

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 head is yellow with some reddish-brown shading. On the left, the segmented legs are shown, also in yellow with fine hairs. The background is white with a semi-transparent grey band across the middle.

# 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 <i>Cerrado</i> R. Silvestre, C.R.F. Brandão y R. Rosa da Silva .....	113
--	-----

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

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

# 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

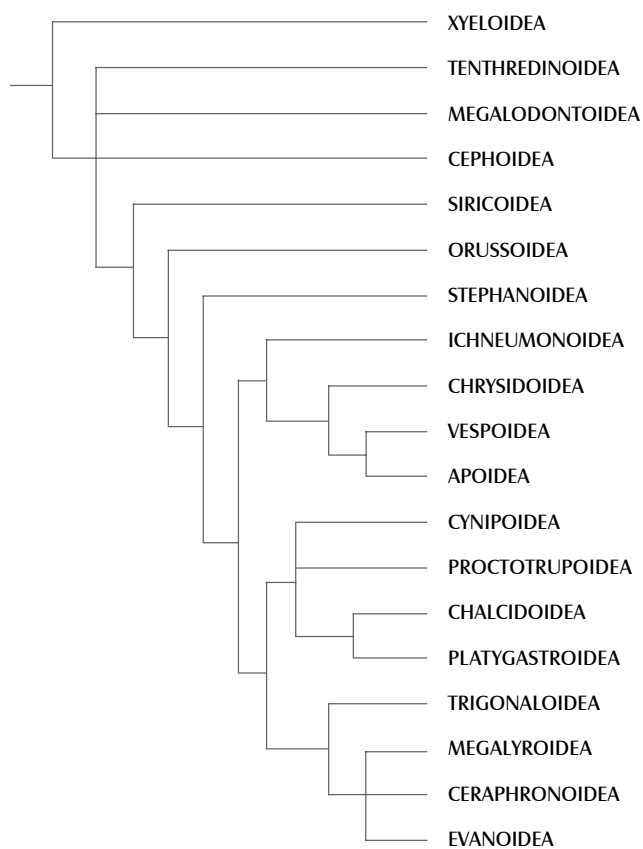


Figura 1.1 (a) Filogenia de las grandes categorías de Hymenoptera según Whitfield (1998)

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-

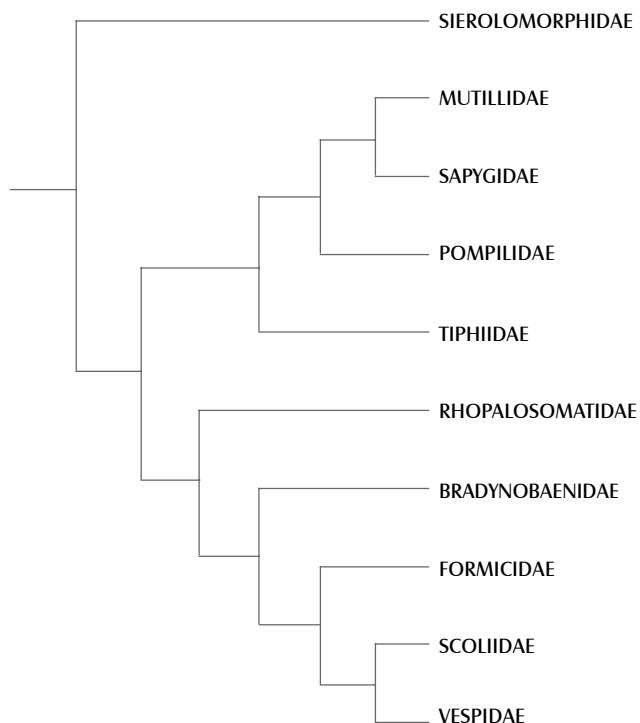


Figura 1.1 (b) Filogenia de las familias de Vespoidea según Brothers (1999)



