

# Capítulo 16

## Subfamilia Ponerinae

*J.E. Lattke*

### Caracterización

Clípeo generalmente amplio; inserciones antenales, con pocas excepciones tapadas por lóbulos frontales; ojos compuestos usualmente presentes, ocasionalmente atrofiados o ausentes; sutura promesonotal usualmente presente y flexible, a veces presente e inmóvil o ausente; abertura de glándula metapleurar dirigida lateral o posteriormente, el orificio destapado y no cubierto por una lámina de cutícula; lóbulos propodeales normalmente presentes; peciolo de un segmento y casi siempre con una constricción entre los segmentos abdominales 3 y 4; esternito del helcio pequeño, no visible en vista lateral; espiráculo abdominal de cada segmento posterior al pospeciolo oculto por la margen posterior del segmento anterior, al no estar extendido el gáster; tergos y esternos abdominales 3 y 4 fusionados, pigidio del séptimo segmento abdominal usualmente sencillo, sin un borde de espinas, a lo sumo una o dos espinas bastas; hipopigidio sencillo, rara vez con hilera de denticulos; aguijón presente, generalmente grande y bien desarrollado.

### Biología

Son hormigas depredadoras por excelencia pero también se aprovechan de fuentes ricas en carbohidratos como nectarios o exudados de homópteros. La depredación puede ser general pero también hay especializaciones espectaculares como en *Thaumatomyrmex*. Los vuelos nupciales generalmente ocurren con las primeras precipitaciones de la temporada lluviosa. La reina que inicia un nido debe salir a cazar presas para alimentar a su cría. Para nidificar suelen aprovecharse de cavidades preexistentes y la población rara vez pasa de unos cuantos centenares. Las obreras salen a cazar y forrajear

individualmente pero ocasionalmente cazan en pequeños grupos como el caso de algunas *Gnamptogenys* especializadas en depredación de diplópodos polidésmidos. Al traer alimento al nido las obreras transportan las larvas hasta la presa para que ellas la devoren. Las larvas típicamente tejen un capullo para pupar pero hay algunas excepciones como en *Simopelta*, donde la pupa se queda desnuda. La reproducción es realizada por la reina y raramente hay poliginia, o reproducción por obreras fértiles (gamergates) como en *Dinoponera* (Hölldobler y Wilson 1990).

### Filogenia

Entre las hormigas este grupo siempre ha sido considerado como primitivo, tanto por algunos aspectos de su morfología como también por su comportamiento. En el primer aspecto se puede citar el monomorfismo entre obreras, es decir no hay ponerinas polimórficas (excepto en *Megaponera*) como en el caso de géneros de otras subfamilias como *Atta*, *Pheidole* o *Camponotus*. También se puede mencionar la poca diferenciación morfológica entre obrera y reina por lo que a primera vista es difícil reconocer a la reina cuando uno descubre un nido de ponerinas. El hecho de que las reinas ponerinas cuando fundan un nido tengan que salir para cazar presas, exponiéndose al peligro, también se considera

más primitivo que en el caso de reinas que cuentan con reservas alimenticias que les permite permanecer enclaustradas.

Esta caracterización basada en rasgos primitivos, no ayuda a visualizar una filogenia y es necesario hallar caracteres derivados compartidos para unir los miembros de la agrupación. Nicolás Kusnezov (1955) fue el primero en reconocer el carácter “secundario” o derivado de la fusión del cuarto segmento abdominal en las ponerinas y su importancia filogenética, pero su hallazgo pasó inadvertido. Eventualmente Bolton (1990b) planteó la fusión tergo-esternal del

cuarto segmento abdominal como la apomorfía anhelada y esto fue corroborado por Baroni Urbani *et al.* (1992) cuando intentaron dilucidar la historia filogenética de las hormigas. Además de otras hormigas, ellos estudiaron casi 50 especies de ponerinas de unos 35 géneros, y de paso fue el grupo que tuvo la mayor cantidad (casi 37%) de polimorfismos de los 68 caracteres estudiados. La felicidad duró hasta que Ward (1994) halló en Madagascar *Adetomyrma venatrix*, una hormiga con características muy afines a las ponerinas, pero sin la fusión de los escleritos antes mencionados. Ward (1994), con base en una serie de caracteres derivados compartidos, se vio obligado (casi con disculpas) a incluir *Adetomyrma* en Amblyoponini y como él mismo reconoció, perturbó cualquier complacencia sobre certezas filogenéticas en hormigas. Grimaldi *et al.* (1997) incluyeron este género enigmático en un análisis filogenético que incluyó todas las subfamilias recientes y una que otra tribu. *Adetomyrma* no quedó como grupo hermano de Ponerinae en dicho estudio; sin embargo, en un cladograma posterior figura tentativamente como hermana de las ponerinas (Grimaldi y Agosti 2001). No se puede descartar que la fusión tergo-esternal del cuarto segmento abdominal pudo haber ocurrido en más de una ocasión entre los primeros linajes de hormigas. Al fin y al cabo fundamentar una subfamilia tan antigua, diversa y con tantos polimorfismos, sobre una sola apomorfía, no puede ser motivo de demasiada satisfacción. Aún hay tela que cortar en cuanto a la monofilia de lo que actualmente se considera como Ponerinae.

Los dos últimos trabajos que intentan cubrir con algún detalle a las ponerinas son Lattke (1994) y Keller (2000). El primer trabajo saca de la tribu Ectatommini a los géneros *Proceratium* y *Discothyrea* para formar Proceratiini, a *Paraponera* para formar Paraponerini y deja en la tribu *Rhytidoponera*, *Ectatomma* y *Gnamptogenys* como un grupo monofilético y a *Heteroponera* y *Acanthoponera* como otro grupo monofilético. Keller (2000) detectó algunos problemas con Lattke (1994) y amplió la matriz con más taxones y caracteres. Sus resultados confirman la lejanía de *Paraponera* con los géneros antes mencionados y apoya la monofilia del grupo *Ectatomma*, pero lo une con *Discothyrea* y *Proceratium* en un nudo trifurcado. Entre los taxones adicionales internos de Keller (2000) figuran Apomyrminae, *Cerapachys* y *Cheliomyrmex*, las cuales sorpresivamente forman un grupo monofilético dentro de las ponerinas, un resultado contrario a trabajos previos (Bolton 1990a,b; Baroni Urbani *et al.* 1992; Grimaldi *et al.* 1997; Perrault 1999). El grupo *Heteroponera* luce como hermano de ((Apomyrminae + (*Cerapachys* + *Cheliomyrmex*)) + Proceratiini + Grupo *Ectatomma*). Perrault (1999) estudió detalladamente la unión promesotorácica en las hormigas y apoya el reconocimiento del Grupo *Ectatomma* y del Grupo *Heteroponera*. También apoyó la separación de *Proceratium* y *Discothyrea* de Ectatommini e incluso puso en duda la ubicación de estos géneros, además de *Probolomyrmex* dentro de Ponerinae.

En cuanto a las relaciones entre las demás tribus es poco lo que se puede decir porque las politomías abundan. La posición de *Paraponera* en las ponerinas según Lattke (1994), Grimaldi *et al.* (1997) y Keller (2000) es algo basal o hermano al grueso de las demás ponerinas. Se puede señalar un parentesco muy cercano entre Thaumatomyrmecini y Ponerini. La primer tribu fue propuesta con base en su espectacular estructura cefálica y mandibular, sin embargo, aparte de eso, es claramente una Ponerini por la estructura de la inserción del pospeciolo en el helcio y también porque los machos tienen caracteres muy típicos de Ponerini como las mandíbulas reducidas que no se tocan al estar cerradas.

Aquí se excluye el género *Probolomyrmex* de la tribu Platythyreini. Esta tribu estaba compuesta solamente por *Platythyrea* hasta que Brown (1952, 1975) incluyó a *Probolomyrmex* con base en similitudes de esculpida y pilosidad cuticular. Los caracteres en cuestión consisten en una granulosis cuticular extremadamente fina de aspecto mate y una pubescencia aplicada y muy corta. Perrault (1999) puso en duda esta relación tan estrecha al examinar detalladamente la morfología torácica de los formicidos y eventualmente pasó *Probolomyrmex* fuera de las ponerinas (Perrault 2000) y crea la subfamilia Probolomyrmicinae. El género *Probolomyrmex* presenta una arquitectura promesotorácica muy diferente a la de *Platythyrea*, la cual es más típicamente poneriforme. Ahora, una breve comparación entre *Discothyrea* y *Probolomyrmex* pone en evidencia que comparten una serie de caracteres aparentemente derivados que hace pensar que la afinidad entre los dos sea más cercana de lo que se pensaba. Sin duda podría argumentarse que *Probolomyrmex* está más emparentado con *Discothyrea* que con *Platythyrea*. Los adultos comparten la configuración fronto-clipeal de tener las inserciones de los escapos contiguos y montados sobre una repisa anterior del clipeo que sobresale por encima de las mandíbulas. En *Probolomyrmex* los lóbulos frontales se han reducido a una simple lámina vertical que separa cada cóndilo de los escapos, condición duplicada en varias especies de *Discothyrea*, pero éste sí suele conservar los lóbulos (Brown 1958). En ambos géneros los segmentos del funículo carecen de una constricción entre ellos y hay tendencia a la reducción ocular, además de la fusión de la sutura promesonotal. Los dos géneros tienen cierto parecido en la textura general de la cutícula y la falta de pelos erectos, aunque áreas brillantes son algo frecuentes en *Discothyrea*, mientras que en *Probolomyrmex* la cutícula siempre es opaca. También comparten la pérdida del lóbulo anal en las alas, un solo espolón en cada meso y metatibia, además de tener garras tarsales simples. Las larvas de los dos grupos carecen del cuello característico de las demás ponerinas, como también le faltan pelos cefálicos y corporales y tienen la abertura de los sericterios pequeña y en forma de ranura, además de tener los palpos representados por sensilas (Taylor 1965; Wheeler y Wheeler 1971, 1976). Pero antes de animarse uno a efectuar cambios no se debe olvidar que Kugler (1991) estudió el aparato ponzoñoso de las

ectatomminas y señaló ocho sinapomorfias entre *Discothyrea* y *Proceratium*. Pero tratándose de un solo complejo de caracteres, es válido preguntarse ¿qué tan independientes son estos caracteres?

