

Capítulo 4

Biogeografía de las hormigas neotropicales

J.E. Lattke

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

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

Grandes patrones

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

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

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

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

Áreas de endemismo y diversidad

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

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

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

Región Neártica

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

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

Región Andina

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

Chile

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

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

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

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

Región Neotropical

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

Neotropical norte

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

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

Cuba y Haití

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

Chocó

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

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

SE Brasil

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

Cuenca Orinoco-Amazonas

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

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

Explicaciones

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

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

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

Radiaciones

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

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

Patrones isleños

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

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

Gradientes latitudinales

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

Gradientes altitudinales

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

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

Patrones históricos

La edad de las hormigas

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

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

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

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

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

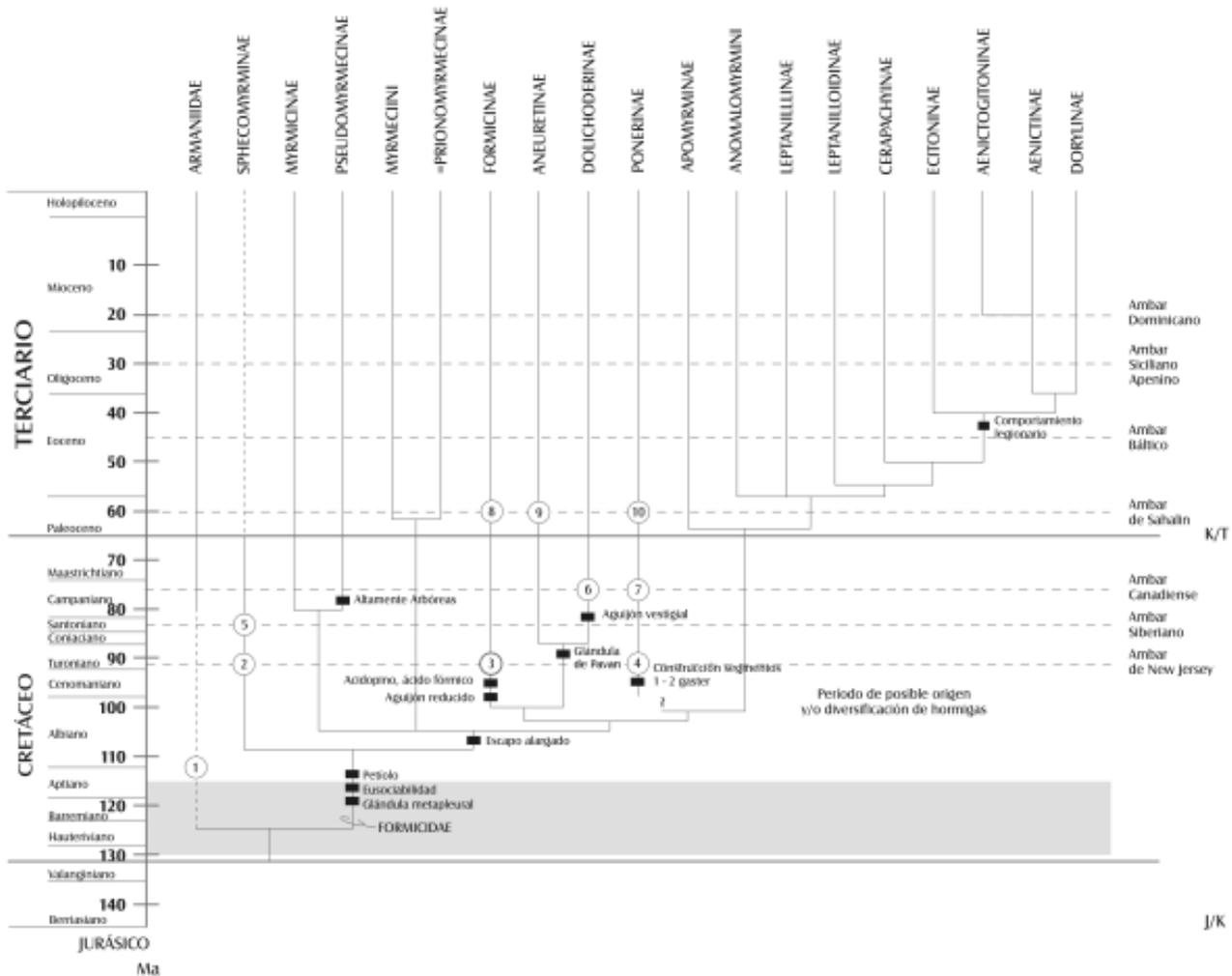


Figura 4.1 Origen y diversificación más temprano para las subfamilias de las hormigas tomando en cuenta el registro fósil, las relaciones filogenéticas y los movimientos tectónicos (Basado, en parte, en Grimaldi y Agosti 2000).

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

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

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

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

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

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

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

Paleobiogeografía

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

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

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

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

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

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

Origen histórico de las hormigas suramericanas

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

Grupos pangaeanos

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

Grupos gondwánicos

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

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

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

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

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

Grupos suramericanos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Grupos paleárticos

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

Dispersión

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

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

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

Extinciones

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

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

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

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

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

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

Comentarios finales (por ahora)

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

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

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

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

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

Agradecimientos

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

Literatura citada

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

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

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

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

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

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