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><b>Sinapomorfias de Formicidae:</b> glándula metapleural presente (secundariamente ausente en algunos grupos). Pecíolo de uno o dos segmentos (presente por convergencia en otros pocos himenópteros)</p>
<p><b>Sinapomorfias del complejo Poneroides:</b> cuarto segmento abdominal (segundo del gaster) tubulado</p>
<p><b>Sinapomorfias del grupo Poneroides:</b> fusión tergosternal del tercer segmento abdominal (primer segmento del gaster)</p>
<p><b>Sinapomorfias de Ponerinae:</b> cuarto segmento abdominal (segundo del gaster) con fusión tergosternal</p>
<p><b>Sinapomorfias de Apomyrminae:</b> labro dentado. Espiráculos del tercer segmento abdominal hacia adelante. Pérdida secundaria de los escleritos del cuarto segmento abdominal</p>
<p><b>Sinapomorfias de Leptanillinae:</b> espiráculos del tercer segmento abdominal grandes y dispuestos hacia adelante</p>
<p><b>Sinapomorfias de la sección dorylina:</b> espiráculos de los segmentos abdominales 5 a 7 orientados hacia atrás y normalmente visibles. Glándula metatibial presente. Pigidio modificado. Orificio de la glándula metapleural 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><b>Sinapomorfias de Leptanilloidinae:</b> pigidio cubierto dorsalmente por el sexto tergo abdominal</p>
<p><b>Sinapomorfias de Cerapachyinae:</b> 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><b>Sinapomorfias de Ectoninae:</b> 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><b>Sinapomorfias de Dorylinae:</b> 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><b>Sinapomorfias de Aenictinae:</b> 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><b>Sinapomorfias de Aenictogitoninae (Machos):</b> borde posterior de la cabeza con una incisión profunda y estrecha. Espiráculo propodeal redondo</p>



<p><b>Sinapomorfias de Aneuretinae + Dolichoderinae + Formicinae:</b> fusión tergoesternal del pecíolo. Reducción del número de espolones tibiales. Uñas tarsales simples</p>
<p><b>Sinapomorfias de Aneuretinae:</b> transporte de adultos sobre la cabeza. Pedúnculo del pecíolo alargado. Espínulas abundantes en la larva</p>
<p><b>Sinapomorfias de Dolichoderinae + Formicinae:</b> tergo del helcio con escotadura media. Esterno del helcio retraído. Glándula anal presente. Agujón atrofiado</p>
<p><b>Sinapomorfias de Dolichoderinae:</b> 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><b>Sinapomorfias de Formicinae:</b> acidoporo presente. Glándula pigidial ausente (excepto en <i>Polyergus</i>). Glándula del veneno muy desarrollada. Fúrcula reducida</p>
<p><b>Sinapomorfias propuestas en Myrmeciinae:</b> 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><b>Sinapomorfias de Prionomyrmecini:</b> presencia de carenas laterales en el clipeo. Estridulatorio ventral. Pérdida secundaria de pre-escleritos en el segmento abdominal 4. Placa subgenital biaculada</p>
<p><b>Sinapomorfias de Myrmeciini:</b> 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><b>Sinapomorfias de Pseudomyrmecinae + Myrmicinae:</b> pre-esternitos del cuarto segmento abdominal más largos que los pre-tergitos. Espiráculo propodeal redondo en machos</p>
<p><b>Sinapomorfias de Pseudomyrmecinae:</b> 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><b>Sinapomorfias de Myrmicinae:</b> 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

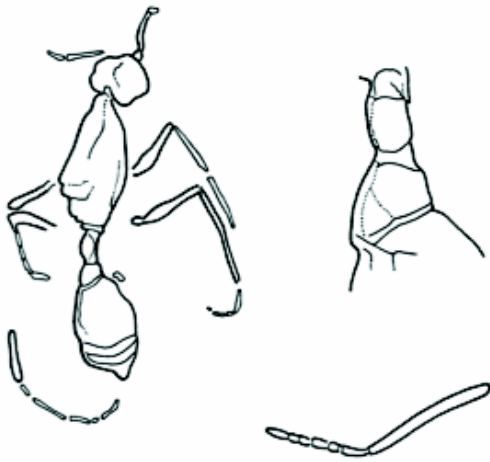


Figura 1.4 Obrera(?) de *Caridris bipetiolata* (Redibujado de Brandão *et al.* (1990))