La fusión promesotorácica en *Probolomyrmex* sin embargo es mucho más derivada ya que carece de una sutura pronotomesopleural, estructura aún evidente en *Discothyrea*. Aunque se podría tratar de una autopomorfia de *Probolomyrmex*, la situación es más complicada porque en *Discothyrea* la unión entre el peciolo y el pospeciolo no se parece en nada a las demás ponerinas (Perrault 1999). Ante éstas evidencias se apoya la iniciativa de Perrault (2000) de sacar *Probolomyrmex* de Platythyreini, pero dejar el género *incertae sedis* hasta que se cuente con análisis filogenéticos adicionales de la situación en las ponerinas *sensu latu*. ¿Cuál es el afán en agruparla con otras hormigas sin certidumbre? Evidentemente dentro de las ponerinas tenemos grupos algo extraños como *Probolomyrmex*, *Discothyrea* y

*Adetomyrma*, los cuales constituyen un reto a la hora de establecer parentescos. Puede ser que representan remanentes de linajes antiguos de formícidos que se separaron del árbol genealógico principal antes que lo hiciesen miembros de las subfamilias que hoy conocemos. Tomando esto en cuenta Perrault (1999) opina que no es necesario cuadrar todos los taxones existentes dentro de las subfamilias actuales a toda costa. Pero también puede considerarse que estos grupos problemáticos sean muy derivados y anidados dentro de Ponerinae, por lo que sacarlos de la subfamilia agravaría aún más un problema de parafilia (R. Keller, com. pers). Sin embargo un análisis filogenético con la inclusión de bastantes taxones (y caracteres por supuesto) es un paso *sine qua non* para fundamentar relaciones de parentesco y por ende reflejarlo en la clasificación. De mi parte sugiero que debemos tomar las cosas con calma y seguir el “trabajo de hormiguita” para aclarar estos misterios gozosos de la mirmecología.

## Reconocimiento

Las ponerinas son hormigas bien esclerotizadas, con un nodo peciolar y una constricción entre el primer y segundo segmento gastral (la constricción falta en algunas especies de *Odontomachus*), y además poseen un agujijón bien desarrollado. Las obreras son monomórficas y poco se diferencian de la reina, la cual tiene un tórax más abultado con escleritos adicionales y restos de las alas, además de ocelos. Los machos suelen ser de coloración más clara que las hembras, típicamente café o café claro. El cuerpo de las larvas tiene el extremo caudal más ancho, estrechándose éste progresiva-

mente hacia la cabeza y con un “cuello” relativamente largo. Las hormigas más comunes con un solo nodo peciolar son las dolichoderinas y formicinas, pero estas carecen de agujijón y nunca tienen la constricción en el gáster. También se podría tomar como ponerina a algún ejemplar de grupos como las cerapachyinas, leptanilloidinas y el género *Cheliomyrmex* de las ecitoninas pero en todos estos grupos el esterno del helcio se puede ver en perspectiva lateral y todas tienen el cuarto espiráculo del gáster descubierto, sin necesidad de extenderlo.

## Distribución en el campo

Estas hormigas son más frecuentes en áreas boscosas húmedas, pero también habitan bosques secos con lluvias estacionales. Sus nidos son muy frecuentes en madera descompuesta sobre el suelo y en hojarasca, pero

también anidan en el suelo, tanto terrestre como suspendido, en raíces de algunas epifitas y hojarasca acumulada en las rosetas de bromeliáceas.

## Composición de la subfamilia

Con apenas más de 40 géneros en el mundo, en América se encuentran 25 géneros, de los cuales 9 son endémicos. Según Bolton (1995), hay 348 especies descritas para el Neotrópico, casi la tercera parte de la fauna mundial de ponerinas y el 15% de todas las especies de hormigas neotropicales pertenecen a este grupo. Seguidamente se presenta un resumen de la clasificación en esta subfamilia, con los géneros presentes en cada tribu.

Amblyoponini: *Amblyopone*, *Paraprionopelta*, *Prionopelta*  
 Ectatommini: *Acanthoponera*, *Ectatomma*, *Gnamptogenys*,  
*Heteroponera*  
 Paraponerini: *Paraponera*  
 Platythyreini: *Platythyrea*  
 Ponerini: *Anochetus*, *Belonopelta*, *Centromyrmex*,  
*Cryptopone*, *Dinoponera*, *Hypoponera*,  
*Leptogenys*, *Odontomachus*, *Pachycondyla*,  
*Ponera*, *Simopelta*

Proceratiini: *Discothyrea*, *Proceratium*  
 Thaumatomyrmecini: *Thaumatomyrmex*

Typhlomyrmecini: *Typhlomyrmex*  
 Incertae sedis: *Probolomyrmex*

## Sinopsis de tribus y géneros neotropicales

### Tribu Amblyoponini

En estas hormigas las obreras carecen de ocelos y los ojos compuestos usualmente están reducidos a un omatidio e inclusive pueden estar ausentes. El clípeo normalmente presenta una serie de dentículos o pequeños tubérculos en su margen anterior en vista cefálica dorsal. El mesosoma suele ser de lados semiparalelos, con el pronoto ligeramente más ancho y la sutura promesonotal completa y móvil. El pecíolo tiene un pedúnculo poco desarrollado y está bien unido al pospecíolo por casi toda su cara posterior. Tienen afinidad por áreas boscosas húmedas, tanto en el trópico como en zonas templadas. Se conocen siete géneros y casi 90 especies en todo el mundo. Brian Fisher de la Academia de Ciencias de California en San Francisco, EEUU. está revisando el grupo usando caracteres morfológicos y moleculares.

#### Género *Amblyopone* Erichson (Figura 16.1)

A diferencia de *Prionopelta* las mandíbulas en éste género tienen más de tres dientes y se extienden más allá del borde anterior del clípeo cuando están cerradas; cada mandíbula es muy esbelta, con más de tres dientes o dentículos y las dos se cruzan solamente en sus ápices. La última revisión de las especies neotropicales fue hecha por Lattke (1991), mientras que Brown (1960) revisó la fauna mundial. Lacau y Delabie (2002) describen tres especies de Brasil y ofrecen una clave para todas las especies neotropicales.

Tiene colonias pequeñas en la hojarasca y madera podrida sobre el suelo. Aparentemente son depredadores especializados en cazar ciertos tipos de quilópodos. El examen de hojarasca es la manera más exitosa para capturar ejemplares de este grupo.

Se conocen 14 especies en el Neotrópico, incluyendo algunas endémicas en el Caribe y en Chile. El género se halla en todas las regiones del mundo, pero es en Australia donde hay más especies.

#### Género *Parapriopelta* Kusnezov

Este grupo monotípico fue descrito por Kusnezov (1955) basándose en unos machos capturados en Tucumán, Argentina. Es posible que estas hormigas ni siquiera sean amblioponinas pero es a lo que más se asemejan y Brown (1960) dejó la única especie conocida *P. minima*, provisionalmente en la tribu. Kusnezov (1963) sin embargo sospechó que podría tratarse del macho de *Amblyopone degenerata*.

No se conocen aspectos sobre su biología. Una especie del norte de Argentina.

#### Género *Prionopelta* Mayr (Figura 16.2)

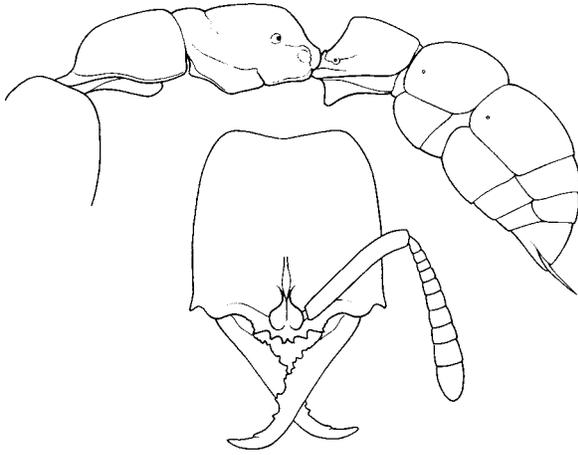
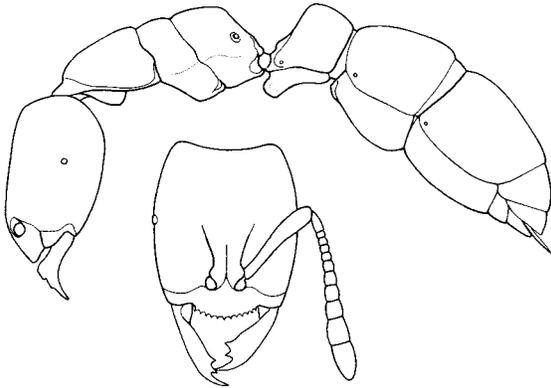
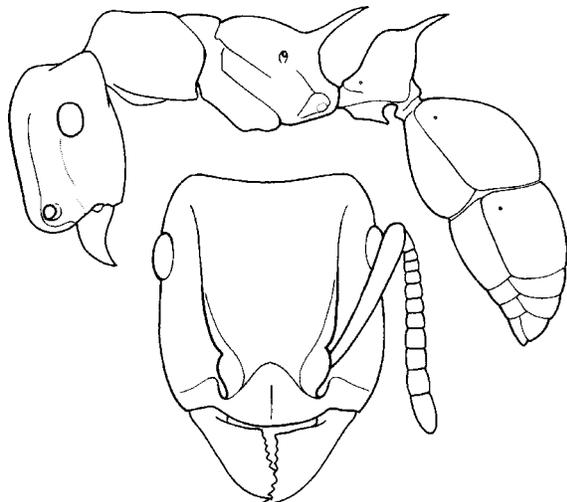
Se pueden confundir con el género *Amblyopone* pero a diferencia de este, las mandíbulas se pegan a la cabeza al cerrarse y cada una tiene tres dientes. Brown (1960) presenta una clave para separar las especies, pero son hormigas difíciles de identificar por su minúsculo tamaño y la confusión reinante entre especies como *P. antillana* y *P. amabilis*, en donde cabe la mayoría de los ejemplares que uno consigue.

