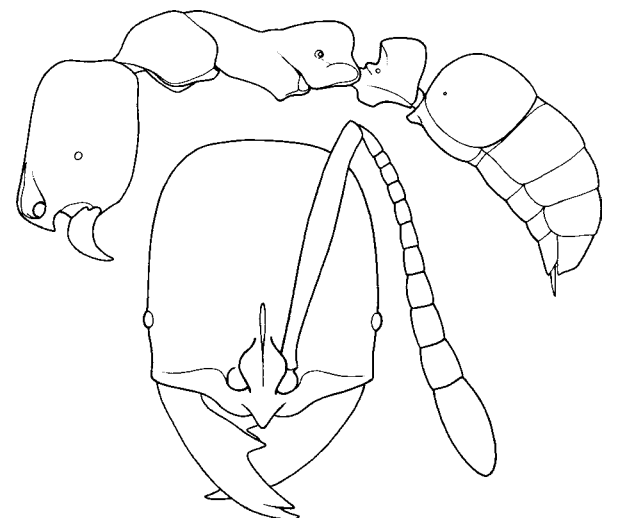


Figura 16.18 *Simopelta*

Es poco lo que se sabe de la biología de las especies americanas. Son más comunes en bosques húmedos, pudiéndose hallar en bosques deciduos sin una estación seca muy prolongada e intensa. Suelen hacer nidos en madera podrida sobre el suelo y entre la hojarasca. El tamaño de los nidos usualmente es pequeño y rara vez sobrepasa los 100-120 individuos. Son muy veloces y rápidamente huyen al ser descubiertas. Las especies americanas aparentemente son especialistas en depredación de ciertos tipos de isópodos terrestres. Algunas especies asiáticas han adoptado una vida nómada similar a las ecitoninas.

El grupo tiene representación en todo el mundo salvo en el Paleártico. En América se reconocen 37 especies distribuidas desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina.

Género *Odontomachus* Latreille (Figura 16.16)

Las hormigas de este género son fáciles de identificar por la forma característica de la cabeza y las mandíbulas; a diferencia de *Anochetus*, con las cuales se podrían confundir; en *Odontomachus* el nodo pecciolar suele ser cónico y puntiagudo apicalmente, además de tener la carena nugal de cada lado formando un ángulo agudo. Con frecuencia estas hormigas carecen de la constricción del gaster que es típico del grueso de las ponerinas. Para identificar las 24 especies del género se debe consultar a Brown (1976). La bibliografía e índice taxonómico correspondiente a dicha revisión se publicó después en Brown (1978).

Son hormigas depredadoras agresivas con mandíbulas tipo trampa de resorte, que al cazar las tienen abiertas en un ángulo de 180° y cuando tienen presas dentro del radio de contacto, las detectan por medio de pelos finos que sirven de gatillo. El movimiento de cierre tarda no más de un milisegundo, el movimiento más veloz de cualquier estructura anatómica animal (Gronenberg *et al.* 1993). Algunas de estas hormigas están entre las más comunes y conspicuas del suelo, inclusive en zonas intervenidas como jardines y terrenos baldíos. En el norte de Suramérica *O. bauri* es muy común y los aficionados a la jardinería se cuidan de ella. Los nidos usualmente están a nivel del suelo, en hojarasca, tierra, madera podrida o bajo troncos y piedras, usualmente no pasan de 100 adultos pero en algunos casos pueden enumerar más del millar. Hay algunas especies arbóreas como *O. hastatus* y algunas inclusive viven en asociaciones parabióticas con otras hormigas en “jardines de hormigas” como *O. panamensis* y *Crematogaster* sp. en Costa Rica (Longino y Hanson 1995). Brown (1976) resume muchos aspectos de su biología.

El grupo se puede hallar en todas las regiones tropicales del mundo, incluyendo Gibraltar en Europa y Kwantun, al norte de Beijin. En nuestro hemisferio se encuentran en el sur de los Estados Unidos, desde Arizona hasta el

sur de Georgia, hasta el norte de Argentina, incluyendo muchas islas del Caribe.

Género *Pachycondyla* F. Smith (Figura 16.17)

Estas hormigas tienen mandíbulas triangulares, a veces bien largas pero sin modificaciones especializadas y con dos espuelas en el ápice de la meso y metatibia. Examine bien este carácter ya que a veces hay una segunda espuela algo pequeña que puede ser difícil de observar y entonces se podrían confundir a los miembros más pequeños de este grupo con *Hypoponera*, que tiene una sola. No existe una revisión reciente de este grupo. Es el género neotropical de ponerinas que ocupa el segundo puesto en cuanto a su diversidad de especies (57) y es décimoprimer para toda la familia en el ámbito regional. El Dr. William Brown, Jr. tenía una revisión de la fauna mundial bien avanzada pero no la pudo terminar antes de su muerte en 1997. Hay una revisión para la fauna brasileña de Kempf (1962), la cual puede ser útil para identificar algunas especies, por lo menos las más comunes y ampliamente distribuidas en Suramérica.

Este grupo es común y fácil de observar, especialmente en bosques húmedos cuando cazan sobre el suelo o la vegetación, sin embargo también habitan bosques secos y de galería en zonas de sabana. Hay especies desde muy pequeñas hasta bien grandes, de hecho entre las más grandes de América. Su diversidad también se refleja en su biología como en la variedad de hábitats que ocupan y sus preferencias alimenticias. Hacen sus nidos en el suelo, hojarasca y madera podrida sobre el suelo, sin embargo también hay especies arbóreas con nidos en epífitas y en el suelo suspendido. Todas son depredadoras, con algunas generalistas, pero otras son especialistas como la grande y llamativa *P. laevigata* de cutícula negra y pulida que caza termitas, especialmente del género *Syntermes*. Algunas de las especies, como la arbórea *P. unidentata*, son imitadas por arañas y hay hasta una especie especializada en recolectar semillas (Brown 2000).

El género tiene una distribución cosmopolita y en nuestra parte del mundo se encuentra desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina pero el grueso de las especies son tropicales. Wild (2002) ofrece claves para las especies de Paraguay.

Género *Simopelta* Mann (Figura 16.18)

Estas ponerinas tienen los ojos compuestos bien reducidos y localizados en la mitad anterior cefálica, cada mandíbula es alargada y tiene 3 a 4 dientes prominentes en el margen masticador. Se parecen al género *Belonopelta*, pero éstas tienen los lóbulos frontales separados por una extensión posterior del clipeo y las mandíbulas tienen más de 5 dientes grandes. La mayoría de las 10 especies del género conocidas en nuestro hemisferio se pueden identificar con Gotwald y

Brown (1966) o con Baroni Urbani (1975) pero él las llama *Belonopelta* o *Leiopelta*.

Tanto Gotwald y Brown (1966) como Longino y Hanson (1995) reportan depredación en masa, al estilo ecitonino, sobre hormigas del género *Pheidole*. Los nidos pueden ser numerosos con un millar o más de obreras y las reinas son fisiogástricas. Los machos aún se desconocen y a diferencia de las demás ponerinas, las larvas no tejen un pupario antes de pupar. Se han encontrado los nidos en sitios boscosos húmedos ocupando ramas muertas suspendidas entre los árboles y en el suelo.

Este género se encuentra desde Guatemala hasta Santa Catarina en Brasil y en el Viejo Mundo se halla desde Israel hasta el sureste Asiático.

Tribu Proceratiini

Las hormigas de este grupo suelen ser pequeñas, con las antenas insertadas hacia el extremo anterior cefálico, con los ojos reducidos, la sutura promesonotal fusionada y el gaster fuertemente encorvado anteroventralmente.

Género *Discothyrea* Roger (Figura 16.19)

Hormigas diminutas con ojos de un omatidio y con las inserciones antenales expuestas, unidas a la cabeza en una repisa cefálica anterior que sobresale por encima de las mandíbulas. Se podrían confundir con *Proceratium* porque comparten el mismo hábitat y el fuerte encorvamiento del gaster pero estas hormigas suelen ser más largas que *Discothyrea* y el clipeo carece de la repisa anterior. Hay siete especies conocidas en la región Neotropical pero identificarlas es complicado por el reducido tamaño de estas hormigas y porque la clave más reciente (Borgmeier 1949) se fundamenta en caracteres difíciles y de dudosa confiabilidad como longitudes de diversas partes del cuerpo y el número de artejos antenales.

Estas pequeñas hormigas hacen sus nidos en la hojarasca y son depredadores de huevos de artrópodos (Brown 1979).

El género se encuentra en zonas boscosas húmedas principalmente tropicales del hemisferio sur, en América están distribuidas desde el sureste de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina.

Género *Proceratium* Roger (Figura 16.20)

Tienen ojos reducidos y las antenas insertas hacia el borde anterior de la cabeza, pero no sobre una repisa o extensión; el ápice del gaster es bien encorvado. Se podrían confundir con *Discothyrea* pero éstas son mucho más pequeñas, con una repisa anterior del clipeo que esconde las mandíbulas en vista dorsal cefálica y tiene el ápice de la antena muy hincha-

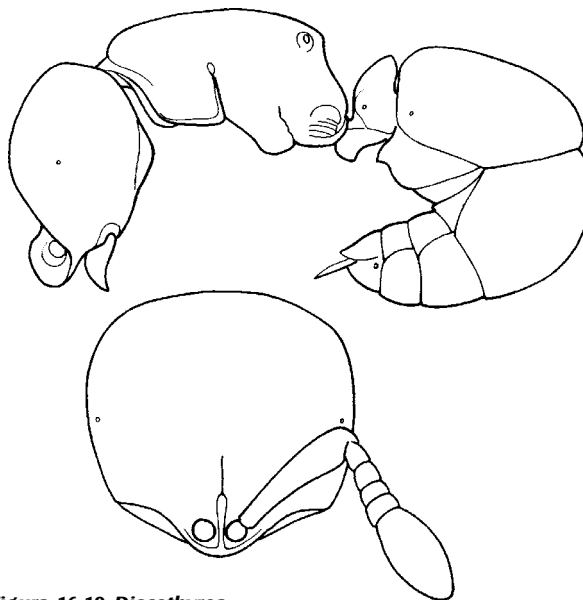


Figura 16.19 *Discothyrea*

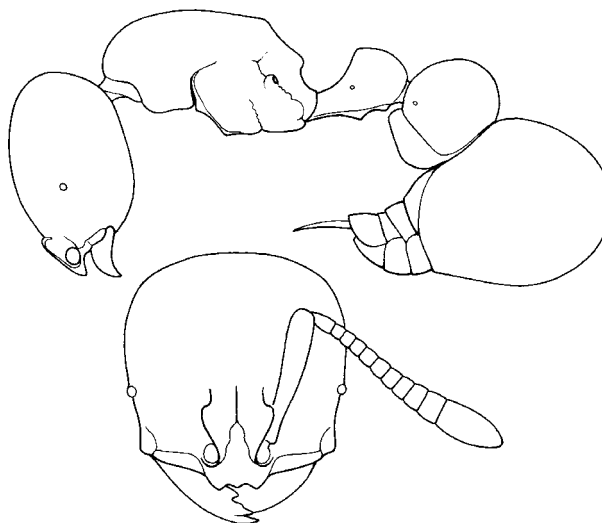


Figura 16.20 *Proceratium*

do, casi capitado. Las cuatro especies americanas se pueden identificar con la clave de Ward (1988). Baroni Urbani y De Andrade (2003) revisan las especies vivientes y fósiles del género para el mundo reconociendo 15 especies para la región Neotropical.

Los nidos son pequeños y hechos en la hojarasca, donde depredan huevos de otros artrópodos, en especial de arañas (Brown 1979).

El género tiene una distribución cosmopolita y en América se encuentra desde la región de los grandes lagos y Nueva Inglaterra en Norte América y hacia el sur, hasta Brasil.

Tribu Thaumatomyrmecini

Género *Thaumatomyrmex* Mayr (Figura 16.21)

Las hormigas de este género son fáciles de reconocer por su espectaculares mandíbulas en forma de espinas muy finas y cabeza muy ancha, sencillamente no hay otra ponerina parecida. Hasta ahora hay cinco especies en el género y fueron revisadas por Kempf (1975) y luego parcialmente por Longino (1988). El trabajo de Kempf tiene una clave y Longino trabajó con el grupo de *T. ferox*.

Los nidos se pueden hallar en la hojarasca, bromelias o cavidades en madera muerta como pequeñas ramas. Las especies se han colectado tanto en bosque húmedo como seco y en bosques de galería. Son predadores especializados en cazar diplópodos polyxénidos, evitando su pelusa defensiva con los largos dientes mandibulares para después afeitarse con setas especializadas en las patas anteriores (Brandão *et al.* 1991). Son algo raras ya que hay pocos ejemplares en colecciones.

Las especies de éste grupo se encuentran desde Costa Rica hasta Brasil y Perú, incluyendo una especie endémica de Cuba.

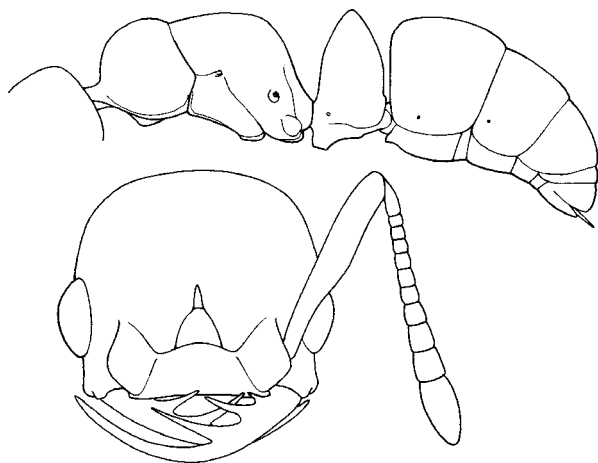


Figura 16.21 *Thaumatomyrmex*

Tribu Typhlomyrmecini

Género *Typhlomyrmex* Mayr (Figura 16.22)

Estas hormigas tienen los ojos compuestos atrofiados y el pecíolo brevemente pedunculado e insertado en toda la mitad de la cara anterior del pospecíolo. Las reinas tienen los ojos compuestos bien desarrollados y con breves pelos. Se podría confundir estas hormigas con alguna amblyoponina por similitudes en la forma del pecíolo pero *Typhlomyrmex* carece de los denticulos en el borde anterior del clipeo que caracteriza dicha tribu. El género fue revisado por última vez por Brown (1965) y éste es el trabajo a usar para intentar identificar las seis especies que se conocen, sin embargo en el momento de escribir estas líneas, Sébastien Lacau del Museo Nacional de Historia Natural en París está revisando el género.

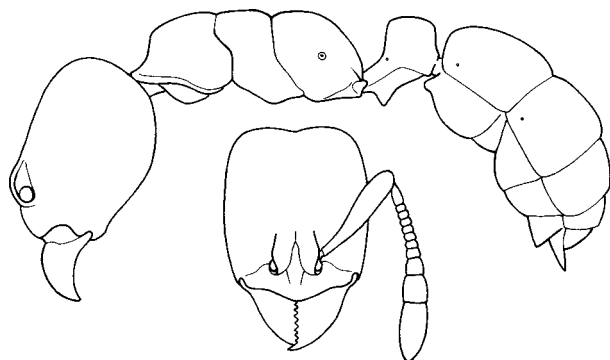


Figura 16.22 *Typhlomyrmex*

Anidan en troncos en descomposición o en el suelo en bosques húmedos. La especie más común y con la mayor distribución es *T. rogenhoferi* la cual prefiere madera para anidar. La segunda especie más común *T. pusillus* es de menor tamaño y anida en el suelo. No se sabe nada sobre su dieta.

Desde Veracruz, México hasta el noreste de Argentina se pueden encontrar estas hormigas. No se conocen en islas Caribeñas.

Incertae sedis

De acuerdo con las razones expuestas en la sección “Filogenia” se deja este género sin parentela aparente con los demás géneros de Ponerinae (con la posible excepción de *Discothyrea*).

Género *Probolomyrmex* Mayr (Figura 16.23)

Son hormigas bien pequeñas y alargadas con las inserciones antenales expuestas y contiguas, montadas sobre una repisa anterior del clipeo que tapa las mandíbulas en vista frontal cefálica. Lóbulos frontales reducidos a una breve lámina longitudinal que separa los cóndilos de cada escapo y las obreras carecen de ojos. Se conocen cuatro especies americanas que pueden ser diferenciadas usando la clave de O’Keefe y Agosti (1997).

Son hormigas muy difíciles de conseguir ya que son muy contados los ejemplares en colecciones. Especímenes se han obtenido de zonas boscosas en el suelo, madera descompuesta, hojarasca y pequeñas ramas huecas. En *P. petiolatus* las obreras vibran las antenas rápidamente a medida que andan. En *P. boliviensis* los nidos son pequeños, con pocas decenas de individuos a lo sumo y hay más de una reina. Probablemente tiene una dieta especializada ya que intentos de alimentarlas con una variedad de artrópodos fallaron (Taylor 1965).

El género se encuentra en casi todas las regiones del mundo con la salvedad del Neártico y la isla de Madagascar. En el Neotrópico ejemplares se conocen desde Panamá hasta el norte de Suramérica, incluyendo Brasil y Bolivia.

Agradecimientos

Este capítulo fue mejorado gracias a las observaciones de Fernando Fernández y Roberto Keller, por lo cual les doy las gracias a los dos.

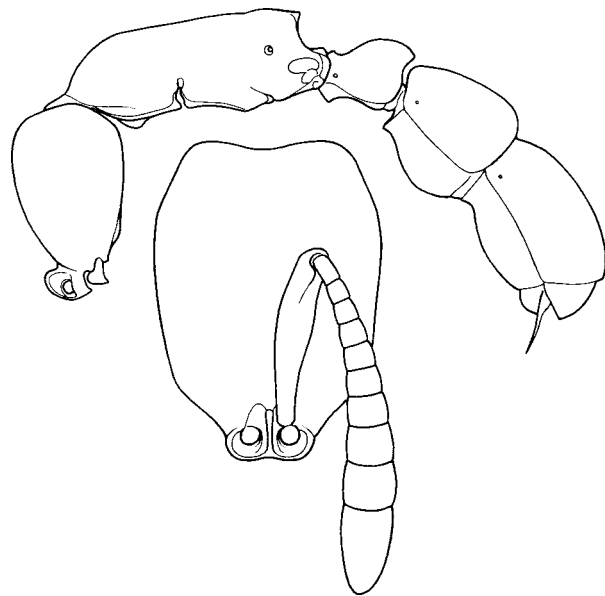


Figura 16.23 *Probolomyrmex*

Literatura citada

- Baroni Urbani, C. 1975. Contributo alla conoscenza dei generi *Belonopelta* Mayr e *Leiopelta* gen. n. (Hymenoptera: Formicidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 48:295-310.
- Baroni Urbani, C. y M.L. de Andrade. 2003. The ant genus *Proceratium* in the extant and fossil record. *Mus. reg. Sci. nat. Torino Monografie* 36:1-492
- Baroni Urbani, C., B. Bolton y P. S. Ward. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17:301-329.
- Bolton, B. 1990a. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* 24:1339-1364.
- Bolton, B. 1990b. Abdominal characters and status of the cerapachyine ants (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* 24:53-68.
- Bolton, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the world*. 222 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, E.E.U.U.
- Bolton, B. 1995. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 29:1037-1056.
- Borgmeier, T. 1949. Formigas novas ou pouco conhecidos de Costa Rica e da Argentina. *Revista Brasileira de Biologia* 9:201-210.
- Brandão, C., J. Diniz y E. Tomotake. 1991. *Thaumatomyrmex* strip millipedes for prey: a novel predatory behaviour in ants and the first case of sympatry in the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 38:335-344.
- Brown, W. L. Jr. 1952. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. I. Tribe Platythyreini (Hymenoptera). *Breviora* 6:1-6.
- Brown, W. L. Jr. 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 118(5):175-362.
- Brown, W. L. Jr. 1960. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 122:143-230.
- Brown, W. L. Jr. 1965. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. IV. Tribe Typhlomyrmecini (Hymenoptera). *Psyche* 72:65-78.
- Brown, W. L. Jr. 1975. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, Tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cyliandromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. *Search Agriculture (Ithaca, New York)* 5(1):1-115.
- Brown, W. L. Jr. 1976. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part IV. Ponerinae, Tribe Ponerini, Subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, Subtribal characters. Genus *Odontomachus*. *Studia Entomologica* 19:67-171.
- Brown, W. L. Jr. 1978. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part IV. Ponerinae, Tribe Ponerini, Subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction. Genus *Anochetus*. *Studia Entomologica* 20:549-652.
- Brown, W. L. Jr. 1979. A remarkable new species of *Proceratium* with dietary and other notes on the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 86:337-346.
- Brown, W. L. Jr. 1992. Two new species of *Gnamptogenys*, and an account of millipede predation by one of them. *Psyche* 99:275-289.
- Brown, W. L. Jr. 2000. Diversity of ants, pp. 45-79 in D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.
- Delabie, J. 1995. Inquilinismo simultâneo de duas espécies de *Centromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae) em cupinzeiros de *Syntermes* sp (Isoptera, Termitidae, Nasutermitinae). *Revista brasileira de Entomologia* 39:605-609.
- Deyrup, M., L. Davis y S. Cover. 2000. Exotic ants in Florida. *Transactions of the American Entomological Society* 126:293-326.
- Emery, C. 1911. Hymenoptera. Fam. Formicidae. Subfam. Ponerinae. *Genera Insectorum* 118:1-125.
- Gotwald, W. y W. L. Brown Jr. 1966. The ant genus *Simopelta* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 73:261-277.
- Grimaldi, D., D. Agosti y J. M. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3208:1-43.
- Grimaldi, D. y D. Agosti. 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(25):13678-13683.
- Gronenberg, W., J. Tautz y B. Hölldobler. 1993. Fast trap jaws and giant neurons in the ant *Odontomachus*. *Science* 262:561-563.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1986. Ecology and behavior of the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 33:45-58.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. 732 pp. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Keller, R. 2000. Cladistics of the tribe Ectatommini (Hymenoptera: Formicidae): a reappraisal. *Insect Systematics and Evolution* 31:59-69.
- Kempf, W. W. 1962. Retoques à classificação das formigas neotropicais do gênero *Heteroponera* Mayr (Hym., Formicidae). *Papeis Avulsos de Zoologia* 15:29-47.
- Kempf, W. W. 1966. A synopsis of the Neotropical ants of the genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* 9:401-410.

- Kempf, W. W. 1971. A preliminary review of the ponerine ant genus *Dinoponera* Roger (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica* 14:369-394.
- Kempf, W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Regiao Neotropical. *Studia Entomologica* 15:3-344.
- Kempf, W. W. 1975. A revision of the Neotropical ponerine ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* 18:95-126.
- Kempf, W. W. y W. L. Brown Jr. 1968. Report on some neotropical ant studies. *Papéis Avulsos de Zoologia* (São Paulo) 22:89-102.
- Kugler, C. 1977. A new species of *Platythyrea* (Hymenoptera, Formicidae) from Costa Rica. *Psyche* 83:216-221.
- Kugler, C. 1991. Stings of ants of the tribe Pheidologetonini. *Insecta Mundi* 1:221-230.
- Kugler, C. y W. L. Brown Jr. 1982. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search Agriculture (Ithaca, New York)* 24:1-8.
- Kusnezov, N. 1955. Un nuevo carácter de importancia filogenética en las hormigas (Hymenoptera, Formicidae). *Dusenía* 6:183-186.
- Kusnezov, N. 1963. Zoogeografía de las hormigas en Sudamérica. *Acta Zoológica Lilloana* 19:25-186.
- Lacau, S. y J. H. C. Delabie. 2002. Description de trois nouvelles espèces d'*Amblyopone* avec quelques notes biogéographiques sur le genre au Brésil (Formicidae, Ponerinae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 107(1):33-41.
- Lattke, J. E. 1990. Revisión del género *Gnamptogenys* Mayr para Venezuela. *Acta Terramaris* 2:1-47.
- Lattke, J. E. 1991. Studies of neotropical *Amblyopone* Erichson (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science* 428:1-7.
- Lattke, J. E. 1994. Phylogenetic relationships and classification of the Ectatommini. *Entomologica Scandinavica* 25:105-119.
- Lattke, J. E. 1995. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 4:137-193.
- Lattke, J. E. 2002a. Nuevas especies de *Gnamptogenys* Roger, 1863 de América (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Entomotropica* 17(2):135-144.
- Lattke, J. E. 2002b. A taxonomic revision and phylogenetic analysis of the ant genus *Gnamptogenys* Roger in Southeast Asia and Australasia (Hymenoptera: Formicidae). *University of California Publications in Entomology* (en vías de publicación).
- Longino, J. T. 1988. Notes on the taxonomy of the Neotropical ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae), pp. 35-42 in J. M. Trager, ed., *Advances in Myrmecology* E. J. Brill, New York.
- Longino, J. T. y P. Hanson. 1995. The Ants (Formicidae), pp. 587-620 in P. Hanson and I. Gauld, eds., *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, New York.
- O'Keefe, S. y D. Agosti. 1997. A new species of *Probolomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Guanacaste, Costa Rica. *Journal of the New York Entomological Society* 105:190-192.
- Perrault, G. 1999. L'architecture thoracique associée à la jonction pronoto-mésothoracique des ouvrières de fourmis (Hymenoptera: Formicidae). Intérêt pour la phylogénie du groupe. *Annales de la Société Entomologique de France* 35:125-163.
- Perrault, G. 2000. Probolomyrmicinae, nouvelle sous-famille pour la genre *Probolomyrmex*. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 105:253-272.
- Taylor, R. W. 1965. A monographic revision of the rare tropicopolitan ant genus *Probolomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 117:345-365.
- Ward, P. S. 1988. Mesic elements in the western Nearctic ant fauna: taxonomic and biological notes on *Amblyopone*, *Proceratium*, and *Smithistruma* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 61:102-124.
- Ward, P. S. 1994. *Adetomyrma*, an enigmatic new ant genus from Madagascar (Hymenoptera: Formicidae), and its implications for ant phylogeny. *Systematic Entomology* 19:159-175.
- Ward, P. S. 2000. Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities, pp. 99-121 in D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.
- 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, G. C. y J. Wheeler. 1976. Ant larvae: review and synthesis. *Memoirs of the Entomological Society of Washington* 7:1-108.
- Wheeler, W. M. 1923. The occurrence of winged females in the ant genus *Leptogenys* Roger, with the description of new species. *American Museum Novitates* 90:1-16.
- Wild, A. L. 2002. The genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae) in Paraguay. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay* 14(1-2):1-18.

Capítulo 17

Subfamilia Cerapachyinae

W.P. MacKay

Caracterización

Hormigas alargadas, con lados paralelos en vista dorsal. Normalmente las mandíbulas no tienen dientes definidos. Carenas frontales usualmente muy cercanas entre sí, elevadas, dejando expuestas las inserciones de las antenas. Antenas de 11 ó 12 segmentos. Escapos de las antenas cortos y funículo curvado. Dorso del mesonoto plano, recto, con los surcos poco marcados. Pecíolo bien formado, conectado ampliamente con el pospecíolo. Pigídio en hembra y obrera con una serie de denticulos en ambos lados.

Monofilia de la subfamilia

La subfamilia es monofilética; hembras y obreras tienen un grupo de denticulos alrededor del pigidio (Figura 17.1). Bolton (1990a) lista cinco sinapomorfias para la subfamilia, entre ellas: 1) el esterno del pecíolo forma una convexidad sencilla y poca profunda, que se proyecta sobre el esterno del helcio; 2) el esterno del helcio, visto de lado, forma una convexidad grande y prominente y 3) post-tergo siete aplanao dorsalmente, con sus márgenes equipados con denticulos, dientes o microclavijas.

Las obreras de los tres géneros del Nuevo Mundo son alargadas, con escultura fuerte y escapos muy cortos. Las mandíbulas no tienen dientes, o con pocos dientes débilmente marcados. En el campo, se comportan más como avispas que como hormigas, vibrando sus antenas mientras que caminan en filas. Son depredadoras muy específicas, que cazan termitas (tribus *Cylindromyrmecini* y *Acanthostichini*) u otras especies de hormigas (*Cerapachyini*).

Las larvas son uniformemente pilosas, sin tubérculos con pelos. Macho con mandíbulas bien desarrolladas, genitales completamente retraibles. Placa subgenital bifurcada, cercos ausentes.

Filogenia

No se ha hecho un estudio de la filogenia de esta subfamilia, aunque Bolton (1990a,b) ha expuesto algunas ideas al respecto. Es probable que el género *Cerapachys* sea muy antiguo por estar presente en la mayoría de las

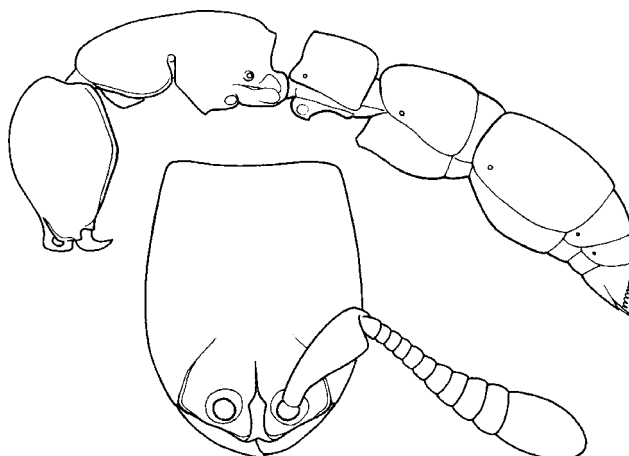


Figura 17.1 *Cerapachys*

regiones geográficas. Este género es muy semejante a *Simopone* y *Sphinctomyrmex*, que pueden ser tan antiguos como *Cerapachys*. No obstante, es problemático situar a *Cerapachyini* como el grupo más ancestral a las

tribus Acanthostichini y especialmente *Cylindromyrmecini*. Acanthostichini es probablemente un grupo antiguo, por tener una especie con las hembras poco modificadas de la hormiga “generalizada”, con las alas bien formadas y el gáster en la forma normal (no agrandado como en las especies más evolucionadas). Las obreras tienen antenas con 12 segmentos, y la maza es menos desarrollada

Reconocimiento

Las obreras y hembras son fáciles de reconocer por tener una serie de dientecillos en ambos lados del pigidio (Figura 17.1). Las obreras son alargadas y de escultura gruesa. Por lo general son oscuras o rojas. Los escapos son cortos y usualmente gruesos, normalmente con las inserciones antenales muy cercanas. La mayoría de las especies tienen las inserciones de las antenas expuestas. Usualmente los ojos son pequeños. Las hembras pueden ser normales, con alas, ojos grandes, o pueden ser dichthadiiformes, sin alas, con ojos pequeños y con el gáster muy alargado. Los machos parecen avispas, aunque con el peciolo bien desarrollado. La placa subgenital tiene forma de tenedor, con dos procesos visibles.

Distribución en campo

La mayoría de las especies son subterráneas, pero se pueden encontrar obreras forrajeando en fila en la superficie del suelo o bajo hojarasca. Las obreras son depredadoras de otras especies de hormigas (*Pheidole* spp., *Linepithema*

que la maza de *Cerapachys*. *Cylindromyrmex* también es probablemente un género antiguo, con características primitivas como antena de 12 segmentos y con las carenas frontales que cubren las inserciones de las antenas. Las tres tribus aparentemente forman tres linajes que se remontan desde el Mesozoico, cuando Gondwana comenzó a fragmentarse.

Estas hormigas podrían confundirse con Ectoninae, pero las características del pigidio y del peciolo pueden distinguir ambos grupos. En Ectoninae no hay dientecillos en el pigidio y el pospeciolo está bien desarrollado (Ectonini), o no tienen separado el pospeciolo del resto del gáster (Cheliomyrmecini). Las hembras se pueden distinguir también por el pigidio, configuración ausente en hembras de Ectoninae. Los machos se pueden distinguir por los dos procesos en la placa subgenital; los machos de Ectoninae usualmente tienen tres.

spp., *Strumigenys* spp.) o de termitas. Nidos normalmente pequeños, con 20 a 200 obreras, algunos nidos grandes pueden tener miles de hormigas. Al parecer los nidos no son permanentes, sugiriendo un comportamiento nómada.

Composición de la subfamilia

Comprende tres tribus, con seis géneros vivientes en el mundo, tres géneros en el Viejo Mundo (*Cerapachys*, *Sphinctomyrmex*, *Simopone*) y cuatro géneros en México y

la región Neotropical:

Acanthostichini: *Acanthostichus*

Cerapachyini: *Cerapachys*, *Sphinctomyrmex*

Cylindromyrmecini: *Cylindromyrmex*

Tribus y géneros neotropicales

Tribu Cerapachyini

Comprende dos géneros de tamaño mediano o pequeño; la mayoría de las especies se encuentran en el Viejo Mundo. El tegumento es grueso y generalmente punteado. Pilosidad muy escasa (especies del Nuevo Mundo). Sección ventral de la esquina posterior de la cabeza con una carena. Carenas frontales elevadas y casi erectas, dejando expuestas las inserciones antenales. Ojos pequeños en las obreras, más grandes en hembras. Lados de la cabeza con una carena prominente que pasa de la margen anterior del ojo hasta la inserción de la antena. Clípeo angosto, pasando detrás de las dos carenas frontales. Pedúnculo del peciolo corto, pospeciolo

separado del resto del gáster, con articulación muy amplia. Los tergos del gáster pueden estar bien separados, casi como la constricción entre el pospeciolo y el resto del gáster (*Sphinctomyrmex*), o muy débilmente separados, dejando el gáster como una sola masa separada del pospeciolo (como en *Cerapachys*). Aguijón bien desarrollado y funcional.

Género *Cerapachys* F. Smith (Figura 17.1)

Antenas de las especies del Nuevo Mundo con 9 segmentos (*C. biroi*), 12 segmentos (*C. neotropicus*) ó 11 segmentos

(las otras especies). Se puede distinguir de *Sphinctomyrmex* por la falta de constricciones entre los tergos del gáster. Brown (1975) presenta una clave para la identificación de las especies. Mackay presenta una clave actualizada en <http://utep.edu/leb/antgenera.htm>. Hay siete especies descritas en el Nuevo Mundo, seis de ellas en la región Neotropical.

Género *Sphinctomyrmex* Mayr (Figura 17.2)

Se distingue de *Cerapachys* por tener constricciones entre los tergos del gáster.

Una especie descrita en el Nuevo Mundo (*S. stali* Mayr) de Brasil (Borgmeier 1957).

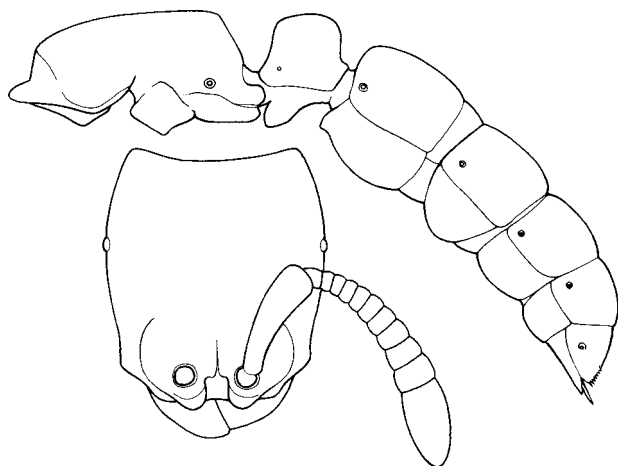


Figura 17.2 *Sphinctomyrmex*

Tribu *Cylindromyrmecini*

Tribu monotípica. Obreras monomórficas (aunque hay diferencias en tamaño), de color rojizo a negro, a veces con las patas amarillas. Comúnmente todo el cuerpo cubierto con estrías paralelas. La cabeza alargada con sus lados paralelos. Carenas frontales cubren las inserciones de las antenas y se extienden atrás cubriendo los surcos antenales. Antenas de 12 segmentos. Ojos de tamaño mediano hasta relativamente grandes, más que en los otros géneros de la subfamilia. Mesonoto casi sin surcos en el dorso. Pospeciolo mucho más ancho que el peciolo.

Los nidos se encuentran en cavidades en la madera, debajo de corteza o tallos vacíos, en bosques húmedos. Aparentemente son cazadoras de termitas.

Género *Cylindromyrmex* Mayr (Figura 17.3)

Se conocen diez especies en las áreas tropicales del Nuevo Mundo, desde Costa Rica y Cuba al sur hasta Paraguay, y las islas Galápagos. De Andrade (1998, 2001) revisó las especies fósiles y vivientes y ofrece claves para obreras y machos. Overal y Bandeira (1985) brindan información biológica sobre *Cylindromyrmex striatus* Mayr.

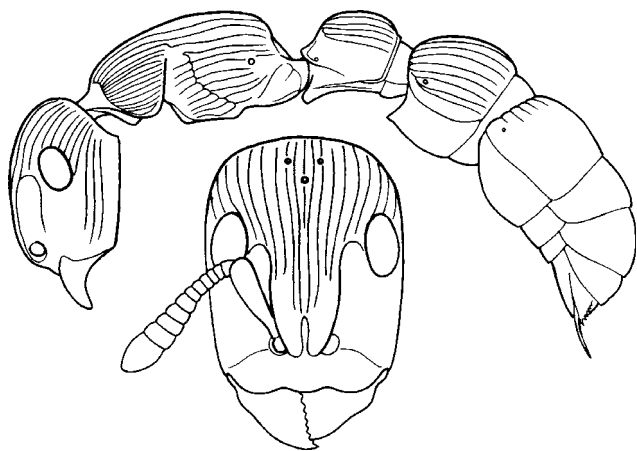


Figura 17.3 *Cylindromyrmex*

Tribu *Acanthostichini*

Tribu monotípica. Obreras monomórficas (o poco polimórficas), rojizas, con el tegumento liso y brillante. Antenas de 12 segmentos, el último más grande que los demás, más corto que los siguientes tres segmentos. Escapo corto y ancho, extendiéndose hasta la mitad de la longitud de la cabeza. Ojos pequeños, inserciones de las antenas expuestas. Surco malar que pasa del borde anterior del ojo hasta la inserción de la mandíbula. Otro surco pasa por el borde exterior de la mandíbula, en la mitad apical. Mesosoma en forma de caja, totalmente fusionado. Dorso del mesosoma plano (o débilmente convexo), con los lados en ángulo recto. Propodeo en ángulo recto en ambas

caras. Patas fuertes, gruesas (especialmente coxas y fémures), cubiertas con pelos fuertes (especialmente en las tibias). El resto del cuerpo con pocos pelos.

La hembra se conoce en dos formas: normal, con alas y ojos grandes y muy parecida a las obreras (*A. texana*) y subdichthadiiforme, sin alas, muy grande, con ojos relativamente pequeños y con gaster muy distendido (el resto de las especies). El macho recuerda a las avispas. Antenas de 13 (*A. texanus*) ó 12 segmentos (las otras especies). Escapos cortos, extendiéndose a menos de la mitad de la longitud de la cabeza. Surco malar bien desarrollado. Superficie ventral del pecíolo con dos filas de pelos finos (poco desarrollados en *A. texana*). Pigidio sin dentículos, o poco desarrollados. Placa subgenital con los procesos agudos, que pueden ser anchos (*A. texana*) o delgados (el resto de las especies).

Mackay (1996) presenta una revision del género, reconociendo 21 especies, 19 de ellas neotropicales.

Género *Acanthostichus* Mayr (Figura 17.4)

Hay dos sinapomorfias que separan el género de los demas: la presencia de glándulas metatibiales (Bolton 1990a, 1990b) y la presencia de una sutura malar debajo del ojo (Brown 1975).

Literatura citada

- Andrade, M. L. de. 1998. Fossil and extant species of *Cylindromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Revue Suisse de Zoologie* 105(3):581-664.
- Andrade, M. L. de. 2001. A remarkable Dominican amber species of *Cylindromyrmex* with Brazilian affinities and additions to the generic revision (Hymenoptera: Formicidae). *Beiträge zur Entomologie* 51(1):51-63.
- Bolton, B. 1990a. Abdominal characters and status of the cerapachyine ants (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* 24: 53-68.
- Bolton, B. 1990b. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* 24: 1339-1364.
- Borgmeier, T. 1957. Myrmecologische Studien, I. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 29:103-128.
- Brown, W. L. Jr. 1975. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini *Search Agriculture (Ithaca, New York)* 5: 1-115.
- Mackay, W. P. 1996. A revision of the ant genus *Acanthostichus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 27:129-179.
- Overall, W. y A. Bandeira. 1985. Nota sobre hábitos de *Cylindromyrmex striatus* Mayr, 1870, na Amazônia (Formicidae, Ponerinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 29:521-522.

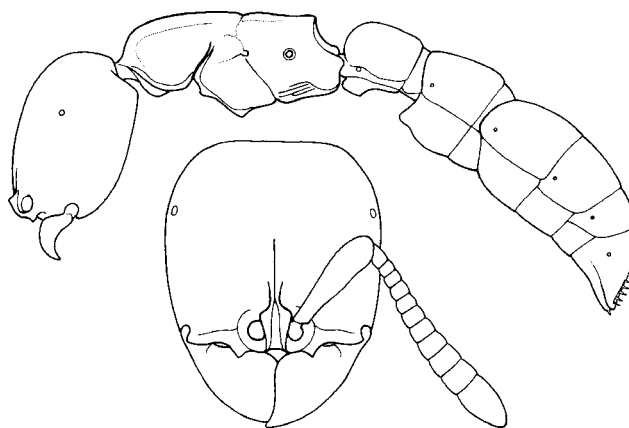


Figura 17.4 *Acanthostichus*

Capítulo 18

Subfamilia Ecitoninae

E.E. Palacio

Caracterización

Clípeo reducido a una estrecha banda transversa de tal modo que las inserciones antenales se encuentran muy cerca de las mandíbulas. Inserciones antenales expuestas en vista frontal, lóbulos frontales ausentes. Antenas con 12 segmentos y un estrecho cuello uniendo el bulbo antenal con la base del escapo. Ojos representados por una mancha amarilla bajo la cutícula, un solo omatidio o ausente. Sutura promesonotal ausente, pronoto y mesonoto fusionados. Orificio de la glándula metapleurar ubicada en la esquina posterior inferior de la metapleura y cubierto por un flanco cuticular. Espiráculos propodeales situados muy arriba en los lados del propodeo (algo más bajos en *Cheliomyrmex*). Glándula metatibial presente. Cavidades metacoxales cerradas y con el ánulo cuticular alrededor de cada cavidad amplio y completo. Pecíolo de 1 (*Cheliomyrmex*) ó 2 segmentos (*Eciton*, *Labidus*, *Neivamyrmex*, *Nomamyrmex*). Aguijón bien desarrollado y funcional.

Biología

La biología de las legionarias es una de las más fascinantes entre las hormigas (Gotwald 1995). A diferencia de muchas otras especies no construyen nidos permanentes ni elaborados y tampoco permanecen en un área determinada durante mucho tiempo. Son hormigas depredadoras de hábitos nomádas con un ciclo de vida que alterna fases estacionarias con fases migratorias, cuya duración está determinada por la especie en particular. En las especies del género *Eciton*, que son los representantes más conspicuos de la subfamilia, estas fases pueden durar entre 10 y 20 días aproximadamente. Durante la etapa estacionaria la reina inicia un intenso proceso de producción de huevos (hasta 300.000 según Gotwald 1982) y la colonia

se congrega en un nido temporal denominado “vivaque” el cual está constituido por los cuerpos entrelazados de las propias obreras. La primera puesta de la reina alcanza el estado adulto durante esta fase y al emerger su actividad frenética desencadena el inicio de la fase migratoria. Durante su actividad depredadora las colonias de ecitoninas, especialmente aquellas que han desarrollado batidas en enjambre, literalmente arrasan con todo organismo que encuentren a su paso y que no pueda escapar rápidamente de su ataque; aún cualquier vertebrado que por alguna razón este impedido para moverse con rapidez (serpientes o animales heridos, por ejemplo) puede ser víctima de los enjambres.

Monofilia

Las hormigas de la subfamilia Ecitoninae son un grupo monofilético que se distingue por las siguientes sinapomorfías. **Machos:** anillo basal de la genitalia hipertrofiada, aparente pérdida secundaria de la fusión tergoesternal del segmento abdominal III, prescleritos claramente definidos presentes en los segmentos abdominales V a VII, esterno abdominal VII

hipertrofiado, esterno abdominal VIII interno y bilobulado apicalmente, esterno abdominal IX (placa subgenital) completo o casi completamente expuesto. **Obreras:** espiráculos abdominales IV a VII con el orificio dirigido posteriormente, espiráculos abdominales de los segmentos V a VII con el orificio oval a elíptico (Bolton 1990; Baroni *et al.* 1992).

Filogenia

Basado en un estudio de los patrones geográficos y la tectónica de placas, Gotwald (1982) propuso que las denominadas “verdaderas hormigas legionarias” (Aenictinae, Dorylinae y Ecitoninae) no comparten un ancestro común y que su origen es trifilético. Sin embargo, estudios más recientes (Bolton 1990; Baroni *et al.* 1992) sustentan la idea de que estas 3 subfamilias, junto con Aenictogitoninae (representada por machos posiblemente dorilinos), Cerapachyinae y Leptanilloidinae con-

forman un grupo monofilético: la sección Dorylina (Bolton 1990). Un hecho destacable es que todas las subfamilias de este complejo incluyen por lo menos algunas especies que exhiben comportamiento legionario (nomadismo + depredación en grupo). Esto implicaría que el origen de dicho comportamiento es muy antiguo y que los ancestros de las subfamilias actuales podrían ser anteriores a la separación de Gondwana, contrariamente a lo que sugería Gotwald (1982).

Reconocimiento

La mayoría de las ecitoninas pueden reconocerse por su peciolo de dos segmentos, ojos vestigiales o ausentes y antenas insertadas muy cerca de las mandíbulas. En el caso de *Cheliomyrmex*, cuyo peciolo es de un segmento, las mandíbulas de los soldados son alargadas y presentan 1 ó 2 dientes espiniformes (Figura 20.1). Las especies del género *Eciton* son reconocidas fácilmente por sus soldados con mandíbulas en forma de anzuelo (Figura 20.2). En el campo pueden distinguirse porque se desplazan en densas columnas compuestas de numerosas obreras que avanzan en filas compactas. Las ecitoninas pueden con-

fundirse ocasionalmente con algunas especies de la subfamilia Myrmicinae, pero estas últimas no tienen las inserciones antenales tan próximas a las mandíbulas y en muchas especies los ojos están bien desarrollados; además, sus columnas, cuando las forman, no suelen ser tan densas.

Borgmeier (1955) sigue siendo la clásica revisión de la subfamilia; Watkins (1976) ofrece claves para todas las especies y Palacio (1999) presenta claves para las especies en Colombia.

Distribución en el campo

Las hormigas de la subfamilia Ecitoninae son insectos populares en muchos lugares del Neotrópico, donde son famosas sus “incursiones de limpieza” a las casas de habitantes de áreas rurales, particularmente en climas cálidos. Las masivas columnas de especies conspicuas como las de *Eciton* y *Labidus* hacen que las actividades depredadoras de estas hormigas no pasen desapercibidas para las personas que

habitan o frecuentan el campo. Como consecuencia de la presencia tan notoria de las especies más comunes, las hormigas legionarias ecitoninas han recibido diversos nombres locales como “hormigas guerreras”, “tepeguas”, “rondas” y “veinticuatrohoras”. En Brasil son famosas las “Marabuntas”, que resultan de la fusión de colonias y llegan a reunir varios millones de obreras.

Composición de la subfamilia

Comprende 2 tribus y 5 géneros tanto en el Nuevo Mundo como en la región Neotropical.

Cheliomyrmecini: *Cheliomyrmex*
Ecitonini: *Eciton*, *Labidus*, *Neivamyrmex*, *Nomamyrmex*.

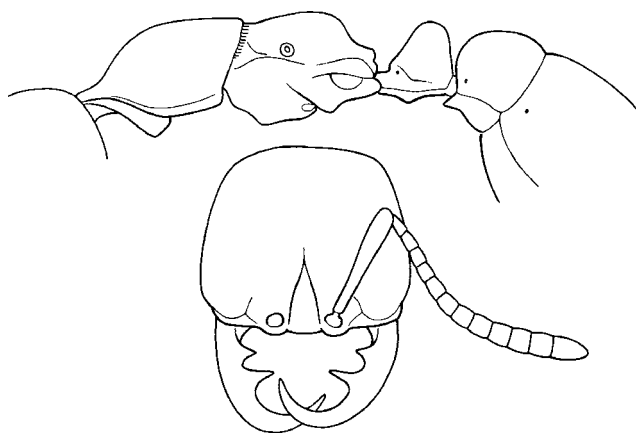
Tribus y géneros neotropicales

Tribu Cheliomyrmecini

Género *Cheliomyrmex* Mayr (Figura 18.1)

Es el género más enigmático de la subfamilia. Biología desconocida; las reinas no han sido colectadas aún y su hallazgo podría ser importante al establecer afinidades filogenéticas. Tradicionalmente se han reconocido cinco es-

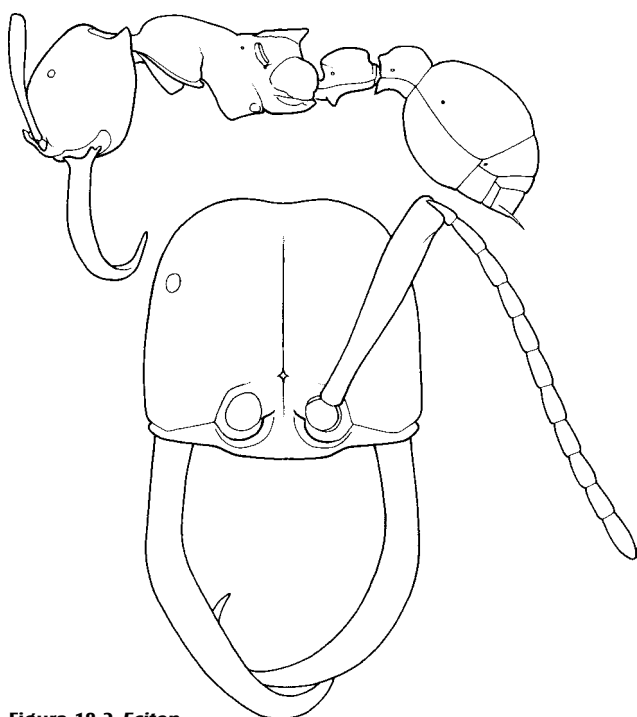
pecies en este género, aunque Bolton (1995) trata a *C. ursinum* como sinónimo de *C. andicola*. *Cheliomyrmex* se distingue claramente de las demás ecitoninas por su peciolo de un solo segmento.

Figura 18.1 *Cheliomyrmex*

Aunque es observado con poca frecuencia en el campo, ya que se asume que sus hábitos son predominantemente hipógeos, ocasionalmente forrajea en el estrato epigeo formando grandes columnas. Una especie (*C. morosus*) al parecer está restringida a Mesoamérica. Las especies restantes habitan Sudamérica y tienen una distribución relativamente amplia que se extiende desde Colombia hasta Brasil. A juzgar por los patrones de distribución, es probable que *C. audax* (conocida sólo por los machos) y *C. andicolus* (conocida sólo por las obreras), sean la misma especie. A pesar de ser un género relativamente raro, algunas especies pueden habitar zonas que van desde el nivel del mar hasta los 3.000 metros de altura.

Tribu Ecitonini

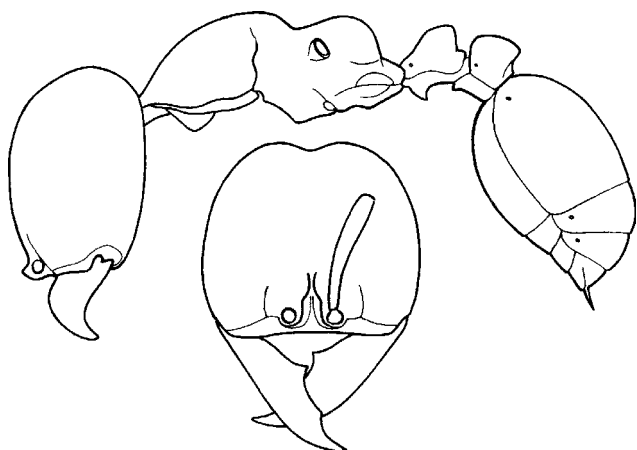
Género *Eciton* Latreille (Figura 18.2)

Figura 18.2 *Eciton*

Es el género más conspicuo de la subfamilia en cuanto a lo notorio de su actividad en el ecosistema. Se conocen 12 especies de distribución exclusivamente neotropical. Los soldados, que en especies como *E. hamatum* y *E. quadriglume* pueden superar el centímetro de longitud, son fácilmente reconocibles por sus largas mandíbulas en forma de anzuelo. La coloración amarilla con cabezas brillantes de *E. hamatum* permite que sus columnas depredadoras sean detectadas con facilidad a cierta distancia.

La biología de las especies de este género es tal vez la mejor conocida y se tienen datos precisos acerca de la duración de las fases estacionaria y nomádica en varias especies, así como las preferencias de alimentación y sus estrategias de depredación. *Eciton* es bastante común en tierras bajas y medias. Se observa con menos frecuencia en tierras altas donde la presencia de soldados con mandíbulas en forma de anzuelo no es tan común. Especies como *E. burchelli*, *E. mexicanum* y *E. hamatum* tienen una amplia distribución en el Geotrópico, desde México hasta el norte de Argentina.

Género *Labidus* Jurine (Figura 18.3)

Figura 18.3 *Labidus*

Labidus cuenta con ocho especies de las cuales dos, *L. coecus* y *L. praedator* son las más sobresalientes por su amplia distribución (México hasta Argentina) y el gran número de obreras que integran sus colonias. Aunque no son tan grandes como las especies de *Eciton* su efecto en la población de invertebrados es igualmente considerable. De hecho *L. coecus* presenta la dieta más variada entre las ecitoninas. En regiones medias y altas, donde el género *Eciton* no es muy abundante, son notablemente dominantes y sus batidas en enjambre pueden cubrir áreas de extensión considerable. Las especies de este género pueden ser encontradas desde el nivel del mar hasta los 3.000 metros de altura, teniendo al parecer preferencia por las tierras medias.

Género *Neivamyrmex* Borgmeier (Figura 18.4)

Neivamyrmex es por mucho el género más rico en especies de la subfamilia. Actualmente se conocen 115 especies en el Neotrópico y a pesar de la taxonomía doble que se ha desarrollado en las Ecitoninas (una para machos y otra para obreras), la cual oscurece muchas sinonimias, supera notablemente a los demás géneros. Sin duda, este género se encuentra a la espera de una seria revisión taxonómica. Las especies de *Neivamyrmex* se distinguen por la ausencia de diente en la garra tarsal, una característica que requiere de una inspección cuidadosa, por lo que con frecuencia son confundidas con obreras menores de *Eciton*, *Labidus* o *Nomamyrmex* en las colecciones.

Muchas de las especies del género presentan distribuciones poco extensas, aunque el nivel de conocimiento del grupo no permite aún determinar si algunas se deben a la escasez de muestreos. Algunas especies como *N. halidayi*, *N. pilosus* y *N. punctaticeps*, por el contrario, tienen distribuciones amplias en Centro y Sudamérica; sin embargo, los hábitos predominantemente hipógeos de estas y otras especies hacen que no sean tan frecuentes en las colecciones como *Eciton* o *Labidus*. En cuanto a su rango altitudinal, es probable que este género presente el más amplio en la subfamilia, ya que en Colombia *N. punctaticeps* ha sido colectada desde el nivel del mar hasta más arriba de los 3.000 metros.

Género *Nomamyrmex* Borgmeier (Figura 18.5)

Con sus dos especies descritas *Nomamyrmex* es el género más pequeño de la subfamilia. Sin embargo, en lo que respecta a su tamaño, algunos especímenes de *N. esenbecki* pueden ser casi tan grandes como los soldados de *Eciton*. Su distribución es amplia y al igual que las especies más comunes de *Eciton* pueden ser encontradas desde México hasta Argentina.

El rasgo más distintivo de su biología es tal vez su dieta: están casi especializadas en depredar a otras hormigas y se conocen casos de ataques a nidos altamente organizados como los de las hormigas arrieras (*Atta*). Al igual que los otros géneros menos conspicuos de la subfamilia, sus hábitos son predominantemente hipógeos, aunque no es raro observarlas a nivel epígeo o aún arbóreo cuando atacan nidos de avispas sociales. A juzgar por sus rangos altitudinales, una especie (*N. esenbecki*) es más abundante en tierras bajas, mientras que la otra (*N. hartigi*) parece prosperar en lugares más altos.

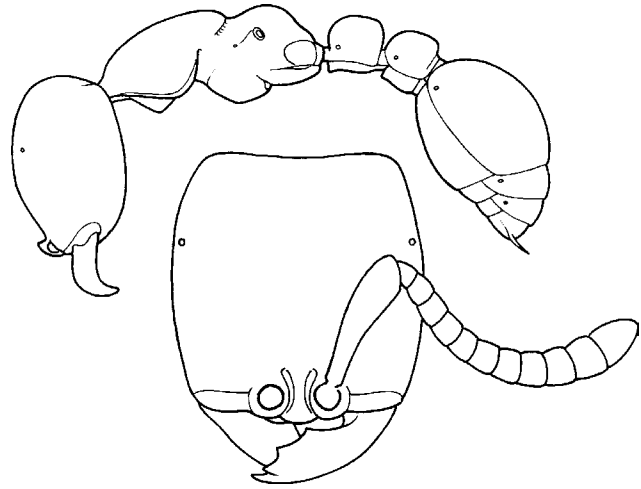


Figura 18.4 *Neivamyrmex*

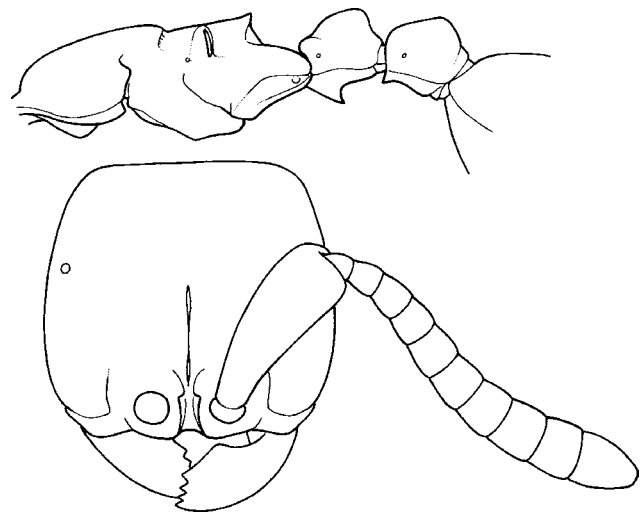


Figura 18.5 *Nomamyrmex*

Literatura citada

- Baroni Urbani, C., B. Bolton y P. S. Ward. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17:301-329.
- Bolton, B. 1990. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* 24:1339-1364.
- Bolton, B. 1995. *A new general catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press.
- Borgmeier, T. 1955. Die Wanderameisen der Neotropischen Region. *Studia Entomologica* 3:1-720.
- Gotwald, W. L. 1982. Army Ants, pp. 157-254 in H. R. Hermann, ed., *Social Insects*. Vol. 4.
- Gotwald, W. L. 1995. *Army Ants: The Biology of Social Predation*. Cornell University Press, Ithaca.
- Palacio, E. E. 1999. Hormigas legionarias (Hymenoptera: Formicidae: Ecitoninae) de Colombia, pp. 117-189 en G. Amat, G. Andrade y F. Fernández, eds., *Insectos de Colombia Vol. II*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales y Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.

Capítulo 19

Subfamilia Leptanilloidinae

C.R.F. Brandão

Caracterización

Obreras con cabeza subrectangular. Mandíbulas triangulares alargadas; en vista lateral con el ápice doblado hacia abajo y con las márgenes basal y masticadora distintas, reuniéndose en un ángulo suave (no marcado por diente); con un diente apical y de 7 a 8 denticulos preapicales. Fórmula palpal 2,2. Clípeo en vista frontal reducido a un pequeño triángulo, estrecho de adelante hacia atrás, especialmente en frente de los alveólos antenales; margen anterior con una seda media y debajo con una lamela fina, frecuentemente transparente, proyección anterior triangular. Carenas frontales verticales y muy bajas, bordeando medialmente los alveólos antenales, éstos en el plano del eje transversal de la cabeza; carena frontal algunas veces distinta una de la otra anteriormente entre los alveólos, aunque aún así estos están muy cerca y en algunas especies forman una única pared vertical; alveólos antenales en vista frontal siempre expuestos. Antenas de 12 segmentos, escapo alargado alcanzando la longitud media de la cabeza; en vista frontal cuello estrecho uniendo el bulbo condilar del escapo antenal a la base del escapo recto, sin formar un ángulo agudo o sin desviarse hacia abajo; región anterior de la base del escapo, doblada hacia afuera; segmentos del funículo más anchos hacia el ápice antenal, aunque sin formar un mazo. Diente lateral como sobre las genas, sobrepasando las mandíbulas, muy pequeño y no proyectado como en *Asphinctanilloides anae*. Ojos ausentes. Margen del vértex presente, pero no muy marcada. Sutura promesonotal presente y flexible, distinta lateral y dorsalmente, aunque el perfil dorsal del alitrongo puede ser plano; pronoto capaz de movimiento en relación al mesonoto. Propodeo sin dientes o ángulos, con los espiráculos a mitad de longitud del lado del esclerito. Lóbulos propodeales ausentes. Abertura de la glándula metapleurar lateralmente en la esquina posterior inferior de la metapleura, escondida detrás por una pestaña cuticular translúcida dirigida ventralmente y proyectada posteriormente. Cavidades metacoxales cerradas; ánulo cuticular que rodea cada cavidad ancho, completo, no discontinuo medioventralmente y sin una sutura flexible atravesando el ánulo, desde la cavidad coxal hasta la cavidad en la cual el pecíolo se articula. Glándula metatibial ausente; surco basitarsal ausente. Espolón simple y pequeño sobre la mesotibia; espolón sobre la tibia posterior triangular, ampliamente pectinado. Uñas simples. Segmento abdominal 2 (pecíolo) con fusión tergosternal. Esterno del pecíolo con un margen posterior simple y articulación simple al postpecíolo. Prescleritos del segmento abdominal 3 (helcio) fusionados, al menos posteriormente; presternito del helcio grande y convexo, sobresaliendo ventralmente y así no esté cubierto por los pretergitos, visible en especímenes montados; tergo del helcio sin muesca o impresión anterior en su margen dorsal. Segmento abdominal 3 (pospecíolo) con fusión tergosternal, aunque con una sutura visible. Espiráculos sobre el lado del pospecíolo situados hacia delante o hacia la distancia media del segmento. Sistema estridulatorio abdominal ausente. Segmento abdominal 4 (segmento gastral 1) con prescleritos claramente definidos y diferenciados de los postescleritos, aquellos ajustándose apretadamente dentro del extremo posterior del tercer segmento abdominal. Segmentos abdominales 4 al 7 no fusionados, con espiráculos no escondidos por los márgenes posteriores de los segmentos que los preceden y visibles sin distensión del gaster. Pigídio (tergo del segmento abdominal 7 o segmento gastral 4) extremadamente reducido a un esclerito pequeño en forma de U, el cual está sobrelapado por el tergo del segmento abdominal 6 (segmento gastral 3), convexo, sin dientes o ángulos; hipopigío (esterno del segmento abdominal 7) recto y aplanado. Aguijón presente, no reducido. Placa espiracular en forma de diamante; conexión media esclerotizada, margen posterior continuo con la placa anal y conexiones de la placa cuadrada; sin muesca dorsal; apodema anterior reducido, esquina posteroventral proyectada en dirección ventral como un tubérculo claramente definido; espiráculo muy grande, cubriendo casi la mitad de la placa; sin lóbulo posterodorsal. Placa cuadrada rectangular, larga, estrecha; cuerpo reducido, como mucho con el tamaño del apodema; margen anterior del apodema sin una hinchazón esclerotizada; esquina

anterodorsal prominente, aguda, de alguna forma proyectada en *Leptanilloides biconstricta*; margen posterior continuo. Placa anal muy grande, triangular, usualmente ancha en la base, no dividida en placas pequeñas como en *Leptanilla*, con ápice atenuado, no muy esclerotizado y nunca con una seda larga, aunque con varias sensilas microtriquias. Placa triangular alargada, su longitud al menos dos veces su ancho; siempre con procesos dorsoapical y ventral, pero nunca con tubérculos medio y dorsal. Apodema anterior de la placa oblonga bien desarrollado, largo y débilmente esclerotizado, con fin romo; 3 a 4 sensilas intervalvifer; postincisión distinta en algunas especies, aunque esta nunca alcanza el margen dorsal del brazo posterior; algunas especies carecen de postincisión; brazo ventral corto y no tan esclerotizado como el resto de la placa; brazo fulcral pequeño, tuberculado, visible sólo en algunas especies. Gonostilo fusionado al brazo posterior de la placa oblonga a través de su ancho, amplio, sin una seda larga; varias sedas microtriquias y dos sensilas largas en la presunta unión del gonostilo con el brazo posterior de la placa oblonga; sin una pestaña terminal membranosa. Lanceta con ápice agudo, ápice sin lengüetas, con las dos valvas. Fúrcula fusionada a la base del aguijón; sin brazo dorsal. Aguijón con base corta y aguda; base del aguijón con un par de sedas largas que casi alcanzan el ápice del aguijón, ápice del aguijón sin lengüetas; válvulas en la región media del aguijón, dentro de la cámara de la valva; carena basal confluyente con la fúrcula (véase *L. biconstricta*); proceso articular corto, hacia la porción basal del bulbo del aguijón; proceso anterolateral corto, un poco anterior al proceso articular, en especial en *L. biconstricta*.

Larvas: forma leptanilloide (alargada, delgada y en forma de mazo), con un cuello pequeño (abarcando pronoto y mesonoto). Pelos del cuerpo lisos y sin ramificaciones, en su mayoría cortos, aunque unos pocos largos y ligeramente curvos. Cabeza piriforme. Antena de un segmento, subcilíndrica con dos sensilas terminales. Labro modificado y abultado, circular en vista frontal. Mandíbulas con dientes delgados, de punta aguda, dirigidos hacia afuera.

Monofilia

Leptanilloidinae se considera un taxón monofilético gracias a las siguientes apomorfias (Brandão *et al.* 1999): Dientes laterales romos sobre las genas, sobrelapando las mandíbulas; muy pequeños y no proyectados en *Asphinctanilloides anae*. Pigidio (tergo del segmento abdominal 7 o segmento gastral 4) muy reducido a un esclerito en forma de U, el cual está sobrelapado por el tergo del segmento abdominal 6 (seg-

mento gastral 3). Apodema anterior de la placa espiracular reducido. Gonostilo fusionado al brazo posterior de la placa oblonga en todo su ancho, amplio, sin seda larga. Varias sedas microtriquias y dos sensilas largas hacia la supuesta unión del gonostilo con el brazo posterior de la placa oblonga. Base del aguijón con un par de sedas largas que casi alcanzan el ápice del aguijón.

Filogenia

Leptanilloidinae es el supuesto grupo hermano de (Ceropachyinae + (Ecitoninae + (Dorylinae + Aenictinae + Aenictogitoninae))). Leptanilloidinae comparte con otras subfamilias de la sección dorylina (*sensu* Bolton 1990, modificado en Baroni Urbani *et al.* 1992) estructuras del clipeo y alvéolos antenales, el cuello estrecho de la unión del cóndilo antenal a la base del escapo, la pestaña cuticular que cubre el orificio de la glándula metapleurale, esterno del helcio convexo (aunque no tan sobresaliente como en otras subfamilias de la sección dorylina) y los espiráculos gasterales inclinados hacia atrás en los tergos, visibles sin distención de los segmentos. Como lo señala Bolton (1990), *Leptanilloides* carece aún del orificio de la glándula metatibial. Los siguientes

caracteres de la matriz de Baroni Urbani *et al.* (1992) se recodificaron (originalmente codificados como desconocidos): labio sin un par de clavijas cilíndricas (carácter 3); pe-ciolo con fusión tergoesternal (16); y órgano de alimentación larval (hemolinfa) ausente (63).

Aunque Bolton (1990) afirma que la fúrcula parece estar apomórficamente perdida en las subfamilias de la sección dorylina, otros autores (e.g. Hermann y Chao 1983) consideran la fúrcula presente, aunque fusionada con el extremo anterior del aguijón. En Leptanilloidinae, la fúrcula no siempre está fusionada a la base del bulbo del aguijón y parece que se mueve libremente en la condición no fusionada.

Reconocimiento

Las obreras de Leptanilloidinae tienen cuerpos relativamente pequeños, cuerpo delgado, café amarillo, cabeza rectangular, alveólos antenales horizontales y totalmente expuestos, escapos antenales cortos que no alcanzan el margen del vértex, ojos ausentes, clipeo muy reducido, sutura

promesonotal móvil, abertura de la glándula metapleurale cubierta por una pestaña translúcida, y esterno del helcio convexo. Estas hormigas pueden reconocerse de otras por su pigidio simple, reducido a un esclerito en forma de U casi cubierto por el sexto tergo abdominal (tercer gastral).

Distribución en el campo

Leptanilloidinae es exclusivamente neotropical. Información sobre biología en la subfamilia casi no existe; la única observación, de Jorge L. M. Diniz, tiene que ver con obreras de *Asphinctanilloides anae* depredando un artrópodo no identificado y caminando en columnas similares a las de hormigas legionarias. La única muestra conocida de *L. legionaria*

incluye obreras y larvas, una de las obreras transportando una larva bajo su alitrongo. El tamaño similar de todas las larvas de la muestra sugiere una producción sincronizada de la cría y la posición filogenética de la subfamilia dentro de la sección dorylina. La similitud morfológica con las hormigas legionarias hipógeas sugiere un estilo de vida subterráneo.

Composición de la subfamilia

Leptanilloidinae incluye dos géneros, *Leptanilloides* y *Asphinctanilloides*, ambos conocidos hasta el momento sólo en Sur América. Para todas las especies conocidas, cada

muestra corresponde a un taxón diferente, sugiriendo que estas hormigas viven en ambientes muy poco muestreados. Después de la publicación de la revisión de Brandão *et al.* (1999), muestras de especies descritas se han acumulado en las colecciones, aunque a un ritmo aún muy lento. La revisión de Brandão *et al.* (1999) incluye claves para los géneros y especies, y propone una filogenia para el grupo.

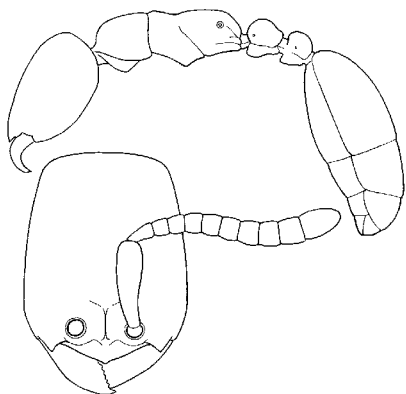


Figura 19.1 *Asphinctanilloides*

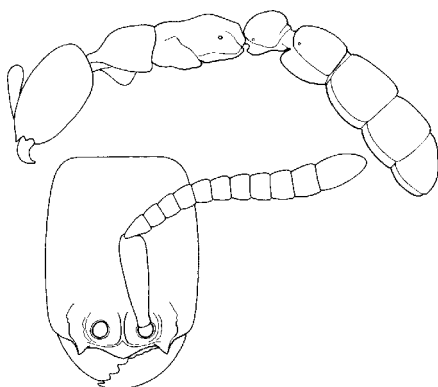


Figura 19.2 *Leptanilloides*

Género *Asphinctanilloides* Brandão, Diniz, Agosti y Delabie (Figura 19.1)

Conocidas exclusivamente en Brasil, con las especies *A. amazona*, *A. anae* y *A. manauara*. El perfil continuo de los segmentos del gaster, sin constricción, diferencia este género de *Leptanilloides*. *Asphinctanilloides* se ha registrado para la Amazonía Central y *A. anae* en una plantación de *Eucalyptus*, reemplazando un bosque de anchas hojas en el estado de São Paulo, al suroriente de Brasil. Nada se sabe de su biología; sólo se han capturado en muestras de suelo y en un caso en la superficie, con las obreras alimentándose sobre un artrópodo muerto.

Género *Leptanilloides* Mann (Figura 19.2)

Leptanilloides se conoce exclusivamente de las faldas de los Andes a 440m en Bolivia, y alturas mayores (3.000m y más) en Colombia y Ecuador. Hay alguna sugerencia de estilo de vida de hormiga legionaria gracias al estudio de larvas de *L. legionaria*. Las notorias constricciones separando los tres segmentos visibles gasterales son únicas dentro de Leptanilloidinae y una situación similar se encuentra sólo en *Sphinctomyrmex* (Ceropachyinae), el cual no tiene el pigidio reducido y además está armado de dienteitos.

Literatura citada

- Baroni Urbani, C., B. Bolton y P. S. Ward. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Biology* 17:301-329.
- Bolton, B. 1990. Army ants reassessed: The phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 24:1339-1364.
- Brandão, C. R. F., J. L. M. Diniz, D. Agosti y J. H. Delabie. 1999. Revision of the Neotropical ant subfamily Leptanilloidinae. *Systematic Entomology* 24:17-36.
- Hermann, H. R. y J. T. Chao. 1983. Furcula, a major component of the hymenopterous venom apparatus. *International Journal of Insect Morphology and Embriology* 12:321-337.

