

DUSENIA: VI(1/2)
Día 31 de Marzo de 1985

WILLIAM L. BROWN

Evolución de las hormigas

por

NICOLAS KUSNEZOV

N. Kuznetsov - Evolución de las hormigas. 1955 ERRATA.

Página	Línea	Escrito	Debe ser
3	23-24	Comportamiento	comportamiento
5	21	Ferrea	ferrea
6	17	<u>Delichoderinae</u> como	<u>Delichoderinae</u> y <u>Pernicinas</u> como
12	31	<u>proliferación</u>	<u>proliferas</u>
16	10-11	cultivadoras	cultivadora
17	4	extendiéndose	extendiéndose
17	21	"intensida"	"intensidad"
17	33	situación	situación
17	39	200	2000
18	8	sentido restituyendo	sentido contrario, restituyendo
18	28	<u>Bryagium</u>	<u>Bryagium</u>
19	21	excesiva	excesiva
20	45	ninguna	ninguna
24	27	<u>Mycetophylax</u>	<u>Mycetophylax</u>
24	33	<u>inmovilidad</u>	<u>inmovilidad</u>
25	23	mache, donde que	mache que
26	13	un	un
29	8	algunas	algunas
30	18	Ludi	<u>Ludi</u>
31	30	<u>San Luis</u>	<u>San Luis</u>
31	35	ueber	ueber

Evolución de las hormigas

por

NICOLAS KUSNEZOV

(Recibido al 10-XII-54)

La evolución orgánica abarca todos los procesos de la vida, que manifiestan por un lado una tendencia hacia el aumento de la densidad de población y ensanchamiento del área y por el otro lado tendencias restrictivas en este sentido, tanto intrínsecas como extrínsecas *con respecto a lo individual* sea una especie o sea una unidad de orden superior. Como consecuencia de la interacción de estas tendencias tenemos en casos extremos alternativamente o dominancia o extinción y toda la cadena de las formas de transición entre estos extremos.

Los términos intrínseco y extrínseco son aplicables solo cuando se trata de la evolución filogenética. En cambio, al contemplar la evolución con el enfoque biosocial tenemos que buscar otros términos, más adecuados, porque la interpretación holista de la realidad no permite trazar una línea divisoria neta entre lo intrínseco y extrínseco, pues los elementos individuales, que se ponen en contacto entre sí, representan componentes de un todo unitario, unidos por una causación circular y tendientes en su conjunto espontáneamente hacia creciente homeostasia (A. Emerson, 1954).

Las hormigas son interesantes no solamente por sí mismo, sino además como un material muy adecuado para aclarar ciertos aspectos más generales de la evolución orgánica. La evolución de las hormigas ha sido esbozada en los trabajos de los clásicos de mirmecología (W. M. Wheeler, C. Emery y A. Forél) y hace pocos años resumida por F. Bernard (1951).

MATERIAL DISPONIBLE

La evolución es un proceso histórico y por eso los datos paleontológicos son indispensables para aclarar muchos sus aspectos. En este sentido disponemos de los datos referentes solamente al hemisferio norte y solo en dos casos tenemos material suficiente para conclusiones con respecto a la composición de las faunas fósiles. Estas dos faunas son: 1) la del

ambar báltico en Europa (Wheeler, 1914), correspondiente al oligoceno y 2) la de Florissant en el Estado de Colorado en Norte America (Carpenter, 1930), correspondiente al mioceno. Cuarenta y tres géneros con 92 especies, es decir mucho más que la fauna actual de esta región, representan la fauna de ambar báltico (11.679 ejemplares estudiados por Wheeler) y veinte géneros con 32 especies representan la fauna de Florissant (5.594 ejemplares estudiados por Carpenter). De los 43 géneros del ambar báltico viven todavía 23, y de los 20 géneros viven actualmente 12. Algunas especies del ambar báltico, conservadas perfectamente son prácticamente idénticas con ciertas especies de lá época actual (*Formica flori* del oligoceno). Todas otras informaciones con respecto a la evolución nos ofrecen las hormigas vivientes actualmente. Tenemos los datos morfológicos, taxonómicos, bionómicos, ecológicos, zoogeográficos y zoopsicológicos, los cuales dan indicaciones indirectas, aunque el fenómeno de heterosincronismo, es decir de la convivencia en la época actual de los elementos cuyos orígenes pertenecen a distintas épocas geológicas, elementos más antiguos y más modernos, se halla muy difundido dentro de la familia *Formicidae*. A consecuencia, en base de datos disponibles no podemos precisar: a) la antigüedad de las hormigas, b) relaciones filogenéticas tanto con otros grupos del orden *Hymenoptera* como entre distintas subdivisiones de la misma familia *Formicidae*, c) centros de origen, d) rutas migratorias y caracter mismo de sus migraciones.

Lo que es posible realizar son: a) aclarar las tendencias generales de la evolución de la familia, b) aclarar ciertas tendencias particulares en los grupos de orden inferior donde sobrevivieron los eslabones de conexión entre los puntos extremos de las cadenas evolutivas correspondientes, c) llegar a concebir por lo menos en forma tentativa las causas inmediatas de la evolución y d) hasta el cierto grado sus mecanismos.

CLASIFICACIÓN

Para facilitar la lectura de este artículo a los lectores que no sean mirmecólogos, ofrecemos el esquema de la clasificación de las *Formicidae* basandonos en la última interpretación de W. L. Brown (1954) y en el trabajo de F. Bernard (1951). La clasificación de Brown se difiere de la clasificación anteriormente adoptada solamente por la separación de *Myrmeciinae* de las *Ponerinae* en calidad de una subfamilia independiente. La clasificación tiene caracter provisorio y puede ser que con el tiempo la subfamilia *Ponerinae* será subdividida.

I Aguijón bien desarrollado. Buche pequeño o de tamaño mediano. Molleja ordinariamente simple.

A. La hembra y la obrera son morfológicamente poco distintas. Cooperación ordinariamente poco desarrollada. Colonias relativamente pequeñas.

aa. Larvas ortocefálicas, con la cabeza bien desarrollada y cuerpo bien segmentado, carnívoras, se alimentan solas sin ayuda de las obreras. Ninfas ordinariamente con capullo. Principalmente terrícolas.

bb. Metanoto visible (obrero). Ojos grandes . . . 1. *Myrmecinae*

bb. Metanoto reducido. Ojos nunca muy grandes, a veces ausentes 2. *Ponerinae*
3. *Cerapachyinae*

aa. Larvas hipocefálicas con la cabeza pequeña y cuerpo bien segmentado; se alimentan ayudadas por las obreras. Principalmente arborícolas o, secundariamente terrícolas . . 4. *Pseudomyrmicinae*

AA. La hembra y la obrera son morfológicamente muy distintas. Cooperación más o menos desarrollada. Larvas con la cabeza bien desarrollada; se alimentan ayudadas por las obreras. Ojos y palpos ordinariamente más o menos reducidos, nunca muy largos.

aa. Ninfas ordinariamente con capullos. Larvas con la cabeza bien desarrollada, carnívoras, alimentadas por las obreras adultas. Países calidos. Ordinariamente terrícolas o aún hipogeas. Comportamiento gregario (*Dorylinae*) 5. *Leptanillinae*
6. *Dorylinae*

aa. Ninfas sin capullos. Larvas hipocefálicas con la cabeza pequeña, omnívoras o especializadas. Formas de vida variables, a veces muy especializadas. Países calidos, templados y frios 7. *Myrmicinae*

II Aguijón reducido. Buche grande. Molleja de una conformación complicada. Cooperación notable hasta muy desarrollada. Metanoto más o menos visible. La diferencia entre la hembra y la obrera relativamente poco acusada. Palpos más o menos normales.

A. Aguijón atrofiado. Vejiga en burlete. Sin ácido fórmico. Ninfas sin capullos. Principalmente países cálidos. — Larvas con segmentación indistinta y con la cabeza pequeña 8. *Dolichoderinae*

AA. Sin aguijón. Vejiga en cojinete. Con ácido fórmico segregado por las glándulas anales. Ninfas generalmente con capullos (rara vez sin capullo — *Oecophylla*). — Difundida en todas partes del mundo hasta los límites polares y altitudinales de la familia (al lado de la subfamilia *Myrmicinae*). Larvas hipocéfálicas con la segmentación bien distinta 9. *Formicinae*

Para dar una idea de valor relativo de cada una de las subfamilias en la fauna actual agregamos los siguientes datos de acuerdo con F. Bernard.

Subfamilia.	Cantidad de especies
<i>Myrmeciinae</i> }	900
<i>Ponerinae</i> }	
<i>Cerapachyinae</i>	70
<i>Pseudomyrmicinae</i>	150
<i>Leptanillinae</i>	17
<i>Dorylinae</i>	200
<i>Myrmicinae</i>	2.500
<i>Dolichoderinae</i>	300
<i>Formicinae</i>	<u>1.600</u>
Total	5.737 especies

Las cifras son muy aproximadas porque todavía no existe una revisión moderna de la fauna mundial.

La dispersión geográfica más ámpla la tienen las subfamilias *Myrmicinae* y *Formicinae*, cuyos representantes figuran como dominantes en todas partes del mundo. En los países cálidos son además bien representadas y frecuentes las subfamilias *Dolichoderinae*, *Pseudomyrmicinae* y *Dorylinae*. *Myrmeciinae* pertenecen a la fauna de Australia, *Cerapachyinae* tienen un área discontinua principalmente en el hemisferio meridional y las *Leptanillinae* han sido encontradas solamente en el Viejo Mundo, siendo raras.

ANTIGÜEDAD DE LAS HORMIGAS

Aunque no podemos precisar la cuestión, los datos fósiles y particularmente las referentes a la fauna del ambar báltico, que tiene un aspecto bastante moderno, permiten concluir, que la familia *Formicidae* se ha originado antes del periodo terciario, durante la era mesozóica y puede ser en los principios de esta era. Son tan, o, lo que es más probable, más antiguas que los mamíferos y las plantas *Angiospermas* (evolución de *Angiospermas* ver en el trabajo de D. Axelrod, 1952).

ORIGEN DE LAS HORMIGAS

Las hormigas son derivados de ciertas avispas solitarias. En este sentido no hay ninguna desavenencia entre distintos autores. Sin embargo, no es posible decir cuales son los grupos ancestrales con respecto a las hormigas y lo más probable es que no las vamos encontrar nunca. Con respecto a

monofilia o polifilia de las hormigas no existen opiniones determinadas. W. L. Brown aún admite que la subfamilia *Dorylinae* es de origen difilético (Brown, 1954, probablemente lapsus calami). La cuestión es, si las primeras obreras aparecieron *antes* o *después* de separación de los linajes filogenéticos primitivos representados por las subfamilias actuales. En el primer caso las hormigas sean monofiléticas, en el último polifiléticas. La cuestión no tiene gran importancia porque de todos los modos las subfamilias no son muy distantes entre sí y seguramente surgieron a partir de las mismas raíces ancestrales.

