

A detailed scientific illustration of an ant's head and legs. The head is shown in profile, facing right, with large mandibles and antennae. The legs are segmented and covered in fine hairs. The illustration uses a color palette of yellow, orange, and black, with fine stippling for shading and texture. The background is white.

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. Cuezco	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

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 metapleuraleal 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. Pigidio 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, Ochetomyrmecini, 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*, *Myocepurus*, *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

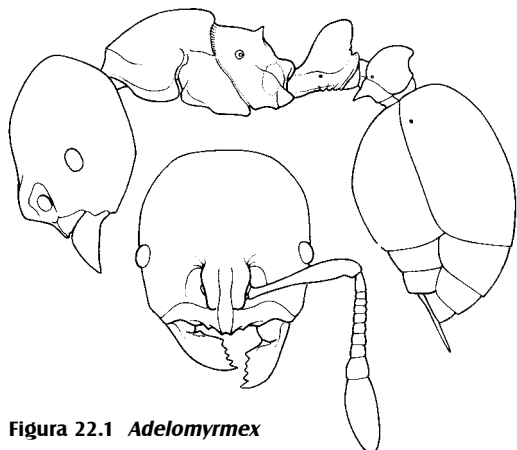


Figura 22.1 *Adelomyrmex*

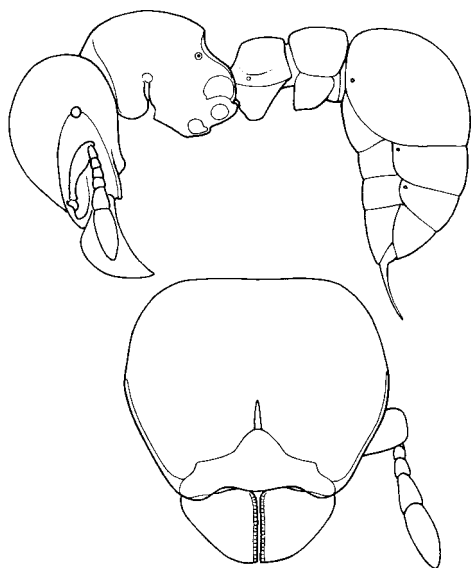


Figura 22.2 *Tatuidris*

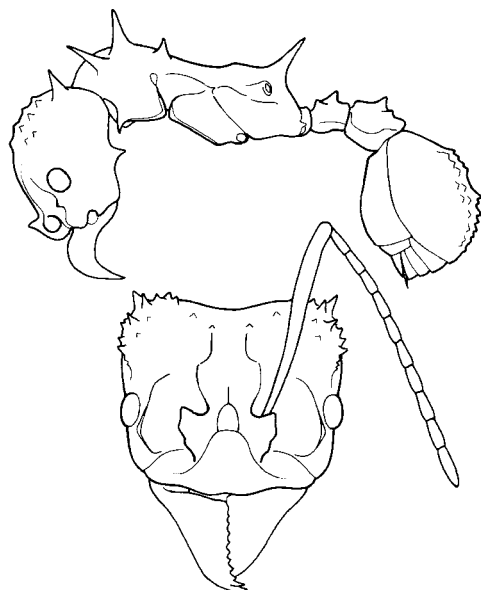


Figura 22.3 *Acromyrmex*

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 sécil. 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 escobas antenales, pecíolo sécil, 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