Capítulo 20

Subfamilia Dolichoderinae

F. Cuzzo

Caracterización

Ojos generalmente presentes, rara vez vestigiales o ausentes, por lo general sin ocelos. Antenas de 8-12 segmentos. Carenas frontales presentes. Alvéolos antenales parcial o totalmente expuestos. Sutura promesonotal presente y flexible. Abertura de la glándula metapleurale siempre presente, con sedas que la cruzan; la glándula metapleurale se ubica en la esquina postero-inferior de la metapleura. Lóbulos propodeales ausentes. Pecíolo de un segmento y con fusión tergoesternal, a menudo cubierto dorsalmente por el primer tergo del gaster. Sistema de estridulación abdominal ausente. Pigidio pequeño, frecuentemente desplazado hacia la superficie ventral del gaster y cubierto en todo o en parte por el cuarto tergo gastral. Hipopigio sin modificaciones. Acidoporo ausente. Aguijón vestigial o ausente, no visible sin disección.

Biología

La mayoría de las especies de Dolichoderinae son omnívoras, forrajeando sobre la superficie del suelo. El alimento consiste principalmente en artrópodos muertos, ligamaza y exudados de plantas. La comunicación y defensa química está muy desarrollada, al igual que en Formicinae, aunque las glándulas de Dufour y de veneno están reducidas o atrofiadas, probablemente a raíz de la reducción y atrofia del aguijón, que en todas las especies actuales no

es funcional. Varios géneros son ecológicamente importantes (*Dorymyrmex* y *Forelius*) y algunas especies llegan a constituir plagas en diferentes regiones del mundo, como es el caso de *Tapinoma melanocephalum* y *Linepithema humile*.

Entre sus especies se han registrado casos de monoginia primaria (Page 1986); así como también algunas especies de *Linepithema* son altamente poliginicas.

Filogenia de la subfamilia

La monofilia de Dolichoderinae está sustentada por los siguientes caracteres: pérdida del capullo pupal; larvas con reducción del cuello, reducción de sedas, mandíbulas débilmente esclerotizadas y palpos maxilares y galea reducidos; adultos con producción de monoterpénos ciclopentanoideos (Shattuck 1992a,b, 1995). Prácticamente todos los autores actuales concuerdan con que esta subfamilia constituye un verdadero grupo natural a la luz de lo que se conoce tanto de los géneros actuales como de los datos provenientes del registro fósil. Sin embargo, otro es el panorama cuando uno se adentra en la clasificación interna de esta subfamilia.

Las propuestas filogenéticas a nivel genérico para Dolichoderinae son escasas en la literatura. Uno de los primeros estudios fue el de Emery (1888), en el que se proponía un árbol que expresaba las relaciones de 10 de sus géneros

incluyendo un posible antecesor. Si bien este estudio no cuenta con un soporte cladístico, muchas de sus aseveraciones se mantienen en la actualidad, como por ejemplo la estrecha relación entre *Tapinoma* y *Technomyrmex* y la del grupo formado por los géneros *Dorymyrmex*+*Forelius*.

Entre otros intentos de clasificación, Emery (1912) propuso un arreglo interno de esta subfamilia en tres tribus: Dolichoderini (*Dolichoderus* y *Linepithema*), Leptomyrmecini (*Leptomyrmex*) y Tapinomini (para los restantes géneros). La clasificación tribal fue discutida en sucesivos trabajos posteriores (Forel 1917; Weber 1941; Donisthorpe 1947; Dlussky y Fedoseeva 1988), adicionándose tribus hasta llegar a un total de siete: Axinidriini, Dolichoderini, Leptomyrmecini, Tapinomini, Liometopini, Pityomyrmecini y Zherichiniini, estando las tres últimas representadas sólo por géneros extintos.

Dado que sólo Dolichoderini contiene más de un género y aún ésta parece ser parafilética, Shattuck (1992a) no reconoció a ninguna de estas tribus. Por otra parte, nunca se realizó un intento de determinar cuáles eran las relaciones entre las tribus propuestas.

Shattuck (1995), basándose en caracteres morfológicos, considera a *Leptomymex* como el grupo hermano de los restantes géneros de Dolichoderinae y reconoce además los siguientes clados: (*Dolichoderus* (*Liometopum* (*Axinidris* (*Tapinoma*+*Technomyrmex*))))); ((*Ochetellus*+*Papyrius*) (*Iridomyrmex* +(*Philidris* (*Frogatella* +*Turneria*)))) y ((*Dorymyrmex*+*Forelius*) (*Bothriomyrmex*+ *Loweriella*)). Varios géneros presentan una posición incierta y débilmente sustentada como *Doleromyrma*, *Linepithema*, *Anillidris*, *Azteca* y *Anonychomyrma*, careciendo éste último de autapomorfías. *Echophorella* fue el único género no considerado en su análisis por Shattuck debido a la carencia de información sobre el mismo, ya que se le conocía por un solo ejemplar de obrera.

Brandão *et al.* (1998) reanalizaron los datos de Shattuck con la inclusión de *Echophorella*, de algunos caracteres nuevos y de nuevo material fósil de *Technomyrmex*. En general, los

Reconocimiento

Sus obreras y reinas se reconocen fácilmente por presentar un pecíolo de un solo segmento que a menudo está reducido u oculto por el primer tergo del gaster, no presentan acidoporo (como en Formicinae) y el orificio cloacal tiene forma de una hendidura transversa. El aguijón está reducido y el tegu-

mentos grupos fuertemente sustentados en el análisis de Shattuck son corroborados en este último análisis, aunque difiere de la propuesta filogenética de Shattuck en varios aspectos. Muchas de esas diferencias, probablemente se deban a que los criterios empleados para la resolución de cada análisis son también diferentes, por lo que no considero importante comentarlos aquí.

El primer intento de utilizar caracteres moleculares fue efectuado por Chiotis *et al.* (2000), basándose en secuencias de tres genes mitocondriales. Varios clados presentan conflicto respecto a los análisis filogenéticos anteriormente citados; entre ellos es importante destacar que la posición de *Leptomymex* no concuerda con la presentada con base en datos morfológicos, aunque Chiotis *et al.* (2000) reconocen que puede tratarse de un artefacto introducido en su análisis; el otro grupo que sorprende es el de *Bothriomyrmex*+*Dorymyrmex*+*Forelius*, que no tiene soporte basándose únicamente en datos moleculares.

Un análisis conjunto de datos morfológicos y moleculares sumado a la adición de nuevos caracteres y un mejor conocimiento de algunos géneros de Dolichoderinae, seguramente resolverán estas discrepancias.

Distribución en el campo

Las Dolichoderinae anidan en lugares muy variados, desde suelo con o sin cobertura vegetal, madera viva o muerta hasta el dosel arbóreo (*Tapinoma*, *Dolichoderus*, *Azteca*). Algunas especies construyen nidos con cartón (*Azteca*, *Technomyrmex*, *Dolichoderus*). Las colonias pueden estar formadas por unos pocos centenares de individuos a varios

metros es, por lo general, muy flexible. Los machos se separan de todas las restantes subfamilias a excepción de Formicinae por la presencia de un pecíolo unisegmentado con un corto pedúnculo anterior y la placa subgenital sin dientes.

miles; el fenómeno de polidomía es bastante frecuente (*Forelius*, *Linepithema*, etc.). Algunas de sus especies han sido ampliamente distribuidas con el comercio, un claro ejemplo es el de la llamada “hormiga argentina”, *Linepithema humile* que se reconoce como una plaga importante en Estados Unidos, Europa, Sudáfrica, parte de Australia y Hawai.

Composición de la subfamilia

Actualmente esta subfamilia está compuesta por 22 géneros vivientes, siendo la cuarta en importancia por su diversidad genérica y específica, después de Myrmicinae, Ponerinae y Formicinae según Bolton (1995). Algunos autores (Brown 1973; Brandão *et al.* 1998) consideran que esta subfamilia está en una fase de retracción actualmente y que era una de las subfamilias dominantes de hormigas en el pasado. Esto último está apoyado por la

cantidad de géneros representados en el registro fósil (con 10 géneros fósiles representando un 31% del total de géneros que esta subfamilia comprende), siendo las hormigas más abundantemente representadas en el ámbar dominicano. De acuerdo con el registro fósil, las Dolichoderinae parecen haber sufrido retracciones debido a extinciones locales en diversos ambientes durante el comienzo del Mioceno (Wilson 1985).

Del total de géneros actuales sólo 10 están citados para la región Neotropical:

Anillidris

Azteca

Bothriomyrmex

Dolichoderus

Dorymyrmex

Forelius

Linepithema

Liometopum

Tapinoma

Technomyrmex

Sinopsis de tribus y géneros neotropicales

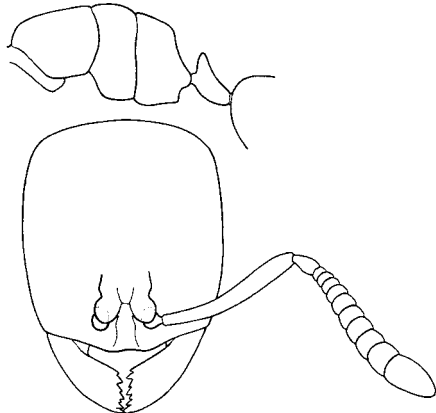


Figura 20.1 *Anillidris*

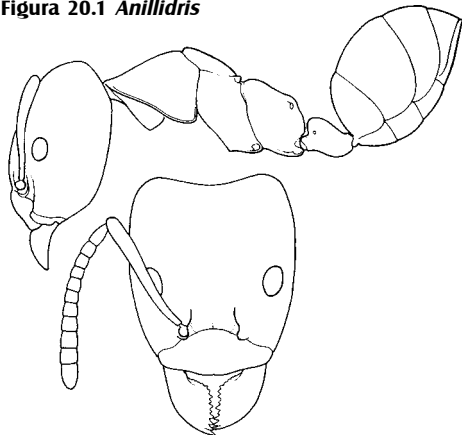


Figura 20.2 *Azteca*

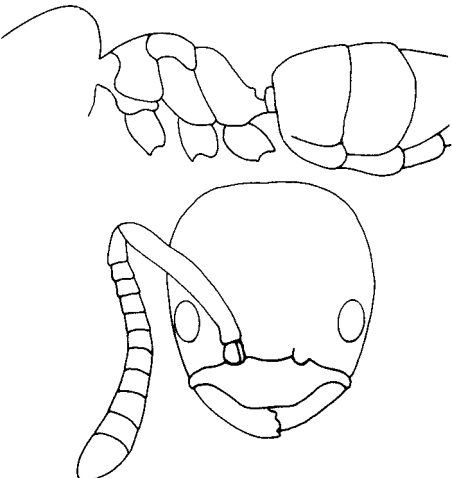


Figura 20.3 *Bothriomyrmex*

Género *Anillidris* Santschi (Figura 20.1)

Obreras pequeñas con todo el cuerpo cubierto de una densa pubescencia, carecen de ojos compuestos y presentan los lóbulos frontales muy próximos entre sí. La porción postero-mediana del clípeo es larga y estrecha. Fórmula palpal 2:3 para las obreras y 3:4 para las reinas y machos. Poco se conoce sobre la biología de *Anillidris*. Kusnezov (1953) sugiere que se trata de hormigas de hábitos subterráneos, propias de regiones húmedas. Se piensa que podría tratarse de un criptoparásito (Shattuck 1992a).

Se conoce una sola especie, *Anillidris bruchi*, del noreste de la Argentina y sur de Brasil.

Género *Azteca* Forel (Figura 20.2)

Altamente polimórficas. Las obreras mayores presentan ocelos y la escama del peciolo se encuentra fuertemente inclinada hacia delante aunque es visible en vista dorsal ya que el primer tergo del gaster no llega a cubrirlo. En campo pueden reconocerse fácilmente por la forma acorazonada de la cabeza.

Se conocen cerca de 130 especies descritas, todas arborícolas. Algunas exhiben una asociación obligada con plantas del género *Cecropia*. No existe una revisión actualizada para el género y la única existente fue realizada por Emery (1893) abarcando sólo 25 especies. Longino (1989) propuso algunas sinonimias dentro del género. Ayala *et al.* (1996) sugieren un primer análisis filogenético basado en caracteres moleculares.

El género se encuentra ampliamente distribuido en América Central y del Sur, desde la zona central de México hasta el noreste de la Argentina.

Género *Bothriomyrmex* Emery (Figura 20.3)

Aunque se trata de un género ampliamente distribuido en el Viejo Mundo y en Australia, recientemente ha sido recolectado en Costa Rica por John Longino. Otros géneros de Dolichoderinae similares son *Azteca* y *Tapinoma*.

Sus obreras pueden diferenciarse rápidamente de las de *Azteca* por la forma del propodeo, cuya cara dorsal es mucho

más corta que la posterior, dándole al mesosoma un aspecto compacto, mientras que en *Azteca* la cara dorsal del propodeo es más larga que la posterior, de manera que el propodeo parece mucho más alargado. *Bothriomyrmex* difiere de *Tapinoma* al presentar el nodo del pecíolo en forma de una escama bien definida.

Sus obreras pueden confundirse en el campo y a primera vista con *Brachymyrmex*.

El único nido descubierto se encontró sobre el tronco de un árbol recién caído adentrándose apenas unos metros en el bosque lluvioso tropical, en el mismo se hallaron sólo obreras y crías, aunque posteriormente se pudieron recolectar algunos machos. Esta especie se encontraba asociada con Margarodidae y algunas otras especies de hormigas. Más información puede encontrarse en <http://www.evergreen.edu/ants>.

Género *Dolichoderus* Lund (Figura 20.4)

Se trata de hormigas principalmente arborícolas, muy activas y típicas de bosques lluviosos tropicales. Pueden reconocerse por presentar un proceso mesopleural en forma de espina o protuberancia de desarrollo variable, el tegumento con escultura muy destacada y espinas en el mesosoma, en particular sobre el dorso del propodeo.

Es el género más diverso de Dolichoderinae, representado actualmente por 154 especies, 64 de las cuales están citadas para el Nuevo Mundo. Mackay (1993) realizó una revisión parcial del género abarcando las especies del Nuevo Mundo y proponiendo una redistribución de las mismas en 12 complejos, con 11 especies nuevas y claves para obreras, reinas y machos. Algunas especies guardan estrecha relación con áfidos y cóccidos.

En América se las encuentra desde el sur de Canadá hasta el NE de la Argentina.

Género *Dorymyrmex* Mayr (Figura 20.5)

Es un género exclusivamente americano, con más de 80 especies descritas, 72 de las cuales están presentes en el Neotrópico. Las obreras presentan siempre psamóforo (una serie de sedas dispuestas en la superficie ventral cefálica), el tercer segmento del palpo maxilar alargado y una espina o tubérculo en el dorso del propodeo. Su sistemática es muy compleja y el género ha sido dividido en el pasado hasta en cinco géneros y dos subgéneros. Se han ejecutado revisiones parciales (Snelling 1973, 1975, 1995; Snelling y Hunt 1975; Gallardo 1916a,b; Kusnezov 1952). La autora de este capítulo se encuentra realizando la revisión de las especies neotropicales.

Todas las especies de *Dorymyrmex* construyen sus nidos en el suelo, en regiones áridas o semiáridas, prefiriendo los lugares abiertos, de escasa cobertura vegetal en donde suelen

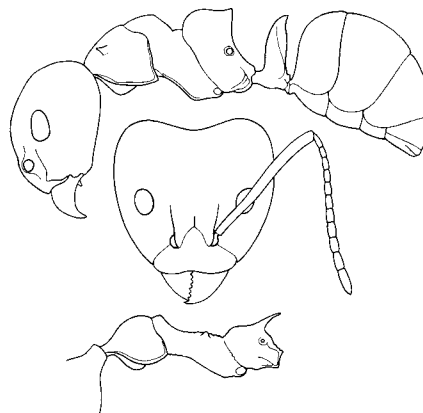


Figura 20.4 *Dolichoderus*

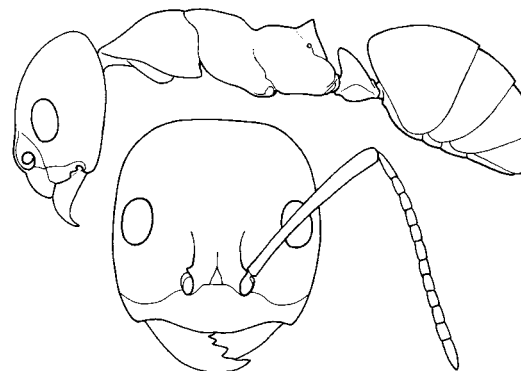
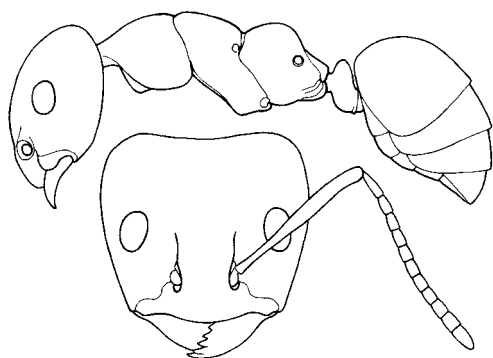
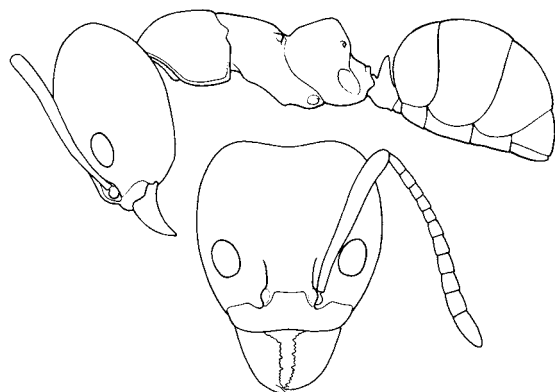
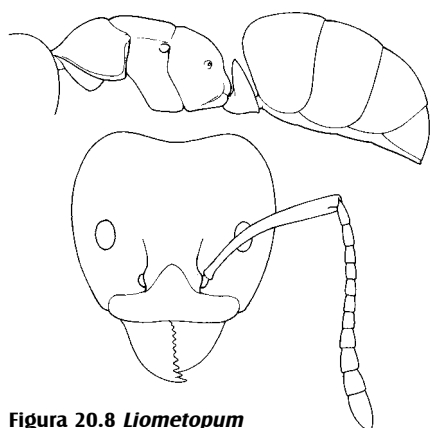
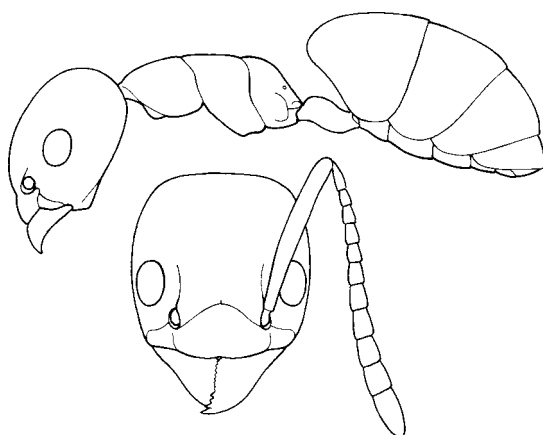


Figura 20.5 *Dorymyrmex*

Figura 20.6 *Forelius*Figura 20.7 *Linepithema*Figura 20.8 *Liometopum*Figura 20.9 *Tapinoma*

jugar un papel dominante desde el punto de vista ecológico. Habitan desde el norte de Estados Unidos hasta el sur de la Argentina.

Género *Forelius* Emery (Figura 20.6)

Las especies de *Forelius* anidan siempre en el suelo de ambientes desérticos o semidesérticos de escasa o nula cobertura vegetal. La manera más sencilla de reconocerlas es porque la mayoría de sus especies tienen el espiráculo propodeal alargado (dos o más veces más largo que ancho). La última revisión del género es de Cuzzo (2000).

Actualmente se reconocen 17 especies dentro del género. Presentan una distribución disyunta con un grupo de especies desde el centro de Estados Unidos al centro de México y otro grupo exclusivamente sudamericano.

Género *Linepithema* Mayr (Figura 20.7)

Los caracteres que permiten diferenciar a las obreras de *Linepithema* son: margen anterior del clipeo con una concavidad amplia aunque poco profunda. El mesosoma nunca presenta tubérculos o espinas y el espiráculo propodeal es pequeño. El tegumento es flexible y relativamente blando, con una escultura apenas visible. Todas las especies conocidas son monomórficas y algunas son altamente poligínicas.

Linepithema humile, también conocida como «hormiga argentina», ha recibido mucha atención por estar ampliamente distribuida en todo el mundo y causar serios daños a la fauna local y a plantas. A pesar de la significancia del género, muy poco se conoce de las restantes especies de *Linepithema*. No existe una clave actualizada. Las especies argentinas están siendo revisadas por la autora de este capítulo y Alex Wild (Davis, California) está preparando una revisión para el Neotrópico. Se conocen otras dos especies del registro fósil.

Género *Liometopum* Mayr (Figura 20.8)

Polimórficas, las obreras mayores con ocelos. Margen anterior lateral del clipeo con las esquinas expandidas un poco. Margen medio anterior con una concavidad amplia, poco profunda. Mandíbula con dientes y denticitos. Mesosoma continuo, surco metanotal reducido a una sutura. Dos especies en México.

Género *Tapinoma* Forster (Figura 20.9)

Las obreras presentan mandíbulas con 3-7 dientes y 7 o más denticulos, sin tener un ángulo basal diferenciado. La escama del peciolo está muy reducida, a veces es casi inexistente. Es un género muy diverso con distribución mundial, con 95 especies descritas, 21 de las cuales se citan para la Región Neotropical. Algunas especies se relacionan con áfidos y

cóccidos. *T. melanocephalum* es una especie ampliamente esparcida por el comercio a través de las regiones tropicales. No existen revisiones actuales ni claves específicas que permitan la identificación correcta de sus especies, en especial las de Latinoamérica.

Género *Technomyrmex* Mayr (Figura 20.10)

Este género está representado en la región Neotropical por una sola especie endémica, *T. fulvus* encontrada en la isla de Barro Colorado, Panamá y su subespecie (*T. fulvus sublucidus*). La mayor diversidad específica de *Technomyrmex* se da en la región Etiópica, que cuenta con 37 de las 88 especies descritas. Recientemente se ha descrito una especie del ámbar fósil de República Dominicana (Brandão *et al.* 1998) Muchas de las especies descritas tienen hábitos arborícolas utilizando cartón para construir sus nidos, aunque otras nidifican en el suelo.

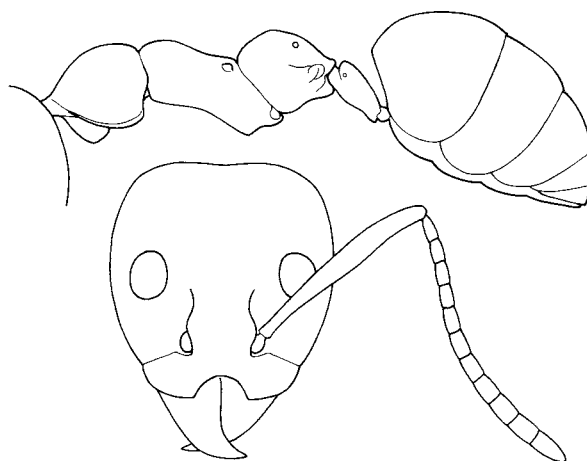


Figura 20.10 *Technomyrmex*

Literatura citada

- Ayala, F. J., J. K. Wetterer, J. T. Longino y D. L. Hartl. 1996. Molecular phylogeny of *Azteca* ants (Hymenoptera: Formicidae) and the colonization of *Cecropia* trees. *Molecular Phylogenetic Evolution* 5: 423-428.
- Bolton, B. 1995. A taxonomic and zoogeographical census of extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 29:1037-1056.
- Brandão, C. R. F., C. Baroni Urbani, J. Wagensberg y C. I. Yamamoto. 1998. New *Technomyrmex* in Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae), with a reappraisal of Dolichoderinae phylogeny. *Entomologica Scandinavica* 29(4):1-10.
- Brown, W. L. Jr. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas, pp. 161-185 in B. J. Meggers, E. S. Ayensu and W. D. Ducksworth, eds., *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Chiotis, M., L. S. Jermin y R. H. Crozier. 2000. A Molecular Framework for the Phylogeny of the ant Subfamily Dolichoderinae. *Molecular Phylogenetic Evolution* 17(1):108-116.
- Cuezzo, F. 2000. Revisión del género *Forelius* (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). *Sociobiology* 35(2A):197-277.
- Dlussky, G. M. y E. B. Fedoseeva. 1988. Origin and early stages of evolution in ants, pp. 70-144 in A.G. Ponomarenko, ed., *Cretaceous Biocenotic Crisis and Insect Evolution*. Nauka Press, Moscú.
- Donisthorpe, H. 1947. Ants from New Guinea, including new species and a new genus. *Annals and Magazine of Natural History* (11)13:577-595.
- Emery, C. 1888. Über den sogenannten Kaumagen einiger Ameisen. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 46:378-412.
- Emery, C. 1893. Studio monografico sul genere *Azteca* Forel. *Memorie della R. Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna* (5)3:119-152.
- Emery, C. 1912. Fam. Formicidae Subfam. Dolichoderinae. *Genera Insectorum* 137:1-50.
- Forel, A. 1917. Cadre synoptique actuel de la faune universelle des fourmis. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 5a:229-253.
- Gallardo, A. 1916a. Las hormigas de la República Argentina: subfamilia Dolichoderinae. *Anales Museo Nacional de Historia Natural Buenos Aires* 28:1-130.
- Gallardo, A. 1916b. Notas complementarias sobre las dolichoderinas argentinas. *Anales Museo Nacional de Historia Natural Buenos Aires* 28:257-261.
- Kusnezov, N. 1952. El estado real del grupo *Dorymyrmex* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zoologica Lilloana* 10:427-448.
- Kusnezov, N. 1953. Die Ameisenfauna Argentinien. *Zoologischer Anzeiger* 150:15-25.
- Longino, J. T. 1989. Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting ants in the *Azteca alfari* species group (Hymenoptera: Formicidae): Evidence for two broadly sympatric species. *Contributions in Science* 412:1-16.
- Mackay, W. P. 1993. A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 22(1):1-148.
- Page, R. E. Jr. 1986. Sperm utilization in social insects. *Annual Review of Entomology* 31:297-320.
- Shattuck, S. O. 1992a. Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 21(1):1-181.
- Shattuck, S. O. 1992b. Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae and Formicinae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17:199-206.

- Shattuck, S. O. 1995. Generic-level relationships within the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 20:217-228.
- Snelling, R. R. 1973. The ant genus *Conomyrma* in the United States (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science* 238:1-6.
- Snelling, R. R. 1975. Descriptions of the new Chilean ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science* 274:1-19.
- Snelling, R. R. 1995. Systematics of Nearctic ants of the genus *Dorymyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science* 454:1-14.
- Snelling, R. R. and J. H. Hunt. 1975. The ants of Chile (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Chilena de Entomologia* 9:63-130.
- Weber, N. A. 1941. Four new genera of Ethiopian and Neotropical Formicidae. *Annals of the Entomological Society of America* 34:183-194.
- Wilson, E. O. 1985. Ants of the dominican amber (Hymenoptera: Formicidae). 3. The subfamily Dolichoderinae. *Psyche* 92(1):17-37.

Capítulo 21

Subfamilia Formicinae

F. Fernández

Caracterización

Mandíbulas triangulares a semitriangulares normalmente con 4 a 6 dientes. Clípeo amplio, normalmente no se extiende entre las carenas frontales. Alveolos antenales inclinados (parte cerca de la línea media de la cabeza en nivel superior a la parte cercana a los bordes de la cabeza). Antenas de 8 a 12 segmentos, raramente con maza antenal (*Myrmelachista*). Carenas frontales simples. Ojos normalmente situados en la mitad de la cabeza o más posteriormente, grandes en *Gigantiops*, reducidos en *Acropyga*. Sutura promesonotal presente y flexible, rara vez fusionada. Apertura de la glándula metapleurar presente (excepto en *Camponotus*), situada cerca de la esquina metapleurar; el orificio comúnmente con pelos acompañantes. Espiráculos metanotales comúnmente en posición dorsal. Cavidades metacoxales cerradas. Lóbulos propodeales ausentes. Pecíolo (segundo segmento abdominal) de un segmento y con fusión tergoesternal. Pecíolo normalmente visible en vistas lateral y dorsal (excepto en *Paratrechina* en vista dorsal). Helcio dorsalmente con una escotadura, ventralmente retraído. Segundo segmento del gaster o mesosoma (cuarto segmento abdominal) sin prescleritos. Espiráculos abdominales 4 en adelante normalmente ocultos. Gaster (metasoma) sin fusión tergoesternal. Pigidio simple. Acidoporo presente. Aguijón no funcional.

Monofilia de la subfamilia

Formicinae es un grupo monofilético con las siguientes sinapomorfias: acidoporo presente; producción de ácido

fórmico; glándula de veneno notoriamente desarrollada y proventrículo modificado (Shattuck 1992).

Filogenia

No se ha realizado el estudio filogenético de la subfamilia en sus categorías internas. Shattuck (1992) exploró la monofilia de la subfamilia y sus relaciones con Dolichoderinae y Aneuretinae (véase capítulo 2). El trabajo más reciente que intenta proponer agrupaciones monofiléticas dentro de la subfamilia es el de Agosti (1991) quien propone cuatro grandes grupos (Grupo *Oecophylla*, Grupo *Formica*, Grupo *Lasius* y Grupo *Pseudolasius*) con base en la forma y configuración de ajuste entre el pecíolo y el gaster. Algunos de estos grupos cubren las tribus propuestas recientemente, pero en otros casos están en contradicción.

La siguiente es la propuesta de Agosti (1991:295-296):

- Grupo *Oecophylla*: Coxas posteriores contiguas. En perfil, pecíolo ventralmente en forma de V. Helcio bipartido. Helcio medialmente con el esterno y el tergo más o menos del mismo tamaño o ventralmente con un tergo agrandado.

Tergo y esterno no se fusionan anteriormente. Incluye *Oecophylla*, *Gigantiops*, algunas especies de *Anoplolepis* y *Myrmoteras*.

- Grupo *Formica*: coxas posteriores contiguas. En perfil, pecíolo ventralmente en forma de V. Helcio simple, el esterno separado del helcio por una sutura. Helcio ventralmente con el tergo agrandado. Tergo y esterno no se fusionan anteriormente. En el grupo se incluyen los géneros de las tribus Formicini, Camponotini y Melophorini.

- Grupo *Lasius*: coxas posteriores separadas entre sí. En perfil, pecíolo ventralmente en forma de U. Helcio bipartido. Helcio ventralmente con el tergo extendiéndose anteriormente hasta el lado ventral del helcio. Tergo y esterno no fusionados anteriormente. Incluye *Acropyga*, *Cladomyrma*, y varios géneros de Lasiini: *Acanthomyops*, *Myrmecocystus*, *Lasius*, *Prenolepis* y *Prolasius*.

- Grupo *Pseudolasius*: coxas posteriores separadas entre sí. En perfil, peciolo ventralmente en forma de U. Helcio simple. Helcio anteroventral, frecuentemente oculto por el esterno y tergo que están fusionados anteriormente, los cuales se encuentran lateralmente. Incluye *Anoplolepis* (en parte), *Aphomyrmex*, *Brachymyrmex*, *Bregmatomyrma*, *Euprenolepis*, *Malacomyrma*, *Myrmelachista*, *Paratrechina*, *Petalomyrmex*, *Plagiolepis* y *Pseudolasius*.

Esta propuesta constituye un buen primer paso para resolver las relaciones filogenéticas entre las formicinas y supone unas agrupaciones que pueden respaldarse por otros grupos de caracteres. Los grupos *Oecophylla* y *Formica* podrían considerarse basales en referencia a las coxas posteriores contiguas (condición plesiomórfica en hormigas) dejando a los grupos *Lasius* y *Pseudolasius* con la condición apomórfica (coxas posteriores separadas).

Un problema de la propuesta de Agosti es que el género *Anoplolepis* queda separado entre dos grupos (*Oecophylla* y *Pseudolasius*), así como la tribu Lasiini (sensu Bolton 1994). Esto puede deberse a que estos grupos son artificiales, o que algunos de los caracteres en el estudio de Agosti se han presentado a convergencias o reducciones secundarias.

En el grupo *Formica* se agrupan tres tribus, siendo Melophorini probablemente un ensamblaje parafilético (Agosti 1991). Agosti (1994) estudia la filogenia de Formicini, estableciendo la monofilia de esta tribu por la forma del espiráculo propodeal en obreras (pequeño y elipsoide), disposición de los pelos sobre el margen posterior del ala anterior (sobresalientes sobre el margen) y proventrículo (con sépalos). De acuerdo con el análisis interno de la tribu, probablemente *Polyergus* y *Rossomyrmex* sean sinónimos de *Formica* (Agosti 1994), pues este género permanece

parafilético en el análisis cladístico. La tercera tribu de este grupo es Camponotini, la cual se distingue por la distancia entre el borde del clípeo y los receptáculos antenales (igual o mayor al diámetro de los escapos) y la ausencia del orificio de glándula metapleurales (excepto en algunas *Camponotus*). Estas características están presentes también en la tribu monotípica Oecophyllini, aunque en estas hormigas la configuración de las mandíbulas y el peciolo difieren. Es probable que se trate de convergencias, aunque no podemos descartar, sin embargo, alguna asociación entre Oecophyllini y Camponotini, pues en estos dos taxa se ha observado (en varios grupos de especies) la utilización (pasiva o activa) de secreciones de larvas para la construcción de nidos (Wilson 1986; Hölldobler y Wilson 1990). Camponotini está compuesto de varios géneros, el cosmopolita *Camponotus* y varios géneros satélites especializados, la mayoría confinados a la región Australiana. Probablemente la mayoría de estos taxones no sean sino *Camponotus*: recientemente Fernández (2002) sinonimizó *Dendromyrmex* con *Camponotus*, y Brady *et al.* (2000) sugirieron que *Polyrhachis* puede ser sinónimo menor (*junior*) de *Camponotus*.

Con la excepción de la tribu Formicini (Agosti 1994) mencionada arriba, no se han llevado a cabo estudios filogenéticos dentro de las tribus de Formicinae. Otro problema importante es la redefinición y ubicación de los géneros *Overbeckia*, *Santschiella*, *Stigmacros* y *Pseudostigmacros* (Agosti 1991). El material disponible es muy escaso o incompleto para permitir realizar estudios de disección.

Es interesante observar que la hormiga fósil *Kyromyrmex* (véase capítulo 1), de más de 90 millones de años, recuerda bastante a las actuales Lasiini. Aunque el ejemplar no permite estudiar (en vista ventral) la articulación entre peciolo y gaster, es sugestivo pensar que un posible lasiino tenga tanta antigüedad, contemporáneo de las hormigas más antiguas como *Sphecomyrmex* o *Brownimecia*.

Reconocimiento

Las obreras de Formicinae pueden reconocerse por su peciolo de un segmento y presencia de acidoporo. Dolichoderinae se le parece, pero las obreras de esta subfamilia no poseen acidoporo. Algunas formicinas poseen antenas con menos de 12 segmentos (12 en Dolichoderinae) y las mandíbulas poseen de 4 a 6 dientes (en algunas dolichoderinas hay numerosos dientes y denticulos). En

Formicinae el peciolo normalmente se ve claramente en vista lateral, en algunas dolichoderinas está muy reducido u oculto. Otras subfamilias neotropicales con peciolo de un segmento son Ectoninae (tribu Cheliomyrmecini), Ponerinae, Cerapachyinae y Leptanilloidinae, pero estas poseen las características del grupo ponerioideo y la sección doryilina (véase capítulo 1).

Distribución en campo

En campo las formicinas pueden ser arborícolas (*Camponotus*, *Myrmelachista*), habitantes del suelo (*Paratrechina*, *Gigantiops*, *Lasiophanes*), hojarasca

(*Brachymyrmex*) o subterráneas (*Acropyga*). Algunas presentan asociaciones con plantas (*Myrmelachista*) o con cóccidos (*Acropyga*).

Composición de la subfamilia

Comprende 13 tribus y 49 géneros vivientes (capítulo 3) en el mundo y 8 tribus y 15 géneros en México y la región Neotropical.

Brachymyrmecini: *Brachymyrmex*

Camponotini: *Camponotus*

Formicini: *Formica*, *Polyergus*

Gigantiopini: *Gigantiops*

Lasiini: *Acanthomyops*, *Lasius*, *Myrmecocystus*,
Paratrechina, *Prenolepis*

Melophorini: *Lasiophanes*

Myrmelachistini: *Myrmelachista*

Plagiolepidini: *Acropyga*, *Anoplolepis*, *Plagiolepis*

Tribus y géneros neotropicales

Tribu Brachymyrmecini

Comprende varios géneros de tamaño más bien pequeño, la mayoría de ellos del Viejo Mundo. Hasta el presente no existen sinapomorfias para la tribu. Al parecer, varios es de estos géneros están asociados a plantas, especialmente leguminosas (Agosti 1991).

Género *Brachymyrmex* Mayr (Figura 21.1)

Pequeñas, habitantes de suelo y hojarasca. Antenas de 9 segmentos, sin maza antenal. Normalmente se coleccionan con trampas Winkler o embudos de Berlesse. Se conocen unas 35 especies (sin contar subespecies y variedades) ampliamente distribuidas en la región Neotropical. No hay revisiones modernas: Santschi (1923) ofrece una clave que, aunque muy antigua, es la única opción de identificación al momento.

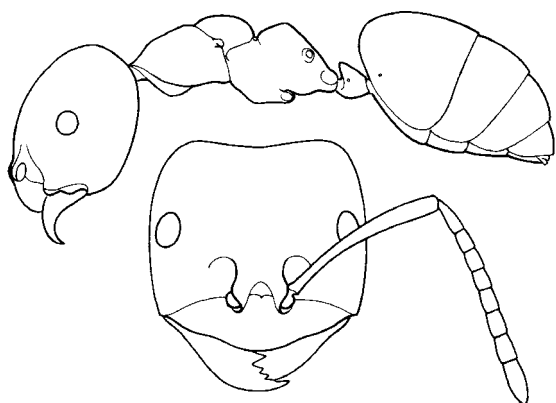


Figura 21.1 *Brachymyrmex*

Tribu Camponotini

Esta tribu comprende en la región Neotropical un sólo género, *Camponotus*. En el Viejo Mundo comprende varios géneros, siendo el más abundante *Polyrhachis*. Este género y algunos otros camponotinos pueden ser sinónimos de *Camponotus* (Brady *et al.* 2000).

Género *Camponotus* Mayr (Figura 21.2)

Tamaño variable, desde pequeñas hasta muy grandes. El margen posterior del clipeo está alejado de los alveólos antenales por una distancia igual o mayor al diámetro de estos alveólos. No hay abertura de la glándula metapleurale. Estos dos rasgos separan este género de los demás formicinos. El mesosoma presenta variedad en las especies, sin espinas, con espinas y angulaciones, y el propodeo también presenta variación, desde cuadrado hasta angulado en vista dorsal. Algunas obreras y soldados tienen la cabeza modificada para obstruir las entradas a los nidos.

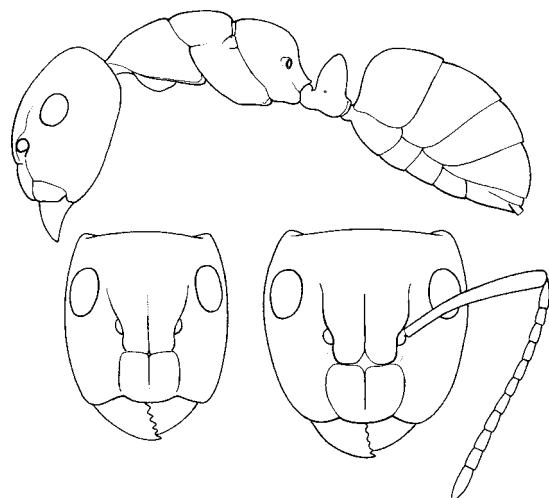


Figura 21.2 *Camponotus*

La mayoría de especies son di o polimórficas, monomórficas en el grupo *C. chartifex* (= *Dendromyrmex*, Fernández 2002). En general se consideran omnívoras con colonias de tamaño

variable en el suelo, bases o copas de árboles. En algunas partes estas hormigas son muy comunes, *Camponotus* se encuentra desde el nivel del mar hasta más de 3.000 metros, casi hasta la línea de páramo.

Camponotus es un género enorme con casi 1.000 especies, subespecies y variedades descritas para la Región Neotropical. Hay revisiones de los subgéneros *Myrmothrix* (Hashmi 1973), *Myrmentoma* (MacKay y MacKay 1997), *Myrmostenus* (MacKay 1997) y *Dendromyrmex* (Fernández 2002). MacKay está actualmente revisando el género para la región Neotropical, cuyo número real se aproxima a las 400 especies.

Tribu Formicini

Agosti (1994) estudió la filogenia de esta tribu y propuso siete géneros. Para Agosti (1994) la tribu posee tres sinapomorfias: espiráculo propodeal pequeño y elipsoide, pelos sobre el margen posterior del ala anterior sobresaliendo sobre las márgenes, y proventrículo con sépalos. Este grupo es holártico con dos géneros representados en México.

Género *Formica* Linnaeus (Figura 21.3)

Hormigas de tamaño mediano. Antenas de 12 segmentos, alvéolos antenales situados cerca al margen del clipeo, mandíbulas triangulares con 7 o más dientes. Según Agosti (1994) este género no posee autoapomorfias, por lo cual puede considerarse sinónimo senior de *Polyergus* y *Rossomyrmex*. El nodo que agrupa a los géneros *Formica*, *Polyergus* y *Rossomyrmex* corresponde al número de denticulos mandibulares (cinco a nueve en obreras) (Agosti 1994). Bolton (1995) menciona seis especies de este género para la región Neotropical, aunque Rojas-Fernández (1996) lista tres especies para México.

Género *Polyergus* Latreille (Figura 21.4)

Hormigas de tamaño mediano. Antenas de 12 segmentos, alvéolos antenales situados cerca al margen del clipeo, mandíbulas falcadas, sin dientes. Estas hormigas son esclavistas atacando nidos de *Formica* (Topoff 1999). Aunque Bolton (1995) no incluye *Polyergus* entre los formicinos neotropicales, Johnson y Ward (2002) incluyen una especie de Baja California, México.

Tribu Gigantiopini

Género *Gigantiops* Roger (Figura 21.5)

Único género de la tribu con una sola especie, *G. destructor*, común en las tierras bajas de la región Neotropical. Se separa fácilmente de las demás formicinas por sus enormes ojos

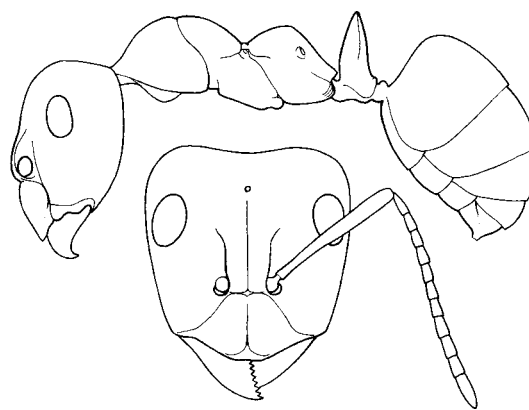


Figura 21.3 *Formica*

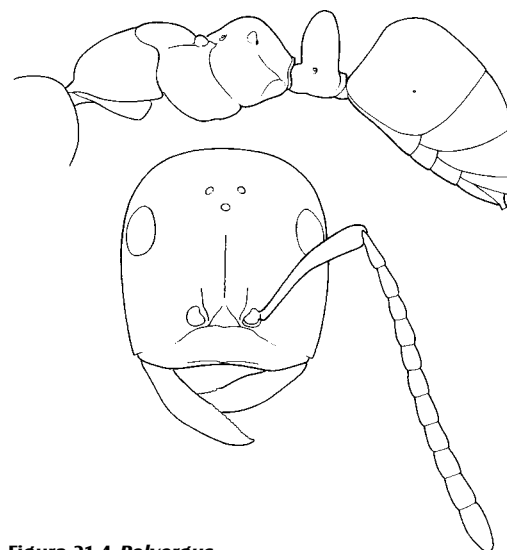


Figura 21.4 *Polyergus*

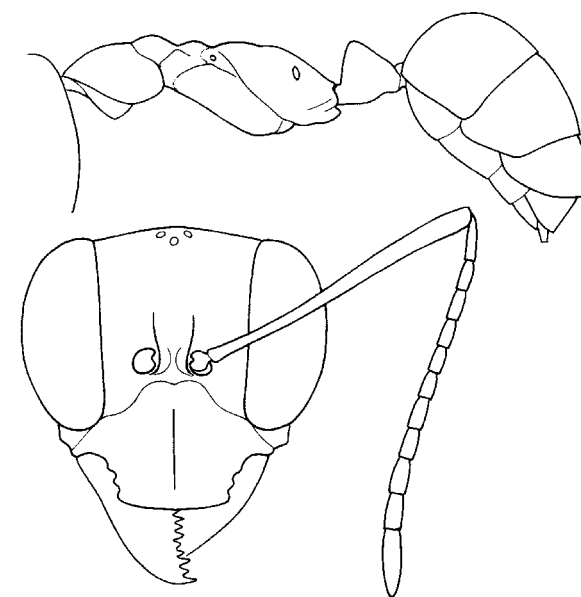
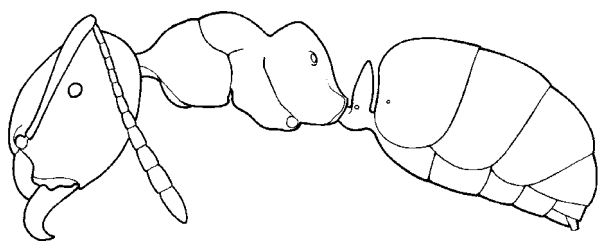
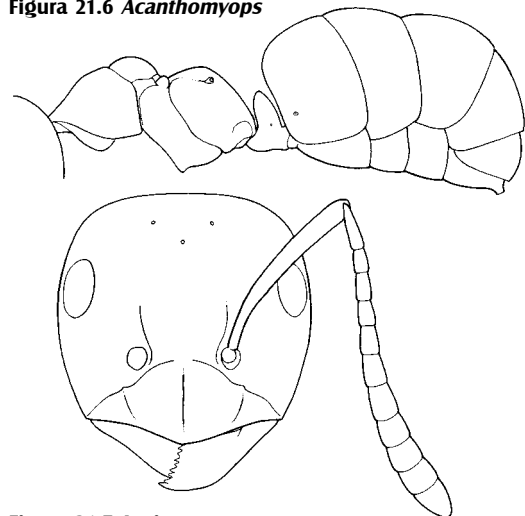
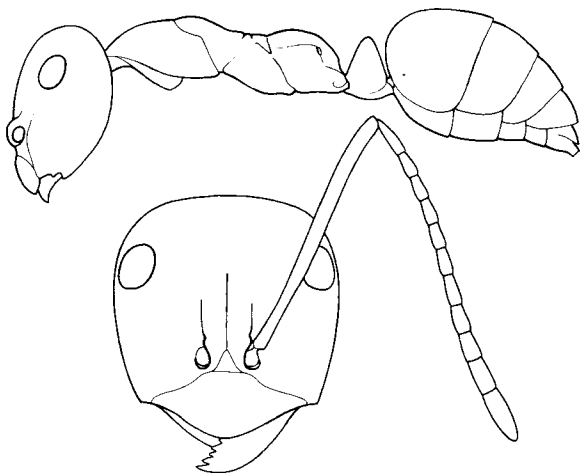
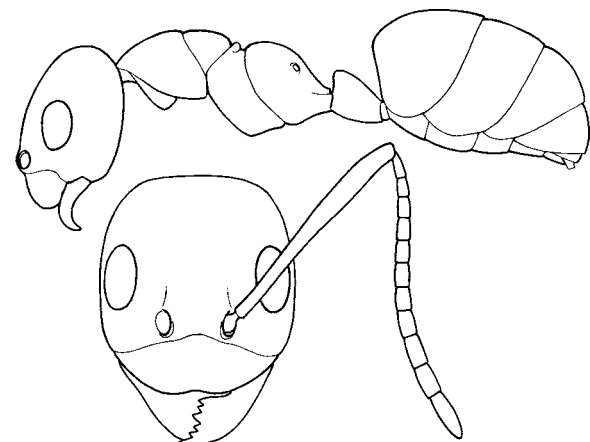


Figura 21.5 *Gigantiops*

Figura 21.6 *Acanthomyops*Figura 21.7 *Lasius*Figura 21.8 *Myrmecocystus*Figura 21.9 *Paratrechina*

(Figura 21.5). Son negras y se ven buscando su alimento solitariamente en el suelo del bosque. Kempf y Lenko (1968) describen aspectos de su biología y Blum *et al.* (1983) estudian la química exocrina de la especie.

Tribu Lasiini

No existen sinapomorfias propuestas para esta tribu, aunque algunas potenciales son las coxas posteriores separadas y la forma de articulación del pecíolo al gaster (Agosti 1991; Bolton 1994).

Género *Acanthomyops* Mayr (Figura 21.6)

Se distingue de los demás Lasiini por su fórmula palpal reducida a 3,3. Se registra una especie en México (Rojas-Fernández 1996).

Género *Lasius* Fabricius (Figura 21.7)

Mandíbulas con más de 7 dientes, área cóncava pequeña en la cara anterior del primer tergo, mesotórax sin constricción después del pronoto. Tres especies conocidas en México (Rojas-Fernández 1996).

Género *Myrmecocystus* Wesmael (Figura 21.8)

Son las conocidas hormigas de la miel de las zonas áridas de EEUU y México. Psamóforo presente y palpos maxilares inusualmente largos, con el cuarto segmento tan largo o más que los dos siguientes. Poseen una casta, las llamadas “repletas”, que almacenan sustancias parecidas a la miel para servir de consumo a los demás miembros de la colonia. Rojas-Fernández (1996) reconoce 13 especies para México.

Género *Paratrechina* Motschoulsky (Figura 21.9)

Hormigas pequeñas, generalmente asociadas al suelo en sitios naturales y con disturbios. Se separan de las demás formicinas por los pelos gruesos y erectos en la cabeza y promesonoto, así como la típica dentición. En América ninguna otra hormiga posee estas dos características juntas. Una especie, *P. longicornis* es muy común y abundante localmente. *P. fulva*, la “hormiga loca” es una plaga importante en algunas partes (Zenner 1990).

Paratrechina es un género cosmopolita taxonómicamente difícil, con numerosas especies y subespecies descritas. El género solamente se ha revisado para el Neártico (Trager 1984).

Género *Prenolepis* Mayr (Figura 21.10)

Mandíbulas con 6 dientes (raramente 7). Mesotórax con constricción después del pronoto. Dos especies en México (Rojas-Fernández 1996).

Tribu Melophorini

Varios géneros conocidos, la mayoría del Viejo Mundo, especialmente Australia. Brown (1955) ofreció algunas notas sobre la tribu.

Género *Lasiophanes* Emery (Figura 21.11)

Hormigas de tamaño pequeño a mediano, con numerosos dientes en las mandíbulas. Vive en zonas abiertas al sur de Sudamérica. Kusnezov (1978) ofrece una clave para las cinco especies conocidas.

Tribu Myrmelachistini

Tribu monotípica conocida sólo de la Región Neotropical.

Género *Myrmelachista* Roger (Figura 21.12)

Único género de la tribu Myrmelachistini, limitado a la región Neotropical. Hormigas pequeñas, habitantes de copas de los árboles en los bosques bajos. Se distinguen por un mazo antenal visible, característica ausente en las demás formicinas neotropicales. Antenas de menos de 12 segmentos. Cuerpo más o menos alargado.

Amplia distribución en la región Neotropical. No existen revisiones ni claves para este grupo. En Wheeler (1934) se describen numerosas especies.

Tribu Plagiolepidini

No se conocen sinapomorfias para esta tribu, que alberga varios géneros más bien pequeños en tamaño y habitantes del suelo en su mayoría.

Género *Acropyga* Roger (Figura 21.13)

Hormigas pequeñas, amarillentas de ojos reducidos y con antenas con menos de 12 segmentos. Son habitantes del suelo con asociación con cochinillas (Coccoidea) en las raíces.

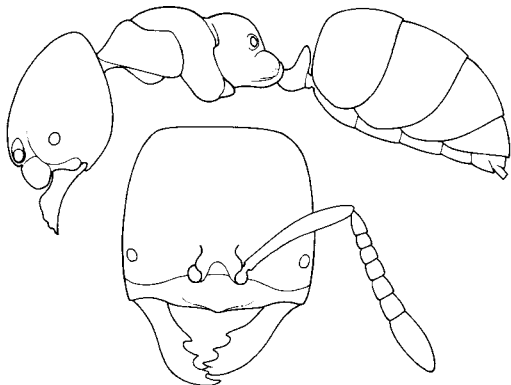


Figura 21.13 *Acropyga*

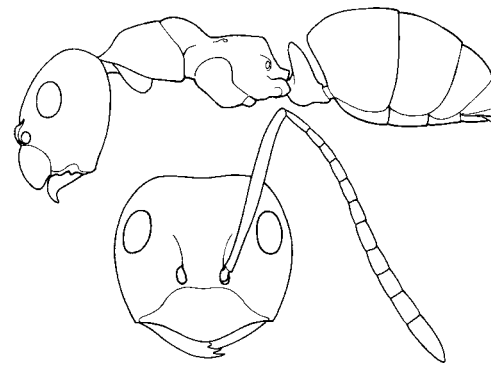


Figura 21.10 *Prenolepis*

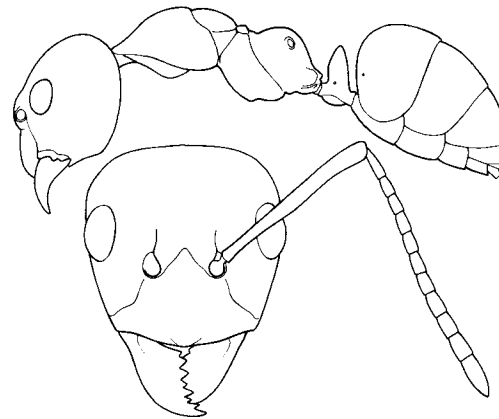


Figura 21.11 *Lasiophanes*

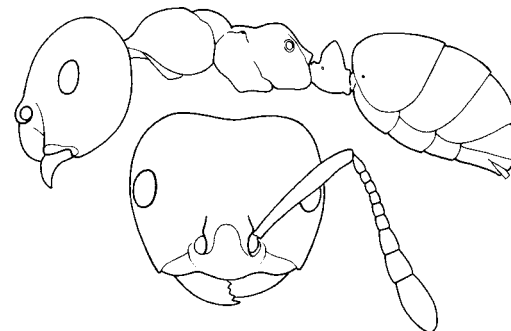


Figura 21.12 *Myrmelachista*

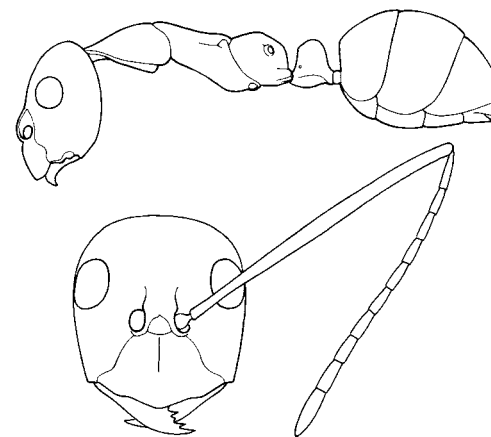


Figura 21.14 *Anoplolepis*

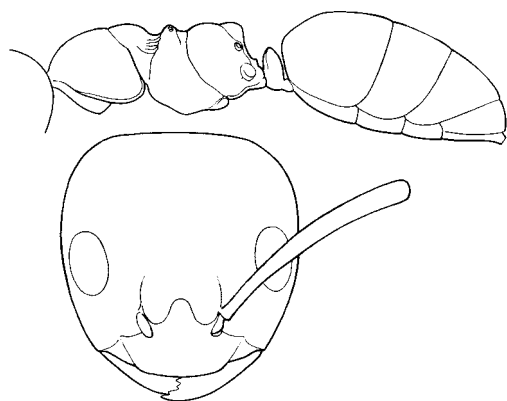


Figura 21.15 *Plagiolepis*

No existe revisión moderna del grupo. Wheeler (1935) trata algunos aspectos de la biología del género y Weber (1944) ofrece una revisión con claves.

Género *Anoplolepis* Santschi (Figura 21.14)

Antenas de 11 segmentos, mesonoto fusionado con el metanoto sin surco o impresión que los separe. Género del Viejo Mundo con una especie (*A. longipes*) introducida en México y Chile (Kempf 1972).

Género *Plagiolepis* Mayr (Figura 21.15)

Antenas de 11 segmentos, mesonoto separado del metanoto, con surco o impresión que los separe. Una especie, *P. alluaudi*, originaria del Viejo Mundo introducida en Bermudas y Antillas (Kempf 1972).

Literatura citada

- Agosti, D. 1991. Revision of the oriental ant genus *Cladomyrma*, with an outline of the higher classification of the Formicidae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 16:293-310.
- Agosti, D. 1994. The phylogeny of the ant tribe Formicini (Hymenoptera: Formicidae) with the description of a new genus. *Systematic Entomology* 19:93-117.
- Blum, M. S., T. H. Jones, W. L. Overal, H. M. Fales, J. O. Schmidt y N. A. Blum. 1983. Exocrine chemistry of the monotypic ant genus *Gigantiops*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 57B(1):15-16.
- Bolton, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the World*. 222 pp. Harvard University Press, Cambridge.
- Bolton, B. 1995. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 29:1037-1056.
- Brady, S. G., J. Gadau y P. S. Ward. 2000. Systematics of the ant genus *Camponotus* (Hymenoptera: Formicidae): a preliminary analysis using data from the mitochondrial gene cytochrome Oxidase I, pp. 131-139 in A. D. Austin and M. Dowton, eds., *Hymenoptera: Evolution, Biodiversity and Biological Control*. CSIRO Pub., Australia.
- Brown, W. L. Jr. 1955. A revision of the Australian ant genus *Notoncus* Emery, with notes on the other genera of Melophorini. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 113(6):471-494.
- Fernández, F. 2002. Revisión de las hormigas *Camponotus* del subgénero *Dendromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Papeis Avulsos de Zoologia* (São Paulo) 42(4):47-101.
- Hashmi, A. A. 1973. A revision of the Neotropical ant subgenus *Myrmothrix* of genus *Camponotus*. *Studia Entomologica* (N.S.) 16:1-140.
- Johnson R.A. y P.S. Ward. 2002. Biogeography and endemism of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Baja California, México: a first overview. *Journal of Biogeography* 29:1009-1026.
- Kempf, W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. *Studia Entomologica* (N.S.) 15:3-344.
- Kempf, W. W. y K. Lenko. 1968. Novas observações e estudos sobre *Gigantiops destructor* (Fabricius) (Hymenoptera: Formicidae). *Papeis Avulsos de Zoologia* 21(22):209-230.
- Kusnezov, N. 1978. Hormigas Argentinas: Claves para su identificación. *Inst. Miguel Lillo Misc.*, Tucumán.
- MacKay, W. P. 1997. A revision of the Neotropical ants of the genus *Camponotus*, subgenus *Myrmostenus* (Hymenoptera: Formicidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 99(1):194-203.
- MacKay, W. P. y E. MacKay. 1997. A revision of the Neotropical ants of the *montivagus* species complex, genus *Camponotus*, subgenus *Myrmentoma* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 30(3):319-334.
- Rojas-Fernández, P. 1996. Formicidae (Hymenoptera), pp. 483-500 en J. Llorente, A. N. García y E. González, eds., *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Santschi, F. 1923. Revue des fourmis du genre "*Brachymyrmex*" Mayr. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 31:650-678.
- Shattuck, S. 1992. Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae and Formicinae. *Systematic Entomology* 17:199-206.
- Topoff, H. 1999. Slave-making Queens. *Scientific American* 11:84-90.

- Trager, J. P. 1984. A revision of the genus *Paratrechina* (Hymenoptera: Formicidae) of the Continental United States. *Sociobiology* 9(2):51-162.
- Weber, N. A. 1944. The Neotropical coccid-tending ants of the genus *Acropyga* Roger. *Annals of the Entomological Society of America* 37:89-122.
- Wheeler, W. M. 1934. Neotropical ants collected by Dr. Elisabeth Skwarra and others. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 77(5):157-240.
- Wheeler, W. M. 1935. Ants of the genus *Acropyga* Roger, with description of a new species. *Journal of the New York Entomological Society* 63:321-329.
- Zenner, I. 1990. Biological aspects of the “hormiga loca” *Paratrechina fulva* (Mayr) in Colombia, pp. 291-297 in R. K. van der Meer, K. Jaffé and A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective*. Westview Press, Boulder.

Capítulo 22

Subfamilia Myrmicinae

F. Fernández

Caracterización

Clípeo se extiende medialmente entre las carenas frontales. Receptáculos antenales inclinados (parte cerca de la línea media de la cabeza en nivel superior a la parte cercana a los bordes de la cabeza) o casi verticales. Antenas de 4 a 12 segmentos, sin maza antenal o con maza de 1 a 4 segmentos. Lóbulos frontales presentes en la mayoría de géneros, algunas veces muy desarrollados, raramente inconspicuos dejando expuestos los receptáculos antenales (*Perissomyrmex*, *Lenomyrmex*). Ojos normalmente presentes, reducidos o ausentes en algunos grupos. Sutura promesonotal ausente, aunque puede haber una débil línea impresa. Abertura de la glándula metapleurale no visible o ausente, si presente sin cubierta lamelada. Cavidades metacoxales cerradas, con los anillos cuticulares que rodean cada cavidad no interrumpidos. Lóbulos propodeales normalmente presentes, a veces reducidos. Pecíolo (segundo segmento abdominal) y pospecíolo (tercer segmento abdominal) presentes; el pecíolo con fusión tergoesternal. Primer segmento del gaster (cuarto del abdomen) con pre-escleritos diferenciados que encajan dentro del extremo posterior del pospecíolo. Esterno del helcio convexo y relativamente notorio, no oculto por el tergo. Sistema estridulatorio abdominal usualmente presente. Espiráculos abdominales 5-7 no visibles. Gaster (metasoma) sin fusión tergoesternal. Pigídio simple. Aguijón presente y funcional a reducido y no funcional.

Monofilia de la subfamilia

La subfamilia Myrmicinae es un grupo monofilético con las siguientes sinapomorfias: paraglosa ausente, fusión del

pronoto y mesonoto y esterno del helcio se une al tergo por los ápices (vista frontal).

Filogenia

Aunque la monofilia de la subfamilia no está en duda, no es clara su posición en la filogenia general de las subfamilias de Formicidae. En los recientes estudios filogenéticos en la familia Myrmicinae aparece como grupo basal en un nodo que contiene además Pseudomyrmecinae, Prionomyrmecini (= Nothomyrmecinae) y Myrmeciinae (Baroni Urbani *et al.* 1992). En el análisis de Grimaldi *et al.* (1997) Myrmicinae aparece como grupo hermano de Pseudomyrmecinae, y estas dos subfamilias ya no forman un nodo con las otras mencionadas arriba. Baroni Urbani (2000) refuerza la monofilia de Myrmicinae y Pseudomyrmecinae y coloca ambas subfamilias como grupo hermano de Myrmeciinae + Prionomyrmecini, aunque no sugiere sinapomorfias para toda esta agrupación.

No se ha realizado el estudio filogenético de la subfamilia en sus categorías internas. Debido a que es la subfamilia más grande, la resolución de las relaciones filogenéticas

de sus tribus y géneros es uno de los mayores retos en mirmecología.

Schultz y Meier (1995) exploran la filogenia de Attini y los grupos vecinos *Blepharidatta* y *Wasmannia*. En este estudio *Blepharidatta brasiliensis* (Blepharidattini) aparece como el grupo hermano de Attini dejando a este género parafilético. Observaciones preliminares en adultos de *Wasmannia* y *Blepharidatta* sugieren, no obstante, que Blepharidattini puede ser un grupo monofilético, el grupo hermano de Attini. Se necesitan más estudios para esclarecer este asunto, y especialmente nuevas colecciones (incluyendo formas inmaduras) en el poco estudiado género *Blepharidatta*.

De Andrade y Baroni Urbani (1999) sugieren que Cephalotini y Cataulacini (Viejo Mundo) son grupos hermanos. Estos autores también exploran la filogenia en las especies de *Cephalotes*.

Bolton (1998, 1999) demostró que Dacetini, Basicerotini y Phalacromyrmecini constituyen una unidad monofilética. Este autor sugiere posibles relaciones entre estas tribus y propone una filogenia para los géneros de Dacetini (Bolton 1999). Dietz (com. pers.) realiza el estudio de la filogenia y sistemática de Basicerotini.

Solenopsidini y Pheidologetonini pueden ser grupos vecinos (Bolton com. pers.). Bolton (1987) sugiere una serie de caracteres para la definición de Solenopsidini, siendo el más importante la posesión de una seda central clipeal anterior.

Reconocimiento

Las obreras de Myrmicinae pueden reconocerse por su pecíolo de dos segmentos (pecíolo y pospecíolo), abertura de la glándula metapleurale inconspicua, fusión entre el pronoto y mesonoto y ojos nunca muy grandes. En la región Neotropical las hormigas legionarias (Ecitoninae: Ecitonini) también poseen pecíolo y pospecíolo, pero en éstas

Adelomyrmex y *Baracidris* (Africa) comprenden una agrupación monofilética definida por las sedas lameliformes del borde interno de las mandíbulas (Fernández 2003b). Fernández (en prensa) estudia la filogenia y sistemática de estos géneros.

Excepto estas pocas agrupaciones carecemos de hipótesis recientes que muestren las relaciones de las categorías supraespecíficas de las hormigas mirmicinas. Las relaciones filogenéticas y límites de muchas tribus y géneros de mirmicinos constituyen el gran reto de este siglo.

Distribución en campo

En campo las mirmicinas presentan una diversidad de hábitos muy grande, acorde con la riqueza de especies en la subfamilia. Hay formas arborícolas (como *Cephalotes*, *Procryptocerus*, *Crematogaster*, *Daceton*, *Allomerus*) habitantes del suelo y hojarasca (Basicerotini, *Strumigenys*,

tas hay una abertura de la glándula metapleurale muy conspicua, con una lamela quitinizada sobre el orificio (Figura 18.2) y los ojos están muy reducidos o están ausentes. Otro grupo parecido es el de las Pseudomyrmecinae; en éstas los ojos son muy grandes y el escapeo y carenas son cortas (Figura 23.1).

Pyramica, *Leptothorax*, Myrmicini, Ocheto-myrmecini, Pheidologetonini, *Pheidole*, Solenopsidini, Stegomyrmecini, Stenammini, *Adelomyrmex*, *Tatuidris*). Algunas presentan asociaciones con plantas (*Allomerus*, *Crematogaster*), hongos (Attini) o con otras hormigas (*Crematogaster*).

Composición de la subfamilia

Comprende 24 tribus y unos 140 géneros vivientes en el Mundo y 19 tribus y 55 géneros en la región Neotropical (incluyendo México).

Grupo *Adelomyrmex*: *Adelomyrmex*.

Agroecomyrmecini: *Tatuidris*.

Attini: *Acromyrmex*, *Apterostigma*, *Atta*, *Cyphomyrmex*, *Mycetagoicus*, *Mycetarotes*, *Mycetophylax*, *Mycetosoritis*, *Myocephurus*, *Myrmicocrypta*, *Pseudatta*, *Sericomyrmex*, *Trachymyrmex*.

Basicerotini: *Basiceros*, *Eurhopalothrix*, *Octostruma*, *Protalaridris*, *Rhopalothrix*, *Talaridris*.

Blepharidattini: *Blepharidatta*, *Wasmannia*.

Cephalotini: *Cephalotes*, *Procryptocerus*.

Crematogastrini: *Crematogaster*.

Dacetini: *Acanthognathus*, *Daceton*, *Pyramica*, *Strumigenys*.

Formicoxenini: *Cardiocondyla*, *Leptothorax*.

Grupo *Lenomyrmex*: *Lenomyrmex*.

Metaponini: *Xenomyrmex*.

Myrmecini: *Myrmecina*, *Perissomyrmex*.

Myrmicini: *Hylomyrma*, *Myrmica*, *Pogonomyrmex*.

Ochetomyrmecini: *Ochetomyrmex*, *Tranopelta*.

Phalacromyrmecini: *Phalacromyrmex*.

Pheidolini: *Aphaenogaster*, *Messor*, *Pheidole*.

Pheidologetonini: *Carebara* (incluyendo *Oligomyrmex*, *Paedalgus*).

Solenopsidini: *Allomerus*, *Megalomyrmex*, *Monomorium*, *Oxyepoecus*, *Solenopsis*.

Stegomyrmecini: *Stegomyrmex*.

Stenammini: *Bariamyrma*, *Lachnomyrmex*, *Rogeria*, *Stenamma*.

Tetramoriini: *Tetramorium*.

Tribus y géneros neotropicales

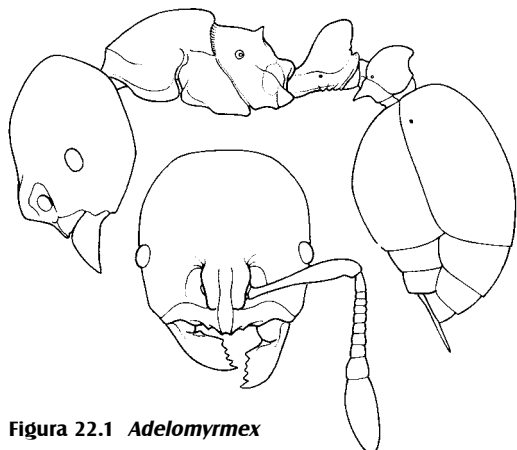


Figura 22.1 *Adelomyrmex*

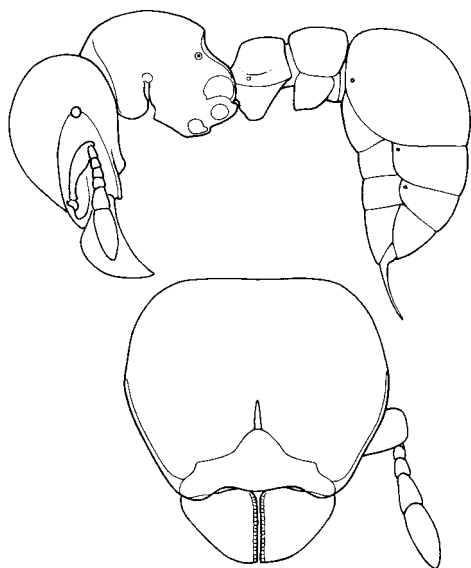


Figura 22.2 *Tatuidris*

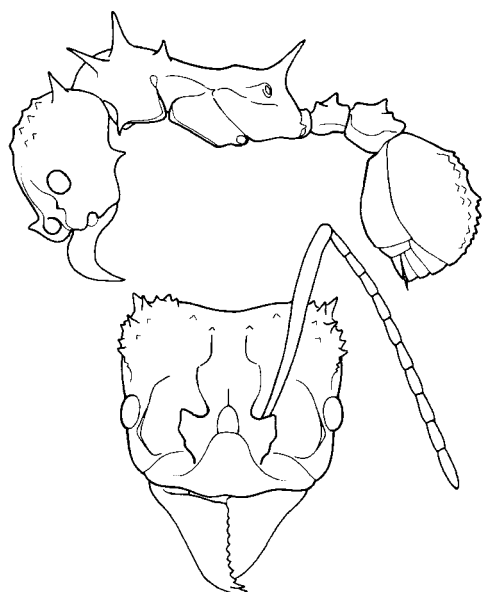


Figura 22.3 *Acromyrmex*

Grupo *Adelomyrmex*

Este grupo comprende los géneros *Adelomyrmex* (Neotrópico, Nueva Guinea, Samoa, Fiji) y *Baracidris* (Africa). Bolton (1981) fue el primero en sugerir la asociación de estos dos géneros con base en características de la cabeza. Análisis recientes (Fernández 2003b; Bolton, com. pers.) sugieren que los dos taxones están emparentados y constituyen un grupo monofilético. Como se señaló en la sección de filogenia de la subfamilia, ambos géneros presentan sedas modificadas como lamelas o espátulas en el borde interno de las mandíbulas, cerca al margen masticador. Una característica como esta no se ha observado en otras mirmicinas, y es una sinapomorfía robusta para ambos géneros. Si *Adelomyrmex* y *Baracidris* constituyen una tribu propia, o son un grupo monofilético dentro de otra tribu (como *Stenammini*), es un asunto por resolver.

Género *Adelomyrmex* Emery (Figura 22.1)

Género de hormigas pequeñas habitantes de hojarasca. Antenas de 12 segmentos con maza de 2 segmentos. Margen basal de las mandíbulas con diente. Clípeo elevado en la mitad, formando una plataforma que se proyecta anteriormente terminando en una estructura bidentada. Alrededor de 17 especies de México a Brasil y Paraguay (Smith 1947; Kempf 1972; Fernández y MacKay 2003; Fernández 2003b).

Tribu *Agroecomyrmecini*

Tribu conocida por dos géneros fósiles (*Agroecomyrmex* y *Eulithomyrmex*) y uno viviente. Brown y Kempf (1967) sugieren que esta tribu es basal dentro de Myrmicinae, en parte por la configuración de pecíolo y pospecíolo y la presencia de espolones apicales pectinados en las tibia media y posterior. En general éstas hormiga son robustas, compactas, con tegumento grueso y pecíolo sé-sil. Una posible sinapomorfía del grupo está en la disposición del ojo (Figura 22.2).