Aunque el origen de las hormigas queda hipotético, cabe mencionar las ideas de S. I. Malyshev, conocido investigador de la biología de *Hymenoptera*, publicadas hace poco (1954) en el idioma ruso y por eso desconocidas en el mundo occidental. De acuerdo con S. I. Malyshev, las hormigas son insectos sociales desde el principio y sus orígenes hay que buscarlos entre los *Hymenoptera* parasíticos inferiores. El probable antecesor de las hormigas debe ser un representante de los *Hymenoptera* parasíticos con el modo de vida semisocial y con las larvas carnívoras ectoparasíticas. Una forma más evolucionada de la vida familiar, que se acerca a la vida "social" de las hormigas, surgió solamente en el grupo *Militobia* de *Chalcidoidea* y en el grupo *Scleroderma* de la superfamilia *Bethyloidea*. Sin embargo, el desarrollo ulterior hacia la vida de las hormigas se ha realizado solamente a lo largo de la línea de *Scleroderma*, que representa una fase familiar, ectoparasítica (hemiformicoide). Las especies de *Scleroderma* viven en la madera podrida con un ambiente favorable para el desarrollo de hongos, los cuales han sido aprovechados ya por los antecesores de las hormigas.

El cambio de las relaciones tróficas al pasar de la alimentación en base de la víctima paralizada a la autofagia (degeneración de los músculos alares y del cuerpo adiposo), a la alimentación de hongos y a la trofalaxis (intercambio de alimento entre distintos individuos) tuvo su repercusión en el desarrollo de las hormigas primitivas. Las hembras ápteras, las cuales al estar en su estado larval no han tenido suficiente alimento, degeneraron transformándose en obreras, que tomaron a su cargo el cuidado de las larvas. Entre las hormigas actuales, las *Amblyoponini* son las más primitivas, muy parecidas a *Scleroderma* y de talla muy pequeña, — habitantes de lugares húmedos. El fenómeno de trofalaxis tiene raíces muy profundas, las cuales conducen directamente a *Scleroderma*.

Muchas razones no nos permiten estar de acuerdo con la idea de Malyshev. Lo único, que es posible admitir es el

parentezco entre las *Scleroderma* y las hormigas y las raíces filogenéticas comunes y más o menos profundas. Morfológicamente *Scleroderma* parece ser bien especializada (hembras ápteras, nervadura muy reducida en el macho etc.) y el modo de vida por si solo no puede comprobar nada.

(Una discusión con respecto al origen de las hormigas ver en el trabajo de F. Bernard, 1951, pp. 1036-1037, así como en el trabajo de Brown and Nutting, 1950).

TENDENCIAS GENERALES DE LA EVOLUCIÓN DE LAS HORMIGAS

1. — Basandonos en la idea de que las hormigas se originaron a partir de ciertas avispas solitarias podemos deducir, que el progreso de su evolución se manifieste por el progreso de su vida social.

La subfamilia *Ponerinae* debe ser considerada como la más primitiva en este sentido, mientras las subfamilias *Myrmicinae*, *Dolichoderinae* como más evolucionadas.

Efectivamente, el dimorfismo del sexo femenino en *Ponerinae* es poco desarrollado, siendo hembras y obreras muy parecidas unas a otras, salvo pocas excepciones, las larvas son de carácter primitivo, bastante activas, carnívoras, se alimentan por si solo sin ayuda de parte de las obreras, las colonias son relativamente poco populosas, hay muy poca cooperación entre las obreras, las normas de conducta son estereotipadas, casi no existen las formas de vida especializadas y, cuando las hay, son poco acentuadas (por ejemplo *Ectatomma quadridens* F. en los desiertos de la Argentina). Por el otro lado, ciertos caracteres morfológicos se hallan en *Ponerinae* más evolucionadas, que en algunos grupos con la vida social más avanzada (*Myrmicinae*, *Formicinae*). Por ejemplo, la diferenciación de los segmentos abdominales en algunos *Ponerinae* (*Ectatomma*, *Sysphincta*) es mucho mayor que por ejemplo, en el género *Camponotus* (*Formicinae*). Los palpos maxilares y labiales tienen en la mayoría de las *Formicinae* (grupo socialmente más avanzado) las cantidades máximas de sus artejos, es decir, 6 y 4 respectivamente, siendo los artejos poco diferenciados, casi de la misma conformación, mientras en muchas *Ponerinae*, socialmente primitivas, los palpos son muy reducidos, lo que representa un fenómeno secundario (*Ectatoma*, *Cylindromyrmex*, *Proceratium*, *Typhlomyrmex*; ver Kusnezov 1953). Tenemos entonces cierta discrepancia entre el nivel de la vida social y el desarrollo evolutivo de los caracteres morfológicos. Distintos caracteres se portan en forma tal como sean independientes entre sí, no obstante que un organismo siempre representa algo íntegro y equilibrado, un sistema

funcional. Eso es lo que se llama "evolución entrecruzada" (Nierstrasz, 1935).

2. — Considerando *Ponerinae* como un grupo primitivo, no podemos sin embargo afirmar, que es *un grupo más antiguo en comparación con otras subfamilias, elemento ancestral* para estas últimas. Uno de los argumentos en contra de tal idea es el hecho de que los tergitos y los esternitos del primer y del segundo segmentos abdominales se hallan fusionados, por lo menos en los géneros *Dinoponera*, *Pachycondyla*, *Odontomachus*, *Ectatomma*, mientras en otras subfamilias, excepto *Cerapachyinae* (*Acanthostichus*), donde solamente el tergito y el esternito del primer segmento son fusionados, los tergitos y esternitos respectivos son unidos por una película fina y muy flexible de modo que en ciertas *Formicinae* el abdomen de las obreras puede ser muy distendido por gran cantidad del alimento líquido ingerido y guardado en su buche y en su superficie se puede fácilmente distinguir las placas quitinizadas, correspondientes a los tergitos y esternitos, separados por una fina película.

Evidentemente la fusión de los tergitos y los esternitos está correlacionada con la articulación telescópica del primer y segundo segmentos abdominales, típica para la subfamilia *Ponerinae*.

Parece mucho más probable, que la subfamilia *Ponerinae* ha conservado ciertos aspectos ancestrales, tratando sus representantes de solucionar los problemas de sobrevivencia y convivencia en base a un nivel relativamente bajo de su vida social. Podemos admitir, entonces, que la subfamilia *Ponerinae* tomó un camino evolutivo particular y este camino no la llevó muy lejos; la mayoría de las ponerinas viven en los países húmedos tropicales y son relativamente pocas que llegan a dominancia, la cual puede ser considerada como una de las manifestaciones del progreso evolutivo. El mismo hecho de que muchas *Ponerinae* viven solamente en los ambientes tropicales relativamente húmedos puede ser interpretado como un indicio del *ambiente ecológico*, donde se originaron las hormigas. La mayoría de las hormigas son realmente termófilas, mientras las que viven en los ambientes áridos tienen caracteres secundarios y deben ser consideradas como derivados de las formas ancestrales pertenecientes al ambiente más o menos húmedo. A este problema nos volveremos adelante.

3. — El hecho, de que las formas de vida especializadas (granívoras, criadores de pulgones, cultivadoras de hongos, esclavizadoras, parásitos sociales) son más típicas para las subfamilias socialmente superiores (*Myrmicinae*, *Dolichoderinae*,

Formicinae), sugiere la idea de que el desarrollo de las formas de vida especializadas representan fenómenos secundarios, manifestaciones del progreso evolutivo. Las hormigas esclavizadoras del género *Polyergus* (hemisferio norte) tienen los palpos maxilares y labiales con las cantidades reducidas de los artejos (4 y 2 respectivamente) en comparación con el género *Formica* (6 o 5 y 4 respectivamente) lo que indica una condición secundaria con respecto a este último. No es posible afirmar que *Polyergus* es un derivado y, sin embargo, está claro que son íntimamente emparentados y tienen la misma raíz filogenética, siendo *Polyergus* un poco más evolucionado. Con respecto a los parásitos sociales su derivación de sus huéspedes está en algunos casos fuera de las dudas tanto por su similitud morfológica, como por las diferencias de carácter secundario de los parásitos (*Prenolepis xene* Kutter, *Doronomyrmex pacis* Kutter, *Paranomyrma solenopsidis* Kusnezov, *Labouchena daguerrei* Santschi; — ver Wheeler, 1933, Kutter, 1950, Kusnezov, 1954). En otros casos el parentesco y relaciones filogenéticas exactas quedan bastante oscuros por el mayor distanciamiento de los parásitos sociales de sus huéspedes y por los datos que permiten suponer la falta de un parentesco inmediato.

Los parásitos sociales nos plantean un problema de gran transcendencia porque al ser representados solamente por las formas sexuales, las hembras y los machos, y por carecer de sus obreras propias, representan aparentemente una forma particular de las avispas solitarias de carácter secundario, es decir una aparente vuelta al estado inicial de la evolución de las hormigas como insectos sociales. Este fenómeno es algo parecido a la llamada evolución regresiva (involución), cuyas manifestaciones en su forma más acentuada se la puede observar en los vermes parásitos intestinales. Desde el punto de vista puramente filogenético este fenómeno podría ser interpretado como un síntoma de regreso morfológico. Sin embargo, tal interpretación parece ser arbitraria. La evolución es esencialmente un proceso irreversible y sus manifestaciones nunca llegan al estado inicial en todos sus detalles dejando el camino evolutivo recorrido sus rastros en la constitución de los elementos con los caracteres de la primitivización secundaria. En caso de las hormigas parásitos sociales no se trata exactamente de las avispas solitarias secundarias, porque estas hormigas siempre viven en los nidos de sus huéspedes, tomando parte en la composición del sistema funcional interespecífico. Sus rasgos aparentemente degenerativos no siempre lo son, porque ellas pueden vivir sin obreras propias conviviendo con otras hormigas, que poseen sus obreras normales. Lo mismo ocurre con los vermes parásitos intestinales. Se reduce todo lo que

no sea necesario para continuar la línea del desarrollo. La reducción avanzada significa nada más que una adaptación a un ambiente particular especializado. Es nada más que una de las posibles formas de la diferenciación funcional dentro de un conjunto biocenótico de orden superior. Lo que parece ser un síntoma de regreso, puede significar en la realidad un progreso al ser interpretado bajo el enfoque biosocial.

A H. Kutter pertenece la idea de que entre las hormigas parásitos sociales conviene distinguir dos grupos, primero los que tienen rasgos morfológicos degenerativos, estando en el camino hacia su posible extinción ulterior por el mismo hecho de su especialización exagerada (*Bruchomyrma* en la Argentina y, segundo, los que carecen de los caracteres morfológicos degenerativos, las hormigas de un "diseño" normal, las cuales pueden evolucionar hacia adelante, adquirir con el tiempo sus propias obreras, independizarse de sus huéspedes y comenzar, entonces, un nuevo "ciclo evolutivo".