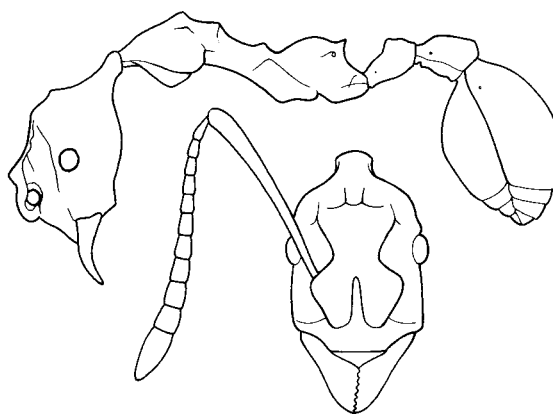


Figura 22.4 *Apterostigma*

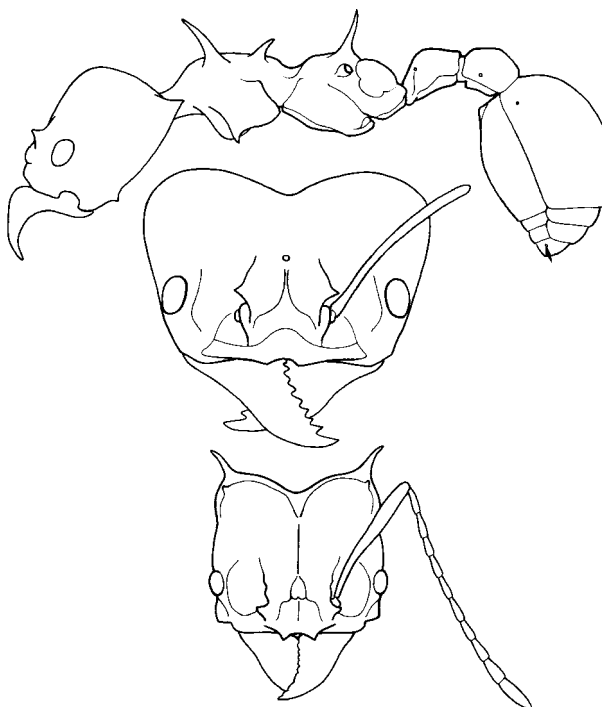


Figura 22.5 *Atta*

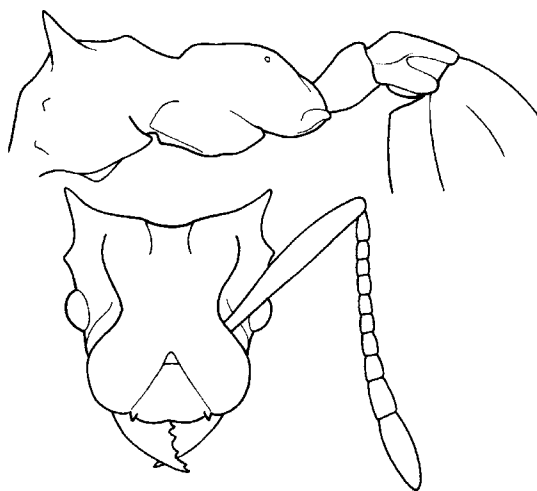
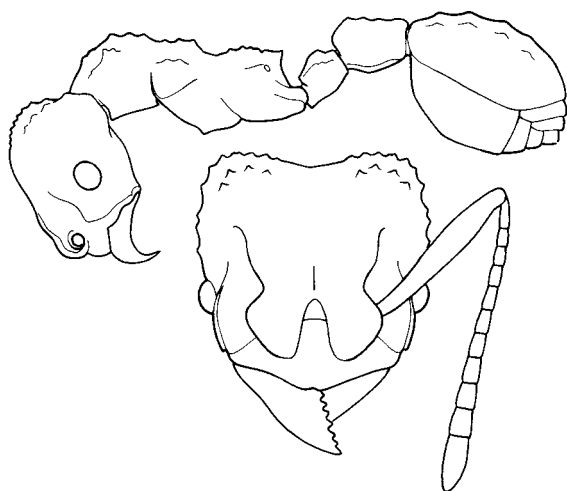
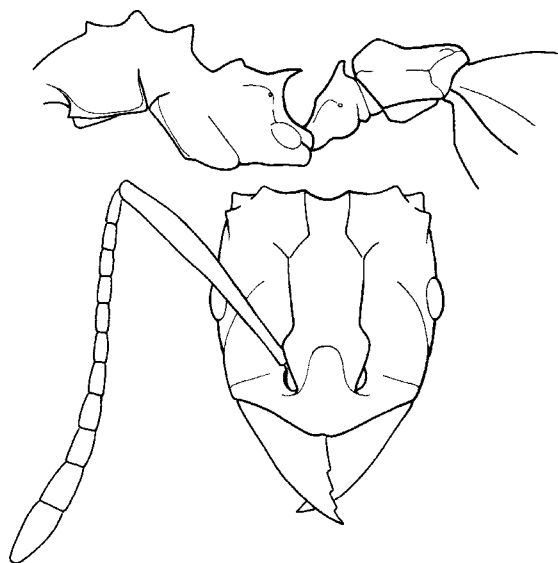
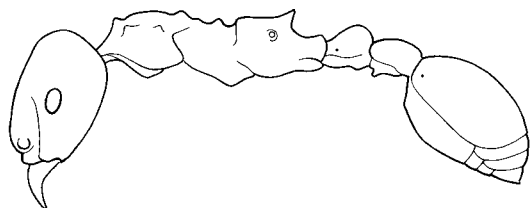


Figura 22.6 *Cyphomyrmex*

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.

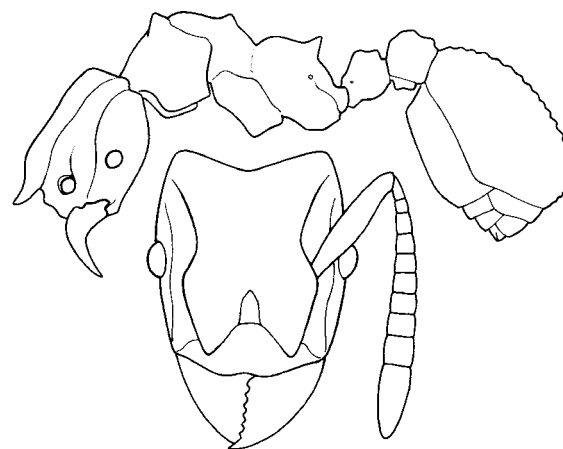


Figura 22.10 *Mycetosoritis*

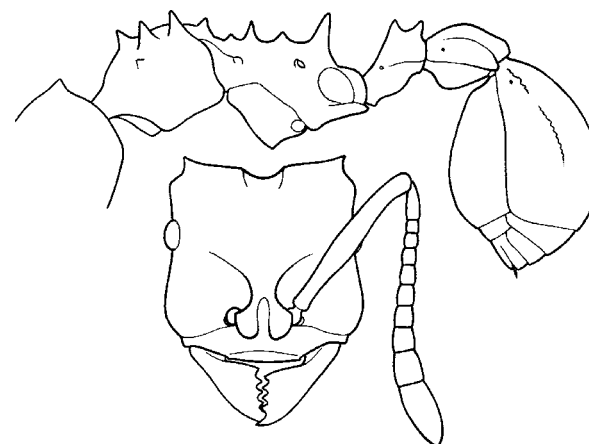


Figura 22.11 *Mycocepurus*

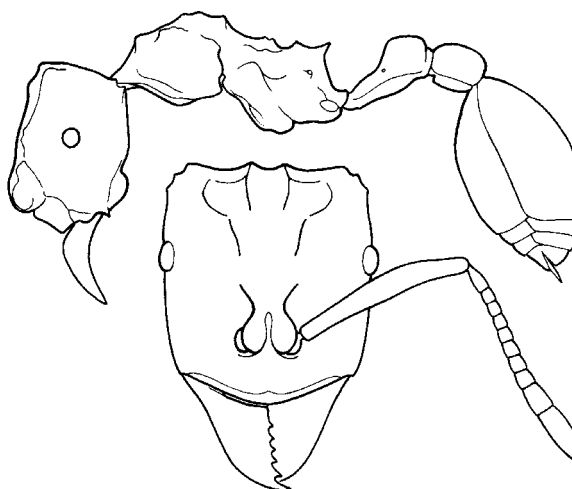
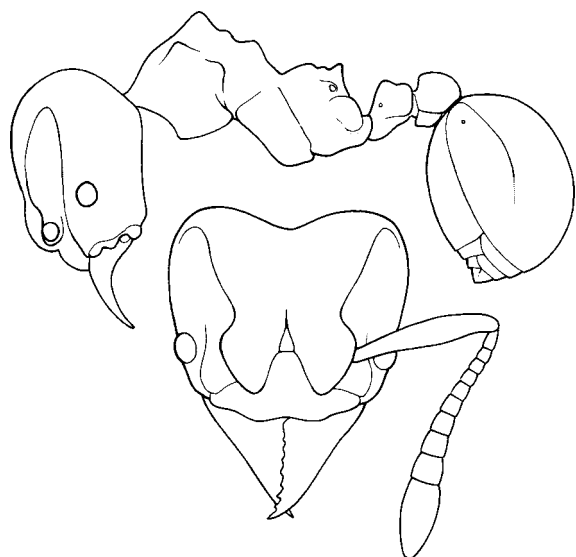
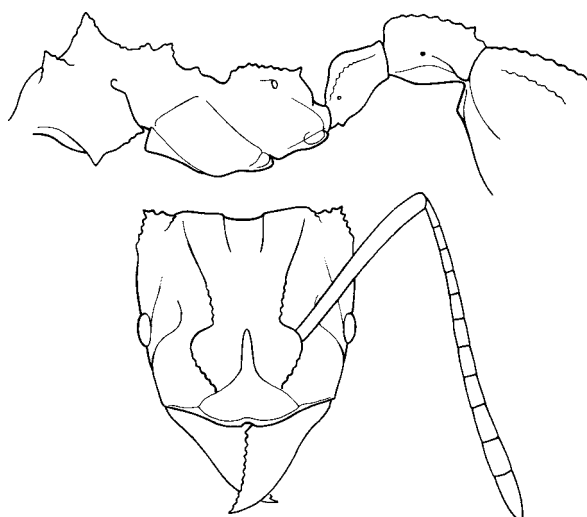
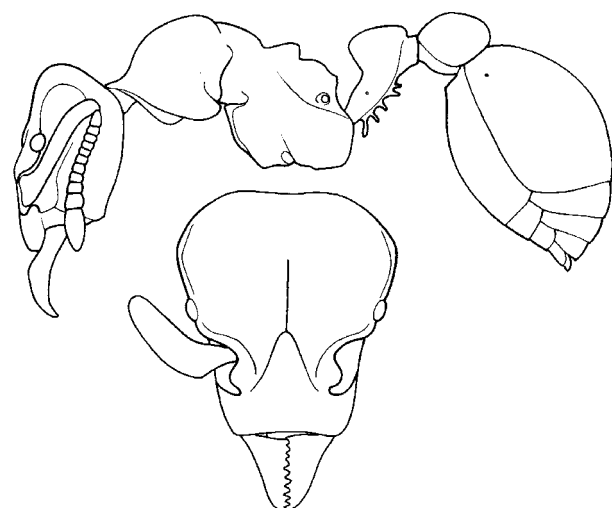