Género *Tatuidris* Brown y Kempf (Figura 22.2)

Hormigas de tamaño medio, de aspecto compacto, habitantes de hojarasca. Antenas de 7 segmentos, ojos en el extremo posterior de las escrobas antenales, pecíolo sé-sil, pospecíolo unido al gaster muy ampliamente. Género muy raramente coleccionado, conocido de una especie (*T. tatusia*), hasta hace poco registrada sólo para Mesoamérica (México a Salvador) y recientemente encontrada en Colombia (Fernández 2002b). Descripción en Brown y Kempf (1967).

Tribu Attini

La tribu Attini es endémica de la región Neotropical y una de las más comunes gracias a las conspicuas hormigas arrieras, parasol o *sauvas*, *Atta* y *Acromyrmex*. Antenas de 11 segmentos sin maza antenal. Todas sus especies recurren a los hongos como fuente de alimento.

Schultz y Meier (1995) han demostrado la monofilia de la tribu (con base en caracteres de formas inmaduras) y postulan que las hormigas *Wasmannia* y *Blepharidatta* son vecinas a esta tribu. Según estos autores, la tribu se distingue porque en el estadio de pupa el labro es corto y delgado, las mandíbulas tienen forma subcónica y hay presencia de vestigios de patas representados como hendiduras abiertas en el tegumento. Recientemente Brandão y Mayhé-Nunes (2001) propusieron la primera apomorfia para adultos en esta tribu: todas las hembras de Attini poseen un “anteclípeo” (una especie de pestaña lisa y aguda paralela al borde anterior del clípeo, en el mismo plano del clípeo). De esta estructura (o entre ésta y el clípeo) surge una seda mediana larga. Esta seda no surge de la misma línea en que surge la seda media característica de Solenopsidini (Bolton 1987) y otras Myrmicinae.

Se ha estudiado la biología del grupo (Weber 1972, 1982; Martin 1974), evolución de la agricultura (Mueller *et al.* 1998), origen y coevolución del mutualismo con hongos (Garling 1979; Chapela *et al.* 1994; Mueller *et al.* 2001) y filogenia molecular (Wetterer *et al.* 1998).

Aparentemente en Attini *Apterostigma* y *Myrmicocrypta* son grupos basales, mientras que *Atta*, *Acromyrmex* y *Trachymyrmex* son los grupos derivados (Schultz y Meier 1995; Brandão y Mayhé-Nunes 2001). *Cyphomyrmex*, que antes se postulaba como “primitivo” por su cultivo de levaduras, se considera ahora como derivado.

Género *Acromyrmex* Mayr (Figura 22.3)

Hormigas polimórficas, con el cuerpo ampliamente cubierto de espinas y tubérculos. El mesosoma presenta varios pares de espinas (más de tres pares) y el peciolo, pospeciolo y primer segmento del gaster presentan tubérculos pequeños. El género más cercano es *Atta*, cuyas obreras y soldados presentan tres pares de espinas en el mesosoma y el peciolo, pospeciolo y gaster sin proyecciones. Estas hormigas usan hojas y otras partes vegetales para nutrir los hongos que constituyen su alimento (Weber 1982). Schultz *et al.* (1998) registran un caso de parasitismo social incipiente en *A. insinuator*. No existen revisiones modernas; Santschi (1925) presentó claves para las especies y subespecies y Gonçalves (1961) revisó las especies de Brasil. Fowler (1988) revisó las especies de *Acromyrmex* subgénero *Moellerius*. Se han descrito alrededor de 26 especies. Brown (1973) y Hölldobler y Wilson (1990) colocan *Pseudoatta*, parásito social de

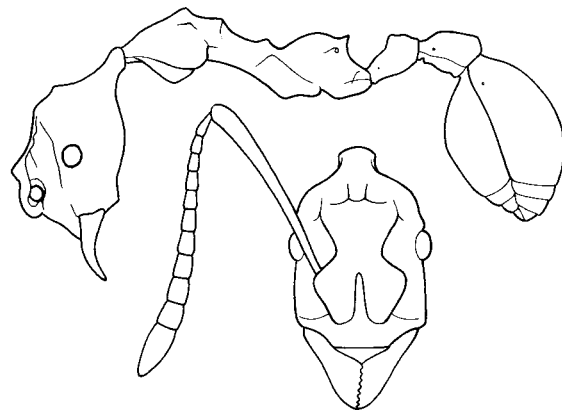


Figura 22.4 *Apterostigma*

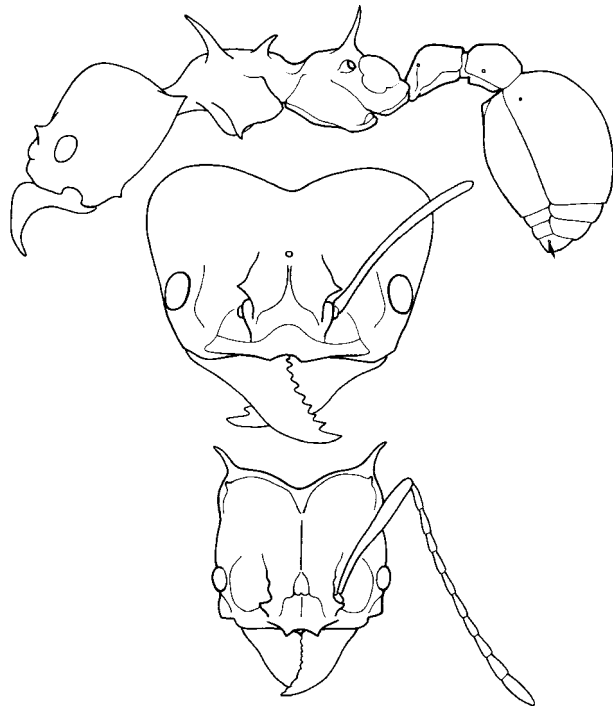


Figura 22.5 *Atta*

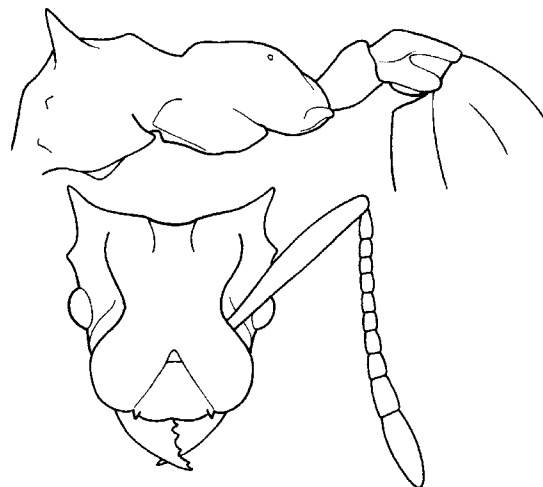
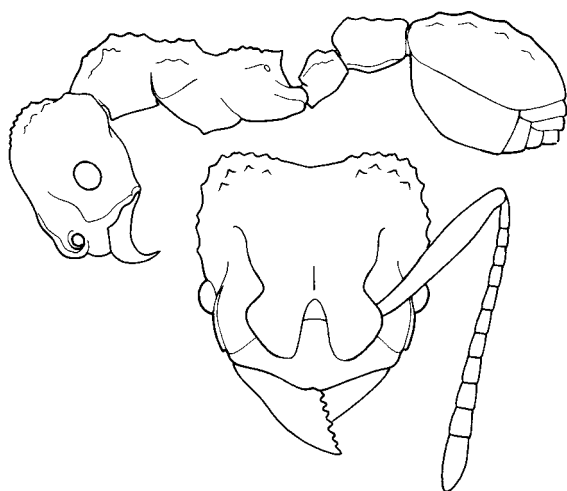
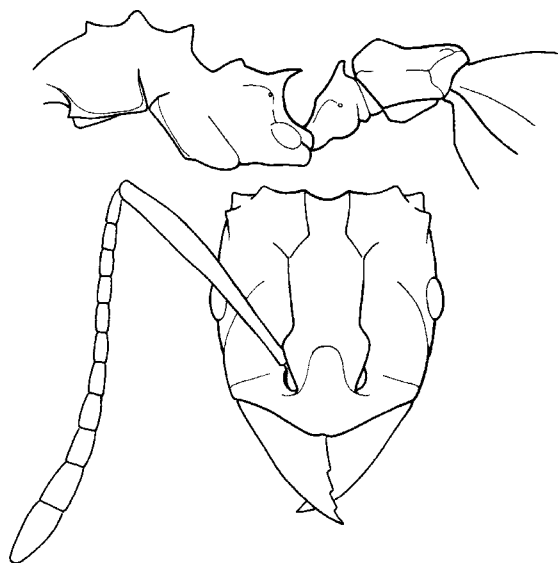
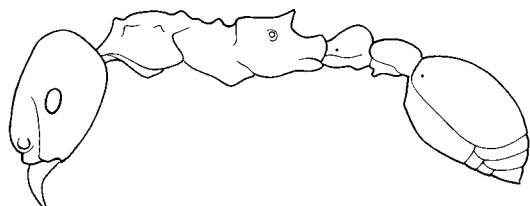


Figura 22.6 *Cyphomyrmex*

Figura 22.7 *Mycetagroicus*Figura 22.8 *Mycetarotes*Figura 22.9 *Mycetophylax*

Acromyrmex, como sinónimo de *Acromyrmex*. *Pseudoatta* se describió de una especie sin obreras, *P. argentina* (Gallardo 1916).

La definición de los límites entre los Attini “superiores” *Atta*, *Acromyrmex* y *Trachymyrmex* necesita de muchos estudios en lo morfológico, molecular y bioquímico. Particularmente crítica es la separación entre *Acromyrmex* y *Trachymyrmex*. Probablemente esta agrupación no sea sino un solo género de amplia distribución, abundancia, e importancia económica.

Género *Apterostigma* Mayr (Figura 22.4)

Hormigas de tamaño medio con el cuerpo desprovisto de espinas o tubérculos notorios. Lóbulos frontales anchos, mesosoma alargado, con aristas o crestas que varían de acuerdo con las especies; el primer segmento del tergo también puede tener una arista lateral. Una especie atípica posee la cabeza grande (Lattke 1999). Las hormigas nidifican en el suelo o algunas en el estrato arbóreo, con colonias pequeñas que cultivan jardines de hongos. En un caso se encontró *Ginergate*. El género comprende 48 especies de los bosques mesófilos de México a Argentina, revisadas por Lattke (1997, 1999).

Género *Atta* Fabricius (Figura 22.5)

Hormigas polimórficas, con el cuerpo cubierto de espinas y tubérculos. El mesosoma presenta tres pares de espinas y el peciolo, pospeciolo y primer segmento del gaster no poseen tubérculos como en *Acromyrmex*. Estas hormigas son muy conspicuas en las tierras bajas desde Texas a Argentina, donde forman las conocidas filas de obreras transportando pedazos de hojas. Se les llama arrieras, parasol, cortadoras de hojas o *sauvas*. Utilizan hojas, frutos, tallos y partes de flores para el cultivo de los hongos que constituyen su alimento (Weber 1972, 1982). Por esta razón tienen gran importancia económica, bien sea como enriquecedores del suelo o como plagas al diezmar algunos cultivos (Lofgren y Vander Meer 1986). Como *Acromyrmex*, este es un género muy importante que carece de revisiones recientes. Borgmeier (1959) ofrecen una revisión en alemán, poco accesible, para las 14 especies conocidas. MacKay y MacKay (1986) ofrecieron claves con ilustraciones para las especies de Colombia. Véase más arriba otras notas sobre *Atta* y *Acromyrmex*.

Género *Cyphomyrmex* Mayr (Figura 22.6)

Hormigas pequeñas, las cuales han adquirido, al parecer secundariamente, el cultivo de levaduras. Se distinguen por los lóbulos frontales, en vista frontal muy expandidos incluso hasta sobrepasar los márgenes laterales de la cabeza. Sólo unas pocas especies tienen estos márgenes menos anchos que la distancia entre los márgenes internos de los ojos. Habitantes de hojarasca y nidos en árboles, se conocen de

tierras bajas y región andina hasta los 2.000m. Grupo taxonómicamente difícil, revisado por Kempf (1964b, 1966) y Snelling y Longino (1992). Se conocen 37 especies, incluyendo una especie descrita por MacKay y Baena (1993). Adams *et al.* (2000) registran el caso de “agrodepredación” de una especie no descrita de *Megalomyrmex* en nidos de *Cyphomyrmex*.

Género *Mycetagroicus* Brandão y Mayhé-Nunes (Figura 22.7)

Género recientemente descrito (Brandão y Mayhé-Nunes 2001). Monomórficas, cuerpo cubierto con hoyuelos diminutos redondos y espaciados regularmente, cada hoyuelo con un pelo dispuesto profundamente, cada pelo un tercio del diámetro del hoyuelo. Escrobas antenales ausentes. Pronoto con una proyección lateral triangular en forma de espina. Pospeciolo siempre más grande que el peciolo. Tergo I con densas rúgulas toscas. El cuerpo de las obreras se cubre de partículas del suelo, aparentemente como en Basicerotini y Stegomyrmecini (Hölldobler y Wilson 1986). Se conoce de tres especies de Brasil (Brandão y Mayhé-Nunes 2001).

Género *Mycetarotes* Emery (Figura 22.8)

Este género se distingue por los ángulos occipitales tridentados (Figura 22.8). Se conoce de cuatro especies de Brasil. Nidos subterráneos, pequeños, con montículos de tierra a la entrada. Revisiones en Kempf (1961) y Mayhé-Nunes (1995).

Género *Mycetophylax* Emery (Figura 22.9)

Género raramente coleccionado, con las porciones laterales del clipeo aplanadas dorsoventralmente y formando una plataforma elevada entre las inserciones antenales. Con ocho especies (seis de Colombia a Argentina y dos sin describir, Brandão, en prensa). Santschi (1922) ofrece una clave para las especies entonces conocidas.

Género *Mycetosoritis* Wheeler (Figura 22.10)

Cuerpo con numerosos pelos simples; escrobas antenales con las márgenes ventrales bien definidas debajo de los ojos. Se conoce de 5 especies de EEUU, México, Brasil y Argentina revisadas en Kempf (1968). MacKay (1998) describe la especie mexicana.

Género *Mycocepurus* Forel (Figura 22.11)

Hormigas pequeñas; se pueden distinguir por el dorso del pronoto, con 10 a 12 espinas o dientes, y el peciolo dorsalmente con 4 dientes. Las espinas del promesonoto parecen formar un círculo en vista dorsal. Kempf (1963) reconoce cuatro especies desde México hasta Argentina; Mackay (1998) añade una nueva especie.

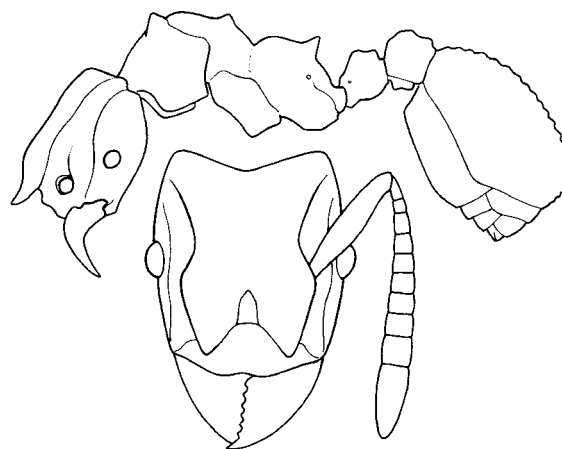


Figura 22.10 *Mycetosoritis*

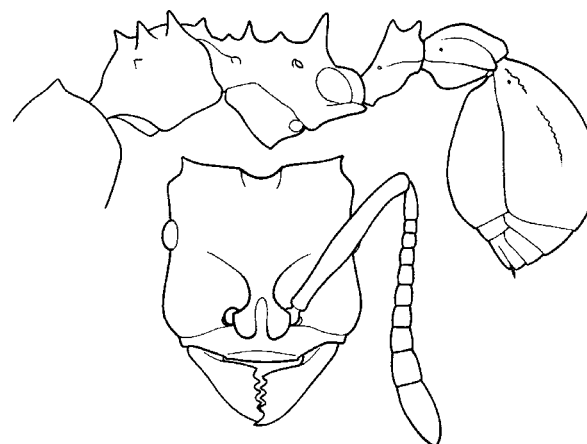


Figura 22.11 *Mycocepurus*

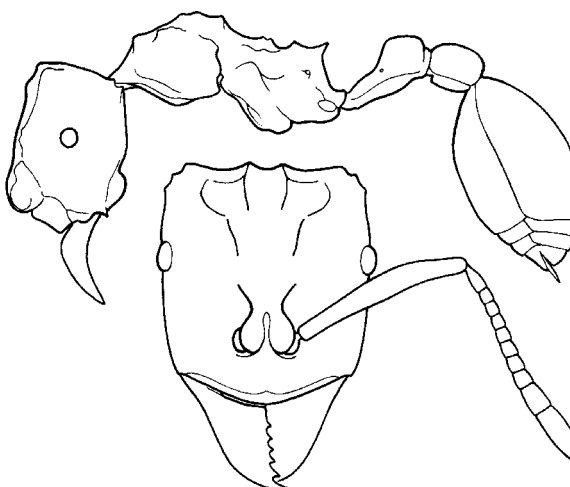
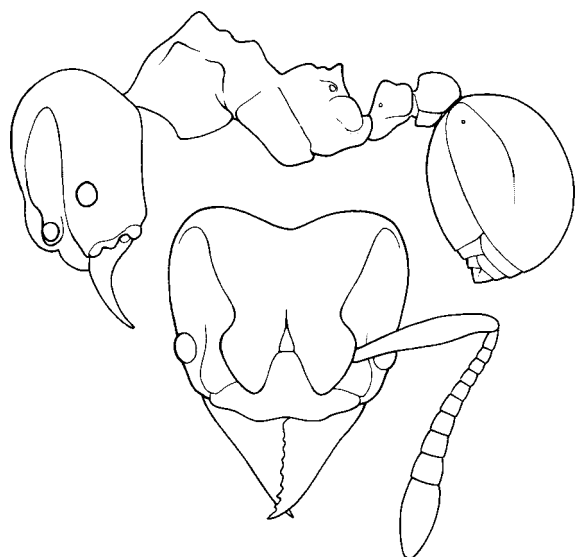
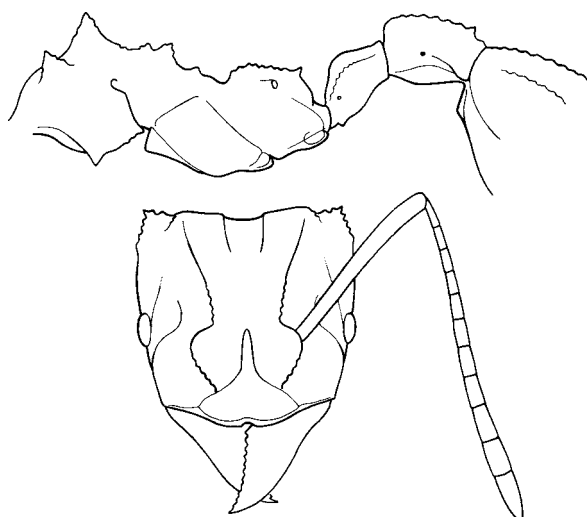
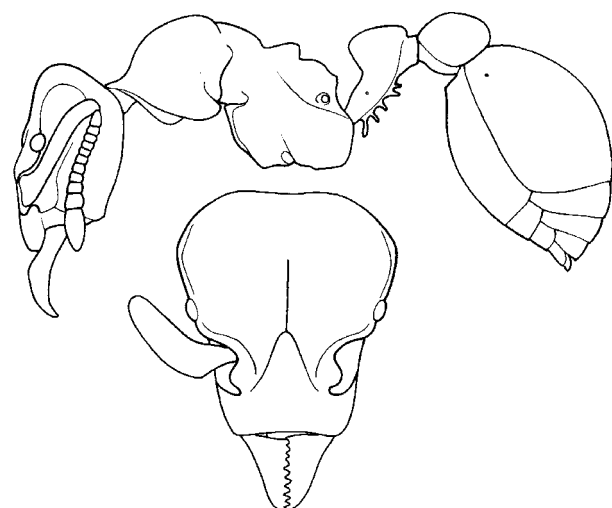


Figura 22.12 *Myrmicocrypta*

Figura 22.13 *Sericomymex*Figura 22.14 *Trachymyrmex*Figura 22.15 *Basiceros*

Género *Myrmicocrypta* F. Smith (Figura 22.12)

Hormigas pequeñas, habitantes de hojarasca. Todo el cuerpo con numerosos pelos escamiformes. Se conoce de unas 26 especies desde México hasta Argentina. No hay revisiones.

Género *Sericomymex* Mayr (Figura 22.13)

Tamaño medio, cuerpo con numerosos pelos simples, los cuales dan una apariencia mohosa al ejemplar cuando está seco. Se conocen 19 especies de México a Brasil, no revisadas. Wheeler (1916) ofrece una clave para las especies entonces conocidas.

Género *Trachymyrmex* Forel (Figura 22.14)

Tamaño mediano. Cuerpo con numerosos tubérculos, incluyendo el primer tergo del gaster. Monomórficas con las escrobas antenales amplias y poco profundas. El género más parecido es *Acromyrmex*, cuyas obreras son polimórficas. No hay revisiones para el género, del que se han descrito 41 especies. MacKay y MacKay (1997) describen una especie de México. Brandão y Mayhé-Nunes están revisando el género, cuyo número de especies puede estar alrededor de las 50 (Brandão, com. pers.).

Tribu Basicerotini

Bolton (1998) establece la monofilia del grupo de tribus Dacetini (Dacetini + Basicerotini + Phalacromyrmecini). Uno de los rasgos más interesantes de esta agrupación es que las mandíbulas nunca se cruzan, como ocurre en la gran mayoría de hormigas y el resto de Myrmicinae (excepto *Tatuidris* y *Lenomyrmex*). Otras características de grupo de tribus Dacetini: cabeza estrechándose anteriormente, carena preocular presente, pelos especializados en las partes bucales, labro especializado (Bolton 1998).

Bolton (1998) establece la monofilia de la tribu Basicerotini por características del labro (distalmente con surco transversal), tórulo (hipertrofiado y curvado hacia abajo), articulación estrecha del cuello del escapo, base del escapo desviada hacia abajo, fosa antenal separada de la escroba mínimo por una cresta, escroba debajo del ojo, foramen occipital en una depresión profunda, helcio (surge de una depresión cóncava), gaster (primer tergo y esterno marginado basalmente y con escultura rica en densos puntos).

Tribu actualmente en revisión por Dietz y Brandão, con unas 56 especies para el Neotrópico (Brandão, com. pers.).

Género *Basiceros* Schulz (Figura 22.15)

Habitantes de hojarasca, de movimiento lento y camuflaje con desechos del suelo (Hölldobler y Wilson 1986). Se separa de los demás géneros de la tribu por poseer antenas de 12 segmentos. Esta característica también la posee *Creightonidris*, donde las mandíbulas poseen un surco profundo. Revisión en Brown y Kempf (1960) y Brown (1974). Siete especies conocidas y limitadas a la región Neotropical, incluyendo *scambognathus*, originalmente descrita en el género *Creightonidris* Brown. Esta especie se conoce de hembras aladas, diferenciadas de *Basiceros* por los surcos profundos transverso-oblicuos en la superficie dorsal de la mandíbula.

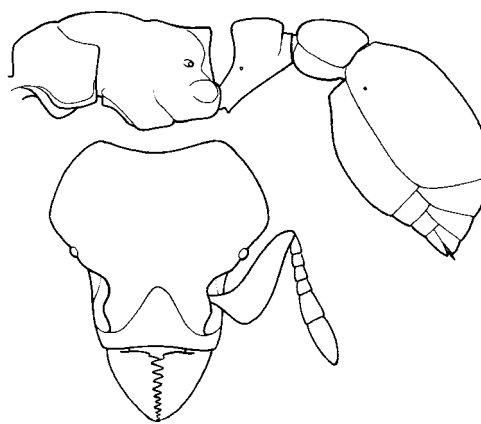


Figura 22.16 *Eurhopalothrix*

Género *Eurhopalothrix* Brown y Kempf (Figura 22.16)

Eurhopalothrix, *Rhopalothrix* y *Talaridris* poseen antenas con 7 segmentos. Mandíbulas triangulares con series de dientes que se cruzan cuando las mandíbulas están cerradas. Revisión en Brown y Kempf (1960). Diez especies en la región Neotropical.

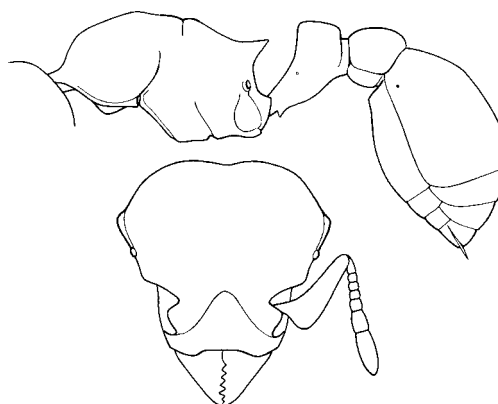


Figura 22.17 *Octostruma*

Género *Octostruma* Forel (Fig. 22.17)

Se separa de los otros Basicerotini por las mandíbulas con 8 segmentos. Las mandíbulas son triangulares y poseen series de dientes. Revisión en Brown y Kempf (1960) con especies adicionales descritas por Perrault (1988) y Palacio (1997). Doce especies conocidas.

Género *Protalaridris* Brown (Figura 22.18)

Antena de 9 segmentos. Mandíbula muy larga y delgada, curvada hacia arriba. Una especie (*P. armata*) de Colombia y Ecuador. Descripción en Brown (1980).

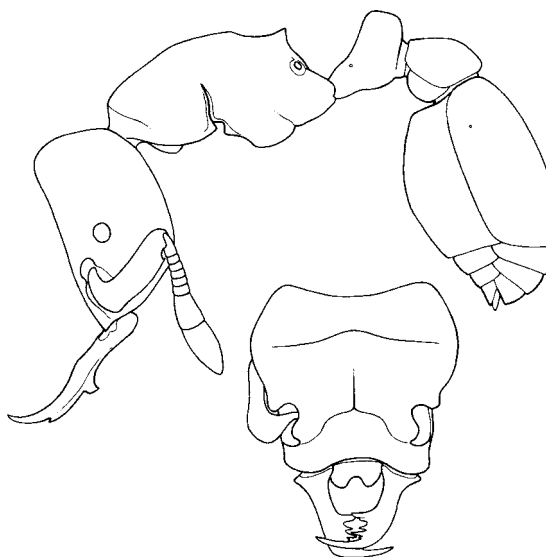


Figura 22.18 *Protalaridris*

Género *Rhopalothrix* Mayr (Figura 22.19)

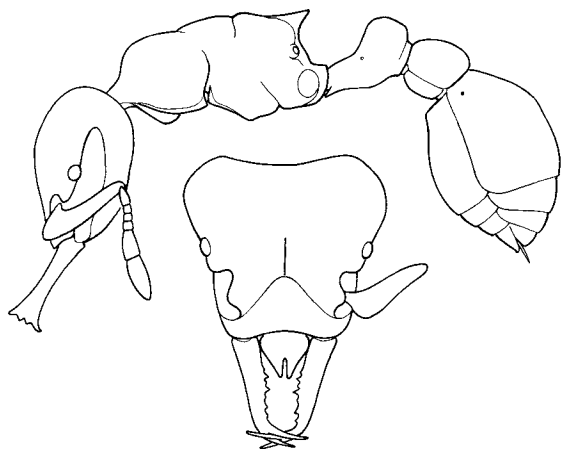
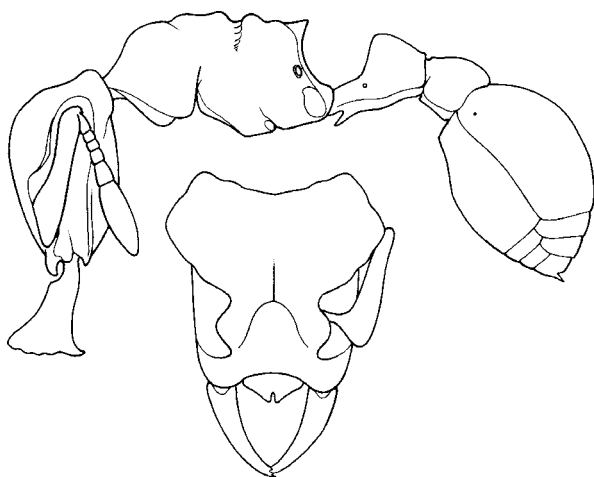
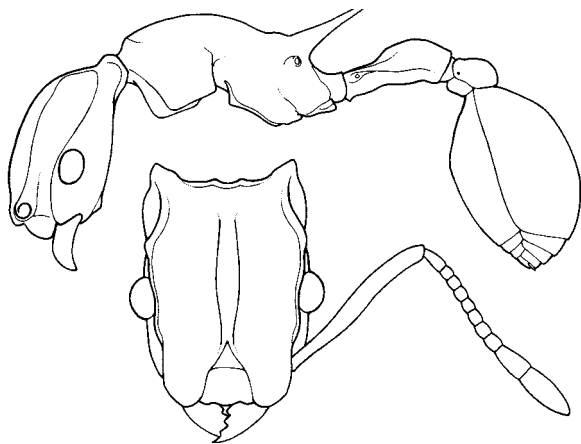
Antena de 7 segmentos, mandíbulas lineares. Cada mandíbula con un diente largo y conspicuo cerca al ápice. Revisión en Brown y Kempf (1960), quienes reconocen ocho especies para la región Neotropical.

Género *Talaridris* Weber (Figura 22.20)

Antena de 7 segmentos, mandíbulas lineares. Mandíbulas sin dientes que sobresalgan sobre los demás. Revisión en Brown y Kempf (1960). Género monotípico (*T. mandibularis*) Neotropical.

Tribu Blepharidattini

De acuerdo con las sinopsis más recientes (p.e. Bolton 1994, 1995) Blepharidattini es una tribu neotropical compuesta por

Figura 22.19 *Rhopalothrix*Figura 22.20 *Talaridris*Figura 22.21 *Blepharidatta*

dos géneros. La conformación clipeal ha sido uno de los motivos para agrupar a los dos géneros de abajo. Sin embargo, el análisis cladístico de Schultz y Meier (1995), que coloca a *Wasmannia* y *Blepharidatta* como grupos cercanos a Attini, sugiere que Blepharidattini es parafilético: una especie de *Blepharidatta* aparece más cercana a Attini que a las otras especies del género. Sin embargo, observaciones preliminares en adultos de ambos géneros sugieren que la tribu puede ser, en efecto, monofilética. Biología en Diniz *et al.* (1998).

Género *Blepharidatta* Wheeler (Figura 22.21)

Márgenes superiores de los surcos antenales casi paralelos, las esquinas occipitales extendiéndose hacia atrás como un par de procesos triangulares. Especies habitantes de hojarasca en la Amazonía (Diniz y Brandão, en prensa). Claves para las dos especies hasta ahora conocidas en Kempf (1967). Dos especies sin describir de Colombia y Brasil.

Género *Wasmannia* Forel (Figura 22.22)

Hormigas pequeñas habitantes de hojarasca. Surcos antenales grandes y poco profundos. Porción frontal de la cabeza con rúgulas irregulares longitudinales. Porciones laterales del clipeo se alzan formando una carena o pared bien definida en frente de las inserciones antenales.

Una especie del género, *W. auropunctata*, conocida con el nombre de “pequeña hormiga del fuego” es una peste importante en algunas partes (Chacón y Cherix 1988). Diez especies y varias subespecies sin revisión.

Tribu Cephalotini

Tribu endémica de la región Neotropical. De Andrade y Baroni Urbani (1999) establecen la monofilia de las tribus Cataulacini (un género del Viejo Mundo) y Cephalotini, y la monofilia de cada una de estas tribus. Estos autores reconocen dos géneros, *Procryptocerus* y *Cephalotes*. En general se trata de hormigas arborícolas muy tímidas, lentas y de cuerpos un poco aplastados dorso ventralmente y con espinas o angulaciones en el mesosoma, pecíolo y pospecíolo. Los lóbulos frontales se expanden lateral y anteriormente, especialmente en *Cephalotes*. Wheeler (1984) explora la filogenia de algunos géneros de la tribu usando caracteres de comportamiento; De Andrade y Baroni Urbani (1999) exploran la filogenia de la tribu y de las especies de *Cephalotes* s.l. De Andrade y Baroni Urbani (1999) proponen cuatro sinapomorfias para la tribu: proventrículo en machos y hembras en forma de hongo; celda radial en hembras abierta; gonostilo en obreras con sensilos basicónicos y cámara de las valvas modificada en obreras. Kempf (1951, 1958, 1964a, 1973b) provee los trabajos clásicos en la taxonomía de la tribu.

Género *Cephalotes* Latreille (Figura 22.23)

Lóbulos frontales muy expandidos en vista frontal, ocultando las porciones laterales del clipeo y sobrepasando el margen anterior de éste. De Andrade y Baroni Urbani (1999) revisan el género, establecen su filogenia y ofrecen claves para las 131 especies.

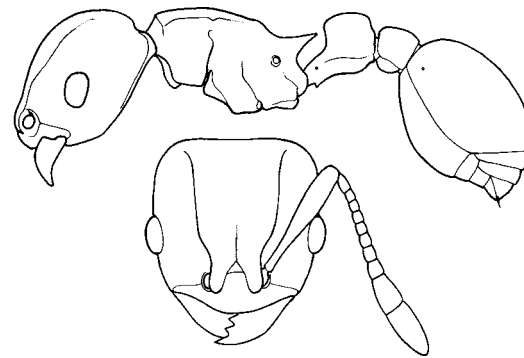


Figura 22.22 *Wasmannia*

Género *Procryptocerus* Emery (Figura 22.24)

Carenas frontales ampliamente separadas, divergiendo posteriormente y usualmente escondiendo los márgenes laterales de la cabeza detrás del nivel de los ojos. Revisión en Kempf (1951), aunque las claves son un poco difíciles de interpretar. Recientemente Longino y Snelling (2002) revisaron el género para América Central, reconociendo 14 especies para esta región. Se conocen 44 especies.

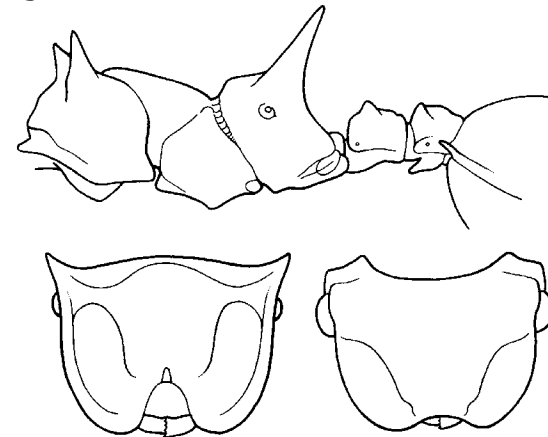


Figura 22.23 *Cephalotes*

Tribu Crematogastrini

Tribu monotípica, compuesta por numerosas especies que viven principalmente en los árboles de los trópicos. Algunas especies hacen parte de los grupos dominantes de mosaicos de hormigas (Majer 1993), formando asociaciones con otros grupos.

Género *Crematogaster* Lund (Figura 22.25)

La inserción del pospeciolo con el gaster (articulación con la superficie dorsal del tergo abdominal) permite reconocer a este género (y la tribu) de los demás Myrmicinae. En vista dorsal el gaster en forma de corazón. En la naturaleza muchas obreras andan con el gaster alzado y proyectado hacia adelante. Se han descrito más de 200 especies, subespecies y variedades para la región Neotropical, las cuales demandan urgentemente una revisión. Longino (2003) revisa las especies de Costa Rica, proponiendo sinonimias y nuevas especies. Varias de las especies tratadas en esta revisión tienen amplia distribución.

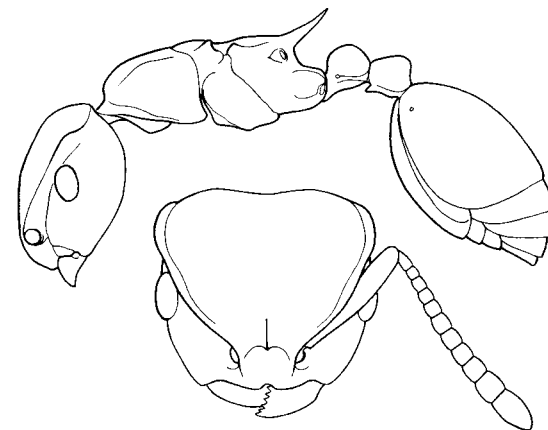


Figura 22.24 *Procryptocerus*

Tribu Dacetini

Parte del grupo de tribus Dacetini (véase sinapomorfías en Basicerotini). Bolton (1998) propuso dos sinapomorfías para Dacetini: mandíbula con un proceso cuticular que se proyecta medialmente, sobre el margen interno y cerca a la base (proceso basimandibular); superficie dorsal del labro con una impresión o un par de impresiones medialmente sobre el escudo labral. Bolton (1999) define los géneros de la tribu (*Acanthognathus*, *Daceton*, *Pyramica*, *Strumigenys*, *Orectognathus*, *Microdaceton*, *Colobostruma*, *Mesostruma* y *Epopostruma*) y propone la filogenia de los mismos. Brown y Wilson (1959), Hölldobler y Wilson (1990), Dietz y Brandão (1993); y Bolton (1999) discuten la evolución de la configuración de las mandíbulas en la tribu. Baroni Urbani y De Andrade (1994) describen fósiles en la tribu y aportan discusión a la taxonomía de la tribu.

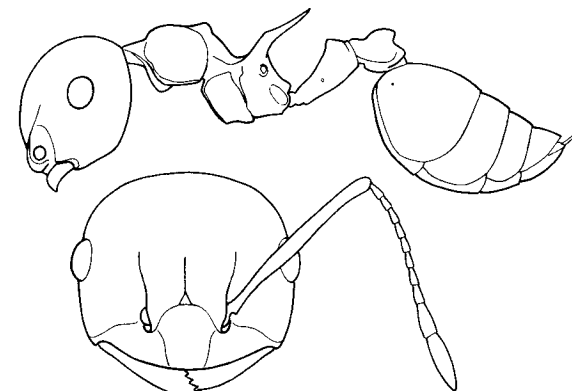
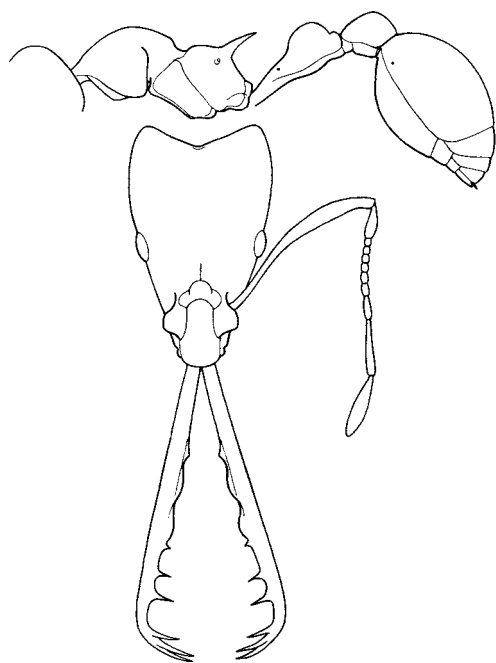
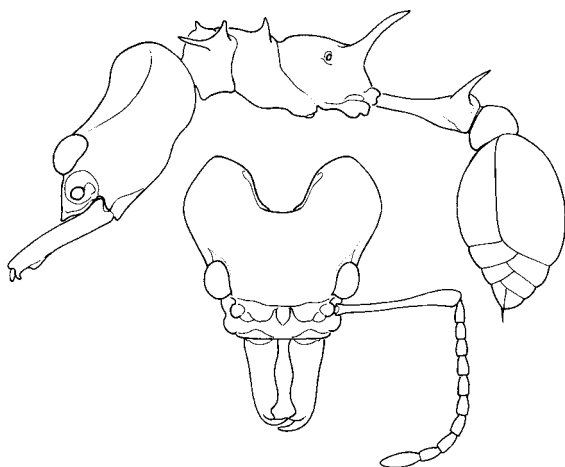
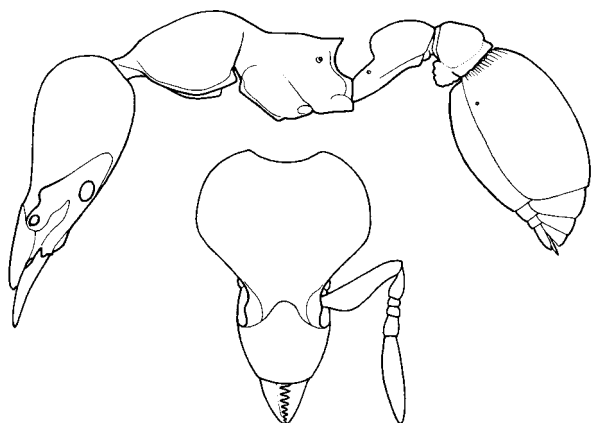


Figura 22.25 *Crematogaster*

Figura 22.26 *Acanthognathus*Figura 22.27 *Daceton*Figura 22.28 *Pyramica*

Género *Acanthognathus* Mayr (Figura 22.26)

Cabeza en forma de corazón, con mandíbulas largas y lineares. Hormigas epígeas. Revisión en Brown y Kempf (1969) y Bolton (2000). Seis especies descritas.

Género *Daceton* Perty (Figura 22.27)

Cabeza en forma de corazón, con las mandíbulas cortas y robustas. Género monotípico con la única especie (*D. armigerum*) altamente polimórfica (Moffet y Tobin 1991). Arborícolas y depredadoras.

Género *Pyramica* Roger (Figura 22.28)

Pyramica y *Strumigenys* son dos géneros muy cercanos entre sí, con lamela basal, fórmula palpal muy reducida y estructuras espongiiformes sobre el peciolo y pospeciolo. Las especies de estos dos géneros son pequeñas a diminutas, habitantes de hojarasca, donde cazan colémbolos y otros pequeños artrópodos. Bolton (1999) revisa la evolución del mecanismo de acción de las mandíbulas en estos grupos.

Pyramica posee el labro con los lóbulos distales exageradamente alargados. En general *Pyramica* posee las mandíbulas más cortas y triangulares que *Strumigenys*. Bolton (2000) revisa las especies y Lattke y Goitía (1997) ofrecen una clave en español para la mayoría de especies neotropicales. Cien especies descritas para la región Neotropical.

Género *Strumigenys* F. Smith (Figura 22.29)

Véase arriba para la caracterización de los géneros *Pyramica* + *Strumigenys*. Labro con los lóbulos distales reducidos. En general las mandíbulas lineares. Revisión en Bolton (2000) y claves en español para la mayoría de especies en Lattke y Goitía (1997). Se han descrito 82 especies para la región Neotropical.

Tribu Formicoxenini

Tribu heterogénea con muchos géneros pobremente definidos, la mayoría de éstos holárticos (Bolton 1994). Dos géneros en la región Neotropical.

Género *Cardiocondyla* Emery (Figura 22.30)

Hormigas pequeñas, con las porciones laterales del clipeo aplanadas dorsoventralmente, notoriamente prominentes sobre las mandíbulas. Ojos grandes, situados hacia el margen anterior de la cabeza, propodeo con espina. En la región Neotropical se encuentran algunas especies distribuidas por el comercio. MacKay (1995) provee clave para las especies en América. Dos especies en el Neotrópico.

Género *Leptothorax* Mayr (Figura 22.31)

Un género grande y difícil de caracterizar. En el sentido de Bolton (1982, 1994) incluye los nombres *Nesomyrmex* y *Macromischa*. La mayoría de las especies poseen el tórax ligeramente convexo en vista lateral, con pelos gruesos y erectos, y el peciolo posee tubérculos. Las especies antes incluidas en el grupo “*Macromischa*” poseen peciolo con largos pedúnculos. Revisiones en Kempf (1959, “*Nesomyrmex*”), Baroni Urbani (1978, “*Macromischa*”), Fontenla (2000) y MacKay (2001, “*Myrafant*”). Alrededor de 90 especies en el Neotrópico.

Grupo *Lenomyrmex*

Género *Lenomyrmex* Fernández y Palacio (Figura 22.32)

Lenomyrmex, descrito recientemente (Fernández y Palacio 1999) plantea problemas en cuanto a su ubicación en alguna de las tribus de la subfamilia. Aunque el género posee varios atributos exclusivos (véase más abajo) no puede ubicarse satisfactoriamente en alguna de las agrupaciones supragenéricas de Myrmicinae. Bolton (com. pers.) inicialmente sugirió su inclusión en Pheidolini, principalmente gracias a la configuración del mesosoma. Sin embargo, la filogenia y límites de Pheidolini no es clara, por lo cual puede ser prematuro la inclusión de *Lenomyrmex* en esa tribu.

Este género se distingue por los receptáculos antenales casi expuestos en su totalidad y mandíbulas semitriangulares cuyos ápices no se cruzan cuando las mandíbulas están cerradas. Los bordes internos de las mandíbulas poseen una serie de microclavijas insertadas en el tegumento. Cinco especies de Panamá, Colombia y Ecuador (Fernández y Palacio 1999; Fernández 2001). Longino (com. pers.) ha descubierto una especie más en Costa Rica.

Tribu *Metaponini*

Cuatro géneros sin una clara sinapomorfia. Bolton (1994) inicialmente coloca a *Xenomyrmex* dudosamente en esta tribu, aunque su ubicación final puede estar en otro complejo de géneros (Bolton, com. pers.).

Género *Xenomyrmex* Forel (Figura 22.33)

Hormigas pequeñas, raramente coleccionadas. Peciolo sécil, subcilíndrico. Revisión en Creighton (1957). Unas tres especies en Centroamérica y Colombia.

Tribu *Myrmecini*

Moffet (1986) sugiere como una posible sinapomorfia para esta tribu la reducción de las partes laterales del clípeo a una lamela o banda estrecha, con lo que los alvéolos antenales

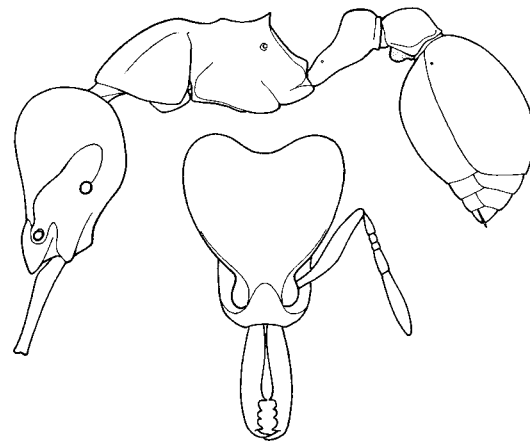


Figura 22.29 *Strumigenys*

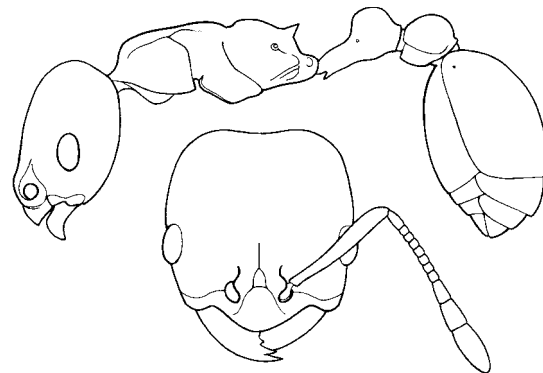


Figura 22.30 *Cardiocondyla*

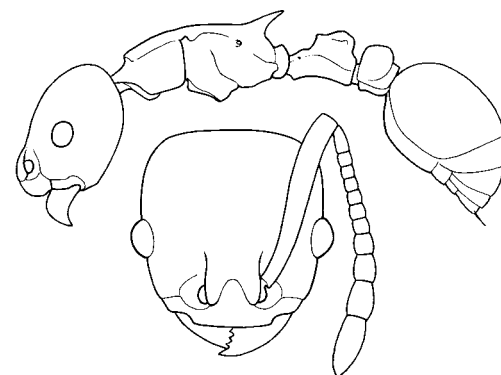
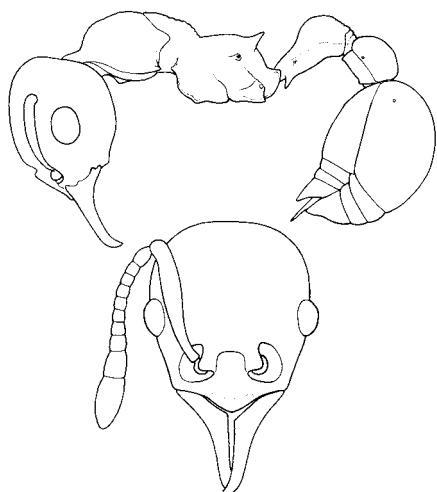
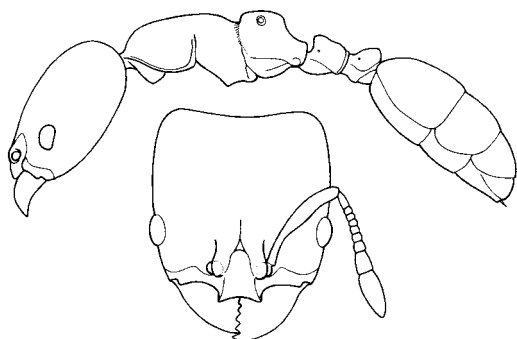
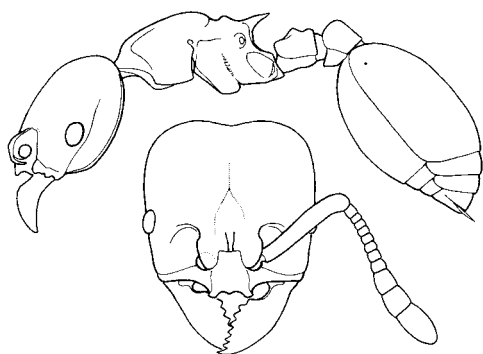
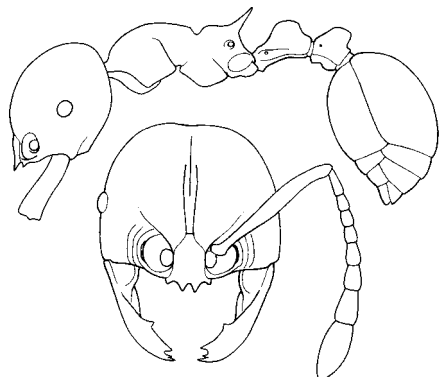


Figura 22.31 *Leptothorax*

Figura 22.32 *Lenomyrmex*Figura 22.33 *Xenomyrmex*Figura 22.34 *Myrmecina*Figura 22.35 *Perissomyrmex*

quedan muy cerca a las mandíbulas. Okido y Ogata (2000) consideran que la tribu es monofilética (por la pestaña basal del escapo antenal y proyecciones laterales del labro) y comprende cuatro géneros, dos de ellos en Centroamérica.

Género *Myrmecina* Curtis (Figura 22.34)

Una carena longitudinal situada en el margen ventrolateral de la cabeza. Peciolo sésil. Una especie de México (Rojas-Fernández 1996).

Género *Perissomyrmex* M.R. Smith (Figura 22.35)

Género muy claramente distinguible y con una distribución geográfica muy inusual. Antenas de 9 segmentos, lóbulos frontales ausentes, mandíbulas con 3 dientes en el margen masticador y uno en el apical (Smith 1947b). El género posee dos especies, una en Mesoamérica y otra en Bután; Longino y Hartley (1994) describen polimorfismo en la especie mesoamericana y establecen que esta especie es nativa y no ha sido distribuida por actividades humanas.

Tribu Myrmicini

Esta tribu, junto con Tetramoriini se considera un grupo generalizado (“primitivo”) dentro de Myrmicinae (Bolton 1987). Al parecer Myrmicini retiene características simplesiomórficas, como los espolones medios y posteriores pectinados, además de la configuración mandibular y la venación de las alas (Bolton 1987, 1988).

Género *Hylomyrma* Forel (Figura 22.36)

Hormigas de tamaño pequeño a mediano, habitantes de hojarasca en las selvas de tierras bajas. Perfil del mesosoma convexo, espinas propodeales presentes, lóbulos propodeales formando dos proyecciones y margen masticador de la mandíbula oblicuo. Revisión en Kempf (1973a). Alrededor de 20 especies limitadas a la región Neotropical (Albuquerque, en prensa).

Género *Myrmica* Latreille (Figura 22.37)

Antenas de 12 segmentos con mazo de 4. Palpos 6,4. Mandíbulas con más de 6 dientes. Espolones de las tibias posteriores usualmente pectinados. Una especie (*M. mexicana*) en México (Rojas-Fernández 1996).

Género *Pogonomyrmex* Mayr (Figura 22.38)

Hormigas de tamaño medio, con el proceso metasternal grande, consistente en 2 triángulos prominentes, margen masticador de la mandíbula nunca oblicuo. Habitantes de zonas abiertas y secas; dos especies (consideradas las más basales, Taber 1998) de hojarasca de selva tropical. Fernández

y Palacio (1998) ofrecen claves para las especies del norte de Sudamérica y Taber (1998) presenta una revisión de la biología, geografía e importancia económica del género, incluyendo claves para todas las especies. El género es más común en las regiones Neártica y del sur de Sudamérica con 34 especies descritas.

Lattke (1990b) colocó *Ephebomyrmex* como sinónimo menor (*junior*) de *Pogonomyrmex*, acción respaldada por Fernández y Palacio (1998). Taber (1998) revive *Ephebomyrmex* como género y Johnson (2001) considera este taxón como subgénero de *Pogonomyrmex*.

Kusnezov (1951) propuso que *Pogonomyrmex* se originó en Sudamérica y de allí migró a Norteamérica, opinión contraria a otros autores (p.e. Wheeler 1914). Taber (1998 y com. pers.) considera que *P. sylvestris* y *P. striatinodus* son las especies más basales del género. Como ambas se conocen de selva húmeda de Venezuela y Colombia, esto sugiere un origen tropical para el género con expansión hacia zonas xéricas y abiertas hacia el norte y el sur.

Tribu Ochetomyrmecini

Amplia diferencia de tamaño entre hembras y obreras. En las obreras (y la mayoría de hembras) hay una carena en la parte ventral del peciolo, carena que se bifurca posteriormente. Esta característica se presenta en algunas otras mirmecinas, aunque en grupos filogenéticamente distantes. La bulla de la glándula metapleurale es grande y notoria. Tribu conocida sólo del Neotrópico, con 2 géneros y 4 especies (Fernández 2003a). Bolton (com. pers.) sugiere que estos dos géneros no están relacionados entre sí, y que la tribu debe descartarse.

Género *Ochetomyrmex* Mayr (Figura 22.39)

Hormigas pequeñas y amarillentas habitantes de hojarasca. Propodeo con espinas. Kempf (1975) reconoce dudosamente cinco especies. El grupo contiene dos especies (Fernández 2003a).

Género *Tranopelta* Mayr (Figura 22.40)

Hormigas de hojarasca, pequeñas y amarillo pálido; algunas obreras capturadas en trampas son blanquecinas, al menos en parte. Propodeo sin espinas ni tubérculos. Wheeler (1922) ofrece notas taxonómicas sobre las cinco especies y subespecies conocidas, número reducido a dos especies (Fernández 2003a).

Las hormigas que Hölldobler y Wilson (1990) y Bolton (1994) colocan en sus claves para los géneros de hormigas Neárticas como “Nuevo Género”, basadas en material coleccionado por Stefan Cover en Arizona, corresponden, probablemente, a una especie inédita de *Tranopelta*.

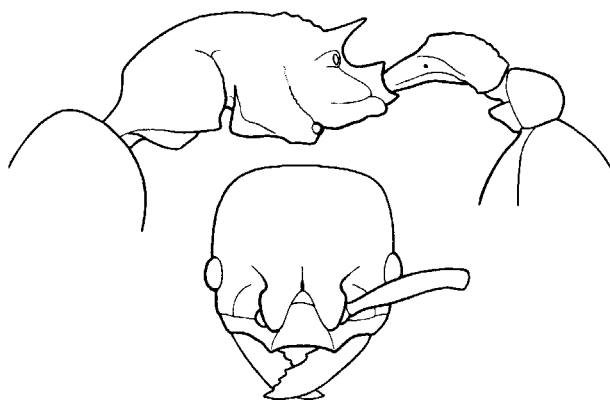


Figura 22.36 *Hylomyrma*

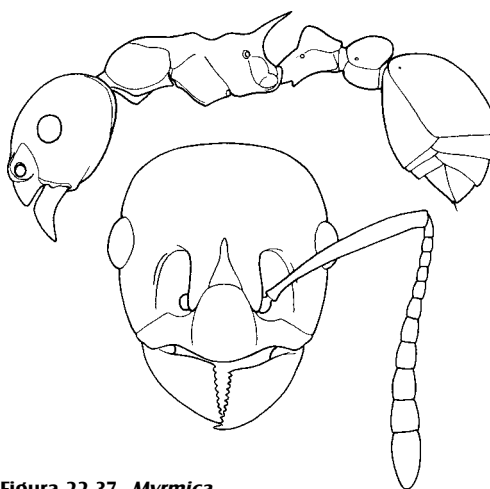


Figura 22.37 *Myrmica*

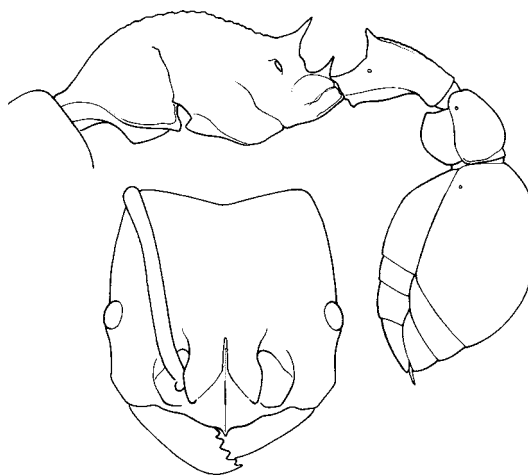
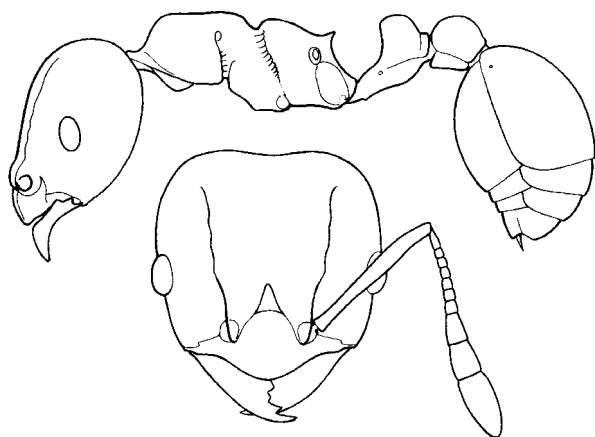
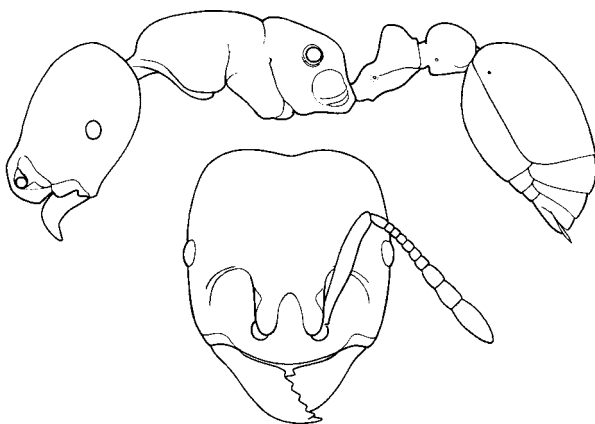
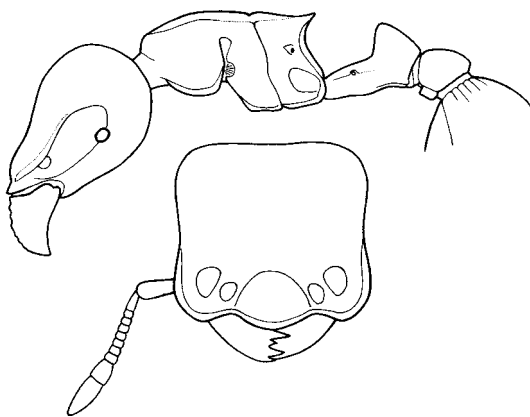


Figura 22.38 *Pogonomyrmex*

Figura 22.39 *Ochetomyrmex*Figura 22.40 *Tranopelta*Figura 22.41 *Phalacromyrmex*

Tribu Phalacromyrmecini

Parte del grupo de tribus Dacetini (véase sinapomorfias en Basicerotini). Bolton (1998) propuso tres sinapomorfias para Phalacromyrmecini: dentición alterna en las mandíbulas (dientes grandes y pequeños alternando en tamaño); katapisterno con una impresión o surco y escapo delgado basalmente.

Género *Phalacromyrmex* Kempf (Figura 22.41)

Además de las características de la tribu, en este género monotípico las mandíbulas poseen 10 dientes, alternando en tamaño desde la base (diente grande/pequeño ...); los dientes en la mitad basal de la mandíbula son más grandes que los de la mitad apical. Una especie, *P. fugax*, del Brasil (Kempf 1960).

Tribu Pheidolini

Aunque no hay estudios filogenéticos en la tribu, una posible característica está en la configuración del mesosoma. El promesonoto se alza notoriamente sobre el resto del tórax, algunas veces con angulaciones o pequeños tubérculos (Rigato 1994). Propodeo usualmente con dientes o tubérculos.

Género *Aphaenogaster* Mayr (Figura 22.42)

Hormigas de tamaño medio, con el tercer diente (contando desde el apical) de la mandíbula más grande que el cuarto. No hay claves disponibles. Bolton (1995) menciona 8 especies para Centroamérica. Se conocen dos especies no descritas de Colombia (Fernández *et al.* 1996).

Género *Messor* Forel (Figura 22.43)

Mandíbulas cortas, masivas. Proceso metasternal notorio. Tres especies conocidas en México (Rojas-Fernández 1996).

Género *Pheidole* Westwood (Figura 22.44)

Uno de los géneros más comunes de la región Neotropical, habitantes principalmente del estrato epígeo. Además de las características dadas para la tribu, las antenas son de 12 segmentos con una maza muy clara de 3 segmentos. Mandíbulas con numerosos dientes y denticulos. Obreras normalmente dimórficas. Wilson (1984) discute parasitismo social en algunas especies tropicales del género. *Pheidole* puede ser localmente muy abundante (Benson y Brandão 1987; Fowler 1993) con hasta 70 especies por localidad (obs. per.). Wilson (2003) revisa las casi 500 especies de la región Neotropical.

Tribu Pheidologetonini

En esta tribu hay especies polimórficas (*Pheidologeton* del Viejo Mundo), dimórficas (“*Oligomyrmex*”, Wilson 1986) y secundariamente monomórficas (*Carebara*, “*Paedalgus*”). En este último caso las diferencias entre la obrera y la reina son sorprendentes: la obrera puede tener el volumen o peso miles de veces inferior al de la reina (Wilson 1971). Las antenas son de 11 o menos segmentos, con mazo de 2 y palpos reducidos a 2,2 (Ettershank 1966). Aunque Bolton (1994) propuso varios géneros, probablemente la tribu sea más pequeña con *Carebara* s.l. (cosmopolita), *Pheidologeton* (Viejo Mundo), *Machomyrma* (Australia) y *Adlerzia* (Australia). *Anisopheidole* (Australia) transferida a Pheidologetonini por Ettershank (1966) probablemente corresponda a Pheidolini; *Recurvidris* (Viejo Mundo), ubicada por Bolton (1994) en Pheidologetonini, probablemente se deba transferir a Crematogastrini (Kugler 1986). No se conocen, hasta el momento, sinapomorfias para delimitar esta tribu con otros grupos en la subfamilia. *Pheidologeton* y *Carebara* s.l. parecen formar un grupo monofilético; la relación con los otros géneros no es clara.

Género *Carebara* Westwood (Figs. 22.45, 22.46, 22.47)

Obreras pequeñas a diminutas, dimórficas a monomórficas, con las características señaladas arriba para la tribu. Dentro del nuevo concepto de *Carebara*, se incluyen aquellas especies colocadas antes bajo el concepto de *Paedalgus* (Fernández 2002a), agrupación cuyas diminutas obreras se distinguen por los ojos reducidos a unos cuantos omatidios y el propodeo muy corto. “*Paedalgus*” (Figura 22.47) se conocía sólo desde África y Sri Lanka (Bolton y Belshaw 1993). Igualmente, se incluyen hormigas ubicadas en el género *Oligomyrmex*, las cuales son dimórficas con soldados (obreras mayores) que a veces pueden mostrar rasgos de las hembras (como ocelos o escleritos ginocoides en el mesosoma). En varias especies los soldados poseen angulaciones en las esquinas del propodeo, y las obreras menores poseen espinas propodeales (Figura 22.46). Excepto algunas notas sobre las *Carebara* “típicas” (Wheeler 1922), no se han publicado revisiones del grupo en sentido amplio. Fernández (en prensa) revisa el género para el hemisferio occidental reconociendo un género, *Carebara* (incluyendo *Oligomyrmex* y *Paedalgus*), con alrededor de 30 especies. Algunas de estas especies se conocen sólo de la hembra, o el macho, o la obrera menor, por lo cual el número de especies puede ser menor al asociar sexos y castas de colecciones de nidos.

Tribu Solenopsidini

Bolton (1987) define la tribu y ofrece un arreglo para sus géneros. En todas sus formas hay un pelo medio en el margen anterior del clipeo, el cual resalta de los demás pelos del clipeo. No hay surcos antenales. Las antenas nunca son de

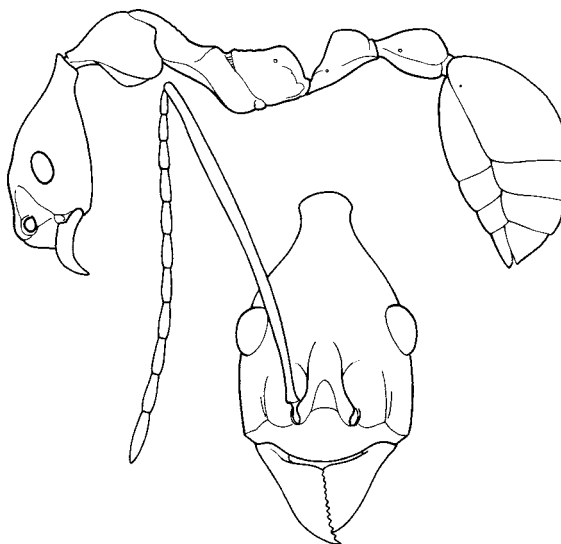


Figura 22.42 *Aphaenogaster*

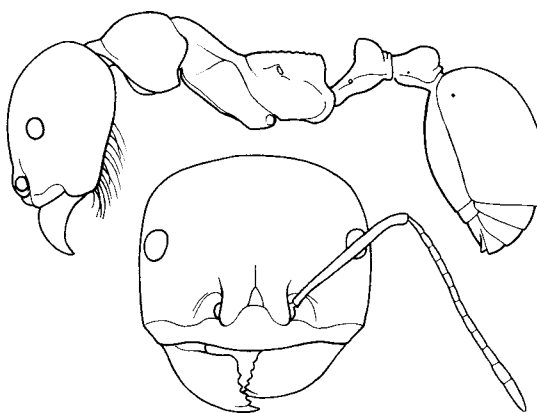


Figura 22.43 *Messor*

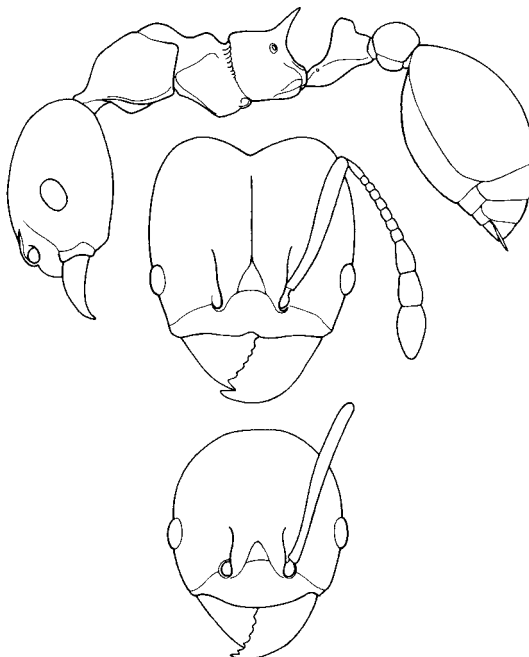
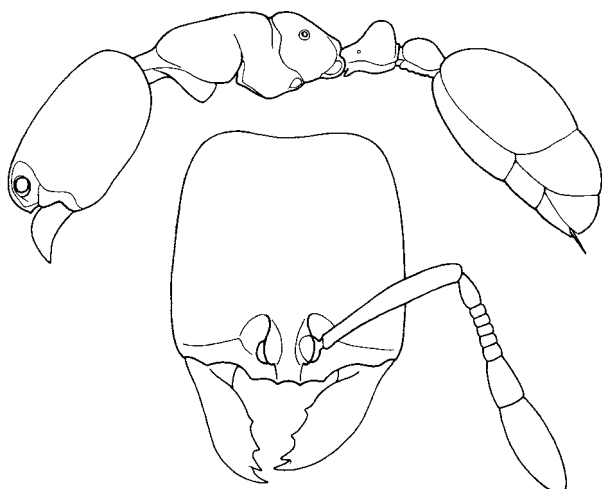
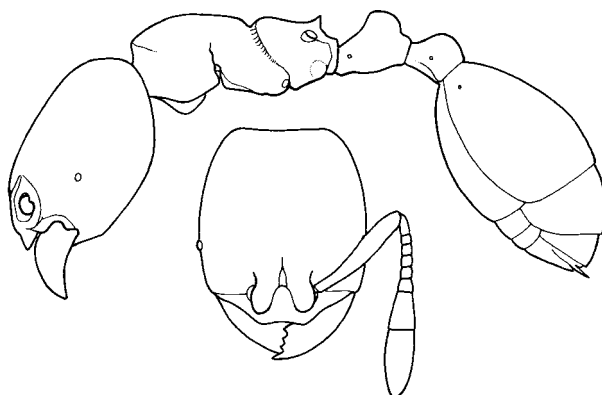
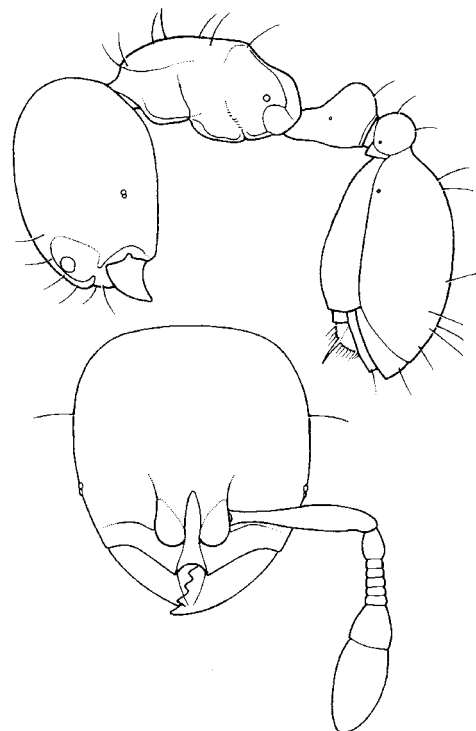


Figura 22.44 *Pheidole*

Figura 22.45 *Carebara*Figura 22.46 *Carebara* (= *Oligomyrmex*)Figura 22.47 *Carebara* (= *Paedalgus*)

12 segmentos con maza de 2. Aunque la sinopsis de la tribu realizada por Kusnezov (1957) está ya desfasada, ofrece ilustraciones y datos comparativos útiles para algunos de los grupos menos conocidos.

La filogenia de los géneros permanece sin estudiar. Aunque algunos géneros como *Allomerus* o *Solenopsis* están bien definidos y probablemente son monofiléticos, existe el problema de definir la monofilia y relaciones de los géneros vecinos a *Monomorium* (*Megalomyrmex*, *Nothidris*, *Phacota*). Probablemente estos deban estar subordinados a *Monomorium* a lo sumo como especies grupo.

Género *Allomerus* Mayr (Figura 22.48)

Hormigas pequeñas, asociadas a plantas en las selvas tropicales. Porción media del clipeo convexa; antenas de 7 a 11 segmentos. Segmentos del mazo antenal con constricción basal. Kempf (1975) ofrece algunas notas. Tres especies descritas para la región Neotropical.

Género *Megalomyrmex* Forel (Figura 22.49)

Hormigas pequeñas a grandes, habitantes del suelo en bosque. Antenas de 12 segmentos con maza de 3 o 4. Propodeo normalmente desprovisto de espinas o dientes, débilmente dentado en una especie. Una carena en forma de arco en el declive propodeal. Brandão (1990 y en prensa) revisa 33 especies limitadas a la región Neotropical. Fernández y Baena (1997) describen una especie de Colombia, la única conocida con pequeños dientes o ángulos en el propodeo. Una especie adicional (no descrita) se ha observado como lestopiótica de *Cyphomyrmex* (Adams *et al.* 2000).