Sus nidos se hallan en la hojarasca y en madera podrida sobre el suelo y son bien poblados. Se conoce la depredación especializada sobre dipluros campodeidos y quilópodos geofilomorfos (Hölldobler y Wilson 1986). Tamizar hojarasca es la manera más segura de hallar hormigas de este género, ya que por su diminuto tamaño son muy difíciles de ver en la penumbra del sotobosque.

Se conocen cinco especies neotropicales distribuidas desde el sur de los Estados Unidos hasta el noroeste argentino, incluyendo las Antillas Menores. En el mundo la distribución de este género es típicamente sureña, con representantes en Africa, Madagascar y la región Indo-Australiana.

### Tribu Ectatommini

Las hormigas de este grupo forman una unidad algo dispareja pero básicamente se reconocen por ser ponerinas con el helcio en el centro de la cara anterior pospeciolar y sin aroleos entre las uñas tarsales. En la tribu podemos considerar dos agrupaciones monofiléticas, una formada por *Ectatomma*, *Gnamptogenys*, y *Rhytidoponera* (un género principalmente de Australia y Melanesia), y otra formada por *Heteroponera* y *Acanthoponera*. La primera agrupación está unida por sinapomorfias como la fusión de la sutura pronotal, la configuración del proceso posteroventral del pronoto y proceso prosternal y la vaina que circunscribe el foramen del prosterno por donde pasa el nervio principal (Lattke 2002b). En el segundo grupo hallamos las cavidades metacoxales cerradas, la carena y surco que circunscribe parcialmente el helcio y la forma del proceso ventral del pospecíolo (Lattke 1994). En la práctica se pueden diferenciar por que el grupo *Ectatomma* tiene la sutura promesonotal fusionada e inflexible y el otro grupo tiene la sutura flexible.

Figura 16.1 *Amblyopone*Figura 16.2 *Prionopelta*Figura 16.3 *Acanthoponera*

### Género *Acanthoponera* Mayr (Figura 16.3)

Hormigas de coloración amarilla o marrón claro con ojos convexos grandes y surcos antenales poco profundos; presentan dos dientes propodeales y el peciolo termina en un ápice dorso-posterior puntiagudo. Se reconocen cuatro especies en este género que fue revisado por Brown (1958) pero sin presentar una clave. La taxonomía alfa no está del todo clara y la mayoría de los ejemplares colectados suelen encasillarse en dos formas variables: *A. minor* y *A. mucronata*.

Estas hormigas se encuentran recorriendo la vegetación en bosques húmedos pero también en bosques secos. Son principalmente nocturnas aunque ocasionalmente se colectan durante el día (Kempf y Brown 1968).

El género se encuentra distribuido desde el sur de Veracruz en México hasta el noroeste argentino.

### Género *Ectatomma* F. Smith (Figura 16.4)

Tanto el mesonoto como el propodeo forman dos convexidades bien distintas en vista lateral. El espiráculo propodeal tiene forma alargada o como una ranura, nunca redondo y es frecuente (salvo tres excepciones) la presencia de tres tubérculos sobre el pronoto. El género fue revisado por Brown (1958) y posteriormente por Kugler y Brown (1982), ambos trabajos presentan claves pero el último, además de ser el más actualizado, está ilustrado con imágenes de microscopía electrónica de barrido. Lattke (1994) presenta una caracterización del género.

Se encuentran en bosques y sabanas, tanto húmedos como secos y pueden ser muy conspicuas y abundantes. Son depredadores generalizados de diversos artrópodos y anélidos y también recolectan líquidos azucarados como las secreciones de homópteros y nectarios, o líquidos de frutas. Los nidos son terrestres con una abertura de entrada.

Este género está distribuido desde el sur de México hasta el norte de Argentina. La mayoría de las 12 especies reconocidas son de Suramérica.

### Género *Gnamptogenys* Roger (Figura 16.5)

La mayoría de las especies americanas se reconocen por presentar la cutícula con un costillaje regular y paralelo, y muchas tienen una espina o dentecillo sobre el dorso metacoxal. A diferencia de *Ectatomma*, grupo con el cual algunas veces se puede confundir, tienen el espiráculo propodeal redondo y nunca en forma de ranura, además de carecer de un mesonoto convexo y circunscrito por suturas. Con 81 especies conocidas es el género de ponerinas más diverso y el noveno para toda la familia en la región Neotropical. Las especies americanas fueron revisadas por Lattke (1995, 2002a). Dicho trabajo presenta una clave para identificar las

especies pero conviene reunir diferentes especies para permitir comparaciones y facilitar el uso de la clave. El análisis filogenético presentado en Lattke (1995) debe tomarse con cautela, ya que algunas de sus agrupaciones fueron formadas *a priori* y carecen de sinapomorfias que las sustentan.

Son hormigas con afinidad a los bosques húmedos, donde anidan en madera descompuesta, tierra o en hojarasca; rara vez anidan en sabanas. La mayoría de las especies buscan presa a nivel del suelo pero hay especies arbóreas como *G. concinna*. Son depredadores con hábitos que van desde muy generales hasta especializaciones en cacería de otras hormigas, coleópteros o diplópodos (Lattke 1990; Brown 1992).

El género está distribuido desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina. Una especie suramericana se ha establecido en parte del Estado de La Florida. *Gnamptogenys* también está presente en el Paleotrópico desde la India hasta el Suroeste Asiático, incluyendo Melanesia y el norte de Australia (Deyrup *et al.* 2000). Lattke (2002a) ofrece clave para las especies de ámbar dominicano.

### Género *Heteroponera* Mayr (Figura 16.6)

La frente cefálica tiene una carena longitudinal media, desde el vértice hasta el clipeo. Podría confundirse con *Acanthoponera* pero en este grupo las garras tarsales tienen un lóbulo basal y las espinas del propodeo son más largas. Las 13 especies americanas se pueden identificar con la ayuda de las claves y comentarios en la revisión de Brown (1958) y de Kempf (1962). Lattke (1994) caracteriza el género.

Se han hallado nidos, con algunas decenas de individuos a lo sumo, en madera podrida y bajo piedras en ambientes boscosos algo húmedos, como también en los tallos huecos de algunas plantas de sotobosque y bajo los rizomas de epifitas.

En América el género está presente desde Costa Rica hasta el norte de Argentina, incluyendo una especie endémica de Chile. También hay especies en Australia y Nueva Zelanda.

## Tribu Paraponerini

### Género *Paraponera* F. Smith (Figura 16.7)

Este género es muy fácil de reconocer por su gran tamaño, surcos antenales bien impresos que se encorvan por encima de los ojos y margen dorsal del hipopigidio denticulado. Este género monotípico contiene la especie *P. clavata*.

Sus nidos suelen ubicarse en las base de árboles con raíces tabulares y nectarios extraflorales, principalmente en bosques húmedos. Son depredadores pero también aprovechan los nectarios extraflorales. Están activas principalmente de noche en los árboles. Hay numerosos estudios sobre la biología de esta llamativa especie, infame por su picada extre-