Figura 22.12 *Myrmicocrypta*

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.

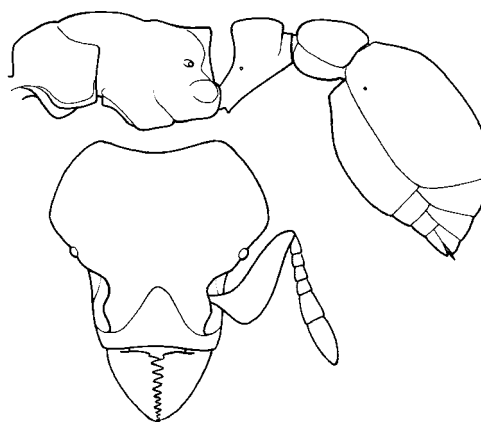


Figura 22.16 *Eurhopalothrix*

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.

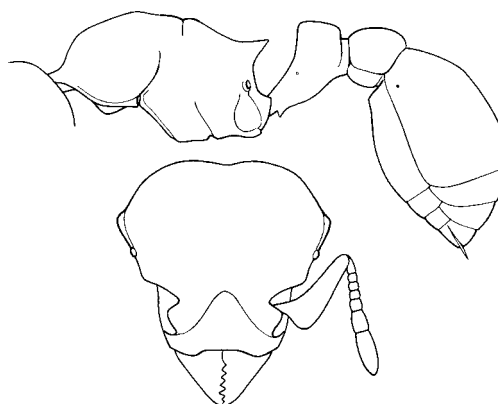


Figura 22.17 *Octostruma*

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).

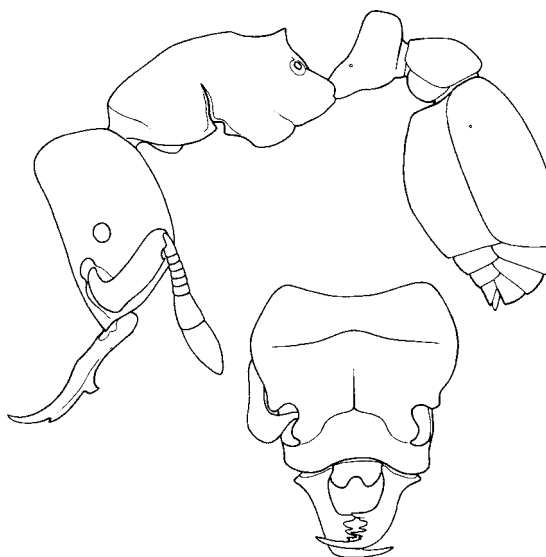


Figura 22.18 *Protalaridris*

Género *Rhopalothrix* Mayr (Figura 22.19)

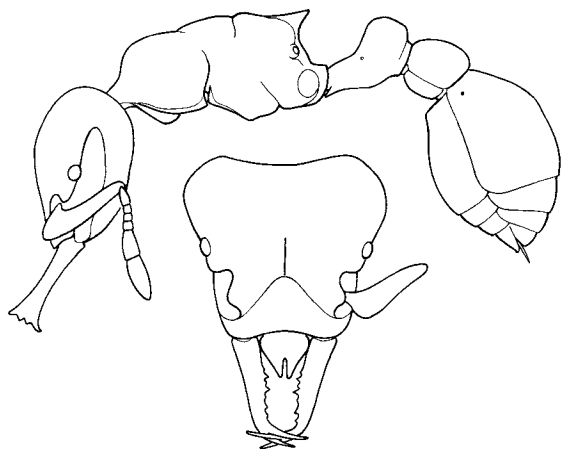
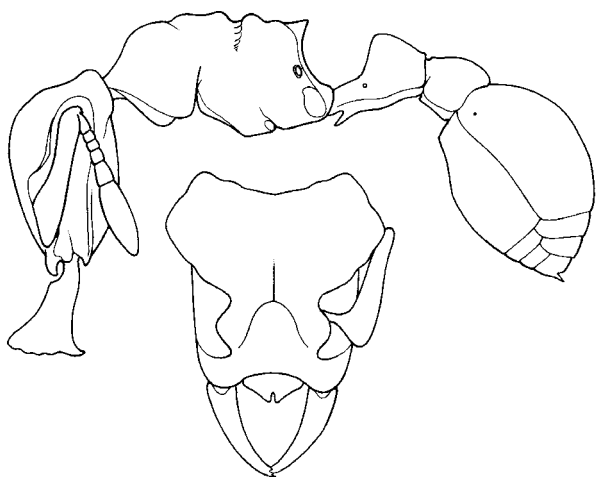
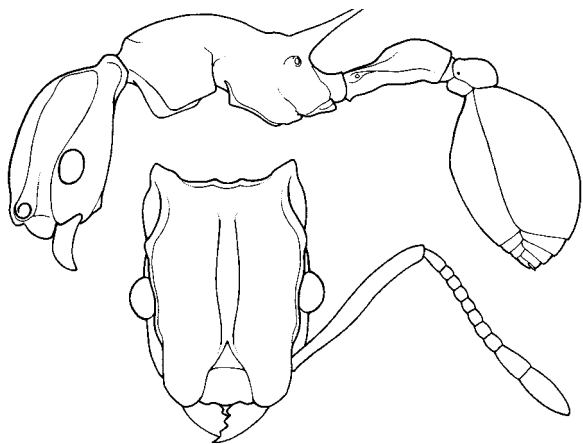
Antena de 7 segmentos, mandíbulas lineares. Cada mandíbula con un diente largo y conspicuo cerca al ápice. Revisión en Brown y Kempf (1960), quienes reconocen ocho especies para la región Neotropical.