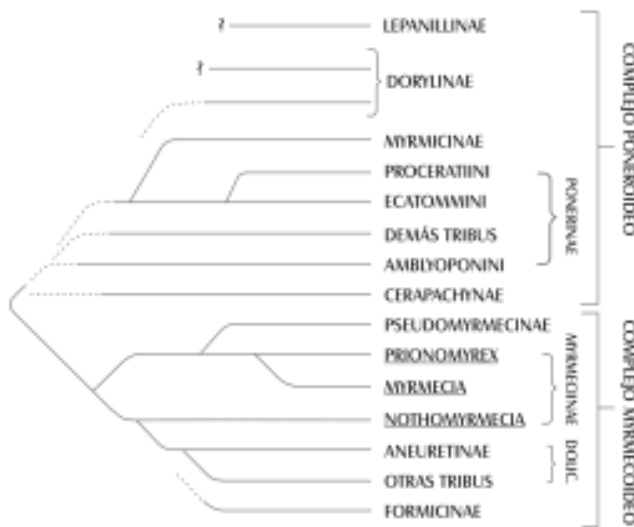


Figura 1.5 Relaciones filogenéticas entre las hormigas, según Brown (1954)

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).

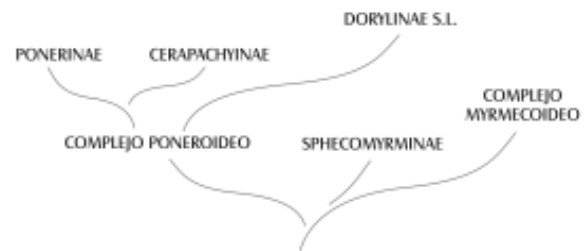


Figura 1.6 Filogenia de las hormigas según su aparato de aguijón (Hermann 1969)



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

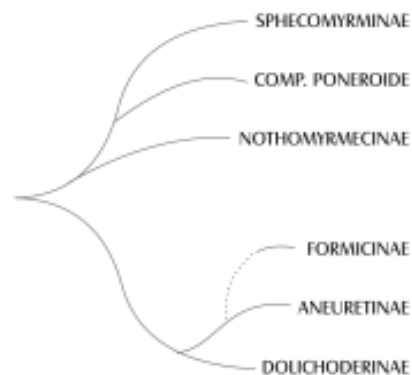


Figura 1.8 Filogenia de las hormigas según Taylor (1978)

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

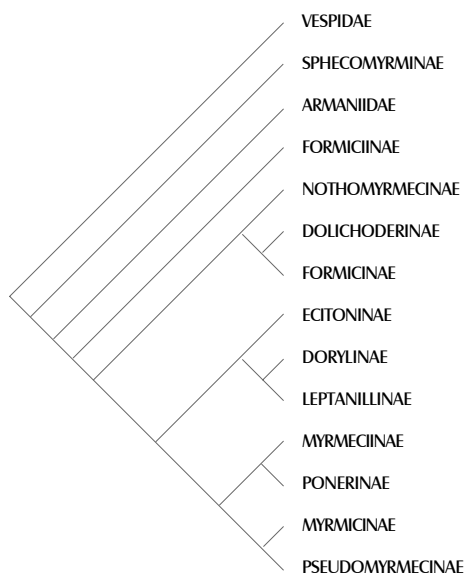


Figura 1.11 Filogenia de las hormigas según Baroni Urbani (1989)

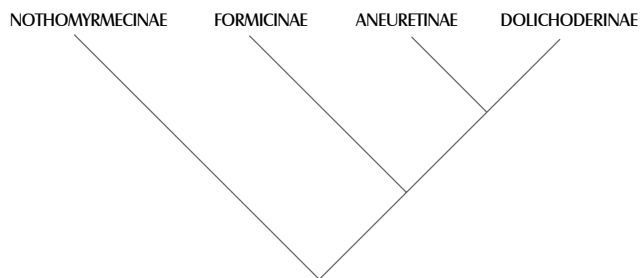


Figura 1.9 Filogenia de las hormigas según Lutz (1986), con énfasis en el complejo formicoideo