Esta idea no tiene todavía sus comprobaciones, representando una hipótesis de trabajo para el futuro. Cabe mencionar, que los representantes de este último grupo a veces manifiestan el fenómeno de la *reversibilidad* en el desarrollo de ciertos caracteres morfológicos. Así, por ejemplo, *Paranamyrma solenopsidis* tiene artejos antenales menos diferenciados en comparación con los de *Solenopsis clytemnestra* Emery, que es su especie huésped, así como *Labouchena daguerrei* se caracteriza por el grado inferior de la diferenciación de los artejos antenales en comparación con *Solenopsis saevissima* F. Sm. y *Eriopheidole symbiotica* Kusnezov en comparación con *Pheidole obscurior* Forel. A consecuencia podemos admitir que la evolución no siempre sigue un mismo camino, pudiendo los organismos en casos particulares hacer un paso hacia atrás, por lo menos en lo que se refiere a las estructuras morfológicas, lo que permite deshacerse de ciertos caracteres de una especialización exagerada. Este fenómeno necesita también un estudio más detenido.

El desarrollo de las formas de vida especializadas significa la especialización bionómica, acompañada o no por ciertos cambios morfológicos, la cual permite llegar a dominancia bajo ciertas condiciones especiales, es decir a un progreso evolutivo.

4. — En otros casos los dominantes en las faunas actuales (por ejemplo, el género *Camponotus* en diferentes partes del mundo) carecen de especializaciones bionómicas y ecológicas particulares, siendo polivalentes en estos sentidos, comprobando por el simple hecho de su dominancia que el progreso

evolutivo puede ser logrado también por la labilidad constitucional, la cual en caso de *Camponotus* se manifiesta por la labilidad de conducta, sin correlativos morfológicos de una especialización particular. Por regla general las formas de conducta se correlacionan bien con otras expresiones de la evolución biosocial. Se puede distinguir por lo menos tres distintos tipos, correspondientes a tres etapas evolutivas, lo que naturalmente no significa que las formas, que alcanzaron la etapa superior han pasado anteriormente por ambas etapas anteriores.

La primera etapa corresponde al *individualismo primitivo*. Las hormigas obreras actúan una por una, siendo poca la cooperación entre ellas. Se la observa en la subfamilia *Ponerinae*. La siguiente etapa es la de *gregarismo*, cuando las hormigas actúan en masas y al andar forman más o menos densas filas o columnas. Este tipo de la conducta en su forma más acentuada se la observa en la subfamilia *Dorylinae*, que son las "hormigas legionarias". En fin, la tercera etapa, la llamamos la del *individualismo secundario*, cuando distintos individuos actúan aparentemente uno por uno, más o menos aisladamente y sin embargo, observando en conjunto las actividades de todos los miembros de una colonia podemos constatar cierta correlación entre sus movimientos y actuaciones correspondiente al mantenimiento del estado de la homeostasis dinámica. Esta etapa es característica para las subfamilias superiores, es decir, *Myrmicinae*, *Dolichoderinae* y *Formicinae*.

No podemos generalizar la idea expresada por F. Bernard (1951, p. 1085) con respecto al género *Cataglyphis*, — una hormiga cazadora altamente especializada en los desiertos del área mediterránea. Estas hormigas corren aisladamente buscando su presa y el mencionado autor dice: ... "este individualismo de comportamiento probablemente no es un carácter evolucionado pero un resto de las costumbres de avispas solitarias y de *Ponerinae*." ... y más en adelante: ... "como los Primates entre los Mamíferos, estas hormigas han conservado bien los caracteres arcaicos en oposición con su desarrollo cerebral."

En Sud América, el mismo tipo de la hormiga-cazadora especializada desertícola, lo representa el género *Dorymyrmex*, que es seguramente un derivado del género vecino y menos evolucionado *Araucomyrmex*, — habitante de la Patagonia y del sur del Chile, es decir, de un área relictual, aislada. Es muy significativo, que en *Araucomyrmex* (particularmente *Araucomyrmex tener* Mayr) los elementos del gregarismo todavía se han conservado, mientras en *Dorymyrmex* ya no los encontramos. Entonces, en este caso el individualismo de comportamiento, bien ajustado a las condiciones de vida en el

desierto, debe ser derivado del gregarismo y no puede ser considerado como un resto del individualismo primitivo.

Lo expuesto anteriormente representa un esquema de lo que observamos en la realidad. Dentro de la misma subfamilia *Ponerinae* se puede observar en forma incipiente lo que se desarrolla en forma más perfecta en las subfamilias superiores con respecto a las formas de vida especializadas y formas de comportamiento individual. Cada grupo "trata de solucionar" el problema de su sobrevivencia y el de convivencia con sus vecinos, movilizandolos todos los recursos disponibles, morfológicos, fisiológicos y los de comportamiento y en cada grupo se puede observar tendencias más o menos paralelas en distintos sentidos, siendo distintas sus formas y sus consecuencias en lo que se refiere al papel relativo de cada una de las especies dentro de los conjuntos faunísticos de la época actual.

De todos modos la labilidad de comportamiento es más típica para las subfamilias superiores mencionadas arriba, siendo este fenómeno muy bien acentuado en las especies-parásitas sociales, cuando estas últimas tratan de ser adoptadas por las obreras de la especie-huésped correspondiente. Podemos referirnos, por ejemplo, a interesantes ensayos realizados por C. Bruch con respecto a *Labauchena daguerrei* (Argentina, 1930) y *Bruchomyrma acutidens* (Argentina, 1931) y los de H. Kutter con respecto a *Plagiolepis xene* (1952).

5. — La *división de trabajo* entre las obreras se halla también relacionada con el *progreso de la vida social* en las hormigas así como con el *polimorfismo* de la casta obrera, lo que se puede observar en forma muy clara en las especies cazadoras y granívoras del género *Pheidole*, en las especies del género *Atta* y en *Oecophylla* (lo último según Weber, 1949). El fenómeno tiene un aspecto espectacular particularmente en el género *Atta*, cuyo polimorfismo de obreras tiene un carácter casi continuo con toda la cadena de las formas de transición entre las obreras máximas (soldados), armadas de fuertes mandíbulas hasta las mínimas y con gran diferencia de tamaño entre los extremos. Mientras las obreras de tamaño mediano trabajan fuera del nido, cortando y acarreado las hojas de plantas, las obreras mínimas trabajan dentro del nido, sin salir afuera, cuidando la cría y las hongueras, mientras los soldados permanecen ordinariamente dentro del nido y salen afuera solamente en casos de emergencia, al ser el nido molestado.

En los grupos socialmente menos evolucionados (*Ponerinae*, *Cerapachyinae*) tanto el polimorfismo, como la división de trabajo, cuando los hay (algunas especies de *Neoponera*) se

presentan en forma incipiente. Sin embargo, no es posible generalizar esta idea, porque entre los grupos socialmente bien evolucionados hay hormigas sin polimorfismo de obreras (*Dendromyrmex*, *Dolichoderus* etc.) y con la labilidad individual de comportamiento. La labilidad de comportamiento interviene como un factor adicional, que permite contrarrestar la deficiencia de los dispositivos puramente morfológicos, los cuales al ser presentes determinan la división del trabajo más o menos rígida. Tenemos entonces una línea evolutiva general que sigue a partir del comportamiento más o menos esteoreotipado hacia mayor plasticidad de comportamiento con muchas desviaciones relacionadas cada vez con las especializaciones morfológicas determinadas.

6. — La *capacidad de proliferación* por su parte es una de las condiciones para el progreso de la vida social en las hormigas. La diferenciación funcional de las obreras tiene mayores posibilidades en las colonias populosas, propias para las hormigas superiores. Sin embargo, no es la condición única, porque en muchos casos en una sola colonia pueden actuar simultáneamente unas tantas, a veces muchas hembras sumándose entonces en las hormigas superiores el nivel alto de la proliferación individual al "cooperativismo" de las hembras. Como consecuencia la población de una sola colonia puede llegar hasta millones de individuos entre las obreras y las formas sexuales, lo que ha sido señalado, por ejemplo, por Buenzli (1935) con respecto a pequeñas hormigas del género *Acropyga* (*Formicinae*), las cuales resultan indirectamente perjudiciales para la agricultura por mantener las cochinillas que viven sobre las raíces de plantas de café, en el norte de Sud América.

En la subfamilia *Ponerinae* las hembras son por lo general poco prolíficas, siendo por eso sus colonias poco populosas, componiéndose de decenas y hasta pocos centenares de individuos adultos. El "cooperativismo" de las hembras se lo observa solamente en un estado incipiente, por ejemplo, en el género *Holcopenera*, que pertenece a la tribu *Ectatommini*. Entre las hormigas de la fauna de la Argentina este género es más evolucionado dentro de la tribu *Ectatommini*, lo que además de otras evidencias, comprueban sus caracteres morfológicos. Los géneros más primitivos son *Acanthoponera* y *Heteroponera*, luego sigue *Ectatomma* y en fin *Holcopenera*.

7. — Mientras en las hormigas inferiores hay a lo más poca cooperación entre las obreras, en las pertenecientes a las subfamilias superiores se puede observar un nivel alto de la coordinación. En la Argentina las hormigas pertenecientes a *Pheidole bergi*, que es una especie cazadora, que persigue su presa corriendo a gran velocidad sobre la superficie del suelo,

alimentándose además de cadáveres, al encontrar fuera del nido un gusano, cualquier otro insecto, araña etc. de tamaño relativamente grande (mucho más grande en comparación con las dimensiones de las mismas obreras), trabajan en conjunto, agarrando el cadáver por todas partes y moviéndolo a una velocidad considerable hacia el nido, aunque unos individuos se mueven hacia adelante, otros hacia atrás y otros más en el sentido oblicuo, siendo evidentemente sus movimientos individuales bien coordinadas.

Distintos niveles de la cooperación entre las obreras se los puede observar al ser un nido molestado. Aunque las formas particulares de las reacciones individuales son extremadamente variables, en las hormigas inferiores de la subfamilia *Ponerinae* no se observa ni una organización defensiva, ni tampoco una agresividad en forma bien acentuada, como se lo puede observar en las subfamilias socialmente superiores. Así, por ejemplo, *Dinoponera australis*, que abunda en las selvas de Misiones y es la más grande entre las hormigas de la Argentina (largo hasta 25 mm), siendo al mismo tiempo armada de un fuerte aguijón, se presenta como una hormiga bastante tímida y nunca pasa a la defensa activa, tratando las obreras de salvar la cría y a sí mismas y parece lo último antes de lo primero, actuando más bien una por una que en conjunto. Al contrario, en las hormigas socialmente superiores se puede observar una coordinación bien perfecta (*Atta*, *Dolichoderus*, *Azteca*, *Camponotus* etc.), aunque en formas muy variables.