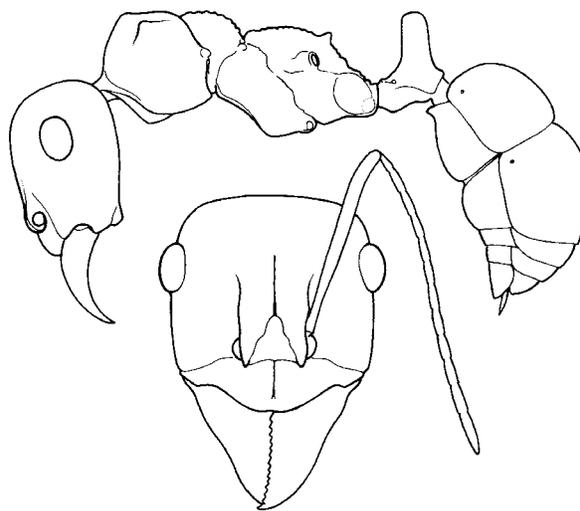


Figura 16.4 *Ectatomma*

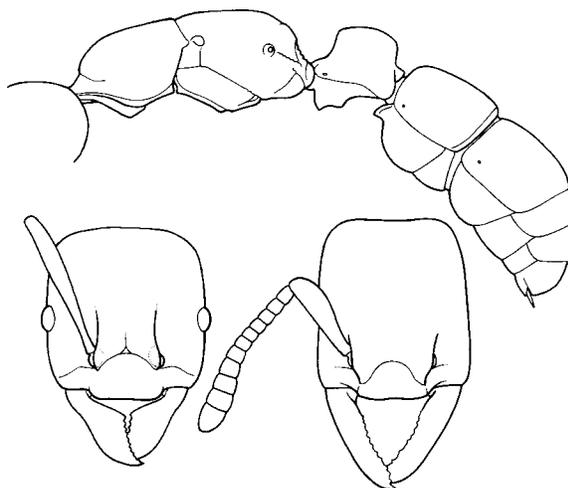


Figura 16.5 *Gnamptogenys*

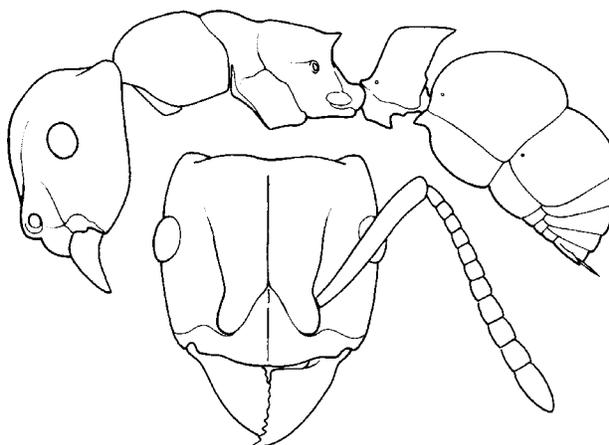
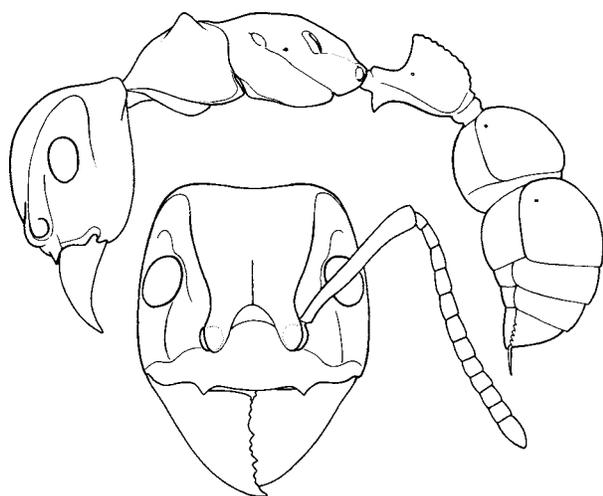
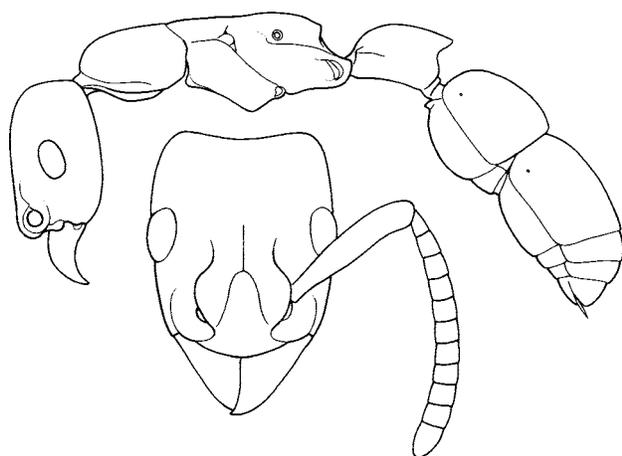
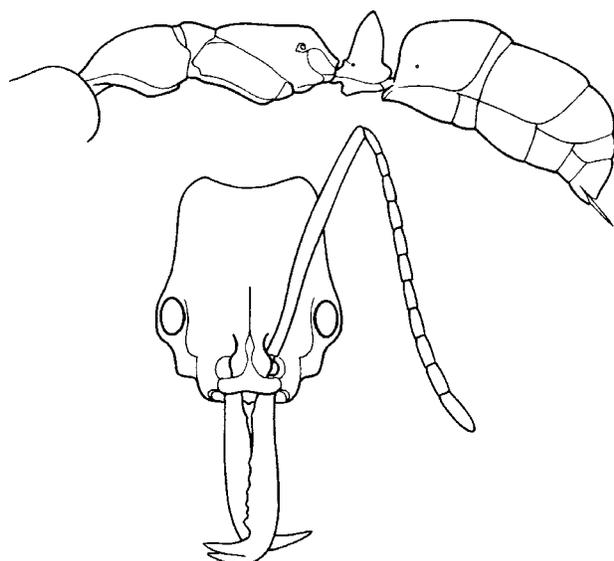


Figura 16.6 *Heteroponera*

Figura 16.7 *Paraponera*Figura 16.8 *Platythyrea*Figura 16.9 *Anochetus*

madamente dolorosa. Longino y Hanson (1995) resumen algunos de estos trabajos.

La única especie se conoce desde Nicaragua hasta Paraguay y el Estado de São Paulo. No está presente en la parte centro-oriental de Colombia ni en el centro-occidental de Venezuela.

### Tribu *Platythyreini*

Anteriormente se incluía al género *Probolomyrmex* en esta tribu pero aquí se excluyó con base en los argumentos de la sección "Filogenia" al principio de este capítulo.

#### Género *Platythyrea* Roger (Figura 16.8)

La cutícula presenta un granulado extremadamente fino de aspecto mate y pubescencia aplicada muy corta, la sutura promesonotal es móvil y el ápice de las meso y metatibias tiene dos espolones. Las ocho especies americanas se pueden identificar con la clave en Brown (1975) y sin olvidar una especie descrita posteriormente por Kugler (1977). Latke (1994) caracteriza el género.

Las obreras se colectan a menudo sobre árboles y suelen ser más fáciles de ubicar sobre los tallos en áreas con abundante luz como bosques secos o en el borde entre bosque y área talada. Los nidos se han encontrado en madera en descomposición, como también en cavidades en árboles vivos. Son muy veloces y rápidamente se dispersan al ser descubierto el nido, lo que dificulta su captura. Aparentemente tienen una preferencia para alimentarse de termitas y su picada es potente (Brown 1975).

El género se encuentra distribuido desde México y el sur del Estado de La Florida, Estados Unidos, hasta Suramérica tropical, incluyendo algunas islas del Caribe. En el resto del mundo se puede encontrar *Platythyrea* en todas las regiones salvo el Neártico y Paleártico.

### Tribu *Ponerini*

Es la tribu más diversa de la subfamilia con unas 200 especies americanas que están ampliamente distribuidas en diversos climas y hábitats. Se considera un grupo monofilético por la manera en que se inserta el peciolo al tercer segmento abdominal, es una unión muy estrecha y generalmente situada más bien hacia el borde ventral si es vista en perspectiva lateral. Los machos se caracterizan por tener las mandíbulas tan atrofiadas que no se tocan al estar cerradas y suelen tener una espina apical en el pigidio. Dentro del grupo *Odontomachus* y *Anochetus* forman un grupo monofilético (Brown 1976) pero no hay información para agrupar los demás géneros. El género *Centromyrmex* puede no estar tan emparentado con los demás *Ponerini* como se podría creer y de hecho Emery (1911) lo encasillaba dentro de su propia

subtribu. A diferencia de los demás Ponerini que tienen la unión peciolo-pospeciolo hacia la parte ventral del margen anterior del pospeciolo, éstas lo tienen en el medio y los machos carecen de la espina posterior del pigidio.

### Género *Anochetus* Mayr (Figura 16.9)

Este género, junto con su grupo hermano *Odontomachus*, está entre los géneros más fáciles de identificar por la cabeza semirectangular y las mandíbulas lineares; paralelas al estar cerradas y formando un ángulo 180° cuando están abiertas. Entre otras cosas las especies americanas del género *Anochetus* tienen el nodo peciolar de diversas formas, pero nunca semicónica y puntiaguda como en *Odontomachus*. Para identificar las especies de éste género es indispensable consultar a Brown (1976), una revisión bien completa con claves a toda la fauna mundial. Se tiene conocimiento de 23 especies en América de éste género.

Los nidos se encuentran en hojarasca, dentro de madera en descomposición. Son depredadoras con un mecanismo mandibular tipo trampa de resorte pero no se conoce nada sobre su especificidad alimenticia. Los nidos suelen tener menos de un centenar de adultos y típicamente se inmovilizan al ser descubiertas. Información biológica adicional puede encontrarse en Brown (1976, 1978).

Las especies de este género se pueden hallar en todas las regiones tropicales del mundo y en América están distribuidas desde el trópico mexicano y algunas islas caribeñas como Las Bahamas, hasta el norte de Argentina.

### Género *Belonopelta* Mayr (Figura 16.10)

Estas ponerinas tienen los ojos compuestos bien reducidos y localizados en la mitad anterior cefálica, cada mandíbula es alargada y tiene 5 a 6 dientes prominentes en el margen masticador, terminando en un largo diente apical. Las únicas dos especies conocidas de éste género neotropical se pueden identificar con Baroni Urbani (1975). Se parecen al género *Simopelta*, pero éstas tienen los lóbulos frontales formando una especie de pequeño techo horizontal sobre la superficie frontal de la cabeza y las mandíbulas no tienen más de 4 dientes grandes.

Son hormigas que habitan bosques húmedos y hacen sus nidos en la hojarasca o madera podrida, depredando con preferencia a dipluros campodeídos.

Estas hormigas se han colectado desde Costa Rica hasta Colombia.