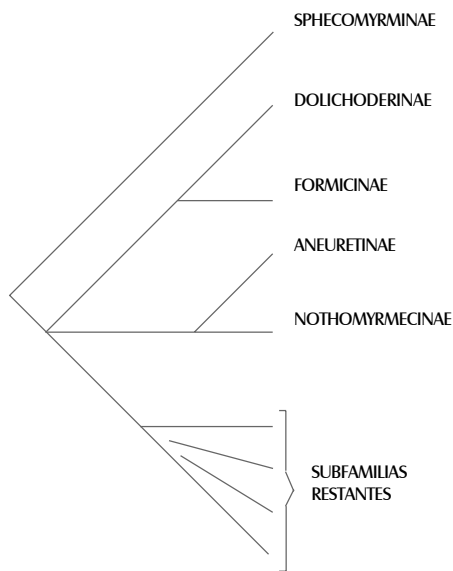


Figura 1.10 Filogenia de las hormigas según Dlussky y Fedoseeva (1988), con énfasis en el complejo formicoideo

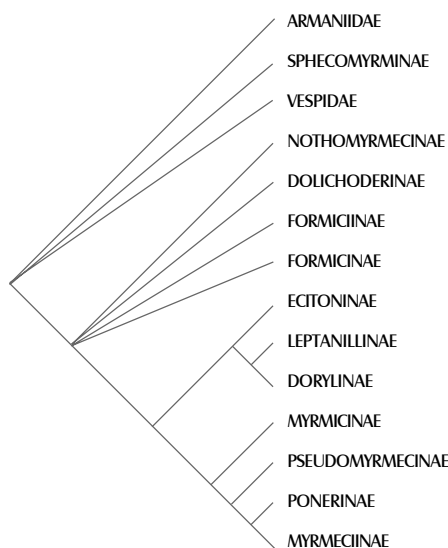


Figura 1.12 Filogenia de las hormigas de acuerdo con Carpenter (1990), según ajustes a la propuesta de Baroni Urbani (1989)

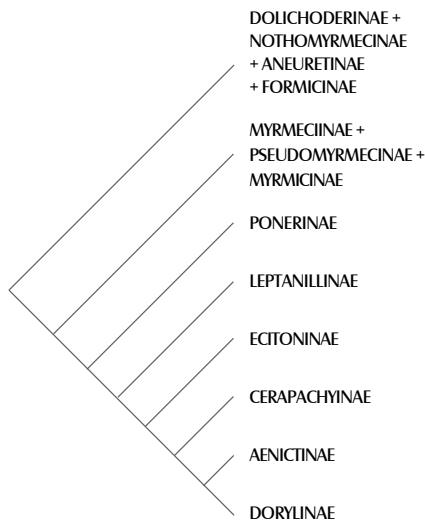


Figura 1.13 Filogenia de las hormigas según Bolton (1990c)

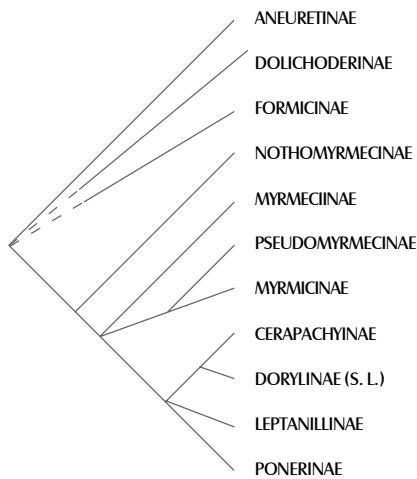


Figura 1.14 Filogenia de las hormigas según Ward (1990)

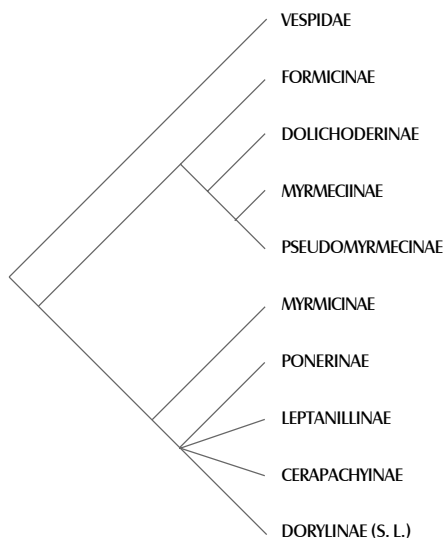


Figura 1.15 Filogenia de las hormigas según Hashimoto (1991 a, b)

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 Sphecomyrmicinae 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 Sphecomyrmicinae ocupa una