Tenemos entonces una línea ascendente hacia creciente coordinación de las actividades individuales.

No se puede decir lo mismo con respecto a la agresividad como tal, cuyo grado puede variar dentro de un solo género a distintos niveles de la organización biosocial. Así, por ejemplo, entre las especies del género *Myrmecia* en Australia hay muy agresivas (*M. regularis*) y completamente no agresivas (*M. aberrans*, *auriventris*), las especies argentinas del género *Pseudomyrmex* no son agresivas, mientras *Pseudomyrmex triplarinus*, que vive en los árboles del género *Triplaris* en las regiones tropicales de Sud América, se caracteriza por una agresividad excesiva. Entre las especies del género *Eciton* hay también tanto las especies muy agresivas (*Eciton praedator*) y las no agresivas (*E. hamatum* etc., ver Mann 1916).

8. — Todas las *Ponerinae* poseen un fuerte aguijón, que es su "arma individual", heredada, como se lo supone, de las avispas solitarias, — antepasados de las hormigas. La reducción gradual del aguijón y su sustitución por las segregaciones de las glándulas anales representan un rasgo más en la evolución de las hormigas. Las glándulas anales que segregan una sus-

tancia repelente y hasta venenosa (*Iridomyrmex humilis*, ver Pavan 1952) son propias para las subfamilias *Dolichoderinae* y *Formicinae*.

En la subfamilia *Myrmicinae* los grupos relativamente menos evolucionados poseen un aguijón bien desarrollado y la picadura de estas hormigas (por ejemplo, las especies del género *Pogonomyrmex*) puede ser bastante dolorosa. En los grupos más evolucionados el aguijón se halla en el estado rudimentario y solo fuertes mandíbulas sirven como una arma defensiva (por ejemplo, en los soldados del género *Atta*).*)

9. — El intercambio alimenticio tanto entre los individuos adultos, como entre las obreras y las larvas, un fenómeno de gran importancia como un factor de la integración biosocial dentro de una colonia, llamado *trophalaxis* (*trophallaxis* en inglés, *trophallaxie* en francés) también manifiesta determinadas tendencias evolutivas, siendo más perfeccionado en las hormigas superiores, como una de las manifestaciones de la cooperación, y parece ausente en algunos grupos de las hormigas primitivas, como *Proceratim croceum*, *Amblyopone australis* y *Stigmatomma pallipes* (Haskins and Whelden 1954). Sin embargo, aún dentro de la subfamilia primitiva *Ponerinae* el fenómeno de trofalaxis fué señalado para *Ponera eduardi*, *Euponera gilva*, *Brachyponera lutea* (Haskins C. P. and Haskins E. F. 1950), para *Odontomachus affinis* (Borgmeier 1928) y para algunas *Ectatommini*. El fenómeno de trofalaxis fué también observado en algunas especies del género *Myrmecia* (Australia), particularmente en *Myrmecia regularis*, donde hay tanto el intercambio del líquido ingluvial entre los adultos, como la alimentación de las larvas por regurgitación, en *Myrmecia vindex*, donde no hay un intercambio alimenticio entre las obreras y solamente las larvas son alimentadas por regurgitación (Haskins and Whelden 1954). Aunque bien desarro-

*) - Otro caso de una transformación evolutiva de la "arma individual" lo observamos en las termitas de la familia *Termitidae*. Las termitas "soldados" en los géneros primitivos de la subfamilia *Nasutitermitinae* tienen sus mandíbulas bien desarrolladas, con las cuales pueden morder. En los géneros más evolucionados las mandíbulas se reducen, perdiendo su función y, en cambio se desarrolla progresivamente un apéndice sobre el frente de la cabeza, llamado "nasus" o "snout" con un orificio apical, a través del cual sale un chorro de las segregaciones de la glándula especial, segregaciones de un líquido irritante y repelente (A. E. Emerson 1952). Emerson 1. c.) comunica que los experimentos con las hormigas predadoras han mostrado una mayor eficacia defensiva de estos apéndices en comparación con la de mandíbulas, postulando que las termitas más evolucionadas con el apéndice eyaculatorio bien desarrollado y mandíbulas reducidas tienen mayores posibilidades como para vencer las "barreras bióticas", llegando a consecuencia con más éxito en la realización de su tendencia natural hacia mayor extensión del área.

Sea como sea, la sustitución de una "arma física" por la arma "química" puede ser considerada como un caso de paralelismo entre dos grupos de insectos filogenéticamente muy distantes.

llado, la trofalaxis conserva sus formas primitivas y generalizadas en las hormigas inferiores.

En cambio, en la subfamilia *Formicinae* la trofalaxis alcanza su mayor perfección. En algunos casos una parte de las obreras se transforman en los "depósitos vivientes" del alimento líquido para toda la colonia (fisogastres), siendo su abdomen enormemente distendido. En otros casos una parte de las hormigas se alimenta solamente por regurgitación (*Polyergus* alimentados por sus "esclavos", pertenecientes al género *Formica*). En fin el fenómeno puede variar de acuerdo con las diferencias individuales. La trofalaxis está correlacionado con la morfología de las larvas, ágiles, bien segmentadas, con partes bucales salientes, capaces alimentarse en forma independientes en las hormigas inferiores y, en cambio, casi inmóviles, con una segmentación poco distinta, a veces aún con la cabeza indistintamente diferenciada y partes bucales rudimentarias, dependientes enteramente del cuidado prestado de parte de las obreras en las hormigas socialmente superiores. Sin embargo no existe una correlación exacta y constante entre la morfología de las larvas y el nivel de la vida social de tal modo, que las larvas en la subfamilia *Formicinae*, socialmente una de las más evolucionadas, son bien segmentadas y tienen sus partes bucales bien desarrolladas y la cabeza distintamente diferenciada.

Un dispositivo morfológico de carácter particular, llamado *trofotilax*, lo tienen las larvas del género *Pseudomyrmex* y otros géneros de la misma subfamilia *Pseudomyrmicinae*, que es una especie de bolsillo, situado ventralmente sobre el primer esternito abdominal. Las larvas son hipocefálicas, pudiendo entonces sus mandíbulas sacar del trofotilax y llevar gradualmente a la boca las pelotillas de las sustancias alimenticias, vegetales o animales, colocadas allí por las obreras, — cuidadoras de la cría.

10. — Ciertas tendencias evolutivas generales son propias también para la construcción de los nidos, tanto en lo que se refiere a los elementos estructurales de los nidos, como a los materiales de los cuales se construyen los nidos. En las hormigas primitivas los nidos representan cámaras y galerías relativamente uniformes y poco diferenciadas, sin una fisonomía propia, correspondiente a una determinada especie. En las hormigas superiores se puede observar estructuras bien específicas, que permiten identificar la especie sin ver a las mismas hormigas. Como ejemplos se puede mencionar los nidos de *Solenopsis saevissima*, construidas de las partículas del suelo, de una forma particular y con las estructuras internas típicas para esta especie (Bruch 1916), nidos de cartón construidos

por *Crematogaster montezumia* (Misiones, Argentina), nidos de distintas especies de *Formica* en la zona templada de Europa y Asia, nidos de *Atta vollenweideri* en lo Chaco etc. Los nidos pueden llegar a un alto nivel de diferenciación funcional, siendo por lo general sus elementos arquitectónicos muy variables y más o menos irregulares, incomparables en este sentido con las estructuras confeccionadas por las abejas y las avispas.

Uno de los ejemplos de la diferenciación funcional nos ofrecen los nidos de *Atta sexdens*, que es una cultivadora de hongos, estudiados por Stahel y Geijskes en Guayana (1941). Un solo nido puede ocupar una superficie de hasta más de 100 metros cuadrados, llegando sus elementos subterráneos e las profundidades superiores de 3 metros. La diferenciación funcional de los elementos de un nido se manifiesta por la presencia de las galerías de comunicación, cámaras para las hongueras, galerías de ventilación, pozos para basura (restos de las hongueras agotadas, cadáveres de las hormigas) y cisternas profundas que llegan o casi llegan hasta el nivel de la napa freática. Además sobre la superficie de la tierra se pueden observar los conos de la tierra extraída del interior y los caminos de abastecimiento, que divergen a partir de los orificios de entrada y sirven para el acarreo de las partículas vegetales, necesarios para el cultivo de los hongos. Pasando consecutivamente a las hormigas cultivadores de hongos menos evolucionados, que pertenecen todos a la misma tribu *Attini* llegamos en fin a las primitivas, cuyos nidos son de una construcción simple, pequeñas, compuestos de una sola cámara subterránea, donde se ubica la única honguera (en cambio, un nido de *Atta* puede tener centenares de hongueras), pocas galerías de acceso y un solo orificio de entrada. Estos dos extremos se hallan unidos por un amplia gama de las formas de transición de modo que es posible seguir la línea evolutiva ascendente, que se manifiesta tanto por la construcción de los nidos, como por la evolución de las estructuras morfológicas y la de las características bionímicas, acompañadas por la progresivamente creciente población de las colonias individuales. Todo eso en su conjunto lleva a las *Attinae* superiores a un alto nivel de la *homeostasis biosocial* (Emerson 1954) con la consecuencia de que, mientras las *Attinae* inferiores (*Apterostigma*, *Myrmicocrypta*, *Mycocepurus*) viven solamente en los ambientes tropicales cálidos y húmedos, con la vegetación mesófila, las *Attinae* superiores, y particularmente los dos géneros más evolucionados, a saber, *Acromyrmex* y *Atta* viven no solamente en la zona tropical húmeda y caliente, sino algunas especies de ellos son propias para zonas áridas (*Atta vollenweideri*, *Acromyrmex striatus* y *Acromyrmex lobi-*

cornis, — todas en la Argentina) y llegan a las alturas superiores de 3.000 metros sobre el nivel del mar (por ejemplo, *Acromyrmex striatus* la Quiaca sobre la frontera argentino-boliviana), extendiéndose sus áreas además hasta el límite polar de toda la tribus *Attini* en Sud America (*Acromyrmex lobicornis* y *A. striatus* en el este de la Patagonia: Neuquén y Chubut).

Llama la atención el hecho, de que el género *Atta*, morfológica- y bionómicamente más evolucionado que el género *Acromyrmex*, siendo al mismo tiempo menos diferenciado en lo que se refiere al distanciamiento de sus especies, no llega a las alturas y a las latitudes comparables a las de *Acromyrmex*, siendo su área menos extensa en ambos sentidos. Parece que tenemos una contradicción con la idea de que el más alto nivel de la homeostasis facilita la extensión de áreas y la conquista de los ambientes adversos. ¿Porque entonces las especies del género *Atta* no llegan a mayores alturas y a las latitudes más altas en comparación con las del género *Acromyrmex*?