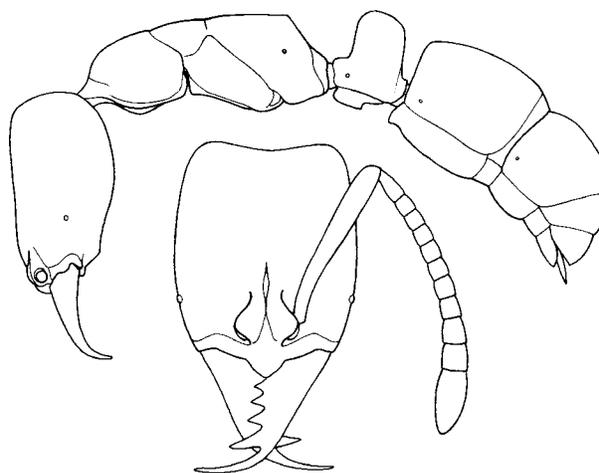


Figura 16.10 *Belonopelta*

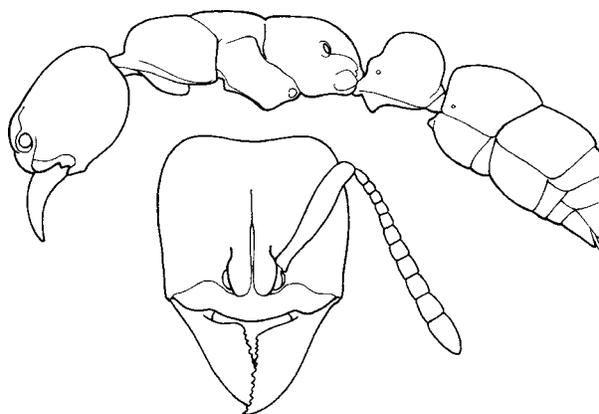


Figura 16.11 *Centromyrmex*

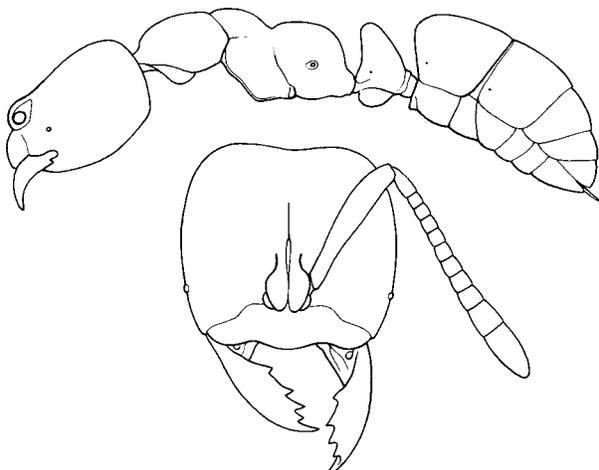
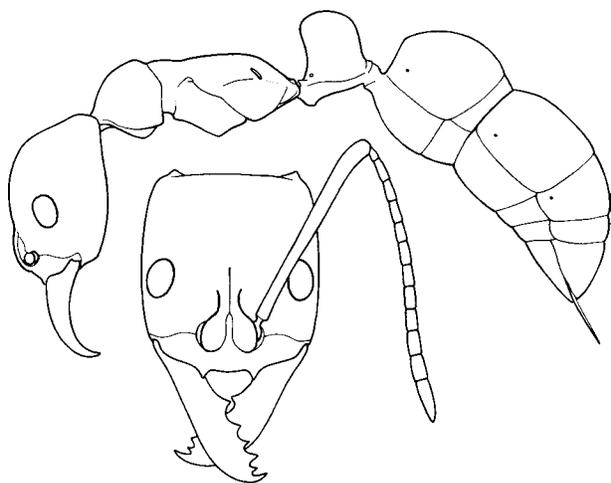
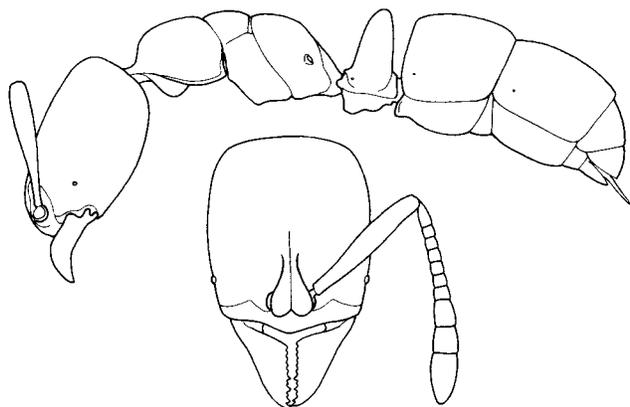
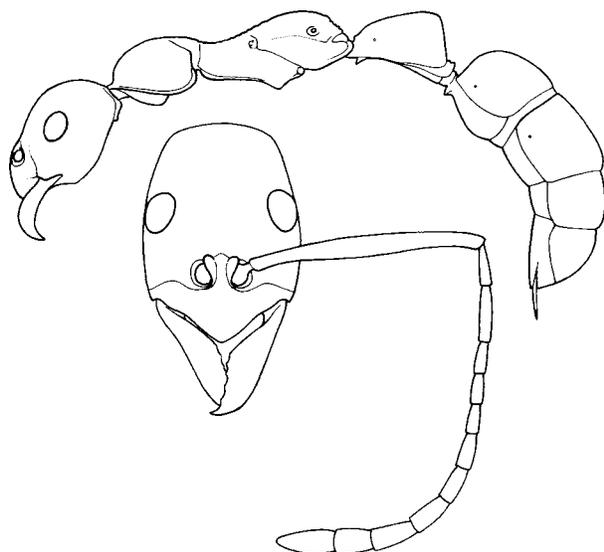


Figura 16.12 *Cryptopone*

Figura 16.13 *Dinoponera*Figura 16.14 *Hypoponera*Figura 16.15 *Leptogenys*

### Género *Centromyrmex* Mayr (Figura 16.11)

Estas hermosas hormigas tienen una cutícula muy pulida de color ferruginoso a ámbar, carecen de ojos y tienen una cobertura algo densa de setas espiniformes sobre la mesotibia, mesotarso y metatarso. Los machos se desconocen aún para cualquier especie americana del grupo. Las tres especies que se conocen de América se pueden identificar con la revisión de Kempf (1966).

Son depredadores especializados en termitas y muy crípticos en sus hábitos, aparentemente conviviendo con su presa. Ocasionalmente se pueden encontrar en el suelo o debajo de piedras, pero la manera más segura es examinando termiteros en zonas boscosas pero también en sabanas. A veces hay hasta dos especies dentro de un termitero (Delabie 1995).

Los miembros de este grupo se hallan en las regiones Afrotropical, Indomalásica y Neotropical. En América se conocen desde Costa Rica hasta el norte de Argentina.

### Género *Cryptopone* Emery (Figura 16.12)

El rasgo distintivo de este género está en la mandíbula, cuya parte basal posee un hoyuelo o fovea circular o casi circular, en la parte dorsal lateral. Kempf (1972) registró *C. guatemalensis* (Forel) para Guatemala y Nicaragua.

### Género *Dinoponera* Roger (Figura 16.13)

Aquí se encuentran las hormigas más grandes de América y tal vez del mundo, llegando las obreras de algunas especies a superar la respetable longitud de 3cm. Presentan 2 dientes algo separados en el borde anterior del clipeo y por el otro extremo tiene una serie de dentículos en forma de peines finos que bordean el ápice del pigidio e hipopigidio. Solamente *Paraponera* se acerca en tamaño a éstas hormigas pero se diferencian fácilmente por su peciolo pedunculado, los surcos antenales sobre la cabeza y los tubérculos pronotales, caracteres ausentes en *Dinoponera*. Las seis especies conocidas se pueden identificar con Kempf (1971).

Estas hormigas se encuentran anidando en el suelo, tanto de bosques como en sabanas y aunque son relativamente raras, a escala local pueden ser abundantes. Son depredadores de artrópodos en general y las colonias son pequeñas. Hasta donde se sabe en éste grupo no hay reinas sino que la reproducción es realizada por obreras fértiles, o «gamergates», morfológicamente iguales a sus demás hermanas, salvo por los ovarios desarrollados.

Este género exclusivamente suramericano tienen su rango de distribución restringido entre el sureste de Colombia, este de Perú y Bolivia, Brasil, Paraguay y noreste de Argentina. No se conoce al oeste de los Andes ni en el norte del continente.

**Género *Hypoponera* Santschi (Figura 16.14)**

La mayoría son pequeñas y algunas se pueden confundir con el género *Cryptopone* o miembros pequeños de *Pachycondyla* pero la carencia de dos espolones en el ápice de cada meso y metatibia los separa de estos grupos. Las hormigas del género *Pachycondyla* suelen ser mucho más grandes y *Cryptopone* en cambio, tiene una foseta hacia la base mandibular. *Hypoponera* también es muy parecida a *Ponera* pero en nuestro hemisferio éste último género sólo se conoce en regiones templadas de Norteamérica y se diferencia en el proceso subpeciolar, que termina en una punta posteriormente y tiene una especie de ventanilla translúcida en vista lateral. Se conocen unas 35 especies americanas (y seguramente hay muchas más) de éste género y si usted desea identificar alguna, prenda una vela y encomiéndase a su deidad favorita. No hay revisión para ninguna fauna, solamente descripciones aisladas para hormigas muy monótonas desde el punto de vista morfológico. La situación se complica más aún por que las reinas ergatoides suelen parecerse a las obreras de otras especies y hay unas cuantas especies polizontes que se han arraigado en diferentes partes del mundo (Brown 2000). En fin, el grupo constituye una pesadilla taxonómica en espera de algún mirmecólogo guerrero a prueba de bombas.

Los nidos se encuentran principalmente en bosques húmedos, también en bosques secos, especialmente en la hojarasca y dentro de madera en descomposición, tanto en pequeñas ramas huecas como en troncos. Busque debajo de musgo, corteza arbórea, piedras y tamice hojarasca ya que es el tercer género más común en muestras de hojarasca (Ward 2000). Aparentemente son predatoras generalizadas, sin embargo su biología es desconocida.

El grupo está distribuido en todo el trópico y zonas templadas algo cálidas. En América se ha encontrado desde el norte de los Estados Unidos, aunque es más común desde el sur de Virginia hasta el norte de Argentina.