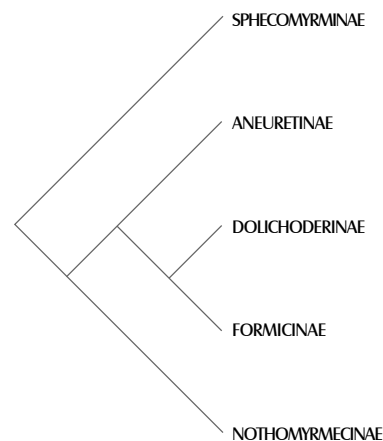


Figura 1.16 Filogenia de las hormigas según Shattuck (1992), con énfasis en las subfamilias Aneuretinae, Dolichoderinae y Formicinae

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.

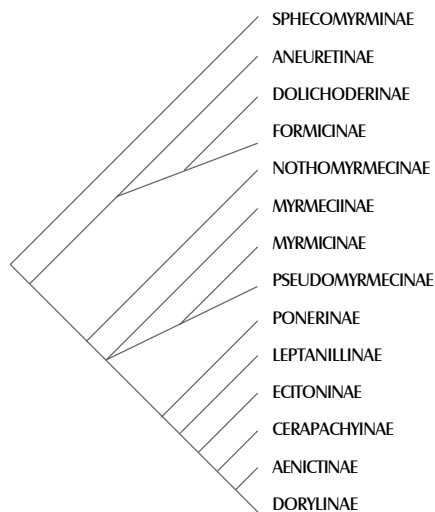


Figura 1.17 Filogenia compuesta de las hormigas según Shattuck (1992)

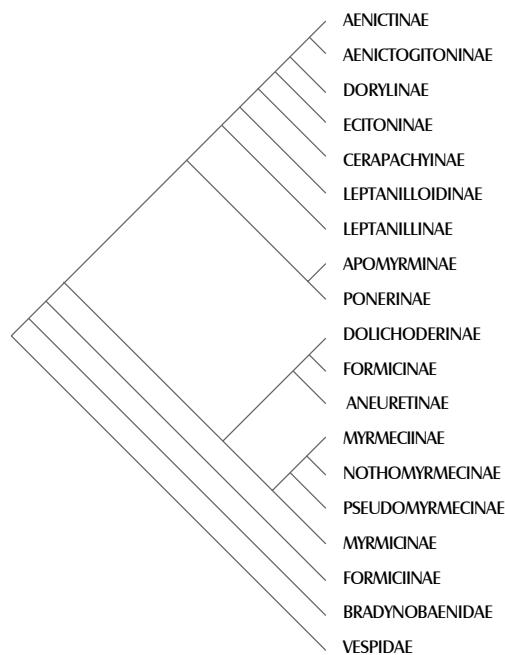


Figura 1.18 Filogenia de las subfamilias de hormigas según Baroni Urbani *et al.* (1992)

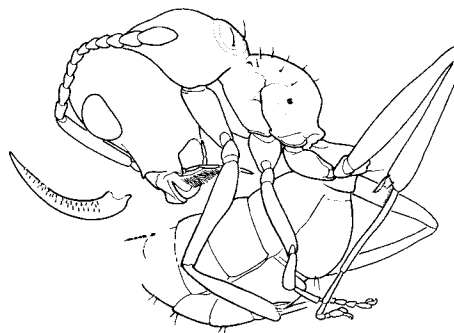


Figura 1.19 *Brownimecia clavata*, probablemente la Ponerinae más antigua conocida (Redibujado de Grimaldi *et al.* 1997)