La explicación más probable sea la siguiente. La "intensida" del proceso de la evolución filogenética debe ser más grande en los ambientes más favorables, en nuestro caso en la zona cálida tropical (Kusnezov 1954). El género *Atta*, así como anteriormente *Acromyrmex* se originaron precisamente en esta zona más favorable para evolución, extendiendo luego sus áreas en el sentido radial y llegando a conquistar nuevos ambientes. El proceso de la evolución, cualquier sea su intensidad relativa, siempre queda una función del tiempo transcurrido. Por eso, el género *Acromyrmex* ha tenido más tiempo para extender su área, que el género *Atta*, más evolucionado y evidentemente más moderno.

Como un comprobante complementario de tal idea puede servir la citación de *Acromyrmex lobicornis* sobre el límite suroeste de su área en el territorio de Neuquén. Esta especie tiene un área amplia que extiende a través del sur del Brasil, Paraguay, Uruguay, Bolivia y gran parte de la Argentina, encontrándose la especie tanto en la selva, como en los ambientes áridos, en la provincia de Catamarca vive hasta las alturas superiores a 200 metros sobre el mar, atraviesa toda la zona árida del oeste de la Argentina (Cuyo), llegando en Neuquén hasta Catan Lil, sin penetrar en el valle del río Aluminé, en los alrededores de San Martín de los Andes, ni tampoco en las partes más húmedas del oeste de la Patagonia. La única explicación posible en este caso es que la especie no es genéticamente idéntica en distintas partes de su área y que al pasar a través de la zona árida la especie ha perdido una

parte de su fondo genético y, especialmente, la parte que le permite vivir en las regiones del norte en un ambiente húmedo. Evidentemente no existe una corriente continua de genes a través del área de la especie, siendo las poblaciones de Neuquén aisladas del resto y particularmente de las poblaciones del norte del país. Estando "parada en las puertas" de la Patagonia húmeda la especie tiene que evolucionar ahora en el sentido restituyendo las aptitudes que le permitirían vivir en un ambiente húmedo (Kusnezov, 1953). En el futuro más o menos lejano *Acromyrmex lobicornis* va a conquistar también el oeste húmedo de la Patagonia y, atravesando las partes más bajas de la Cordillera llegar al sur del Chile.

Como cualquier otro caracter morfológico, la diferenciación funcional de los nidos, manifestada en una forma tan bien clara en caso de *Atta*, no es un fenómeno necesario para otros grupos de las hormigas superiores. En muchos casos, como por ejemplo, en el género *Camponotus*, los nidos conservan caracteres relativamente primitivas, sin una diferenciación neta y la conquista de distintos ambientes se realiza por medio de la *labilidad de comportamiento*, que permite a las hormigas a adaptarse a distintos tipos del ambiente. En este sentido, como uno de los ejemplos, es muy interesante *Camponotus rufipes*, una especie mesófila y termófila muy común en distintas partes de Sud America, relacionada con una vegetación más o menos abundante y por lo tanto ausente en las regiones áridas. Anida en los troncos, debajo de las piedras y troncos caídos, en los tallos de arbustos y aún algunas plantas herbáceas (*Eryngium*, *Urera*, etc.) y además, como adaptaciones particulares de caracter más o menos local, hacen construcciones complementarias de las partículas vegetales, que se levantan sobre la superficie del suelo aprovechando como soportes talos de plantas herbáceas y pajas de gramíneas, colocando en el interior de tales construcciones su cría, la cual entonces puede aprovechar en forma más completa el calor del sol. (Kusnezov 1951). Otro tipo de la adaptación se la observa en los lugares inundables. En tales casos se puede encontrar los nidos colgantes sobre las ramas de árboles, construidos también de las partículas vegetales.

11. — Lo expuesto anteriormente representa nada más que un bosquejo, breve, muy incompleto y esquemático de gran adversidad de los fenómenos reales, que manifiestan los rasgos generales de la evolución de las hormigas, la cual involucra los cambios morfológicos, bionómicos, bio-sociales y zoopsicológicos, sin dar preferencia a ningunos de ellos, porque cada vez una solución del problema de sobrevivencia, íntimamente ligado al problema de la convivencia con otros organismos, se la halla por una posible combinación de

todos los caracteres disponibles, cuya presencia depende del armazón genético existente. Todos estos caracteres, tomados en su conjunto y no por separado, determinan en casos particulares tanto la dominancia de una especie en distintos tipos del ambiente en caso de su polivalencia ecológica o dentro de un tipo determinado del ambiente en caso de una especialización acentuada, com una existencia más o menos precaria hasta llegar a la extinción eventual. En sentido general de la evolución, su tendencia principal, es la hacia la conquista del espacio que se logra mediante progresivamente creciente homeostasis, tanto dentro de una colonia individual, como dentro de las comunidades de orden superior (ecosistemas), cuya parte forman las hormigas.

ALGUNOS ASPECTOS PARTICULARES

1. Las obreras fisogastres.

Algunas hormigas han elaborado un caracter morfológico singular, originado, como lo piensa W. M. Wheeler en base de las relaciones entre las hormigas y las plantas y las *Homoptera*, que viven alimentándose de estas plantas. En tales hormigas las obreras pueden tener su abdomen muy distendido por una acumulación excesiva del alimento líquido dentro de su buche. Se observan distintas gradaciones de este fenómeno, a partir de la fase incipiente y facultativa hasta llegar al desarrollo excesivo y evidentemente obligatorio. Se lo puede observar en una forma más acentuada en *Myrmecocystus horti-deorum*, que vive en los Estados Unidos de Norte America de Colorado y Utah hacia el sur hasta N. Mexico y Arizona (Creighton 1950). Una parte de las obreras de esta especie queda normal, mientras la otra representa individuos con el abdomen lleno de alimento líquido y extremadamente distendido, colgantes del techo de las cámaras subterráneas de los nidos. El fenómeno de fisogástría es típico para la subfamilia *Formicinae* (es decir, una de las subfamilias superiores), encontrándose como una excepción tambien en la subfamilia *Dolichoderinae*, lo que W. M. Wheeler atribuye al tegumento fino y flexible, es decir, a cierta "predisposición morfológica". Sin embargo, el fenómeno tiene un caracter esporádico. Por ejemplo, entre las especies del género *Brachymyrmex* tiene las obreras fisogastres solamente *Brachymyrmex minutus*, *micromegas*, *giardi*, y una especie todavía no publicada del noroeste de la Argentina, de modo, que sola "predisposición" resulta insuficiente para realizar el fenómeno. Tampoco es posible atribuir la formación de las fisogastres a las condiciones determinadas del ambiente, porque ellas se encuentran en distintos tipos del ambiente. Por eso no es aceptable en su forma generalizada la idea de A. Forel (1902) de que la aparición

de las fisogastres sea un resultado del clima extremadamente seco, que no permite a las hormigas salir de sus refugios subterráneos durante largos períodos cuando la existencia de las fisogastres como depósitos vivos del alimento anteriormente acumulado les podría ofrecer grandes ventajas. Tampoco es aceptable la idea de W. M. Wheeler (1910) de que como probable impulso para la formación de las fisogastres tenemos que considerar una abundancia breve y temporaria de alimento líquido en las regiones áridas con largos períodos, durante los cuales no solo tales substancias, sino también otros insectos no son disponibles como una base alimenticia. Como dice el . . . "las hormigas almacenan miel porque ellas viven en una región árida donde la húmeda y forraje son escasos y el almacenamiento de miel en las fisogastres a su turno es posible solamente en el suelo muy seco", lo último porque es difícil mantener las cámaras del nido intactas en el suelo húmedo y impedir el desarrollo de los hongos. Sin embargo, *Prenolepis imparis*, que vive en un ambiente húmedo y la especie todavía no descrita de *Brachymyrmex*, encontrada en la selva subtropical del Parque Nacional Finca El Rey en la Argentina representan argumentos en contra de esta idea.

No se puede compartir tampoco la idea de Creighton (1950), que . . . "la producción de fisogastres no es una reacción a los rigores de desierto, sino un fenómeno que aparece cuando una especie xerófila se adapta a un ambiente menos riguroso."

"Podemos suponer, continua él, que la tendencia de acumular el alimento dentro del nido, una característica frecuente en los géneros xerófilos, se queda bajo las condiciones que hacen innecesario tal comportamiento. Aparentemente no hay razón, porque la miel debe ser acumulada en el nido siendo producida, como parece es el caso, durante todo el verano." Basandonos en el razonamiento de Creighton podemos admitir, que él admite el clima como primer estímulo para la formación de las fisogastres. No es posible generalizar esta idea porque *Prenolepis imparis* y *Brachymyrmex*, mencionados arriba, no pueden ser considerados como inmigrantes de las regiones áridas. Por otra parte, en las zonas áridas de la Argentina son comunes otras especies del mismo género *Brachymyrmex*, que no manifiestan ningunas tendencias hacia la fisogastría. Entonces, no es un fenómeno imprescindible para sobrevivir en un desierto.

Los factores ambientales evidentemente no explican nada. Las fisogastres surgen como manifestaciones intrínsecas del organismo, sin ninguna relación con su utilidad para la especie. Un nuevo carácter surgido en base de las "predispo-

siciones" existentes, pueden llegar a ser útil en unos casos, existiendo en otros casos como un fenómeno "tolerado" por los factores de la selección, o hasta patológico en casos extremos.

2. La evolución de *Pogonomyrmex*

De acuerdo con Wheeler (1910) dos conceptos son aceptables en lo que se refiere al origen y a la evolución del género *Pogonomyrmex*, que es un género exclusivamente americano, con su equivalente ecológico y bionómico, representado por el género *Messor* en el Viejo Mundo. El primer concepto considera que *Pogonomyrmex* es de origen sudamericano y que su área en Norte América sea el resultado de la radiación secundaria hacia el norte, el segundo, en cambio, establece, que *Pogonomyrmex* apareció en el sudoeste de Norte América, extendiendo después su área hacia el sur hasta la Argentina. Actualmente el género *Pogonomyrmex* tiene dos áreas principales, situadas en las regiones áridas y semiáridas en el suroeste de los Estados Unidos de Norte América y en la Argentina respectivamente. Dentro del género se puede distinguir dos niveles evolutivos, de los cuales el nivel inferior corresponde al subgénero *Ephebomyrmex*, y el superior a *Pogonomyrmex* sensu stricto. Las especies de *Ephebomyrmex*, aunque menos abundantes (11 especies, ver Kusnezov 1951), ocupan un área más extensa, que las especies de *Pogonomyrmex* sensu stricto (unas 40 especies), las cuales además son más típicas para el ambiente árido, poseen un psamóforo, que es un elemento morfológico típico para los habitantes del desierto y son hormigas granívoras especializadas. Mientras las especies de *Ephebomyrmex* poco distantes entre sí viven en la Argentina y en los Estados Unidos de Norte América, las especies de *Pogonomyrmex* sensu stricto pertenecen a distintos grupos en cada de dos áreas y la diferencia entre los dos áreas principales resulta mucho más grande.