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, peciolo y pospeciolo. 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 cíleo 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.

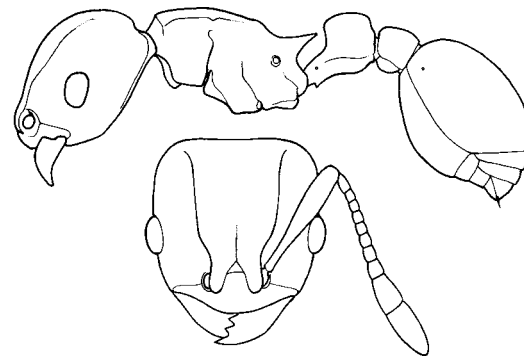


Figura 22.22 *Wasmannia*

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.

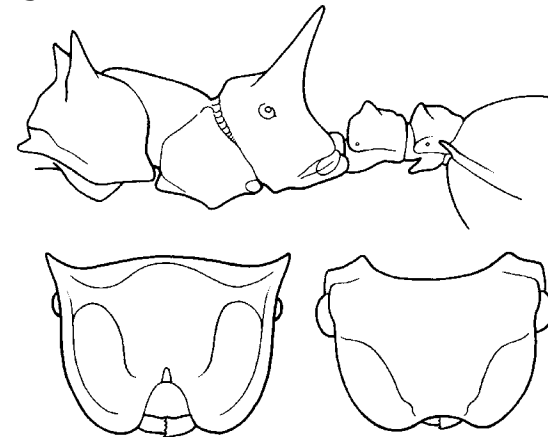


Figura 22.23 *Cephalotes*

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.

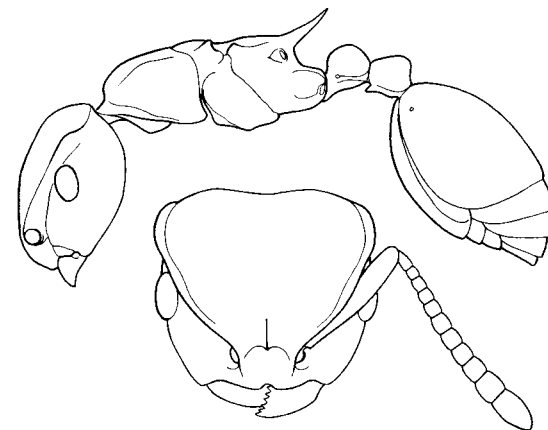


Figura 22.24 *Procryptocerus*

Tribu Dacetini

Parte del grupo de tribus Dacetini (véase sinapomorfias en Basicerotini). Bolton (1998) propuso dos sinapomorfias 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.

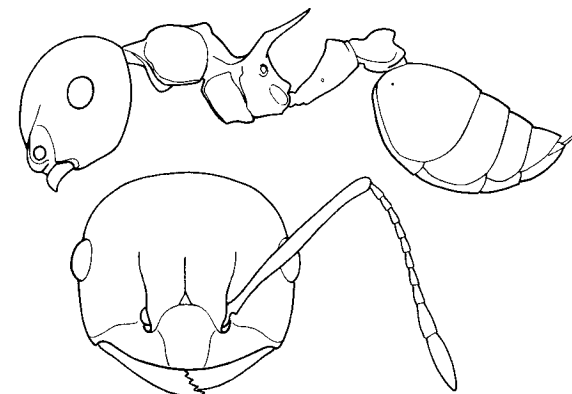
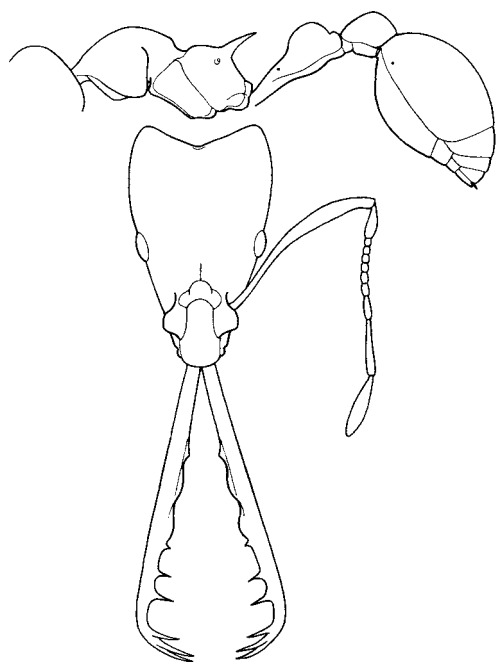
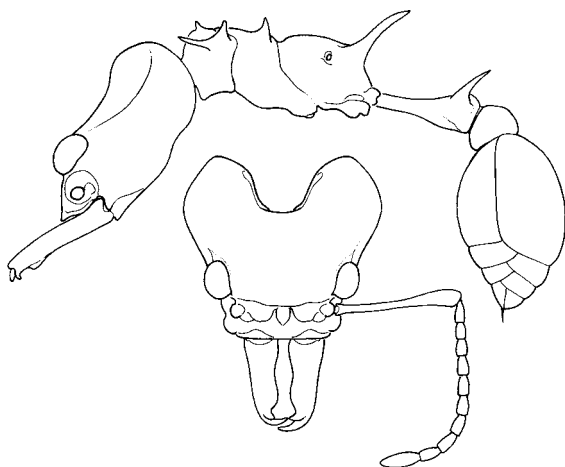
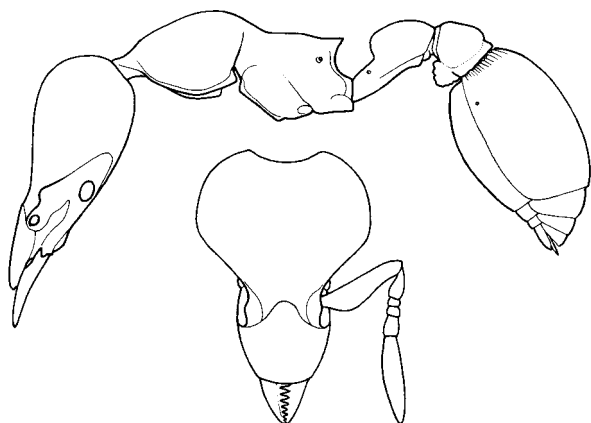