**Género *Leptogenys* Roger (Figura 16.15)**

Estas ponerinas de aspecto esbelto se reconocen fácilmente por presentar las garras tarsales finamente pectinadas; son las únicas con este rasgo. Algunas de las especies más espectaculares se destacan por presentar una cabeza muy ancha con las mandíbulas semifalcadas. La única revisión para la fauna americana fue publicada por Wheeler (1923), pero la cantidad de especies descritas desde entonces han inutilizado su clave. Al redactar este capítulo el mismo autor está empezando a revisar la taxonomía alfa de este género. Un análisis preliminar de ejemplares hace pensar que el número de especies americanas puede sobrepasar las cincuenta. Se conocen más de 200 especies de todo el mundo (Bolton 1994).

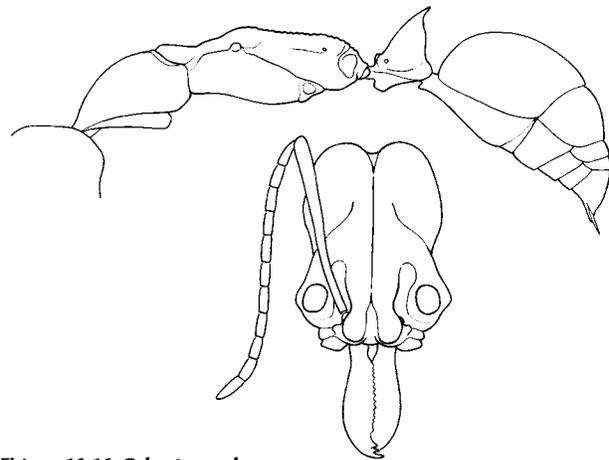


Figura 16.16 *Odontomachus*

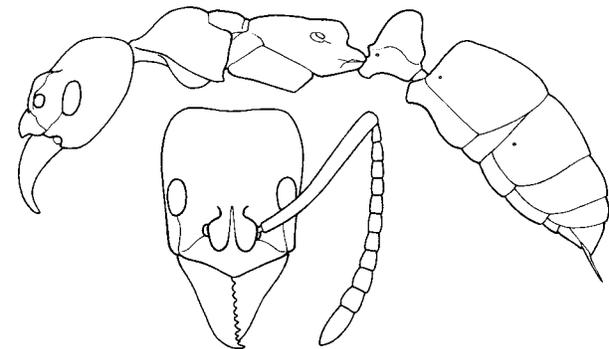


Figura 16.17 *Pachycondyla*

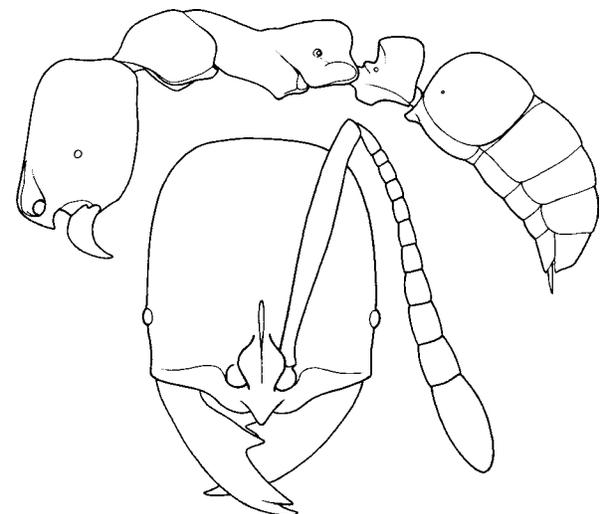


Figura 16.18 *Simopelta*

Es poco lo que se sabe de la biología de las especies americanas. Son más comunes en bosques húmedos, pudiéndose hallar en bosques deciduos sin una estación seca muy prolongada e intensa. Suelen hacer nidos en madera podrida sobre el suelo y entre la hojarasca. El tamaño de los nidos usualmente es pequeño y rara vez sobrepasa los 100-120 individuos. Son muy veloces y rápidamente huyen al ser descubiertas. Las especies americanas aparentemente son especialistas en depredación de ciertos tipos de isópodos terrestres. Algunas especies asiáticas han adoptado una vida nómada similar a las ecitoninas.

El grupo tiene representación en todo el mundo salvo en el Paleártico. En América se reconocen 37 especies distribuidas desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina.

### **Género *Odontomachus* Latreille (Figura 16.16)**

Las hormigas de este género son fáciles de identificar por la forma característica de la cabeza y las mandíbulas; a diferencia de *Anochetus*, con las cuales se podrían confundir; en *Odontomachus* el nodo pecciolar suele ser cónico y puntiagudo apicalmente, además de tener la carena nupal de cada lado formando un ángulo agudo. Con frecuencia estas hormigas carecen de la constricción del gaster que es típico del grueso de las ponerinas. Para identificar las 24 especies del género se debe consultar a Brown (1976). La bibliografía e índice taxonómico correspondiente a dicha revisión se publicó después en Brown (1978).

Son hormigas depredadoras agresivas con mandíbulas tipo trampa de resorte, que al cazar las tienen abiertas en un ángulo de 180° y cuando tienen presas dentro del radio de contacto, las detectan por medio de pelos finos que sirven de gatillo. El movimiento de cierre tarda no más de un milisegundo, el movimiento más veloz de cualquier estructura anatómica animal (Gronenberg *et al.* 1993). Algunas de estas hormigas están entre las más comunes y conspicuas del suelo, inclusive en zonas intervenidas como jardines y terrenos baldíos. En el norte de Suramérica *O. bauri* es muy común y los aficionados a la jardinería se cuidan de ella. Los nidos usualmente están a nivel del suelo, en hojarasca, tierra, madera podrida o bajo troncos y piedras, usualmente no pasan de 100 adultos pero en algunos casos pueden enumerar más del millar. Hay algunas especies arbóreas como *O. hastatus* y algunas inclusive viven en asociaciones parabióticas con otras hormigas en “jardines de hormigas” como *O. panamensis* y *Crematogaster* sp. en Costa Rica (Longino y Hanson 1995). Brown (1976) resume muchos aspectos de su biología.

El grupo se puede hallar en todas las regiones tropicales del mundo, incluyendo Gibraltar en Europa y Kwantun, al norte de Beijin. En nuestro hemisferio se encuentran en el sur de los Estados Unidos, desde Arizona hasta el

sur de Georgia, hasta el norte de Argentina, incluyendo muchas islas del Caribe.

### **Género *Pachycondyla* F. Smith (Figura 16.17)**

Estas hormigas tienen mandíbulas triangulares, a veces bien largas pero sin modificaciones especializadas y con dos espuelas en el ápice de la meso y metatibia. Examine bien este carácter ya que a veces hay una segunda espuela algo pequeña que puede ser difícil de observar y entonces se podrían confundir a los miembros más pequeños de este grupo con *Hypoponera*, que tiene una sola. No existe una revisión reciente de este grupo. Es el género neotropical de ponerinas que ocupa el segundo puesto en cuanto a su diversidad de especies (57) y es décimoprimer para toda la familia en el ámbito regional. El Dr. William Brown, Jr. tenía una revisión de la fauna mundial bien avanzada pero no la pudo terminar antes de su muerte en 1997. Hay una revisión para la fauna brasileña de Kempf (1962), la cual puede ser útil para identificar algunas especies, por lo menos las más comunes y ampliamente distribuidas en Suramérica.

Este grupo es común y fácil de observar, especialmente en bosques húmedos cuando cazan sobre el suelo o la vegetación, sin embargo también habitan bosques secos y de galería en zonas de sabana. Hay especies desde muy pequeñas hasta bien grandes, de hecho entre las más grandes de América. Su diversidad también se refleja en su biología como en la variedad de hábitats que ocupan y sus preferencias alimenticias. Hacen sus nidos en el suelo, hojarasca y madera podrida sobre el suelo, sin embargo también hay especies arbóreas con nidos en epífitas y en el suelo suspendido. Todas son depredadoras, con algunas generalistas, pero otras son especialistas como la grande y llamativa *P. laevigata* de cutícula negra y pulida que caza termitas, especialmente del género *Syntermes*. Algunas de las especies, como la arbórea *P. unidentata*, son imitadas por arañas y hay hasta una especie especializada en recolectar semillas (Brown 2000).

El género tiene una distribución cosmopolita y en nuestra parte del mundo se encuentra desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina pero el grueso de las especies son tropicales. Wild (2002) ofrece claves para las especies de Paraguay.

### **Género *Simopelta* Mann (Figura 16.18)**

Estas ponerinas tienen los ojos compuestos bien reducidos y localizados en la mitad anterior cefálica, cada mandíbula es alargada y tiene 3 a 4 dientes prominentes en el margen masticador. Se parecen al género *Belonopelta*, pero éstas tienen los lóbulos frontales separados por una extensión posterior del clipeo y las mandíbulas tienen más de 5 dientes grandes. La mayoría de las 10 especies del género conocidas en nuestro hemisferio se pueden identificar con Gotwald y

Brown (1966) o con Baroni Urbani (1975) pero él las llama *Belonopelta* o *Leiopelta*.

Tanto Gotwald y Brown (1966) como Longino y Hanson (1995) reportan depredación en masa, al estilo ecitonino, sobre hormigas del género *Pheidole*. Los nidos pueden ser numerosos con un millar o más de obreras y las reinas son fisiogástricas. Los machos aún se desconocen y a diferencia de las demás ponerinas, las larvas no tejen un pupario antes de pupar. Se han encontrado los nidos en sitios boscosos húmedos ocupando ramas muertas suspendidas entre los árboles y en el suelo.

Este género se encuentra desde Guatemala hasta Santa Catarina en Brasil y en el Viejo Mundo se halla desde Israel hasta el sureste Asiático.

### Tribu Proceratiini

Las hormigas de este grupo suelen ser pequeñas, con las antenas insertadas hacia el extremo anterior cefálico, con los ojos reducidos, la sutura promesonotal fusionada y el gaster fuertemente encorvado anteroventralmente.