Existen además dos géneros emparentados con *Pogonomyrmex*, uno—*Forelomyrmex*, encontrado hasta ahora solamente en Colombia, y otro—*Hylomyrma* (*Lundella*) con pocas especies en Colombia, Brasil, Paraguay y Misiones (Argentina). Los datos paleontológicos no son exactos. Se puede decir solamente que los restos de *Pogonomyrmex* fueron encontrados en el mioceno de Florissant (Carpenter, 1939). Gran diferenciación específica de *Pogonomyrmex* s. str. en la Argentina y su presencia en Chile permiten afirmar su gran antigüedad en esta parte de su área. Las especies endémicas en distintas partes de la zona árida de la Argentina tienen a veces sus áreas muy restringidas, siendo al mismo tiempo, dominantes, es decir, frecuentes y abundantes dentro de estas (*P. laticeps*

en el Valle de Santa Maria Cafayate etc.), mientras otras manifiestan muy clara estratificación altitudinal (por ejemplo *Pogonomyrmex breviparbis* de la alta Cordillera del Noroeste argentino y del Altiplano de Bolivia).

¿ Donde se hallan las raíces filogenéticas del género *Pogonomyrmex* ? No hay ningún motivo para buscarlos en las áreas con mayor concentración de especies, es decir en las regiones áridas de la Argentina y de Norte America porque en estas áreas viven solamente formas secundarias, bien especializadas. Parece mucho más probable que el género se originó en la zona cálida intertropical, lo que indican tanto las especies de *Ephebomyrmex*, como las de *Hylomyrma*, que representan con mayor probabilidad las ramificaciones laterales del tronco ancestral común. Las especies mesófilas de los bosques patagónicos deben ser considerados como las derivaciones más próximas de las formas ancestrales (*Ephebomyrmex angustus*, *laevigatus*, *odoratus*). Resumiendo se puede decir lo siguiente.

- 1) El género *Pogonomyrmex* representa, dentro de la subfamilia *Myrmicinae*, una de las ramificaciones más primitivas y evidentemente una de las antiguas, cuyas raíces filogenéticas con toda seguridad pertenecen a la región neotropical.
- 2) En el transcurso de su evolución el género *Pogonomyrmex* ha formado dos áreas independientes, una en la Argentina y otra en los Estados Unidos de Norte America y en las regiones colindantes de México.
- 3) En la evolución de este género se observa una especialización unilateral, sin radiación adaptativa, una evolución hacia la formación de una sola forma de vida especializada, que es la de la hormiga granívora, cuyo nivel en la área argentina queda, sin embargo, por debajo del nivel alcanzado por la misma forma de vida en el Viejo Mundo (*Messor*, que construye los caminos radiales convergentes hacia el orificio de entrada, lo que no hacen especies argentinas).
- 4) En correlación con esta tendencia general las especies evolucionantes han pasado, transformandose progresivamente, del ambiente húmedo (donde todavía viven las especies menos evolucionadas) al ambiente árido, conquistando el desierto, donde llegan a desempeñar el papel dominante.
- 5) La mayoría de las especies son ecológicamente monovalentes. Por eso las faunas de las provincias de Mendoza y de Buenos Aires respectivamente son muy distintas, siendo representadas no solo por distintas especies, sino por distintos grupos de especies.

El caso de *Pogonomyrmex* es además interesante, por ser actualmente casi despoblado la más probable área de su origen, que debe buscarse en el territorio del Brasil, lo que depende sobre todo de su especialización unilateral arriba mencionada.

3. La tribus *Attini*.

Es un grupo exclusivamente americano con mayor diferenciación específica e genérica en Sud America. Las relaciones con otras tribus de la subfamilia *Myrmicinae* no están claras y su parentesco con *Dacetini* queda dudoso. Dentro de la tribus, que tiene un aspecto bastante homogéneo se puede distinguir dos grupos principales. El grupo más primitivo lo forman los géneros *Apterostigma*, *Myrmicocrypta* y *Mycocepurus* (= *Descolemyrma*), mientras el grupo más evolucionado lo forman todos otros géneros de la tribus. Dentro de este último tenemos una línea ascendente:

1) géneros relativamente menos evolucionados, ramificaciones laterales del tronco común, como *Cyphomyrmex*, *Mycetarotes*, *Trachymyrmex*, todos esencialmente mesófilos, con las colonias poco populosas y excrementos como sustrato para el cultivo de hongos;

2) el género *Acromyrmex*, que ocupa una posición intermedia, todavía carece del polimorfismo de obreras, por lo menos en una forma bien acentuada y cuyas colonias pueden ser muy populosas; y

3) el género *Atta*, que alcanza la mayor perfección bionómica (ver arriba).

La subdivisión en dos grupos principales queda comprobada tanto por la morfología de los insectos adultos, como por las estructuras de la fase larval (G. C. Wheeler, 1948). Los machos del primer grupo, más primitivo se caracterizan sobre todo por sus antenas filiformes y más o menos largas, que hacen recordar los machos de las *Ponerinae* primitivas, mientras las antenas en los machos del último grupo tienen un escapo muy largo, así como en la hembra y en la obrera, siendo "feminizados" en este sentido. Como lo anota G. C. Wheeler (1. c.) la taxonomía larval dentro de los grupos no se correlaciona estrechamente con la taxonomía de adultos y algunas especies congénicas manifiestan las diferencias hasta genéricas, lo que es lógico porque la "evolución entrecruzada" representa un fenómeno general.

Las tendencias evolutivas dentro de la tribus son las siguientes: 1. - Las colonias de los géneros primitivos (lo que no significa que sean ancestrales para los más evolucionados; son más bien las ramificaciones laterales, que han conservado sus rasgos relativamente primitivos) son ordinariamente poco populosas, a veces de pocas decenas de individuos. 2 - A consecuencia los nidos de los géneros primitivos son pequeños y de una estructura simple; todos subterráneos. Al contrario las

colonias de los géneros superiores *Acromyrmex* y *Atta* son populosas (millares de individuos) y los nidos de dimensiones más grandes y de una estructura más complicada, que alcance su cumbre evolutiva en el género *Atta*. 3. - En calidad de *substrato* para el cultivo del hongo las hormigas primitivas aprovechan *substancias de origen animal* (excrementos de gusanos etc.), mientras las superiores pasan a las *substancia vegetales*, cortando hojas en los alrededores de sus nidos, llegando a ser perjudiciales para la agricultura. 4. - Las hormigas primitivas tienen *una sola honguera* dentro de la única cámara del nido, mientras las hormigas más evolucionadas pueden tener *decenas y centenares (Atta)* de hongueras, colocadas cada vez en una cámara separada de otras. 5. - Las obreras de las formas primitivas son estrictamente *monomorfas*, mientras al llegar a *Trachymyrmex* ya se observa una *diferenciación de tamaño*, que se desarrolla más en *Acromyrmex* y alcanza verdadero *polimorfismo* de carácter casi continuo en el género *Atta*. 6. - De acuerdo con el desarrollo del polimorfismo, evoluciona la *división del trabajo* entre las obreras morfológicamente diferenciadas con su máximo desarrollo en el género *Atta*. 7. - En lo que se refiere al *comportamiento individual* de las obreras en los casos de emergencia, las hormigas inferiores son más bien indiferentes con respecto al peligro. En la capa intermedia las hormigas al ser molestadas "se fingen muertas" sin tratar de defenderse ni tampoco escapar. La forma de la reacción varía. En unos casos las extremidades se hallan más o menos estiradas (*Mycetarotes*, *Mycetaphilax*), en otros casos la cabeza, el abdomen y las extremidades se doblan ventralmente, formando el insecto una masa compacta en forma de un grano anguloso con pocos puntos salientes (*Cyphomyrmex*). Esta conducta puede ser observada en forma muy rudimentaria en el género *Trachymyrmex*, donde el estado de inmovilidad dura muy poco. En fin las obreras de *Acromyrmex* no se fingen muertas permaneciendo activas y a veces tornándose agresivas, mientras en el género *Atta* su agresividad, como forma de la defensa activa, alcanza su máximo. Tenemos entonces dentro de la tribus una evolución desde las formas realmente indefensas a través de la defensa pasiva hasta la defensa activa. Mientras en las formas que se fingen muertas se trata más bien de la defensa puramente individual, en las formas superiores la defensa de una colonia como tal pasa al primer plano.

Para terminar con la tribus *Attini* es necesario mencionar además el género *Pseudoatta*, que carece de obreras propias y vive en los nidos de *Acromyrmex* en calidad de un parásita social, representando al mismo tiempo un derivado secundario del mismo tronco filogenético. Sus machos están

feminizados en lo que se refiere no solamente a la conformación general de las antenas, sino también a la cantidad de sus artejos, que es igual a la de la hembra (11 artejos). La disminución del dimorfismo sexual en lo que se refiere a los caracteres sexuales secundarios se lo correlaciona ordinariamente con el parasitismo social. Realmente el fenómeno es muy típico precisamente para los parásitos sociales. Sin embargo, se lo puede encontrar en otros grupos de las hormigas, que no son parásitos sociales, como por ejemplo, en *Acanthostichus*, *Pseudomyrmex*, *Carebarella*, y, cada vez en formas distintas en *Crematogaster*, *Myrmelachista*, *Brachymyrmex*, algunas especies de *Dorymyrmex* etc. El fenómeno surge evidentemente bajo la influencia de los factores intrínsecos, sin ninguna relación con su posible utilidad, fijándose luego en el complejo hereditario cuando no lo impiden los factores de la selección. En los parásitos sociales, donde los factores de selección ejercen casi igual influencia sobre macho y hembra, las posibilidades para la disminución del dimorfismo sexual tienen que ser más grandes en comparación con otros grupos, donde la hembra está en mayor contacto con los factores de selección, que el macho, cuyo papel biológico queda terminado con el acto sexual. La importancia del ambiente es mucho mayor para la hembra, que para el macho, donde que tiene un contacto inmediato con el ambiente fuera de su nido solamente durante pocas horas del vuelo nupcial. Por eso los machos tienen mayor posibilidad como para desarrollar sus tendencias intrínsecas, siendo por eso sus estructuras más atrasadas en comparación con las de las hembras en unos casos y, en cambio, más evolucionados en otros.

Esta idea puede ser ejemplificada por el siguiente cuadro.

CANTIDADES DE LOS ARTEJOS DE LOS PALPOS MAXILARES Y LABIALES.