Figura 22.25 *Crematogaster*

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

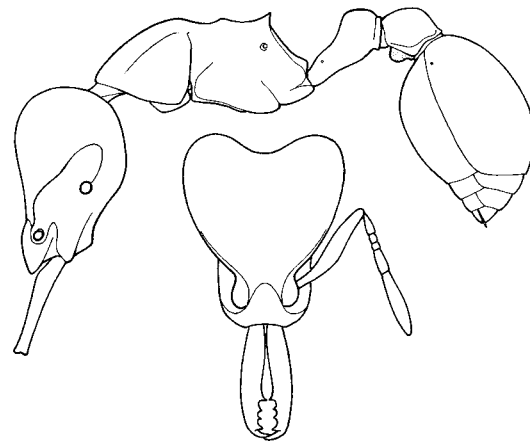


Figura 22.29 *Strumigenys*

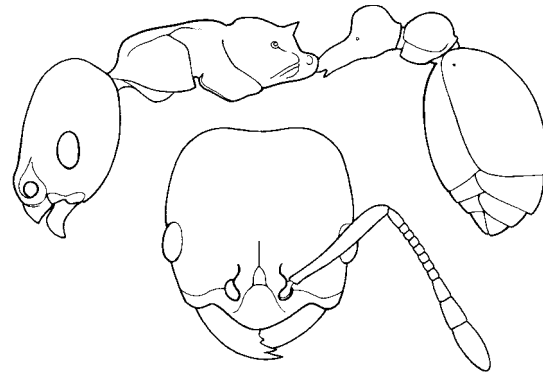


Figura 22.30 *Cardiocondyla*

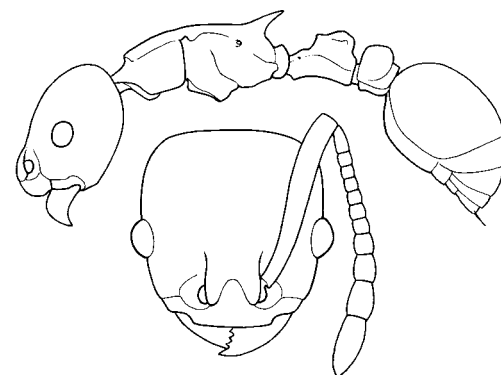
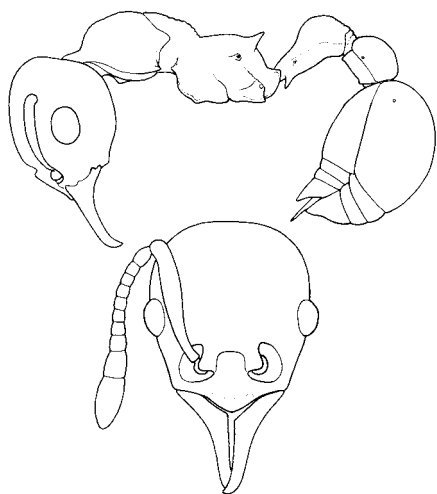
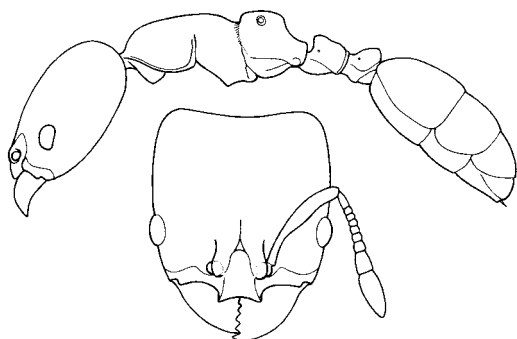
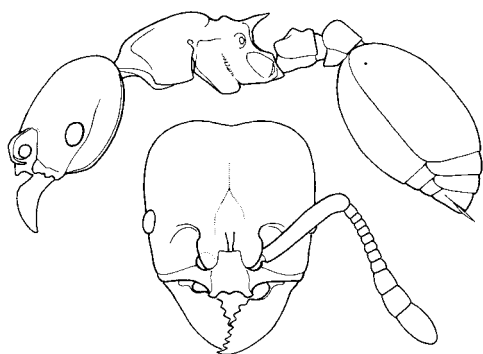
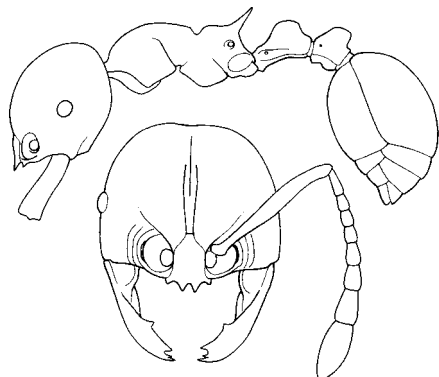


Figura 22.31 *Leptothorax*

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*.