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-

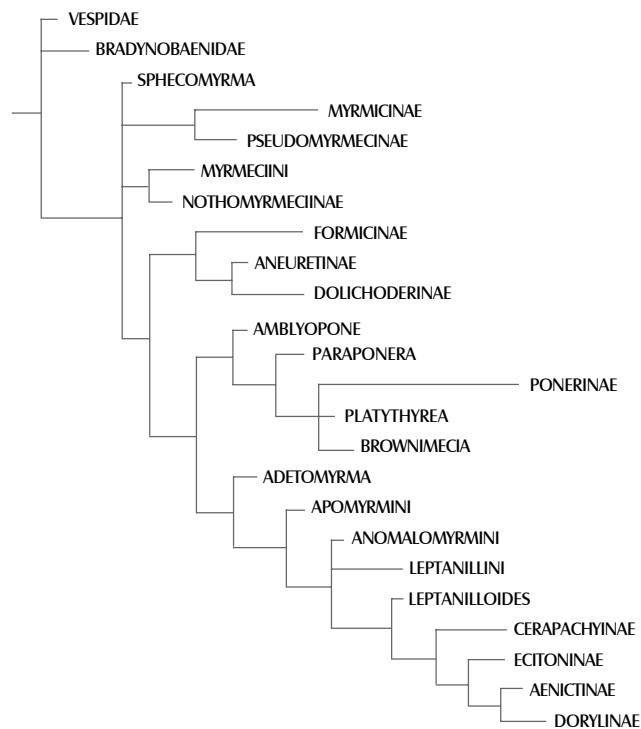


Figura 1.20 Filogenia de las hormigas según Grimaldi *et al.* (1997)

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.

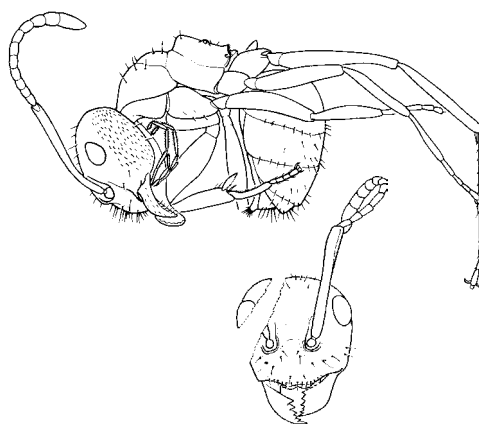
Brandão *et al.* (1990) describen *Cariridris bipetiolata* (Figura 1.4), la primera hormiga del Mesozoico (Cretácico Medio) del hemisferio sur, con una antigüedad calculada en unos 100 a 112 millones de años. Con la excepción de *Cretoformica explicata* (Jell y Duncan 1986), todos los fósiles mesozoicos 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