Subfamilia	Género	Hembra		Macho	
		max.	lab.	max.	lab.
A. Reducción más avanzada en la hembra					
<i>Ponerinae</i>	<i>Ectatomma</i>	2	2	4-5	3
	<i>Dinoponera</i>	4	4	5	3
	<i>Neoponera</i>	4	4	6	4
<i>Myrmicinae</i>	<i>Notomyrmex</i>	2	2	3	2
B. Reducción más avanzada en el macho					
<i>Dolichoderinae</i>	<i>Dorymyrmex</i>	5-6	4	3-6	2-4
	<i>Forelius</i>	6	4	4-5	2-3
<i>Formicinae</i>	<i>Brachymyrmex</i>	6	4	4-5	2-3

Los machos no necesitan adaptaciones para vivir largo tiempo fuera del nido y por eso los caracteres que no tengan gran importancia vital pueden con igual facilidad tanto conservar sus rasgos ancestrales como, en otros casos, evolucionar con ritmos acelerados.

4. El grupo *Proformica* - *Cataglyphis* - *Formica*.

El grupo se halla distribuido en el Hemisferio Norte y es particularmente interesante por presentar en forma muy clara el fenómeno de la *radiación adaptativa*. El género más primitivo del grupo es *Proformica*, cuyas especies son terrícolas y viven con preferencia en los ambientes semiáridos con la vegetación del tipo de estepa, sin llegar nunca a dominancia. Los géneros *Cataglyphis* y *Formica* son derivados de *Proformica*, representando *dos líneas divergentes* del desarrollo adaptativo, una hacia la formación del tipo especializado de la hormiga cazadora, que persigue su presa corriendo a gran velocidad sobre la superficie del suelo, adaptada al ambiente de un desierto (*Cataglyphis*) y la otra, hacia el tipo de la hormiga omnívora adaptado para vivir en los bosques de la zona templada y hasta la fría (*Formica*). En ambos casos las especies más evolucionadas (*Cataglyphis bombycinus*, *albicans* y *bicolor*, *Formica sanguinea* y *rufa* respectivamente) son unidos por una cadena de los eslabones de conexión, representadas por las especies primitivas de ambos géneros, con las especies del género *Proformica* de tal modo, que resulta muy difícil trazar las líneas divisórias netas entre estos tres géneros. Mientras las especies de *Cataglyphis* han elaborado por vía evolutiva las adaptaciones, que les permiten contrarrestar el calor del sol del desierto (ver detalles en KUSNEZOV 1953, Dusenía), las especies de *Formica* lograron elaborar otros tipos de adaptaciones, que los permiten vivir a la sombra de un bosque tupido. Precisamente en este sentido se interpretan los nidos altos de la conformación cónica, que construye *Formica rufa* en los bosques de Europa, aprovechando como material las partículas vegetales y que sirven a estas hormigas en calidad de los acumuladores del calor solar.

El linaje filogenético representado por estos tres géneros ha podido, como lo es ordinariamente, extender su área y conquistar distintos tipos del ambiente *por medio de la radiación adaptativa*, logrando además un alto grado de dominancia en los ambiente especializados, lo que corrobora el progreso de su evolución. Por este motivo *Formica rufa* llegó a ser un importante factor del equilibrio natural en los bosques de Europa y un elemento positivo de la producción forestal (Goeszwald, 1952).

Las relaciones entre *Proformica* y *Cataglyphis* fueron interpretados por C. Emery (1912) en el sentido de que en este caso tenemos una ruta migratoria de las hormigas de la estepa y del desierto de Asia Central al sur de Europa y Norte de Africa. Realmente, el género *Proformica* está más de todo diferenciado en Asia Central, llegando allí a grandes alturas sobre el nivel del mar y viviendo en distintos ambientes.

En sud America podemos constatar algo parecido con respecto a la línea filogenética, que conduce, a partir del género primitivo *Iridomyrmex*, perteneciente al ambiente húmedo con la vegetación mesófila, a través del género *Araucomyrmex* hacia las especies más evolucionadas del género *Dorymyrmex*, que viven en la zona árida de la Argentina y representa la misma forma de vida com *Cataglyphis* en Eurasia, siendo, sin embargo, el nivel más alto alcanzado por *Dorymyrmex* inferior en comparación con él de *Cataglyphis*. Además, *Dorymyrmex* pertenece a otra subfamilia (*Dolichoderinae*) de modo, que podemos resumir diciendo que una misma forma de vida puede aparecer en base de distintas raíces filogenéticas en distintas partes del mundo en forma independiente, logrando en cada caso distintos niveles de su perfección funcional.

5. Polimorfismo.

El fenómeno de polimorfismo tiene tres distintos aspectos, 1) *dimorfismo sexual* (diferencia en el macho y la hembra), 2) *diferencia entre la hembra y la obrera*, 3) *diferencias entre las obreras* (mono-, di-, polimorfismo de la casta obrera).

En la subfamilia primitiva *Ponerinae* las obreras son por lo general monomorfas, rara vez variables de tamaño, sin un polimorfismo bien marcado y además hay relativamente poca diferencia entre la obrera y la hembra de modo que se puede afirmar poca diferenciación del sexo femenino. El dimorfismo sexual en *Ponerinae* se halla bien acusado en lo que se refiere a la conformación de la cabeza y de las antenas, mientras hay poca diferencia de tamaño entre el macho y la obrera.

En otras subfamilias el dimorfismo sexual es variable, no existe una tendencia general, las caracteres no variables según el sexo, pueden ser muy distintos en otros casos (como, por ejemplo, la nervadura del ala anterior, que es por regla general igual en ambos sexos, siendo distinta en *Iridomyrmex* y aún más distinta en sus derivados *Araucomyrmex* y *Dorymyrmex*, (ver Kusnezov 1953) y el conjunto de los caracteres diferenciales puede ser o relativamente reducido, de modo que es posible correlacionar sin dificultad las hembras y los machos pertenecientes a una misma especie (*Pseudomyrmex*, *Acanthostichus*), o al contrario, muy grande, cuando la identificación resulta imposible sin observaciones biológicas (*Eciton*, *Pheidole*, *Solenopsis*, *Cephalotes*, *Paracryptocerus* etc.). Ya hemos mencionado anteriormente la tendencia hacia la "feminización" de los machos, manifestada por cierto acercamiento

de las estructuras morfológicas a las de la hembra. Lo que llama la atención en las subfamilias superiores es la diferencia de tamaño entre la hembra y el macho, siendo inferior el de macho. Cuando el macho es considerablemente más pequeño, los machos son ordinariamente más abundantes en comparación con las hembras, lo que se puede ver en el siguiente cuadro, donde N^1 significa la cantidad total de individuos sexuales y N^2 la cantidad de los machos.

RELACIONES CUANTITATIVAS DE LOS SEXOS EN ALGUNOS GRUPOS DE LAS HORMIGAS

Unidades sistemáticas	Cantidad de casos	N_1	N_2	$\frac{N_2}{N_1} \cdot 100$
A. Machos y hembras de tamaño casi igual				
<i>Pseudomyrmex flavidulus</i>	30	313	153	49
<i>Pogonomyrmex</i> varias especies	61	367	186	51
B. Machos muy pequeños				
<i>Solenopsis clytemnestra</i>	40	3090	2381	77
» <i>patagonica</i>	44	1144	871	76
<i>Mycetophylax emeryi</i>	9	1046	979	93
<i>Brachymyrmex</i> varias especies	26	869	687	79

Cual sea la razón biológica de este fenómeno? Parece más probable, que produciendo mayor número de individuos, cada uno de los cuales sirve como portador de las cualidades hereditarias y sus cambios evolutivos, una especie puede con mayor facilidad solucionar su problema de sobrevivencia y elaborar nuevos y útiles caracteres. La reducción de tamaño individual permite lograr un mayor número con los mismos gastos de material, con el mismo esfuerzo de parte de la colonia.

La diferencia entre la hembra y la obrera puede ser tan grande, que no es siempre fácil correlacionarlas como representantes de una misma especie, como lo es, por ejemplo, en el caso de *Atta*, donde evidentemente, la hembra además de todo ha sufrido un aumento relativo de su tamaño, relacionado con un incremento de su capacidad de proliferación. Existen casos, cuando la masa de una hembra es cien veces y más mayor de la de la obrera de la misma especie (*Carebara*, *Carebarella*), lo que se puede atribuir a dos procesos opuestos, por un lado aumento evolutivo del tamaño de la hembra y su disminución evolutiva de la obrera. Estos fenómenos deben ser considerados como manifestaciones de la especialización morfológica, sin relación directa con el progreso de la vida social en general. Efectivamente, en el género *Camponotus*, la diferencia entre la hembra y la obrera no es grande y su pertinencia a la misma especie se ve a primera vista, salvo casos de una especialización de las últimas (subgénero *Colobopsis*).

El polimorfismo de las obreras es seguramente un fenómeno secundario, desarrollado en base de las obreras monomorfas. La etapa siguiente es la diferenciación de las obreras con toda la cadena de las formas de transición entre los extremos (*Camponotus*, *Atta*). Luego sigue la desaparición de una parte de las formas de transición y el polimorfismo continuo puede ser transformado en el dimorfismo bien acusado (mayoría de las especies de *Pheidole*, algunas especies de *Solenopsis* etc.). En fin pueden desaparecer todas las obreras mayores y medianas y gran diferencia de tamaño entre la obrera y la hembra queda como un testimonio del camino evolutivo recorrido. Estas distintas formas del polimorfismo de obreras pueden ser observadas dentro de un solo género *Solenopsis* (Kusnezov, 1953, figs. 46-49). De este esquema muy simplificado surge, que a partir del monomorfismo primario y a través del polimorfismo continuo y distintas formas de polimorfismo discontinuo (con diferencias netas entre distintas formas de obreras) el proceso puede llegar al *monomorfismo secundario*, caracterizado ordinariamente por gran distanciamiento morfológico entre la hembra y la obrera.

Aunque el polimorfismo de obreras se correlaciona con la división de trabajo, no es un fenómeno absolutamente necesario para el progreso evolutivo general. Los casos del polimorfismo acentuado, particularmente del polimorfismo discontinuo pueden ser considerados como especializaciones estructurales, que por un lado facilitan la solución del problema de sobrevivencia y por el otro, al ser rígidas, pueden dificultar la evolución ulterior. La falta del polimorfismo bien acentuado puede ser sustituida por la labilidad del comportamiento individual, que permite llegar a un alto grado de dominancia, la cual manifiesta cierto equilibrio entre una especie dada y su medio ambiente y sirve como un indicio del progreso evolutivo.

6 Parásitos sociales

Las hormigas parásitos sociales, así como las hormigas esclavizadoras son interesantes en el sentido, de que representan ordinariamente derivados más o menos apartados de los mismos troncos filogenéticos, a los cuales pertenecen sus huéspedes, y en ciertos casos evidentemente originados en el seno de las especies normales ancestrales. El proceso sigue a partir de una simbiosis facultativa y diferencias poco marcadas entre las especies convivientes en una u otra forma hacia una simbiosis obligatoria y diferencias más acentuadas. Ofrecemos algunos ejemplos (las referencias más completas se puede encontrar en los trabajos de Gallardo, 1929, Wheeler 1933 y Kutter 1950 y el planteo general del problema de su origen en Kutter 1953).