#### Género *Discothyrea* Roger (Figura 16.19)

Hormigas diminutas con ojos de un omatidio y con las inserciones antenales expuestas, unidas a la cabeza en una repisa cefálica anterior que sobresale por encima de las mandíbulas. Se podrían confundir con *Proceratium* porque comparten el mismo hábitat y el fuerte encorvamiento del gaster pero estas hormigas suelen ser más largas que *Discothyrea* y el clipeo carece de la repisa anterior. Hay siete especies conocidas en la región Neotropical pero identificarlas es complicado por el reducido tamaño de estas hormigas y porque la clave más reciente (Borgmeier 1949) se fundamenta en caracteres difíciles y de dudosa confiabilidad como longitudes de diversas partes del cuerpo y el número de artejos antenales.

Estas pequeñas hormigas hacen sus nidos en la hojarasca y son depredadores de huevos de artrópodos (Brown 1979).

El género se encuentra en zonas boscosas húmedas principalmente tropicales del hemisferio sur, en América están distribuidas desde el sureste de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina.

#### Género *Proceratium* Roger (Figura 16.20)

Tienen ojos reducidos y las antenas insertas hacia el borde anterior de la cabeza, pero no sobre una repisa o extensión; el ápice del gaster es bien encorvado. Se podrían confundir con *Discothyrea* pero éstas son mucho más pequeñas, con una repisa anterior del clipeo que esconde las mandíbulas en vista dorsal cefálica y tiene el ápice de la antena muy hincha-

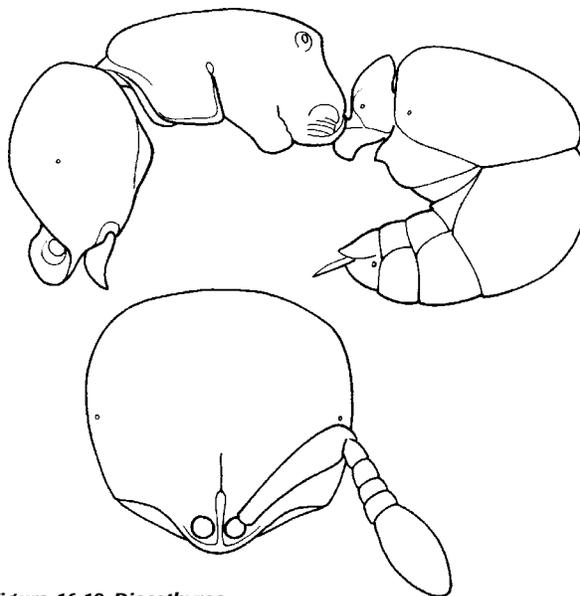


Figura 16.19 *Discothyrea*

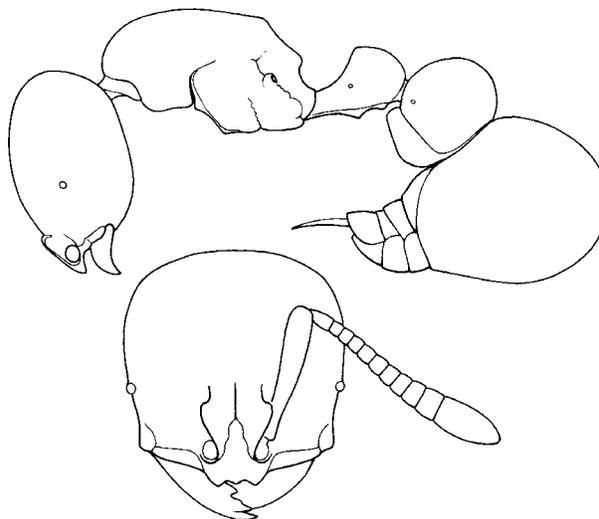


Figura 16.20 *Proceratium*

do, casi capitado. Las cuatro especies americanas se pueden identificar con la clave de Ward (1988). Baroni Urbani y De Andrade (2003) revisan las especies vivientes y fósiles del género para el mundo reconociendo 15 especies para la región Neotropical.

Los nidos son pequeños y hechos en la hojarasca, donde depredan huevos de otros artrópodos, en especial de arañas (Brown 1979).

El género tiene una distribución cosmopolita y en América se encuentra desde la región de los grandes lagos y Nueva Inglaterra en Norte América y hacia el sur, hasta Brasil.

## Tribu Thaumatomyrmecini

### Género *Thaumatomyrmex* Mayr (Figura 16.21)

Las hormigas de este género son fáciles de reconocer por su espectaculares mandíbulas en forma de espinas muy finas y cabeza muy ancha, sencillamente no hay otra ponerina parecida. Hasta ahora hay cinco especies en el género y fueron revisadas por Kempf (1975) y luego parcialmente por Longino (1988). El trabajo de Kempf tiene una clave y Longino trabajó con el grupo de *T. ferox*.

Los nidos se pueden hallar en la hojarasca, bromelias o cavidades en madera muerta como pequeñas ramas. Las especies se han colectado tanto en bosque húmedo como seco y en bosques de galería. Son predadores especializados en cazar diplópodos polyxénidos, evitando su pelusa defensiva con los largos dientes mandibulares para después afeitarlas con setas especializadas en las patas anteriores (Brandão *et al.* 1991). Son algo raras ya que hay pocos ejemplares en colecciones.

Las especies de éste grupo se encuentran desde Costa Rica hasta Brasil y Perú, incluyendo una especie endémica de Cuba.

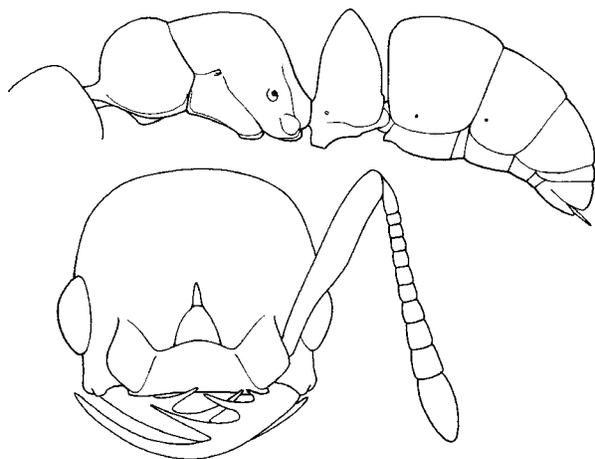


Figura 16.21 *Thaumatomyrmex*

## Tribu Typhlomyrmecini

### Género *Typhlomyrmex* Mayr (Figura 16.22)

Estas hormigas tienen los ojos compuestos atrofiados y el pecíolo brevemente pedunculado e insertado en toda la mitad de la cara anterior del pospecíolo. Las reinas tienen los ojos compuestos bien desarrollados y con breves pelos. Se podría confundir estas hormigas con alguna amblyoponina por similitudes en la forma del pecíolo pero *Typhlomyrmex* carece de los denticulos en el borde anterior del clipeo que caracteriza dicha tribu. El género fue revisado por última vez por Brown (1965) y éste es el trabajo a usar para intentar identificar las seis especies que se conocen, sin embargo en el momento de escribir estas líneas, Sébastien Lacau del Museo Nacional de Historia Natural en París está revisando el género.

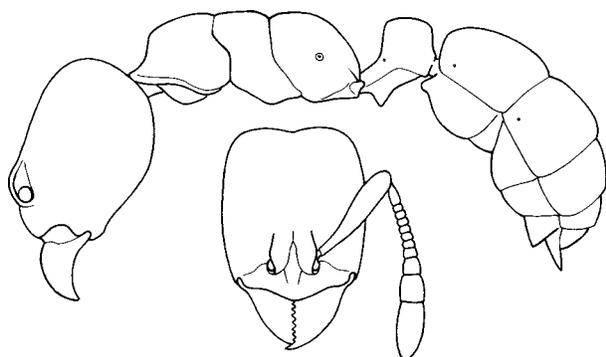


Figura 16.22 *Typhlomyrmex*

Anidan en troncos en descomposición o en el suelo en bosques húmedos. La especie más común y con la mayor distribución es *T. rogenhoferi* la cual prefiere madera para anidar. La segunda especie más común *T. pusillus* es de menor tamaño y anida en el suelo. No se sabe nada sobre su dieta.

Desde Veracruz, México hasta el noreste de Argentina se pueden encontrar estas hormigas. No se conocen en islas Caribeñas.

## Incertae sedis

De acuerdo con las razones expuestas en la sección “Filogenia” se deja este género sin parentela aparente con los demás géneros de Ponerinae (con la posible excepción de *Discothyrea*).

### Género *Probolomyrmex* Mayr (Figura 16.23)

Son hormigas bien pequeñas y alargadas con las inserciones antenales expuestas y contiguas, montadas sobre una repisa anterior del clipeo que tapa las mandíbulas en vista frontal cefálica. Lóbulos frontales reducidos a una breve lámina longitudinal que separa los cóndilos de cada escapo y las obreras carecen de ojos. Se conocen cuatro especies americanas que pueden ser diferenciadas usando la clave de O’Keefe y Agosti (1997).

Son hormigas muy difíciles de conseguir ya que son muy contados los ejemplares en colecciones. Especímenes se han obtenido de zonas boscosas en el suelo, madera descompuesta, hojarasca y pequeñas ramas huecas. En *P. petiolatus* las obreras vibran las antenas rápidamente a medida que andan. En *P. boliviensis* los nidos son pequeños, con pocas decenas de individuos a lo sumo y hay más de una reina. Probablemente tiene una dieta especializada ya que intentos de alimentarlas con una variedad de artrópodos fallaron (Taylor 1965).

El género se encuentra en casi todas las regiones del mundo con la salvedad del Neártico y la isla de Madagascar. En el Neotrópico ejemplares se conocen desde Panamá hasta el norte de Suramérica, incluyendo Brasil y Bolivia.

## Agradecimientos

Este capítulo fue mejorado gracias a las observaciones de Fernando Fernández y Roberto Keller, por lo cual les doy las gracias a los dos.