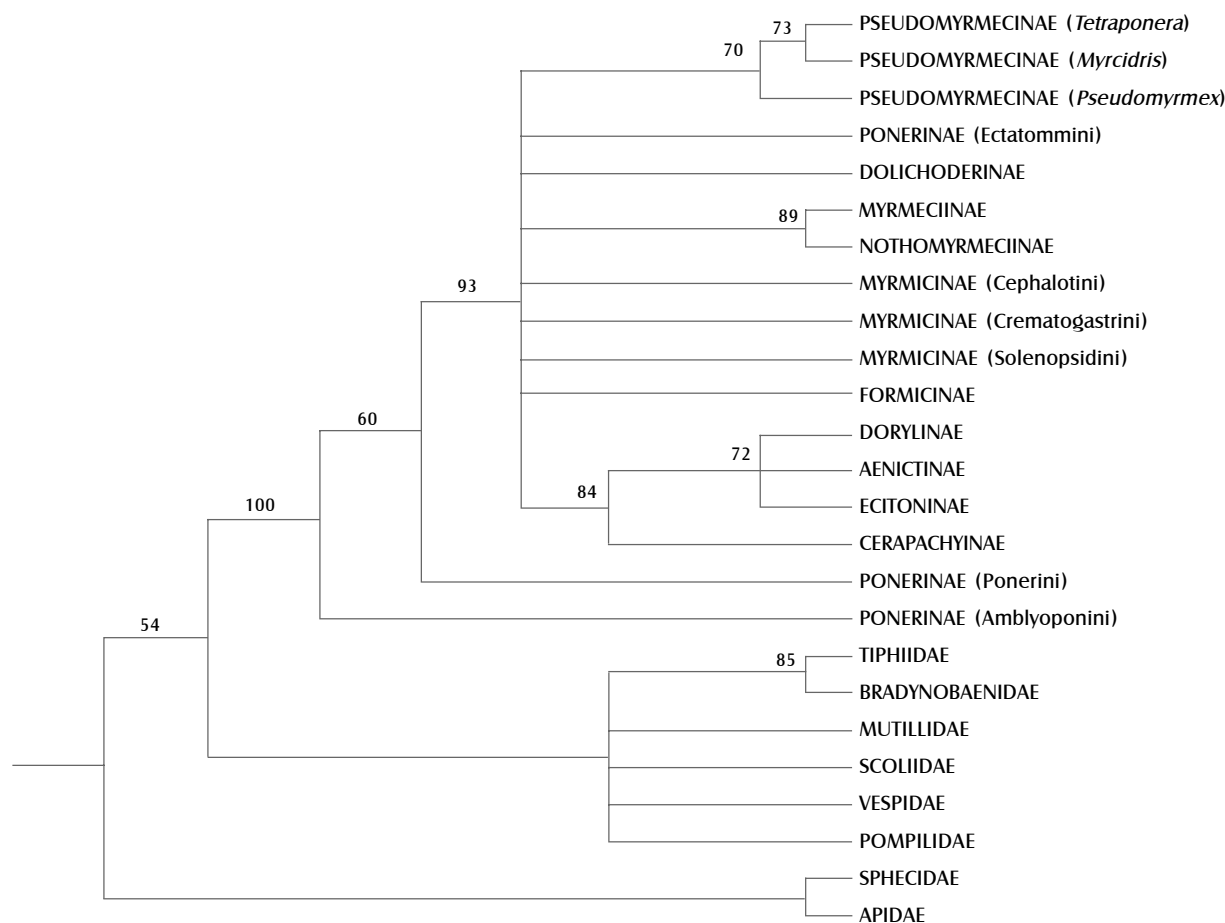


**Figura 1.21** *Kyromyrma neffi*, la hormiga Formicinae más antigua conocida (redibujado de Grimaldi y Agosti 2000b)

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 escólididos.



**Figura 1.22 Filogenia molecular en las hormigas, según Sullender (1998). Los números indican el soporte de 100 réplicas de la prueba *bootstrap***

Wilson *et al.* (1967b) y Baroni Urbani (1989) han inferido la naturaleza del que, según su opinión, podría ser el ancestro hipotético de las hormigas actuales. El patrón propuesto en los dos trabajos concuerda en muchos aspectos. El prototipo formicoide pudo haber mostrado por lo tanto las siguientes características morfológicas esenciales: 1) antenas vespiformes, pero con un escapo alargado que les proporcionaba gran movilidad, capacitándolas para una mejor inspección e identificación de los objetos, habilidad estrechamente ligada al desarrollo del comportamiento eusocial. 2) ocelos conspicuos, propios de algunos grupos actuales de hormigas primitivas que externamente no difieren mucho de las reinas (por ejemplo *Nothomyrmecia*). 3) mandíbulas bien desarrolladas y serialmente dentadas (poco especializadas) que caracterizan a las hormigas primitivas con hábitos cazadores. 4) pedicelo de un segmento ampliamente conectado con el gaster, pero con una constricción posterior apreciable que otorgaba una relativa movilidad al gaster para utilizar el aguijón y depositar las sustancias químicas de las glándulas abdominales. 5) glándulas metapleurales conspicuas, que según Maschwitz *et al.* (1970) inhiben el crecimiento de moho y hongos en los nidos, y por lo tanto dejan entrever un cierto grado de organización social. 6) gaster sin

constricciones propio de las avispas solitarias que presumiblemente originaron a los formicoides. 7) aguijón bien desarrollado y eficaz, que manifiesta la condición de cazadoras presente en las formas ancestrales.

La hormiga primitiva ancestral pudo haber sido un insecto plenamente eusocial (Baroni Urbani 1989; Grimaldi y Agosti 2000b) que poseía una casta obrera al menos suficientemente diferenciable morfológica y comportamentalmente de las hembras reproductivas, que poblaba las regiones tropicales a finales de la era Mesozoica. Sus hábitos eran muy seguramente cazadores y los miembros de la colonia, que probablemente nidificaba en el suelo, poseían un sistema de intercambio de alimento altamente especializado que difería del mostrado por cualquier otro grupo de insectos sociales hasta ese momento, lo que justificaba la peculiar morfología de sus antenas (Baroni Urbani 1989). Las colonias no debieron ser muy numerosas debido a que sus obreras eran seguramente monomórficas (lo que implicaba una escasa o nula división de labor y por lo tanto una organización colonial muy sencilla) y de tamaño considerable, como usualmente ocurre en las hormigas primitivas actuales.