A. Diferencias específicas

Simbionte	Huésped
<i>Monomorium (Notomyrmex) bidentatum</i>	<i>M. denticulatum</i> (Kusnezov 1949)
<i>Prenolepis xene</i>	<i>P. pygmaea</i> (Kutter 1952)
<i>Lasius fuliginosus</i>	<i>L. umbratus</i>
<i>Formica difficilis</i>	<i>F. incerta</i>
<i>Myrmica myrmicoxena</i>	<i>M. lobicornis</i>

B. Diferencias genéricas

<i>Symbiomyrma karavajevi</i>	<i>Myrmica scabrinodis</i>
<i>Bruchomyrma acutidens</i>	<i>Pheidole strobeli</i> (Bruch 1931)
<i>Eriopheidole symbiotica</i>	<i>P. obscurior</i> (Kusnezov 1951)
<i>Labauchena daguerrei</i>	<i>Solenopsis saevissima</i> (Bruch 1930)
<i>Paranamyrma solenopsidis</i>	<i>S. clytemnestra</i> (Kusnezov 1954)
<i>Anergates atratulus</i>	<i>Tetramorium caespitum</i>
<i>Teleutomyrma schneideri</i>	<i>T. caespitum</i> (Kutter 1950)
<i>Harpagoxenus americanus</i>	<i>Leptothorax</i> ssp.
<i>Epimyrmica</i> ssp.	<i>Leptothorax</i> ssp.
<i>Pseudoatta argentina</i>	<i>Acromyrmex ludi</i> (Gallardo 1929)

Es muy interesante, que todos los parásitos sociales conocidos hasta la fecha pertenecen a las subfamilias de hormigas, que son socialmente más evolucionados. Están evidentemente relacionados con el progreso de la vida social y representan las formas particulares y, como ya hemos dicho variables, de la convivencia, trazando cierta tendencia general hacia la homeostasis interespecífica.

RESUMEN

1. Las hormigas han evolucionado y siguen evolucionando como insectos sociales, llegando en el transcurso de su evolución a progresivamente más altos niveles de convivencia.
2. La tendencia general de su evolución es la hacia gradualmente creciente homeostasis, tanto intraespecífica, como de las comunidades ecológicas (ecosistemas), cuya parte forman las hormigas.
3. Las tendencias particulares se manifiestan por la elaboración de distintas formas de vida especializadas, lo que aumenta la compatibilidad de las especies convivientes y contribuye a la diferenciación funcional de las comunidades y a la integración biosocial de estas últimas.
4. El desarrollo de las formas de vida especializadas se manifiesta tanto por la evolución de los elementos estructurales de carácter adaptativo, como por la labilidad de comportamiento individual, que permite sustituir las especializaciones morfológicas y hasta abrir más amplias perspectivas para la evolución ulterior.
5. Las causas inmediatas de la evolución deben buscarse en los factores intrínsecos, cuyos efectos producen cambios aparentemente desordenados, lo que se manifiesta por los fenómenos de la "evolución entrecruzada".

6. La selección interviene luego como un factor de ordenamiento del proceso evolutivo que surge a partir de los estímulos elementales desordenados, llevando los organismos hacia progresivamente creciente homeostasis. El término selección se refiere a los fenómenos distintos, 1) por un lado efecto del ambiente, que determina las posibilidades de sobrevivencia, actuando como un cedazo y 2) por el otro ajustamiento mutuo de los organismos convivientes que determina las posibilidades de convivencia, llevando en la perspectiva histórica hacia el estado de la homeostasis dinámica.
7. La interpretación de las causas inmediatas de la evolución, expuesta en el punto 6 corresponde bien a los mecanismos evolutivos elementales, revelados por la genética moderna.

Tales son las conclusiones más generales. Por más detalles ver el texto, representando todo el artículo un resumen del trabajo, cuya exposición en extenso necesitaría un grueso volumen. Algunos aspectos del problema fueron discutidos en: Kusnezov, — Tendencias evolutivas de las hormigas en la parte austral de Sud America.

BIBLIOGRAFIA

1952. Axelrod D. I. - A theory of Angiosperm Evolution. *Evolution*, 6:29.
1951. Bernard F. - *Formicoidea*, en Grassé, *Traité de Zoologie*, 10(2):997.
1928. Borgmeir Th. - Zur Lebensweise von *Odontomachus affinis* Guérin. *Deutsch. Ver Wiss. u. Kunst. São Paulo*, p. 31.
1954. Brown W. L. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family *Formicidae*. *Ins. Sociaux*, 1(1):21.
1950. Brown W. L. and Nutting Wing venation and the Phylogeny of the *Formicidae*. *Trans. Amer. Ent. Soc.*, 75: 113.
1916. Bruch C. - Hormigas de la provincia de San Luiz. *Rev. Mus. La Plata*, 23: 317. — 1930. Notas preliminares acerca de *Labauchena daguerrei* Sants. *Physis*, 13: 73 — Notas biológicas y sistemáticas acerca de *Bruchomyrma acutidens* Sants *Rev. Mus. La Plata*, 33:31.
1935. Buenzli G. H. - Untersuchungen euaber coccidophile Ameisen aus den Kaffeefeldern von Surinam. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 16:453.
1930. Carpenter F. M. - The fossil ants of North America. *Bull. Mus. Comp. Zool Harvard Coll.*, 70:1.
1950. Creighton W. S. - The Ants of North America. *Ibidem*, vol. 104.

1950. Emerson A. E. - Ecology and Evolution. En Allcee, Emerson. Park, Schmidt, Principles of animal ecology. Pp. 598-728. — 1952. The biogeography of termites. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 99:217. — 1954. Dinamic Homeostasis: a unifying principle in organic, social and ethical evolution. Scient. Monthly, 78(2): 68.
1912. Emery C. - Der Wanderzug der Steppen- und Wuestenameisen von Zentral-Asien nach Sued Europa und North-Africa. Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 1: 95. — 1920. La distribuzione geografica attuale delle formiche. Mem. Acc. Lincei (Roma), 5(13):357.
1929. Gallardo A. Note sur les moeurs de la *Pseudoata argentina* Gall. Rev. Soc. Ent. Arg., 10:197.
1952. Goesswald K. - Die rote Waldameise und ihre Vermehrung im Dienste der Waldhygiene. Trans, Ninth Int. Congr. Ent., 7:700.
1950. Haskins C. P. and Haskins E. F. Notes on the biology and social behavior of the archaic *Ponerinae* ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. Ann. Ent. Soc. Am., 43:461.
1954. Haskins C. P. and Whelden R. M. - Note on the exchange of ingluvial food in the genus *Myrmecia*. Ins. Sociaux, 1(1):33.
1951. Kusnezov N. - El género *Pogonomyrmex* Mayr. Acta Zool. Lilloana, 11:227. — 1951. El género *Camponotus* en la Argentina. Ibidem, 12:183. — 1951. El género *Pheidole* en la Argentina. Ibidem, 12:5 — 1952. El estado real del grupo *Dorymyrmex*. Ibidem, 10:427. — 1953. Tendencias evolutivas de las hormigas en la parte austral de Sud America. Folia Universitaria (Cochabamba), 6:86-211. — 1953. Formas de vida especializadas y su desarrollo en diferentes partes del mundo. Dusenía (Curitiba), 4(2):85 — 1954. Tendencias evolutivas en el mundo de organismos. Ciencia y investigación, 10(3):99. — 1954. Un género nuevo de hormigas *Paranomyrma solenopsisidis* y los problemas relacionados. Mem. Mus. Entre Rios, n.º 30. — 1954. Phyletische Bedeutung der Maxillar- und Labialtaster der Ameisen. Zool. Anzeiger, 153(1/2):28.
1950. Kutter H. - Ueber *Doronomyrmex* und verwandte Ameisen. Mitt. Schw. Ent. Ges., 23(3):347. — 1950. Ueber eine neue, extrem parasitische Ameise. Ibidem, 23(2):81 — 1952. Ueber *Plagiolepisxene* Staercke. Ibidem, 25(2):57 — 1953. Beitrag zur Proelemstellung der neueren Myrmekologie. Die Naturwissenschaften, 40(2):33.

1954. Ledoux A. - Recherches sur le cycle chromosomique de la Fourmi fileuse *Oecophylla longinoda* Latr. Ins. Sociaux, 1(2):149.
1951. Le Masne G. - Échanges de nourriture, trophallaxie et transports mutuels chez les fourmis. En Grassé.-Traité de Zoologie, 10(2):1104.
1954. Malyshev S. I. - Caminos y condiciones del origen de las hormigas (en ruso). - C. R. Acad. Sci. URSS., 94(6):1185.
1916. Mann W. M. - The ants of Brazil. - Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 60:390.
1954. Marcus H. - La formación de las castas en ecitones. Folia Universitaria (Cochabamba), 7:3.
1935. Nierstrasz - L'évolution entrecroisée chez les Crustacés. Mém. Mus. Roy. Hist. Nat., Bruxelles, fasc. 3:667.
1952. Pavan M. - "Iridomyrmecin" as insecticide. Trans. Ninth Int. Ent. Congr., 1:321.
1945. Schneirla T. C. - Studies on the relation between learning and social activities in ant. Year Book Amer. Phil. Soc., p. 168.
1941. Stahel G. und Geijskes D. C. - Weitere Untersuchungen ueber Nestbau und Gartenpilz von *Atta cephalotes* L. und *Atta sexdens* L. - Rev. Ent. (Rio de Janeiro), 12(1-2):243.
1949. Weber N. A. - The functional significance of dimorphism in the african ant *Oecophylla*. Ecology, 30(3):397.
1948. Wheeler G. C. - The larvae of the Fungus-Growing Ants. Amer. Midl. Naturalist 40(3):664.
1951. Wheeler G. C. and Wheeler J. - The ant larvae of the subfamily *Dolichoderinae*. Proc. Ent. Soc. Washington, 53(4): 169. — 1952. The ant larvae of the subfamily *Poneridae*, Part. I. - Amer. Midl. Natur., 48(1):111. — 1952, el mismo trabajo Part. II. - Ibidem, 48(3):604 — 1953. - The ant larvae of the subfamily *Formicinae*. Ann. Ent. Soc. Amer. 46(1):126 y 46(2):175.
1908. Wheeler W. M. - Honey ants, with a revision of the North American *Myrmecocysti*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 24:345. — 1910. Ants, their structure, development and behaviour. Pp. XXV-663. — 1914. - The ants of the Baltic amber. Schr. Physik. Ges. Koenigsberg, 55:1-142. — 1928. The social insects, their origin and evolution. Pp. XVIII-378. — 1933. -

- Colony-founding among ants. Pp. 1-179. — 1942. Studies of neotropical ant plants and their ants. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 90:1-262, 57 lám.
1953. Wilson E. O. - The origin and evolution of polymorphism in ants. Quert. Rev. Biol., 28:136.