Género *Monomorium* Mayr (Figura 22.50)

Pequeñas a moderadas en tamaño, monomórficas a polimórficas. Antenas de 12 segmentos con mazo de 3 (a veces 4) segmentos. Este es un género ampliamente distribuido, especialmente en el Viejo Mundo. Algunas especies (*M. pharaonis*, *M. salomonis*) son plagas caseras distribuidas por las actividades humanas. Tal como el género se conoce, probablemente es parafilético.

Ettershank (1966) y Snelling (1975) describieron los géneros *Nothidris* y *Antichthonidris*, respectivamente, para acomodar varias especies de Argentina y Chile descritas en *Monomorium* y aparentemente inusuales (Snelling y Hunt 1975). Sin embargo, después de los trabajos revisionarios de Bolton (1987) y, especialmente de Heterick (2001), las características usadas para crear estos géneros no se sostienen. Heterick (2001) sinonimiza *Antichthonidris* con *Monomorium*, y en esta publicación se coloca a *Nothidris* como componente de *Monomorium* (Fernández, en prensa).

Por otra parte se conocen obreras de Brasil (depositadas en el Museo de Zoología de la Universidad de São Paulo y la

colección de CEPLAC, Bahía) de una especie que, aunque miembro de la tribu no se puede ubicar fácilmente en alguno de los géneros conocidos. Las obreras poseen antenas de 12 segmentos con maza antenal de 3. Diente basal separado por un largo diastema del resto de dientes (3) del margen masticador. Ojos reducidos a pocas facetas, situados anteriormente. Propodeos con proyecciones laterales como láminas que unen las esquinas propodeales superiores a los lóbulos metapleurales. Siguiendo las claves de Bolton (1987, 1994) con estas hormigas se llega a *Megalomyrmex*. Sin embargo, no pertenecen a este género, tal como está definido (Brandão 1990). Tampoco corresponden a las *Monomorium* en el concepto de Bolton (1987). Existe otra obrera de Bahía, Brasil (CEPLAC) cuyas características morfológicas parecen ser un puente entre las típicas *Megalomyrmex* y *Monomorium*. Si estas obreras representan nuevos géneros o especies grupo dentro de *Monomorium*, es algo que sólo se sabrá después de un análisis filogenético en la tribu Solenopsidini.

Género *Oxyepoecus* Santschi (Figura 22.51)

Antenas de 11 segmentos con mazo de 3. Propodeo angulado y clipeo bicarinado longitudinalmente. Once especies conocidas del Brasil al sur (Kempf 1974) más siete sin describir (Albuquerque, en prensa). Recientemente se coleccionó *Oxyepoecus inquilinus* (Kusnezov) en Meta, Colombia (Fernández 2002b).

Género *Solenopsis* Westwood (Figs. 22.52, 22.53)

Hormigas pequeñas, monomórficas a dimórficas, habitantes muy comunes en la hojarasca. Antenas de 10 segmentos con mazo de 2. Propodeo sin dientes o espinas. Trager (1991) revisa las hormigas del fuego (*S.* grupo *geminata*) y Taber (2000) revisa la extensa literatura sobre *S. invicta*, importante plaga en EEUU y uno de los insectos más estudiados, y otras *Solenopsis* del grupo *geminata*. Las especies pequeñas y monomórficas (antes subgénero “*Diplorhoptrum*”) forman un grupo muy conspicuo en la hojarasca, en urgente necesidad de revisión. Se han descrito alrededor de 90 especies para la región Neotropical.

Es importante resaltar que no todas las especies estudiadas en Trager (1991) conforman un grupo natural. Se tiende a agregar las *Solenopsis* con castas dimórficas en el grupo *geminata*, pero este fenómeno puede estar presente en otros linajes del género (Creighton 1930). Taber (2000) sugiere que las hormigas del fuego son un grupo derivado dentro del género, aunque puede suceder lo contrario, siendo las pequeñas especies (“*thief ants*”) linajes derivados e independientes. Es necesario estudiar toda la fauna de este taxón para dilucidar agrupaciones subgenéricas, sus límites, relaciones y números de especies. Van der Meer (1986) revisa el potencial uso de caracteres químicos en separación de especies.

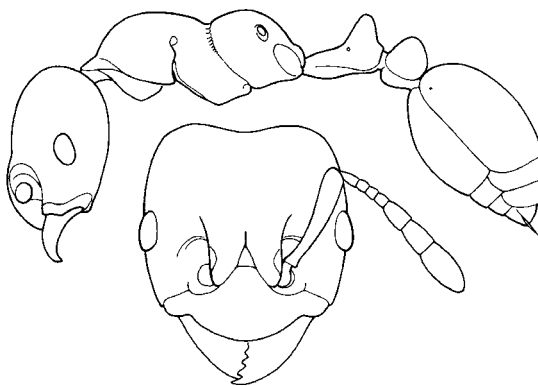


Figura 22.48 *Allomerus*

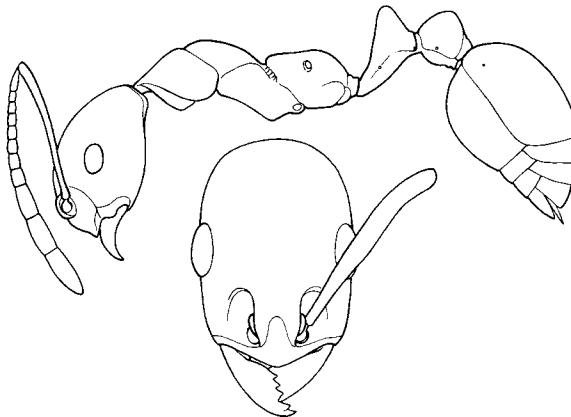


Figura 22.49 *Megalomyrmex*

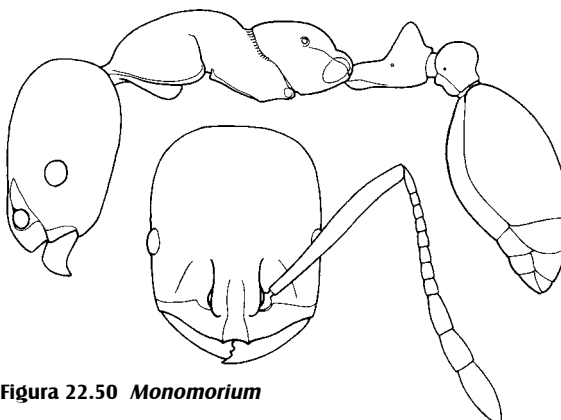


Figura 22.50 *Monomorium*

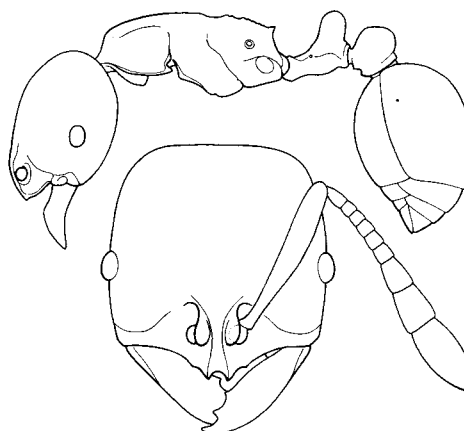
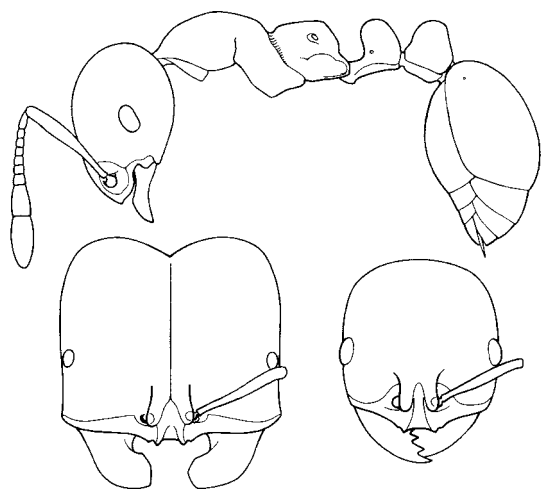
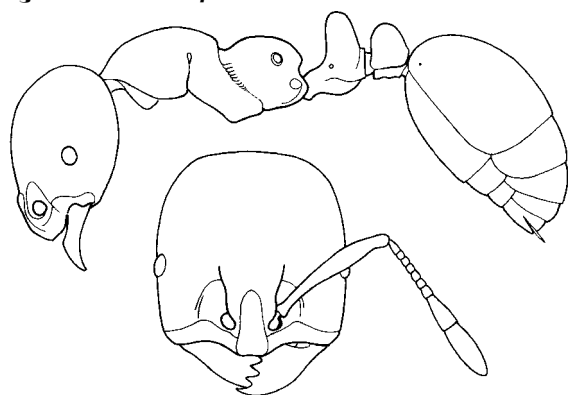
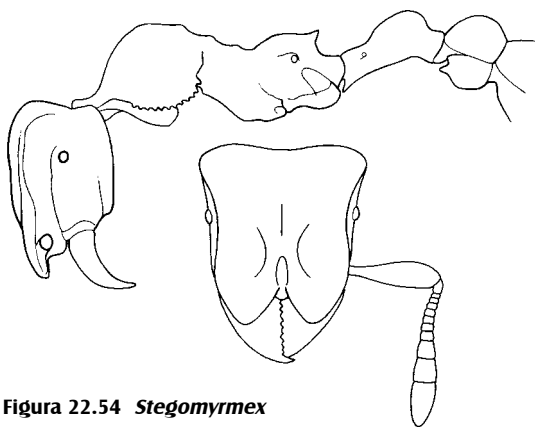
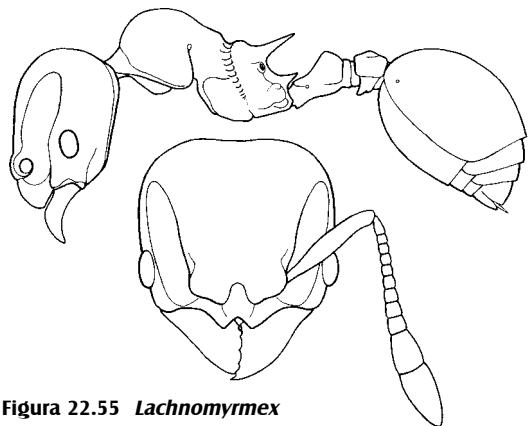


Figura 22.51 *Oxyepoecus*

Figura 22.52 *Solenopsis*Figura 22.53 *Solenopsis* (= *Carebarella*)Figura 22.54 *Stegomyrmex*Figura 22.55 *Lachnomyrmex*

Bajo el concepto de *Solenopsis* se incluye aquí *Carebarella*. En este género (con tres especies descritas en la región Neotropical) las antenas tienen 10 segmentos con maza de 2; el clipeo está modificado como plataforma que se eleva sobre el resto del tegumento (Figura 22.53). Sin embargo, estas diferencias caen dentro del espectro de variación dentro de *Solenopsis* (Fernández, com. pers.) y el género será sinónimo menor de *Solenopsis* (MacKay *et al.*, en prensa).

Tribu Stegomyrmecini

Tribu monotípica confinada a la región Neotropical. Los lóbulos frontales se expanden notoriamente sobrepasando el margen anterior del clipeo. Escrobas antenales profundas, muy notorias.

Género *Stegomyrmex* Emery (Figura 22.54)

Diniz (1990) revisa las tres especies de este grupo raramente coleccionado.

Tribu Stenammini

Tribu con varios representantes, especialmente en el Viejo Mundo. Este es un grupo no claramente definido, aunque aparentemente agrupado por características de la mandíbula y configuración del mesosoma (Terayama y Yamane 2000). Bolton (1994, 1995) ubica en esta tribu *Bariamyrmex* Lattke descrita con base de una hembra alada de Venezuela (Lattke 1990a). Este género pasará a sinonimia menor (*junior*) dentro de la tribu, por lo cual se excluye de esta sinopsis (Bolton, com. pers.; Lattke, com. pers.).

Género *Lachnomyrmex* Wheeler (Fig. 22.55)

Hormigas pequeñas habitantes de hojarasca en las selvas bajas. Escrobas antenales muy conspicuas. Perfil del mesosoma convexo. Propodeo con espinas. Smith (1944) y Weber (1950) ofrecen algunas notas taxonómicas y Fernández y Baena (1997) ofrecen una clave para las cinco especies conocidas.

Género *Rogeria* Emery (Figura 22.56)

Pequeñas habitantes de hojarasca. Antenas de 12 segmentos con maza de 3. Esquina posteroventral de la cabeza con un surco corto y estrecho que se dirige hacia la esquina. Esquinas pronotales agudas. Kugler (1994) revisa el género, con 21 especies para el Neotrópico.

Género *Stenamma* Westwood (Figura 22.57)

Antenas de 12 segmentos con maza de 4. Claves en Smith (1962). Cinco especies en Mesoamérica y Colombia.

Tribu Tetramoriini

Tribu representada principalmente en el Viejo Mundo, con un género en la región Neotropical. Mandíbulas con numerosos dientes y denticulos, aguijón con un apéndice apical lameliforme (Bolton 1976, 1979, 1980).

Género *Tetramorium* Mayr (Fig. 22.58)

Once especies en América, cuatro de ellas introducidas. Bolton (1979) revisa la fauna del Nuevo Mundo.

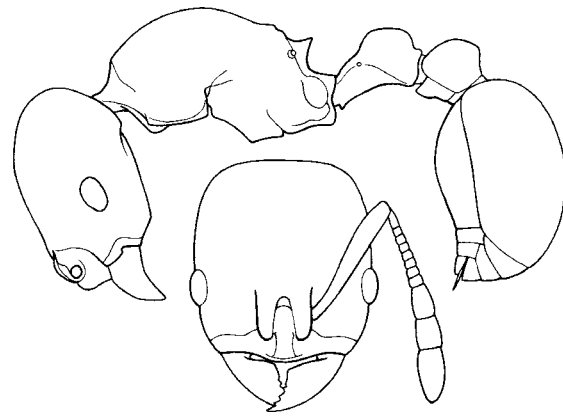


Figura 22.56 *Rogeria*

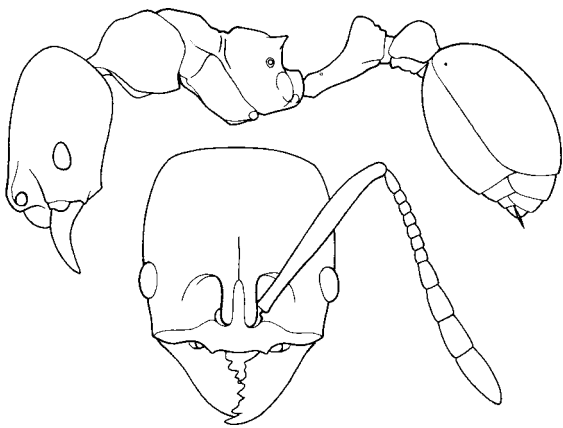


Figura 22.57 *Stenammina*

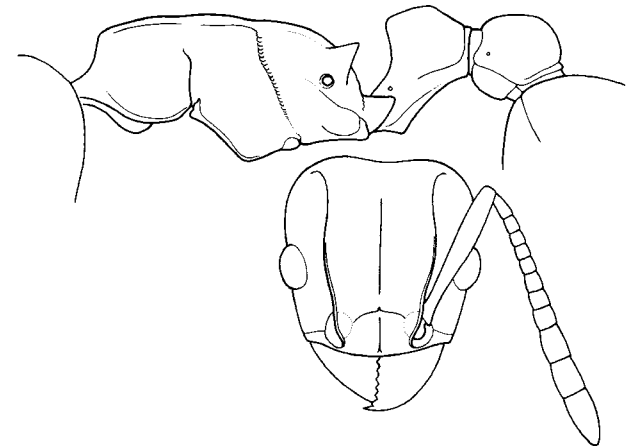


Figura 22.58 *Tetramorium*

Agradecimientos

A todos los colegas y amigos que de una u otra forma han fortalecido el entendimiento de estas hormigas tan fascinantes como poco estudiadas. A Mónica Ospina y Jeffrey Sosa por sus observaciones y correcciones al manuscrito. Al Dr. Carlos R.F. Brandão (Museo de Zoología, São Paulo) por su gentil información sobre las revisiones en curso de algunos géneros de Myrmicinae, así como a la Dra. María Lourdes de Andrade (Basilea, Suiza).

Literatura citada

- Adams, R.M.M., U.G. Mueller, T.R. Schultz y B. Norden. 2000. Agro-predation: usurpation of attine fungus gardens by *Megalomyrmex* ants. *Naturwissenschaften* 87:549-554.
- Andrade, M. de y C. Baroni Urbani. 1999. Diversity and Adaptation in the Ant Genus *Cephalotes*, Past and Present. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)* 271:1-889.
- Baroni Urbani, C. 1978. Materiali per una revisione dei *Leptothorax* neotropicali appartenenti al sottogenere *Macromischa* Roger, n. comb. (Hymenoptera: Formicidae) *Entomol. Basiliensia* 3:395-618.
- Baroni Urbani, C. 2000. Rediscovery of the Baltic amber ant genus *Prionomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) and its taxonomic consequences. *Eclogae geol. Helv.* 93:471-480.

- Baroni Urbani, C. y M.L. De Andrade. 1994. First description of fossil Dacetini ants with a critical analysis of the current classification of the tribe (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. VI. Dacetini). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)* 198:1-65.
- Baroni Urbani, C., B. Bolton y P.S. Ward. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17:301-329.
- Benson, W.W. y C.R.F. Brandão. 1987. Pheidole Diversity in the Humid Tropics: a Survey from Serra dos Carajas, Pará, Brazil, pp. 593-594 en Eder Rembold, ed., *Chemistry and Biology of Social Insects* Verlag J. Peperny, München.
- Bolton, B. 1976. The ant tribe Tetramoriini. Constituent genera, review of the smaller genera and revision of *Triglyphothrix* Forel. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Entomol.)* 34:281-379.
- Bolton, B. 1979. The ant tribe Tetramoriini. The genus *Tetramorium* Mayr in the Malagasy region and in the New World. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Entomol.)* 38:129-181.
- Bolton, B. 1980. The ant tribe Tetramoriini. The genus *Tetramorium* Mayr in the Ethiopian zoogeographical region. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Entomol.)* 40:193-384.
- Bolton, B. 1981. A revision of six minor genera of Myrmicinae in the Ethiopian zoogeographical region. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Entomol.)* 43:245-307.
- Bolton, B. 1982. Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Leptothorax*, *Melissotarsus*, *Messor*, and *Cataulacus*. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Entomol.)* 45:307-370.
- Bolton, B. 1987. A review of the *Solenopsis* genus group and revision of Afrotropical *Monomorium* Mayr. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Entomol.)* 54:263-452.
- Bolton, B. 1988. A new socially parasitic *Myrmica*, with a reassessment of the genus. *Systematic Entomology* 13:1-11.
- Bolton, B. 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Harvard University Press.
- Bolton, B. 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press.
- Bolton, B. 1998. Monophyly of the dacetoniini tribe-group and its component tribes. *Bull. Nat. Hist. Mus. London (Entomology)* 67:65-78.
- Bolton, B. 1999. Ant genera of the tribe Dacetoniini (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 23:1267-1308.
- Bolton, B. 2000. The ant tribe Dacetini. *Memoirs of the American Entomological Institute* 65(parts I-II):1-1065.
- Bolton, B. y R. Belshaw. 1993. Taxonomy and biology of the supposedly lestopibiotic ant genus *Paedalgus* (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 18:181-189.
- Borgmeier, T. 1959. Revision der Gattung *Atta* Fabricius. *Studia Entomol. (N.S.)* 2:321-390.
- Brandão, C.R.F. 1990. Systematic revision of the Neotropical ant genus *Megalomyrmex* Forel (Hymenoptera: Formicidae) with the description of thirteen new species. *Arquivos de Zoologia* 31:411-481.
- Brandão, C.R.F. y A. Mayhé-Nunes. 2001. A new fungus growing ants genus *Mycetagroicus* gen.n. with the description of three new species and comments on the monophyly of Attini (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 38(3B):639-665.
- Brown, W. L. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas, pp 165-185 en E. J. Meggers, A. S Ayensu y W. D. Duckworth, eds., *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Brown, W. L. 1974. A supplement to the revision of the ant genus *Basiceros* (Hymenoptera: Formicidae). *J. New York Entomol. Soc.* 82:131-140.
- Brown, W.L. 1980. *Protalaridris* genus nov. *Pilot Register of Zoology* Card No. 37.
- Brown, W. L. 1981. Preliminary contributions toward a revision of the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). Part I. *J. Kans. Entomol. Soc.* 54:523-530.
- Brown, W. L. y W. W. Kempf. 1960. A world revision of the ant tribe Basicerotini. *Studia Entomol. (N. S.)* 3:161-250.
- Brown, W. L. y W. W. Kempf. 1967. *Tatuidris*, a remarkable new genus of Formicidae. *Psyche* 74:183-190.
- Brown, W.L. y W.W. Kempf. 1969. A revision of the Neotropical Dacetine ant genus *Acanthognathus*. *Psyche* 76(2):87-109.
- Brown, W. L. y E. O. Wilson. 1959. The evolution of the Dacetine ants. *Quart. Rev. Biol.* 34:278-294.
- Chacón, P. y D. Cherix. 1988. Quelques aspects de la biologie de *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae). *Actes de Colloques Insectes Sociaux* 4:177-184.
- Chapela, I.H.S., S.A. Rehner, T.R. Schultz y U.G. Mueller. 1994. Evolutionary history of the symbiosis between the fungus-growing ants and their fungi. *Science* 266:1691-1694.
- Creighton, W. S. 1930. The New World species of the genus *Solenopsis* Part I. *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.* 66:39-151.
- Creighton, W. S. 1957. A study of the genus *Xenomyrmex* *Amer. Mus. Novit.* 1843:1-14.
- Dietz, B.H. y C.R.F. Brandão. 1993. Comportamento de caça e dieta de *Acanthognathus rudis* Brown & Kempf, com comentários sobre a evolução de predação em Dacetini (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 37(4):683-692.
- Diniz, J.L.M. 1990. Revisão sistemática da tribo Stegomyrmecini, com a descrição de uma nova espécie (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 34:277-295.

- Diniz, J.L.M., C.R.F. Brandão y C.I. Yamamoto. 1998. Biology of *Blepharidatta* ants, the sister group of the Attini: A possible origin of fungus-ant symbiosis. *Naturwissenschaften* 85:270-274.
- Ettershank, G. 1966. A generic revision of the world Myrmicinae related to *Solenopsis* and *Pheidologeton*. *Aust. J. Zool.* 14:73-171.
- Fernández, F. (2001) Hormigas de Colombia. IX: Nueva especie de *Lenomyrmex* (Formicidae: Myrmicinae). *Revista Colombiana de Entomología* 27(3-4):201-204.
- Fernández, F. 2002a. First record of the myrmicine ant genus *Paedalgus* Forel, 1911 (Hymenoptera: Formicidae) from the Western Hemisphere. *Entomotropica* 17(2):181-182.
- Fernández, F. 2002b. New ant records for Colombia and South America (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Colombiana de Entomología* 28(2):215.
- Fernández, F. 2003a. The myrmicine ant genera *Ochetomyrmex* Mayr and *Tranopelta* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 41(3):633-661.
- Fernández, F. 2003b. Revision of the myrmicine ants of the *Adelomyrmex* genus-group. *Zootaxa* (en prensa).
- Fernández, F. y M.L. Baena. 1997. Hormigas de Colombia VII. Nuevas especies de los géneros *Lachnomyrmex* Wheeler y *Megalomyrmex* Forel (Hymenoptera: Formicidae). *Caldasia* 19(1-2):109-114.
- Fernández, F. y W.P. MacKay. 2003. The myrmicinae ants of the *Adelomyrmex laevigatus* species complex (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 41(2):593-604.
- Fernández, F., E.E. Palacio, W. y E. MacKay. 1996. Introducción al estudio de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Colombia, pp. 349-412 en G. Andrade, G. Amat y F. Fernández, eds., *Insectos de Colombia. Estudios Escogidos*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Alvarez Lleras No. 10 y Centro Editorial Javeriano (CEJA), Bogotá D.C.
- Fernández, F. y E.E. Palacio. 1998 (1997) Clave para las *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) del Norte de Suramérica, con la descripción de una nueva especie. *Rev. Biol. Trop.* 45(4):1649-1661.
- Fernández, F. y E.E. Palacio. 1999. *Lenomyrmex*, an enigmatic new ant genus from the Neotropical Region (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Systematic Entomology* 24:7-16.
- Fontenla, J.L. 2000. Historical biogeography and character evolution in the phylogenetic taxon "*Macromischa*" (Hymenoptera: Formicidae: *Leptothorax*). *Transactions of the American Entomological Society* 126(3-4):401-416.
- Fowler, H.G. 1988. Taxa of the Neotropical grass-cutting ants, *Acromyrmex* (*Moellerius*) (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Científica* 16(2):281-296.
- Fowler, H.G. 1993. Relative representation of *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae) in local ground ant assemblages of the Americas. *Anales de Biología* 19:29-37.
- Gallardo, A. 1916. Notes systématiques et éthologiques sur les fourmis Attines de la République Argentine. *An. Mus. Nac. Hist. Nat. B. Aires* 28:317-344.
- Garling, L. 1979. Origin of ant-fungus mutualism: a new hypothesis. *Biotropica* 11:284-291.
- Gonçalves, C. R. 1961. O genero *Acromyrmex* no Brasil. *Studia Entomologica* 4:113-180.
- Grimaldi, D., D. Agosti y J.M. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3248:1-48.
- Heterick, B.E. 2001. Revision of the Australian ants of the genus *Monomorium* (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebrate Taxonomy* 15:353-459.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1986. Soil binding pilosity and camouflage in ants of the tribes Basicerotini and Stegomyrmecini. *Zoomorphology* 106:12-20.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The Ants* Harvard University Press.
- Johnson, R.A. 2001. Biogeography and community structure of North American seed-harvester ants. *Annual Review of Entomology* 46:1-29.
- Kempf, W. W. 1951. A taxonomic study on the ant tribe Cephalotini. *Rev. Entomol.* 22:1-244.
- Kempf, W. W. 1958. New studies of the ant tribe Cephalotini. *Studia Entomol. (N.S.)* 1:1-168.
- Kempf, W. W. 1959. A synopsis of the New World species belonging to the *Nesomyrmex*-group of the ant genus *Leptothorax* Mayr. *Studia Entomol. (N.S.)* 2:391-432.
- Kempf, W. W. 1960. *Phalacromyrmex*, a new ant genus from southern Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* 20:89-92.
- Kempf, W. W. 1961. A review of the ant genus *Mycetarotes* Emery. *Rev. Brasil. Biol.* 20:277-283.
- Kempf, W. W. 1963. A review of the ant genus *Mycocepurus* Forel. *Studia Entomol.* 6:417-432.
- Kempf, W. W. 1964a. Additions to the knowledge of the Cephalotine ants. *Pap. Avuls. Zool. São Paulo* 16:243-255.
- Kempf, W. W. 1964b. A revision of the Neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part I: Group of *strigatus* Mayr. *Studia Entomol.* 7:1-44.
- Kempf, W. W. 1966. A revision of the Neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part II: Group of *rimosus* (Spinola). *Studia Entomol.* 8:161-200.
- Kempf, W.W. 1967. Three new South American ants. *Studia Entomol.* 10:353-360.
- Kempf, W. W. 1968. Miscellaneous studies on Neotropical ants. IV. *Studia Entomol.* 11:369-415.

- Kempf, W. W. 1973a. A revision of the Neotropical Myrmicine ant genus *Hylomyrma* Forel. *Studia Entomol.* 16:225-260.
- Kempf, W. W. 1973b. A new *Zacryptocerus* from Brazil, with remarks on the generic classification of the Tribe Cephalotini (Hymenoptera, Formicidae). *Studia Entomol.* 16:449-462.
- Kempf, W. W. 1974. A review of the Neotropical ant genus *Oxyepoecus* Santschi (Hym., Formicidae). *Studia Entomol.* 17:471-512.
- Kempf, W.W. 1975. Miscellaneous studies on Neotropical ants VI. (Hymenoptera, Formicidae). *Studia Entomologica* 18:95-126.
- Kugler, C. 1986. Stings of ants of the tribe Pheidologetonini (Myrmicinae). *Insecta Mundi* 1(4):221-230.
- Kugler, C. 1994. A revision of the ant genus *Rogeria* with descriptions of the sting apparatus (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 3:17-89.
- Kusnezov, N. 1951. El género *Pogonomyrmex* Mayr. *Acta Zoológica Lilloana* 11:227-333.
- Kusnezov, N. 1957. Die Solenopsidinen-Gattungen von Suedamerika. *Zool. Anz.* 158:266-280.
- Kutter, H. 1977. Zur Kenntnis der Gattung *Hylomyrma* Forel (Hym. Formicidae, Subf. Myrmicinae). *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 50:85-89.
- Lattke, J.E. 1990a. A new genus of myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae) from Venezuela. *Entomologica Scandinavica* 21:173-178.
- Lattke, J.E. 1990b. Una nueva especie de *Pogonomyrmex* Mayr de selva húmeda tropical (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Biol. Trop.* 38:305-309.
- Lattke, J.E. 1997. Revisión del género *Apterostigma* (Hymenoptera: Formicidae). *Archivos de Zoología* 34(5):121-221.
- Lattke, J.E. 1999. A new species of fungus-growing ant and its implications for attine phylogeny (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 24:1-6.
- Lattke, J.E. y W. Goitía. 1997. El Género *Strumigenys* (Hymenoptera: Formicidae) en Venezuela. *Caldasia* 19(3):367-396.
- Lofgren, C. S. y R. K. Vander Meer. eds. 1986. *Fire Ants and Leaf-cutting Ants, Biology and Management*. Westview Press.
- Longino, J.T. 2003. The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa* 151:1-150.
- Longino, J.T. y D.A. Hartley. 1994. *Perissomyrmex snyderi* (Hymenoptera: Formicidae) is native to Central America and exhibits worker polymorphism. *Psyche* 101(3-4):195-202.
- Longino, J.T. y R.R. Snelling. 2002. A taxonomic revision of the *Procryptocerus* (Hymenoptera: Formicidae) of Central America. *Contributions in Science* 495:1-30.
- MacKay, W.P. 1995. New distributional records for the ants genus *Cardiocondyla* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). *Pan-Pacific Entomologist* 71(3):169-172.
- MacKay, W.P. 1998. Dos especies nuevas de hormigas de la tribu Attini de Costa Rica y México: *Mycetosoritis vinsoni* y *Mycocepurus curvispinosus* (Hymenoptera: Formicidae) *Revista de Biología Tropical* 46(2):421-426
- MacKay, W.P. 2001. A Review of the New World ants of the subgenus *Myrafant*, genus *Leptothorax* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35(2):1-112.
- MacKay, W.P. y E. MacKay. 1986. Las hormigas de Colombia: Arrieras del género *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Colombiana de Entomología* 12(1):23-30.
- Mackay, W.P. y M.L. Baena. 1993. A new "horned" fungus growing ant, *Cyphomyrmex castagnei*, from Colombia. *Sociobiology* 22:31-37.
- MacKay, W. P. y E. MacKay. 1997. Una nueva especie de hormiga del género *Trachymyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) del estado de Chihuahua, México. *Sociobiology* 30(1):43-49.
- Majer, J.D. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia –its structure and influence on arthropod diversity, pp. 115-141 en J. LaSalle y I.D. Gauld, eds., *Hymenoptera and Biodiversity* CAB International, UK.
- Martin, M.M. 1974. Biochemical ecology of the attine ants. *Accounts of Chemical Research* 7:1-5.
- Mayhé-Nunes, A. 1995. Sinopsis do genero *Mycetarotes* (Hym., Formicidae), com a descrição de duas especies novas. *Boletín de Entomología Venezolana N.S.* 10(2):197-202.
- Moffet, M. 1986. Revision of the myrmicine genus *Acanthomyrmex*. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 151:55-89.
- Moffet, M. y J.E. Tobin. 1991. Physical castes in ant workers: A problem for *Daceton armigerum* and other ants. *Psyche* 98:283-292.
- Mueller, U.G., S.A. Rehner y T.R. Schultz. 1998. The evolution of agriculture in ants. *Science* 281:2034-2038.
- Mueller, U.G., T.R. Schultz, C.R. Currie, R.M.M. Adams y D. Malloch. 2001. The origin of the attine ant-fungus mutualism. *The Quarterly Review of Biology* 76(2):169-197.
- Okido, H. y K. Ogata. 2000. Structures of the Labrum and Antennal Base in the Tribe Myrmecini (Formicidae: Myrmicinae). *ANET Newsletter* 1:19-21.
- Palacio, E.E. 1997. Hormigas de Colombia VI. Dos nuevas especies de *Octostruma* (Hymenoptera: Formicidae: Basicerotini). *Caldasia* 19(3):409-418.
- Perrault, G.H. 1988. *Octostruma betschi*, n.sp. de Guyane Française (Hymenoptera: Formicidae). *Revue Fr. Ent.* (N.S) 10(4):303-307.
- Rigato, F. 1994. Revision of the myrmicine ant genus *Lophomyrmex*, with a review of its taxonomic position (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 19:47-60.
- Rojas-Fernández, P. 1996. Formicidae (Hymenoptera), pp. 483-500 en J. Llorente, A. García y E. Gonzalez, eds., *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de México: Hacia una síntesis de su conocimiento* UNAM, México.

- Santschi, F. 1922. Myrmicines, dolichodérines et autres formicides néotropiques. *Bull. Soc. Vaudoise Scien. Nat.* 54(205):345-378.
- Santschi, F. 1925. Revision du genre *Acromyrmex* Mayr. *Rev. Suisse Zool.* 31:355-398.
- Schultz, T.R. y R. Meier. 1995. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Systematic Entomology* 20:337-370.
- Schultz, T.R., D. Bekkevold y J.J. Boomsma. 1998. *Acromyrmex insinuator* new species: an incipient social parasite of fungus-growing ants. *Insectes Sociaux* 45:457-471.
- Smith, M. R. 1944. The genus *Lachnomyrmex*, with the description of a second species. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 46:225-228.
- Smith, M. R. 1947a. Ants of the genus *Apsychomyrmex* Wheeler. *Rev. Entomol.* 17:468-473.
- Smith, M. R. 1947b. A new genus and species of ant from Guatemala. *J. New York Entomol. Soc.* 55:281-284.
- Smith, M. R. 1962. A remarkable new *Stenammina* from Costa Rica, with pertinent facts on other Mexican and Central American species. *J. New York Entomol. Soc.* 70:33-38.
- Snelling, R.R. 1975. Descriptions of new Chilean ant taxa. *Contributions in Science* 274:1-19.
- Snelling, R. R. y J. H. Hunt. 1975. The ants of Chile (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Chil. Entomol.* 9:63-130.
- Snelling, R.R. y J.T. Longino. 1992. Revisionary notes on the fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex*, *rimosus* -group, pp. 479-494 en D. Quintero y A. Aiello, eds., *Insects of Panama and Mesoamerica: selected studies* Oxford University Press.
- Taber, S.W. 1998. *The World of the Harvester Ants*. Texas A&M University Press.
- Taber, S.W. 2000. *Fire Ants*. Texas A&M University Press.
- Terayama, M. y S. Yamane. 2000. *Lasiomyrma*, a new stenammine ant genus from Southeast Asia (Hymenoptera: Formicidae). *Entomological Science* 3(3):523-527.
- Trager, J.C. 1991. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group. *J. New York Ent. Soc.* 99:141-198.
- Van der Meer, R.K. 1986. Chemical taxonomy as a tool for separating *Solenopsis* spp., pp. 316-326 en C.S. Lofgren y R. K. Vander Meer, eds., *Fire Ants and Leaf-cutting Ants, Biology and Management* Westview Press.
- Weber, N.A. 1950. New Trinidad Myrmicinae, with a note on *Basicrocos* Schulz. *American Museum Novitates* 1465:1-6.
- Weber, N. A. 1972. *Gardening Ants, The Attines*. Amer. Phil. Soc., Philadelphia.
- Weber, N.A. 1982. Fungus Ants, pp. 255-363 en H.R. Hermann, ed., *Social Insects* Vol. 4 Academic Press, NY.
- Wetterer, J.K., T.R. Shultz y R. Meier. 1998. Phylogeny of fungus-growing ants (Tribe Attini) based on mtDNA sequence and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9(1):42-47.
- Wheeler, D.E. 1984. Behavior of the ant, *Procryptocerus scabriusculus* (Hymenoptera: Formicidae), with comparisons to other cephalotines. *Psyche* 91(3-4):171-192.
- Wheeler, G.C. 1914. New and little known harvesting ants of the genus *Pogonomyrma*. *Psyche* 21:118-122.
- Wheeler, G.C. 1916. Ants collected in British Guiana by the expedition of the American Museum of Natural History during 1911. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 35:1-14.
- Wheeler, G.C. 1922. Neotropical ants of the genera *Carebara*, *Tranopelta* and *Tranopeltoides* new genus. *American Museum Novitates* 48:1-14.
- Wilson, E.O. 1971. *The Insect Societies* Harvard University Press.
- Wilson, E.O. 1962. The Trinidad cave ant *Erebomyrma* (= *Spelaeomyrma*) *urichi* (Wheeler), with a comment on a cavernicolous ants in general. *Psyche* 69:62-72.
- Wilson, E.O. 1984. Tropical social parasites in the ant genus *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 31(3):316-334.
- Wilson, E.O. 1986. Caste and division of labor in *Erebomyrma*, a genus of dimorphic ants. *Insectes Sociaux* 33:59-69.
- Wilson, E.O. 2003. *The genus Pheidole in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus* Harvard University Press (+ CD).

Capítulo 23

Subfamilia Pseudomyrmecinae

P.S. Ward

Las obreras de Pseudomyrmecinae presentan una apariencia particular (Figuras 23.1 y 23.2) que permite diferenciarlas de las demás hormigas. Margen posteromedial del clípeo recta, sin extenderse posteriormente entre las carenas frontales. Ojos grandes y conspicuos, longitud usualmente más de $\frac{1}{4}$ la longitud de la cabeza. Antenas de 12 segmentos (11 en dos especies). Escapo relativamente corto, menos de $\frac{3}{4}$ de la longitud de la cabeza. Lóbulos medios de los escleritos antenales visibles en vista frontal. Pronoto y mesonoto no fusionados. Abertura de la glándula metapleurale localizada en el margen extremo posteroventral de la metapleura. Cavidades metacoxales cerradas. Pospeciolo bien desarrollado. Estridulito presente sobre el pretergito del cuarto segmento abdominal (primero gastral). Aguijón bien desarrollado. Los machos poseen antenas con 12 segmentos (13 en una especie), cavidades coxales posteriores cerradas, pospeciolo bien desarrollado y reducción extrema de la volsela. Las larvas poseen una estructura llamada “trophotylox”, localizada en la superficie ventral del tórax, en la cual las obreras colocan pequeñas porciones de alimento.

Monofilia de la subfamilia

Pseudomyrmecinae es un grupo monofilético con las siguientes sinapomorfias morfológicas: larvas con trofotilax (bolsa de alimentación) sobre la superficie ventral del tórax. Margen posteromedial del clípeo más o menos recto, sin extenderse posteriormente entre las carenas frontales. Machos con la volsela muy reducida. Apertura de la glándula

metapleurale en el margen extremo posterior ventral del metapleuro, inmediatamente sobre la inserción de la coxa posterior. Escapos cortos (Ward 1990). Por otra parte, información de las secuencias de las unidades 18S, 28S y *wingless* confirman fuertemente la monofilia de la subfamilia (Ward y Downie, en prensa).

Filogenia

Ward (1990) y Baroni Urbani *et al.* (1992) encontraron evidencia morfológica para colocar a Pseudomyrmecinae como grupo hermano de Myrmicinae, relación rechazada posteriormente por Ward (1993), quien sugiere un clado monofilético conteniendo a Pseudomyrmecinae y Myrmeciinae (incluyendo Nothomyrmeciinae). Esta última propuesta también se confirma en los estudios de Hashimoto (1991) sobre sensilas antenales en hormigas.

Ward (1990) examina las relaciones internas de los géneros de las subfamilias concluyendo, basado en caracteres

morfológicos, que *Myrmecodris* es el grupo hermano de *Pseudomyrmex* + *Tetraoponera*, aunque también hay un apotismo casi tan fuerte para un arreglo alternativo: (*Tetraoponera* + (*Myrmecodris* + *Pseudomyrmex*)). El estudio de Sullender (1998), basado en pares de bases de los genes 18S y 28S del ARN ribosomal, muestra que *Pseudomyrmex* es el grupo hermano de *Myrmecodris* + *Tetraoponera*. Un análisis más comprensivo, basado en una muestra mayor de taxones y genes (18S, 28S y *wingless* gene), apoya fuertemente las relaciones de parentesco entre *Myrmecodris* y *Pseudomyrmex* (Ward y Downie, en preparación).

Reconocimiento

Las obreras de Pseudomyrmecinae pueden reconocerse por su aspecto alargado, ojos muy grandes, escapo corto, pospeciolo desarrollado y aguijón bien desarrollado. El

pronoto y el mesonoto no presentan fusión, lo que implica que se pueden mover libremente entre sí. Pueden confundirse con obreras de Myrmicinae (por la posesión de

pospeciolo), pero en estas los ojos son de tamaño moderado a reducido o ausente, el escapo normalmente es más largo, hay fusión entre el pronoto y mesonoto, y el pospeciolo no está tan desarrollado. Las obreras de Ecitonini (Ecitoninae) también poseen peciolo y pospeciolo, pero estas nunca tienen ojos grandes (son normalmente ciegas o con ojos muy reducidos), la aber-

tura de la glándula metapleurale es alargada y posee una pestaña que la cubre en la parte de arriba, y los espiráculos de los últimos segmentos abdominales son visibles sin distensión.

Ward (2002) ofrece una sinopsis de la sistemática, filogenia y biología de la subfamilia y sus tres géneros reconocidos.

Distribución en campo

Las hormigas de esta subfamilia normalmente viven en el estrato arbóreo, donde nidifican en el interior de ramas muertas en plantas. Algunas especies son habitantes obligadas de plantas myrmecófilas como acacias con espinas o ciertas

otras especies de leguminosas. Algunas pueden atender cochinillas (Coccoidea). Muchas especies son de bosques húmedos tropicales, algunas de sabanas y unas pocas habitan regiones frías.

Composición de la subfamilia

Comprende 3 géneros en el mundo, uno de ellos, *Tetraponera*, habitante en el Viejo Mundo (Ward 2001). De las 300 especies conocidas, aproximadamente 180 corres-

ponden a *Pseudomyrmex* y dos (una no descrita) a *Myrcidris*. Ward (1990) ofrece una revisión de la subfamilia y claves para los géneros.

Géneros neotropicales

Myrcidris (Figura 23.1)

Obreras con antenas de 11 segmentos; surco presente en el metabasitarso. Dos especies de Brasil y Guyana.

Pseudomyrmex (Figura 23.2)

Obreras con antenas de 12 segmentos; surco ausente en el

metabasitarso. Alrededor de 180 especies confinadas a la región Neotropical, unas pocas llegan hasta EEUU. Ward (1985, 1989, 1992, 1993, 1996, 1999) revisa el género o grupos de especies del mismo, así como algunos aspectos de filogenia, asociación con plantas y parasitismo.

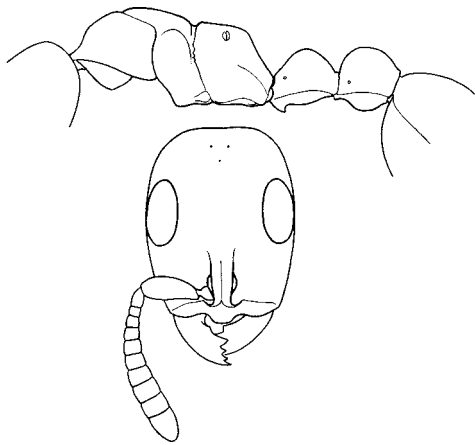


Figura 23.1 *Myrcidris*

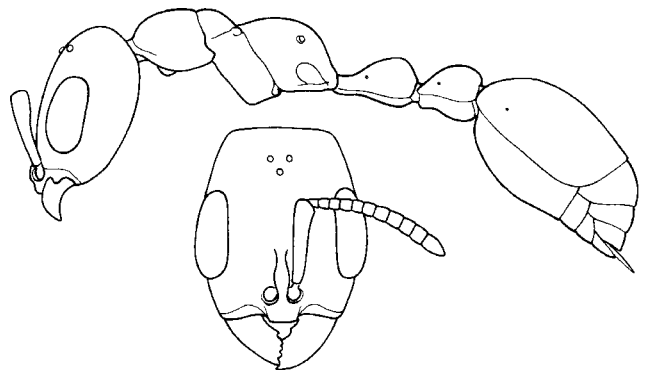


Figura 23.2 *Pseudomyrmex*

Literatura Citada

- Baroni Urbani, C., Bolton, B. y Ward, P. S. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17: 301-329.
- Hashimoto, Y. 1991. Phylogenetic study of the family Formicidae based on the sensillum structures on the antennae and labial palpi (Hymenoptera, Aculeata). *Japanese Journal of Entomology* 59:125-140.
- Sullender, B. 1998. A molecular phylogeny for the Formicidae. http://www.ruf.rice.edu/~bws/molecular_phylogeny.html.
- Ward, P. S. 1985. The Nearctic species of the genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Quaestiones Entomologicae* 21:209-246.
- Ward, P. S. 1989. Systematic studies on pseudomyrmecine ants: revision of the *Pseudomyrmex oculatus* and *P. subtilissimus* species groups, with taxonomic comments on other species. *Quaestiones Entomologicae* 25:393-468.
- Ward, P. S. 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. *Systematic Entomology* 15:449-489.
- Ward, P. S. 1991. Phylogenetic analysis of pseudomyrmecine ants associated with domatia-bearing plants, pp. 335-352 en C.R. Huxley y D.F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford: Oxford University Press.
- Ward, P. S. 1992. Ants of the genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Dominican amber, with a synopsis of the extant Antillean species. *Psyche* 99:55-85.
- Ward, P. S. 1993. Systematic studies on *Pseudomyrmex* acacia-ants (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae). *Journal of Hymenoptera Research* 2:117-168.
- Ward, P. S. 1996. A new workerless social parasite in the ant genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae), with a discussion of the origin of social parasitism in ants. *Systematic Entomology* 21:253-263.
- Ward, P. S. 1999. Systematics, biogeography and host plant associations of the *Pseudomyrmex viduus* group (Hymenoptera: Formicidae), *Triplaris*- and *Tachigali*-inhabiting ants. *Zoological Journal of the Linnean Society* 126:451-540.
- Ward, P. S. 2001. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the ant genus *Tetraponera* (Hymenoptera: Formicidae) in the Oriental and Australian regions. *Invertebrate Taxonomy* 15:589-665.
- Ward, P.S. 2002. Ants of the subfamily Pseudomyrmecinae. <http://entomology.ucdavis.edu/faculty/ward/pseudo.html>

Capítulo 24

Hormigas de importancia económica en la región Neotropical

T.M.C. Della Lucia

La región zoogeográfica denominada región Neotropical es aquella que reúne toda Latinoamérica incluyendo las islas del Caribe. De común acuerdo entre diversos ecólogos esa región es la que presenta mayor biodiversidad y riqueza de especies (tendencia de aumento en dirección al Ecuador), principalmente en los hábitats más complejos de los trópicos.

Las hormigas no son la excepción a esto. Inclusive, puede decirse que son los individuos más abundantes y diversos en las regiones neotropicales. Según Hölldobler y Wilson (1990), las hormigas son tan abundantes en esos sitios que ocupan 1/3 de la biomasa animal total de la tierra firme de la selva húmeda amazónica (más de 8 millones de individuos por hectárea de suelo), siendo que la cuenca amazónica occidental debe contener la fauna más rica del mundo. Según los mismos autores, las hormigas aventajan a las lombrices en la remoción de suelo en los bosques tropicales. Es natural, por lo tanto, esperar que en ese contexto también los problemas provocados por algunas especies sean proporcionalmente mayores en la región Neotropical. En verdad, estos problemas existen, pero a mi modo de ver, no en una dimensión tan grande, a excepción del provocado por las hormigas cortadoras de hojas.

Las especies de casas y hospitales han despertado recientemente el interés de los investigadores y técnicos que se sienten motivados por la demanda social, especialmente en lo respectivo a los métodos de control de esas plagas. El problema de las hormigas plagas urbanas fue uno de los principales temas abordados en el XV Encuentro de Mirmecología que se llevó a cabo en octubre de 2001 en Londrina, Paraná, Brasil y se viene convirtiendo en algo más acentuado y evidente en toda Suramérica.

La información relacionada con otras especies de hormigas plagas es tan escasa que la magnitud de sus daños y prejuicios se desconoce, y por esto se omite, hasta que constituyan una amenaza mayor y más notable en la región Neotropical. Lo mismo pasa con las hormigas cortadoras de hojas; aún existen innumerables vacíos en el conocimiento de su taxonomía, biología, etología y ecología. Hasta los métodos para su control no han evolucionado mucho a lo largo de los años (Della Lucia y Araújo 2000). A continuación serán abordados los diversos grupos de hormigas consideradas de importancia económica en el Neotrópico.

Hormigas cortadoras de hojas

Este es el grupo de hormigas plaga más importante en Suramérica y pertenece a la tribu Attini. Esta tribu está compuesta por 12 géneros: *Acromyrmex*, *Apterostigma*, *Atta*, *Cyphomyrmex*, *Mycetagroicus* (Brandão y Mayhé-Nunes 2001), *Mycetarotes*, *Mycetophylax*, *Mycetosoritis*, *Mycocepurus*, *Myrmicocrypta*, *Sericomyrmex* y *Trachymyrmex* (aceptando la sinonimia de *Pseudoatta* con *Acromyrmex*, sugerida informalmente por Hölldobler y Wilson en 1990). Las especies de todos estos géneros tienen en

común el hábito de alimentarse del hongo por ellas cultivado en sustratos diversos, como heces y mudas de insectos y material vegetal o animal seco. Tan sólo en los géneros *Atta* y *Acromyrmex* las especies utilizan vegetales frescos que cortan intensamente y son capaces de explotar la mayoría de las especies de plantas cultivadas. De ahí que ocupan un lugar destacado entre las plagas agrícolas y florestales en el Neotrópico.

Saúva, quenquéns, hormigas cabezudas, hormiga podadora, *akeke, bachaco, bibijagua*, hormiga arriera, *sonteta, cuschi*, hormiga minera, hormiga cortadora de hojas, *bachaco*, hormiga *isau*, hormiga cultivadora de hongos, *codauca*, hormigas parasol, son apenas algunos de los numerosos nombres comunes utilizados para denominar este grupo de hormigas de la tribu Attini. En el prefacio de la obra “*Los Bachacos*” (Cedeño-León 1984), el investigador venezolano Dr. Jaffé menciona que la multiplicidad de esos nombres indica que esos organismos son muy conocidos. Entre tanto, el investigador va más allá, anotando que el lector se sorprenderá con la cantidad de referencias sobre estos insectos, lo que contrasta con la pobreza de información precisa sobre ellas. Eso indica la complejidad del asunto.

Existen relatos de los grandes prejuicios impuestos por estas hormigas, desde la época del descubrimiento de este continente. En Brasil, desde la época de los jesuitas, siglo XVI, se relataban grandes estragos causados por ellas “de noche hasta el día” en las tierras que los portugueses, con

mucho esfuerzo, intentaban plantar. Así es que expresiones como “el Brasil es un gran hormiguero”, “la saúva es el rey del Brasil”, “o el Brasil mata a la saúva o la saúva mata al Brasil” se convirtieron en referencias comunes en el país. Hasta la actualidad, las saúvas (*Atta* spp.) y las *quenquéns* (*Acromyrmex* spp.) continúan siendo blanco de numerosas investigaciones sobre los diversos aspectos de su modo de vida y, sobretudo, sobre su control en la agrosilvicultura. Estos constituyen temas de varias obras (Mariconi 1970; Pacheco y Berti-Filho 1987; Della Lucia 1993; Diehl-Fleig 1995; Anjos *et al.* 1998; Lima *et al.* 2001; Loeck y Grützmacher 2001; entre otros), congresos y reuniones técnicas brasileñas e internacionales. En los demás países de Suramérica, estos insectos son tratados como amenaza constante a la agricultura, las áreas de reforestación y los pastizales, naturales e implantados.

La Tabla 24.1, modificada de Wilson (1986), lista la distribución de las especies de hormigas cortadoras del género *Atta* en la región Neotropical.

Tabla 24.1 Distribución de las especies de *Atta* en América

ESPECIE	DISTRIBUCIÓN
<i>Atta bisphaerica</i>	Brasil
<i>A. capiguara</i>	Brasil
<i>A. cephalotes</i>	Extremo sur de México hasta Ecuador; Brasil; Antillas Menores hasta el norte de Barbados
<i>A. colombica</i>	Guatemala a Colombia
<i>A. goiana</i> (?)	Brasil
<i>A. insularis</i>	Cuba
<i>A. laevigata</i>	Colombia a Guyanas y Paraguay (?)
<i>A. mexicana</i>	Arizona (EUA) hasta El Salvador
<i>A. opaciceps</i>	Brasil
<i>A. robusta</i>	Brasil
<i>A. saltensis</i>	Argentina, Bolivia, Paraguay
<i>A. sexdens sexdens</i> (?)	Costa Rica hasta Argentina y Paraguay
<i>A. sexdens rubropilosa</i> (?)	Brasil, Argentina, Paraguay, Uruguay
<i>A. sexdens pvirventris</i> (?)	Sur de Brasil, Paraguay
<i>A. texana</i>	Louisiana, Texas (EUA)
<i>A. vollenweideri</i>	Argentina, Brasil, Bolivia, Paraguay y Uruguay

(?) = especies o subespecies que necesitan estudios taxonómicos

Es interesante resaltar que, aunque la mayoría de las especies de hormigas cortadoras de hojas están reportadas como plaga, su taxonomía aún no está bien esclarecida, inclusive para el género *Atta*. La especie *Atta silvai*, descrita por Gonçalves (1982) en el Brasil, fue reafirmada recientemente como sinonimia de *A. laevigata* por Delabie (1998). Otra especie con la que hay dudas es *A. goiana* Gonçalves (1942) registrada para el Brasil, más precisamente para dos estados brasileños de la región centro-oeste del país. De ahí en adelante

no se tiene noticia de qué ejemplares de esa especie hallan sido colectados, inclusive en aquellas localidades. Tal vez sea una especie que no resista acciones antrópicas y esté en peligro de extinción, como *A. robusta* (Fowler *et al.* 1990). Entre tanto, el rango de distribución de esta última especie fue ampliado (Teixeira 1999), lo que parece indicar la necesidad de más esfuerzos de colecta y estudios sobre *A. goiana*. Por otro lado, su existencia, a mi modo de ver, puede cuestionarse. Es probable que sea otra sinonimia.

También es preciso apuntar a las tres subespecies de *A. sexdens*, porque la especie carece de estudios más profundos que aclaren realmente su taxonomía. En la monumental obra de Bolton (1995), *A. sexdens* aparece como especie, sin reconocimiento de las subespecies propuestas en Borgmeier (1959). Sin embargo, Gonçalves (1961) dedicó estudios a esta especie y argumentó tres subespecies. En este asunto no hay acuerdos en la comunidad científica, debido a la controversia creada (Mayh -Nunes 2002). Por lo tanto, la necesidad de investigaciones m s profundas y detalladas se hace inminente, utilizando toda la biotecnolog a disponible en los tiempos modernos, para que sean respondidas estas preguntas.

La Tabla 24.2, modificada de Wilson (1986), lista la distribuci n de las especies de *Acromyrmex* en la regi n Neotropical. Se intent  no poner subespecies, pues este g nero requiere una revisi n a n m s profunda que *Atta*. A manera de ejemplo, de acuerdo con Mayh -Nunes (1991), existen 63 especies nominales del g nero, de las cuales solamente en el Brasil est n presentes 20 y nueve subespecies taxon micas aceptadas. De acuerdo con Quir n (1998), en la Argentina, diversas especies de este g nero necesitan una profunda revisi n.

Se verifica entonces que, en lo que respecta a las cortadoras de hojas, comenzando por la propia sistem tica, el conocimiento es insatisfactorio. Diversos aspectos biol gicos y

Tabla 24.2 Distribuci n de las especies de *Acromyrmex* en Am rica.

ESPECIE	DISTRIBUCI�N
Subg�nero <i>Acromyrmex</i>	
<i>Acromyrmex ambiguus</i>	Argentina, Brasil, Paraguay, Uruguay
<i>Ac. aspersus</i>	Argentina, Brasil, Per�, Colombia
<i>Ac. coronatus</i>	Argentina, Paraguay, Brasil hasta Costa Rica
<i>Ac. crassispinus</i>	Argentina (?), Brasil, Paraguay
<i>Ac. d�asi</i>	Brasil
<i>Ac. disciger</i>	Brasil, Paraguay
<i>Ac. gallardoi</i> (?)	Argentina
<i>Ac. hispidus</i>	Argentina, Brasil, Bol�via, Paraguay, Uruguay
<i>Ac. hystrix</i>	Guyanas, Brasil, Per�, Paraguay
<i>Ac. laticeps</i>	Bol�via, Uruguay, Brasil, Argentina, Paraguay
<i>Ac. lobicornis</i>	Argentina, Bol�via, Brasil, Paraguay, Uruguay
<i>Ac. lundi</i>	Argentina, Bol�via, Brasil, Paraguay, Uruguay
<i>Ac. niger</i>	Brasil
<i>Ac. nobilis</i>	Brasil
<i>Ac. octospinosus</i>	M�xico hasta el norte de Suram�rica, Guadalupe, Cuba
<i>Ac. rugosus</i>	Colombia hasta Argentina, Uruguay
<i>Ac. subterraneus</i>	Brasil y Per� hasta Argentina (?), Paraguay
Subg�nero <i>Moellerius</i>	
<i>Acromyrmex heyeri</i>	Argentina, Brasil, Paraguay, Uruguay
<i>Ac. landolti</i> (?)	Norte de Suram�rica hasta Argentina (?), Paraguay, Uruguay
<i>Ac. mesopotamicus</i> (?)	Argentina
<i>Ac. pulvereus</i> (?)	Argentina
<i>Ac. silvestrii</i>	Argentina (?), Brasil
<i>Ac. striatus</i>	Argentina, Bol�via, Brasil, Paraguay
<i>Ac. versicolor</i>	Arizona y Texas (EUA), norte de M�xico

(?) = especies que necesitan estudios taxon micos

ecol gicos de varias especies permanecen sin conocer. Esto ocurre con *Atta bisphaerica*, especie cortadora de gram neas, ampliamente distribuida en el Brasil (Della Lucia 1999). Un hormiguero adulto de esa especie puede

provocar la p rdida de 3,6 toneladas de ca a de az car por a o; eso significa aproximadamente la p rdida de 450 kg de az car o 300 litros de alcohol (Dow Agrosociences 1998).

En términos de daños provocados por ellas, los estimativos numéricos son escasos. Los valores no siempre están disponibles. En el Brasil, varios de esos números se originan en cálculos empíricos, de tal manera que la cuantificación de los prejuicios se vuelve, en gran parte de los casos, inadecuada.

La mayoría de estos estimativos son realizados en las zonas de reforestación, principalmente con eucaliptos para celulosa, papel y carbón. Ese cultivo ocupa un área de cerca de 7 millones de hectáreas en el Brasil (Rezende *et al.* 1996). Así, se estimó que 30% de los gastos en el manejo de la plantación hasta el tercer ciclo son atribuidos al control de hormigas cortadoras (Alipio 1989). Eso corresponde al 7,41% del precio de la madera en pie, en el espacio de la plantación de 3 x 2 metros (Rezende *et al.* 1983). El deshoje total de los árboles causa una reducción de cerca de 11 milímetros en el diámetro y 0,7 metros en altura de *Eucalyptus grandis*. Eso puede significar una pérdida de 13% del volumen de madera al final de una rotación de 7 años (Oliveira 1996). Otros datos de pérdidas en reforestación, aún más antiguos, pueden encontrarse. Entre tanto, existen muchas dudas sobre los daños reales provocados por las hormigas cortadoras de hojas en estas plantaciones forestales.

Sin duda deben enfatizarse estudios sobre este asunto, pues se podrían economizar cifras considerables de dinero, si el control se basara en estimativos correctos de daños, pudiéndose, tal vez, tolerar cierta densidad de nidos que no provocasen prejuicios reales (Della Lucia y Vilela 1993). Para esto, se vuelve necesario determinar el nivel de daño económico de estas plagas. Eso, de acuerdo con Anjos *et al.* (1998), es difícil, por el hecho de que, al contrario de otras plagas, éstas están presentes todo el año, atacan bosques de cualquier edad y, cuando no se combaten, pueden impedir la sobrevivencia de los árboles. Por otro lado el combate de estas hormigas, sólo debe efectuarse si se comprueba la necesidad de ello. De esta manera, la tendencia moderna en las áreas de cultivos forestales del Brasil es la de convivir con las hormigas cortadoras de hojas durante la fase de crecimiento y maduración de la plantación, haciendo el monitoreo de estos insectos y control, cuando sea preciso. Así, las hormigas no son diezmadas innecesariamente y el silvicultor tampoco tiene prejuicios significativos con su presencia.

Recientemente, se iniciaron estudios para la determinación del nivel de daño económico que causan las hormigas cortadoras en cultivos forestales. Uno de esos trabajos fue realizado en Venezuela en plantaciones de *Pinus caribaea* (Hernandez y Jaffé 1995). En el Brasil, Zanetti *et al.* (1999, 2000), trabajando en una empresa que cultiva por lo menos siete especies de *Eucalyptus*, determinaron que la densidad total de hormigueros presentes afectó negativamente la producción de madera.

Estos trabajos deben intensificarse en otras áreas, pues casi siempre los datos no pueden extrapolarse, debido a las peculiaridades de cada situación. Las pérdidas provocadas en

cultivos de caña de azúcar también son de gran magnitud. El área ocupada por este cultivo en el Brasil abarca cerca de 4 millones de hectáreas y pérdidas de 3 toneladas por hectárea debidas a la presencia de 0,5 nidos en cada hectárea son estimadas en 60 millones de dólares por año, conforme información de Enrico Arrigoni, del Centro de Tecnología de Coopersucar, Piracicaba, São Paulo, 1997.

En los pastizales neotropicales, especies de *Atta* y de *Acromyrmex* tienen el potencial de remover cantidades sustanciales de gramíneas, más de lo que cualquier otro insecto plaga puede hacer, y reducen la capacidad de carga en dichos ecosistemas (Robinson y Fowler 1982). Más allá de eso, las cámaras huecas de sus nidos abandonados o extintos pueden representar peligro de daños físicos a los animales y a los equipos mecánicos. En adición, el establecimiento de pastos cultivados puede verse comprometido, conforme Serrano *et al.* (1993) observaron en Colombia, dependiendo de la densidad de nidos en la época de siembra. De acuerdo con Fowler y Saes (1986), la presencia de hormigas cortadoras restringe la actividad de pastoreo de ganado en Paraguay y Brasil, reduciendo el valor de venta de las tierras con pastos.

En los otros cultivos que son atacados por las cortadoras, datos empíricos son casi inexistentes. Más allá de eso, las numerosas estimaciones sobre consumo foliar y forrajeo, muchas veces, no pueden compararse debido al uso de diferentes metodologías y condiciones.

Son frecuentes los datos referentes a la densidad de nidos en cultivos (Araújo *et al.* 1997; Oliveira *et al.* 1998; Pereira *et al.* 1999; Serrano *et al.* 1993; LaPointe *et al.* 1993, entre otros) en toda Suramérica. Una vez que el método de control más ampliamente usado fue el cebo granulado tóxico, la cifra de 16.087 toneladas de Mirex (Dodecacloro) vendidas en el Brasil en 1989 (ANDEF 1989) se volvieron impresionantes. En 1997, esa venta de cebos cuyo principio activo ya era la Sulfuramida, llegó a alcanzar más de 12.000 toneladas (Boareto y Forti 1997). A pesar de que estos números están subestimados, proveen una idea general de la magnitud de los prejuicios.

Según Quirán (1998), en la Argentina se mencionan los daños causados por cortadoras desde 1909 (Bonetto 1959) y, aunque en las especies en las que se encuentran producen mayores o menores daños, no existen datos económicos de las pérdidas. En Paraguay, desde 1940 existía un decreto reglamentado por ley que obliga a los propietarios a destruir todos los hormigueros de *saiúvas* y *quenquéns* que están presentes en sus tierras (Cassanelo 1998). De acuerdo con este autor, los daños causados por hormigas cortadoras en la agricultura y en la ganadería en el Paraguay son considerables, como los menciona Fowler y Robinson (1979). Entre tanto, no hay mención de datos cuantitativos más actualiza-

dos. Han sido observados, según Cassanelo (1998), aumentos considerables en el número de nidos presentes en cultivos, zonas reforestadas, árboles frutales y áreas urbanas.

En Uruguay, las hormigas del género *Acromyrmex* son las más nocivas y las que causan daños económicos más evidentes. Estas hormigas perjudican los cultivos forestales, agrícolas y pastos en razón del deshoje que producen (Zolessi y Philippi 1998). Sin embargo, los autores no mencionan ningún dato cuantitativo. Según ellos, la hormiga más abundante es *Acromyrmex lundii* que, debido a su hábito de nidificación, presenta gran resistencia al combate. De todas formas, estas hormigas sin duda alguna ocupan el estatus de plaga y pueden ser consideradas como plagas clave en el ecosistema donde se presentan (Della Lucia y Fowler 1993). El efecto perjudicial puede aún ser atribuido a los gastos involucrados, en el esfuerzo humano para combatirlos, en los prejuicios sobre la excavación de nidos, los cuales deterioran cimientos, represas, puentes, carreteras y autopistas, por las galerías y cámaras subterráneas que estos insectos construyen.

Otro daño indirecto, sin embargo extremadamente relevante, es la contaminación ambiental por el transporte de los agrotóxicos usados en su control; el valor de esto es incalculable. En el último encuentro de Mirmecología, en octubre de 2001, en Londrina, Brasil, 50% de los trabajos presentados tenían que ver con las hormigas cortadoras de hojas.

Por otro lado, hay que mencionar el papel benéfico de estos insectos en los ecosistemas. En ese contexto, se resalta la remoción de suelo, la mejora de la penetración de las raíces de las plantas resultado de las cámaras subterráneas de los nidos, la mejora en la capacidad de cambio catiónico, por la acumulación de basura en las cámaras, debido a que la materia orgánica introducida por las hormigas cortadoras aumenta la carga negativa del suelo, aumentando su fertilidad y facilitando la recuperación del bosque en áreas degradadas en el nordeste del Estado de Pará, Brasil (Moutinho 1995). También Brener y Silva (1995), en Venezuela, verificaron que las hormigas cortadoras del género *Atta* pueden modificar la fisonomía de la sabana, promoviendo el crecimiento de árboles al aumentar la fertilidad del suelo. El ciclado de nutrientes para el desarrollo de los árboles también se menciona en la literatura. Más allá de eso, estos insectos a veces son utilizados en la alimentación humana en varios países de Suramérica; el folclor brasileño es rico en hechos interesantes sobre las saúvas (Lenko y Papavero en Berti-Filho *et al.* 1998).

Que estas hormigas sean plagas moderadas o severas, dependerá de cada situación.

Fowler *et al.* (1990) elaboraron una tabla de contenido para las especies de cortadoras, su distribución y su estatus relativo de plaga, con base en diversas referencias. En esa lista,

para el género *Atta*, apenas *A. capiguara*, una cortadora de monocotiledóneas pandémica, fue considerada plaga fuerte o severa. *Atta sexdens*, cortadora de dicotiledóneas y de monocotiledóneas, no fue incluida en la lista. Sin embargo, *A. sexdens rubropilosa*, más allá de estar ampliamente distribuida en varios estados del Brasil (Mariconi 1970), sobre todo en áreas de reforestación (Araújo *et al.* 1997; Oliveira *et al.*, 1998; Pereira *et al.*, 1999), también es nociva en donde está presente (Tabla 24.1). De esta manera debe considerarse plaga severa. De modo similar, *A. laevigata* podría ser considerada plaga severa y no tan sólo moderada.

En el género *Acromyrmex*, ninguna especie fue considerada plaga severa por Fowler *et al.* (1990) sin embargo, en el Uruguay, *Ac. lundii* fue considerada la especie de plaga más importante por Zolessi y Gonzáles (1978). Es pandémica en aquel país y continúa atribuyéndosele el estatus de plaga importante (Zolessi y Philippi 1998). En el Brasil, *Ac. subterraneus*, más allá de ser pandémica, puede tornarse plaga tan importante como especies de *Atta*, en áreas reforestadas (Gomides *et al.* 1997). Muchas veces la carga de los cebos granulados por esa especie y otras del género es insuficiente, lo que desemboca en resultados insatisfactorios en el control. Otras especies de *Acromyrmex* pueden convertirse en amenazas más serias, cuando sus nidos son de difícil localización y su densidad es alta. Por lo tanto, la ubicación de las especies cortadoras como plaga severa, moderada o débil es bastante empírica.

Los métodos de combate de las cortadoras disponibles a nivel de campo incluyen control mecánico y cultural, aumento del control biológico natural y, sobretodo, empleo de productos químicos. En el Brasil, se utilizan pozos secos, termonebulización, en pequeña escala o bromato de metilo y, principalmente, los cebos granulados, cuyos principios activos son la sulfluramida, el fipronil y los organofosforados. Estrategias como la utilización de variedades de plantas resistentes, de feromonas, de control biológico artificial, de control físico y de otros insecticidas tales como reguladores de crecimiento e inhibidores de reproducción, demandan aún mayor perfeccionamiento.

La historia de la lucha contra las hormigas cortadoras viene desde el desarrollo agrícola en la Región Neotropical, desde los nativos hasta los inmigrantes europeos. A medida en que el hombre avanza en la producción agrosilvicultural, va al encuentro de estos insectos que, ciertamente, pueden constituir un factor limitante para este avance. Por lo tanto, el control consciente de este enemigo, tiene que involucrar un conjunto de medidas o técnicas que caracterizan el manejo integrado de plagas. Para eso, más allá de la búsqueda de otros productos formicidas eficientes, deben desarrollarse o perfeccionarse estrategias alternas. Eso sólo será posible en la medida en que se conozcan mejor esos seres que, aunque extraordinarios, felizmente para nosotros están desprovistos de intelecto.

Especies no cortadoras de importancia en la región neotropical

I. *Acropyga* spp.

Las especies de ese género de Formicinae son de tamaño reducido (cerca de 2mm), poseen hábitos crípticos y generalmente nidifican en madera en descomposición. Además pueden estar asociadas con cochinillas de raíces (Pseudococcidae). Esta es asociación obligatoria y antigua, que fue registrada en el ambar dominicano del Mioceno (Johnson *et al.* 2001).

Ambos, hormigas y coccídeos, presentan dispersión conjunta. Así como las Attini transportan un fragmento de micelio de su hongo simbiótico en su cavidad infrabucal durante el vuelo nupcial, las hembras de *Acropyga* llevan en sus mandíbulas una hembra de Pseudococcidae Rhizoecinae (generalmente *Chavesis balachowski*) (Ebehard 1978; Delabie 1990, 2001a). Conforme este último trabajo, *Acropyga* cría los huevos de Pseudococcidae asociados a su propia prole en cámaras especiales. La nidificación ocurre bajo madera en descomposición y en raíces. Esa relación simbiótica envuelve el abastecimiento de ligamaza (*honeydew*) para las hormigas como alimento. Esta ligamaza es un líquido azucarado rico en azúcares y derivados de la savia, excretado por el ano de los “homópteros”. Las hormigas, a su vez, ofrecen protección a las cochinillas, según Goeldi (1892) y Pickel (1927). Una revisión valiosa y actualizada sobre la trofobiosis entre Formicidae y Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha puede encontrarse en Delabie (2001b y Capítulo 11). El estatus de nocividad de la asociación se debe al hecho de que varios de esos cóccidos son transmisores de enfermedades de las raíces de plantas cultivadas, como en el café. Sin embargo, pocos estudios se han dedicado al esclarecimiento de como una asociación de esos insectos afecta económicamente la producción de otros cultivos. En *Theobroma cacao* L., de acuerdo con Delabie (1990), los frutos en botón y los maduros pueden marchitarse en árboles que se encuentran con altas concentraciones de insectos chupadores. Más allá de esto, las especies de *Acropyga* son poligínicas, lo que puede contribuir a su altísima densidad en ciertas regiones (Delabie y Mantovani 1988). Por tanto, mucho hay que hacer para comprender más sobre el daño causado por esas especies de hormigas.

II. *Azteca* spp.

Estas especies de Dolichoderinae están bien representadas en Suramérica. Exhiben gran variedad de hábitos arbóreos de nidificación, incluso habitando obligatoriamente una variedad de mirmecófitas (Emery 1893; Carroll 1983, entre otros). La asociación simbiótica mutualista entre esas hormigas y los árboles del género *Cecropia* se destaca de entre las asociaciones hormiga-planta bien investigadas desde su descubrimiento en 1874 (Janzen 1969; Longino 1989). En las es-

pecies de *Cecropia* y *Azteca* de los trópicos americanos, la protección conferida por las hormigas se restringe principalmente a la inhibición del crecimiento de epífitas y de plantas vecinas y no son muy eficientes contra invertebrados y vertebrados (Janzen 1969). Por otro lado, en la Amazonía, colonias de *Azteca alfari* en *Cecropia ulei* confieren cierta protección contra el ataque por *A. laevigata* (Vasconcelos y Casimiro 1997).