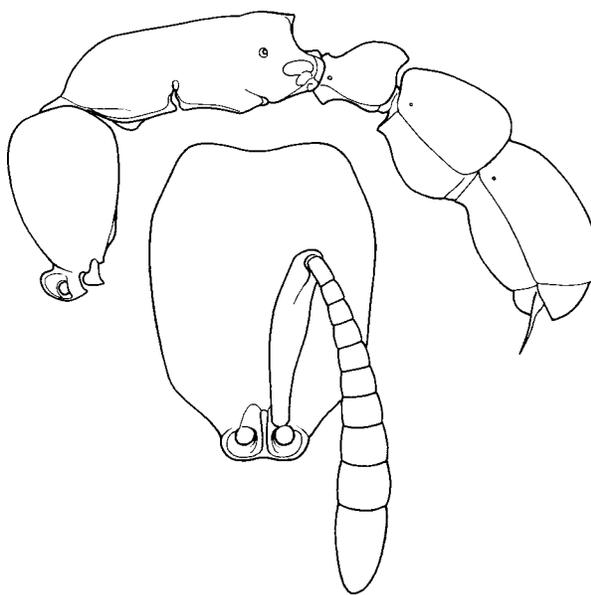


Figura 16.23 *Probolomyrmex*

## Literatura citada

- Baroni Urbani, C. 1975. Contributo alla conoscenza dei generi *Belonopelta* Mayr e *Leiopelta* gen. n. (Hymenoptera: Formicidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologisches Gesellschaft* 48:295-310.
- Baroni Urbani, C. y M.L. de Andrade. 2003. The ant genus *Proceratium* in the extant and fossil record. *Mus. reg. Sci. nat. Torino Monografie* 36:1-492
- Baroni Urbani, C., B. Bolton y P. S. Ward. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17:301-329.
- Bolton, B. 1990a. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* 24:1339-1364.
- Bolton, B. 1990b. Abdominal characters and status of the cerapachyine ants (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History* 24:53-68.
- Bolton, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the world*. 222 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, E.E.U.U.
- Bolton, B. 1995. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 29:1037-1056.
- Borgmeier, T. 1949. Formigas novas ou pouco conhecidos de Costa Rica e da Argentina. *Revista Brasileira de Biologia* 9:201-210.
- Brandão, C., J. Diniz y E. Tomotake. 1991. *Thaumatomyrmex* strip millipedes for prey: a novel predatory behaviour in ants and the first case of sympatry in the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 38:335-344.
- Brown, W. L. Jr. 1952. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. I. Tribe Platythyreini (Hymenoptera). *Breviora* 6:1-6.
- Brown, W. L. Jr. 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 118(5):175-362.
- Brown, W. L. Jr. 1960. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 122:143-230.
- Brown, W. L. Jr. 1965. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. IV. Tribe Typhlomyrmecini (Hymenoptera). *Psyche* 72:65-78.
- Brown, W. L. Jr. 1975. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, Tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cyliandromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. *Search Agriculture (Ithaca, New York)* 5(1):1-115.
- Brown, W. L. Jr. 1976. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part IV. Ponerinae, Tribe Ponerini, Subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, Subtribal characters. Genus *Odontomachus*. *Studia Entomologica* 19:67-171.
- Brown, W. L. Jr. 1978. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part IV. Ponerinae, Tribe Ponerini, Subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction. Genus *Anochetus*. *Studia Entomologica* 20:549-652.
- Brown, W. L. Jr. 1979. A remarkable new species of *Proceratium* with dietary and other notes on the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 86:337-346.
- Brown, W. L. Jr. 1992. Two new species of *Gnamptogenys*, and an account of millipede predation by one of them. *Psyche* 99:275-289.
- Brown, W. L. Jr. 2000. Diversity of ants, pp. 45-79 in D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.
- Delabie, J. 1995. Inquilinismo simultâneo de duas espécies de *Centromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae) em cupinzeiros de *Syntermes* sp (Isoptera, Termitidae, Nasutermitinae). *Revista brasileira de Entomologia* 39:605-609.
- Deyrup, M., L. Davis y S. Cover. 2000. Exotic ants in Florida. *Transactions of the American Entomological Society* 126:293-326.
- Emery, C. 1911. Hymenoptera. Fam. Formicidae. Subfam. Ponerinae. *Genera Insectorum* 118:1-125.
- Gotwald, W. y W. L. Brown Jr. 1966. The ant genus *Simopelta* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 73:261-277.
- Grimaldi, D., D. Agosti y J. M. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3208:1-43.
- Grimaldi, D. y D. Agosti. 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(25):13678-13683.
- Gronenberg, W., J. Tautz y B. Hölldobler. 1993. Fast trap jaws and giant neurons in the ant *Odontomachus*. *Science* 262:561-563.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1986. Ecology and behavior of the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 33:45-58.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. 732 pp. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Keller, R. 2000. Cladistics of the tribe Ectatommini (Hymenoptera: Formicidae): a reappraisal. *Insect Systematics and Evolution* 31:59-69.
- Kempf, W. W. 1962. Retoques à classificação das formigas neotropicais do gênero *Heteroponera* Mayr (Hym., Formicidae). *Papeis Avulsos de Zoologia* 15:29-47.
- Kempf, W. W. 1966. A synopsis of the Neotropical ants of the genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* 9:401-410.

- Kempf, W. W. 1971. A preliminary review of the ponerine ant genus *Dinoponera* Roger (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica* 14:369-394.
- Kempf, W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Regiao Neotropical. *Studia Entomologica* 15:3-344.
- Kempf, W. W. 1975. A revision of the Neotropical ponerine ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* 18:95-126.
- Kempf, W. W. y W. L. Brown Jr. 1968. Report on some neotropical ant studies. *Papéis Avulsos de Zoologia* (São Paulo) 22:89-102.
- Kugler, C. 1977. A new species of *Platythyrea* (Hymenoptera, Formicidae) from Costa Rica. *Psyche* 83:216-221.
- Kugler, C. 1991. Stings of ants of the tribe Pheidologetonini. *Insecta Mundi* 1:221-230.
- Kugler, C. y W. L. Brown Jr. 1982. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search Agriculture (Ithaca, New York)* 24:1-8.
- Kusnezov, N. 1955. Un nuevo carácter de importancia filogenética en las hormigas (Hymenoptera, Formicidae). *Dusenía* 6:183-186.
- Kusnezov, N. 1963. Zoogeografía de las hormigas en Sudamérica. *Acta Zoológica Lilloana* 19:25-186.
- Lacau, S. y J. H. C. Delabie. 2002. Description de trois nouvelles espèces d'*Amblyopone* avec quelques notes biogéographiques sur le genre au Brésil (Formicidae, Ponerinae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 107(1):33-41.
- Lattke, J. E. 1990. Revisión del género *Gnamptogenys* Mayr para Venezuela. *Acta Terramaris* 2:1-47.
- Lattke, J. E. 1991. Studies of neotropical *Amblyopone* Erichson (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science* 428:1-7.
- Lattke, J. E. 1994. Phylogenetic relationships and classification of the Ectatommini. *Entomologica Scandinavica* 25:105-119.
- Lattke, J. E. 1995. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 4:137-193.
- Lattke, J. E. 2002a. Nuevas especies de *Gnamptogenys* Roger, 1863 de América (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Entomotropica* 17(2):135-144.
- Lattke, J. E. 2002b. A taxonomic revision and phylogenetic analysis of the ant genus *Gnamptogenys* Roger in Southeast Asia and Australasia (Hymenoptera: Formicidae). *University of California Publications in Entomology* (en vías de publicación).
- Longino, J. T. 1988. Notes on the taxonomy of the Neotropical ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae), pp. 35-42 in J. M. Trager, ed., *Advances in Myrmecology* E. J. Brill, New York.
- Longino, J. T. y P. Hanson. 1995. The Ants (Formicidae), pp. 587-620 in P. Hanson and I. Gauld, eds., *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, New York.
- O'Keefe, S. y D. Agosti. 1997. A new species of *Probolomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Guanacaste, Costa Rica. *Journal of the New York Entomological Society* 105:190-192.
- Perrault, G. 1999. L'architecture thoracique associée à la jonction pronoto-mésothoracique des ouvrières de fourmis (Hymenoptera: Formicidae). Intérêt pour la phylogénie du groupe. *Annales de la Société Entomologique de France* 35:125-163.
- Perrault, G. 2000. Probolomyrmicinae, nouvelle sous-famille pour la genre *Probolomyrmex*. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 105:253-272.
- Taylor, R. W. 1965. A monographic revision of the rare tropicopolitan ant genus *Probolomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 117:345-365.
- Ward, P. S. 1988. Mesic elements in the western Nearctic ant fauna: taxonomic and biological notes on *Amblyopone*, *Proceratium*, and *Smithistruma* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 61:102-124.
- Ward, P. S. 1994. *Adetomyrma*, an enigmatic new ant genus from Madagascar (Hymenoptera: Formicidae), and its implications for ant phylogeny. *Systematic Entomology* 19:159-175.
- Ward, P. S. 2000. Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities, pp. 99-121 in D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz, eds., *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press.
- Wheeler, G. C. y J. Wheeler. 1971. Ant larvae of the subfamily Ponerinae: second supplement. *Annals of the Entomological Society of America* 64:1197-1217.
- Wheeler, G. C. y J. Wheeler. 1976. Ant larvae: review and synthesis. *Memoirs of the Entomological Society of Washington* 7:1-108.
- Wheeler, W. M. 1923. The occurrence of winged females in the ant genus *Leptogenys* Roger, with the description of new species. *American Museum Novitates* 90:1-16.
- Wild, A. L. 2002. The genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae) in Paraguay. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay* 14(1-2):1-18.