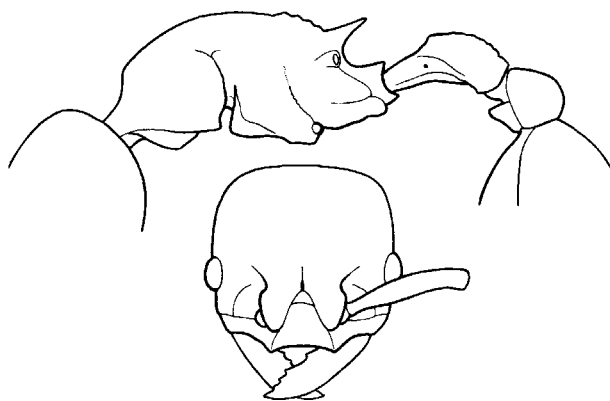


Figura 22.36 *Hylomyrma*

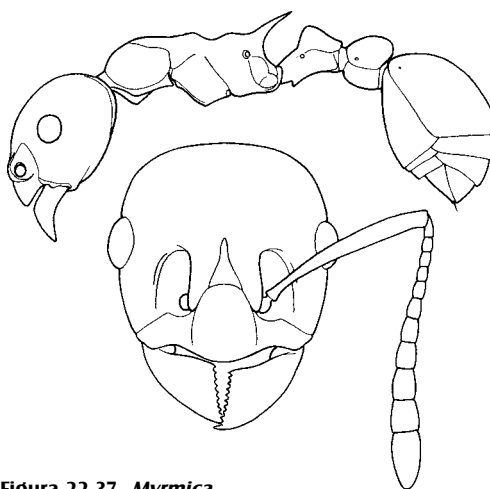


Figura 22.37 *Myrmica*

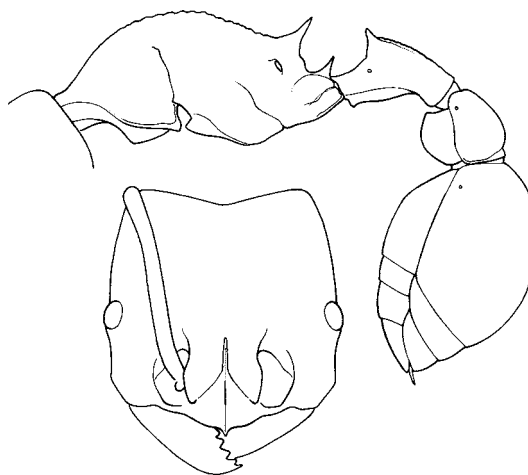
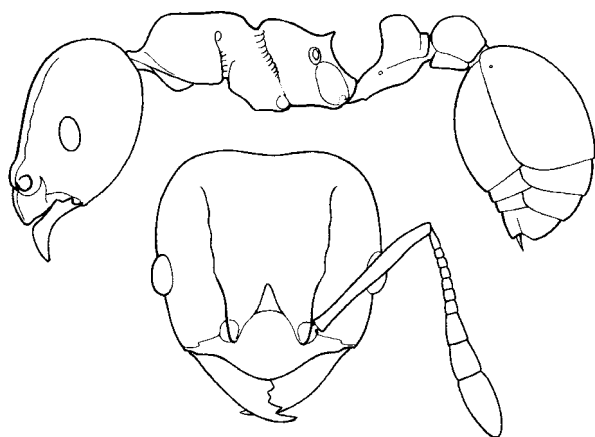
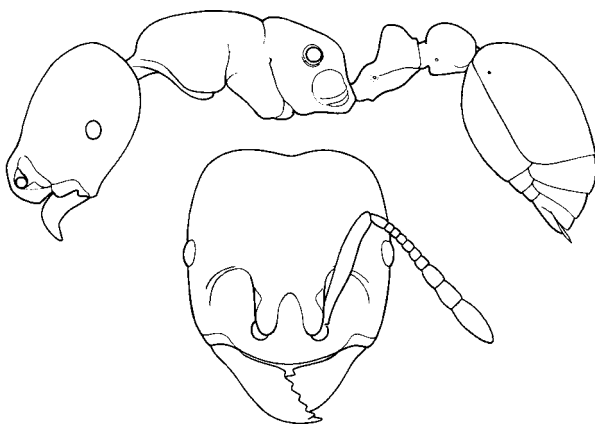
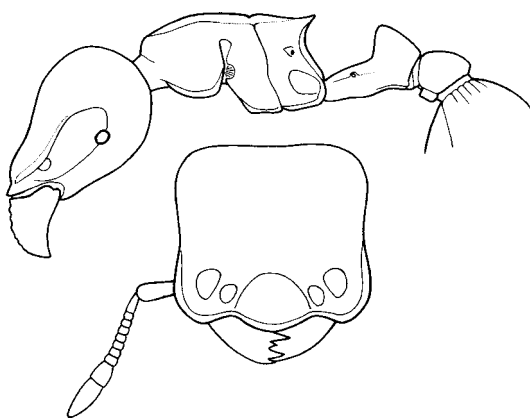


Figura 22.38 *Pogonomyrmex*

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 clípeo, el cual resalta de los demás pelos del clípeo. No hay surcos antenales. Las antenas nunca son de