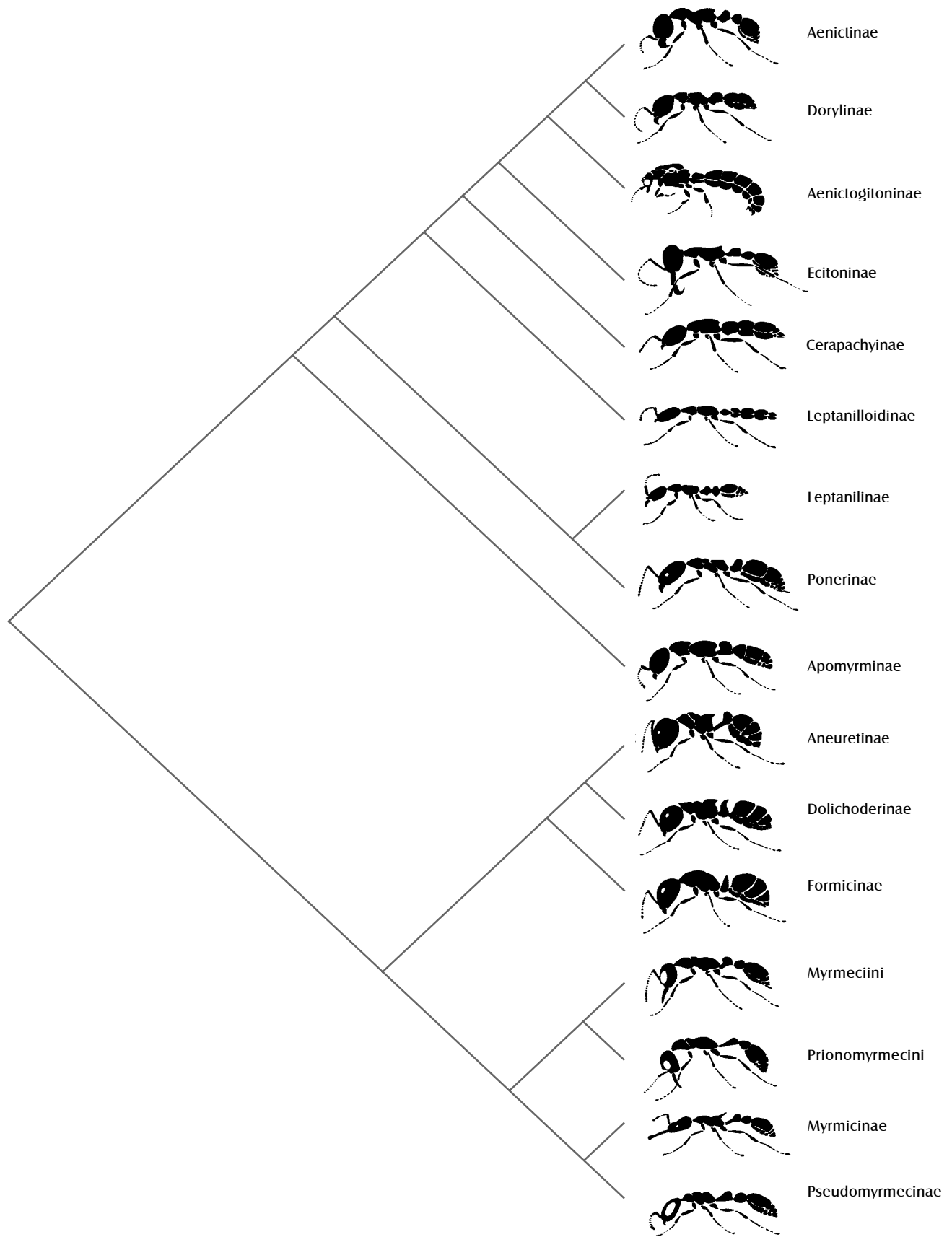


Figura 1.23 Filogenia ilustrada de las subfamilias de hormigas

## 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 escólididos y véspidos.

Rasnysin 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 escólididos en España (Laurasia) y Brasil (Gondwana), por las relaciones entre hormigas y escólididos 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 (Bethylonimidae). 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 Cuezco, 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.

- 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 Metathoracaldrüse 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](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.