Otras plantas diversas, como por ejemplo, las de las familias Lauraceae, Melastomataceae, Orchidaceae, Moraceae, Polygonaceae, Rubiaceae, Polypodiaceae abrigan especies de *Azteca* (Hölldobler y Wilson 1990). Según esos autores, es principalmente en Centro y Suramérica donde estas especies forman los jardines de hormigas. Estos jardines son agregados de epífitas unidas por las hormigas, las cuales transportan las semillas de las epífitas para el interior de sus nidos “de cartón”. A medida en que las plantas crecen, alimentadas por el “cartón” y detritos traídos por las hormigas, sus raíces se vuelven parte de la estructura de los nidos. Relaciones isométricas fuertes se encontraron entre la longitud y el ancho máximo del nido de “cartón” de *A. chartifex spiriti* Forel (Fowler *et al.* 1996). En adición, esas dimensiones estaban correlacionadas de manera significativa con el diámetro del árbol de cacao, sugiriendo que el tamaño del tronco puede limitar el tamaño del nido principal. *Azteca chartifex* es una de las especies dominantes en los bosques de la isla de Trinidad (Wilson 1965).

En el cultivo del *cajueiro* y en cacaotales, se destacan *Azteca paraensis bondari* Borgmeier y *A. chartifex spiriti*, según Delabie (1990). Ambas deterioran directamente el dosel foliar por la raspadura o masticación de los brotes o de la corteza sobre el nido. De acuerdo con este último autor, el propio peso del nido de *A. chartifex spiriti*, conjuntamente con el de otros insectos sociales, puede ser perjudicial por causar la quiebra de gajos del árbol, además de desestabilizar árboles con sistema radicular poco desarrollado. De acuerdo con Fowler *et al.* (1990), los nidos “de cartón” generalmente forman un cono semejante al nido de la termita arbórea *Nasutitermes*. Por otro lado, los nidos de *A. paraensis* se asocian con ciertas plantas epífitas de las familias Araceae, Bromeliaceae, Orchidaceae y Gesneriaceae. Ambas especies de hormigas son extremadamente dependientes de la ligamaza producida por “homópteros”, de los cuales muchos son plagas de los frutos del cacao y *cajueiro*. Por ser especies muy agresivas, atacan al trabajador rural, lo que termina por interferir en las actividades del mismo. Esto generalmente ocurre en plantaciones de *Hevea brasiliensis* en el Estado de Acre, Brasil, durante la “sangría” de los árboles (M.A. Oliveira, Assessor de Pesquisa, UFAC – Acre, com. pers. 2002). Vello

y Magalhães (1971) propusieron que los olores de las hormigas *Azteca* atraían polinizadores, aumentando la visita floral en cacao. De acuerdo con Fowler *et al.* (1990), como esas especies son dominantes en el dosel, es posible que actúen como depredadores polívoros, beneficiando la productividad. Así es que diversos productores en Bahía, Brasil introducen nidos de *A. chartifex spiriti* en sus plantaciones (Bondar 1939). *Azteca chartifex spiriti*, inclusive, demostró mayor influencia en la plantación de cacao, en razón de su estabilidad temporal y espacial, la cual es de cerca de un año en los mismos árboles, y en razón de su capacidad de expansión territorial (Medeiros *et al.* 1995). Esos autores recomiendan hasta el manejo de esa especie de hormiga para que las plagas de cacao puedan combatirse. Fowler *et al.* (1996) creen que esta hormiga es más benéfica que nociva en plantaciones de cacao. Por otro lado, Silva (1955) propone que la práctica de introducción de nidos fuese considerada nociva, en razón de la gran cantidad de “homópteros” plagas que son cuidados por las hormigas. *Planococcus citri* es la principal especie que cuida *A. chartifex* (Fowler *et al.* 1996). Por tanto, mucho hay que estudiar para que se pueda afirmar el valor benéfico de estas especies de hormigas.

III. *Paratrechina fulva* (Mayr)

A pesar de haber sido considerada importante depredadora de arrieras, esta especie de Formicinae, denominada vulgarmente “formiga cuiabana” o “hormiga loca” puede vivir en simbiosis con pulgones y cochinillas (Mariconi 1970), lo que puede aumentar su potencial como plaga. Más allá de eso, está incluida entre las hormigas plagas caseras o domésticas (Bueno y Campos-Farinha 1999). Esta especie es nativa de Brasil y pandémica en este país. Fue introducida en Colombia en 1971 para el control de *Atta* y de cobras sin resultados satisfactorios (Zenner-Polania 1990a). En razón de su alta agresividad y de su pronto establecimiento en Colombia, se tornó plaga severa por el ataque directo al ganado, aves y otros animales domésticos. Más allá de eso, se considera plaga importante del café en ese país, en razón de su comportamiento de protección de “homópteros” (Zenner-Polania y Ruiz Bolaños 1983).

También se destaca en pastos, limoneros y sus frutos y caña de azúcar. En este último agroecosistema, es una plaga reciente, que está causando daños de impacto económico en las zonas paneleras. En las provincias de Vélez en Santander y del Bajo Ricaurte en Boyacá, Colombia, hay cerca de 300 mil hectáreas dedicadas a la ganadería y a la agricultura, que son de subsistencia para 8 mil familias. De esos, cerca de 3.000, la mayor parte con caña panelera, registran pérdidas de hasta 70% cuando *P. fulva* y sus pulgones y cochinillas asociados no son combatidos (ICA 2000). De acuerdo con CENICAÑA (1999), se encontró un ácaro con potencial de control de *P. fulva* y hay estudios para conocer más la biología, los hábitos y las estrategias de control de esa plaga.

Los nidos no son complejos, pero pueden encontrarse en cualquier lugar disponible húmedo (Zenner-Polania 1990a). De acuerdo con esta autora, los nidos pueden ser permanentes (base, tronco de árboles, bajo rocas, en los bordes de raíces, tallos caídos de plátano, etc.) o transitorios (en las grietas del suelo, en hojas muertas, raíces de gramíneas, etc.). Esta hormiga se ha registrado como importante plaga del *chuchu* (*Sechium edule*) en la región serrana de Espíritu Santo, Brasil (Lima y Della Lucia 2001). Nidifica en los *chuchus-mentes*, o sea, en frutos maduros con inicio de brotación, utilizados para plantío, o provoca la muerte de las mudas. En ese caso, el combate de esa plaga se hizo con la utilización de trampas (20 la 30/ha) para atraer las hormigas y con la pulverización de Deltametrina. También, la pulverización de *chuchus-mentes* con el Malation impidió la formación de nidos, garantizando el pleno desarrollo de las mudas (Lima y Della Lucia 2001). La destrucción de restos de cultivo es también importante.

El combate la *P. fulva* exige, en verdad, un manejo que incluya la colocación de barreras físicas, control cultural, uso de cebos tóxicos y el control químico por medio de organofosforados y carbamatos (Zenner-Polania 1990b). Así, recientemente, el Instituto Colombiano Agropecuario obtuvo bastante éxito en el combate de *P. fulva* por medio de un programa de manejo que, en adición a las estrategias anteriores, incluyó acompañamiento técnico y monitoreo de la plaga por los propios agricultores. Por tanto, a medida que se invierta en el estudio de esa plaga y se avanza en su manejo integrado, el pleno éxito no es de todo imposible.

IV. *Solenopsis* spp.

Estas especies de hormigas, nativas de Suramérica y conocidas como “hormigas del fuego” u “hormigas lava-pés” en Brasil o “fire-ants” en América del Norte, constituyen un verdadero flagelo en las áreas donde fueron introducidas (Taber 2000; Tsutsui y Suarez 2003).

Los daños causados por estas en cultivos de maíz, papa, frijón, repollo y limón se relacionan desde 1935 (Thompson 1990) en los Estados Unidos. Estas hormigas son capaces de deformar las plantas. Algunas especies adquieren importancia por su asociación con pulgones, como por ejemplo los del género *Cinara* en plantación de *Pinus taeda*, en el sur de Brasil (Reis Filho *et al.* 2001). También pueden atacar al hombre, siendo su aguijoneo doloroso y su veneno, por contener alcaloides y antígenos alérgicos, lleva a centenares de personas a los hospitales de los EUA (Adams 1986).

Algunas especies del género pueden dañar equipos e instalaciones eléctricas (Vinson y Mackay 1990). Se consideran plagas urbanas de gran impacto en la América del Norte. No obstante también son plagas notorias en Suramérica, su sitio de origen, aunque el problema es mucho menos grave y no recibe, por lo tanto, la atención que se le dispensa en

América del Norte. Naturalmente, eso es perfectamente justificable cuando se tiene noticia de que los gastos anuales totales en domicilios en los Estados Unidos llegan a superar los US\$ 2,5 billones por año y que cerca del 50% de las personas en las regiones infestadas con *Solenopsis* son picadas por lo menos una vez por año. De estas, 6 al 10% necesitan cuidados hospitalares (Dr. D.F. Williams, Research Head, Imported Fire Ants and Household Insects, USDA/ARS/CMAVE, Gainesville, Florida, com. pers. 2002). Más allá de eso, la dificultad de obtener un producto químico eficiente para el control, es mucho grande. Williams (1994) relata en su trabajo que 7.100 productos químicos provados por diversos investigadores en los laboratorios de USDA en los Estados Unidos originarán apenas cinco productos comercialmente aptos.

Entre 1995 y 1998, *S. invicta* fue introducida en Brisbane, Australia; el programa de tentativa de erradicación de esa plaga tuvo inicio seis meses después de la introducción e implica 123 millones de dólares australianos por cinco años (Vanderwoude 2001).

Sin duda, todo esto es perfectamente comprensible cuando se trata de un enemigo tan poderoso.

V. *Wasmannia auropunctata* (Roger)

Esta especie de la subfamilia Myrmicinae recibe el nombre de *pixixica* o pequeña hormiga de fuego. Las obreras tienen de 1,2 a 1,5 mm de tamaño (Ulloa-Chacon y Cherix 1990). Su picada es dolorosa y el dolor puede durar varias horas y su veneno puede causar alergia (Bueno y Campos-Farinha 1998). Generalmente, viven en el exterior de las residencias en nidos al nivel del suelo o próximo de la superficie de éste o en la parte inferior de los árboles o bajo la corteza de los mismos. Esos nidos, en verdad, pueden ocupar una variedad de locales. En época de alta humedad del suelo, las obreras pueden transferir los nidos para las partes más altas en los árboles o en las estructuras de las residencias (Bueno y Campos-Farinha 1999).

La colonia puede multiplicarse por fragmentación, de modo que un grupo de obreras y una o varias reinas dejan la colonia de origen (Hölldobler y Wilson 1977). Hay producción de gran cantidad de huevos, sin embargo la fecundidad de las hembras, inclusive en una misma colonia, es muy variable (Ulloa-Chacon y Cherix 1988). De esa manera, la especie posee alta capacidad de proliferación. Es especie polífaga y oportunista, que consume una variedad de alimentos en la naturaleza, dentro de los cuales se destaca la ligamaza (Ulloa-Chacon y Cherix 1990).

Wasmannia auropunctata, nativa de Suramérica, se ha dispersado en toda la Región Neotropical. Su importancia económica puede considerarse en por lo menos tres aspectos: como plaga urbana, invasora de cultivos y competidora

interespecífica con la fauna local. El estatus de plaga urbana es, sin duda, bien atribuido a esta especie, pues puede atacar directamente al hombre, además de contaminar sus alimentos e invadir hospitales. En las plantaciones, es plaga, pues protege Aphididae, Coccidae, Psyllidae, Aleurodidae y otros “homópteros” contra sus enemigos naturales (parasitas y depredadores) lo que promueve un desequilibrio ecológico a favor de los insectos fitófagos (Ulloa-Chacon y Cherix 1990). Su agresividad, unida a las aguijoneadas dolorosas, contribuye a la aversión de los trabajadores a efectuar labores de cosecha o manutención en las áreas donde estas hormigas se encuentran (Fowler *et al.* 1990) dificultando prácticas de manejo de cultivos (Ulloa-Chacon y Cherix 1990). Esos últimos autores citan varios trabajos que señalan a estas hormigas como plagas de cacao, café y ornamentales en varios países.

En el Brasil, esta especie ha sido asociada en cacaotales desde 1925 y su estatus de especie plaga en ese cultivo fue reforzado por Delabie (1988). De acuerdo con ese autor, esta hormiga se adaptó fácilmente a los cacaos en Bahía por poseer capacidad de dominar sitios donde otras especies de hormigas dominantes no ocurren. Su papel de depredador sobre ceratopogónidos polinizadores de cacao, del género *Forcipomyia* debe ser más investigado, pues en algunas situaciones sus nidos se instalan en los cultivos para combatir insectos fitófagos plaga.

En cuanto a la competición interespecífica, se sabe que *W. auropunctata* elimina otras especies de hormigas nativas y otros invertebrados terrestres en áreas recién colonizadas. Ejemplo de eso ocurrió en las islas Galápagos; esta especie se encuentra en por lo menos seis de las 13 islas principales del archipiélago. Allí esta hormiga se volvió plaga urbana así como de cultivos de café durante la cosecha, gracias a su picada (Clark *et al.* 1982). En varios grupos de islas del Pacífico y más recientemente Vanuatu (CTA 2000) y hasta en Gabão, en África (Wetterer *et al.* 1999) esta hormiga viene causando serios problemas en la fauna nativa, tornándose amenaza al equilibrio biológico en algunas regiones. Más aún, ha causado ceguera de algunos animales domésticos en la región africana (Wetterer *et al.* 1999) El hecho de poseer múltiples reinas ayuda aún más a la especie a la colonizar nuevos ambientes. *W. auropunctata* ocupa un lugar en la lista de las 100 especies de peores invasores exóticos de mundo (Lowe *et al.* 2000).

El control de la especie no es viable; sin embargo se puede intentar reducir el nivel de infestación poblacional por medio del uso de productos ya existentes contra otras hormigas que son plagas urbanas, generalmente cebos comerciales (Williams y Whelan 1992).

En contraste, la especie puede ser considerada benéfica en razón de la depredación de enemigos naturales de las plantas cultivadas. Ejemplo de esto se cita en Delabie (1990) en el

cacao y por Goitía y Cerda (1998) en *Musa* spp. Esos últimos autores encuentran a *W. auropunctata* como probable depredadora del “negrito del banano” o “picudo del plátano” (*Cosmopolites sordidus*) en Venezuela.

Hormigas urbanas

Las hormigas que viven en asociaciones con el hombre reciben diversas denominaciones: hormigas vagabundas (*tramps ants*) o andadoras, porque se encuentran en todos los ambientes, distribuidas por todo el mundo; otros nombre, hormigas dulceras, es porque frecuentemente se encuentran asociadas a los azucareros y a los alimentos endulzados. La denominación de hormigas caseras se refiere a las especies de hormigas urbanas o que viven en edificaciones humanas.

Las hormigas como invasoras de residencias son citadas mucho y su diseminación en el planeta es prácticamente tan antigua como el comercio humano. En las residencias estas especies causan incomodidades, dependiendo de la mayor o menor tolerancia de los moradores. Sin embargo, pueden ser responsables de la destrucción o contaminación de alimentos, destrucción de maderas y muebles y de aparatos domésticos en general. A estas hormigas se les acusa también de estragos y pérdidas en aparatos de sonido, videocassetes y computadores y hasta daños en instalaciones de semáforos (Vinson y Mackay 1990).

Cuando afectan la salud pública, en el caso de su presencia en hospitales, se convierten en plagas aún más severas, por la posibilidad de ser vectoras de patógenos y transportadoras de infecciones hospitalarias. No obstante que se ha investigado mucho en diferentes países europeos y en América del Norte sobre estas plagas, es escaso lo que se ha hecho en la Región Neotropical.

En el Brasil los estudios son aún incipientes y la mayoría de ellos están concentrados en el Estado de São Paulo. En el

Apreciaciones sobre el papel de esa y de otras especies de hormigas consideradas plagas son necesarias para se tener idea más precisa de su grado de beneficio o daño sobre ciertos ambientes.

Estado de Minas Gerais, se puede destacar un trabajo de Santos (2001), que trata de hormigas de hospitales, en el que se encontraron 29 especies en el interior de dos hospitales, siendo 15 comunes a ambos. La autora verificó que la temperatura ejerce influencia en el comportamiento de forrajeo de las hormigas y que la presencia de plantas ornamentales y frutíferas próximas al área interna de los hospitales contribuye a la presencia de estas hormigas. Este hecho está asociado al hábito que diversas especies poseen de alimentarse de sustancias azucaradas de pulgones, cochinillas y de otros “homópteros” (Fowler *et al.* 1991). Así, estas hormigas pueden nidificar en esas plantas y explorar otros recursos en el hospital.

Registros esporádicos sobre estas plagas urbanas pueden encontrarse aún en Bahía (Delabie *et al.* 1995), Río Grande do Sul (Silva y Loeck 1999) y en el Estado de Acre (Cruz y Oliveira 2000).

En todo el Brasil, de un número de 15 a 20, se listan las siguientes especies como las principales plagas urbanas: *Tapinoma melanocephalum*, *Paratrechina longicornis*, *Monomorium floricola*, *Monomorium pharaonis* y *Pheidole megacephala*, todas exóticas (Bueno y Campos-Farinha 1999). De entre las especies nativas, *Paratrechina fulva*, *Wasmannia auropunctata*, *Linepithema humile*, especies de *Camponotus*, de *Crematogaster*, de *Pheidole* y de *Solenopsis* merecen también destacarse. Una revisión más amplia sobre este tema podrá encontrarse en el capítulo 25 de este libro.

Consideraciones finales

La aproximación a este tema es extremadamente compleja especialmente porque se trató de hacer de manera resumida. Se espera, sin embargo, haber dado al lector una idea general de la importancia económica de los formicidos del Neotrópico y

haber despertado un interés mayor sobre un asunto tan relevante para los mirmecólogos del presente y en aquellos que vendrán, más tarde, a contribuir con el conocimiento de estos extraordinarios seres, nuestros compañeros de planeta.

Agradecimientos

La autora agradece a los sus estudiantes de posgrado Márcio S. Araújo, Fabrícia L. Gonçalves y Marco A. de Oliveira por la lectura tan cuidadosa del manuscrito.

Literatura citada

- Adams, C. T. 1986. Agricultural and medical impact of the imported fire ants, pp.1-9 en C. S. Lofgren y Vander Meer, eds., *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*. Boulder, Westview Press.
- Alípio, A. S. 1989. Controle de formigas cortadeiras. Normas Técnicas da Pains Florestal 8pp.
- Anjos, N., T. M. C. Della-Lucia y A. S. Mayhé-Nunes. 1998. *Guia prático sobre formigas cortadeiras em reflorestamentos*. Ponte Nova, Graff Cor, 100pp.
- Araújo, M. S.; Della Lucia, T. M. C. y Mayhé-Nunes, A. J. 1997. Levantamento de Attini (Hymenoptera, Formicidae) em povoamento de *Eucalyptus* na região de Paraopeba, Minas Gerais, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 14(2):323-328.
- Associação Nacional De Defensivos Agrícolas - ANDEF. 1989. Relatório Técnico. s/p.
- Berti Filho, E., F.A.M. Mariconi y L.R. Fontes, eds., 1998. *Anais do Simpósio sobre formigas cortadeiras dos países do Mercosul*. Piracicaba, FEALQ. 139P.
- Boaretto, M. A. C. y L.C. Forti. 1997. *Perspectivas no controle de formigas cortadeiras*. Série Técnica IPEF, 11:31-46.
- Bolton, B. 1995. *A new General Catalogue of Ants of the World*. Cambridge, Harvard University Press, 504p.
- Bondar, G. 1939. *Insetos daninhos e parasitas do cacau na Bahia*. Salvador, Brasil. I. C. B. Boletim Técnico no 5. 112p.
- Bonetto, A. 1959. *Las hormigas cortadoras de la Provincia de Santa Fe*. Dir. Gen. Recursos Naturales de Santa Fe, Santa Fe. 79p.
- Borgmeier, T. 1959. Revision der Gattung *Atta* Fabricius. *Stud. Entomol.* 2:321-390.
- Brandão, C. R. F. y Mahyé-Nunes, A. J. 2001. A new fungus growing ant genus, *Mycetagroicus* gen. n., with the description of three new species and comments on the monophyly of Attini (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 38(3B):639-665.
- Brener, A. G. F. y J.F. Silva. 1995. Leaf-cutting ant nests and soil fertility in la well-drained savanna in Western Venezuela. *Biotropica* 27(2):250-253.
- Bueno, O. C. y A.E. Campos-Farinha. 1999. As formigas domésticas, p.135-180 en F.A.M. Mariconi, coord., *Insetos e outros invasores de residências*. Piracicaba, FEALQ.
- Bueno, O. C. y A.E. Campos-Farinha. 1998. Formigas urbanas: comportamento das espécies que invadem as cidades brasileiras. *Rev. Vetores & Pragmas* 12:13-16.
- Carroll, C. R. 1983. *Azteca* (formiga *Azteca*, *Azteca* ants, *Cecropia* ants), pp. 691-693 en: D.H. Janzen, ed., *Costa Rican Natural History*. Chicago, University of Chicago Press, USA.
- Cassanelo, A. M. L. 1998. As formigas cortadeiras no Paraguai, pp. 77-83 en Berti Filho, E.; Mariconi, F. A. M. y Fontes, L. R., eds., *Anais de Simpósio sobre formigas cortadeiras do Mercosul*. Piracicaba, FEALQ.
- Clark, D. B., C. Guayasamin, O. Pazmiño, C. Donoso, y Y. Páez De Villacis. 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: Autoecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14:196-207.
- Cedeño-León, A. 1984. *Los bachacos – aspectos de su ecología*. Caracas. Fondo Editorial Acta Científica venezolana. 73p.
- Cenicana, 1999. *Informe anual. Macroproyecto Producción de Alta Sacarosa Estable*. Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia. Cali, CO. 114p.
- Cruz, D. M. M. y M.A. Oliveira. 2000. *Avaliação de formigas urbanas em áreas domiciliares de Rio Branco – Acre*. Anais de IX Encontro de Iniciação Científica. UFAC/ CNPq – Rio Branco, Acre. 122p.
- C. T. A. Technical Centre For Agricultural And Rural Cooperation. 2000. Alarm bell rings in Vanuatu. *Spore* 85:6.
- Delabie, J. H. C. y J.E. Mantovani. 1988. Observações sobre a biologia de *Acropyga* spp. (Formicidae, Plagiolepidini) associadas à rizosfera do cacauero. *Res. IX Encontro de Mirmecologia, Viçosa, UFV*.
- Delabie, J. H. C. 1988. Ocorrência de *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863) (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) en cacauais na Bahia, Brasil. *Rev Theobroma* 18(1):29-37.
- Delabie, J. H. C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil, pp. 555-569 en R.K. Vander Meer, K. Jaffé, y A. Cedeño, *Applied Myrmecology: A world perspective*. Boulder, Westview Press.
- Delabie, J. H. C., I.C. Nascimento, P. Pacheco y A.B. Casimiro. 1995. Community structure of the house infesting ants (Hymenoptera: Formicidae) in Southern Bahia, Brazil. *Florida Entomol.* 78(2): 265-270.
- Delabie, J. H. C. 1998. *Atta silvai* Gonçalves, sinônimo júnior de *Atta laevigata* (Fred. Smith) (Hymenoptera, Formicidae, Attini). *Rev. Bras. Ent.* 41(2-4):339-341.
- Delabie, J. H. C. 2001a. Evolução das relações trofobióticas entre formigas e homópteros, p. 153-157, *Anais do XV Encontro de Mirmecologia*. IAPAR, Londrina – PR. 22 la 25 de outubro de 2001. Londrina.
- Delabie, J. H. C. 2001b. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotropical Entomol.* 30(4):501-516.
- Della Lucia, T. M. C., ed., 1993. *As formigas cortadeiras*. Viçosa, Folha de Viçosa. 262p.
- Della Lucia, T. M. C. y H.G. Fowler. 1993. As formigas cortadeiras, pp. 1-3 en T.M.C. Della Lucia, ed., *As formigas cortadeiras*. Viçosa, Folha de Viçosa.
- Della Lucia, T. M. C. y E.F. Vilela. 1993. Métodos atuais de controle e perspectivas, pp. 163-190, en T.M.C. Della Lucia, ed., *As formigas cortadeiras*. Viçosa, Ed. Folha de Viçosa.

- Della Lucia, T. M. C. 1999. *Atta bisphaerica*: uma ilustre desconhecida. *Naturalia* 24:53-59.
- Della Lucia, T. M. C. y M.S. Araújo. 2000. Formigas cortadoras: atualidades no combate, pp. 245-274 en L. Zambolim, ed., *Manejo Integrado – Doenças, pragas e plantas daninhas*. Visconde do Rio Branco, Suprema Gráfica Editora.
- Diehl-Fleig, E. 1995. *Formigas: organização social e ecologia comportamental*. São Leopoldo, Unisinos. 168p.
- Dow Agrosociences. 1998. *Controle de formigas cortadeiras*. s.l. Folheto.
- Eberhard, W. G. 1978. Mating swarms of la South American *Acropyga* (Hymenoptera: Formicidae). *Ent. News* 89:14-16.
- Emery, C. 1893. Studio monografico sul genere *Azteca* Forel. *Memorie della Reale Accademia delle Scienze dell' Instituto di Bologna* (5)3:119-152.
- Fowler, H. G. y N.B. Saes. 1986. Dependence of the activity of grazing cattle on foraging grass-cutting ants (*Atta* spp.) in the southern neotropics. *J. Appl. Ent.* 101:154-158.
- Fowler, H. G., S.V.E. Bernardi, J.H.C. Delabie, L.C. Forti y V. Pereira-Da-Silva, 1990. Major ant problems of South America, pp. 3-14 en R.K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective*. Boulder, Westview Press.
- Fowler, H. G., L.C. Forti, C.R.F. Brandão, J.H.C. Delabie y H.L. Vasconcelos. 1991. Ecologia nutricional de formigas, pp. 131-223, en A.P. Panizzi y J.R.P. Parra, eds., *Ecologia nutricional de insetos*. São Paulo, Manole.
- Fowler, H. C., M.A. Medeiros y J.H.C. Delabie. 1996. Carton nest allometry and spatial patterning of the arboreal ant *Azteca chartifex spiriti* (Hymenoptera: Formicidae). *Revta bras. Ent.* 40(3/4):337-339.
- Fowler, H. C. y S.W. Robinson. 1979. Field identification and relative pest status of Paraguayan leaf-cutting ants. *Turrialba* 29(1):11-16.
- Goitia, W. y H. Cerda. 1998. Hormigas y otros insectos asociados a las musáceas (*Musa* spp.) y su relación con *Cosmopolites sordidus* Germar (Coleoptera: Curculionidae). *Agron. Trop.* 48(2):209-224.
- Goeldi, E. A. 1892. Relatório sobre la moléstia de caféto na Província de Rio de Janeiro. *Arch. Museu Nac. Rio de Janeiro* 8:1-121.
- Gomides, C. H., T.M.C. Della Lucia, F.S. Araújo y D.D.O. Moreira. Velocidad de forrajeo y area foliar transportada por la hormiga *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae). *Ver. Biol. Trop.* 45(4):1663-1667.
- Gonçalves, C. R. 1961. Nota sobre a sistemática de *Atta sexdens* (L., 1758) e de suas subespécies (Hym., Formicidae). *Bolet. Fitos.* 9(1-2):1-3.
- Hernández, J. V. y K. Jaffé. 1995. Dano econômico causado por populações de formigas *Atta laevigata* (F. Smith) em plantações de *Pinus caribaea* Mor. e elementos para o manejo de praga. *Anais da Soc. Ent. Brasil* 24:287-298.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64:8-15.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. Cambridge. Harvard University Press. 732p.
- Instituto Colombiano Agropecuario (ICA). 2000. *Informe de Gerencia 2000*. Bogotá, Co. 115p.
- Janzen, D. H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50(1):147-153.
- Johnson, C., D. Agosti, J.H.C. Delabie, K. Dumperti, D.I. Williams, M. Tschirnhaus y V. Maschwitz. 2001. *Acropyga* and *Azteca* ants with scale insects (Hymenoptera: Formicidae; Sternorrhyncha: Coccoidea): 20 million years of intimate symbiosis. *American Museum Novitates* 3335:1-18.
- LaPointe, S.L., C.A. Garcia y M.S. Serrano. 1993. Control of *Acromyrmex landolti* in the improved pastures of Colombian savanna, pp. 511-518 en R.K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective*. Boulder, Westview Press.
- Lima, C. A. L. y T.M.C. Della Lucia. 2001. Ocorrência de *Paratrechina fulva* Mayr, 1862 (Hymenoptera: Formicidae) em lavouras de *Sechium edule* na região serrana do Espírito Santo, pp. 355-356 en: *Anais do XV Encontro de Mirmecologia*. IAPAR, Londrina – PR. 22 la 25 de outubro de 2001. Londrina.
- Lima, C. A., T.M.C. Della Lucia y N.A. Silva. 2001. *Formigas Cortadeiras – Biologia e Controle*. Viçosa, UFV. *Bol. de Ext.* 44:1-28.
- Loeck, A.E. y D.D. Grützmacher. 2001 *Ocorrência de formigas cortadeiras nas principais regiões agropecuárias do Estado do Rio Grande do Sul*. Pelotas, Ed. Gráfica Universitária – UFPel. 147p.
- Longino, J. T. 1989. Geografic variation and community structure in an ant-plant mutualism: *Azteca* and *Cecropia* in Costa Rica inhabiting *Azteca* ants. *Biotropica* 21:126-132.
- Lowe, S.J., M. Browne y S. Boudjelas. 2000. *100 of the world's worst invasive alien species*. IUCN/SSC, Nueva Zelandia.
- Mayhé-Nunes, A. J. 1991. Estudo de *Acromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae) com ocorrência constatada no Brasil: subsídios para uma análise filogenética. Viçosa, UFV. 122p. (Tesis MS).
- Mayhé-Nunes, A. J. 2002. A controvérsia sobre as subespécies de *Atta sexdens* (L., 1758) das formigas saúvas (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae: Attini). *Folha Florestal* 101 – março – abril 2002.
- Mariconi, F. A. M. 1970. *As saúvas*. São Paulo. Agron. Ceres. 167p.
- Medeiros, M. A., H.G. Fowler y O.C. Bueno. 1995. Ant (Hym., Formicidae) mosaic stability in Bahian Cocoa plantations: implications for management. *Jour. Appl. Ent.* 119(6): 411-414.

- Moutinho, P. R. S. 1995. Acabar com a saúva, mas nem tanto. *Ciênc. Hoje* 18(106):10-11.
- Oliveira, M. A. 1996. Identificação de formigas cortadeiras e efeito do desfolhamento simulado em plantio de *Eucalyptus grandis*. Imprensa Universitária, UFV. 61p. (Tesis MS).
- Oliveira, M. A., T.M.C. Della Lucia y N. Anjos. 1998. Ocorrência e densidade de ninhos de formigas cortadeiras em plantações de eucalipto no sul da Bahia. *Rev. bras. Ent.* 42(1-2):17-21.
- Pacheco, P. y E. Berti Filho, eds., 1997. *As formigas cortadeiras esseu controle*. Piracicaba, IPEF. 152p.
- Pereira, R. C., T.M.C. Della Lucia y A.J. Mayhé-Nunes. 1999. Levantamento de Attini (Hymenoptera:Formicidae) em povoamentos de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden em Minas Gerais. *Rev. Árvore* 23(3):341-350.
- Pickel, D. B. 1927. Os parasitos do cafeeiro no estado da Paraíba. Um novo parasita do café, o piolho branco *Rhizococcus lendea* n. sp. *Chác. e Quint.* 36: 587-593.
- Quirán, E. M. 1998. Hormigas cortadoras en Argentina, pp. 57-75 en E. Berti Filho, F.A.M. Mariconi y L.R. Fontes, eds., *Anais de Simpósio sobre hormigas Cortadeiras dos Países de Mercosul*. Piracicaba, FEALQ.
- Reis Filho, W., A.E. Campos-Farinha, P. Pacheco y E.C. Queiroz. 2001. Formigas associados aos pulgões *Cinara* spp. (Homoptera: Aphididae) (Wilson, 1919) em plantios de *Pinus taeda*, no sul de Brasil, pp. 215-216 en: *Anais de XV Encontro de Mirmecologia, IAPAR, Londrina – PR – 22 la 25 de outubro de 2001*. Londrina.
- Rezende, J. P., A.R. Pereira y A.D. Oliveira. 1983. Espaçamento ótimo para a produção de madeira. *Rev. Árvore* 7(1): 30-43.
- Rezende, J. L. P., V.B.L. Júnior, y M.L. Silva. 1996. O setor florestal brasileiro. *Informe Agropec.* 18(185):7-14.
- Robinson, S. W. y H.G. Fowler. 1982. Foraging and pest potential of paraguay grass-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) to the cattle industry. *Z. Angew. Ent.* 93:42-54.
- Santos, M. F. S. 2001. Comunidade de Formicidae (Insecta: Hymenoptera) associada aos ambientes hospitalares no Município de Viçosa – MG. Viçosa. UFV. 79p. (Tesis MS.)
- Serrano, M. S., S.L. Lapointe y A. Villegas. 1993. Caracterización del daño de la hormiga cortadora de pastos *Acromyrmex landolti* (Forel) (Hymenoptera: Formicidae) sobre el establecimiento de *Andropogon gayanus* en los llanos orientales de Colombia. *Rev. Colomb. Ent.* 19:21-26.
- Silva, P. 1955. A formiga caçarema e o cacauzeiro. *I. Biol. da Bahia. Junta Executiva de Combate às Pragas e Doenças do Cacau*. Ministério da Agricultura, Salvador, Bahia (Brazil). 13p.
- Silva, E. J. y A.E. Loeck. 1999. Ocorrência de formigas domiciliares (Hymenoptera: Formicidae) em Pelotas. *Rev. Bras. de Agric.* 5(3): 220-224.
- Teixeira, M. C. 1999. Distribuição de *Atta robusta* Borgmeier 1939 (Hymenoptera: Formicidae) e efeito da cobertura vegetal sobre suas populações. Viçosa, UFV. 28p. (Tesis MS).
- Thompson, C. R. 1990. Ants that have pest status in the United States, pp. 51-67 en: R.K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeño. *Applied Myrmecology: la world perspective*. Boulder, Westview Press.
- Ulloa-Chacon, P. y D. Cherix. 1990. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera:Formicidae), pp. 701-707 en: R.K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective*. Boulder, Westview Press.
- Ulloa-Chacon, P. y D. Cherix. 1988. Quelques aspects de la biologie de *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae). *Actes Coll. Insectes Soc.* 4:177-184.
- Vanderwoude, C. 2001. *Solenopsis invicta* (red imported fire ants) in Brisbane: an overview of the response by the Department of Primary Industries and options for eradications. *News Bull. Qld Entomol. Soc.* Abril: 30-34.
- Vasconcelos, H. L. y A.B. Casimiro. 1997. Influence of *Azteca alfari* ants on the exploitation of *Cecropia* trees by la leaf-cutting ant. *Biotropica* 29(1):84-92.
- Vinson, S. B. y W.P. MacKay. 1990. Effects of the fire ant, *Solenopsis invicta*, on the electrical circuits and equipment, pp. 496-503 en: R.K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective*. Boulder, Westview Press.
- Wetterer, J. K., P.D. Walsh y L.J.T. White. 1999. *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) a destructive tramp-ant, in wildlife refuges of Gabon. *African Entomol.* 7(2): 292-294.
- Williams, D. F. y P.M. Whelan. 1992. Bait attraction of the introduced pest ant, *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) in the Galapagos Islands. *J. Entomol. Sci.* 27(1): 29-34.
- Williams, D. F. 1994. Control of the introduced pest *Solenopsis invicta* in the United States, pp. 282-292 en: D.F. Williams, ed., *Exotic Ants – Biology, impact and control of introduced species*. Boulder. Westview Press.
- Wilson, E. O. 1965. Trail sharing in ants. *Psyche* 72(1):2-7.
- Wilson, E. O. 1986. The defining traits of fire ants and leaf-cutting ants, pp. 1-9 en: C.S. Lofgren. y R.K. Vander Meer, eds., *Fire ants and leaf-cutting ants - biology and management*. Boulder, Westview Press.
- Zanetti, R., J.C. Zanuncio, E.F. Vilela, H.G. Leite, T.M.C. Della Lucia y L. Couto. 1999. Efeito da espécie de eucalipto e da vegetação nativa circundante sobre o custo de combate a saúveiros em eucaliptais. *Rev. Árvore* 23:321-326.
- Zanetti, R., K. Jaffé, E.F. Vilela, J.C. Zanuncio y H.G. Leite. 2000. Efeito da densidade e do tamanho de saúveiros sobre a produção de madeira em eucaliptais. *An. Soc. Entomol. Bras.* 29(1):105-117.

- Zenner-Polania, I. y N. Ruiz Bolaños. 1983. Control químico de la hormiga local, *Nylanderia fulva* (Mayr). *Rev. ICA*, Bogota (Colombia) 18:241-250.
- Zenner-Polania, I. 1990a. Biological aspects of the “hormiga loca”, *Paratrechina (Nylanderia) fulva* (Mayr), in Colombia, pp. 290-297 en: R.K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective*. Boulder, Westview Press.
- Zenner-Polania, I. 1990b. Management of the “hormiga loca”, *Paratrechina (Nylanderia) fulva* (Mayr), in Colombia, pp. 701-707 en: R.K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective*. Boulder, Westview Press.
- Zolessi, L. C. y L. Gonzáles. 1978. Observaciones sobre el género *Acromyrmex (A) lundii* (Guérin, 1838) (Hymenoptera: Formicidae). *Ver. Fac. Humanidades y Ciencias*. Serie Cienc. Biol. Montevideo 7(2):9-28.
- Zolessi, L. C. y M.E. Philippi. 1998. Las hormigas cortadoras del Uruguay del género *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae), pp. 93-98 en: E. Berti-Filho, E., F.A.M. Mariconi y L.R. Fontes, eds., *Anais de Simpósio sobre hormigas cortadoras de Mercosul*. Piracicaba, FEALQ.

Capítulo 25

Hormigas urbanas

P. Chacón de Ulloa

Algunas especies de hormigas en el medio ambiente urbano pueden afectar indirectamente al hombre invadiendo sus viviendas y sitios de trabajo, donde contaminan alimentos y causan malestar y estrés emocional; y de manera directa, pueden afectar la salud por la acción de sus picaduras y por actuar como vectores mecánicos de agentes patógenos (Robinson 1996). Las hormigas urbanas pueden dañar cabinas de electricidad, centrales telefónicas y aparatos electrodomésticos como refrigeradores, televisores, videos, equipos de sonido y computadores (Bueno 1997).

En el mundo, más de la mitad de la fauna de hormigas que se asocia al hombre ha sido introducida principalmente de los países tropicales a otras latitudes. Estas especies consideradas como exóticas, forman parte del grupo de las llamadas hormigas vagabundas (“*tramp ants*”), las cuales poseen una serie de características biológicas y ecológicas que favorecen su dispersión mediante el comercio humano (Hölldobler y Wilson 1990; Holway *et al.* 2002; Tsutsui y Suarez 2003). Las hormigas vagabundas poseen una estructura social poligina pues sus colonias contienen múltiples reinas funcionales, forman sociedades unicoloniales en las cuales no hay límites bien definidos y sus colonias se reproducen por fisión (Hölldobler y Wilson 1990). Además, sus obreras, que son principalmente monomórficas, de tamaño pequeño y estériles, exhiben una marcada tendencia a migrar y no muestran agresión intraespecífica entre sus nidos; en cambio, son muy agresivas frente a otras especies nativas a las cuales llegan a desplazar. Las reinas no presentan vuelo nupcial, son de vida muy corta y se renuevan frecuentemente (Passera 1993, 1994). Fowler *et al.* (1994) resaltan dos características de las hormigas exóticas: el tamaño pequeño y el reclutamiento masivo; la primera facilita a las hormigas la exploración de espacios reducidos y no impone límites en sitios para anidar; la segunda permite a las colonias movilizar obreras rápidamente para explotar una fuente de alimento o excluir potenciales competidores.

Entre las principales especies de hormigas vagabundas encontramos la hormiga faraona *Monomorium pharaonis*, la hormiga argentina *Linepithema humile*, la hormiga loca *Paratrechina longicornis* y *P. fulva*, la hormiga cabezona *Pheidole megacephala*, la hormiga fantasma *Tapinoma melanocephalum* y la pequeña hormiga del fuego *Wasmannia auropunctata*. Aunque estas y otras especies menos conocidas tienen actualmente una distribución casi mundial, pocos son los estudios que se han dirigido hacia el conocimiento de su impacto como plagas urbanas en América Latina. En la presente revisión, se han incluido los principales trabajos sobre las hormigas nativas e introducidas que se comportan como plagas al colonizar el ambiente intradomiciliario, las clínicas y hospitales en algunos países de América Central, Islas del Caribe y América del Sur.

Hormigas asociadas al medio ambiente urbano

En las Tablas 25.1 y 25.2 se relacionan las especies de hormigas más comunes en zonas urbanas de América del Sur, según los datos recopilados por Brown (1954), Fowler *et al.* (1990) y Williams (1994); además se incluyen registros de Puerto Rico (Wolcott 1933, 1936, 1951), Aruba, Bonaire y Curazao (Weber 1948), Antillas Menores (Jaffé y Lattke 1994), Costa Rica (Wetterer 1998), Perú (Dale 1974), Ecuador (Clark *et al.* 1982), varios estados de Brasil (Delabie

et al. 1995; Fowler y Bueno 1995; Fowler *et al.* 1993, 1994; Monte 1931) y Colombia (Lozano *et al.* 1999; Lozano y Chacón de Ulloa 2001).

A pesar de que esta revisión es aún preliminar, se puede resumir que en el hábitat urbano de América Central, de América del Sur y de las islas del Caribe, se registran 20 géneros y al menos 70 especies de hormigas, de las cuales 28

(40%) se conocen hasta el nivel de especie y las restantes 42 (60%) sólo se han registrado a nivel genérico. Los géneros con mayor número de especies, la mayoría probablemente nativas, son precisamente los menos conocidos; es el caso de *Pheidole* con 15 especies registradas, de las cuales solamente se conoce la especie introducida *P. megacephala*; *Camponotus*, con 13 especies registradas, de las cuales sólo cuatro se tienen hasta nivel de especie; y *Solenopsis* con ocho especies registradas y sólo tres de ellas completamente determinadas. En contraste, uno de los géneros mejor conocidos es *Monomorium* con seis especies, cuatro de las cuales (*M. destructor*, *M. floricola*, *M. minimum* y *M. pharaonis*) son también introducidas y su conocimiento se deriva del impacto como especies exóticas en otros países que no pertenecen a la región Neotropical.

Diez especies se coleccionan frecuentemente; ocho de estas han sido introducidas de otros continentes: *P. longicornis*, *P. megacephala*, *T. melanocephalum* y *Tetramorium simillimum* son originarias de África Tropical; *Tetramorium bicarinatum* del sureste de Asia; *M. pharaonis* y *M. destructor* de la India; y *M. floricola* proviene de América del Norte. Dos especies nativas en algunas localidades del Neotrópico: *L. humile* originaria de Brasil y Argentina y *W. auropunctata* de América Tropical, han sido introducidas en islas oceánicas de América del Sur (Clark *et al.* 1982) y en otras partes del mundo (Fowler *et al.* 1990, 1994).

Tabla 25.1 Especies de hormigas urbanas asociadas a viviendas en América del Sur, Central y el Caribe

Especie	País	Referencia bibliográfica
Dolichoderinae		
<i>Dorymyrmex</i> (1 sp.)	Brasil (Bahía) Colombia (Valle)	Delabie <i>et al.</i> 1995 Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Linepithema humile</i>	Brasil (Minas Gerais) Puerto Rico Perú (Lima) América del Sur Brasil Brasil (Sao Paulo) Colombia (Valle)	Monte 1931 Wolcott 1936 Dale 1974 Fowler <i>et al.</i> 1990 Fowler <i>et al.</i> 1993 Fowler y Bueno 1995 Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Linepithema</i> (1 sp.)	Colombia (Valle)	Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	Islas del Caribe Puerto Rico Brasil (Pará) América del Sur Antillas Francesas y Aruba Brasil (Bahía) Brasil (São Paulo) Colombia (Valle)	Weber 1948 Wolcott 1933, 1936, 1951 Brown 1954 Fowler <i>et al.</i> 1990 Jaffé y Latke 1994 Delabie <i>et al.</i> 1995 Fowler y Bueno 1995 Lozano y Chacón de Ulloa 2001
Formicinae		
<i>Brachymyrmex heyeri</i>	Colombia (Valle)	Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Brachymyrmex</i> sp.	Brasil (São Paulo) Brasil (Bahía)	Fowler y Bueno 1995 Delabie <i>et al.</i> 1995
<i>Camponotus abdominalis</i>	Brasil (Minas Gerais)	Monte 1931
<i>Camponotus cingulatus</i>	Brasil (Minas Gerais) Brasil (São Paulo)	Monte 1931 Fowler y Bueno 1995
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.	Brasil (Bahía)	Delabie <i>et al.</i> 1995
<i>Camponotus</i> sp.	Colombia (Valle)	Lozano y Chacón de Ulloa 2001

Tabla 25.1 Especies de hormigas urbanas asociadas a viviendas en América del Sur, Central y el Caribe (continuación)

Especie	País	Referencia bibliográfica
<i>Camponotus</i> (6 spp.)	Brasil (Bahía)	Delabie <i>et al.</i> 1995
<i>Camponotus</i> spp.	América del Sur	Fowler <i>et al.</i> 1990
<i>Paratrechina longicornis</i>	Islas del Caribe Puerto Rico Brasil (Pará) Antillas menores Brasil (São Paulo) Brasil (Bahía) Costa Rica (San José) Colombia (Valle)	Weber 1948 Wolcott 1933, 1936, 1951 Brown 1954 Jaffé y Lattke 1994 Fowler <i>et al.</i> 1994 Delabie <i>et al.</i> 1995 Wetterer 1998 Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Paratrechina fulva</i>	Brasil (Minas Gerais)	Monte 1931
<i>Paratrechina</i> sp.	Brasil (Bahía)	Delabie <i>et al.</i> 1995
Myrmicinae		
<i>Acromyrmex</i> sp.	Brasil (Bahía)	Delabie <i>et al.</i> 1995
<i>Acromyrmex octospinosus</i>	Panamá (Ciudad de Panamá) Costa Rica (San José)	Wetterer 1998
<i>Atta cephalotes</i>	Colombia (Valle)	Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Crematogaster</i> cf. <i>magnifica</i>	Brasil (São Paulo)	Fowler y Bueno 1995
<i>Crematogaster</i> sp.	Brasil (Bahía) Colombia (Valle) América del Sur	Delabie <i>et al.</i> 1995 Lozano y Chacón de Ulloa 2001 Fowler <i>et al.</i> 1990
<i>Cyphomyrmex</i> sp.	Colombia (Valle)	Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Monomorium destructor</i>	Puerto Rico América del Sur Antillas Francesas	Wolcott 1936, 1951 Fowler <i>et al.</i> 1990 Jaffé y Lattke 1994
<i>Monomorium floricola</i>	Islas del Caribe Puerto Rico América del Sur Antillas Menores Colombia (Valle)	Weber 1948 Wolcott 1936, 1951 Fowler <i>et al.</i> 1990 Jaffé y Lattke 1994 Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Monomorium. minimum</i>	Antillas Francesas	Jaffé y Lattke 1994
<i>Monomorium pharaonis</i>	Brasil (Minas Gerais) Islas del Caribe Puerto Rico Perú (Lima) América del Sur Brasil (São Paulo) Colombia (Valle)	Monte 1931 Weber 1948 Wolcott 1936, 1951 Dale (1974) Fowler <i>et al.</i> 1990 Fowler <i>et al.</i> 1994 Fowler y Bueno 1995 Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Monomorium</i> (2 spp.)	Brasil (Bahía)	Delabie <i>et al.</i> 1995

Tabla 25.1 Especies de hormigas urbanas asociadas a viviendas en América del Sur, Central y el Caribe (continuación)

Espece	País	Referencia bibliográfica
<i>Pheidole megacephala</i>	Islas del Caribe Puerto Rico América del Sur Antillas Menores Brasil (Pernambuco) Brasil (Bahía)	Weber 1948 Wolcott 1936, 1951 Fowler <i>et al.</i> 1990 Jaffé y Lattke 1994 Fowler <i>et al.</i> 1994 Delabie <i>et al.</i> 1995
<i>Pheidole</i> sp.	Brasil (Bahía)	Delabie <i>et al.</i> 1995
<i>Pheidole</i> sp.	Brasil (São Paulo)	Fowler y Bueno 1995
<i>Pheidole</i> spp.	América del Sur	Fowler <i>et al.</i> 1990
<i>Pheidole</i> (5 spp.)	Colombia (Valle)	Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Pheidole</i> (3 spp.)	Brasil (Bahía)	Delabie <i>et al.</i> 1995
<i>Solenopsis geminata</i>	Puerto Rico Colombia (Valle)	Wolcott 1933 Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Solenopsis saevissima</i>	Brasil (Bahía) Brasil (São Paulo)	Delabie <i>et al.</i> 1995 Fowler y Bueno 1995
<i>Solenopsis</i> spp.	América del Sur	Fowler <i>et al.</i> 1990
<i>Solenopsis</i> (1 sp.)	Colombia (Valle)	Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Solenopsis</i> (3 spp.)	Brasil (Bahía)	Delabie <i>et al.</i> 1995
<i>Tetramorium bicarinatum</i>	Antillas Menores Brasil (Bahía) Colombia (Valle)	Jaffé y Lattke 1994 Delabie <i>et al.</i> 1995 Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Tetramorium lucayanum</i>	Brasil (Bahía) Delabie <i>et al.</i> 1995	
<i>Tetramorium simillimum</i>	Islas del Caribe Antillas Francesas (Guadalupe) Brasil (Bahía)	Weber 1948 Jaffé y Lattke 1994 Delabie <i>et al.</i> 1995
<i>Wasmannia auropunctata</i>	Ecuador (Islas Galápagos: St. Cruz Cristóbal) América del Sur Brasil (Bahía) Colombia (Valle)	Clark <i>et al.</i> 1982 Abedabro 1994 Fowler <i>et al.</i> 1990 Delabie <i>et al.</i> 1995 Lozano y Chacón de Ulloa 2001
Ponerinae		
<i>Ectatomma ruidum</i> (1)	Colombia (Valle)	Lozano y Chacón de Ulloa 2001
<i>Gnamptogenys</i> (1 sp.)	Brasil (Bahía)	Delabie <i>et al.</i> 1995
<i>Odontomachus</i> (1sp.)	Brasil (Bahía)	Delabie <i>et al.</i> 1995
<i>Odontomachus bauri</i>	Colombia (Valle)	Lozano y Chacón de Ulloa 2001

Tabla 25.1 Especies de hormigas urbanas asociadas a viviendas en América del Sur, Central y el Caribe (continuación)

Especie	País	Referencia bibliográfica
Dolichoderinae		
<i>Azteca</i> sp.	Colombia (Valle)	Olaya y Chacón 2001
<i>Dorymyrmex</i> spp.	Brasil (São Paulo) Brasil Colombia (Valle)	Fowler <i>et al.</i> 1993 Bueno y Fowler 1994 Olaya y Chacón 2001
<i>Linepithema humile</i>	Chile (Santiago) América del Sur Brasil (São Paulo) Brasil Colombia (Valle)	Ipinza-Regla <i>et al.</i> 1981 Fowler <i>et al.</i> 1990 Fowler <i>et al.</i> 1993 Bueno y Fowler 1994 Olaya y Chacón 2001
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	Brasil (São Paulo) Brasil Colombia (Valle)	Fowler <i>et al.</i> 1993 Bueno y Fowler 1994 Olaya y Chacón 2001
<i>Tapinoma sessile</i>	Trinidad	Chadee y Le Maitre 1990
Formicinae		
<i>Brachymyrmex</i> sp.	Brasil (São Paulo)	Fowler <i>et al.</i> 1993
<i>Camponotus arboreus</i>	Brasil (São Paulo) Brasil	Fowler <i>et al.</i> 1993 Bueno y Fowler 1994
<i>Camponotus rufipes</i>	Brasil (São Paulo) Brasil	Fowler <i>et al.</i> 1993 Bueno y Fowler 1994
<i>Paratrechina longicornis</i>	Brasil (São Paulo) Brasil Colombia (Valle)	Fowler <i>et al.</i> 1993, 1994 Bueno y Fowler 1994 Olaya y Chacón 2001
Myrmicinae		
<i>Crematogaster</i> sp.	Brasil (São Paulo) Brasil	Fowler <i>et al.</i> 1993 Bueno y Fowler 1994
<i>Monomorium destructor</i>	América del Sur	Fowler <i>et al.</i> 1990
<i>Monomorium floricola</i>	Brasil (São Paulo) Brasil Colombia (Valle)	Fowler <i>et al.</i> 1993 Bueno y Fowler 1994 Olaya y Chacón 2001
<i>Monomorium pharaonis</i>	América del Sur Brasil (São Paulo) Trinidad Colombia (Valle)	Fowler <i>et al.</i> 1990 Fowler <i>et al.</i> 1993 Chadee y Le Maitre 1990 Olaya y Chacón 2001
<i>Pheidole</i> spp.	Brasil (São Paulo) Brasil Colombia (Valle)	Fowler <i>et al.</i> 1993 Bueno y Fowler 1994 Olaya y Chacón 2001
<i>Solenopsis geminata</i>	Colombia (Valle)	Olaya y Chacón 2001
<i>Solenopsis molestus</i>	Trinidad	Chadee y Le Maitre 1990

Tabla 25.1 Especies de hormigas urbanas asociadas a viviendas en América del Sur, Central y el Caribe (continuación)

Especie	País	Referencia bibliográfica
<i>Solenopsis</i> spp.	Trinidad Brasil (São Paulo) Colombia (Valle) Brasil	Chadee y Le Maitre 1990 Fowler <i>et al.</i> 1993 Olaya y Chacón 2001 Bueno y Fowler 1994
<i>Tetramorium bicarinatum</i>	Colombia (Valle)	Olaya y Chacón 2001
<i>Wasmannia auropunctata</i>	Brasil (São Paulo) Brasil Colombia (Valle)	Fowler <i>et al.</i> 1993 Bueno y Fowler 1994 Olaya y Chacón 2001
Ponerinae		
<i>Odontomachus erythrocephalus</i>	Colombia (Valle)	Olaya y Chacón 2001

Especies de menor impacto

En las Tablas 25.1 y 25.2 se listan otras especies en su mayoría nativas, que por su menor frecuencia de aparición podrían ser consideradas como especies de menor impacto, pero que deben ser tenidas en cuenta ya que puede tratarse de hormigas que colonizan preferiblemente el medio ambiente peridomiciliario al asociarse a plantas de jardín, pero en determinadas épocas son capaces de penetrar los lugares de habitación, probablemente en busca de recursos alimenticios, refugio o lugares para anidar.

De la subfamilia Dolichoderinae se destacan los géneros *Azteca* y *Dorymyrmex*; las especies pertenecientes al primer género mencionado son mejor conocidas por su asociación con homópteros (Harada 1990; Fowler *et al.* 1990; Ramírez *et al.* 2002) y por su agresividad (Fowler *et al.* 1990). De la subfamilia Formicinae sobresalen los géneros *Brachymyrmex* y *Camponotus*, de los cuales se han observado especies que se asocian a homópteros y aprovechan nectarios extraflorales en las regiones tropicales (Ramírez *et al.* 2002; Oliveira y Brandão 1991).

En la subfamilia Myrmicinae se debe resaltar el género *Crematogaster*, cuyas especies son conocidas por atender homópteros (Fowler *et al.* 1990; Ramírez *et al.* 2002) y visitar nectarios extraflorales en hábitat tropicales y subtropicales (Oliveira y Brandão 1991; Ramírez *et al.* 2002). Sin embargo, la especie *C. magnifica* se conoce como verdadera plaga doméstica e incluso llega a ocupar espacios originalmente colonizados por *M. pharaonis* en el Brasil subtropical (Fowler y Bueno 1995, 1996). Además, en los Estados Unidos especies de *Crematogaster*, vulgarmente llamadas hormigas acróbatas, anidan en casas, forrajea día y noche y prefieren alimentos de alto contenido proteico (Smith 1965).

La hormiga de fuego tropical *Solenopsis geminata*, también conocida como hormiga brava en Puerto Rico (Wolcott 1951),

anida principalmente en zonas verdes como jardines y campos de juego y se puede encontrar forrajeando al interior de las viviendas; puede causar serios problemas a la salud humana al desencadenar reacciones alérgicas al veneno de sus dolorosas picaduras (Hoffman 1997; Schmidt y Hoffman 1999). Por otra parte, la especie *Solenopsis wasmanni* se observó causando daño a las instalaciones eléctricas de residencias en el municipio de Jaboticabal, Sao Paulo (Galli y Fernández 1988).

Entre las mirmicinas también se registran tres géneros de la tribu Attini: *Atta*, *Acromyrmex* y *Cyphomyrmex*, que pueden tener un impacto grande en las áreas peridomiciliarias. Aunque las “hormigas arrieras” son especies propias de hábitat naturales y rurales, han expandido su colonización a las zonas verdes de ciudades de climas cálidos, causando fuerte defoliación a plantas y árboles e incluso ocasionando daños estructurales cuando sus nidos subterráneos se extienden muy cerca de edificaciones. Nogueira y Martinho (1983) observaron tres especies de *Atta* (*A. bisphaerica*, *A. laevigata* y *A. sexdens rubropilosa*) ocasionando daños de importancia económica en carreteras de Brasil; Fowler *et al.* (1990) relacionan especies de *Atta* con daño a estructuras. Finalmente, *A. cephalotes*, que ha colonizado el 60% de las zonas verdes en la ciudad de Cali al suroccidente de Colombia, ha sido observada anidando en los alrededores de casas y edificios (Chacón de Ulloa, com. per.).

Entre las hormigas cazadoras de la subfamilia Ponerinae hay representantes de tres géneros, dos de los cuales (*Ectatomma* y *Odontomachus*), contienen especies bastante agresivas que al entrar a las viviendas humanas pueden causar problemas de picaduras. En hábitats tropicales y subtropicales, las especies de *Ectatomma* son conocidas por visitar nectarios extraflorales (Oliveira y Brandão 1991).

Hormigas en centros hospitalarios

En la Tabla 25.2 se relacionan 23 especies de hormigas colectadas en centros hospitalarios, 17 de las cuales también aparecen entre las especies asociadas a domicilios (Tabla 25.1). Además se adicionan otras seis especies: *Dorymyrmex* sp., *Tapinoma sessile*, *Camponotus arboreus*, *C. rufipes*, *Solenopsis molestus* y *Odontomachus erythrocephalus*.

En cuanto al potencial de las hormigas en la transmisión de infecciones intrahospitalarias, se han realizado estudios en Chile con la hormiga argentina *L. humile*, de la cual se logró aislar agentes bacterianos de los géneros *Bacillus* spp., *Clostridium* spp., *Enterobacter* spp., *E. agglomerans*, grupo *enterococos*, *Escherichia coli*, *Micrococcus* spp., y *Pseudomonas stutzeri*, los cuales han sido asociados a cuadros patológicos y a infecciones nosocomiales (Ipinza-Regla *et al.* 1981). En hospitales de Trinidad se reportaron hormigas en las salas de neonatos y pediatría, donde eran atraídas a sueros de dextrosa y causaban picaduras a recién nacidos. Se colectaron cuatro especies: *M. pharaonis*, *T. sessile*, *S. molestus* y *Solenopsis* sp., de las cuales se aislaron cuatro agentes bacterianos reconocidos como patógenos a humanos: *Klebsiella pneumoniae*, *Proteus mirabilis*, *Pseudomonas* sp. y *Streptococcus* (grupo *enterococcus*) (Chadee y Le Maitre 1990). En el Estado de São Paulo (Brasil), Fowler *et al.* (1993) colocaron cebos en hospitales pequeños, medianos y grandes, llegando a encontrar hasta 14 especies de hormigas. Las especies dominantes fueron principalmente hormigas exóticas, con *T. melanocephalum* como la más frecuente en hospitales grandes. Las hormigas fueron encontradas principalmente en áreas críticas como cuidados intensivos, dermatología, neurología y obstetricia. Estudios microbiológicos confirmaron la importancia de dichas especies de las cuales se aislaron *Staphylococcus*, *Serratia*, *Klebsiella*, *Acinetobacter*, *Enterobacter*, *Candida* y

Enterococcus. Posteriormente, Bueno y Fowler (1994) completaron el inventario en 20 hospitales, comprendiendo la región Amazónica hasta São Paulo y registraron de 10 a 23 especies por hospital, con predominio de las especies exóticas (Tabla 25.2). Los mismos autores enfatizan sobre la importancia de los hallazgos de hormigas como vectores de infecciones intrahospitalarias, si se considera que en países como Brasil la frecuencia de dichas infecciones puede llegar al 20%. La especie que más se asoció a bacterias fue *T. melanocephalum*, seguida de *P. longicornis*. En Colombia, un estudio realizado en siete ciudades del Valle del Cauca registró 17 especies de las cuales *T. melanocephalum* fue la de mayor frecuencia en clínicas y hospitales (51.3%) seguida de *P. longicornis* y de *Pheidole* sp. (Olaya y Chacón 2001). Aislamientos preliminares demostraron que las hormigas acarreaban bacterias de los géneros *Staphylococcus*, *Streptococcus* y *Enterobacter* (Olaya 2002).

Es alarmante el gran número de especies de hormigas que pueden estar actuando como vectores potenciales de infecciones bacterianas en América Latina, si comparamos esta región con las regiones templadas, donde se adelantan estudios con solo una especie, *M. pharaonis*, desde hace aproximadamente 30 años. Los principales problemas causados por *M. pharaonis* son irritación y lesiones en la piel y transmisión de gérmenes colectados de los alrededores o al consumir avispas, cucarachas y moscas muertas (Eichler 1990). En Inglaterra, Beatson (1972) aisló *Salmonella*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Staphylococcus*, *Streptococcus* y *Clostridium*; y por su parte Eichler (1990) obtuvo *Micrococcus pyogenes*, *Proteus vulgaris*, *E. coli*, *Alcaligenes fecalis*, *Salmonella*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Clostridium* y *Bordetella bronchi*.

Literatura citada

- Abedabro, S. 1994. Control of the little fire ant *Wasmannia auropunctata*, on Santa Fe Island in the Galapagos Islands, pp.219-227 in D. F. Williams, ed., *Exotics Ants: Biology, Impact and Control of Introduced Species*. Westview Press, Boulder.
- Beatson, S. H. 1972. Pharaoh's ants as pathogen vectors in hospitals. *The Lancet* 425-427.
- Brown, W. L. Jr. 1954. Some tramp ants of Old World origin collected in Tropical Brazil. *Entomological News* 75:14-15.
- Bueno, O. C. 1997. Formigas urbanas: identificação e controle. *Biológico (São Paulo)* 59(2):17-19.
- Bueno, O. C. y H. G. Fowler. 1994. Exotic ants and native ant fauna of Brazilian hospitals, pp.191-198 in D. F. Williams, ed., *Exotics Ants: Biology, Impact and Control of Introduced Species*. Westview Press, Boulder.
- Chadee, D. D. y A. Le Maitre. 1990. Ants: Potential mechanical vectors of hospital infections in Trinidad. *Transaction of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 84(2):297.
- Clark, D., C. Guayasamín, O. Pazmiño, C. Donoso y Y. Páez de Villacís. 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: Autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galápagos. *Biotropica* 14:196-207.
- Dale, W. E. 1974. Hormigas en viviendas y jardines de Lima metropolitana: *Iridomyrmex humilis* (Mayr) y *Monomorium pharaonis* (L.). *Revista Peruana de Entomología* 17(1):126-127.
- Delabie, J. H., I. C. Do Nascimento, P. Pacheco y A. B. Casimiro. 1995. Community structure of house-infesting ants (Hymenoptera: Formicidae) in southern Bahia, Brazil. *Florida Entomologist* 78(2):264-270.

- Eichler, W. 1990. Health aspects and control of *Monomorium pharaonis*, pp.671-675 in R. Vander Meer, K. Jaffé and A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective*. Westview Press, Boulder.
- Fowler, H. G. y O. C. Bueno. 1995. Effect of spatial and temporal foraging behaviour of dominant ants in an urban structural habitat on assemblage composition, with simulation of analysis of diversity sensitivity to dominance. *Ciencia e Cultura*, Sao Paulo 47(1-2):79-82.
- Fowler, H. G. y O. C. Bueno. 1996. Congruent spatial and temporal foraging by a dominant ant (Hymenoptera., Formicidae) and its replacement in an assemblage in a large urban structure in southeastern Brazil. *Journal Applied Entomology* 120(1):29-32.
- Fowler, H. G., J. V. E. Bernardi, J. C. Delabie, L. C. Forti y V. Pereira-da Silva. 1990. Major ants problems of South America, pp.3-14 in R. Vander Meer, K. Jaffé and A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective*. Westview Press, Boulder.
- Fowler, H. G., O. C. Bueno, T. Sadatsune y A. C. Montelli. 1993. Ants as potential vectors of pathogens in hospitals in the state of Sao Paulo, Brazil. *Insect Sci. Applic.* 14(3):367-370.
- Fowler, H. G., M. N. Schlindwein y M. A. de Medeiros. 1994. Exotic ants and community simplification in Brazil: A review of the impact of exotic ants on native ant assemblages, pp.151-162 in D. F. Williams, ed., *Exotics Ants: Biology, Impact and Control of Introduced Species*. Westview Press, Boulder.
- Galli, J. C. y O. A. Fernández. 1988. Dano causado por formigas do gênero *Solenopsis* (Hymenoptera, Formicidae) a fios elétricos em Jaboticabal-SP. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 17:225-226.
- Harada, A. Y. 1990. Ant pests of the Tapinomini tribe, pp:299-315 in R. Vander Meer, K. Jaffé and A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective*. Westview Press, Boulder.
- Hoffman, D. R. 1997. Reactions to less common species of fire ants. *Journal of Allergy and Clinical Immunology* 100:679-683.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. 732 pp. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Hollway, D.A., L. Lach, A.V. Suarez, N.D. Tsutsui y T.J. Case. 2002. The Causes and Consequences of Ant Invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:181-233.
- Ipinza-Regla, J., G. Figueroa y J. Osorio. 1981. *Iridomyrmex humilis* "hormiga argentina", como vector de infecciones intrahospitalarias. I Estudio Bacteriológico. *Folia Entomológica Mexicana* 50:81-96.
- Jaffé, K. y J. Lattke. 1994. Ant fauna of the French and Venezuelan Islands in the Caribbean, pp.181-190 in D. F. Williams, ed., *Exotics Ants: Biology, Impact and Control of Introduced Species*. Westview Press, Boulder.
- Lozano, M. M. y P. Chacón de Ulloa. 2001. Hormigas urbanas en el Valle del Cauca: Diversidad, incidencia e identificación, pp.8 en *Resúmenes XXVIII Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología*, Pereira, Colombia.
- Lozano, M. M., P. Chacón de Ulloa y I. Armbrrecht. 1999. Hormigas (Formicidae) en habitaciones y centros hospitalarios de la ciudad de Cali, Colombia, pp.91 en *Resúmenes III Reunión de la Sección Bolivariana de la Unión Internacional para el estudio de los Insectos Sociales (IUSSI)* Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Monte, O. 1931. Formigas doceiras. *Bol. Agric. Zootec. Vet. Minas Gerais* 4:95.
- Nogueira, S. B. y M. R. Martinho. 1983. Leaf-cutting ants (*Atta* sp.), damage to and distribution along Brazilian roads. *XIII Social Insects in the Tropics. Proceedings of the first international symposium Presses de l'Université Paris*, Volume 2.
- Olaya, L. A. 2002. Hormigas asociadas a centros hospitalarios del Valle del Cauca y su papel potencial como vectores de infecciones nosocomiales. Tesis de maestría, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Olaya, L. A. y P. Chacón. 2001. Hormigas asociadas a centros hospitalarios del Valle del Cauca, en *Resúmenes XXXVI Congreso de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*, Cartagena, Colombia.
- Oliveira, P. S. y C. R. F. Brandão. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados, pp.198-212 in C. D. Huxley and D.F. Cutler, eds., *Ant-Plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Passera, L. 1993. Quels sont les caractères etho-physiologiques des "fourmis vagabondes"? *Actes Colloque Insectes Sociaux* 8:39-45.
- Passera, L. 1994. Characteristics of Tramp Species, pp.23-43 in D. F. Williams, ed., *Exotics Ants: Biology, Impact and Control of Introduced Species*. Westview Press, Boulder.
- Ramírez, M., P. Chacón de Ulloa, I. Armbrrecht y Z. Calle. 2002. Contribución al conocimiento de las interacciones entre plantas, hormigas y homópteros en bosques secos de Colombia. *Caldasia* 23(2):523-536.
- Robinson, W. H. 1996. *Urban entomology: Insect and mite pest in the human environment*. 430 pp. Chapman y Hall, London.
- Schmidt, M. y D. R. Hoffman. 1999. Venom allergens of the tropical fire ant *Solenopsis geminate*. *Journal of Allergy and Clinical Immunology* 103(1 parte 2):S163.
- Smith, M. R. 1965. House-infesting ants of the Eastern United States, their recognition, biology and economic importance. *Agricultural Research Service U.S.D.A. Tech. Bull.* 1326, Washington 105 pp.
- Tsutsui N.D. y A.V. Suarez. 2003. The colony structure and population biology of invasive ants. *Conservation Biology* 17(1):48-58.

- Weber, N. A. 1948. Studies on the fauna of Curaçao, Aruba, Bonaire and the Venezuelan islands: No. 14. Ants from the Leeward Group and some other Caribbean localities. *Natuurwetenschappelijke Studiekring voor Suriname en de Nederlandse Antillen* 5:78-86.
- Wetterer, J. K. 1998. Ants on *Cecropia* trees in urban San Jose, Costa Rica. *Florida Entomologist* 81:118-121.
- Williams, D. F. 1994. Pest ants in the U.S. and South America: an overview, pp.21-27 in A. Lenoir, G. Arnold and M. Lepage, eds., *Université Paris Nord Les Insectes Sociaux 12 th Congress of the International Union for the Study of Social Insects*. Sorbone, Paris, 21-27 August.
- Wolcott, G. N. 1933. Recent experiments in the control of two Puerto Rican ants. *J. Agric. Univ. Puerto Rico* 17:223-239.
- Wolcott, G. N. 1936. Insectae Borinquenses. A revised annotated check-list of the insects of Puerto Rico. *J. Agric. Univ. Puerto Rico* 20:1-627.
- Wolcott, G. N. 1951. The insects of Puerto Rico. Hymenoptera. *J. Agric. Univ. Puerto Rico* 32:749-975.

Capítulo 26

La hiperdiversidad como fenómeno real: el caso de *Pheidole*

E.O. Wilson

Pheidole es uno de los géneros de hormigas con muchas especies, unas 900 descritas (624 en el Nuevo Mundo) y alrededor de 1.500 estimadas. Pocos otros géneros de hormigas, de insectos y de animales o plantas pueden llegar a tener tantas especies, fenómeno que se denomina **hiperdiversidad**. Debido a que *Pheidole* es un género compacto, probablemente monofilético, la hiperdiversidad puede tomarse como un hecho real en la naturaleza, y no como un artefacto estadístico. ¿Cuales causas generales pueden invocarse para explicar altos niveles de diversidad? Las causas mejor documentadas y entendidas pueden resumirse así: La dominancia en biodiversidad, incluyendo casos extremos de riqueza catalogados como hiperdiversidad, se logra por una combinación afortunada de tamaño pequeño, factores demográficos adecuados, anticipación durante colonización, y un conjunto de adaptaciones claves potentes en abrir nuevos nichos o excluir competidores.

Pheidole es uno de los más grandes géneros de plantas y animales. Se han descrito alrededor de 900 especies para todo el mundo, y el número real puede llegar a 1.500. *Pheidole* es cosmopolita, conociéndose en América desde Nueva Inglaterra y Washington hasta Argentina. A lo largo de su ámbito de distribución, y especialmente en climas cálidos, este género no sólo es hiperdiverso sino que está entre los géneros de hormigas dominantes en número de obreras, colonias y biomasa.

Recientemente (Wilson 2003) he reconocido 624 especies para América, con la descripción de 337 nuevas. Este total de especies representa 19 por ciento de todas las conocidas en el hemisferio occidental y algo más del 6 por ciento de la fauna del mundo.

Camponotus es otro de los géneros de hormigas que pueden rivalizar con *Pheidole*. ¿Cuál de los dos es más grande? Yo me inclino por *Pheidole*, al menos para el Nuevo Mundo. Estas hormigas poseen obreras en general más pequeñas y sus colonias son más difíciles de ubicar. En la revisión del género un número desproporcionado de nuevas especies corresponden al grupo de especies *flavens*, cuyas obreras típicamente están entre las menos encontradas por colectores. Hace unos años Bolton (1995) registraba 263 especies de *Pheidole* y 301 especies de *Camponotus* para el Nuevo Mundo. En mi trabajo de 2003 se duplicó esta cantidad, a 624 especies en *Pheidole*. Según William MacKay (com. pers.) el número de especies de *Camponotus* (incluyendo nuevas especies) está alrededor de 400 para América. Mientras tanto, el número de especies nuevas sigue llegando a mi laboratorio, aún desde que mi revisión estaba en prensa. Todo está

en consonancia con la predicción de Fowler (1994) para quien *Pheidole* supera a las otras especies en número de especies. Para el Viejo Mundo Bolton (1995) cuenta 282 especies en *Pheidole* y 630 en *Camponotus*. Esto parece inclinar la balanza en favor de *Camponotus*.