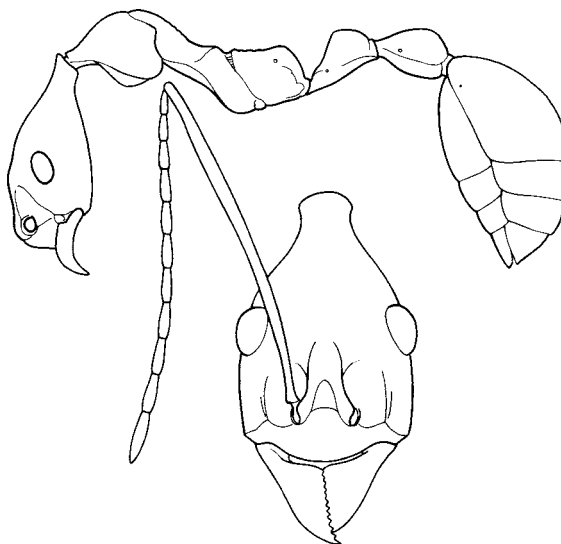


Figura 22.42 *Aphaenogaster*

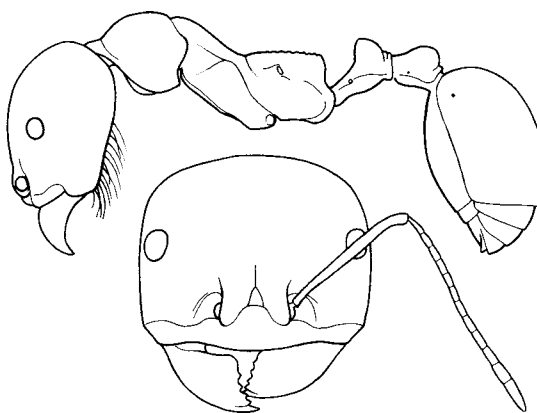


Figura 22.43 *Messor*

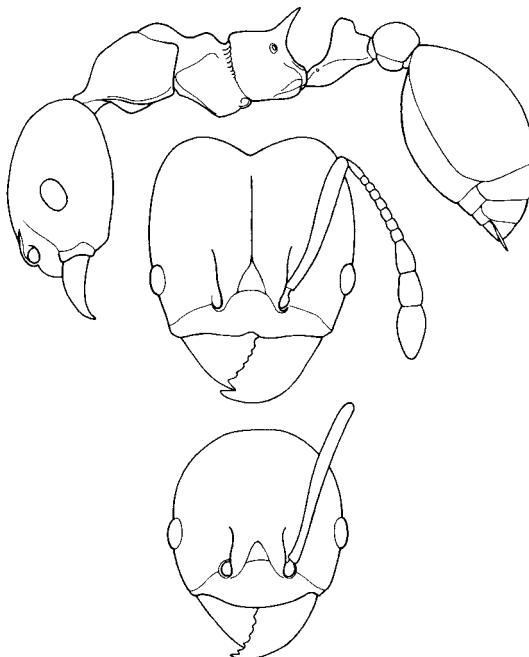
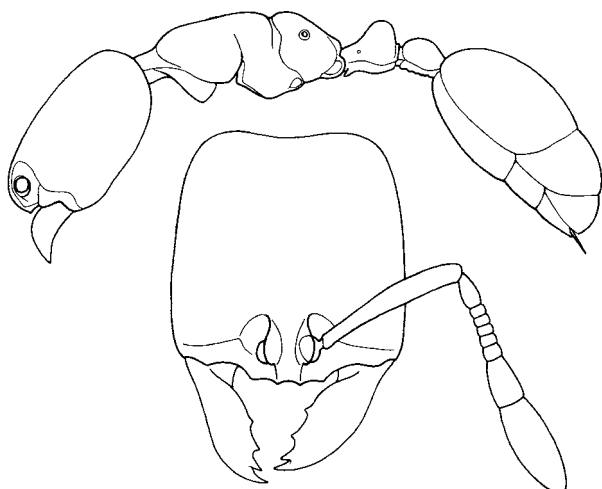
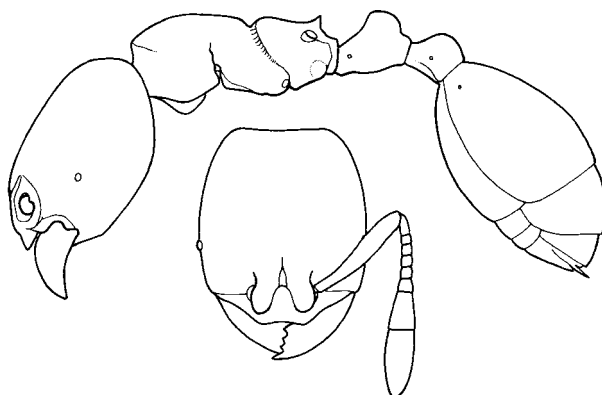
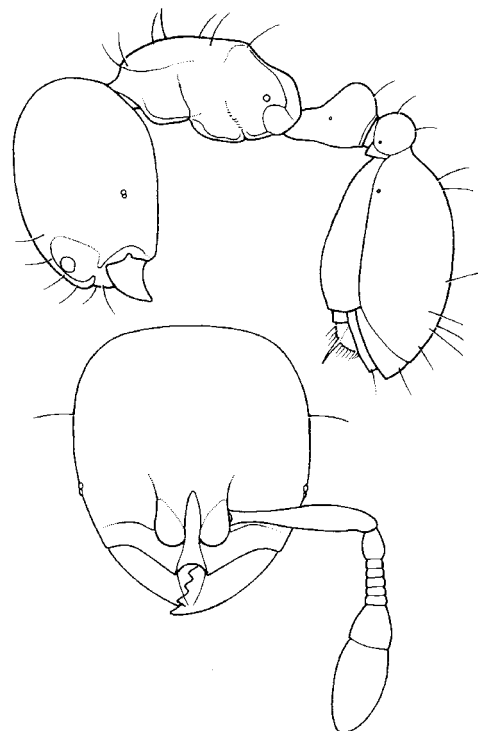


Figura 22.44 *Pheidole*

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 clípeo 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.