Pheidole es abundante y frecuentemente el grupo que prevalece en muchos de los lugares con climas cálidos, especialmente en hojarasca y suelo. En mis viajes de colección las he encontrado entre las más abundantes a nivel del suelo. La abundancia relativa de colonias puede estar en primer lugar en entre los primeros en algunas localidades (Wilson 1976). Estas hormigas están presentes en un amplio espectro de hábitats en todas las regiones de poca elevación donde se encuentren hormigas, desde selvas tropicales hasta sabanas y desiertos.

La dominancia numérica e hiperdiversidad de *Pheidole*, combinadas con su actividad colonial anual, hace de estas hormigas un grupo focal ideal como “indicador” para evaluaciones de biodiversidad local. En sitios ricos en especies como la amazonía peruana (cerca a Puerto Maldonado) o la estación La Selva en Costa Rica, el número de especies encontradas en algunos kilómetros cuadrados puede exceder las 50. En el otro extremo, en ambientes de las Antillas Menores este número está típicamente por debajo de cinco.

Pheidole es un grupo ideal para estudios en ecología, comportamiento y biología como se puede evidenciar en las referencias citadas en Hölldobler y Wilson (1990). Esto no sólo puede interesar a mirmecólogos o biólogos, sino a naturalistas en general.

Las subdivisiones de *Pheidole*

Las hormigas *Pheidole* se pueden distinguir fácilmente de otras en campo y laboratorio. Son Myrmicinae, por lo cual poseen pecíolos de dos segmentos, y la parte posterior del clípeo separa los lóbulos antenales. Las obreras tienden a ser delgadas y los soldados robustos, con cabezas grandes y conspicuas (Figura 26.1). Las antenas poseen 12 (raramente menos) segmentos con una maza antenal típica de 3 (raramente más). Además de esta división física de castas se presenta un sistema de castas temporales, desde ocupaciones de cuidado de larvas y de la colonia (obreras más jóvenes) hasta búsqueda de alimento fuera del nido (obreras más viejas).

Seis especies del Nuevo Mundo poseen una subcasta extra supermayor. En una especie se ha encontrado un ejemplar de subcasta media en museo. Este caso puede ser anómalo y no habitual en la naturaleza. Otra variante es de carácter patológico, siendo la “mermithergate” una desviación del desarrollo de la hormiga por culpa del nemátodo *Mermis*.

Las especies no parásitas de *Pheidole* tienen aguijones reducidos, dependiendo sus obreras más de sus mandíbulas y químicos tóxicos y repelentes para encuentros con enemigos. Por lo que se conoce de las pocas especies que se han estudiado, las obreras menores marcan caminos de reclutamiento con feromonas fabricadas y almacenadas en la glándula de veneno, para ser depositadas en el suelo usando su aguijón. Wheeler y Wheeler (1953) estudian y describen larvas en el género.

Wilson (2003) divide las hormigas nativas de *Pheidole* en 17 grupos; a estos se suman dos más, representado cada uno por una especie introducida desde el Viejo Mundo. Estos grupos son tenues y subjetivos, basados más en combinación de caracteres en obreras mayores y menores. La escasa representación de reinas y machos impide incluirlos en la caracterización de estos grupos. Tampoco se realizó sistemática molecular o análisis cladístico. Con más de 600 especies, con muchas más por describir, es mejor esperar hasta tener más ejemplares y especies, antes de intentar estos estudios de mayor profundidad.

Wilson (2003) presenta claves para todas las especies grupo propuestas, así como claves para las especies de cada especie grupo. Estas claves se basan principalmente en obreras mayores. Por cada especie se presenta la distribución, dibujos y diagnóstico de obrera mayor y menor, información sobre tipos, etimología, medidas, color, ámbito de distribución y biología (si se conoce). Un disco compacto acompaña el libro con base de datos para búsqueda rápida de especies, autores, países, etcétera. De muchas especies se ofrecen fotos de obrera mayor y menor, o dibujos. Después de la identificación por claves, la identidad de una especie se puede contrastar con la diagnosis y dibujos y/o fotos en el libro y disco compacto.

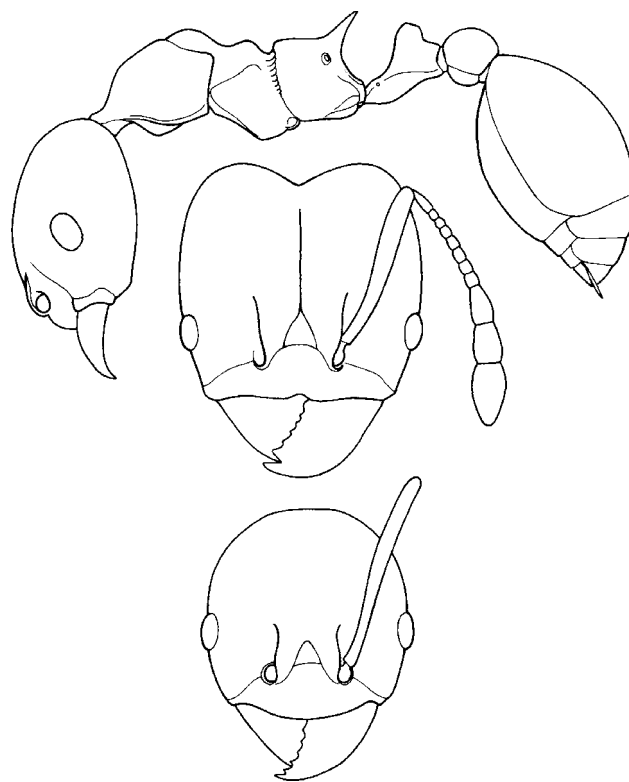


Figura 26.1 Vista lateral y cabeza (arriba y abajo) de obrera y cabeza (medio) de soldado de *Pheidole*

La mayoría de especies de *Pheidole* se ubican en cinco grandes especies grupo. Creo que cada una de estas agrupaciones son monofiléticas, aunque algunas especies intermedias o ambiguas pueden amenazar los límites de estas agrupaciones.

Grupo *diligens*. Con 86 especies conocidas, posee obreras mayores en su mayoría de tamaño mediano, cabezas en forma de corazón, escapos antenales largos, escultura débil, no reticulada, pilosidad relativamente esparcida y convexidades mesonotales prominentes. Especies exclusivamente neotropicales, principalmente de bosque tropical, donde una de cada seis es parcial o totalmente arbórea. También una de cada seis especies vive en ambientes abiertos, y algunas prosperan en ambientes humanos. Sólo una especie, *P. noar* vive en ambiente desértico en la República Dominicana. Hasta donde se sabe, estas hormigas son depredadoras y carroñeras. Ninguna se ha observado coleccionando semillas.

Grupo *fallax*. Con 103 especies conocidas, sus obreras mayores son típicamente de tamaño medio a grande, con pilosidad densa, reticulación fuerte con reticulación parcial a extensa, márgenes de la cabeza casi paralelas y escapo de la antena relativamente largo. Este grupo rivaliza con el próximo, *flavens*, en ámbito de distribución, desde Nueva York

hasta Argentina. Muchas especies son de bosque tropical, donde, como en el grupo *diligens*, una de cada seis es parcial o totalmente arbórea. Una gran minoría habita lugares abiertos, desde herbazales y matorrales hasta desiertos, con algunas en sitios ocupados por el hombre. Estas hormigas son depredadoras y carroñeras, con algunas pocas que coleccionan semillas, probablemente como una fuente secundaria de alimento.

Grupo *flavens*. Con 165 especies conocidas, se distinguen las obreras mayores y menores por su tamaño pequeño, escapos antenales cortos y convexidades mesonotales vestigiales o ausentes. Este es el grupo de especies más grande con distribución amplia, desde los Estados Unidos en el Medio Atlántico hasta Argentina. Muchas especies son de bosque tropical, donde más o menos una cuarta parte de las especies son parcial o totalmente arbóreas. Un número sustancial de especies se encuentra en zonas menos cálidas y bosques subtropicales, especialmente en el hemisferio sur. Unas pocas habitan espacios abiertos. Sus hábitos de alimentación se conocen poco, pero seguramente son depredadoras y carroñeras. Probablemente algunas son granívoras.

Grupo *pillifera*. Con 48 especies conocidas, es el más pequeño del grupo de los cinco. Se distingue por la combinación de número de dientes hipostomales reducidos (0 o 2) en obrera mayor, ojos inusualmente grandes en muchas obreras menores y, en ambas subcastas, cabeza cuadrada con escapos antenales cortos. Todas las especies son Neárticas, hasta el plano mexicano, con una especie, *P. yucatanensis* cerca a la península de Yucatán. Especies principalmente adaptadas a ambientes xéricos, desde matorrales a desiertos, y aún las especies de bosque se encuentran casi exclusivamente en bosques abiertos o claros. Mientras que la gran mayoría o todas las especies de este grupo son depredadoras o carroñeras de artrópodos, un notable 85% también buscan semillas y quizás todas lo hagan. Radiación adaptativa dentro del

grupo es considerable, con especies exclusivas de desierto o la especie de gran tamaño *P. titanis* que se ha especializado en depredar termitas.

Grupo *tristis*. Con 132 especies conocidas, exclusivamente neotropicales, desde Bahamas y sur de México hasta Argentina, concentradas en los Andes tropicales. Típicamente de tamaño medio a grande, con escapos antenales cortos en la obrera mayor y obreras menores con ojos pequeños, dispuestos posteriormente. En ambas subcastas la convexidad del mesonoto está reducida o ausente. Especies de bosque tropical, donde, como arriba en dos grupos, una de cada seis es parcial o totalmente arbórea. Muchas buscan y almacenan semillas. Las obreras mayores de cerca de un tercio de las especies poseen en el frente de sus cabezas proyecciones llamativas en forma de tubérculos. Las obreras mayores tienden a ser menos en número (en comparación de las obreras menores) y más tímidas. Quizás esto se deba a especialización en masticación de semillas y enfrentar enemigos sólo dentro del nido o cerca a él.

Además de los cinco grandes grupos de especies de arriba, hay 12 más nativos que considero monofiléticos excepto dos. *P.* grupo *transversostrata* es probablemente polifilético, con dos líneas que evolucionaron dentro del grupo *flavens*, una *P. bicornis*, arborícola y simbionte obligado de *Piper* y la otra línea con cuatro especies habitantes de suelo. Algo parecido se puede decir del grupo *granulata*, un ensamblaje probablemente artificial de hormigas con maza antenal de cuatro segmentos.

Se han propuesto una serie de nombres asociados a *Pheidole*, bien como géneros vecinos, bien como subgéneros. Estos nombres han quedado como sinónimos menores (junior) de *Pheidole*: *Pheidole* (*Pheidole* s. str.), *Bruchomyrma* Santschi, *Cephalomorium* Forel, *P.* (*Ceratopheidole* Pergande), *P.* (*Decapheidole* Forel), *Gallardomyrma* Bruch, *Hendecapheidole* Wheeler, *Scrobopheidole* Emery, *Sympheidole* Wheeler y *Trachypheidole* Emery.

Radiación adaptativa en *Pheidole*

Las 624 especies conocidas de *Pheidole* han adquirido una asombrosa magnitud de variación anatómica y adaptación. Nichos de hormigas que estas hormigas no han explotado son cultivo de hongos, esclavismo, forrajeo en masa (como en las legionarias) y depredación sobre otras *Pheidole* u otras hormigas. Unas pocas especies visitan nectarios extraflorales y una (*P. rhinoceros*) ha sido observada cuidando homópteros. No se conoce de alguna especie que dependa de secreciones de homópteros o larvas de mariposas. Los siguientes son ejemplos de adaptaciones en este género:

- En los bosques tropicales algunas especies en los grupos *diligens*, *fallax*, *flavens*, *tristis*, *bicornis* y *transversostrata*, así como *P. tachigaliae* (en el grupo del mismo nombre) son parcial o totalmente arbóreas. Los nidos varían en buena medida como las cestas de desechos en hojas de palma (*P. bilimeki*), interior de tallos vivos (*P. christophersenii*), “jardines de hormigas” (*P. fiorii* y *P. violacea*), ramas en descomposición y aglomerados de epífitas. Estos nichos no parecen necesitar mayores niveles de especialización, pues el humus y desechos en algunos de estos sustratos no ha de diferir mucho del suelo. Unas pocas especies viven en

myrmecófitas, como *P. bicornis* en *Piper*, *P. tachigaliae*, *P. melastoma* y *P. minutula* en *Tachigalia*. *Pheidole cramptoni* puede encontrarse en *Cordia* o *Piper*. Lo que sabemos sugiere un patrón de colonización de la zona arbórea por parte de las *Pheidole* del Nuevo Mundo: Esta colonización no se ha tratado de una o pocas especies que llegan a una “isla” y se multiplican en diversas formas llenando nichos a la espera de ser ocupados. En vez de esto, la zona arbórea ha sido colonizada por muchas especies de por lo menos un tercio de los grupos de especies del Nuevo Mundo. Como resultado, las habitantes de árboles presentan diversidad en tamaños, anatomía y hábitos como resultado de múltiples orígenes.

- La variación anatómica de las especies a través y dentro de los 19 grupos de especies reflejan en parte fuertes diferencias en hábitat y ciclos de vida. Ojos muy grandes (algunos miembros de los grupos *flavens* y *pilifera*) o la pálida coloración (especies como *P. ariel* y *P. noar* en matorrales y desiertos) están asociados con forrajeo nocturno y epígeo. Los ojos tenues de especies como *P. fimbriata* y *P. microps* pueden ser adaptaciones a forrajeo subterráneo. Dos especies en Estados Unidos poseen psamóforos, en convergencia con algunas *Messor* y *Pogonomyrmex*.
- Unas pocas especies habitan lugares extremos, donde el número de competidores es bajo. Ejemplo de ello son algunas especies de desiertos y un par que vive en grietas de paredes. En el Caribe y Sudamérica *P. jelskii* flirice en am-

bientes de playa y en el suelo desnudo y caliente de pastizales y cultivos agrícolas.

- Algunas de las *Pheidole* más pequeñas pueden vivir dentro o sobre nidos de insectos sociales. *P. dinophila* (y parcialmente *P. calens*) vive dentro de los nidos de *Dinoponera australis*. Algunas otras se han encontrado asociadas (o probablemente asociadas) a nidos de *Pogonomyrmex*, *Messor*, *Acromyrmex* o termitas.
- La especie arborícola *P. nasutooides* parece imitar a los formidables soldados de termitas del género *Nasutitermes*. *P. macromischoides* de Cuba imita tan bien a las *Leptothorax* (*Macromischa*) que yo tomé a esta especie por una más de *Leptothorax* por más de 30 años! [Nota del editor: En este ejemplo podríamos añadir a *P. gertrudae*, que por forma y color imita notablemente a alguna de las especies de *Solenopsis* del grupo *geminata*].

Es en las cabezas de los soldados de *Pheidole* donde más observamos extensa variación anatómica, aunque en muchos casos desconocemos las funciones de tal variación. Las obreras mayores defienden el nido y alimento, aunque algunas se especializan en ‘moler’ semillas (en este caso estas mayores son más grandes y mucho menos numerosas que las obreras menores). Curiosamente en algunos casos las mayores, también llamadas “soldados”, son ¡las primeras en huir hacia dentro del nido cuando se ven amenazadas!

La coherencia de *Pheidole*

¿Es la “hiperdiversidad” en *Pheidole* un artefacto? Al fin y al cabo los límites en los géneros de animales y plantas son invenciones o artefactos para agrupar especies por uno u otro criterio. Los *Pheidole* tratados en Wilson (2003) podrían dividirse en varios géneros, algunos de los cuales seguirían siendo grandes, pero ya no hiperdiversos. Estudios moleculares y cladísticos podrían eventualmente dividir *Pheidole* en varios grupos independientes. Sin embargo, las especies de *Pheidole* muestran una uniformidad (al menos en características anatómicas externas) que justifiquen su agrupación en un género hiperdiverso que ha sufrido varias radiaciones en los grupos de especies, con aún más radiaciones en ensamblajes de especies dentro de cada grupo de especies.

Orígenes

Se puede estar tentado a pensar que es el Nuevo Mundo la cuna del grupo, gracias a la gran diversidad en especies y formas de vida, como se ha mostrado arriba. Sin embargo,

Una consecuencia de esta exuberante evolución es la frecuente convergencia en caracteres entre grupos de especies, así como la existencia de especies intermedias. Finalmente, aún los caracteres más extremos de unas pocas especies notables están ligados por morfoclinas que van, por pasos intermedios, hacia especies más comunes. Por ejemplo, la extraña cabeza de la obrera mayor de *P. sphaerica* (como un globo inflado) tiene “precedentes” dentro del grupo *tristis* desde *P. rotundiceps* a *P. subsphaerica*, a *P. pepo* y finalmente a *P. sphaerica*.

Varias de las especies del Viejo Mundo se pueden acomodar en algunos de los grupos definidos para el Nuevo Mundo. En las especies del Viejo Mundo no parecen encontrarse las singulares variaciones anatómicas y complejidades de comportamiento y estilos de vida como en América.

los datos sobre números de cromosomas pueden sugerir otra cosa, con rangos de 18 a 20 en el Nuevo Mundo y 12 a 42 en el Viejo Mundo. Los fósiles más antiguos se conocen

de principios del Oligoceno en Colorado (*P. tertiaria*), fósiles cuya preservación impiden una asignación fiable a cualquiera de las especies grupo propuestas en Wilson (2003). Con la posible excepción del dudoso registro de *P. cordata*, *Pheidole* está prácticamente ausente del ámbar Báltico europeo. La ausencia de *Pheidole* en los bosques tropicales de la Europa del Oligoceno es significativa.

Para los tiempos del ámbar de República Dominicana (hace 15 a 20 m. de a.) *Pheidole* es ya un género bien establecido. Vivía en medio de una rica fauna con 45 géneros más de hormigas (3 ahora extintos y 30 que siguen viviendo en el área, Wilson 1975; Baroni Urbani 1995). Sin embargo, la representatividad de *Pheidole* es modesta con unas pocas especies. De estas especies *P. tethepa* y *P. primigenia* co-

rresponden, de acuerdo con Baroni Urbani (1995), a un grupo de *Pheidole*, “*Pheidolocanthinus*”, del Viejo Mundo. La escasa y fiable información sobre *Pheidole* en el Mioceno del Viejo Mundo impide, por ahora, discusiones o interpretaciones sobre el pasado del género.

Las relaciones de *Pheidole* con los otros géneros propuestos en Pheidolini (Bolton 1995) no son claras, y habremos de esperar hasta que los estudios filogenéticos esclarezcan las relaciones internas en la tribu, así como dentro de *Pheidole*. *Aphaenogaster* es un género cosmopolita [en América se distribuye hacia el sur hasta Colombia, N. del E.] con gran parecido con las obreras menores de *Pheidole* (excepto por la configuración de la masa antenal).

Los orígenes de la hiperdiversidad

Notables variaciones en número de especies en géneros, familias y taxones superiores es un fenómeno biológico universal pobremente estudiado. Su “sello” puede ser la curva de distribución con el número de especies por cada taxón dentro de un grupo mayor. Un ejemplo está en la Figura 26.2, que muestra los géneros de hormigas con más especies, de acuerdo con los datos extraídos de Bolton (1995). Este histograma se acerca a una figura “hueca” como se ha descrito para otros grupos. *Pheidole* y *Camponotus* están muy por encima de los demás géneros.

Cuando un género o familia contiene números de especies excepcionalmente grandes, se puede decir que tal grupo es “muy dominante” o “superdominante”, o como lo he sugerido en 2003, hiperdiverso. Algunos ejemplos de géneros hiperdiversos son las plantas *Rhododendron* (1.200 especies) y *Erica* (700), o *Apion* (Curculionidae, 1.100), *Stenus* (Staphylinidae, 1.400) y *Onthophagus* (Scarabaeidae, +1.500).

Géneros tan ricos que se pueden llamar hiperdiversos no son artefactos consecuencia de particulares esquemas

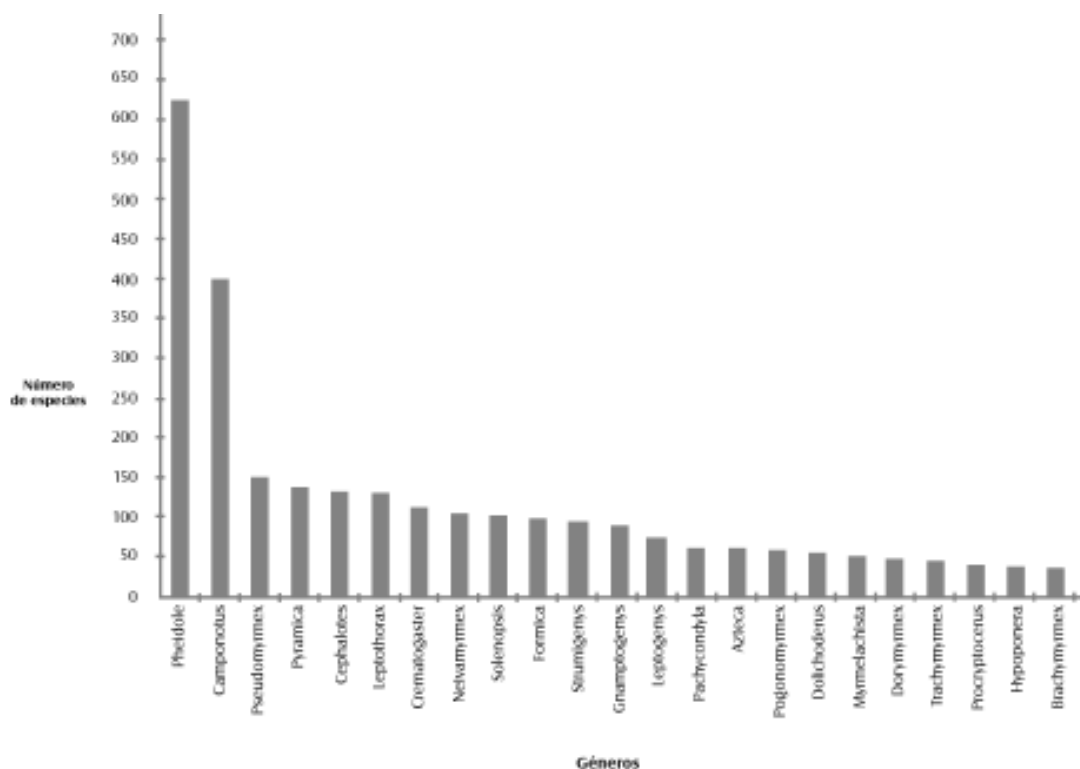


Figura 26.2 Número de especies de los 23 géneros de hormigas más grandes en el hemisferio occidental. Basado en parte en Bolton (1995) y la información del capítulo 3 de este libro

taxonómicos. Tampoco son el resultado de nacimientos y extinciones al azar a través del tiempo geológico. Estos grupos son reales y por lo tanto merecedores de estudio científico. Esta conclusión se ve apoyada por estudios como el de Dial y Marzluff (1989) con 85 ensamblajes taxonómicos donde se analizan críticamente bajo varios criterios y modelos. Estos autores concluyen que el predominio taxonómico es un rasgo no aleatorio de la biodiversidad.

Para casos como *Pheidole*, taxones con tantas especies descritas, es útil usar el término hiperdiversidad. También este término tiene un valor heurístico en su extrema expresión de las causas biológicas subyacentes, haciéndolo más accesible para análisis e interpretación.

Patrones como los de la “cuerva hueca” en distribución en taxa, como se reseñó arriba, se han encontrado en fósiles de invertebrados marinos (por ejemplo Flessa y Thomas 1985) o aves (Cracraft 1984). ¿Cuáles causas generales pueden invocarse para explicar altos niveles de diversidad? Las causas mejor documentadas y entendidas pueden resumirse así: *La dominancia en biodiversidad, incluyendo casos extremos de riqueza catalogados como hiperdiversidad, se logra por una combinación afortunada de tamaño pequeño, factores demográficos adecuados, anticipación durante colonización, y un conjunto de adaptaciones claves potentes en abrir nuevos nichos o excluir competidores.* Más aún, los modelos más realísticos que puedan hacerse para describir el origen de las curvas “huecas” de distribución son aquellos que asumen un origen secuencial de grupos dentro de un dominio geográfico o la invasión secuencial desde afuera, seguidos de un “alto” y subsidencia de biodiversidad a través del tiempo.

Uno de los primeros factores de sesgo en biodiversidad puede estar en el tamaño. Sobre un árbol pueden vivir unas cuantas especies de epífitas y muchas de pequeños insectos, pero sólo unos pocos lagartos, los cuales son mucho más grandes que los insectos. Cuando se relaciona clases como tamaño versus número de especies en un taxón, se puede obtener una curva unimodal, con su mayor tamaño hacia la clase o intervalo de tamaño menor, pero no hacia los más pequeños. Puede pensarse que los organismos más pequeños se ajustan más “finamente” a los ambientes, además de sobrevivir mejor en áreas restringidas cuando hay cambios restringidos. Una combinación de altas tasas de especiación y cambiantes colonizaciones de ambientes más finos pueden permitir altos niveles de diversidad en las clases de tamaños pequeño a mediano (pero no los más pequeños) halando la moda hacia el extremo inferior de la curva.

Debe tenerse en cuenta que altos niveles de especiación no significa producción de altos niveles de diversidad biológica. Un grupo puede especiar explosivamente para terminar con crecimientos cercanos a cero debido, por ejemplo, a altas tasas de extinción.

Un clado puede especiar logísticamente como una población en crecimiento. Las primeras especies pueden expandir los ámbitos ecológicos y geográficos del caldo como un todo. La multiplicación de especies puede ser más rápida que la tasa de extinción, causando un crecimiento exponencial del clado. Con el tiempo la tasa de especiación puede caer con respecto a la tasa de extinción. En millones de años la diversidad del clado puede decaer. El ciclo de vida de los cladros varía en tiempo, por ejemplo desde 1.2 m. de a. en ammonites hasta incluso 5 m. de a. en mamíferos.

¿Qué otras propiedades promueven altos niveles de diversidad? En estudios con vertebrados y planta terrestres Marzluff y Dial (1991a) encontraron que cladros diversos tienden a tener cortos tiempos de generación, con edades tempranas de la primera producción y ciclos de vida cortos en promedio. A esto se puede sumar mayor habilidad de dispersión y disponibilidad de recursos.

De estas generalizaciones no me sorprende que una de cada treinta especies en el planeta sea un gorgojo (Coleoptera: Curculionioidea). Estos insectos, con 5200 géneros y unas 60000 especies, se conoce desde el Jurásico. Además de factores señalados antes, es probable que el origen y expansión de las angiospermas hayan disparado la diversidad en estos insectos.

Desde hace tiempos encontramos en la literatura ideas acerca de que los “demos” o poblaciones pequeñas de especies pueden evolucionar y especiar más rápidamente que poblaciones grandes, por factores como endogamia y deriva génica. El efecto de fundador también puede llevar a deriva génica. La divergencia en demos y altas tasas de especiación tampoco se pueden trasladar en altas diversidades, debido al balance por tasas de extinción. Marzluff y Dial (1991b) exploraron la relación entre grado de sociabilidad y diversidad en insectos, pájaros y mamíferos, pero no encontraron ninguna correlación consistente.

Es bueno distinguir entre dos hipótesis sobre el efecto de la evolución social en la diversidad taxonómica. La primera es la *hipótesis plesiomórfica* (Bush *et al.* 1977; Wilson 1975) que dice que muchos demos de especies socialmente organizadas poseen un carácter plesiomórfico común que dirige el nivel de diversidad taxonómica. La segunda es la hipótesis de adaptación apomórfica (Marzluff y Dial 1991b) basada en evidencias de correlación. Esta trata la sociabilidad como un rasgo apomórfico que adapta a los organismos a ciertos retos ambientales; la diversidad de especies está entonces determinada primariamente por retos ambientales. Las diferencias entre ambas hipótesis podrían no ser grandes como parece.

Si no es la propensión a formación de demos ¿cuáles son las fuerzas que presionan los cladros hacia altos niveles de diversidad biológica? Anticipación e incumbencia pueden es-

tar en lo alto en la lista. Hay dos formas en que las especies pueden lograrlo. El primero es el poder de dispersión a grandes distancias en nuevos ambientes surgidos durante cambios climáticos (por ejemplo surgimiento de zonas abiertas o praderas). El segundo modo corresponde a adaptaciones sobresalientes que permiten la creación de nuevos nichos dentro de un ecosistema ya establecido o confiere alguna ventaja sobre competidores en un nicho ya establecido. Ambos modos se mezclan de una u otra forma: por ejemplo la alta capacidad de dispersión puede tomarse como una adaptación sobresaliente, y una adaptación sobresaliente puede ayudar en un nuevo ambiente recién creado. Los primeros insectos colonizadores en Hawaii llegaron a una tierra no conquistada y sin competidores, que ahora aloja alrededor de 10.000 especies (Otte 1994).

Grandes radiaciones adaptativas son más probables que pequeñas radiaciones adaptativas en generar especies de estrategias biológicamente especializadas para dispersión o especies que prefieran áreas que favorezcan la dispersión. También, la selección a nivel de especies puede favorecer la diversidad, en grupos de especies de amplia distribución geográfica con generalistas y especialistas.

Todas las ideas y especulaciones expuestas arriba pueden ser abstracciones, pero pueden representar los comienzos de una teoría general del origen de la diversificación biológica a nivel de especie. La próxima pregunta es: *¿Cuales son las adaptaciones que promueven la dominancia ecológica dentro de un clado?* No es fácil responder, ante el hecho de diferencias adaptaciones de simples hechos de historia natural que no constituyan patrones. Ningún biólogo evolutivo tendrá soluciones fáciles a estas preguntas. El siguiente procedimiento puede dar una ayuda: *Una vez se infiera la filogenia de un grupo, escoja aquellos cladros (dentro del grupo) que han sufrido extensas radiaciones repetidamente en diferentes teatros de oportunidades. Entonces busque los rasgos plesiomórficos que sean diagnósticos para los cladros más exitosos y que raramente hayan sufrido una reversión en dichos cladros.* Oberprieler (1999) ofrece un vívido ejemplo con la explosiva diversidad de los curculiónidos, desde sus ancestros cucujoideos en el Jurásico hasta la actualidad, mostrando varias etapas de evolución desde la fitofagia incipiente en

coníferas del Mesozoico hasta la endofitofagia en angiospermas que parece explicar las alrededor de 60.000 especies en la familia.

Ahora voy a arriesgarme a aventurar una hipótesis que explique la dominancia ecológica e hiperdiversidad taxonómica en *Pheidole*. El rasgo que distingue a las especies de este género es la posesión de cabezas muy grandes en la subcasta de obrera mayor. Excepto por unas pocas formas parásitas, no hay evidencia de que esta característica haya sufrido reversión o pérdida en el clado. Junto con esto, parece haber otro carácter coadaptado, la pérdida del aguijón como elemento funcional. Esto último se ve compensado por la producción de secreciones exocrinas defensivas. Estas características han permitido a *Pheidole* alcanzar una extrema división de labor en la cual una buena parte de la defensa queda confiada en la obrera mayor. Estas obreras, como sustituto de aguijón y química defensiva son una fuerza altamente móvil. También presenta diferencias dramáticas de un clado a otro dentro del género. Algunas pueden ser bloques o barreras para el acceso de enemigos, otras pueden especializarse en procesado de semillas. Incluso unas pocas podrían ser semirepletas que almacenen líquido para tiempos difíciles. Finalmente, estudios en algunas especies sugieren que las mayores se utilicen como una casta disponible para emergencias, reemplazando (aunque no tan eficazmente) a las obreras menores si estas se remueven experimentalmente.

Otro rasgo especializado en *Pheidole*, aunque no tan bien estudiado como para considerarlo común a todo el género es la ausencia de ovarios en obreras mayores y menores. Si combinamos esto con las características dadas arriba, las obreras menores parecen algo así como una casta de “desecho”, pequeña, ligera, barata y de corta vida.

En resumen, una colonia típica de *Pheidole* es un superorganismo flexible con obreras mayores que pueden usarse para defensa, pero también con la capacidad de reemplazar a sus obreras menores con las mayores en casos de emergencia. Estas obreras mayores son eficaces unidades móviles en defensa que reducen la necesidad de aguijones funcionales o costosos sistemas químicos de ataque. Esto, junto con tamaños pequeños y cortos periodos reproductivos en la colonia han hecho posible el sorprendente éxito ecológico e hiperdiversidad en *Pheidole*.

Literatura citada

- Baroni Urbani, C. 1995. Invasion and extinction in the West Indian ant fauna revisited: the example of *Pheidole* (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae, VIII: Myrmicinae, partim). *Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B* (Geol. Paläontol.) 222:1-12.
- Bolton, B. 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press.
- Bush, G.L., S.M. Case, A.C. Wilson y J.L. Patton. 1977. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 74(9):3942-3946.
- Cracraft, J. 1984. Conceptual and methodological aspects of the study of evolutionary rates, with some comments on bradytely in birds, pp. 95-104 in N. Eldredge and S.M. Stanley, eds., *Living Fossils*. Springer Verlag, NY.

- Dial, K.P. y M. Marzluff. 1989. Non random diversification within taxonomic assemblages. *Syst. Zool.* 38(1):26-37.
- Flessa, K.W. y R.H. Thomas. 1985. Modeling the biogeographic regulation of evolutionary rates, pp. 355-376 in J.W. Valentin, ed., *Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macroevolution*. Princeton University Press, NJ.
- Fowler, H.G. 1994. Relative representation of *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae) in local ground ant assemblages of the Americas. *An. Biol.* 19:29-37.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press.
- Marzluff, J.M. y K.P. Dial. 1991a. Life history correlates of taxonomic diversity. *Ecology* 72(2):428-439.
- Marzluff, J.M. y K.P. Dial. 1991b. Does social organization influence diversification? *Am. Midl. Nat.* 125:126-134.
- Oberprieler, R. 1999. The world's richest family: the private life of weevils, pp. 66-69 in J.M. Anderson, ed., *Towards Gondwana Alive*. Pretoria, Gondwana Alive Society.
- Otte, D. 1994. *The crickets of Hawaii*. Orthopterists' Society and Academy of Natural Sciences, Philadelphia.
- Wheeler, G.C. y J. Wheeler. 1953. The ant larvae of the myrmicine tribe Pheidolini (Hymenoptera, Formicidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 55:49-84.
- Wilson, E.O. 1975. Enemy specification in the alarm recruitment system of an ant. *Science* 190:798-800.
- Wilson, E.O. 1976. Which are the most prevalent ant genera? *Stud. Entomol.* 19:187-200.
- Wilson, E.O. 2003. *Pheidole in the New World: A dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press.

Capítulo 27

Lista de los géneros de hormigas del mundo

F. Fernández

Se ofrece la lista de las subfamilias, tribus y géneros de hormigas vivientes y fósiles del mundo. Al presente, se han descrito 15 subfamilias y 277 géneros vivientes, con 70 géneros conocidos solamente de fósiles.

El número de géneros de hormigas ha variado desde que Emery recopilara todos los nombres por entonces conocidos hacia la década de los 20 (Emery 1922). Wheeler (1922) ofrece su propia sinopsis en sus claves para los géneros y subgéneros del mundo. No es sino hasta mucho después que Brown (1973) propone una lista sinónímica de todos los taxa supraespecíficos de hormigas del mundo. Hölldobler y Wilson (1990) ofrecen una sinopsis con referencias. Bolton (1994, 1995a, 1995b) brinda listas y sinopsis de los taxa vivientes y fósiles de hormigas. Brown (2000) presenta una nueva sinopsis con referencias.

Debido a la naturaleza de la taxonomía, el número y categoría de los nombres supraespecíficos de hormigas siempre estará en continuo cambio. A medida que se estén

revisando tribus o grupos de géneros se espera que la clasificación de las hormigas sea más estable, por lo menos a nivel de género.

En este anexo se ofrece la lista de todos los géneros válidos de hormigas vivientes y fósiles. En el arreglo de tribus y géneros de Myrmicinae hay algunos cambios notorios, en comparación con las sinopsis más recientes (Bolton 1994, 1995b). Algunos de estos cambios se comentan más abajo.

La lista se basa en Kempf (1972), Brandão (1991) y Bolton (1994, 1995b). En referencia a los listados de especies y fósiles, sólo se citan los trabajos publicados después de Bolton (1995b).

Anticipación de algunos cambios

Pheidologetonini. En su sinopsis de los géneros de Pheidologetonini Bolton (1994, 1995b) propone varios géneros, la mayoría de los cuales se siguen en esta lista. Sin embargo, algunos de estos nombres no pertenecen a esta tribu (Fernández 2003). De acuerdo con sus estudios con el aparato de aguijón, Kugler (1986) muestra que *Recurvidris* tiene más afinidades con *Crematogaster* que con los otros Pheidologetonini. En esta sinopsis se sigue la opinión de este autor, poniendo este género en la tribu Crematogastrini. Estudios independientes de Bolton (com. pers.) apoyan la propuesta de Kugler (1986). *Anisopheidole* fue transferido de Pheidolini a Pheidologetonini por Ettershank (1966), sin argumentos convincentes. En esta sinopsis el género se deja en la tribu Pheidolini, tal como lo propusiera Emery en 1922. Los géneros *Oligomyrmex*, *Paedalgus* y *Afroxyidris* se consideran sinónimos menores (*junior*) de *Carebara* (Fernández, en preparación).

Solenopsidini. Los límites y composición de esta tribu han variado notablemente a lo largo de su historia

taxonómica (Emery 1922; Kusnezov 1957; Ettershank 1966). Bolton (1987) establece una definición moderna de la tribu y propone un número limitado de géneros. Este mismo autor plantea los problemas en la caracterización y delimitación de los géneros en torno a *Monomorium*: *Antichthonidris*, *Nothidris*, *Megalomyrmex* y *Phacota*. Bolton (1987) sugiere que *Phacota* representa un ergatoide de *Monomorium*, y que *Antichthonidris* y *Nothidris* no son más que representantes neotropicales de una extensa fauna australiana de *Monomorium*. Heterick (2001) revisa la fauna de *Monomorium* de Australia reconociendo 59 especies (41 nuevas) y, como consecuencia de su análisis filogenético en ese grupo (que incluye *Antichthonidris denticulata*) pone *Antichthonidris* bajo sinonimia de *Monomorium*. La validez de *Nothidris* es aún más precaria, por lo que se incluye aquí dentro de *Monomorium*, como consecuencia lógica de la acción de Heterick (2001) y Fernández (en preparación). *Phacota* queda incluido en *Monomorium* y *Carebarella* dentro de *Solenopsis* (MacKay *et al.*, en preparación).

Lista de géneros

Familia Formicidae Latreille, 1809

Subfamilia Aenictinae Emery, 1905

Tribu Aenictini Emery, 1905
Aenictus Shuckard, 1840

Subfamilia Aenictogitoninae Ashmead, 1905

Tribu Aenictogitonini Ashmead, 1905
Aenictogiton Emery, 1901

Subfamilia Aneuretinae Emery, 1912

Tribu Aneuritini Emery, 1912
Aneuretus Emery, 1912

Subfamilia Apomyrminae Dlussky y Fedoseeva, 1987

Tribu Apomyrmini
Apomyrma Brown, Gotwald y Lévioux, 1971

Subfamilia Cerapachyinae Forel, 1893

Tribu Acanthostichini
Acanthostichus Mayr, 1887

Tribu Cerapachyini
Cerapachys Smith, 1857
Simopone Forel, 1891
Sphinctomyrmex Mayr, 1866

Tribu Cylindromyrmecini
Cylindromyrmex Mayr, 1870

Subfamilia Dolichoderinae Forel, 1878

Tribu Dolichoderini Forel, 1878
Anillidris Santschi, 1936
Anonychomyrma Donisthorpe, 1947
Axinidris Weber, 1941
Azteca Forel, 1878
Bothriomyrmex Emery, 1869
Doleromyrma Forel, 1907
Dolichoderus Lund, 1831
Dorymyrmex Mayr, 1866
Ecphorella Forel, 1909
Forelius Emery, 1888
Froggattella Forel, 1902
Iridomyrmex Mayr, 1862
Leptomyrmex Mayr, 1862
Linepithema Mayr, 1866

Liometopum Mayr, 1861
Loweriella Shattuck, 1992
Ochetellus Shattuck, 1992
Papyrius Shattuck, 1992
Philidris Shattuck, 1992
Tapinoma Foerster, 1850
Technomyrmex Mayr, 1872
Turneria Forel, 1895

Subfamilia Dorylinae Leach, 1815

Tribu Dorylini Leach, 1815
Dorylus Fabricius, 1793
Yunodorylus Zheng-Hui, 2000

Subfamilia Ecitoninae Forel, 1893

Tribu Cheliomyrmecini
Cheliomyrmex Mayr, 1870

Tribu Ecitonini
Eciton Latreille, 1804
Labidus Jurine, 1807
Neivamyrmex Borgmeier, 1955
Nomamyrmex Borgmeier, 1936

Subfamilia Formicinae Latreille, 1809

Tribu Brachymyrmecini Emery, 1925
Aphomyrmex Emery, 1899
Brachymyrmex Mayr, 1868
Cladomyrma Wheeler, 1920
Petalomyrmex Snelling, 1979
Pseudaphomyrmex Wheeler, 1920

Tribu Bregmatomyrmecini Wheeler, 1925
Bregmatomyrma Wheeler, 1929

Tribu Camponotini Forel, 1878
Calomyrmex Emery, 1895
Camponotus Mayr, 1861
Echinopla F. Smith, 1857
Forelophilus Kutter, 1931
Notostigma Emery, 1920
Opisthopsis Dalla Torre, 1893
Overbeckia Viehmeyer, 1916
Phasmomyrmex Stitz, 1910
Polyrhachis F. Smith, 1857

Tribu Formicini Latreille, 1809
Alloformica Dlussky, 1969

Bajcaridris Agosti, 1994
Cataglyphis Foerster, 1850
Formica Linnaeus, 1758
Polyergus Latreille, 1804
Proformica Ruzsky, 1902
Rossomyrmex Arnoldi, 1928

Tribu Gesomyrmecini Ashmead, 1905
Gesomyrmex Mayr, 1868

Tribu Gigantiopini Ashmead, 1905
Gigantiops Roger, 1863

Tribu Lasiini Ashmead, 1905
Acanthomyops Mayr, 1862
Euprenolepis Emery, 1906
Lasius Fabricius, 1804
Myrmecocystus Wesmael, 1838
Paratrechina Motschoulsky, 1863
Prenolepis Mayr, 1861
Pseudolasius Emery, 1887
Teratomyrmex McAreavey, 1957

Tribu Melophorini Forel, 1912
Lasiophanes Emery, 1895
Melophorus Lubbock, 1883
Myrmecorhynchus André, 1896
Notoncus Emery, 1895
Prolasius Forel, 1892
Pseudonotoncus Clark, 1934

Tribu Myrmelachistini Forel, 1912
Myrmelachista Roger, 1863

Tribu Myrmoteratini Emery, 1895
Myrmoteras Forel, 1893

Tribu Oecophyllini Emery, 1895
Oecophylla F. Smith, 1860

Tribu Plagiolepidini Forel, 1886
Acropyga Roger, 1862
Agraulomyrmex Prins, 1893
Anoplolepis Santschi, 1914
Lepisiota Santschi, 1926
Plagiolepis Mayr, 1861
Stigmacros Forel, 1905

Tribu Santschiellini Forel, 1917
Santschiella Forel, 1916

Subfamilia Leptanillinae Emery, 1910

Tribu Anomalomyrmini
Anomalomyrma Taylor y Bolton, 1990
Protanilla Taylor y Bolton, 1990

Tribu Leptanillini
Leptanilla Emery, 1870
Noonilla Petersen, 1968
Phaulomyrma Wheeler G. C. y Wheeler E.W., 1930
Scyphodon Brues, 1925
Yavnella kugler, 1987

Subfamilia Leptanilloidinae Bolton, 1992

Tribu Leptanilloidini Bolton, 1992
Asphinctanilloides Brandão, Diniz, Agosti y Delabie, 1999
Leptanilloides Mann, 1923

Subfamilia Myrmeciinae Emery, 1877

Tribu Myrmeciini Emery, 1877
Myrmecia Fabricius, 1804

Tribu Prionomyrmecini Wheeler, 1915
Nothomyrmecia Clark, 1934
Prionomyrmex Mayr, 1868

Subfamilia Myrmicinae Lepeletier, 1835

Grupo *Adelomyrmex*
Adelomyrmex Emery, 1897
Baracidris Bolton, 1981

Tribu Agroecomyrmecini Carpenter, 1930
Tatuidris Brown y Kempf, 1968

Tribu Attini F. Smith, 1858
Acromyrmex Mayr, 1865
Apterostigma Mayr, 1865
Atta Fabricius, 1804
Cyphomyrmex Mayr, 1862
Mycetagroicus Brandao y Mayhé-Nunes, 2001
Mycetarotes Emery, 1913

Mycetophylax Emery, 1913
Mycetosoritis Wheeler, 1907
Mycocephurus Forel, 1893
Myrmicocrypta Smith, 1860
Sericomyrmex Mayr, 1865
Trachymyrmex Forel, 1893

Tribu Basicerotini Brown, 1949

Basiceros Schulz, 1906
Eurhopalothrix Brown y Kempf, 1961
Octostruma Forel, 1912
Protalaridris Brown, 1980
Rhopalothrix Mayr, 1870
Talaridris Weber, 1941

Tribu Blepharidattini Wheeler y Wheeler, 1991

Blepharidatta Wheeler, 1915
Wasmannia Forel, 1893

Tribu Cataulacini Emery, 1895

Cataulacus Smith, 1854

Tribu Cephalotini M.R. Smith, 1949

Cephalotes Latreille, 1802
Procryptocerus Emery, 1887

Tribu Crematogastrini Forel, 1893

Crematogaster Lund, 1831
Recurvidris Bolton, 1992

Tribu Dacetini Forel, 1892

Acanthognathus Mayr, 1887
Colobostruma Wheeler, 1927
Daceton Perty, 1833
Epopostruma Forel, 1895
Mesostruma Brown, 1948
Microdaceton Santschi, 1913
Pyramica Roger, 1862
Strumigenys Smith, 1860

Tribu Formicoxenini Forel, 1893

Ankylomyrma Bolton, 1973
Atopomyrmex André, 1889
Cardiocondyla Emery, 1869
Chalepoxenus Menozzi, 1923
Dilobocondyla Santschi, 1910
Doronomyrmex Kutter, 1945
Epimyrmex Emery, 1915
Formicoxenus Mayr, 1855
Harpagoxenus Forel, 1863
Ireneopone Donisthorpe, 1946
Lepthothorax Mayr, 1855
Paratopula Wheeler, 1919
Peronomyrmex Viehmeyer, 1922
Podomyrma Smith, 1859
Poecilomyrma Mann, 1921

Protomognathus Wheeler, 1905
Romblonella Wheeler, 1935
Rotastruma Bolton, 1991
Stereomyrmex Emery, 1901
Terataner Emery, 1912
Tricytarus Donisthorpe, 1947
Vombisidris Bolton, 1991
Willowskiella Wheeler, 1934
Tricytarus Donisthorpe, 1947

Grupo *Lenomyrmex*

Lenomyrmex Fernández y Palacio, 1999

Tribu Melissotarsini Emery, 1901

Melissotarsus Emery, 1877
Rhopalomastix Forel, 1900

Tribu Meranoplini Emery, 1914

Meranoplus Smith, 1854

Tribu Metaponini Forel, 1911

Liomyrmex Mayr, 1865
Metapone Forel, 1911
Vollenhovia Mayr, 1865
Xenomyrmex Forel, 1885

Tribu Myrmecini Emery, 1877

Acanthomyrmex Emery, 1863
Myrmecina Curtis, 1829
Perissomyrmex Smith, 1947
Pristomyrmex Mayr, 1866

Tribu Myrmicariini Forel, 1893

Myrmicaria Saunders, 1842

Tribu Myrmicini Lepeletier, 1835

Eutetramorium Emery, 1899
Huberia Forel, 1890
Hylomyrma Forel, 1912
Manica Jurine, 1807
Myrmica Latreille, 1804
Pogonomyrmex Mayr, 1868

Tribu Ochetomyrmecini Emery, 1914

Ochetomyrmex Mayr, 1878
Tranopelta Mayr, 1866

Tribu Phalacromyrmecini Wheeler y Wheeler, 1985

Ishakidris Bolton, 1984
Phalacromyrmex Kempf, 1960
Pilotrochus Brown, 1978

Tribu Pheidolini Emery, 1877

Aphaenogaster Mayr, 1853

Anisopheidole Forel, 1914
Chimaeridris Wilson, 1989
Goniomma Emery, 1895
Kartidris Bolton, 1991
Leptomymex Mayr, 1862
Lophomyrmex Emery, 1892
Messor Forel, 1890
Ocymymex Emery, 1886
Oxyopomyrmex André, 1881
Pheidole Westwood, 1839

Tribu Pheidologetonini Emery, 1914

Adlerzia Forel, 1902
Carebara Westwood, 1840
Machomyrma Forel, 1895
Pheidologeton Mayr, 1862

Tribu Solenopsidini Forel, 1893

Allomerus Mayr, 1878
Anillomyrma Emery, 1913
Bondroitia Forel, 1911
Diplomorium Mayr, 1901
Epelysidris Bolton, 1987
Megalomyrmex Forel, 1885
Monomorium Mayr, 1855
Oxyepoecus Santschi, 1926
Solenopsis Westwood, 1840

Tribu Stegomyrmecini Wheeler, 1922

Stegomyrmex Emery, 1912

Tribu Stenammini Ashmead, 1905

Ancyridris Wheeler, 1935
Calyptomymex Emery, 1887
Cyphoidris Weber, 1952
Dacatria Rigato, 1994
Dacatinops Brown y Wilson, 1957
Dicroaspis Emery, 1908
Indomyrma Brown, 1986
Lachnomymex Wheeler, 1910
Lasiomyrma Terayama y Yamane, 2000
Lordomyrma Emery, 1897
Proatta Forel, 1912
Rogeria Emery, 1894
Rostromyrmex Rosciszewski, 1994
Stenamma Westwood, 1839
Tetheamyрма Bolton, 1991
Mayriella Forel, 1902
Mayriella Forel, 1902
Neoblepharidatta Sheela y Narendran, 1997

Tribu Tetramoriini Emery, 1895

Anergates Forel, 1874
Decamorium Forel, 1913
Rhoptromymex Mayr, 1901

Secostruma Bolton, 1988
Strogylognathus Mayr, 1853
Tetramorium Mayr, 1855
Teleutomymex Kutter, 1950

Subfamilia Ponerinae Lepeletier, 1835

Tribu Amblyoponini Forel, 1893

Amblyopone Erichson, 1842
Adetomyrma Ward, 1994
Concoctio Brown, 1974
Bannapone Zheng-Hui, 2000
Mystrium Roger, 1862
Myopopone Rogel, 1861
Onychomyrmex Emery, 1895
Paraprionopleta Kuznezov, 1955
Prionopelta Mayr, 1866

Tribu Ectatommini Emery, 1895

Acanthoponera Mayr, 1862
Aulacopone Arnol'di, 1930
Ectatomma Smith, 1858
Gnamptogenys Roger, 1863
Heteroponera Mayr, 1887
Rhytidoponera Mayr, 1862

Tribu Paraponerini Emery, 1901

Paraponera Smith, 1858

Tribu Platythyreini Emery, 1901

Platythyrea Roger, 1863

Tribu Ponerini Lepeletier, 1835

Anochetus Mayr, 1861
Belonopelta Mayr, 1870
Centromymex Mayr, 1866
Cryptopone Emery, 1893
Diacamma Mayr, 1862
Dinoponera Roger, 1861
Dolioponera Brown, 1974
Emeryopone Forel, 1912
Harpegnathos Jerdon, 1851
Hypoponera Santschi, 1938
Leptogenys Roger, 1861
Myopias Roger, 1861
Odontomachus Latreille, 1804
Odontoponera Mayr, 1862
Pachycondyla Smith, 1858
Phrynoponera Wheeler, 1920
Plectroctena Smith, 1858
Ponera Latreille, 1804
Psalidomyrmex André, 1890
Simopelta Mann, 1922
Streblognathus Mayr, 1862

<p>Tribu Proceratiini Emery, 1895 <i>Discothyrea</i> Roger, 1863 <i>Proceratium</i> Roger, 1863</p> <p>Tribu Typhlomyrmecini Emery, 1911 <i>Typhlomyrmex</i> Mayr, 1862</p> <p>Ponerinae <i>incertae sedis</i>: <i>Probolomyrmex</i> Mayr, 1901</p>	<p>Subfamilia Pseudomyrmecinae M.R. Smith, 1953</p> <p>Tribu Pseudomyrmecini Emery, 1914 <i>Myrcidris</i> Ward, 1990 <i>Pseudomyrmex</i> Lund, 1810 <i>Tetraaponera</i> F. Smith, 1852</p>
---	---

Lista de subfamilias y géneros conocidos sólo de material fósil

<p>Subfamilia Aneuretinae</p> <p>Tribu Aneuretini *<i>Aneuretellus</i> Dlussky, 1988 *<i>Mianeuretus</i> Carpenter, 1930 *<i>Paraneuretus</i> Wheeler, 1915 *<i>Protaneuretus</i> Wheeler, 1915</p> <p>Subfamilia *Armaniinae Dlussky, 1983</p> <p>Tribu *Armaniini Dlussky, 1983 *<i>Archaeopone</i> Dlussky, 1975 *<i>Armania</i> Dlussky, 1983 *<i>Armaniella</i> Dlussky, 1983 *<i>Cretopone</i> Dlussky, 1975 *<i>Dolichomyrma</i> Dlussky, 1975 *<i>Petropone</i> Dlussky, 1975 *<i>Poneropterus</i> Dlussky, 1983 *<i>Pseudarmania</i> Dlussky, 1983</p> <p>Subfamilia Dolichoderinae</p> <p>Tribu Dolichoderini *<i>Asymphyomyrmex</i> Wheeler, 1915 *<i>Elaeomyrmex</i> Carpenter, 1930 *<i>Eotapinoma</i> Dlussky, 1988 *<i>Kotshkorkia</i> Dlussky, 1981 *<i>Leptomyrma</i> Emery, 1912 *<i>Miomyrmex</i> Carpenter, 1930 *<i>Petraeomyrmex</i> Carpenter, 1930 *<i>Pityomyrmex</i> Wheeler, 1915 *<i>Protazteca</i> Carpenter, 1930 *<i>Zherichinius</i> Dlussky, 1988</p> <p>Subfamilia *Formiciinae Lutz, 1986</p> <p>Tribu *Formiciini *<i>Formicium</i> Westwood, 1854</p> <p>Subfamilia Formicinae</p> <p>Tribu Camponotini *<i>Camponotites</i> Dlussky, 1981</p>	<p>*<i>Chimaeromyrma</i> Dlussky, 1988 *<i>Drymomyrmex</i> Wheeler, 1915 *<i>Pseudocamponotus</i> Carpenter, 1930</p> <p>Tribu Formicini *<i>Glaphyromyrma</i> Wheeler, 1915 *<i>Leucotaphus</i> Donisthorpe, 1920 *<i>Protoformica</i> Dlussky, 1967</p> <p>Tribu Gesomyrmecini *<i>Prodimorphomyrmex</i> Wheeler, 1915</p> <p>Tribu Lasiini *<i>Protrechina</i> Wilson, 1985</p> <p>Tribu Plagiolepidini *<i>Rhopalomyrmex</i> Mayr, 1868</p> <p>Tribu *Sicilomyrmecini Wheeler, 1929 *<i>Sicilomyrmex</i> Wheeler, 1929</p> <p>Formicinae <i>incertae sedis</i>:</p> <p>*<i>Imhoffia</i> Heer, 1850 *<i>Kyromyrma</i> Grimaldi y Agosti, 2000</p> <p>Subfamilia Myrmeciinae</p> <p>*<i>Ameghinoia</i> Viana y Haedo Rossi, 1957 *<i>Cariridris</i> Brandão y Vulcano, 1989 *<i>Polanskiella</i> Rossi de Garcia, 1983</p> <p>Subfamilia Myrmicinae</p> <p>Tribu Agroecomyrmecini *<i>Agroecomyrmex</i> Wheeler, 1915 *<i>Eulithomyrmex</i> Carpenter, 1935</p> <p>Tribu Attini *<i>Attaichnus</i> Laza, 1982</p> <p>Tribu Formicoxenini *<i>Stigmomyrmex</i> Mayr, 1868</p>
--	--

<p>Tribu Meranoplina *<i>Parameranoplus</i> Wheeler, 1915</p> <p>Tribu Myrmecini *<i>Enneamerus</i> Mayr, 1868 *<i>Stiphromyrmex</i> Wheeler, 1915</p> <p>Tribu Myrmicini *<i>Nothomyrmica</i> Wheeler, 1915</p> <p>Tribu Pheidolini *<i>Lonchomyrmex</i> Mayr, 1867 *<i>Paraphaenogaster</i> Dlussky, 1981</p> <p>Tribu Pheidologetonini *<i>Hypopomyrmex</i> Emery, 1891 *<i>Oxydris</i> Wilson, 1985</p> <p>Tribu Stenammini *<i>Ilemomyrmex</i> Wilson, 1985</p> <p>Myrmicinae <i>incertae sedis</i>: *<i>Atopsis</i> Heer, 1850 *<i>Cephalomyrmex</i> Carpenter, 1930 *<i>Electromyrmex</i> Wheeler, 1910 *<i>Eocenidris</i> Wilson, 1985 *<i>Eoformica</i> Cockerell, 1921 *<i>Eomyrmex</i> Hong, 1974 *<i>Myrmicium</i> Westwood, 1854 *<i>Promyrmicium</i> Baroni Urbani, 1971</p> <p>Subfamilia Ponerinae</p> <p>Tribu Amblyoponini *<i>Casaleia</i> Pagliano y Scaramozzino, 1990</p> <p>Tribu Ectatommini *<i>Electroponera</i> Wheeler, 1915 *<i>Syntaphus</i> Donisthorpe, 1920</p>	<p>Tribu Ponerini *<i>Archiponera</i> Carpenter, 1930 *<i>Emplastus</i> Donisthorpe, 1920 *<i>Ponerites</i> Dlussky, 1981 *<i>Poneropsis</i> Heer, 1867 *<i>Protopone</i> Dlussky, 1988</p> <p>Tribu Proceratiini *<i>Bradoponera</i> Mayr, 1868</p> <p>Ponerinae <i>incertae sedis</i>: *<i>Brownimecia</i> Grimaldi y Agosti, 1997</p> <p>Subfamilia *Sphecomyrminae Wilson y Brown, 1967</p> <p>Tribu *Sphecomyrmini Wilson y Brown, 1967 *<i>Baikuris</i> Dlussky, 1987 *<i>Cretomyrma</i> Dlussky, 1975 *<i>Dlusskyidris</i> Wilson, 1987 *<i>Haidomyrmex</i> Dlussky, 1996 *<i>Sphecomyrma</i> Wilson y Brown, 1967</p> <p>Subfamilia *Paleosminthurinae Pierce y Gibrón, 1962</p> <p>Tribu *Paleosminthurini Pierce y Gibrón, 1962 *<i>Paleosminthurus</i> Pierce y Gibrón, 1962</p> <p>Formicidae <i>incertae sedis</i>: *<i>Burmomyrma</i> Dlussky, 1996</p> <p>Probables Formicidae: *<i>Calyptites</i> Scudder, 1877 *<i>Cretacoformica</i> Jell y Duncan, 1986</p> <p>Géneros del Viejo Mundo representados en el Neotrópico por fósiles:</p> <p><i>Leptomyrma</i> Mayr, 1862</p>
---	--

Agradecimientos

A todos los colegas que han contribuido con literatura, ejemplares y ánimos. A Claudia A. Reina por su ayuda en los nombres de autores y años.

Literatura Citada

- Bolton, B. 1987. A review of the *Solenopsis* genus group and revision of Afrotropical *Monomorium* Mayr. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.* (Entomol.) 54:263-452.
- Bolton, B. 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Harvard University Press.
- Bolton, B. 1995a. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 29:1037-1056.
- Bolton, B. 1995b. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press.

- Brandão, C.R.F. 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Revista Brasileira de Entomologia* 35:319-412.
- Brown, W. L. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas, pp. 165-185 en E. J. Meggers, A. S Ayensu and W. D. Duckworth, eds., *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Brown, W.L. 2000. Diversity of Ants, pp. 45-79 en D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso and T.R. Schultz, eds., *Ants: Standard methods or measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, 280 pp.
- Emery, C. 1922. Hymenoptera, Fam. Formicidae, subfam. Myrmicinae, en P. Wytsman, ed., *Genera Insectorum* 174B:207-397.
- Ettershank, G. 1966. A generic revision of the world Myrmicinae related to *Solenopsis* and *Pheidologeton*. *Aust. J. Zool.* 14:73-171.
- Fernández, F. 2003. Revision of the myrmicine ant tribe Adelomyrmecini n.trib. (en prensa).
- Fernández, F. The American species of the myrmicine ant tribe Pheidologetonini (en vías de publicación)
- Heterick, B.E. 2001. Revision of the Australian ants of the genus *Monomorium* (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebrate Taxonomy* 15:353-459.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The Ants* Harvard University Press.
- Kempf, W. W. 1972. Catalogo das formigas neotropicais. *Studia Entomol.* 15:1-364.
- Kugler, C. 1986. Stings of ants of the tribe Pheidologetonini (Myrmicinae). *Insecta Mundi* 1(4):221-230.
- Kusnezov, N. 1957. Die Solenopsidinen-Gattungen von Suedamerika. *Zool. Anz.* 158:266-280.
- Lattke, J.E. 1990. A new genus of myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae) from Venezuela. *Entomologica Scandinavica* 21:173-178.
- Rigato, F. 1994. Revision of the myrmicine ant genus *Lophomyrmex*, with a review of its taxonomic position (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 19:47-60.

Capítulo 28

Listado de las especies de hormigas de la región Neotropical

F. Fernández

Al presente, se reconocen alrededor de 3.100 especies de hormigas en la región Neotropical. Este número no incluye las múltiples subespecies, variedades y razas que los mirmecólogos de fines de siglo 19 y comienzos de siglo 20 eran tan aficionados a describir. Cuando las revisiones modernas “limpiaron” los géneros de todos estos nombres superfluos, algunos de ellos quedaron como sinónimos, otros ascendieron a “buenas especies”. No se conocen estimaciones del número de especies para la región Neotropical, pero probablemente esta vasta región aloje más de 4.000. Por otro lado, el Neotrópico parecer ser también el sitio más rico en especies en todo el mundo.

Kempf (1972) elaboró un “catálogo abreviado” de las especies de hormigas de la región Neotropical, del cual Brandão (1991) ofreció un adendo. Este catálogo sigue siendo la fuente primaria y rápida para cualquier estudio sistemático o geográfico en el Neotrópico. Manejado simultáneamente con el catálogo mundial de Bolton (1995), ofrece una buena herramienta para cualquier tipo de estudio faunístico con estos insectos.

En cuanto a listas nacionales, se han publicado las listas de especies de Argentina (Cuezzo 1998), Chile (Kempf 1970; Snelling y Hunt 1976), Colombia (Fernández *et al.* 1996), Cuba (Alayo 1974), Nicaragua (Maes y MacKay 1993), México (Rojas-Fernández 1996), Puerto Rico (Smith 1937), Perú (Escalante 1993) y Uruguay (de Zolessi *et al.* 1989). Fowler (1980) ofrece nuevos registros de especies para el Paraguay y una comparación de la fauna de este país con el resto de la región Neotropical. Longino mantiene una página en Internet

con claves de identificación y listas de especies de hormigas de Costa Rica. En los años 20 Borgmeier publicó un catálogo sinónimo de las hormigas de Brasil, catálogo muy desactualizado. Jonhson y Ward (2002) estudian la poco conocida fauna de hormigas de Baja California (México).

Debido al gran número de cambios, sinonimias y descripciones de nuevas especies, se ha considerado oportuno incluir una lista que refleje todos esos cambios en un solo sitio, 30 años después de la publicación de Kempf. Actualmente se trabaja bastante en revisión de algunos grupos, y al poco de publicarse este libro ocurrirán, inevitablemente, cambios taxonómicos. Sin embargo, esta lista puede ser útil como una referencia rápida de nombres y autores de cada uno de los géneros.

Como se indica más abajo, las listas de Ecitoninae, Pseudomyrmecinae y Dolichoderinae fueron suministradas por Edgard Palacio, Mónica Ospina & Phil S. Ward, y Fabiana Cuezzo, respectivamente.

Esta sección se beneficia enormemente de la reciente revisión de *Pheidole* (Wilson 2003), lo cual permite poner los nombres completos del género “hiperdiverso” de hormigas; igualmente se incluyen todos los nombres posibles de la actual revisión de las hormigas *Camponotus* de William MacKay (en preparación). Alrededor de 70 nuevas especies no se incluyen, aunque sí se consideran en las estadísticas de especies por género.

Las especies con un (*) se conocen sólo de fósiles.

Subfamilia Cerapachyinae

Acantostichini

Acantostichus bentoni MacKay, 1996
A. brevicornis Emery, 1894
A. brevinodis MacKay, 1996
A. concavinodis MacKay, 1996
A. emmae MacKay, 1996
A. femoralis Kusnezov, 1962
A. flexuosus MacKay, 1996

A. kirbyi Emery, 1895
A. laevigatus MacKay, 1996
A. laticornis Forel, 1908
A. lattkei MacKay, 1996
A. punctiscapus MacKay, 1996
A. quadratus Emery, 1895
A. quirozi MacKay, 1996

A. sanchezorum MacKay, 1985
A. serratulus (Smith, 1858)
A. skwarrae Wheeler, 1934
A. texanus Forel, 1904
A. truncatus MacKay, 1996

Cerapachyini

Cerapachys biroi Forel, 1907
C. hondurianum Mann, 1922
C. ierense Weber, 1939
C. neotropicum Weber, 1939
C. splendens Borgmeier, 1957
C. toltecum Forel, 1909

Sphinctomyrmex stali Mayr, 1866

Subfamilia Leptanilloidinae

Asphinctanilloides amazona Brandão, Diniz, Agosti y Delabie, 1999
A. anae Brandão, Diniz, Agosti y Delabie, 1999
A. manauara Brandão, Diniz, Agosti y Delabie, 1999

Cylindromyrmecini

Cylindromyrmex antillanus de Andrade, 1998*
C. boliviae Wheeler, 1924
C. brasiliensis Emery, 1901
C. brevitarsus Santschi, 1925
C. darlingtoni Wheeler, 1937
C. electrinus de Andrade, 1998*
C. escobari de Andrade, 1998
C. godmani Forel, 1899
C. inopinatus de Andrade, 2001*
C. longiceps André, 1892
C. meinerti Forel, 1905
C. striatus Mayr, 1870
C. whymperei (Cameron, 1891)

Leptanilloides biconstricta Mann, 1923
L. improvisa Brandão, Diniz, Agosti y Delabie, 1999
L. legionaria Brandão, Diniz, Agosti y Delabie, 1999
L. sculpturata Brandão, Diniz, Agosti y Delabie, 1999

Subfamilia Dolichoderinae

F. Cuzzo

Anillidris bruchi Santschi, 1936

Azteca adrepens Forel, 1911
A. aesopus Forel, 1908
A. alfari Emery, 1894
A. alpha Wilson, 1985*
A. angusticeps Emery, 1894
A. aragua Longino, 1992
A. aurita Emery, 1894
A. australis W.M. Wheeler, 1942
A. barbifex Forel, 1899
A. bequaerti Wheeler y Bequaert, 1929
A. bicolor beltii Emery, 1893
A. brevicornis (Mayr, 1878)
A. brevicornis boliviana W.M. Wheeler, 1942
A. brevis Forel, 1899
A. chartifex Emery, 1896
A. chartifex cearensis Forel, 1903
A. chartifex decipiens Forel, 1904
A. chartifex lanians Emery, 1912
A. chartifex laticeps Forel, 1899
A. chartifex multinida Forel, 1899
A. chartifex spiriti Forel, 1912
A. chartifex stalactitica Emery, 1896
A. christopherseni Forel, 1912

A. coeruleipennis Emery, 1893
A. constructor Emery, 1896
A. coussapoe Forel, 1904
A. crassicornis Emery, 1894
A. delpini Emery, 1894
A. delpini antillana Forel, 1899
A. delpini trinodadensis Forel, 1899
A. depilis Emery, 1894
A. duckei Forel, 1906
A. duroiae Forel, 1904
A. emeryi Forel, 1904
A. eumeces Wilson, 1985*
A. fasciata Emery, 1893
A. fasciata laeta W.M. Wheeler, 1942
A. fasciata nigricans Forel, 1899
A. fasciata similis Mann, 1916
A. fiebrigi Forel, 1909
A. forelii Emery, 1983
A. forelii championi Forel, 1899
A. forelii eiseni Pergande, 1896
A. forelii raptrix Forel, 1912
A. forelii ursina Forel, 1899
A. forelii xysticola Forel, 1899
A. foveiceps W.M. Wheeler, 1921
A. gnava Forel, 1906

- A. gnava cayenensis* Forel, 1912
A. gnava surubrensis Forel, 1912
A. godmani Forel, 1899
A. goeldii Forel, 1906
A. huberi Forel, 1906
A. hypophylla Forel, 1899
A. jheringi Forel, 1915
A. instabilis F. Smith, 1862
A. instabilis major Forel, 1899
A. instabilis mexicana Emery, 1896
A. isthmica W.M. Wheeler, 1942
A. jelskii Emery, 1894
A. lallemandi Forel, 1899
A. lanuginosa Emery, 1894
A. lanuginosa clariceps Santschi, 1933
A. lanuginosa pruinosa Mann, 1916
A. lattkei Longino, 1992
A. longiceps Emery, 1894
A. longiceps cordincola Forel, 1920
A. longiceps juruensis Forel, 1904
A. longiceps patruelis Forel, 1908
A. longiceps sapii Forel, 1912
A. lucida Forel, 1899
A. luederwaldti Forel, 1909
A. mayrii Emery, 1893
A. merida Longino, 1992
A. minor Forel, 1904
A. muelleri Emery, 1894
A. muelleri pallida Stitz, 1937
A. muelleri terminalis Mann, 1916
A. olitrix Forel, 1904
A. ovaticeps Forel, 1904
A. paraensis Forel, 1904
A. paraensis bondari Borgmeier, 1937
A. petalocephala Longino, 1992
A. pittieri Forel, 1899
A. pittieri emarginatisquamis Forel, 1920
A. polymorpha Forel, 1899
A. polymorpha bahiana Forel, 1912
A. prorsa W.M. Wheeler, 1942
A. salti W.M. Wheeler y Darlington, 1930
A. schimperi Emery, 1894
A. schumannii Emery, 1894
A. schumannii dubia Mann, 1916
A. schumannii taediosa Forel, 1904
A. sericea (Mayr, 1866)
A. severini Emery, 1896
A. stanleyuli Forel, 1920
A. stigmatica Emery, 1896
A. stolli Forel, 1912
A. subopaca Forel, 1899
A. tachigaliae Forel, 1904
A. theresiae Forel, 1899
A. theresiae menceps Forel, 1912
A. tonduzi Forel, 1899
A. tonduzi columbica Forel, 1912
A. trailii Emery, 1894
A. trailli filicis Forel, 1904
A. trailli tillandsiarum W.M. Wheeler, 1942
A. trailli tococae Forel, 1904
A. trianguliceps Forel, 1912
A. trigona Emery, 1894
A. trigona gaigei Forel, 1914
A. trigona mathildae Forel, 1906
A. trigona mediops Forel, 1904
A. trigona subdentata Forel, 1904
A. ulei Forel, 1904
A. ulei cordiae Forel, 1904
A. ulei gagatina W.M. Wheeler, 1942
A. ulei nigricornis Forel, 1904
A. ulei rossi Forel, 1909
A. velox Forel, 1899
A. velox nigra Forel, 1912
A. velox nigriventris Forel, 1899
A. velox rectinota Forel, 1908
A. velox rochai Forel, 1912
A. xanthochroa Roger, 1863

Dolichoderus abruptus (F. Smith, 1858)
D. andinus (Kempf, 1962)
D. antiquus Carpenter, 1930*
D. attelaboides (Fabricius, 1775)
D. baenae MacKay, 1993
D. bidens (Linnaeus, 1758)
D. bispinosus (Olivier, 1792)
D. caribbaeus (Wilson, 1985*)
D. cogitans Forel, 1912
D. curvilobus Lattke, 1987
D. debilis Emery, 1890
D. decollatus Smith, 1858
D. dibolius Wilson, 1985*
D. diversus Emery, 1894
D. doloniger (Roger, 1862)
D. epetreius (Lattke, 1987)
D. fernandezi Mackay, 1993
D. gagates Emery, 1890
D. germani Emery, 1894
D. ghilianii Emery, 1894
D. haradae MacKay, 1993
D. imitator Emery, 1894
D. inermis MacKay, 1993
D. inpai (Harada, 1987)
D. intermedius MacKay, 1993
D. lamellosus (Mayr, 1870)
D. laminatus (Mayr, 1870)
D. laurae MacKay, 1993
D. lobicornis (Kempf, 1959)
D. longicollis MacKay, 1993
D. luederwaldti Santschi, 1921
D. lugens Emery, 1894
D. lujae Santschi, 1923
D. lutosus F. Smith, 1858

- D. mariae* Forel, 1885
D. mesonotalis Forel, 1907
D. obliterated (Scudder, 1877*)
D. omacanthus (Kempf, 1972)
D. piceus MacKay, 1993
*D. plagiatu*s (Mayr, 1870)
D. primitivus (Wilson, 1985*)
D. prolaminatus Wilson, 1985
D. pustulatus Mayr, 1886
D. quadridenticulatus (Roger, 1862)
D. rohweri Carpenter, 1930*
D. rosenbergi Forel, 1911
D. rufescens Mann, 1912
D. rugosus F. Smith, 1858
D. schulzi Emery, 1894
D. septemspinus Emery, 1894
D. setosus (Kempf, 1959)
D. shattucki MacKay, 1993
D. smithi MacKay, 1993
D. spinicollis (Latreille, 1817)
D. spurius Forel, 1903
D. superaculus (Lattke, 1987)
D. taschenbergi Mayr, 1866
D. tristis Mann, 1916
D. validus (Kempf, 1959)
D. varians Mann, 1916
D. voraginosus MacKay, 1993
- Dorymyrmex agallardo*i Snelling, 1975
D. antarcticus Forel, 1904
D. baeri André, 1903
D. bicolor W.M. Wheeler, 1906
D. biconis Forel, 1912
D. bituber Santschi, 1916
D. breviscapis Forel, 1912
*D. breviscapis alvarez*i Santschi, 1922
D. breviscapis elongatulus Santschi, 1919
D. breviscapis speculiceps Santschi, 1922
D. bruchi Forel, 1912
D. bruchi ebeninus Forel, 1914
D. brunneus Forel, 1908
D. carettei Forel, 1913
D. caretteoides Forel, 1914
D. chilensis Forel, 1911
D. confusus (Kusnezov, 1952)
D. coniculus Santschi, 1922
D. emmaericaellus Kusnezov, 1951
D. ensifer Forel, 1912
D. ensifer laevigatus Gallardo, 1916
D. ensifer weiseri Santschi, 1922
D. exsanguis Forel, 1912
D. exsanguis anaemicus Santschi, 1922
D. exsanguis carbonarius Forel, 1913
D. exsanguis sordidus Santschi, 1919
D. flavescens Mayr, 1866
D. flavescens jactans Santschi, 1916
D. flavescens mandibularis Santschi, 1925
D. fuscus Santschi, 1922
D. goeldii Forel, 1904
D. goeldii dubius Forel, 1912
D. goeldii fumigatus Forel, 1908
D. goestchi Goetsch, 1933
D. hunti (Snelling, 1975)
D. hypocritus (Snelling, 1975)
D. incomptus (Snelling, 1975)
D. insanus (Buckley, 1866)
D. jheringi Forel, 1912
D. joergenseni Bruch, 1917
D. minutus Emery, 1895
D. morenoi Bruch, 1921
D. morenoi patagon Santschi, 1922
D. pappodes (Snelling, 1975)
D. planidens Mayr, 1868
D. pogonius (Snelling, 1975)
D. pulchellus Santschi, 1922
D. pyramicus Roger, 1863
D. pyramicus alticonis Forel, 1912
D. pyramicus garbei Foel, 1911
D. pyramicus guyanensis Santschi, 1922
D. pyramicus mesonotalis Forel, 1912
D. pyramicus nigriventris Santschi, 1922
D. pyramicus paranensis Santschi, 1922
D. pyramicus peruvianus (W.M. Wheeler, 1919)
D. pyramicus rubriceps Forel, 1912
D. richteri Forel, 1912
D. santschii Gallardo, 1917
D. silvestrii Gallardo, 1916
D. spurius Santschi, 1929
D. steigeri Santschi, 1912
D. tener Mayr, 1868
D. tener donisthorpei Santschi, 1936
D. thoracicus Gallardo, 1916
D. thoracicus gracilis Santschi, 1920
D. thoracicus tigris Santschi, 1925
*D. wolffhugel*i Forel, 1911
- Forelius albiventris* Forel, 1912
F. andinus Kusnezov, 1957
F. bahianus Cuzzo, 2000
F. brasiliensis Forel, 1908
F. breviscapus Forel, 1914
F. breviscapus pusillus Santschi, 1922
F. chalybaeus Emery, 1906
F. fiebrigi Forel, 1912
F. golbachi (Kusnezov, 1953)
F. grandis Forel, 1912
F. instabilis Santschi, 1920
F. lilloi Cuzzo, 2000
F. macrops Kusnezov, 1957
F. maranhaoensis Cuzzo, 2000
F. nigriventris Forel, 1912

F. rubriceps Gakkardo, 1916

F. rufus Gallardo, 1916

Leptomyrmex neotropicus Baroni Urbani, 1980*

Linepithema aspidococtum Kempf, 1969

L. dispertitum Forel, 1885

L. fuscum Mayr, 1866

L. humile Mayr, 1868

L. humile angulatum Emery, 1894

L. humile breviscapum Santschi, 1929

L. humile platense Forel, 1912

L. humile scotti Santschi, 1919

L. humiloides (Wilson, 1985)*

L. impotens Santschi, 1923

L. inacatum Nolton, 1995

L. iniquum Mayr, 1870

L. iniquum bicolor Forel, 1912

L. iniquum nigellum Emery, 1890

L. iniquum succineum Forel, 1908

L. keiteli Forel, 1907

L. keiteli flavescens W.M. Wheeler y Mann, 1914

L. keiteli subfasciatum W.M. Wheeler y Mann,

L. leucomelas Emery, 1894

L. melleum W.M. Wheeler, 1908

L. melleum dominicense W.M. Wheeler, 1913

L. melleum fuscescens W.M. Wheeler, 1908

L. oblongum Santschi, 1929

L. pertaesus Santschi, 1916

L. pordescens W.M. Wheeler, 1942

L. riogranadense Borgmeier, 1928

Tapinoma amazone W.M. Wheeler, 1934

T. antarcticum Forel, 1904

T. atriceps Emery, 1888

T. atriceps breviscapum Forel, 1908

T. gibbosum Stitz, 1933

T. heyeri Forel, 1902

T. heyeri risii Forel, 1912

T. litorale cubaense W.M. Wheeler, 1913

T. melanocephalum Fabricius, 1793

T. melanocephalum coronatum Forel, 1908

T. panamense W.M. Wheeler, 1934

T. ramulorum Emery, 1896

T. ramulorum annellatum W.M. Wheeler, 1934

T. ramulorum inrectum Forel, 1908

T. ramulorum satullum W.M. Wheeler, 1934

T. ramulorum toltecum W.M. Wheeler, 1934

T. rasenum D.R. Smith, y Lavigne, 1973

T. troche Wilson, 1985*

Technomyrmex caritatis Brandão y Baroni Urbani, 1998*

T. fulvus (Wheeler, 1934)

T. fulvus sublucidum (Wheeler, 1934)

T. hispaniolae (Wilson, 1985)*

Subfamilia Formicinae

Brachymyrmecini

Brachymyrmex admotus Mayr, 1887

B. antennatus Santschi, 1929

B. australis Forel, 1901

B. australis curtus Santschi, 1922

B. brevicornis Emery, 1906

B. brevicornoides Forel, 1914

B. bruchi Forel, 1912

B. bruchi rufipes Forel, 1912

B. cavernicola W.M. Wheeler, 1938

B. coactus Mayr, 1887

B. coactus nictitans Emery, 1905

B. coactus robustus Santschi, 1923

B. constrictus Santschi, 1923

B. constrictus bonariensis Santschi, 1933

B. cordemoyi Forel, 1895

B. cordemoyi distinctus Santschi, 1923

B. degener Emery, 1906

B. degener niger Forel, 1912

B. depilis Emery, 1893

B. donisthorpei Santschi, 1939

B. fiebrigi Forel, 1908

B. fiebrigi fumidus Santschi, 1923

B. fiebrigi funicularis Santschi, 1922

B. flavidulus (Roger, 1863)

B. gagates W.M. Wheeler, 1934

B. gaucho Santschi, 1917

B. giardi Emery, 1895

B. giardi cordobensis Santschi, 1929

B. goeldii Forel, 1912

B. heeri Forel, 1874

B. heeri aphidicola Forel, 1909

B. heeri basalis Wheeler, 1921

B. heeri fallax Santschi, 1923

B. heeri obscurior Forel, 1893

B. heeri termitophilus Forel, 1896

B. incisus Forel, 1912

B. laevis Emery, 1895

B. laevis andinus Santschi, 1923

B. laevis fuscus Emery, 1906

B. longicornis Forel, 1907

B. longicornis hemiops Santschi, 1923

B. longicornis pullus Santschi, 1933

B. longicornis immunis Forel, 1908
B. luederwaldti Santschi, 1923
B. luederwaldti attenuatus Santschi, 1929
B. micromegas Emery, 1923
B. minutus Forel, 1893
B. modestus Santschi, 1923
B. musculus Forel, 1899
B. myops Emery, 1906

B. obscurior Forel, 1893
B. oculatus Santschi, 1919
B. patagonicus Mayr, 1868
B. patagonicus atratulus Santschi, 1923
B. pictus Mayr, 1887
B. pictus balboae W.M. Wheeler, 1942
B. pilipes Mayr, 1887
B. santschii Menozzi, 1927
B. tristis Mayr, 1870

Camponotini

W.P. MacKay

Camponotus abdominalis (Fabricius, 1804)
C. abscisus Roger, 1863
C. alboannulatus Mayr, 1887
C. abunanus Mann, 1916
C. agra (F. Smith, 1858)
C. aguilerai Kusnezov, 1951
C. alacer Forel, 1912
C. albicoxis Forel, 1899
C. altivagans W.M. Wheeler, 1936
C. amoris Forel, 1904
C. andrei Forel, 1885
C. anthrax Wheeler, 1911
C. apostolus Forel, 1901
C. apicalis (Mann, 1916)
C. arboreus (F. Smith, 1858)
C. atriceps (F. Smith, 1858)
C. auricomus Roger, 1862
C. balzani Emery, 1894
C. banghaasi Emery, 1903
C. baretoi Santschi, 1922
C. basirectus W.M. Wheeler, 1923
C. beebei W.M. Wheeler, 1918
C. bermudezi Aguayo, 1932
C. bidens Mayr, 1870
C. biolleyi Forel, 1902
C. bispinosus Mayr, 1870
C. blandus (F. Smith, 1858)
C. bocki Forel, 1907
C. bonariensis Mayr, 1868
C. borellii Emery, 1894
C. branneri Mann, 1916
C. brevis Forel, 1899
C. bruchi Forel, 1912
C. bugnioni Forel, 1899
C. cacicus Emery, 1903
C. canescens Mayr, 1870
C. capperi Forel, 1899
C. cameroni Forel, 1892
C. caracalla Forel, 1912
C. caryae (Fitch, 1855)

C. cerberulus Emery, 1920
C. championi Forel, 1899
C. chartifex (F. Smith, 1860)
C. chazaliei Forel, 1899
C. cheesmanae Donisthorpe, 1932
C. chilensis (Spinola, 1851)
C. christophei W.M. Wheeler y Mann, 1914
C. chubutensis Forel, 1931
C. cillae Forel, 1912
C. cingulatus Mayr, 1862
C. clarithorax Creighton, 1950
C. claviscaus Forel, 1899
C. cocosensis W.M. Wheeler, 1919
C. columbicus Forel, 1899
C. compositor Santschi, 1922
C. conspicuus (F. Smith, 1858)
C. constructor Forel, 1899
C. conulus Mayr, 1870
C. corticalis Forel, 1899
C. coruscus (F. Smith, 1862)
C. crassicornis Emery, 1920
C. cressoni André, 1887
C. cuneidorsus Emery, 1920
C. curviscaus Emery, 1896
C. dalmasi Forel, 1899
C. decessor Forel, 1908
C. deletangi Santschi, 1920
C. dimorphus Emery, 1894
C. distinguendus (Spinola, 1851)
C. diversipalpus Santschi, 1922
C. dumetorum W.M. Wheeler, 1910
C. egregius (F. Smith, 1858)
C. elevatus Forel, 1899
C. essigi M.R. Smith, 1923
C. eurynotus Forel, 1907
C. excisus Mayr, 1870
C. fasciatellus Dalla Torre, 1892
C. fastigatus Roger, 1863
C. femoratus (Fabricius, 1804)
C. festinatus (Buckley, 1866)

- C. flavescens* (Fabricius, 1793)
C. folicola Forel, 1904
C. formiciformis Forel, 1885
C. frontalis Pergande, 1896
C. fryi Mann, 1916
C. fumidus Roger, 1863
C. genatus Santschi, 1922
C. geralensis Emery, 1920
C. germaini Emery, 1903
C. gilviventris Roger, 1863
C. godmani Forel, 1899
C. goeldii Forel, 1894
C. gundlachi Mann, 1920
C. haematocephalus Emery, 1903
C. hannani Forel, 1899
C. hedwigae Forel, 1912
C. helleri Emery, 1903
C. hermanni Emery, 1911
C. holzi Forel, 1921
C. hyatii Emery, 1893
C. hybridus Forel, 1901
C. ignestii Menozzi, 1935
C. improprius (Forel, 1879)
C. inca Emery, 1903
C. indicatus Santschi, 1922
C. inlex Forel, 1901
C. innocens Forel, 1909
C. integellus Forel, 1899
C. juliae Emery, 1903
C. keiferi Wheeler, 1934
C. kaura Snelling y Torres, 1998
C. koseritzi Emery, 1888
C. kraepelini Forel, 1901
C. laevigatus (F. Smith, 1858)
C. lancifer Emery, 1894
C. landolti Forel, 1879
C. larvigerus W.M. Wheeler y Mann, 1914
C. latangulus Roger, 1863
C. lenkoi Kempf, 1960
C. lespesii Forel, 1886
C. leydigi Forel, 1886
C. luzzi Forel, 1905
C. lillii Forel, 1908
C. lindigi Mayr, 1870
C. linnaei Forel, 1886
C. maccooki W.M. Wheeler, 1910
C. macrochaeta Emery, 1903
C. melanocephalus Roger, 1863
C. melanoticus Emery, 1894
C. micrositus W.M. Wheeler, 1937
C. mina Forel, 1879
C. minozzi Emery, 1920
C. mocsaryi Forel, 1902
C. moelleri Forel, 1912
C. morosus (F. Smith, 1858)
C. mus Roger, 1863
C. naegeli Forel, 1879
C. nepos Forel, 1912
C. nidulans (F. Smith, 1860)
C. nitens Mayr, 1870
C. nitidior (Santschi, 1921)
C. novogranadensis Mayr, 1870
C. obrevivus Forel, 1899
C. occultus W.M. Wheeler y Mann, 1914
C. ogloblini Santschi, 1934
C. orthocephalus Emery, 1894
C. pachylepis Emery, 1920
C. pallescens Mayr, 1887
C. panamensis Fernández, 2002
C. patimae W.M. Wheeler, 1942
C. pellarius W.M. Wheeler, 1914
C. personatus Emery, 1894
C. picipes (Olivier, 1792)
C. pittieri Forel, 1899
C. planatus Roger, 1863
C. planus F. Smith, 1877
C. platytarsus Roger, 1863
C. plombyi W.M. Wheeler y Mann, 1914
C. piceatus (Norton, 1868)
C. propinquellus Emery, 1920
C. propinquus Mayr, 1887
C. pullatus Mayr, 1866
C. punctatus Forel, 1912
C. punctulatus Mayr, 1868
C. quercicola M.R. Smith, 1954
C. ramulorum W.M. Wheeler, 1905
C. rapax (Fabricius, 1804)
C. rectangularis Emery, 1890
C. rector Santschi, 1923
C. renggeri Emery, 1894
C. ruficornis Emery, 1895
C. rufipes (Fabricius, 1775)
C. rufipilis Aguayo, 1932
C. rusticus Santschi, 1916
C. salvini Forel, 1899
C. sanctaefidei Dalla Torre, 1892
C. sansabeanus (Buckley, 1866)
C. santosi Forel, 1908
C. saussurei Forel, 1879
C. schmalzi Emery, 1894
C. semitestaceus Snelling, 1970
C. sericatus Mayr, 1887
C. scissus Mayr, 1887
C. sculptor Santschi, 1920
C. senex (F. Smith, 1858)
C. sericatus Mayr, 1887
C. sericeiventris Guérin-Méneville, 1838
C. setipes Forel, 1904
C. sexguttatus (Fabricius, 1793)
C. sharpi Forel, 1893
C. silvestrii Emery, 1906
C. silvicola Forel, 1902

C. simillimus (F. Smith, 1862)
C. socius Roger, 1863
C. socorroensis W.M. Wheeler, 1934
C. sphaericus Roger, 1863
C. sphenoidalis Mayr, 1870
C. spinolae Roger, 1863
C. subcircularis Emery, 1920
C. subdepilis W.M. Wheeler, 1917
C. substitutus Emery, 1894
C. subtruncatus Borgmeier, 1929
C. taino Snelling y Torres, 1998
C. tepicanus Pergande, 1896
C. terbimaculatus Emery, 1920
C. termitarius Emery, 1902
C. tenuiscapus Roger, 1863
C. testaceus Emery, 1894
C. thysanopus W.M. Wheeler, 1937
C. torrei Aguayo, 1932
C. tonduzi Forel, 1899
C. traili Mayr, 1878
C. trapeziceps Forel, 1908
C. trapezoideus Mayr, 1870
C. tripartitus Mayr, 1887
C. ulcerosus W.M. Wheeler, 1910
C. ulei Forel, 1904
C. ulvarum Forel, 1899
C. urichi Forel, 1899
C. ustus Forel, 1879
C. verae Forel, 1908
C. vicinus Mayr, 1870
C. westermanni Mayr, 1862
C. wheeleri Mann, 1916
C. wytsmani Emery, 1920
C. xanthogaster Santschi, 1924
C. zenon Forel, 1912
C. zoc Forel, 1879

Formicini

Formica argentea W.M. Wheeler, 1912
F. francoeuri Bolton, 1995
F. gnava Buckley, 1866
F. integroides W.M. Wheeler, 1913
F. lasioides Emery, 1893
F. moki Wheeler, 1906
F. perpilosa Wheeler, 1913
F. subpolita Mayr, 1886
F. xerophila M.R. Smith, 1939

Polyergus breviceps Emery, 1893

Gigantiopini

Gigantiops destructor (Fabricius, 1804)

Lasiini

Acanthomyops californicus W.M. Wheeler, 1917
A. mexicanus W.M. Wheeler, 1914

Lasius alienus Foerster, 1850
L. niger (Linnaeus, 1758)
L. sitiens Wilson, 1955

Myrmecocystus depilis (Forel, 1907)
M. flaviceps W.M. Wheeler, 1912
M. intonsus Snelling, 1976
M. kennedyi Snelling, 1969
M. melliger Forel, 1886
M. mendax W.M. Wheeler, 1908
M. mexicanus Wesmael, 1838
M. mimicus W.M. Wheeler, 1908
M. navajo W.M. Wheeler, 1908
M. perimeces Snelling, 1975
M. placodops Forel, 1908
M. romainei Snelling, 1975
M. semirufus Emery, 1893
M. tenuinodis Snelling, 1976
M. testaceus Emery, 1893
M. wheeleri Snelling, 1971
M. yuma W.M. Wheeler, 1912

Paratrechina anthracina (Roger, 1863)
P. brasiliensis (Mayr, 1862)
P. bruesii W.M. Wheeler, 1903
P. burgessi Trager, 1984
P. caeciliae (Forel, 1899)
P. caecilia elevata Forel, 1908
P. cisipa D.R. Smith y Lavigne, 1973
P. darlingtoni W.M. Wheeler, 1936
P. dispar Forel, 1909
P. fulva (Mayr, 1862)
P. fulva fumata (Forel, 1909)
P. fulva fumatipennis (Forel, 1915)
P. fulva biolleyi (Forel, 1908)
P. fulva cubana (Santschi, 1930)
P. fulva incisa (Forel, 1908)
P. fulva longiscapa (Forel, 1908)
P. fulva nesiotis (W.M. Wheeler, 1919)
P. goeldii (Forel, 1912)
P. guatemalensis (Forel, 1885)
P. guatemalensis cocoensis (Forel, 1902)
P. guatemalensis edenensis (W.M. Wheeler, 1924)
P. hystrix Trager, 1984
P. johannae (Forel, 1912)
P. johannae dibullana (Forel, 1912)
P. laevigata MacKay, 1998
P. lietzi (Forel, 1908)
P. longicornis Latreille, 1802
P. mexicana (Forel, 1899)
P. microps (M.R. Smith, 1937)

P. myops (Mann, 1920)
P. nodifera (Mayr, 1870)
P. pearsei (W.M. Wheeler, 1938)
P. pubens (Forel, 1893)
P. silvestrii (Emery, 1906)
P. silvestrii kuenzleri (Forel, 1909)
P. staudingeri (Forel, 1912)
P. steinheili (Forel, 1893)
P. steinheili minuta (Forel, 1893)
P. tococae (W.M. Wheeler, 1929)
P. vividula (Nylander, 1846)
P. vividula antillana (Forel, 1893)
P. vividula australis (Santschi, 1929)
P. vividula docilis (Forel, 1908)

Prenolepis acuminata Forel, 1911
P. imparis Say, 1836

Melophorini

Lasiophanes atriventris (F. Smith, 1858)
L. hoffmanni (Forel, 1903)
L. perplexus (Santschi, 1920)
L. picinus (Roger, 1863)
L. valdiviensis (Forel, 1904)

Myrmelachistini

Myrmelachista ambigua Forel, 1893
M. amicta W.M. Wheeler, 1934
M. arborea Forel, 1909
M. arborea nasuta Forel, 1912
M. arthuri Forel, 1903
M. arthuri brunneiceps Forel, 1908
M. bambusarum Forel, 1903
M. bettinae Forel, 1903
M. brevicornis W.M. Wheeler, 1934
M. bruchi Santschi, 1922
M. catharinae Mayr, 1887
M. catharinae maior Santschi, 1936
M. catharinae petropolitana Santschi, 1936
M. catharinae intermedia Santschi, 1929
M. chilensis Forel, 1904
M. costaricensis W.M. Wheeler, 1934
M. dalmasi Forel, 1912
M. donisthorpei W.M. Wheeler, 1934
M. elata Santschi, 1922
M. elongata Santschi, 1925
M. flavida W.M. Wheeler, 1934
M. gagates W.M. Wheeler, 1936
M. gagatina Emery, 1894
M. gallicola Mayr, 1887
M. goeldii Forel, 1903
M. guyanensis W.M. Wheeler, 1934
M. hoffmanni Forel, 1903
M. kloetersi Forel, 1903

M. kraatzi Roger, 1863
M. longinoda Forel, 1899
M. mayri Forel, 1886
M. mexicana W.M. Wheeler, 1934
M. muelleri Forel, 1903
M. nigella (Roger, 1863)
M. nigella ruficornis Santschi, 1936
M. nodigera Mayr, 1887
M. nodigera flavicornis Emery, 1896
M. nodigera pallida Forel, 1909
M. paderewskii Forel, 1908
M. plebecula Menozzi, 1927
M. ramulorum W.M. Wheeler, 1908
M. ramulorum fortior W.M. Wheeler, 1934
M. reclusi Forel, 1903
M. reichenspergeri Santschi, 1922
M. reticulata Borgmeier, 1928
M. rogeri Ern. André, 1887
M. rogeri manni W.M. Wheeler, 1934
M. rogeri rubriceps Mann, 1920
M. rudolphi Forel, 1903
M. ruzskyii Forel, 1903
M. schachovskoi Kusnezov, 1951
M. schumanni Emery, 1890
M. schumanni cordincola W.M. Wheeler, 1934
M. skwarrae W.M. Wheeler, 1934
M. skwarrae laeta W.M. Wheeler, 1934
M. skwarrae picea W.M. Wheeler, 1934
M. ulei Forel, 1904
M. ulei dubia Forel, 1912
M. vicina Kusnezov, 1951
M. zeledoni Emery, 1896
M. zeledoni thiemei Emery, 1906

Plagiolepidini

Acropyga berwicki W.M. Wheeler, 1935
A. borgmeieri Donisthorpe, 1939
A. bruchi Santschi, 1929
A. decedens (Mayr, 1887)
A. donisthorpei Weber, 1944
A. dubitata (W.M. Wheeler y Mann, 1914)
A. exsanguis (W.M. Wheeler, 1909)
A. fuhrmanni (Forel, 1914)
A. goeldii Forel, 1893
A. goeldii columbica (Forel, 1912)
A. goeldii tridentata (Forel, 1912)
A. guianensis Weber, 1944
A. kathrynae Weber, 1944
A. marshalli (Crawley, 1921)
A. mesonotalis Weber, 1944
A. oko Weber, 1944
A. pachycera Emery, 1906
A. paludis Weber, 1944
A. panamensis Weber, 1944
A. paramaribensis Borgmeier, 1933

A. parvidens (W.M. Wheeler y Mann, 1914)
A. pickeli Borgmeier, 1927
A. quadriceps Weber, 1944
A. robae Donisthorpe, 1936
A. rutgersi Buenzli, 1935

A. smithii Forel, 1893
A. trinitatis Weber, 1944
A. urichi Weber, 1944
A. wheeleri Mann, 1922

Anoplolepis gracilipes (Smith, 1857)

Subfamilia Ecitoninae

E. E. Palacio

Cheliomyrmex andicola Emery, 1894
C. audax Santschi, 1921
C. megalonyx W.M. Wheeler, 1921
C. morosus (F. Smith, 1859)

Eciton burchelli (Westwood, 1842)
E. drepanophorum F. Smith, 1858
E. dulcium Forel, 1912
E. hamatum (Fabricius, 1782)
E. jansoni Forel, 1912
E. lucanoides Emery, 1894
E. mexicanum Roger, 1863
E. quadriglume (Haliday, 1836)
E. rapax F. Smith, 1855
E. setigaster Borgmeier, 1953
E. uncinatum Borgmeier, 1953
E. vagans (Olivier, 1792)

Labidus auropubens (Santschi, 1920)
L. coecus (Latreille, 1802)
L. curvipes (Emery, 1900)
L. mars (Forel, 1912)
L. nero (Santschi, 1930)
L. praedator (F. Smith, 1858)
L. spininodis (Emery, 1890)
L. truncatidens (Santschi, 1920)

Neivamyrmex adnepos (W.M. Wheeler, 1922)
N. agilis Borgmeier, 1953
N. alfaroi (Emery, 1890)
N. andrei (Emery, 1901)
N. angulimandibulatus Watkins, 1974
N. angustinodis (Emery, 1888)
N. antillanus (Forel, 1897)
N. asper Borgmeier, 1955
N. balzani (Emery, 1894)
N. bohlsi (Emery, 1896)
N. bruchi (Forel, 1912)
N. californicus Mayr, 1870
N. carettei (Forel, 1913)
N. carinifrons Borgmeier, 1953
N. carolinensis (Emery, 1894)
N. chamelensis Watkins, 1986
N. clavifemur Borgmeier, 1953

N. cloosae (Forel, 1912)
N. compressinodis Borgmeier, 1953
N. cornutus Watkins, 1975
N. crassiscapus Watkins, 1990
N. cratensis Borgmeier, 1953
N. cristatus (André, 1889)
N. curvinotus Watkins, 1994
N. densepunctatus (Borgmeier, 1933)
N. detectus Borgmeier, 1953
N. diabolus (Forel, 1912)
N. diana (Forel, 1912)
N. digitistipus Watkins, 1975
N. diversinodis (Borgmeier, 1933)
N. dorbignii (Shuckard, 1840)
N. ectopus Wilson, 1985*
N. emersoni (W. M. Wheeler, 1921)
N. emeryi (Santschi, 1921)
N. erichsonii (Westwood, 1842)
N. falcifer (Emery, 1900)
N. fallax Borgmeier, 1953
N. foveolatus Borgmeier, 1953
N. fumosus (Forel, 1913)
N. fuscipennis (M.R. Smith, 1942)
N. genalis Borgmeier, 1953
N. gibbatus Borgmeier, 1953
N. goeldii (Forel, 1901)
N. graciellae (Mann, 1926)
N. gracilis Borgmeier, 1955
N. gradualis Borgmeier, 1953
N. guerinii (Shuckard, 1840)
N. guyanensis (Santschi, 1916)
N. halidaii (Shuckard, 1840)
N. harrisi (Haldeman, 1852)
N. hetschkoi (Mayr, 1886)
N. hopei (Shuckard, 1840)
N. humilis (Borgmeier, 1939)
N. iheringi (Forel, 1908)
N. imbellis (Emery, 1900)
N. inca (Santschi, 1921)
N. inflatus Borgmeier, 1958
N. iridescens Borgmeier, 1950
N. jerrmanni Forel, 1901
N. klugii Shuckard, 1840
N. laevigatus (Borgmeier, 1948)

N. laticapus (Emery, 1901)
N. legionis (F. Smith, 1855)
N. leonardi (W.M. Wheeler, 1915)
N. leptognathus (Emery, 1900)
N. lieselae (Forel, 1913)
N. longiscapus Borgmeier, 1953
N. macrodentatus (Menozzi, 1931)
N. macropterus Borgmeier, 1953
N. manni (W.M. Wheeler, 1914)
N. maxillosus (Emery, 1900)
N. megathrix Kempf, 1961
N. melanocephalus (Emery, 1895)
N. melshaemeri (Haldeman, 1852)
N. micans Borgmeier, 1953
N. minensis (Borgmeier, 1928)
N. minor (Cresson, 1872)
N. modestus (Borgmeier, 1933)
N. mojave Smith, 1943
N. nigrescens (Cresson, 1872)
N. nordenskioldii (Holmgren, 1908)
N. nyensis Watkins, 1977
N. opacithorax (Emery, 1894)
N. orthonotus (Borgmeier, 1933)
N. pacificus Borgmeier, 1955
N. pauxillus (W.M. Wheeler, 1903)
N. perplexus Borgmeier, 1953
N. pertii (Shuckard, 1840)
N. physognathus (Emery, 1900)
N. pilosus (F. Smith, 1858)
N. piraticus Borgmeier, 1953

N. planidens Borgmeier, 1953
N. planidorsus (Emery, 1906)
N. postangustatus (Borgmeier, 1934)
N. postcarinatus Borgmeier, 1953
N. pseudops (Forel, 1909)
N. puerulus Borgmeier, 1955
N. pulchellus Borgmeier, 1955
N. pullus Borgmeier, 1953
N. punctaticeps (Emery, 1894)
N. quadratooccipitus Watkins, 1975
N. radoszkowskii (Emery, 1900)
N. raptor (Forel, 1911)
N. romandii (Shuckard, 1840)
N. rosenbergi (Forel, 1911)
N. rugulosus Borgmeier, 1953
N. scutellaris Borgmeier, 1953
N. shuckardi (Emery, 1900)
N. spatulatus (Borgmeier, 1939)
N. spoliator (Forel, 1899)
N. sulcatus (Mayr, 1868)
N. sumichrasti (Norton, 1868)
N. swainsonii (Shuckard, 1840)
N. tenuis (Borgmeier, 1953)
N. texanus Watkins, 1972
N. tristis (Forel, 1901)
N. vicinus Borgmeier, 1953
N. walkerii (Westwood, 1842)

Nomamyrmex esenbeckii (Westwood, 1842)
N. hartigii (Westwood, 1842)

Subfamilia Myrmeciinae

Ameghinoia piatnitzkyi Viana y Haedo Rossi, 1957*
Polanskiella sp. Rossi de García, 1983*

Cariridris bipetiolata Brandão y Martins-Neto, 1990*

Subfamilia Myrmicinae

Grupo *Adelomyrmex*

Adelomyrmex brevispinosus Fernández, 2003
A. foveolatus Fernández, 2003
A. laevigatus MacKay, 2003
A. micans Fernández, 2003
A. microps Fernández, 2003
A. minimus Fernández, 2003
A. myops (W.M. Wheeler, 1910)
A. tristani (Menozzi, 1931)
A. silvestrii (Menozzi, 1931)

Agroecomyrmecini

Tatuidris tatusia Brown y Kempf, 1960

Attini

Acromyrmex ambiguus Emery, 1888
A. argentinus (Gallardo, 1916)
A. argentinus platensis (Santschi, 1926)
A. aspersus (F. Smith, 1858)
A. aspersus fuhrmanni Forel, 1914
A. coronatus (Fabricius, 1804)
A. coronatus andicola Emery, 1922
A. coronatus globoculis Kempf, 1972
A. coronatus importunus Santschi, 1925
A. coronatus panamensis Forel, 1899
A. coronatus panamensis angustatus Forel, 1908

- A. coronatus rectispinus* Forel, 1908
A. crassispinus Forel, 1909
A. disciger (Mayr, 1887)
A. echinator Forel, 1899
A. evenkul Bolton, 1995
A. fracticornis Forel, 1909
A. heyeri (Forel, 1899)
A. hispidus Santschi, 1925
A. hispidus fallax Santschi, 1925
A. hispidus formosus Santschi, 1925
A. hystrix (Latreille, 1802)
A. hystrix ajax Forel, 1909
A. insunuator Schultz, Bekkevold y Boomsma, 1998
A. landolti Forel, 1885
A. laticeps Emery, 1905
A. laticeps nigrosetosus Forel, 1908
A. lobicornis Emery, 1888
A. lobicornis cochlearis Santschi, 1933
A. lobicornis ferrugineus Emery, 1905
A. lobicornis pencosensis Forel, 1914
A. lobicornis pruiniosior Santschi, 1916
A. lundii (Guérin, 1838)
A. lundii parallelus Santschi, 1916
A. lundii boliviensis Emery, 1905
A. lundii carli Gonçalves, 1967
A. lundii decolor Emery, 1905
A. lundii pubescens Emery, 1905
A. lundii pubescens chacoensis Santschi, 1916
A. niger (F. Smith, 1858)
A. nobilis Santschi, 1939
A. octospinosus (Reich, 1793)
A. octospinosus cubanus W.M. Wheeler, 1937
A. octospinosus echinator Forel, 1899
A. octospinosus ekchuah W.M. Wheeler, 1937
A. octospinosus inti Wheeler, 1937
A. octospinosus volcanus Wheeler, 1937
A. pulvereus Santschi, 1919
A. rugosus (F. Smith, 1858)
A. rugosus santschii Forel, 1912
A. rugosus rochai Forel, 1904
A. silvestrii Emery, 1905
A. silvestrii bruchi Forel, 1912
A. striatus (Roger, 1863)
A. subterraneus Forel, 1893
A. subterraneus ogloblini Santschi, 1933
A. subterraneus brunneus Forel, 1912
A. subterraneus molestans Santschi, 1925
A. subterraneus peruvianus Borgmeier, 1940
A. versicolor (Pergande, 1894)
- A. bruchi* Santschi, 1919
A. callipygium Lattke, 1997
A. calverti W.M. Wheeler, 1911
A. carinatum Lattke, 1997
A. collare Emery, 1896
A. convexum Lattke, 1997
A. chocoense Lattke, 1997
A. dentigerum W.M. Wheeler, 1925
A. depressum Lattke, 1997
A. discrepans Forel, 1912
A. dorotheae Weber, 1937
A. epinotale Weber, 1937
A. goniodes Lattke, 1997
A. ierense Weber, 1937
A. jubatum W.M. Wheeler, 1925
A. madidiense Weber, 1938
A. manni Weber, 1938
A. mayri Forel, 1893
A. mexicanum Lattke, 1997
A. moelleri Forel, 1892
A. pallidum Weber, 1937
A. pariense Lattke, 1997
A. peruvianum W.M. Wheeler, 1925
A. pilosum Mayr, 1865
A. reburum Lattke, 1997
A. robustum Emery, 1897
A. scutellare Forel, 1895
A. serratum Lattke, 1997
A. spiculum Lattke, 1997
A. steigeri Santschi, 1912
A. tachirensis Lattke, 1997
A. tholiforme Lattke, 1997
A. tramitis Weber, 1940
A. tropicoxa Lattke, 1997
A. trapeziforme Lattke, 1997
A. turgidum Lattke, 1997
A. urichii Forel, 1893
A. wasmanni Forel, 1892
A. zip Weber, 1938
- Atta capiguara* Gonçalves, 1944
A. cephalotes (Linnaeus, 1758)
A. colombica Guérin, 1845
A. insularis Guérin, 1845
A. laevigata (F. Smith, 1858)
A. mexicana (F. Smith, 1858)
A. opaciceps Borgmeier, 1939
A. robusta Borgmeier, 1939
A. sexdens (Linnaeus, 1758)
A. vollenweideri Forel, 1893
- Cyphomyrmex auritus* Mayr, 1887
C. bicarinatus Snelling y Longino, 1992
C. bicornis Forel, 1896
C. bigibbosus Emery, 1894
C. bruchi Santschi, 1917
C. castagnei MacKay y Baena, 1993
C. cornutus Kempf, 1968

- C. costatus* Mann, 1922
C. daguerrei Santschi, 1933
C. dixus Snelling y Longino, 1992
C. faunulus W.M. Wheeler, 1925
C. flavidus Pergande, 1896
C. foxi André, 1892
C. hamulatus Weber, 1938
C. kirbyi Mayr, 1887
C. laevigatus Weber, 1938
C. lectus Forel, 1911
C. lilloanus Kusnezov, 1949
C. longiscapus Weber, 1940
C. major Forel, 1901
C. minutus Mayr, 1862
C. morschi Emery, 1888
C. muelleri Schultz y Solomon, 2002
C. nemei Kusnezov, 1957
C. nesiotus Snelling y Longino, 1992
C. occultus Kempf, 1964
C. olitor Forel, 1893
C. paniscus W.M. Wheeler, 1925
C. peltatus Kempf, 1966
C. plaumanni Kempf, 1962
C. podargus Snelling y Longino, 1992
C. rimosus (Spinola, 1853)
C. salvini Forel, 1899
C. strigatus Mayr, 1887
C. transversus Emery, 1894
C. vallensis Kusnezov, 1949
C. vorticus Weber, 1940
C. wheeleri Forel, 1900
- Mycetagroicus cerradensis* Brandão y Mayhé-Nunes, 2001
M. triangularis Brandão y Mayhé-Nunes, 2001
M. urbanus Brandão y Mayhé-Nunes, 2001
- Mycetarotes parallelus* (Emery, 1905)
M. senticosus Kempf, 1960
- Mycetophylax bruchi* (Santschi, 1916)
M. bruchi pauper Santschi, 1923
M. conformis (Mayr, 1884)
M. cristulatus (Santschi, 1922)
M. cristulatus emmae Santschi, 1929
M. emeryi (Forel, 1907)
M. emeryi arenicola (Forel, 1912)
M. emeryi argentina (Santschi, 1916)
M. emeryi bolivari Weber, 1948
M. emeryi fortis (Forel, 1912)
M. emeryi gallardoi (Santschi, 1922)
M. emeryi hubrichi Santschi, 1925
M. emeryi weiseri Santschi, 1929
M. glaber Weber, 1948
M. simplex Emery, 1888
- Mycetosoritis aspera* Mayr, 1887
M. clorindae Kusnezov, 1949
- M. explicata* Kempf, 1968
M. vinsoni Mackay, 1998
- Mycocepurus goeldii* Forel, 1893
M. curvispinosus MacKay, 1998
M. obsoletus Emery, 1913
M. smithii Forel, 1893
M. tardus Weber, 1940
- Myrmicocrypta boliviana* Weber, 1938
M. bruchi Santschi, 1936
M. buenzlii Borgmeier, 1934
M. collaris Emery, 1913
M. dilacerata Forel, 1885
M. dilacerata cornuta Forel, 1899
M. ednaella Mann, 1922
M. elisabethae Weber, 1937
M. foreli Mann, 1916
M. foreli sorianensis W.M. Wheeler, 1925
M. godmani Forel, 1899
M. guianensis Weber, 1937
M. infuscata Weber, 1946
M. longinoda Weber, 1938
M. microphthalma Borgmeier, 1948
M. occipitalis Weber, 1938
M. ogloblini Santschi, 1936
M. rudiscapus Emery, 1913
M. spinosa Weber, 1937
M. squamosa Smith, 1860
M. squamosa uncinata Mayr, 1887
M. subnitida Forel, 1899
M. triangulata Forel, 1912
M. triangulata peruviana Emery, 1913
M. tuberculata Weber, 1938
M. unidentata Weber, 1937
M. urichi Weber, 1937
M. weyrauchi Borgmeier, 1948
- Sericomyrmex amabilis* W.M. Wheeler, 1925
S. aztecus Forel, 1885
S. beniensis Weber, 1938
S. bondari Borgmeier, 1937
S. burchelli Forel, 1905
S. diego Forel, 1912
S. harekulli Weber, 1937
S. harekulli arawakensis Weber, 1937
S. impexus W.M. Wheeler, 1925
S. luederwaldti Santschi, 1925
S. lutzii W.M. Wheeler, 1916
S. mayri Forel, 1912
S. moreirai Santschi, 1925
S. myersi Weber, 1937
S. opacus Mayr, 1865
S. opacus muelleri Forel, 1912
S. parvulus Forel, 1912
S. saussurei Emery, 1894
S. scrobifer Forel, 1911

S. urichi Forel, 1912
S. urichi maracas Weber, 1937
S. zacapanus W.M. Wheeler, 1925

Trachymyrmex agudensis Kempf, 1967
T. bugnioni Forel, 1912
T. carib Weber, 1945
T. cornetzi Forel, 1912
T. dichrous Kempf, 1967
T. diversus Mann, 1916
T. echinus Weber, 1938
T. farinosus Emery, 1894
T. fiebrigi Santschi, 1916
T. gaigei Forel, 1914
T. guianensis Weber, 1937
T. holmgreni W.M. Wheeler, 1925
T. intermedius Forel, 1909
T. irmgardae Forel, 1912
T. isthmicus Santschi, 1931
T. jamaicensis André, 1893
T. jamaicensis frontalis Santschi, 1925

Basicerotini

Basiceros convexiceps Mayr, 1887
B. manni Brown y Kempf, 1960
B. redux (Donisthorpe, 1939)
B. singularis (F. Smith, 1858)
B. scambognathus Brown, 1949

Eurhopalothrix alopeciosa Brown y Kempf, 1960
E. bolau (Mayr, 1870)
E. bruchi Santschi, 1922
E. clypeata Brown y Kempf, 1960
E. gravis (Mann, 1922)
E. lenkoi Kempf, 1967
E. pilulifera Brown y Kempf, 1960
E. speciosa Brown y Kempf, 1960
E. spectabilis Kempf, 1962

Octostruma balzani Emery, 1894
O. batesi Emery, 1894
O. impressa Palacio, 1997
O. inca Brown y Kempf, 1960
O. iheringi Emery, 1887
O. petiolata Mayr, 1887
O. rugifera Mayr, 1887
O. rugiferoides Brown y Kempf, 1960
O. stenognatha Brown y Kempf, 1960
O. stenoscapa Palacio, 1997
O. wheeleri Mann, 1922

Protalaridris armata Brown, 1980

Rhopalothrix acutipilis Kempf, 1962
R. ciliata Mayr, 1870

R. isthmica Weber, 1941
R. kusnezovi Brown y Kempf, 1960
R. plaumanni Brown y Kempf, 1960
R. stannardi Brown y Kempf, 1960
R. weberi Brown y Kempf, 1960

Talaridris mandibularis Weber, 1941

Blepharidattini

Blepharidatta brasiliensis W.M. Wheeler, 1915
B. conops Kempf, 1967

Wasmannia affinis Santschi, 1929
W. auropunctata Roger, 1863
W. auropunctata australis Emery, 1894
W. auropunctata laevifrons Emery, 1894
W. auropunctata nigricans Emery, 1906
W. auropunctata obscura Forel, 1912
W. auropunctata rugosa (Forel, 1886)
W. auropunctata pulla Santschi, 1931
W. iheringi Forel, 1908
W. lutzii Forel, 1908
W. rochai Forel, 1912
W. scrobifera Kempf, 1961
W. sigmoidea (Mayr, 1884)
W. sulcaticeps Emery, 1894
W. sulcaticeps weiseri Forel, 1914
W. villosa Emery, 1894
W. williamsoni Kusnezov, 1952

Cephalotini

Cephalotes adolphi (Emery, 1905)
C. alfaroi (Emery, 1890)
C. alveolatus (Vierbergen y Scheven, 1995) *
C. angustus (Mayr, 1862)
C. argentiventris Andrade, 1999
C. atratus (Linnaeus, 1758)
C. auriger Andrade, 1999
C. auricomus (Wheeler, 1936)
C. basalis (Smith, 1876)
C. betoi Andrade, 1999
C. biguttatus (Emery, 1890)
C. bimaculatus (F. Smith, 1860)
C. bivestitus (Santschi, 1922)
C. bloosi Baroni Urbani y Andrade, 1999*
C. bohlsi (Emery, 1896)
C. borgmeieri (Kempf, 1951)
C. brevispineus Andrade, 1999*
C. bruchi (Forel, 1912)
C. caribicus Andrade, 1999*
C. chacmul Snelling, 1999
C. christophersenii (Forel, 1912)
C. clypeatus (Fabricius, 1804)
C. coffeae (Kempf, 1953)



- C. columbicus* (Forel, 1912)
C. complanatus (Guérin, 1845)
C. conspersus (F. Smith, 1867)
C. cordatus (F. Smith, 1853)
C. cordiae (Stitz, 1913)
C. cordiventris (Santschi, 1931)
C. crenaticeps (Mayr, 1866)
C. cristatus (Emery, 1890)
C. curvistriatus (Forel, 1899)
C. decolor Andrade, 1999
C. decoloratus Andrade, 1999
C. dentidorsum Andrade, 1999
C. depressus (Klug, 1824)
C. dieteri Baroni Urbani, 1999*
C. duckei (Forel, 1906)
C. ecuadorialis Andrade, 1999
C. eduarduli (Forel, 1920)
C. emeryi (Forel, 1912)
C. femoralis (F. Smith, 1853)
C. fiebrigi (Forel, 1906)
C. flavigaster Andrade, 1999
C. foliaceus (Emery, 1905)
C. fossithorax (Santschi, 1921)
C. frigidus (Kempf, 1958)
C. goeldii (Forel, 1912)
C. goniodontus Andrade, 1999
C. grandinosus (F. Smith, 1860)
C. guayaki (Andrade, 1999)
C. hamulus (Roger, 1863)
C. hirsutus Andrade, 1999
C. hispaniolicus Andrade, 1999*
C. inaequalis (Mann, 1916)
C. inca (Santschi, 1911)
C. incertus (Emery, 1905)
C. insularis (W.M. Wheeler, 1934)
C. integerrimus (Vierbergen y Scheven, 1995)*
C. jamaicensis (Forel, 1922)
C. jansei (Vierbergen y Scheven, 1995)*
C. jheringi (Emery, 1894)
C. klugi (Emery, 1894)
C. kukulcan Snelling, 1999
C. laminatus (Smith, 1860)
C. lanuginosus (Santschi, 1919)
C. lenca Andrade, 1999
C. liepini Andrade, 1999
C. liogaster (Santschi, 1916)
C. maculatus (F. Smith, 1876)
C. manni (Kempf, 1951)
C. marginatus (Fabricius, 1804)
C. maya Andrade, 1999*
C. membranaceus (Klug, 1824)
C. minutus (Fabricius, 1804)
C. mompox Andrade, 1999
C. multispinosus (Norton, 1868)
C. nilpiei Andrade, 1999
C. notatus (Mayr, 1866)
C. obscurus (Vierbergen y Scheven, 1995)*
C. olmecus Andrade, 1999*
C. oculatus (Spinola, 1853)
C. opacus Santschi, 1920
C. pallens (Klug, 1804)
C. pallidicephalus (F. Smith, 1876)
C. pallidoides Andrade, 1999
C. pallidus Andrade, 1999
C. palta Andrade, 1999
C. palustris Andrade, 1999
C. patei (Kempf, 1951)
C. patellaris (Mayr, 1866)
C. pavonii (Latreille, 1809)
C. pellans Andrade, 1999
C. persimilis Andrade, 1999
C. persimplex Andrade, 1999
C. peruviansis Andrade, 1999
C. pileini Andrade, 1999
C. pilosus (Emery, 1896)
C. pinelii (Guérin y Méneville, 1844)
C. placidus (F. Smith, 1860)
C. poinari Baroni Urbani, 1999*
C. porrasi (W.M. Wheeler, 1942)
C. prodigiosus (Santschi, 1921)
C. pusillus (Klug, 1824)
C. quadratus (Mayr, 1868)
C. ramiphilus (Forel, 1904)
C. resinae Andrade, 1999*
C. rohweri (W.M. Wheeler, 1916)
C. scutulatus (F. Smith, 1867)
C. serraticeps (F. Smith, 1858)
C. serratus (Vierbergen y Scheven, 1995)*
C. setulifer (Emery, 1894)
C. simillimus (Kempf, 1951)
C. sobrius (Kempf, 1958)
C. solidus (Kempf, 1974)
C. spinosus (Mayr, 1862)
C. squamosus (Vierbergen y Scheven, 1995)*
C. sucinus Andrade, 1999*
C. supercilii Andrade, 1999
C. taino Andrade, 1999
C. targionii (Emery, 1894)
C. texanus (Santschi, 1915)
C. toltecus Andrade, 1999
C. trichophorus Andrade, 1999
C. umbraculatus (Fabricius, 1804)
C. unimaculatus (F. Smith, 1854)
C. ustus (Kempf, 1973)
C. varians (F. Smith, 1876)
C. ventriosus Andrade, 1999*
C. vinosus (W.M. Wheeler, 1936)
C. wheeleri (Forel, 1901)
Procryptocerus adlerzi (Mayr, 1887)
P. attenuatus (F. Smith, 1876)
P. balzani Emery, 1894

P. batesi Forel, 1899
P. belti Forel, 1899
P. carbonarius (Mayr, 1870)
P. clathratus Emery, 1896
P. convergens (Mayr, 1887)
P. convexus Forel, 1904
P. coriarius (Mayr, 1870)
P. curvistriatus Kempf, 1949
P. eladio Longino y Snelling, 2002
P. elegans Santschi, 1921
P. ferreri Forel, 1912
P. gibbosus Kempf, 1949
P. goeldii Forel, 1899
P. gracilis (F. Smith, 1858)
P. hirsutus Emery, 1896
P. hylaeus Kempf, 1951
P. impressus Forel, 1899
P. kempfi Longino y Snelling, 2002
P. lenkoi Kempf, 1969
P. lepidus Forel, 1908
P. marginatus Borgmeier, 1948
P. mayri Forel, 1899
P. montanus Kempf, 1957
P. nalini Longino y Snelling, 2002
P. paleatus Emery, 1896
P. pictipes Emery, 1896
P. regularis Emery, 1888
P. rudis (Mayr, 1870)
P. sampaioi Forel, 1912
P. scabriusculus Forel, 1899
P. schmitti Forel, 1901
P. seabrai Kempf, 1964
P. spiniperdus Forel, 1899
P. striatus (Smith, 1870)
P. subpilosus (Smith, 1860)
P. sulcatus Emery, 1894
P. tortuguero Longino y Snelling, 2002
P. victoris Kempf, 1960
P. virgatus Kempf, 1964

Crematogastrini

Crematogaster abstinens Forel, 1899
C. acuta (Fabricius, 1804)
C. amapaensis Kempf, 1960
C. ampla Forel, 1912
C. arata Emery, 1906
C. arcuata Forel, 1899
C. ashmeadi Mayr, 1886
C. atra Mayr, 1870
C. bingo Forel, 1908
C. boliviana (W.M. Wheeler, 1922)
C. brasiliensis Mayr, 1878
C. brasiliensis arawak Weber, 1938
C. brevidentata Forel, 1912
C. brevispinosa tumulifera faultrix Forel, 1908

C. brevispinosa tumulifera tumulicula Forel, 1909
C. bruchi Forel, 1912
C. bryophilia Longino, 2003
C. californica W.M. Wheeler, 1919
C. carinata Mayr, 1862
C. clydia Forel, 1912
C. corticicola Mayr, 1887
C. corvina Mayr, 1870
C. crinosa Mayr, 1862
C. cristata Santschi, 1929
C. crucis Forel, 1912
C. cubaensis Mann, 1920
C. curvispinosa Mayr, 1862
C. delitescens W.M. Wheeler, 1921
C. depilis W.M. Wheeler, 1919
C. distans Mayr, 1870
C. dorsidens Santschi, 1925
C. egregior Forel, 1912
C. erecta Mayr, 1866
C. euterpe Santschi, 1922
C. evallans Forel, 1907
C. flavomicrops Longino, 2003
C. flavosensitiva Longino, 2003
C. foliocrypta Longino, 2003
C. formosa Mayr, 1870
C. formosa aterrima W.M. Wheeler, 1909
C. goeldii Forel, 1903
C. heathi Mann, 1916
C. hespera Buren, 1968
C. huberi (Forel, 1907)
C. indefensa Kempf, 1968
C. jardinero Longino, 2003
C. iheringi Forel, 1908
C. iheringi bosqi Santschi, 1934
C. iheringi nemesis Santschi, 1934
C. laevis Mayr, 1877
C. laevis bruesi W.M. Wheeler, 1911
C. levior Longino, 2003
C. limata parabiota levior Forel, 1911
C. limata F. Smith, 1858
C. longispina boliviana W.M. Wheeler, 1925
C. longispina Emery, 1890
C. longispina naumannae Forel, 1921
C. lucayana W.M. Wheeler, 1905
C. lucayana etiolata W.M. Wheeler, 1905
C. lutzi florida Forel, 1908
C. lutzi Forel, 1905
C. magnifica Santschi, 1925
C. malevolens Santschi, 1919
C. mancocapaci Santschi, 1911
C. manii Buren, 1968
C. marioni Buren, 1968
C. minutissima Mayr, 1870
C. moelleri Forel, 1912
C. montana Borgmeier, 1939
C. monteverdensis Longino, 2003

C. montezumia Smith, 1858
C. mormonum W.M. Wheeler, 1919
C. nigropilosa Mayr, 1870
C. obscurata Emery, 1895
C. opaca cedrosensis W.M. Wheeler, 1934
C. opaca dentinodis Forel, 1901
C. opaca Mayr, 1870
C. oxygynoides Santschi, 1934
C. parallela Santschi, 1924
C. patei Buren, 1968
C. peristerica Menozzi, 1925
C. peruviana Wheeler, 1922
C. polymnia oeagria Santschi, 1933
C. polymnia Santschi, 1922
C. quadriformis gracilior Forel, 1901
C. quadriformis Roger, 1863
C. quadriformis roveretoi Forel, 1913
C. quadriformis vezenyii Forel, 1907
C. quadrispinosa Roger, 1863
C. raptor Longino, 2003
C. rifleina Buren, 1968
C. rochai Forel, 1903
C. rossi Buren, 1968
C. rudis Emery, 1894
C. russata W.M. Wheeler, 1924
C. russoi Menozzi y Russo, 1930
C. sanguinea atavista Mann, 1920
C. sanguinea Roger, 1863
C. sanguinea sotolongoi Mann, 1920
C. sanguinea torrei W.M. Wheeler, 1913
C. saussurei Forel, 1899
C. scapamaris Santschi, 1922
C. scelerata Santschi, 1917
C. scelerata taperensis Borgmeier, 1937
C. sericea Forel, 1912
C. snellingi Longino, 2003
C. sotobosque Longino, 2003
C. steinheili argentina Forel, 1915
C. steinheili Forel, 1881
C. stigmatica Forel, 1911
C. stollii Forel, 1884
C. subtonsa Santschi, 1925
C. sumichrasti Mayr, 1870
C. tenuicula Forel, 1904
C. thalia Forel, 1911
C. torosa Mayr, 1870
C. torosa chodati Forel, 1921
C. unciata Santschi, 1925
C. uruguayensis Santschi, 1912
C. vicina André, 1893
C. victima aleggrensensis Forel, 1901
C. victima cisplatinalis Mayr, 1887
C. victima nitidiceps Emery, 1895
C. victima nitidiceps nana Santschi, 1934
C. victima nitidiceps pergens Forel, 1911
C. victima nitidiceps turbida Santschi, 1925

C. victima Smith, 1858
C. wardi Longino, 2003

Dacetini

Acanthognathus brevicornis M.R. Smith, 1944
A. lentus Mann, 1922
A. ocellatus Mayr, 1887
A. poinari Baroni Urbani, 1994*
A. rudis Brown y Kempf, 1969
A. stipulosus Brown y Kempf, 1969
A. teledectus Brown y Kempf, 1969

Daceton armigerum (Latreille, 1802)

Pyramica aethegenys Bolton, 2000
P. abditivata Bolton, 2000
P. alberti (Forel, 1893)
P. appretiata (Borgmeier, 1954)
P. asaphes Bolton, 2000
P. auctidens Bolton, 2000
P. azteca (Kempf, 1960)
P. beebei (Wheeler, 1915)
P. brevicornis (Mann, 1922)
P. browni Bolton, 2000
P. cassicuspis Bolton, 2000
P. cincinnata (Kempf, 1975)
P. comis (Kempf, 1959)
P. connectens (Kempf, 1958)
P. conspersa (Emery, 1906)
P. convexiceps (Santschi, 1931)
P. crassicornis (Mayr, 1887)
P. crementa Bolton, 2000
P. dapsilis Bolton, 2000
P. decipula Bolton, 2000
P. deinomastax Bolton, 2000
P. denticulata (Mayr, 1887)
P. dentinasis (Kempf, 1960)
P. depressiceps (Weber, 1934)
P. dispalata Bolton, 2000
P. dontopagis Bolton, 2000
P. doryceps Bolton, 2000
P. eggersi (Emery, 1890)
P. electrina (De Anrade, 1994)*
P. emiliae (Forel, 1907)
P. enopla Bolton, 2000
P. epinotalis (Weber, 1934)
P. excisa (Weber, 1934)
P. friderimuelleri (Forel, 1886)
P. furtiva Bolton, 2000
P. gemella (Kempf, 1975)
P. glenognatha Bolton, 2000
P. grytava Bolton, 2000
P. gundlachi Roger, 1862
P. hadrodens Bolton, 2000
P. halosis Bolton, 2000

- P. hypkata* (Brown, 1953)
P. inusitata (Lattke, 1992)
P. jamaicensis (Brown, 1959)
P. kopsomala Bolton, 2000
P. kyidriiformis (Brown, 1964)
P. laevipleura (Kempf, 1958)
P. lalassa Bolton, 2000
P. lilloana (Brown, 1950)
P. longinoi Bolton, 2000
P. lygatrix Bolton, 2000
P. margaritae (Forel, 1893)
P. metopia (Brown, 1959)
P. metrix Bolton, 2000
P. microthrix (Kempf, 1975)
P. minuscula (Kempf, 1962)
P. mirabilis (Mann, 1926)
P. moloch Bolton, 2000
P. myllorhapha (Brown, 1959)
P. necopina Bolton, 2000
P. nigrescens (Weeler, 1911)
P. nitens (Santschi, 1932)
P. nubila (Lattke y Goitía, 1997)
P. orchibia (Brown, 1953)
P. paradoxa Bolton, 2000
P. parsauga Bolton, 2000
P. pasisops Bolton, 2000
P. perissognatha Bolton, 2000
P. pholidota Bolton, 2000
P. prex Bolton, 2000
P. probatrix (Brown, 1964)
P. raptans Bolton, 2000
P. reticeps (Kempf, 1969)
P. rogata Bolton, 2000
P. rugithorax (Kempf, 1959)
P. schleorum (Baroni Urbani, 1994)*
P. schulzi (Emery, 1894)
P. simulans (Santschi, 1931)
P. siagodens Bolton, 2000
P. splendens (Borgmeier, 1954)
P. stauroma Bolton 2000
P. stenotes Bolton, 2000
P. subdentata (Mayr, 1887)
P. sublucida (Brown, 1953)
P. substricta (Kempf, 1964)
P. tanyastax (brown, 1964)
P. thaxteri (Wheeler, 1916)
P. teratrix Bolton, 2000
P. tlaloc Bolton, 2000
P. trieces (Brown, 1960)
P. turpis Bolton, 2000
P. umboceps Bolton, 2000
P. urrhobia Bolton, 2000
P. vartana Bolton, 2000
P. villiersi (Perrault, 1986)
P. warditeras Bolton, 2000
P. wheeleri (M.R. Smith, 1944)
- P. xenochelyna* Bolton, 2000
P. xenognatha (Kempf, 1958)
P. zeteki (Brown, 1959)
- Strumigenys anthocera* Lattke y Goitía, 1997
S. ascita Bolton, 2000
S. biolleyi Forel, 1908
S. boneti Brown, 1959
S. borgmeieri Brown, 1954
S. calamita Bolton, 2000
S. carinithorax Borgmeier, 1934
S. consanii Brown, 1954
S. cordovenssis Mayr, 1887
S. cosmstela Kempf, 1975
S. cultrigera Mayr, 1887
S. deletrix Bolton, 2000
S. deltisquama Brown, 1957
S. diabola Bolton, 2000
S. diptyxis Bolton, 2000
S. dolichognata Weber, 1934
S. dubitata Bolton, 2000
S. dyseides Bolton, 2000
S. elongata Roger, 1863
S. emmae (Emery, 1890)
S. emeryi Mann, 1922
S. epelys Bolton, 2000
S. eversa Bolton, 2000
S. extirpa Bolton, 2000
S. fairchildi Brown, 1961
S. formicosa Bolton, 2000
S. godmani Forel, 1899
S. gytha Bolton, 2000
S. hemidisca Brown, 1953
S. hindenburgi Forel, 1915
S. humata Lattke y Goitía, 1997
S. idiogenes Bolton, 2000
S. incuba Bolton, 2000
S. infidelis Santschi, 1919
S. insolita Bolton, 2000
S. interfectiva Lattke y Goitía, 1997
S. lacacoca Brown, 1959
S. lanuginosa W.M. Wheeler, 1905
S. longispinosa Brown, 1958
S. ludia Mann, 1922
S. louisianae Roger, 1863
S. mandibularis Smith, 1860
S. manis Bolton, 2000
S. marginiventris Santschi, 1931
S. micretes Brown, 1959
S. mixta Brown, 1953
S. moera Bolton, 2000
S. monstra Bolton, 2000
S. nastata Bolton, 2000
S. nevermanni Brown, 1959
S. oblicua Bolton, 2000
S. ogloblini Santschi, 1936

S. pariensis Lattke y Goitía, 1997
S. perdita Bolton, 2000
S. perparva Brown, 1958
S. planeti Brown, 1953
S. platyscapa Bolton, 2000
S. precava Brown, 1954
S. princeps Kempf y Brown, 1969
S. prospiciens Emery, 1906
S. quadrua Bolton, 2000
S. rehi Forel, 1907
S. rogeri Emery, 1890
S. ruta Bolton, 2000
S. saliens Mayr, 1887
S. sanctipauli Kempf, 1958
S. schmalzi Emery, 1906
S. sevesta Bolton, 2000
S. silvestrii Emery, 1906
S. skia Bolton, 2000
S. smilax Bolton, 2000
S. smithii Forel, 1886
S. spathula Lattke y Goitía, 1997
S. sublonga Brown, 1958
S. tachirensis Lattke y Goitía, 1997
S. thomae Kempf, 1976
S. timicala Bolton, 2000
S. tococae W.M. Wheeler y Bequaert, 1929
S. trinidadensis W.M. Wheeler, 1922
S. trudifera Kempf y Brown, 1969
S. usbensis Lattke y Goitía, 1997
S. vilhenai Bolton, 2000
S. vivax Bolton, 2000
S. xochipili Bolton, 2000

Formicoxenini

Cardiocondyla ectopia Snelling, 1974
C. emeryi Forel, 1881
C. venustula W.M. Wheeler, 1908

Leptothorax andrei Emery, 1895
L. anduzei Weber, 1943
L. argentinus Santschi, 1922
L. asper Mayr, 1887
L. brasiliensis Kempf, 1958
L. brimodus Bolton, 1995
L. clavipilis (W.M. Wheeler, 1910)
L. costatus Emery, 1896
L. echinatinodis Forel, 1886
L. itinerans Kempf, 1959
L. manni W.M. Wheeler, 1914
L. nevadensis Wheeler, 1903
L. obliquicanthus Cole, 1953
L. peninsularis Kempf, 1959
L. pittieri Forel, 1899
L. pleuriticus Wheeler, 1921
L. pulcher Emery, 1917
L. rugatulus Emery, 1895

L. rutilans Kempf, 1958
L. schwebeli Forel, 1913
L. sculptiventris Mayr, 1887
L. spininodis Mayr, 1887
L. stollii Forel, 1885
L. striatulus Stitz, 1937
L. tonsuratus Kempf, 1959
L. tristani Emery, 1896
L. vicinus Mayr, 1887
L. whitfordi MacKay, 2000
L. wilda M.R. Smith, 1943

Grupo *Lenomyrmex*

Lenomyrmex costatus Fernández y Palacio, 1999
L. foveolatus Fernández y Palacio, 1999
L. inusitatus Fernández, 2001
L. mandibularis Fernández y Palacio, 1999
L. wardi Fernández y Palacio, 1999

Metaponini

Xenomyrmex floridanus Emery, 1895
X. floridanus skwarrae W.M. Wheeler, 1931
X. panamanus (W.M. Wheeler, 1922)
X. stollii Forel, 1885

Myrmecini

Myrmecina americana Emery, 1895

Perissomyrmex snyderi M.R. Smith, 1947

Myrmicini

Hylomyrma balzani (Emery, 1894)
H. blandiens Kempf, 1961
H. columbica Forel, 1912
H. dentiloba (Santschi, 1931)
H. longiscapa Kempf, 1961
H. reitteri (Mayr, 1887)

Pogonomyrmex apache W.M. Wheeler, 1902
P. atratus Santschi, 1922
P. barbatus (F. Smith, 1858)
P. bicolor Cole, 1968
P. bispinosus (Spinola, 1851)
P. breviparbis Emery, 1906
P. breviparbis niger Santschi, 1925
P. breviparbis silvestrii Emery, 1906
P. bruchi Forel, 1913
P. californicus Buckley, 1867
P. carbonarius Mayr, 1868
P. carbonarius sanmartini Kusnezov, 1953
P. catanlilensis Gallardo, 1931
P. coarctatus Mayr, 1868

P. cunicularius Mayr, 1887
P. desertorum W.M. Wheeler, 1902
P. guatemaltecus W.M. Wheeler, 1914
P. imberbicus W.M. Wheeler, 1902
P. inermis Forel, 1914
P. laevinodis Snelling, 1982
P. laticeps Santschi, 1922
P. longibarbis andinus Kusnezov, 1951
P. longibarbis Gallardo, 1931
P. magnacanthus Cole, 1968
P. marcuri Kusnezov, 1951
P. maricopa W.M. Wheeler, 1914
P. mayri Forel, 1899
P. meridionalis Kusnezov, 1951
P. meridionalis leonis Kusnezov, 1951
P. micans Forel, 1914
P. montanus MacKay, 1980
P. pima W.M. Wheeler, 1909
P. pronotalis Santschi, 1922
P. rastratus Mayr, 1868
P. rastratus pulchellus Santschi, 1925
P. rugosus Emery, 1895
P. snellingi Taber, 1998
P. striatinodus Fernández y Palacio, 1997
P. subnitidus Emery, 1895
P. sylvestris Lattke, 1990
P. tenuispinus Forel, 1914
P. theresiae Forel, 1899
P. uruguayensis Mayr, 1887
P. variabilis Santschi, 1916
P. vermiculatus Emery, 1906
P. vermiculatus chubutensis Forel, 1913
P. wheeleri Olsen, 1934

Ochetomyrmecini

Ochetomyrmex semipolitus Mayr, 1878
O. neopolitus Fernández, 2003

Tranopelta gilva Mayr, 1866
T. subterranea (Mann, 1916)

Phalacromyrmecini

Phalacromyrmex fugax Kempf, 1960

Pheidolini

Aphaenogaster araneoides Emery, 1890
A. araneoides canalis Enzmann, 1947
A. araneoides inermis Forel, 1899
A. araneoides nitidiventris Forel, 1912
A. ensifera Forel, 1899
A. honduriana Mann, 1922
A. mexicana (Pergande, 1896)
A. phalangium Emery, 1890
A. phalangium brevicollis Forel, 1899

Messor andrei Mayr, 1886
M. julianus (Pergande, 1894)
M. pergandei Mayr, 1886
M. stoddardi Emery, 1895

Pheidole aberrans Mayr, 1868
P. absurda Forel, 1886
P. accinota W.M. Wheeler, 1925
P. aciculata Wilson, 2003
P. ademonia Wilson, 2003
P. alacris Santschi, 1923
P. agricola Wilson, 2003
P. albipes Wilson, 2003
P. alexeter Wilson, 2003
P. alfaroii Emery, 1896
P. allarmata Wilson, 2003
P. alpestris Wilson, 2003
P. alpinensis Forel, 1912
P. alticola Wilson, 2003
P. amabilis Wilson, 2003
P. amata Forel, 1901
P. amazonica Wilson, 2003
P. ambigua Wilson, 2003
P. androsana Wheeler, 1905
P. angulifera Wilson, 2003
P. angusta Forel, 1908
P. angusticeps Wilson, 2003
P. anima Wilson, 2003
P. antillana Forel, 1893
P. aper Forel, 1912
P. arachnion Wilson, 2003
P. arboricola Wilson, 2003
P. arctos Wilson, 2003
P. arhuaca Forel, 1901
P. ariel Wilson, 2003
P. arietans Wilson, 2003
P. aripoensis Wilson, 2003
P. asperithorax Emery, 1894
P. astur Wilson, 2003
P. atticola Forel, 1912
P. auropilosa Mayr, 1887
P. avia Forel, 1908
P. azteca Wilson, 2003
P. bakeri Forel, 1912
P. balzani Emery, 1894
P. bambusarum Forel, 1908
P. bellatrix Wilson, 2003
P. belocephus Wilson, 2003
P. biconstricta Mayr, 1870
P. bicornis Forel, 1899
P. bidens Wilson, 2003
P. bilimeki Mayr, 1870
P. binasifer Wilson, 2003
P. biolleyi Forel, 1908
P. bison Wilson, 2003
P. blumenauensis Wilson, 2003



- P. boliviana* Wilson, 2003
P. boltoni Wilson, 2003
P. borgmeieri Kempf, 1972
P. boruca Wilson, 2003
P. brachyops Wilson, 2003
P. brandaoi Wilson, 2003
P. brevicona Mayr, 1887
P. breviscapa Forel, 1899
P. breviseta Santschi, 1919
P. browni Wilson, 2003
P. bruchella Forel, 1915
P. bruesi Wheeler, 1917 Revisar
P. brunnescens Santschi, 1929
P. bucculenta Forel, 1908
P. bulliceps Wilson, 2003
P. calens Forel, 1901
P. calimana Wilson, 2003
P. cameroni Mayr, 1887
P. camilla Wilson, 2003
P. camptostela Kempf, 1972
P. capillata Emery, 1906
P. caracalla Wilson, 2003
P. carapuna Mann, 1916
P. carapunco Kusnezov, 1952
P. cardiella Wilson, 2003
P. carinata Wilson, 2003
P. cataphracta Wilson, 2003
P. cataractae W.M. Wheeler, 1916
P. caulicola Wilson, 2003
P. cavifrons Wilson, 2003
P. ceibana Wilson, 2003
P. celaena Wilson, 2003
P. centeotl Wilson, 2003
P. cephalica Wilson, 2003
P. cerebresioi W.M. Wheeler, 1919
P. cerina Wilson, 2003
P. chalca Wheeler, 1914
P. chalcoides Wilson, 2003
P. charazana Wilson, 2003
P. chilensis Mayr, 1862
P. chloe Forel, 1908
P. christopherseni Forel, 1912
P. chrysops Wilson, 2003
P. cielana Wilson, 2003
P. citrina Wilson, 2003
P. claviscapa Santschi, 1925
P. cocciphaga Borgmeier, 1934
P. coffeicola Wilson, 2003
P. colobopsis Mann, 1916
P. coracina Wilson, 2003
P. cornicula Wilson, 2003
P. coveri Wilson, 2003
P. cramptoni W.M. Wheeler, 1916
P. crinita Wilson, 2003
P. crozieri Wilson, 2003
P. cubaensis Mayr, 1862
P. cuprina Wilson, 2003
P. cyrtostela Wilson, 2003
P. daphne Wilson, 2003
P. dasypyx Wilson, 2003
P. davidsonae Wilson, 2003
P. davisii W.M. Wheeler, 1915
P. deceptrix Forel, 1899
P. defecta Santschi, 1923
P. delicata Wilson, 2003
P. demeter Wilson, 2003
P. descolei Kusnezov, 1952
P. diabolus Wilson, 2003
P. diana Forel, 1908
P. diligens F. Smith, 1858
P. dinophila Wilson, 2003
P. dione Forel, 1913
P. dorsata Wilson, 2003
P. drepanon Wilson, 2003
P. dryas Wilson, 2003
P. dunicola Wilson, 2003
P. dwyeri Gregg, 1969
P. dyctiota Kempf, 1972
P. ebenina Wilson, 2003
P. ectatommoides Wilson, 2003
P. ecuadorana Wilson, 2003
P. embolopyx Brown, 1968
P. eparamata Wilson, 2003
P. erethizon Wilson, 2003
P. eriophora Wilson, 2003
P. erratilis Wilson, 2003
P. erwini Wilson, 2003
P. euryscopa Wilson, 2003
P. exarata Emery, 1896
P. excubitor Wilson, 2003
P. exigua Mayr, 1884
P. exquisita Wilson, 2003
P. fabricator F. Smith, 1858
P. fariasana Wilson, 2003
P. fera Santschi, 1925
P. fimbriata Roger, 1863
P. fissiceps Wilson, 2003
P. flavens Roger, 1863
P. flavida Mayr, 1887
P. flavifrons Wilson, 2003
P. floricola Wilson, 2003
P. fowleri Wilson, 2003
P. fracticeps Wilson, 2003
P. fullerae Wilson, 2003
P. gagates Wilson, 2003
P. gagei Forel, 1914
P. gangamon Wilson, 2003
P. gauthieri Forel, 1901
P. geminata Wilson, 2003
P. gemmula Wilson, 2003
P. geraesensis Santschi, 1929
P. germaini Emery, 1896