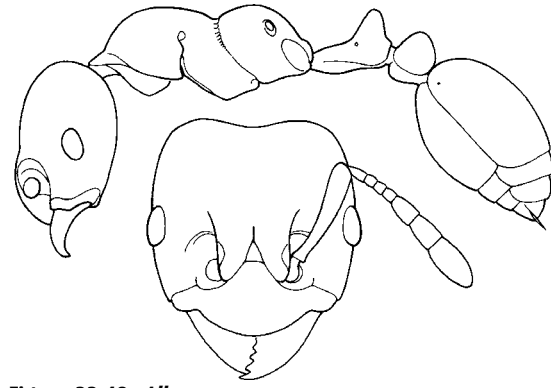


Figura 22.48 *Allomerus*

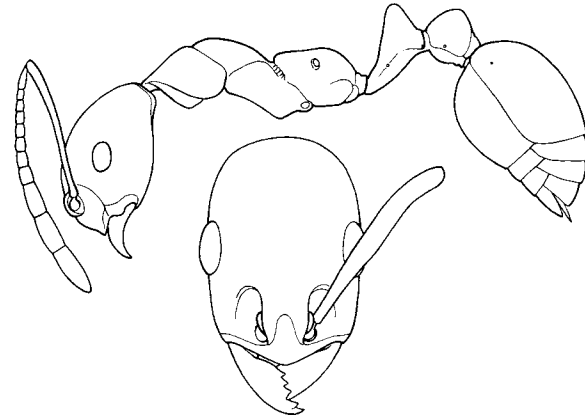


Figura 22.49 *Megalomyrmex*

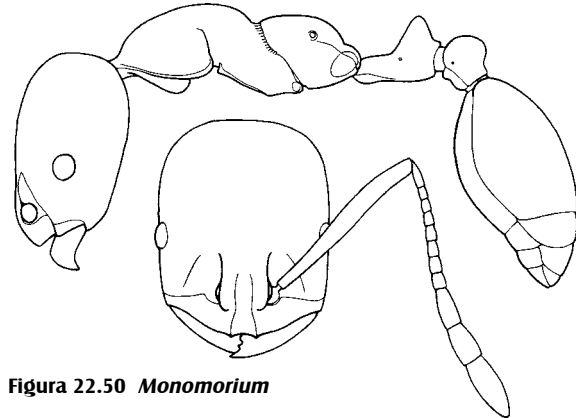


Figura 22.50 *Monomorium*

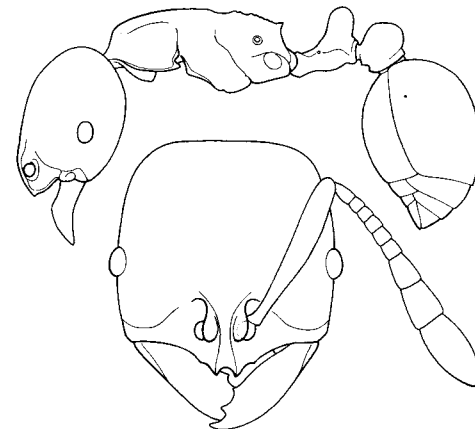
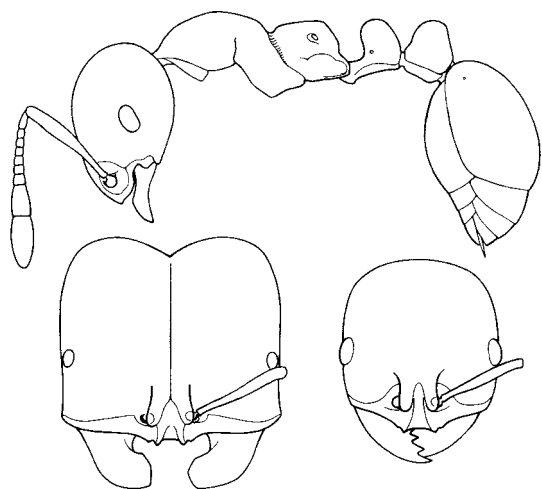
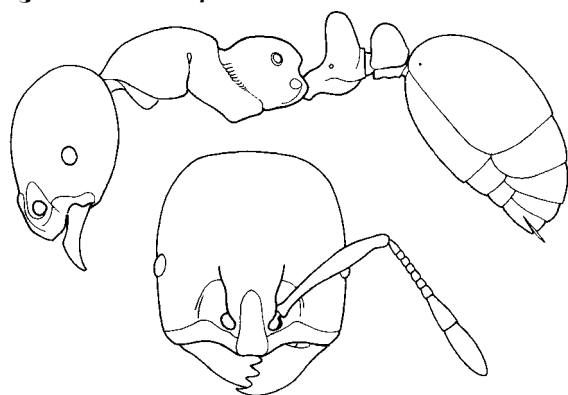
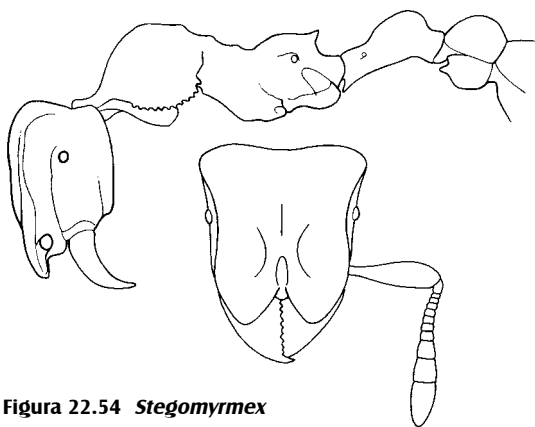
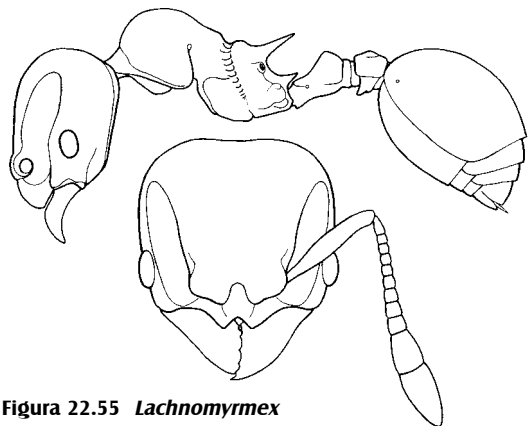


Figura 22.51 *Oxyepoecus*

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.

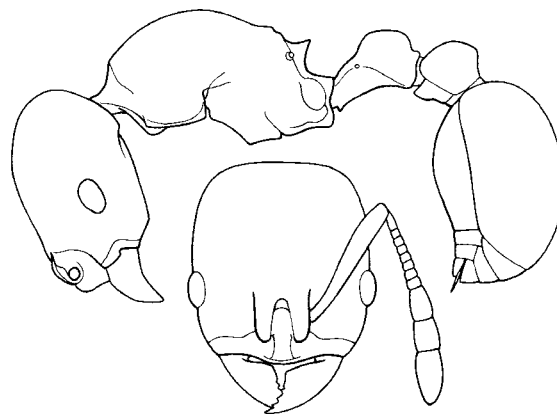


Figura 22.56 *Rogeria*

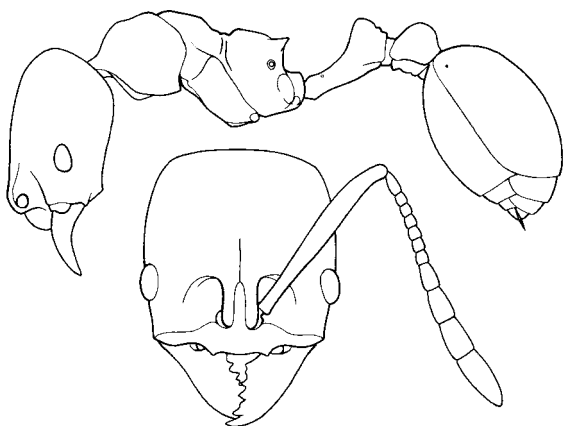


Figura 22.57 *Stenammas*

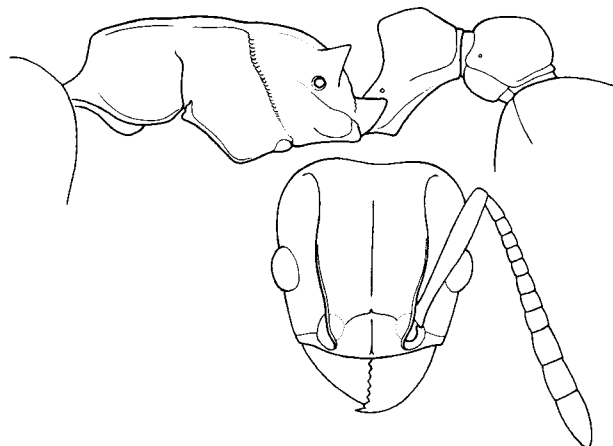


Figura 22.58 *Tetramorium*

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 *Basicros* 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).