- P. gertrudae* Forel, 1886
P. gibba Mayr, 1887
P. gibbata Borgmeier, 1934
P. gigaflavens Wilson, 2003
P. gilva Wilson, 2003
P. glyphoderma Wilson, 2003
P. globularia Wilson, 2003
P. glomericeps Wilson, 2003
P. gnomus Wilson, 2003
P. godmani Forel, 1893
P. goeldii Forel, 1896
P. gradifer Wilson, 2003
P. grandinodus Wilson, 2003
P. grantae Forel, 1908
P. gravida Wilson, 2003
P. grex Wilson, 2003
P. guajirana Wilson, 2003
P. guayasana Wilson, 2003
P. guerrerana Wilson, 2003
P. guilelmimuelleri Forel, 1886
P. harlequina Wilson, 2003
P. hasticeps Wilson, 2003
P. hecate W.M. Wheeler, 1911
P. hermosa Wilson, 2003
P. heterothrix Wilson, 2003
P. hetschkoi Santschi, 1923
P. heyeri Forel, 1899
P. hierax Wilson, 2003
P. hispaniolae Wilson, 2003
P. hirtula Forel, 1899
P. hizemops Wilson, 2003
P. hoelldobleri Wilson, 2003
P. horribilis Wilson, 2003
P. hortonae Wilson, 2003
P. huilana Wilson, 2003
P. humida Wilson, 2003
P. inca Wilson, 2003
P. incisa Mayr, 1870
P. indistincta Forel, 1899
P. inermis Wilson, 2003
P. infernalis Wilson, 2003
P. inversa Forel, 1901
P. iracunda Wilson, 2003
P. jeannei Wilson, 2003
P. jivaro Wilson, 2003
P. kuna Wilson, 2003
P. laelaps Wilson, 2003
P. laevifrons Mayr, 1887
P. laevinota Forel, 1908
P. laidlowi Mann, 1916
P. laevifrons Mayr, 1887
P. laevinota Forel, 1908
P. laselva Wilson, 2003
P. laticrista Santschi, 1916
P. laticornis Wilson, 2003
P. laudatana Wilson, 2003
P. lemnisca Wilson, 2003
P. lemur Forel, 1912
P. lignicola Mayr, 1887
P. lilloi Kusnezov, 1952
P. longinoi Wilson, 2003
P. longior Santschi, 1933
P. longiscapa Forel, 1901
P. longiseta Wilson, 2003
P. lucaris Wilson, 2003
P. lustrata Wilson, 2003
P. lutzi Forel, 1905
P. machetula Wilson, 2003
P. mackayi Wilson, 2003
P. mallota Wilson, 2003
P. mamore Mann, 1916
P. manuana Wilson, 2003
P. medialis Wilson, 2003
P. megacephala (Fabricius, 1793)
P. meinerti Forel, 1905
P. meinertopsis Wilson, 2003
P. melastomae Wilson, 2003
P. mendicula W.M. Wheeler, 1925
P. metana Wilson, 2003
P. micana Wilson, 2003
P. micon Wilson, 2003
P. micridis Wilson, 2003
P. minensis Santschi, 1923
P. minutula Mayr, 1878
P. mirabilis Wilson, 2003
P. mittermeieri Wilson, 2003
P. mixteca Wilson, 2003
P. moerens Wheeler, 1908
P. moffetti Wilson, 2003
P. monteverdensis Wilson, 2003
P. morelosana Wilson, 2003
P. moseni W.M. Wheeler, 1925
P. mosenopsis Wilson, 2003
P. multispina Wilson, 2003
P. nana Emery, 1894
P. napoensis Wilson, 2003
P. nasifer Wilson, 2003
P. nasutoides Hölldobler y Wilson, 1992
P. nebulosa Wilson, 2003
P. neolongiceps Brown, 1950
P. nigella Emery, 1894
P. nigricula Wilson, 2003
P. nitella Wilson, 2003
P. nitidicollis Emery, 1896
P. nitidula Emery, 1888
P. noar Wilson, 2003
P. nubila Emery, 1906
P. nubicola Wilson, 2003
P. nubila Wilson, 2003
P. oaxacana Wilson, 2003
P. obnixa Forel, 1912
P. obrima Wilson, 2003



- P. obscurifrons* Santschi, 1925
P. obtusopilosa Mayr, 1887
P. obtusospinosa Pergande, 1886
P. olsoni Wilson, 2003
P. onyx Wilson, 2003
P. orbica Forel, 1893
P. otisi Wilson, 2003
P. oxyops Forel, 1908
P. palenquensis Wilson, 2003
P. pampana Santschi, 1929
P. pariana Wilson, 2003
P. peckorum Wilson, 2003
P. pedana Wilson, 2003
P. peltastes Wilson, 2003
P. pepo Wilson, 2003
P. perdiligens Wilson, 2003
P. peregrina Wheeler, 1916
P. perkinsi Wilson, 2003
P. perpusilla Emery, 1894
P. peruviana Wilson, 2003
P. petersoni Wilson, 2003
P. pholeops Wilson, 2003
P. piceonigra Emery, 1922
P. pidax Wilson, 2003
P. pilifera Roger, 1863
P. pilispina Wilson, 2003
P. pinealis W.M. Wheeler, 1908
P. pinicola Wilson, 2003
P. plato Wilson, 2003
P. polita Emery, 1894
P. polymorpha Wilson, 2003
P. praeses Wilson, 2003
P. prattorum Wilson, 2003
P. primigenia Baroni Urbani, 1995*
P. prolixa Wilson, 2003
P. prostrata Wilson, 2003
P. psammophila Creighton y Gregg, 1955
P. pubiventris Mayr, 1887
P. pugnax Dalla Torre, 1892
P. pullula Santschi, 1911
P. punctatissima Mayr, 1870
P. pygmaea Wilson, 2003
P. quadriceps Wilson, 2003
P. quercicola Wilson, 2003
P. quiaccana Wheeler, 1925
P. radoszkowskii Mayr, 1884
P. rectiluma Wilson, 2003
P. rectisentis Wilson, 2003
P. rectispina Wilson, 2003
P. rectitrudis Wilson, 2003
P. reichenspergeri Santschi, 1923
P. renae Wilson, 2003
P. rhea W.M. Wheeler, 1908
P. rhinoceros Forel, 1899
P. rhytifera Wilson, 2003
P. risii Forel, 1892
P. riveti Santschi, 1911
P. rogeri Emery, 1896
P. rochai Forel, 1912
P. rosae Forel, 1901
P. rosula Wilson, 2003
P. rotundiceps Wilson, 2003
P. rudigenis Emery, 1906
P. rufipilis Forel, 1908
P. rugatula Santschi, 1933
P. rugiceps Wilson, 2003
P. ruida Wilson, 2003
P. rutilana Wilson, 2003
P. sabella Wilson, 2003
P. sabina Wilson, 2003
P. sagana Wheeler, 1934
P. sagax Wilson, 2003
P. sagittaria Wilson, 2003
P. sarcina Forel, 1912
P. sarpedon Wilson, 2003
P. scabriventris Wilson, 2003
P. scalaris Wilson, 2003
P. schmalzi Emery, 1894
P. schwarzmaieri Borgmeier, 1939
P. scimitarra Wilson, 2003
P. sciophila W.M. Wheeler, 1908
P. scitula Wilson, 2003
P. scolioceps Wilson, 2003
P. scrobifera Emery, 1896
P. sculptior Forel, 1893
P. securiger Wilson, 2003
P. seeldrayersi Farel, 1910
P. seligmanni Wilson, 2003
P. senilis Santschi, 1929
P. sensitiva Borgmeier, 1959
P. servilia Wilson, 2003
P. setsukoa Wilson, 2003
P. sicaria Wilson, 2003
P. sierra Wilson, 2003
P. sigillata Wilson, 2003
P. similigena W.M. Wheeler, 1937
P. simonsi Wilson, 2003
P. simplex W.M. Wheeler, 1925
P. soritis W.M. Wheeler, 1908
P. spadonia W.M. Wheeler, 1915
P. spathicornis Wilson, 2003
P. specularis Wilson, 2003
P. sphaerica Wilson, 2003
P. spilita Wilson, 2003
P. spininodis Mayr, 1887
P. socrates Forel, 1912
P. sospes Forel, 1908
P. steinheili Forel, 1901
P. stigma Wilson, 2003
P. stomachosa Wheeler, 1917
P. striaticeps Mayr, 1870
P. strigosa Wilson, 2003

P. stulta Forel, 1886
P. subaberrans Kusnezov, 1952
P. subarmata Mayr, 1884
P. subnuda Wilson, 2003
P. subsphaerica Wilson, 2003
P. superba Wilson, 2003
P. synarmata Wilson, 2003
P. tachigaliae Wheeler, 1921
P. tachirana Wilson, 2003
P. tambopatae Wilson, 2003
P. tanyscapa Wilson, 2003
P. tarchon Wilson, 2003
P. taurus Emery, 1906
P. tayrona Wilson, 2003
P. tenebra Wilson, 2003
P. tenerescens Wheeler, 1922
P. teneriffana Forel, 1893
P. tennantae Wilson, 2003
P. tenuis Wilson, 2003
P. tepicana Pergande, 1896
P. tepuicola Wilson, 2003
P. termitobia Forel, 1901
P. terresi Wheeler y Mann, 1914
P. terribilis Wilson, 2003
P. tethepa Wilson, 1985*
P. tetrica Forel, 1913
P. texticeps Wilson, 2003
P. tigris Wilson, 2003
P. tillandsiarum Wheeler, 1934
P. tisiphone Wheeler, 1911
P. titanis W.M. Wheeler, 1903
P. torosa Wilson, 2003
P. trachyderma Emery, 1906
P. tragica W.M. Wheeler, 1934
P. transversostriata Mayr, 1887
P. triconstricta Forel, 1886
P. trinitatis Wilson, 2003
P. tristicula Wilson, 2003
P. tristis (F. Smith, 1858)
P. tristops Wilson, 2003
P. triumbonata Wilson, 2003
P. truncula Wilson, 2003
P. tschinkeli Wilson, 2003
P. tuxtlasana Wilson, 2003
P. tysoni Wilson, 2003
P. ulothrix Wilson, 2003
P. umphreyi Wilson, 2003
P. unicornis Wilson, 2003
P. ursus Mayr, 1870
P. vafella W.M. Wheeler, 1925
P. vafra Santschi, 1923
P. vallifica Forel, 1901
P. variceps Wilson, 2003
P. vaslitii Pergande, 1896
P. veletis Wilson, 2003
P. venatrix Wilson, 2003

P. verricula Wilson, 2003
P. vestita Wilson, 2003
P. victima Wilson, 2003
P. viriosa Wilson, 2003
P. violacea Wilson, 2003
P. veletis Wilson, 2003
P. vomer Wilson, 2003
P. walkeri Mann, 1922
P. wardi Wilson, 2003
P. weiseri Santschi, 1923
P. williamsi W.M. Wheeler, 1919
P. xerophila W.M. Wheeler, 1908
P. xyston Wilson, 2003
P. yucatanica Wilson, 2003
P. zelata Wilson, 2003
P. zeteki M.R. Smith, 1947
P. zoster Wilson, 2003

Pheidologetonini

Carebara anophthalma (Emery, 1906)
C. bicarinata Santschi, 1912
C. bruchi (Santschi, 1933) = *Oligomyrmex bruchi* Santschi [Fernández, en evaluación]
C. incerta Santschi, 1923
C. longiceps (Santschi, 1929) = *Oligomyrmex longiceps* Santschi [Fernández, en evaluación]
C. mayri Forel, 1901
C. panamensis (W.M. Wheeler, 1925) = *Oligomyrmex panamensis* W.M. Wheeler [Fernández, en evaluación]
C. peruviana (Emery, 1906) = *Oligomyrmex peruvianus* Emery [Fernández, en evaluación]
C. stenoptera (Kusnezov, 1952) = *Oligomyrmex stenopterus* Kusnezov [Fernández, en evaluación]
C. urichi (W.M. Wheeler, 1922) = *Oligomyrmex urichi* (W.M. Wheeler) [Fernández, en evaluación]
C. winifredae W.M. Wheeler, 1922

Oxydrits antillana Wilson, 1985*

Solenopsidini

Allomerus decemarticulatus Mayr, 1878
A. decemarticulatus novemarticulatus W.M. Wheeler y Mann, 1942
A. octoarticulatus Mayr, 1878
A. octoarticulatus angulatus W.M. Wheeler y Mann, 1942
A. octoarticulatus demerarae W.M. Wheeler, 1942
A. octoarticulatus exsanguis W.M. Wheeler y Mann, 1942
A. octoarticulatus melanoticus W.M. Wheeler y Mann, 1942
A. octoarticulatus septemarticulatus Mayr, 1878
A. octoarticulatus tuberculatus Forel, 1912

Megalomyrmex balzani Emery, 1894
M. bituberculatus (Fabricius, 1798)
M. drifti Kempf, 1961



- M. emeryi* Forel, 1904
M. foreli Emery, 1890
M. glaesarius Kempf, 1970
M. gnomus Kempf, 1970
M. goeldii Forel, 1912
M. incisus M.R. Smith, 1947
M. iheringi Forel, 1911
M. latreillei Emery, 1890
M. leoninus Forel, 1885
M. modestus Emery, 1896
M. myops Santschi, 1925
M. pusillus Forel, 1912
M. silvestrii W.M. Wheeler, 1909
M. staudingeri Emery, 1890
M. symmetochus W.M. Wheeler, 1925
M. wallacei Mann, 1916
M. weyrauchi Kempf, 1970
- Monomorium bicolor* (Ettershank, 1965) = *Nothidris bicolor* Ettershank [Fernández, en preparación]
M. bidentatus Mayr, 1887
M. brasiliense Forel, 1908
M. cekalovici (Snelling, 1975) = *Nothidris cekalovici* Snelling [Fernández, en preparación]
M. carbonarium Fr. Smith, 1858
M. cyaneum W.M. Wheeler, 1914
M. denticulatus Mayr, 1997
M. destructor (Jerdon, 1851)
M. ebeninum Forel, 1891
M. ergatogyna W.M. Wheeler, 1904
M. floricola (Jerdon, 1851)
M. latastei Emery, 1895 = *Nothidris latastei* (Emery) [Fernández, en preparación]
M. minimum (Buckley, 1867)
M. monomorium Bolton, 1987
M. pharaonis (Linnaeus, 1758)
M. salomonis (Linnaeus, 1758)
M. subopacum F. Smith, 1858
M. subcoecum Emery, 1894
- Oxyepoecus bruchi* Santschi, 1926
O. daguerrei (Santschi, 1933)
O. inquilinus (Kusnezov, 1952)
O. mandibularis (Emery, 1913)
O. punctifrons (Borgmeier, 1928)
O. rastratus (Mayr, 1887)
O. vezenyii (Forel, 1907)
- Solenopsis albidula* Emery, 1905
S. albidula flava Santschi, 1929
S. albidula postbrunnea Forel, 1913
S. altinodis Forel, 1912
S. alvarengai (Kempf, 1975) = *Carebarella alvarengai* Kempf [MacKay *et al*, en preparación]
S. amblychila Wheeler, 1915
S. amica Menozzi, 1936
- S. andina* Santschi, 1923
S. angulata carettei Forel, 1913
S. angulata dolichops Emery, 1905
S. angulata Emery, 1894
S. angulata huasanensis Forel, 1912
S. angulata mendozensis Forel, 1914
S. angulata nigelloides Forel, 1913
S. aurea Wheeler, 1906
S. azteca Forel, 1893
S. azteca pallida Wheeler, 1908
S. basalis Forel, 1896
S. basalis major Forel, 1913
S. basalis oculatior Forel, 1913
S. basalis raptor Santschi, 1919
S. basalis urichi Forel, 1912
S. basalis vittata Forel, 1912
S. bicolor (Emery, 1925) = *Carebarella bicolor* Emery [MacKay *et al*, en preparación].
S. brasiliana Santschi, 1925
S. brevicornis Emery, 1888
S. brevicornis medioclara Santschi, 1923
S. brevicornis petropolitana Borgmeier, 1928
S. brevipes Emery, 1906
S. bruchiella Emery, 1922
S. brucki kempf, 1973
S. castor Forel, 1893
S. clytemnestra bruchi Forel, 1912
S. clytemnestra Emery, 1896
S. clytemnestra leda Forel, 1913
S. clytemnestra orestes Forel, 1903
S. clytemnestra strangulata Forel, 1913
S. condei (Borgmeier, 1937) = *Carebarella condei* Borgmeier [MacKay *et al*, en preparación].
S. conjurata W.M. Wheeler, 1925
S. corticalis amazonensis Forel, 1904
S. corticalis binotata Mann, 1920
S. corticalis Forel, 1881
S. corticalis margotae Forel, 1908
S. corticalis virgula Forel, 1904
S. daguerrei (Santschi, 1930)
S. decipiens Emery, 1905
S. decipiens abjecta Emery, 1906
S. decipiens abjecta abjectior Forel, 1909
S. decipiens scelestia Forel, 1908
S. dysderces Snelling, 1975
S. egregia (Kusnezov, 1953)
S. eximia (Kusnezov, 1953)
S. franki Forel, 1908
S. franki idae Forel, 1908
S. gallardoi Santschi, 1925
S. gayi (Spinola, 1851)
S. gayi bruesi Creighton, 1930
S. geminata (Fabricius, 1804)
S. germaini Emery, 1895
S. globularia (Smith, 1858)
S. globularia lucayensis W.M. Wheeler, 1908

S. globularia pacifica W.M. Wheeler, 1919
S. globularia steinheili Forel, 1881
S. goeldii Forel, 1912
S. granivora Kusnezov 1957
S. hammari carhuensis Forel, 1912
S. hammari Mayr, 1903
S. hayemi Forel, 1908
S. helena Emery, 1895
S. helena hermione W.M. Wheeler, 1921
S. helena ultrix W.M. Wheeler, 1921
S. hostilis (Borgmeier, 1959)
S. interrupta Santschi, 1916
S. invicta Buren, 1972
S. iheringi Forel, 1908
S. joergenseni Santschi, 1919
S. joergenseni cuspsior Santschi, 1923
S. joergenseni edentula Santschi, 1933
S. laeviceps antoniensis Forel, 1912
S. laeviceps Mayr, 1870
S. latastei Emery, 1895
S. latastei masora Forel, 1912
S. leptanilloides Santschi, 1925
S. loretana Santschi, 1936
S. macdonaghi Santschi, 1916
S. macrops Santschi, 1917
S. megergates Trager, 1991
S. metanotalis argus Santschi, 1923
S. metanotalis Emery, 1896
S. metanotalis emiliae Santschi, 1912
S. metanotalis pelotana Forel, 1912
S. metanotalis picturata Santschi, 1931
S. metanotalis shiptoni Forel, 1914
S. metanotalis steigeri Santschi, 1916
S. metatarsalis (Kusnezov, 1957)
S. minutissima Emery, 1906
S. molesta (Say, 1836)
S. nigella Emery, 1888
S. nigella gensterblumi Forel, 1901
S. novemmaculata W.M. Wheeler, 1925
S. oculata Santschi, 1925
S. parabiota Weber, 1943
S. parva Mayr, 1868
S. patagonica Emery, 1905
S. patagonica medeis Forel, 1912
S. photophila Santschi, 1923
S. picea Emery, 1896
S. picea reducta Menozzi, 1927
S. picea subadpressa Forel, 1903
S. picquarti Forel, 1899
S. pollux Forel, 1893
S. pusillignis Trager, 1991
S. pygmaea Forel, 1901
S. pythia Santschi, 1934
S. quinquecuspis Forel, 1913
S. reichenspergeri Santschi, 1923
S. richteri Forel, 1909

S. rugiceps Mayr, 1870
S. saevissima (F. Smith, 1855)
S. schilleri Santschi, 1923
S. schmalzi flaveolens Forel, 1901
S. schmalzi Forel, 1901
S. sea (Kusnezov, 1953)
S. silvestrii Emery, 1906
S. solenopsidis (Kusnezov, 1954)
S. spei Forel, 1912
S. stricta Emery, 1896
S. stricta foederata Santschi, 1923
S. substituta Santschi, 1925
S. subtilis Emery, 1896
S. succinea Emery, 1890
S. succinea nicai Forel, 1913
S. sulfurea (Roger, 1862)
S. tenuis Mayr, 1878
S. tenuis delfinoi Forel, 1913
S. tenuis minuiscens Forel, 1912
S. terricola Menozzi, 1931
S. tetracantha Emery, 1906
S. tetracantha videns Forel, 1912
S. tridens Forel, 1911
S. tridens lehmannitschei Santschi, 1916
S. trihasta Santschi, 1923
S. wasmannii Emery, 1894
S. wasmannii transformis Forel, 1911
S. weiseri Forel, 1914
S. westwoodi Forel, 1894
S. westwoodi atticola Forel, 1912
S. westwoodi platensis Emery, 1906
S. weyreauchi Trager, 1994
S. xyloni MacCook, 1879
S. zeteki Wheeler, 1942

Stegomyrmecini

Stegomyrmex connectens Emery, 1912
S. manni M.R. Smith, 1946

Stenammini

Bariamyrma hispidula Lattke, 1990

Lachnomyrmex askinsi M.R. Smith, 1944
L. pilosus Weber, 1950
L. plaumanni Borgmeier, 1957
L. scrobiculatus W.M. Wheeler, 1910

Rogeria belti Mann, 1922
R. blanda (F. Smith, 1858)
R. bruchi Santschi, 1922
R. brunnea Santschi, 1930
R. caraiba Santschi, 1936
R. cubensis Santschi, 1936
R. cubensis habanica Santschi, 1936



R. curvipubens Emery, 1894
R. foreli Emery, 1894
R. foreli gaigei Forel, 1914
R. germaini Emery, 1894
R. inermis Mann, 1922
R. lacertosa Kempf, 1963
R. micromma Kempf, 1961
R. minensis Santschi, 1923
R. minima Kusnezov, 1958
R. pellecta Kempf, 1963
R. procera Emery, 1896
R. scabra Weber, 1934
R. scandens (Mann, 1922)
R. sicaria Kempf, 1962
R. subarmata (Kempf, 1961)
R. tonduzi Forel, 1899

Stenammina californicum Snelling, 1973
S. diecki Emery, 1895

Subfamilia Ponerinae

Amblyoponini

Amblyopone agostii Lacau y Delabie, 2002
A. armigera Mayr, 1887
A. bierigi (Santschi, 1930)
A. chilensis Mayr, 1887
A. cleae Delabie, 2002
A. degenerata Borgmeier, 1957
A. egregia (Kusnezov, 1955)
A. elongata (Santschi, 1912)
A. falcata Lattke, 1991
A. heraldoi Lacau y Delabie, 2002
A. lurilabes Lattke, 1991
A. monrosi Brown, 1960
A. mystriops Brown, 1960
A. orizabana Brown, 1960

Paraprionopelta minima Kusnezov, 1955

Prionopelta amabilis Borgmeier, 1949
P. antillana Forel, 1909
P. marthae Forel, 1909
P. modesta Forel, 1909
P. punctulata Mayr, 1866

Ectatommini

Acanthoponera goeldii Forel, 1912
A. minor Forel, 1899
A. mucronata (Roger, 1860)
A. peruviana Brown, 1958

S. diversum Mann, 1922
S. expositum M.R. Smith, 1962
S. felixi Mann, 1922
S. heathi W.M. Wheeler, 1915
S. manni W.M. Wheeler, 1914
S. schmidti Menozzi, 1931
S. snellingi Bolton, 1995

Tetramoriini

Tetramorium caespitum (Linnaeus, 1758)
T. guineense (Bernard, 1953)
T. lucayanum Wheeler, 1905
T. spinosum (Pergande, 1896)

Myrmicinae incertae sedis:

Ilemomyrmex caecus Wilson, 1985*

Ectatomma confine Mayr, 1870
E. edentatum Roger, 1863
E. gibbum Kugler y Brown, 1982
E. goninion Kugler y Brown, 1982
E. lugens Emery, 1894
E. muticum Mayr, 1870
E. opaciventre Roger, 1861
E. permagnum Forel, 1908
E. planidens Borgmeier, 1939
E. quadridens (Fabricius, 1793)
E. ruidum Roger, 1860
E. suzanae Almeida, 1986
E. tuberculatum (Olivier, 1792)

Gnamptogenys acuminata Emery, 1896
G. acuta (Brown, 1956)
G. alfaroi Emery, 1894
G. ammophila Lattke, 1990
G. andina Lattke, 1995
G. annulata Mayr, 1887
G. banksi (W.M. Wheeler, 1930)
G. biquetra Lattke, 2002
G. bispinosa (Emery, 1890)
G. bisulca Kempf y Brown, 1968
G. bruchi (Santschi, 1922)
G. boliviensis Lattke, 1995
G. bruchi (Santschi, 1922)
G. brunnea Lattke, 1995
G. brunoi Lattke, 2002*

G. bufonis (Mann, 1926)
G. caelata Kempf, 1967
G. casca Lattke, 2002*
G. concinna (F. Smith, 1858)
G. continua Mayr, 1887
G. cuneiforma Lattke, 1995
G. curvoclypeata Lattke, 1990
G. ejuncida Lattke, 1995
G. ericae Forel, 1912
G. extra Lattke, 1995
G. falcaria Lattke, 2002
G. falcifera Kempf, 1967
G. fernandezi Lattke, 1990
G. fieldi Lattke, 1990
G. gentryi Lattke, 1995
G. gracilis (Santschi, 1929)
G. laticephala Lattke, 1995
G. haenschi Emery, 1902
G. hartmanni (W.M. Wheeler, 1905)
G. haytiana (W.M. Wheeler y Mann, 1914)
G. horni Santschi, 1929
G. ilimani Lattke, 1995
G. ingeborgae Brown, 1993
G. insularis Lattke, 2002
G. interrupta Mayr, 1887
G. kempfi Lenko, 1964
G. lanei Kempf, 1960
G. lavra Lattke, 2002
G. levinates Baroni Urbani, 1980*
G. lineolata Brown, 1992
G. lucaris Kempf, 1968
G. mecotyle Brown, 1958
G. mediatrix Brown, 1958
G. menozzii (Borgmeier, 1928)
G. mina (Brown, 1956)
G. minuta (Emery, 1896)
G. moelleri (Forel, 1912)
G. mordax (F. Smith, 1858)
G. nana Kempf, 1960
G. nigrivitreata Lattke, 1995
G. perspicax Kempf y Brown, 1970
G. petiscapa Lattke, 1990
G. pilosa Lattke, 1995
G. pittieri Lattke, 1990
G. pleurodon (Emery, 1896)
G. porcata (Emery, 1896)
G. pristina Baroni Urbani, 1980*
G. rastrata (Mayr, 1866)
G. regularis Mayr, 1870
G. reichenspergeri (Santschi, 1929)
G. relictata (Mann, 1916)
G. rimulosa (Roger, 1861)
G. rumba Lattke, 2002
G. schmitti (Forel, 1901)
G. semiferox Brown, 1958

G. siapensis Lattke, 1995
G. simplicoides (Forel, 1908)
G. simulans (Emery, 1896)
G. stellae Lattke, 1995
G. striatula Mayr, 1884
G. striolata (Borgmeier, 1957)
G. strigata (Norton, 1871)
G. sulcata (Fr. Smith, 1858)
G. tortuolosa (Fr. Smith, 1858)
G. transversa Lattke, 1995
G. triangularis Mayr, 1887
G. volcano Lattke, 1995
G. vriesi Brandão y Lattke, 1990

Heteroponera angulata Borgmeier, 1959
H. carinifrons Mayr, 1887
H. dentinodis (Mayr, 1887)
H. dolo (Roger, 1861)
H. flava Kempf, 1962
H. georgesii Perrault, 1998
H. inca Brown, 1958
H. inermis (Emery, 1894)
H. mayri Kempf, 1962
H. microps Borgmeier, 1957
H. minuta Kusnezov, 1954
H. monticola Kempf y Brown, 1970
H. panamensis (Forel, 1899)
H. robusta Kempf, 1962

Paraponerini

Paraponera clavata (Fabricius, 1775)
P. dieteri Baroni Urbani, 1994*

Platythyreini

Platythyrea angusta Forel, 1901
P. exigua Kempf, 1964
P. pilosula (F. Smith, 1858)
P. prizo Kugler, 1977
P. punctata (Fr. Smith, 1858)
P. sinuata (Roger, 1860)
P. strenua Wheeler y Mann, 1914
P. zodion Brown, 1975

Proceratiini

Discothyrea denticulata Weber, 1939
D. horni Menozzi, 1927
D. humilis Weber, 1939
D. icta Weber, 1939
D. isthmica Weber, 1940
D. neotropica Bruch, 1919
D. sexarticulata Borgmeier, 1954
D. testacea Roger, 1863

Proceratium brasiliense Borgmeier, 1959
P. denticulatum Lattke, 1991*
P. goliath Kempf y Brown, 1968
P. micrommatum (Roger, 1863)
P. silaceum Roger, 1863
P. tio Snelling y Cover, 1992

Ponerini

Anochetus altisquamis Mayr, 1887
A. ambiguus de Andrade, 1994*
A. bispinosus (F. Smith, 1858)
A. brevidentatus MacKay, 1991*
A. conisquamis de Andrade, 1994*
A. corayi Baroni Urbani, 1980*
A. diegensis Forel, 1912
A. dubius de Andrade, 1994*
A. elegans Lattke, 1987
A. emarginatus (Fabricius, 1804)
A. exstinctus de Andrade, 1994*
A. haytianus W.M. Wheeler y Mann, 1914
A. horridus Kempf, 1964
A. inca W.M. Wheeler, 1925
A. inermis Ern. André, 1899
A. intermedius de Andrade, 1994*
A. kempfi Brown, 1978
A. longispinus W.M. Wheeler, 1936
A. lucidus de Andrade, 1994*
A. micans Forel, 1908
A. neglectus Emery, 1894
A. minans Brown, 1978
A. orchidicola Brown, 1978
A. oriens Kempf, 1964
A. simoni Emery, 1890
A. striatulus Emery, 1890
A. targionii Emery, 1894
A. testaceus Forel, 1893
A. vallensis Lattke, 1987
A. vexator Kempf, 1964

Belonopelta attenuata Mayr, 1870
B. deletrix Mann, 1922

Centromyrmex alfaroi Emery, 1890
C. brachycola (Roger, 1861)
C. gigas Forel, 1911

Cryptopone guatemalensis (Forel, 1899)

Dinoponera australis Emery, 1901
D. australis bucki Borgmeier, 1937
D. australis nigricolor Borgmeier, 1937
D. gigantea (Perty, 1833)
D. longipes Emery, 1901
D. lucida Emery, 1901

D. mutica Emery, 1901
D. quadriceps Kempf, 1972

Hypoponera agilis (Borgmeier, 1934)
H. aliena (F. Smith, 1858)
H. argentina (Santschi, 1922)
H. beebei (W.M. Wheeler, 1924)
H. clavatula (Emery, 1906)
H. collegiana (Santschi, 1925)
H. collegiana paranensis (Santschi, 1925)
H. creola (Menozzi, 1931)
H. distinguenda (Emery, 1890)
H. distinguenda dispar (Santschi, 1925)
H. distinguenda histrio (Forel, 1912)
H. distinguenda inexpedita (Forel, 1911)
H. distinguenda vana (Forel, 1909)
H. ergatandria (Forel, 1893)
H. faceta (Menozzi, 1931)
H. fenestralis (Gallardo, 1918)
H. fiebrigi antoniensis (Forel, 1912)
H. fiebrigi famini (Forel, 1912)
H. fiebrigi transiens (Santschi, 1925)
H. foeda saroltae (Forel, 1912)
H. foreli (Mayr, 1887)
H. gracilicornis (Menozzi, 1931)
H. idelettae (Santschi, 1923)
H. ignigera (Menozzi, 1927)
H. inexorata (W.M. Wheeler, 1903)
H. inexorata fallax (Forel, 1909)
H. iheringi (Forel, 1908)
H. leninei (Santschi, 1925)
H. menozzii (Santschi, 1932)
H. neglecta (Santschi, 1923)
H. nitidula (Emery, 1890)
H. opaciceps (Mayr, 1887)
H. opaciceps cubana (Santschi, 1930)
H. opaciceps gaigei (Forel, 1914)
H. opaciceps pampana (Santschi, 1925)
H. opaciceps postangustata (Forel, 1908)
H. opaciceps jamaicensis (Aguayo, 1932)
H. opacior (Forel, 1893)
H. parva (Forel, 1909)
H. perplexa (Mann, 1922)
H. punctatissima (Roger, 1859)
H. reichenspergeri (Santschi, 1923)
H. schmalzi (Emery, 1896)
H. schmalzi fugitans (Forel, 1912)
H. schmalzi paulina (Forel, 1913)
H. schwebeli (Forel, 1913)
H. stoica (Santschi, 1912)
H. trigona (Mayr, 1887)
H. trigona cauta (Forel, 1912)
H. vernacula (Kempf, 1962)
H. viri (Santschi, 1923)
H. wilsoni (Santschi, 1924)

Simopelta bicolor (Borgmeier, 1950)
S. curvata Mayr, 1887
S. jeckylli Mann, 1916
S. laticeps (Gotwald y Brown, 1967)
S. manni (Wheeler, 1935)
S. minima Brandão, 1989
S. oculata (Gotwald y Brown, 1967)
S. paeminosa (Snelling, 1971)
S. pergandei Forel, 1909
S. williamsi (W.M. Wheeler, 1935)

Leptogenys amazonica Borgmeier, 1930
L. ambigua Santschi, 1931
L. anacleti Borgmeier, 1930
L. antillana W.M. Wheeler y Mann, 1914
L. arcuata Roger, 1861
L. arcuata deletangi Santschi, 1921
L. australis (Emery, 1888)
L. bohlsi Emery, 1896
L. bohlsi weiseri Santschi, 1925
L. consanguinea W.M. Wheeler, 1909
L. crudelis (F. Smith, 1858)
L. dasygyna W.M. Wheeler, 1923
L. donisthorpei Mann, 1922
L. famelica Emery, 1896
L. gagei Wheeler, 1923
L. gagei defuga W.M. Wheeler, 1923
L. gagates Mann, 1922
L. guianensis W.M. Wheeler, 1923
L. hanseni Borgmeier, 1930
L. honduriana Mann, 1922
L. iheringi Forel, 1911
L. imperatrix Mann, 1922
L. ingens Mayr, 1866
L. langi W.M. Wheeler, 1923
L. linearis (F. Smith, 1858)
L. luederwaldti Forel, 1913
L. maxillosa (F. Smith, 1858)
L. melzeri Borgmeier, 1930
L. mexicana Mayr, 1870
L. mucronata Forel, 1893
L. mucronata columbica Forel, 1901
L. peninsularis Mann, 1926
L. pubiceps Emery, 1890
L. pubiceps cubaensis Santschi, 1930
L. pubiceps vincentensis Forel, 1901
L. punctaticeps Emery, 1890
L. pusilla Emery, 1890
L. pusilla panamana W.M. Wheeler, 1923
L. quiriguana W.M. Wheeler, 1923
L. ritae Forel, 1899
L. rufa Mann, 1922
L. unistimulosa Roger, 1863
L. unistimulosa bahiana Santschi, 1928
L. unistimulosa trinidadensis Forel, 1901

L. venatrix Forel, 1899
L. vogeli Borgmeier, 1933
L. wheeleri Forel, 1901

Pachycondyla aenescens (Mayr, 1870)
P. apicalis (Latreille, 1802)
P. arhuaca Forel, 1901
P. atrovirens (Mayr, 1866)
P. bucki (Borgmeier, 1927)
P. bugabensis (Forel, 1899)
P. carbonaria (F. Smith, 1858)
P. carinulata (Roger, 1861)
P. cavinodis Mann, 1916
P. chyzeri Forel, 1907
P. commutata Roger, 1860
P. constricta (Mayr, 1883)
P. crassinoda (Latreille, 1802)
P. crenata (Roger, 1861)
P. eleonorae Forel, 1921
P. emiliae Forel, 1901
P. fauveli (Emery, 1896)
P. ferruginea (F. Smith, 1858)
P. foetida (Linnaeus, 1758)
P. fuscoatra Roger, 1861
P. goeldii Forel, 1912
P. guianensis Weber, 1939
P. harpax (Fabricius, 1804)
P. holmgreni W.M. Wheeler, 1925
P. impressa Roger, 1861
P. laevigata (F. Smith, 1858)
P. lenkoi Kempf, 1962
P. lineaticeps (Mayr, 1866)
P. luteola (Roger, 1861)
P. magnifica Borgmeier, 1929
P. metanotalis Luederwaldt, 1918
P. oberthueri (Emery, 1890)
P. obscuricornis (Emery, 1890)
P. prociua Emery, 1890
P. rostrata (Emery, 1890)
P. stigma (Fabricius, 1804)
P. striata Fr. Smith, 1858
P. striatinodis (Emery, 1890)
P. theresiae (Forel, 1899)
P. unidentata (Mayr, 1862)
P. venusta Forel, 1912
P. villosa (Fabricius, 1804)

Odontomachus affinis Guérin, 1844
O. allolabis Kempf, 1974
O. bauri Emery, 1892
O. biolleyi Forel, 1908
O. biumbonatus Brown, 1976
O. bradleyi Brown, 1976
O. brunneus (Patton, 1894)
O. caelalus Brown, 1976
O. chelifér (Latreille, 1802)

O. clarus Roger, 1861
O. cornutus Stitz, 1933
O. erythrocephalus Emery, 1890
O. haematodus (Linnaeus, 1758)
O. insularis Guérin, 1844
O. hastatus (Fabricius, 1804)
O. laticeps Roger, 1861
O. mayi Mann, 1912
O. mormo Brown, 1976
O. opaciventris Forel, 1899
O. panamensis Forel, 1899
O. ruginodis M.R. Smith, 1937
O. spissus Kempf, 1962
O. scalptus Brown, 1978
O. yucatecus Brown, 1976

Thaumatomyrmecini

Thaumatomyrmex atrox Weber, 1939
T. baryai Fontenla, 1995

T. cochlearis Creighton, 1928
T. contumax Kempf, 1975
T. ferox Mann, 1922
T. mutilatus Mayr, 1887

Typhlomyrmecini

Typhlomyrmex bruchi Santschi, 1922
T. clavicornis Emery, 1906
T. foreli Santschi, 1925
T. major Santschi, 1923
T. prolatus Brown, 1965
T. pusillus Emery, 1894
T. rogenhoferi Mayr, 1862

Ponerinae *incertae sedis*

Probolomyrmex boliviensis Mann, 1923
P. brujitae Agosti, 1994
P. guanacastensis Agosti, 1997
P. petiolatus Weber, 1940

Subfamilia Pseudomyrmecinae

M. Ospina y P. S. Ward

Myrcidris epicharis Ward, 1990

Pseudomyrmex acanthobius (Emery, 1896)
P. acanthobius coccae (Santschi, 1922)
P. acanthobius fuscatus (Emery, 1896)
P. acanthobius virgo (Santschi, 1922)
P. adustus (Borgmeier, 1929)
P. alternans (Santschi, 1936)
P. alustratus Ward, 1989
P. alvarengai Kempf, 1961
P. antiguanus (Enzmann, 1944)
P. antiguanus brunnipes (Enzmann, 1944)
P. antiquus Ward, 1992*
P. apache Creighton, 1953
P. atripes (F. Smith, 1860)
P. avitus Ward, 1992*
P. baros Ward, 1992*
P. beccarii (Menozi, 1935)
P. boopis (Roger, 1863)
P. browni Kempf, 1967
P. brunneus (F. Smith, 1877)
P. caeciliae (Forel, 1913)
P. championi (Forel, 1899)
P. cladoicus (F. Smith, 1858)
P. colei (Enzmann, 1944)
P. colei vistanus (Enzmann, 1944)
P. concolor (F. Smith, 1860)
P. coruscus Ward, 1992*
P. cretus Ward, 1989

P. crudelis Ward, 1999
P. cubaensis (Forel, 1901)
P. curacaensis (Forel, 1912)
P. deminutus Ward, 1999
P. dendroicus (Forel, 1904)
P. denticollis (Emery, 1890)
P. depressus (Forel, 1906)
P. distinctus (F. Smith, 1877)
P. duckei (Forel, 1906)
P. eculeus Ward, 1999
P. eduardi (Forel, 1912)
P. ejectus (F. Smith, 1858)
P. elongatulus (Dalle Torre, 1892)
P. elongatulus longus (Forel, 1912)
P. elongatus (Mayr, 1870)
P. ethicus (Forel, 1911)
P. euryblemma (Forel, 1899)
P. excisus (Mayr, 1870)
P. faber (F. Smith, 1858)
P. ferox Ward, 1999
P. ferrugineus (F. Smith, 1877)
P. fervidus (F. Smith, 1877)
P. fiebrigi (Forel, 1908)
P. filiformis (Fabricius, 1804)
P. flavicornis (F. Smith, 1877)
P. flavidulus (F. Smith, 1858)
P. flavidulus lizeri (Santschi, 1922)
P. fortis (Forel, 1899)
P. gebellii (Forel, 1899)

- P. gibbinotus* (Forel, 1908)
P. godmani (Forel, 1899)
P. goeldii (Forel, 1912)
P. gracilis (Fabricius, 1804)
P. gracilis argentinus (Santschi, 1934)
P. gracilis atrinodus (Santschi, 1934)
P. haytianus (Forel, 1901)
P. hesperius Ward, 1993
P. holmgreni (W.M. Wheeler, 1925)
P. hospitalis Ward, 1999
P. incurrens (Forel, 1912)
P. inquilinus Ward, 1996
P. insuavis Ward, 1999
P. ita (Forel, 1906)
P. janzeni Ward, 1993
P. kuenckeli (Emery, 1890)
P. laevifrons Ward, 1989
P. laevigatus (F. Smith, 1877)
P. laevivertex (Forel, 1906)
P. lynceus (Spinola, 1851)
P. macrops Ward, 1992*
P. maculatus (F. Smith, 1855)
P. major (Forel, 1899)
P. malignus (W.M. Wheeler, 1921)
P. mandibularis (Spinola, 1851)
P. mixtecus Ward, 1993
P. monochrous (Dalle Torre, 1892)
P. mordax (Warming, 1894)
P. nexilis Ward, 1992*
P. niger (Donisthorpe, 1940)
P. nigrocinctus (Emery, 1890)
P. nigropilosus (Emery, 1890)
P. oculatus (F. Smith, 1855)
P. oki (Forel, 1906)
P. opaciceps Ward, 1993
P. oryctus Ward, 1992*
P. osurus (Forel, 1911)
P. pallens (Mayr, 1870)
P. pallens landolti (Forel, 1912)
P. pallidus (F. Smith, 1855)
P. particeps Ward, 1993
P. pazosi (Santschi, 1909)
P. peperi (Forel, 1913)
P. perboscii (Guérin, 1844)
P. peruvianus (Wheeler, 1925)
P. phyllophilus (F. Smith, 1858)
P. pictus (Stitz, 1913)
P. pisinnus Ward, 1989
P. prioris Ward, 1992*
P. pupa (Forel, 1911)
P. reconditus Ward, 1993
P. rochai (Forel, 1912)
P. rubiginosus (Stitz, 1913)
P. rufiventris (Forel, 1911)
P. rufomedius (F. Smith, 1877)
P. salvini (Forel, 1899)
P. santschii (Enzmann, 1944)
P. satanicus (W.M. Wheeler, 1942)
P. schuppi (Forel, 1901)
P. seminole Ward, 1985
P. sericeus (Mayr, 1870)
P. sericeus cordiae (Forel, 1904)
P. sericeus lisa (Enzmann, 1944)
P. sericeus longior (Forel, 1904)
P. simplex (F. Smith, 1877)
P. simulans Kempf, 1958
P. solisi (Santschi, 1916)
P. solisi belgranoi (Santschi, 1916)
P. spiculus Ward, 1989
P. spinicola (Emery, 1890)
P. squamifer (Emery, 1890)
P. subater (W.M. Wheeler y Mann, 1914)
P. subtilissimus (Emery, 1890)
P. succinus Ward, 1992*
P. tachigaliae (Forel, 1904)
P. tenuis (Fabricius, 1804)
P. tenuissimus (Emery, 1906)
P. terminalis (F. Smith, 1877)
P. termitarius (F. Smith, 1855)
P. thecolor Ward, 1992*
P. triplaridis (Forel, 1904)
P. triplarinus (Weddell, 1850)
P. ultrix Ward, 1999
P. unicolor (F. Smith, 1855)
P. urbanus (F. Smith, 1877)
P. veneficus (W.M. Wheeler, 1942)
P. venustus (F. Smith, 1858)
P. vicinus Ward, 1992*
P. viduus (F. Smith, 1858)
P. villosus Ward, 1989
P. vinneni (Forel, 1906)
P. vitabilis Ward, 1999
P. voytowskii (Enzmann, 1944)
P. voytowskii costaricensis (Enzmann, 1944)
P. weberi (Enzmann, 1944)
P. wheeleri (Enzmann, 1944)

Literatura citada

- Alayo, P.D. 1974. Introducción al estudio de los himenópteros de Cuba. Superfamilia Formicoidea. *Academia de Ciencias de Cuba. Instituto de Zoología. Serie Biológica* No. 53:1-58.
- Bolton, B. 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press.
- Brandão, C.R.F. 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. *Revista Brasileira de Entomologia* 35:319-412.

- Cuezzo, F. 1998. Capítulo 42. Formicidae, pp. 452-462 en: J.J. Morrone y S. Coscarón, eds., *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*. Ediciones SUR, La Plata.
- Escalante, J.A. 1993. Especies de hormigas conocidas del Perú (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Peruana de Entomología* 34:1-13.
- Fernández, F., E.E. Palacio, W.P. y E. MacKay. 1996. Introducción al estudio de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Colombia, pp. 349-412 en G. Andrade, G. Amat y F. Fernández, eds., *Insectos de Colombia. Estudios Escogidos*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Alvarez Lleras No. 10 y Centro Editorial Javeriano (CEJA), Bogotá D.C.
- Fowler, H.G. 1980. Nuevos registros de hormigas para el Paraguay (Hymenoptera: Formicidae). *Neotropica* 26(76):183-186.
- Johnson R.A. y P.S. Ward. 2002. Biogeography and endemism of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Baja California, México: a first overview. *Journal of Biogeography* 29:1009-1026.
- Kempf, W.W. 1970. Catálogo das Formigas do Chile. *Papéis Avulsos de Zoologia* 23(3):17-43.
- Kempf, W.W. 1972. Catálogo abreviado das Formigas da Região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* 15(1-4):3-343.
- MacKay, W.P. *The Biology and Systematics of New World Carpenter Ants of the Genus Camponotus (Hymenoptera: Formicidae)*. En preparación.
- Maes, J.-M. y W. MacKay. 1993. Catálogo de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Nicaragua. *Revista Nicaragüense de Entomología* 23:1-46.
- Rojas-Fernández, P. 1996. Formicidae (Hymenoptera). Pp. 483-500 en: J. Llorente, A. García y E. Gonzalez (eds) *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de México: Hacia una síntesis de su conocimiento* UNAM, México.
- Smith, M.R. 1937. The ants of Puerto Rico. *Journal of Agriculture, The University of Puerto Rico* 20(4):819-875.
- Snelling, R.R. y J.H. Hunt. 1976. The ants of Chile. *Revista Chilena de Entomología* 9:63-129.
- Wilson, E.O. 2003. *Pheidole in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus* Harvard University Press, 802 pp. + CD.
- De Zolessi, L.C., Y.P. de Abenante y M.E. Philippi. 1989. *Catálogo sistemático de las especies de formicidos del Uruguay*. Publicación Extra No. 41, Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, 40 pp.



Anexo 1

El Protocolo ALL: un estándar para la colección de hormigas del suelo

D. Agosti y L.E. Alonso

Aún no existe el mejor método para el muestreo de la fauna de hormigas del suelo. Además, los objetivos de cada estudio determinan los métodos y la intensidad del muestreo que sean apropiados para cada caso. Por ejemplo, para obtener un inventario minucioso de hormigas colectando la mayor cantidad de especies que sea posible en una localidad determinada, es necesario emplear varios métodos con un esfuerzo de muestreo grande. En contraste con esto, una evaluación rápida de la mirmecofauna usando unos pocos métodos estandarizados y un menor esfuerzo de muestreo, permite hacer comparaciones entre diferentes hábitats y establecer una línea base para un programa de monitoreo a largo plazo.

Es recomendable usar métodos estandarizados que puedan ser repetidos de forma confiable en diferentes hábitats, en diversas épocas del año y por distintos investigadores. Utilizando la misma metodología básica, los estudios, de manera independiente, pueden analizarse con relación a otros y de esta manera ubicarse dentro de un contexto global amplio.

En este anexo se presenta un protocolo estándar para la colección de hormigas que habitan en el suelo y la hojarasca: el Protocolo ALL (*Ants of the Leaf Litter Protocol*). Se espera que este protocolo estimule a todos los investigadores, que de una u otra manera trabajan en diversidad de hormigas, a implementarlo en diversos lugares del mundo.

El Protocolo ALL comienza con un arreglo básico que utiliza dos de los métodos de colecta de hormigas que se han probado con éxito para muestrear los numerosos componentes de la mirmecofauna que habita en el suelo y en la hojarasca: el extractor mini-Winkler y las trampas de caída (Bestelmeyer *et al.* 2000). Estos métodos permiten un muestreo rápido, de tal manera que este puede completarse en un total de 3 días por sitio si se desea. Se ha encontrado que el tamaño del muestreo (20 muestras de un metro cuadrado de hojarasca y 20 trampas de caída) es suficiente para coleccionar al menos el 70% de la fauna de hormigas del área de trabajo en cuestión (Delabie *et al.* 2000).

Sin embargo, se sugiere que los investigadores comiencen con 50 muestras durante el primer reconocimiento, para practicar las técnicas y determinar el número de muestras necesarias para coleccionar el porcentaje deseado de especies de hormigas en el área de trabajo (Delabie *et al.* 2000). Dependiendo de los objetivos del estudio pueden adicionarse al protocolo estándar otros métodos complementarios, con el fin de muestrear el mayor número de especies de hormigas como sea posible (Alonso y Agosti 2000; Bestelmeyer *et al.* 2000).

El Protocolo ALL

El arreglo básico del muestreo con el Protocolo ALL comprende un transecto de 200m de longitud (al menos uno) y en él 20 puntos de muestreo separados a una distancia de 10m uno del

otro; el período de tiempo necesario para llevar a cabo el protocolo en campo es de 48 horas y se requiere entre una y dos personas. Los métodos estandarizados empleados en cada

punto de muestreo son técnicas repetibles así:

1. Recolección de un metro cuadrado (1m²) de hojarasca, que posteriormente se tamiza para extraer las hormigas usando una trampa mini-Winkler.
2. Instalación de una trampa de caída.

Un vistazo al Protocolo ALL

A continuación se resumen los aspectos más importantes para la implementación del Protocolo ALL (para mayor información sobre las técnicas de captura de hormigas, los materiales necesarios para el trabajo en campo, la manipulación de las hormigas en laboratorio y la curaduría de colecciones consultar los capítulos doce y trece de este mismo libro y Agosti *et al.* 2000).

Transectos: antes de escoger un transecto particular en el campo, es conveniente caminar a través del área para tener una visión general de la variación en conjunto del ambiente.

Datos ecológicos: adicionalmente a la información estándar que se obtiene de la colección de insectos, pueden registrarse datos ecológicos complementarios. Para cada transecto, pueden describirse los siguientes parámetros: nombre del colector, fecha, selección del transecto, localidad, hábitat, estación, tipo de suelo, temperatura y microhábitat (Capítulos doce y trece).

Etiquetado de muestras de campo: es prioritario etiquetar todas las muestras adecuadamente. La mayoría de las etiquetas pueden hacerse antes de comenzar el trabajo de campo y completarse con los datos de campo en el momento de coleccionar los especímenes. Los viales usados para colecta manual de hormigas pueden llevar también las etiquetas hechas antes del trabajo en campo.

Trampas de caída: para el Protocolo ALL deben disponerse como mínimo 20 trampas de caída y pueden situarse a un metro (1m) de la línea del transecto, en el lado opuesto de donde fue colectada la muestra de hojarasca. Para elaborar estas trampas pueden utilizarse tasas o vasos plásticos con lados lisos, preferiblemente con aberturas del mismo diámetro para estandarizar las muestras (ver capítulo 12).

Muestras de hojarasca y extracción con las mini-Winkler: debe colectarse un metro cuadrado (1m²) de muestra de hojarasca y depositar el cernido en un saco mini-Winkler para extraer las hormigas. El Protocolo ALL requiere al menos de 20 extractores mini-Winkler y un cernidor.

Existen técnicas opcionales que pueden emplearse también para coleccionar más especies de hormigas, como por ejemplo la inspección de troncos caídos, la búsqueda de hormigas en el suelo en un área aproximada de 15 x 15cm (que comprende la búsqueda cavando hasta unos 10cm de profundidad) y la colecta directa.

Separación de las muestras en laboratorio: las hormigas y otros invertebrados colectados pueden separarse del resto de elementos que caen en las muestras usando el método de extracción del agua salada (ver capítulo 12). Después de la separación, las muestras deben lavarse con etanol.

Identificación de las morfoespecies: las hormigas de cada muestra deben separarse de otros invertebrados y ubicarse en un vial separado, para luego ser identificadas y separadas hasta el nivel específico o discriminadas por morfoespecies según el caso.

Requerimientos de tiempo: para aplicar el Protocolo ALL en campo son necesarios como mínimo tres días. Las muestras de hojarasca deben permanecer en el extractor de la mini-Winkler por un período mínimo de 48 horas y las trampas de caída deben dejarse instaladas en campo por el mismo espacio de tiempo. Sin embargo, ambos métodos pueden dejarse instalados el tiempo que se desee, pero las muestras deben ser colectadas a las 48 horas para que sean estándar y comparables. Si se dejan más tiempo puede colectarse más especies, pero los beneficios pueden sopesarse con las ventajas de instalar más transectos en lugar de usar más tiempo. Para inventarios es recomendable instalar más de un transecto y pueden obtenerse curvas de acumulación de especies por muestra y por transecto. Esta metodología da una aproximación a la revisión de la fracción de fauna de hormigas muestreada y puede ayudar a determinar si son necesarios o no más transectos. Los métodos de muestreo adicionales (inspección de troncos caídos, búsqueda en el suelo y colecta manual directa) pueden emplearse también para maximizar la captura de la diversidad de hormigas de la zona.

Cronograma: en esta sección se da una estimación de la cantidad de tiempo requerido por una persona para llevar a cabo el Protocolo ALL. Se recomienda que dos personas apliquen el protocolo juntas, para facilitar y agilizar la colecta de la hojarasca, el tamizado y otras tareas. El tiempo total estimado para el muestreo, procesamiento e identificación de los especímenes de hormigas de un transecto es de 180 horas de trabajo para un solo profesional.

Trabajo de campo: los tiempos están consignados en horas

	Una Persona	Dos Personas
DÍA UNO		
<i>Mañana</i>		
1. Trazar el transecto	1.5	1.0
2. Instalar las trampas de caída	1.5	1.0
3. Colectar las muestras de hojarasca	5.0	3.0
<i>Medio día</i>		
1. Instalar las mini-Winkler	3.0	2.0
<i>Tarde</i>		
1. Colectar directamente de forma manual	1.0	1.0
Total	12.0	8.0
DÍA DOS		
Dejar las trampas de caída en campo y las trampas mini-Winkler instaladas con la muestra tamizada		
DÍA TRES		
<i>Mañana</i>		
1. Inspeccionar troncos caídos	1.0	1.0
2. Colectar directamente de forma manual	1.0	1.0
3. Buscar en el suelo	1.0	1.0
<i>Tarde</i>		
1. Analizar las muestras de suelo	2.0	1.0
2. Recoger las trampas de caída	2.0	1.5
3. Recoger las muestras de las mini-Winkler	2.0	1.5
4. Etiquetar todas las muestras	0.5	0.5
Total	9.5	7.5

Trabajo de laboratorio, identificación y análisis:

Actividad	horas
Montaje, etiquetado e identificación de especímenes de las mini Winkler	60 horas
Montaje, etiquetado e identificación de especímenes de las trampas de caída	60 horas
Montaje, etiquetado e identificación de especímenes de otras muestras	10 horas
Organización y análisis de los datos	10 horas
Total	140 horas

Los datos sobre diversidad de hormigas colectados usando este protocolo, pueden ser compilados y comparados proporcionando de ese modo el contexto necesario para comenzar a encontrar patrones globales de diversidad de hormigas. Se anima a los investigadores que usen el Protocolo

ALL a depositar sus datos y consultar los de otros investigadores, en la página web de insectos sociales (http://research.amnh.org/entomology/social_insects/) para la inclusión en una base de datos global en diversidad de hormigas.

Literatura citada

- Agosti, D., J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz (eds). 2000. *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. x + 280 pp. Smithsonian Institution Press.
- Alonso, L. E. y D. Agosti. 2000. Biodiversity Studies, Monitoring, and Ants: An Overview, pp.1-8 in D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.
- Bestelmeyer, B. T., D. Agosti, L. E. Alonso, C. R. F. Brandão, W. L. Brown Jr., J. H. C. Delabie y R. Silvestre. 2000. Field Techniques for the Study of Ground-Dwelling Ants: An Overview, Description, and Evaluation, pp.122-144 in D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso and T. R. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.
- Delabie, J. H. C., B. L. Fisher, J. D. Majer y I. W. Wright. 2000. Sampling Effort and Choice of Methods, pp.145-154 in D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso and T. R. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.

Anexo 2

Listado de museos con colecciones de hormigas

C. Lauk, C.R.F. Brandão y D. Agosti

Colecciones en Sudamérica

Las colecciones son importantes para la identificación de hormigas por dos motivos principales. Uno es el de las colecciones como depositarias de especímenes tipo, y el otro es como colecciones de referencia, las cuales normalmente se enfocan en las faunas locales. Muchas hormigas fueron objeto de descripción por parte de investigadores de Norteamérica o Europa, por lo cual muchos de los tipos están en colecciones de esas áreas, colecciones que están listadas en la segunda parte de este anexo. Estas no deben ser consultadas por personas tan sólo interesadas en el nombre de una hormiga. En esta situación es mejor visitar la colección local más cercana, y familiarizarse con sus especímenes. Sin embargo, hay que estar atentos pues estas colecciones no necesariamente están atendidas todo el tiempo, y así los nombres de dichas colecciones deben chequearse y actualizarse en bases de datos como *antbase.org*. Más aún, es importante leer las descripciones y usar las claves, para estar seguro que se use el carácter apropiado para identificar una hormiga (Capítulo 15): mucha de esta información puede obtenerse de *antbase.org*.

Las colecciones son entes vivientes, mejorados por la adición continua de nuevos especímenes, por no hablar de la necesidad de depositar ejemplares testigo de estudios locales.

Esta lista se basa en Brandão (2000). El número de especies descritas por los autores se ha tomado de *antbase* y cuenta para los primeros autores. Los tipos de autores recientes están en varias colecciones, lo que significa que hay que estar pendiente de la literatura original para establecer el sitio de depósito de material tipo.

Argentina

Acrónimo:	IMLA	e-mail:	tablado@mail.retina.ar (Alejandro Tablado, Curador en Jefe)
Dirección:	Fundación e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 251, 4000, Tucumán	www:	http://www.macn.secyt.gov.ar/
Contacto:	Dra. Fabiana Cuezco	Acrónimo:	MLPA
e-mail:	ccuezco@uolsinectis.com.ar	Dirección:	Museo de de la Plata, Universidad Nacional de la Plata, Paseo del Bosque, 1900 La Plata
www:	http://www.csnat.unt.edu.ar/	Contacto:	Dra. Norma Díaz (Jefe del Deartamento de Entomología)
Acrónimo:	MACN	e-mail:	ndiaz@museo.fcnym.unlp.edu.ar
Dirección:	Museo Argentino de Ciencias Naturales, Avda. Angel Gallardo 470, (c. c. 220, suc. 5) 1405 Buenos Aires	www:	http://www.fcnym.unlp.edu.ar/abamuse.html
Contacto:	Dr. Axel Bachmann (Curador de la Colección Entomológica)		

Brasil

Acrónimo:	CPDC	Contacto:	Dr. Jacques Delabie
Dirección:	Centro de Pesquisas do Cacau, Comissão Executiva do Plano de Lavoura Cacaueira (CEPLAC), C. P. 7, Itabuna, BA, 45600	e-mail:	delabie@cepec.gov.br
		www:	http://www.cepec.gov.br/mirmecologia/principal.htm

Acrónimo: **DZIB**
Dirección: Departamento de Zoologia, UNICAMP, C. P. 1170, Campinas, SP, 13100
Contactos: Drs. W. W. Benson and P. S. Oliveira
e-mail: wbenson@unicamp.br and ps@unicamp.br
www: <http://www.ib.unicamp.br/institucional/departamentos/zoologia/>

Acrónimo: **DZUP**
Dirección: Museu de Entomologia Pe. Jesus Santiago Moure, Universidade Federal do Paraná, C. P. 19020, Curitiba, PR, 81531-970

Acrónimo: **FIOC**
Dirección: Fundação Instituto Oswaldo Cruz, Av. Brasil 4365, C. P. 926, Rio de Janeiro, RJ, 20000
Contacto: Sebastião José de Oliveira (Jefe del Departamento de Entomología)
e-mail: sjolivei@ioc.fiocruz.br
www: <http://www.ioc.fiocruz.br/>

Acrónimo: **IBUS**
Dirección: Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, antiga Rod. Rio-São Paulo Km 47, Seropédica, RJ, 23460
Contacto: Dr. Antonio Mayhé-Nunes
e-mail: amayhe@ufrj.br
www: <http://www.ufrj.br/institutos/ib/inicio.htm>

Acrónimo: **IBSP**
Dirección: Instituto Biológico, Secretaria de Agricultura, Av. Conselheiro Rodrigues Alves 1252, São Paulo, SP, 04604
Contacto: Prof. Eliana Bergamasco

Acrónimo: **INPA**
Dirección: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, estrada do Aleixo, 1756, C. P. 478, Manaus, AM, 69.011
Contacto: Maria José do Nascimento Lopes (Coordinador del Programa de Investigación en Entomología)
e-mail: ferreira@inpa.gov.br
www: <http://www.inpa.gov.br/>

Acrónimo: **MPEG**
Dirección: Museu Paraense "Emílio Goeldi", C. P. 399, Belém, PA, 66000
Contacto: Dra. Ana Y. Harada
www: <http://www.museu-goeldi.br/>

Acrónimo: **MZSP**
Dirección: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Av. Nazaré 481, São Paulo, SP, 04263-000
Contacto: Dr. Carlos Roberto F. Brandão
e-mail: crfbrand@usp.br
www: <http://www.mz.usp.br/>

Acrónimo: **QBUM**
Dirección: Museu Nacional, Quinta da Boa Vista, São Cristovão, Rio de Janeiro, RJ, 20942
Contacto: Miguel Angel Monné-Barrios (Responsable de Hymenoptera)
e-mail: monne@uol.com.br
www: <http://acd.ufrj.br/~museuhp/>

Acrónimo: **UFVB**
Dirección: Museu de Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 36570
Contactos: Drs. Evaldo Vilela y Teresinha Della Lúcia
e-mail: evilela@mail.ufv.br and tdlucia@mail.ufv.br
www: http://www.insecta.ufv.br/Entomologia/ent/Ent_ufv.html (Departamento de Entomología de la Universidad Federal de Viçosa)

Chile

Acrónimo: **MNNC**
Dirección: Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787, Santiago
Contacto: Dra. Fresias Rochas A.
e-mail: frojas@mnhm.cl
www: <http://www.mnhn.cl/>

Acrónimo: **UCCC**
Dirección: Departamento de Zoologia, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 2407, Apartado Postal 10, Concepción, Chile
Contacto: Dr. Andres Angulo-Ormeso
e-mail: aangulo@halcon.dpi.udec.ch
www: <http://www.natura.udec.cl/departamentos/zoologia/>

Colombia

Acrónimo: **CELM**
 Dirección: Colección Entomológica “Luís María Murillo”, Instituto Colombiano Agropecuario, Tibaitabá. Apartado Aéreo 151123 (El Dorado), Bogotá

Contacto: Dr. Aristóbulo López
 www: <http://www.ica.gov.co/>

Acrónimo: **IaH**
 Dirección: Instituto Humboldt, Villa de Leyva, Apartado Aéreo 8693, Bogotá, D. C.,

Contacto: Fernando Fernández C.
 e-mail: ffernandez@humboldt.org.co
 www: <http://www.humboldt.org.co/>

Acrónimo: **UDVC**
 Dirección: Departamento de Biología, Universidad del

Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Valle.
 Dra. Patricia Chacón de Ulloa
 e-mail: pachacon@uniweb.net.co
 www: <http://biologos.univalle.edu.co/>

Acrónimo: **UNCB**
 Dirección: Museo de Historia Natural, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá D.C.
 Contacto: Profesor Fernando Fernández C.
 e-mail: ffernandezca@unal.edu.co
 www: <http://www.icn.unal.edu.co/>

Acrónimo: **UNCM**
 Dirección: Museo de Entomología “Francisco Luis Gallego”, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Apartado Aéreo 3840, Medellín
 www: <http://www.unalmed.edu.co/>

Costa Rica

Acrónimo: **INBC**
 Dirección: Instituto Nacional de Biodiversidad, Apdo. 22-3100, Santo Domingo de Heredia, 3100, Heredia

Contacto: Jesús Ugalde (Curador Hymenoptera)
 www: <http://www.inbio.ac.cr/>

Acrónimo: **MUCR**
 Dirección: Museo de Insectos, Universidad de Costa Rica, Ciudad Universitaria, San José
 Contacto: Dr. Paul Hanson (Curador Hymenoptera)
 www: <http://cariari.ucr.ac.cr/~insectos/intro.htm>

Cuba

Acrónimo: **IZAC**
 Dirección: Instituto de Zoología, Academia de Ciencias de Cuba, Capitolio Nacional La Habana 2, Ciudad de la Habana 10200
 www: <http://www.cuba.cu/ciencia/acc/index0.htm>

Acrónimo: **MHNC**
 Dirección: Museo Nacional de Historia Natural, Capitolio Nacional La Habana 2, Ciudad de la Habana 10200
 www: <http://www.cuba.cu/ciencia/citma/ama/museo/>

Ecuador

Acrónimo: **QCAZ**
 Dirección: Museu Zoológico da Pontificia Universidad Católica del Ecuador, 12 de Octubre y Roca, Apartado 2184, Quito

Contactos: Dr. Giovanni Onore y Patricio Ponce
 e-mail: gonore@puceui.puce.edu.ec
 www: <http://www.puce.edu.ec/Zoologia/>

México

Acrónimo: **MCMC**
 Dirección: Museo de Historia Natural de la Ciudad de México, Apartado Postal 18845,

Delegación Miguel Hidalgo, México 11800, D. F.
 www: <http://www.sma.df.gob.mx/mhn/mhn1.html>

Acrónimo: **UNAM**
Dirección: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70133, México 04510, D. F.

Contacto: Dra. Julieta Ramos Elorduy
e-mail: relorduy@ibiologia.unam.mx
www: <http://www.ibiologia.unam.mx/>

Nicaragua

Acrónimo: **SEAN**
Dirección: Museo Entomológico, SEA, Apartado Aéreo 527, León

Contacto: Dr. Jean-Michel Maes
e-mail: jmmaes@ibw.com.ni

Panamá

Acrónimo: **MIUP**
Dirección: Dr. Graham B. Fairchild Museo de Invertebrados, Universidad de Panamá, Estafeta Universitaria, Panamá

Contacto: Dr. Diomedes Quintero-Arias
e-mail: quinterd@tivoli.si.edu

Perú

Acrónimo: **MUSM**
Dirección: Museo de Historia Natural "Javier Prado", Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Av. Arenales

1267, Apartado Postal 11-0434, Lima 14
www: <http://www.unmsm.edu.pe/hnatural.htm>

Uruguay

Acrónimo: **UYIC**
Dirección: Museo de Entomología, Departamento de Artrópodos, Facultad de Humanidades y

Ciencias, Tristán Narvaja 1676, C. C. 10773, Montevideo

Venezuela

Acrónimo: **MIZA**
Dirección: Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Apartado Postal 4579, Maracay 2010A
Contacto: Dr. John E. Lattke
e-mail: piquihuye@fastmail.com
www: <http://www.miza-fpolar.info.ve>

Acrónimo: **USBC**
Dirección: Departamento de Biología de Organismos, Universidad Simón Bolívar, Apartado Postal 80659, Caracas
Contacto: Dr. Klaus Jaffe
e-mail: kjaffe@usb.ve kjaffe@usb.edu.ve
www: <http://www.usb.ve/>

Colecciones más importantes con tipos depositados

Geneva, Suiza

Colección: Augusto Forel (3986 taxa descritos)
Acrónimo: **MHNG**
Dirección: Museum d'Histoire Naturelle, route de Malagnou, Case postale 434, CH-1211

Contacto: Geneva
Dr. Bernhard Merz (Curador de Hymenoptera)
e-mail: bernhard.merz@mhn.ville-ge.ch
www: <http://www.geneva-city.ch/musinfo/mhng/>

Basilea, Suiza

Colección: Felix Santschi (2267 taxa descritos)

Acrónimo: **NHMB**
 Dirección: Naturhistorisches Museum,
 Augustinergasse 2, CH-4001 Basel
 Contacto: Dr. Daniel Burckhardt
 e-mail: daniel.burckhardt@unibas.ch
 www: <http://www.unibas.ch/museum/nmb/>

Cambridge (Massachusetts), Estados Unidos de América

Colecciones: William M. Wheeler (1360 taxa descritos, junto con USNM)
 William Mann (279 taxa descritos, junto con USNM)
 William L. Brown Jr. (220 taxa descritos)
 M.R. Smith (90 taxa descritos, junto con USNM)
 Edward O. Wilson (83 taxa descritos)
 Finzi (31 taxa descritos)

Acrónimo: **MCZC**
 Dirección: Museum of Comparative Zoology, Harvard University, 26 Oxford Street, Cambridge, Massachusetts 02138
 Contactos: Dr. Edward O. Wilson, Gary Alpert, Stefan Cover
 e-mails: ewilson@oeb.harvard.edu, gary_alpert@harvard.edu, cover@oeb.harvard.edu
 www: <http://www.mcz.harvard.edu/>
 Base de Datos de tipos: <http://mcz-28168.oeb.harvard.edu/mcztypedb.htm>

Genoa, Italia

Collection: Carlo Emery (1842 taxa descritos)

Acrónimo: **MCSN**
 Dirección: Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria", via Brigata Liguria 9, I-16121, Genoa

Contacto: Dr. Valter Raineri
 phone: +39.10.564567
 www: <http://www.comune.genova.it/turismo/musei/naturale/naturale.htm>

Washington, Estados Unidos de América

Colecciones: William M. Wheeler (1360 taxa descritos, junto con MCZC)
 William Mann (279 taxa descritos, junto con MCZC)
 M.R. Smith (90 taxa descritos, junto con MCZC)

Acrónimo: **USNM**
 Dirección: United States National Museum of Natural History, Washington D.C. 20560
 Contactos: Dr. David R. Smith y Dr. Ted Schultz
 e-mails: dsmith@sel.barc.usda.gov and schultz@lms.si.edu
 www: <http://www.mnh.si.edu/>

Londres, Reino Unido

Colecciones: Barry Bolton (835 taxa descritos; muchos en MHNG, MCZC)
 Frederick Smith (701 taxa descritos)
 Horace Donisthorpe (359 taxa descritos)

Acrónimo: **BMNH**
 Dirección: The Natural History Museum, Cromwell Road, South Kensington, SW7 5BD London
 Contacto: Barry Bolton
 e-mail: bb@nhm.ac.uk
 www: <http://www.nhm.ac.uk/>

Viena, Austria

Collección: Gustav Mayr (707 taxa descritos)
Acrónimo: **NHMW**
Dirección: Naturhistorisches Museum Wien, Postfach
417, Burgring 7, 1014 Vienna

Contacto: Dr. Stefan Schoedl
e-mail: stefan.schoedl@nhm-wien.ac.at
www: <http://www.nhm-wien.ac.at>

São Paulo, Brasil

Colecciones: Thomas Borgmeier (151 taxa descritos)
Walter Kempf (133 taxa descritos)
Carlos Roberto F. Brandão (16 taxa descritos)

Acrónimo: **MZSP**
Dirección: Museu de Zoologia da Universidade
de São Paulo, Av. Nazaré 481, São Paulo,
SP, 04263-000
Contacto: Dr. Carlos Roberto F. Brandão
e-mail: crfbrand@usp.br
www: <http://www.mz.usp.br/>

Literatura citada

Brandão, C.R.F. 2000. Major regional and type collections of ants (Formicidae) of the World and sources for the Identification of species, pp. 172-185 *en* D. Agosti, J. Majer, L. Alonso y T. Schultz, eds., *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., E.E.U.U., 280 pp.