

NICOLAS KUSNEZOV

W.L. Brown, Jr.
COLLECTION

ZOOGEOGRAFIA DE LAS HORMIGAS EN SUDAMERICA

ACTA ZOOLOGICA LILLOANA, tomo XIX, páginas 25-186

TUCUMAN
REPÚBLICA ARGENTINA

1963

NICOLAS KUSNEZOV

ZOOGEOGRAFIA DE LAS HORMIGAS EN SUDAMERICA

ACTA ZOOLOGICA LILLOANA, tomo XIX, páginas 25-186

TUCUMAN
REPÚBLICA ARGENTINA

1963

ZOOGEOGRAFIA DE LAS HORMIGAS EN SUDAMERICA

POR NICOLAS KUSNEZOV

ZUSAMMENFASSUNG

Zoogeographie der Ameisen in Südamerika. — Man kann in Südamerika drei faunistische Komplexe ersten Ranges unterscheiden, welche voneinander sowohl je nach dem Grad der Differenzierung der sie komponierenden systematischen Einheiten, wie auch je nach der Grösse und der oekologischen Beschaffenheit ihrer Areale sehr verschieden sind. Die Unterschiede dieser drei Komplexe stehen der relativ weitgehenden faunistischen und oekologischen Einheitlichkeit jedes einzelnen Komplexes gegenüber.

Diese drei Komplexe können wir konventionell folgenderweise bezeichnen: erstens, die *mesophile*, vornehmlich *brasilianische* Ameisenfauna, welche am stärksten differenziert (die besonders starke Differenzierung der auf den Bäumen lebenden Ameisen ist dabei zu betonen) und am weitesten verbreitet ist; zweitens, die *xerophile*, grundsätzlich *argentinische*, viel weniger differenzierte, oekologisch stark spezialisierte und im Vergleich mit der ersteren weniger weit verbreitete Ameisenfauna; und drittens, die vornehmlich *mesophile chilenisch-patagonische* Ameisenfauna, welche am wenigsten differenziert ist und ein verhältnismässig wenig ausgedehntes Areal im aussertropischen Teil von Südamerika besitzt.

Scharfe Grenzen zwischen diesen faunistischen Komplexen existieren überhaupt nicht. Solche Grenzen sind im allgemeinen durch die mehr oder weniger breiten Übergangszonen ersetzt. So z. B., stellt die Chaco-Ebene zwischen den Anden im Westen und dem Tal der Paraguay-Paraná Flüsse im Osten eine Zone ganz allmählicher Uebergänge dar, die sowohl in der Richtung NE-SW (fortschreitende Zunahme der Aridität) wie auch in der Richtung N-E (allgemeine Verarmung der Fauna) entspricht. Nur im Süden ist die *mesophile westpatagonische* Fauna von der *ostpatagonischen xerophilen* Fauna oekologisch ziemlich scharf begrenzt und dies weil in diesem Gebiet die Regenmenge an der Leeseite der Anden in der Richtung W-E stark und rasch abnimmt, so dass die *Libocedrus*-Wälder, welche physiognomisch an die europäischen *Pinus*-Wälder erinnern, fast unmittelbar mit der halbwüstenartigen Landschaft Ost-Patagoniens in Berührung kommen.

Die *mesophile brasilianische* Ameisenfauna unterscheidet sich vor allem durch ihren aussergewöhnlichen Formenreichtum und durch die Anwesenheit der mehr

oder weniger hoch spezialisierten Lebensformen (die Pilze züchtenden Ameisen — *Attini*, die auf den Bäumen lebenden Ameisen — *Cephalotini*, *Pseudomyrmex*, *Azteca*, *Dolichoderus* usw.), welche in diesem Gebiete als Dominante hervortreten.

Systematisch betrachtet zeichnet sich diese Fauna vor allem durch die besonders starke Differenzierung der *Myrmicinen* und *Dolichoderinen* aus, während die in der östlichen Halbkugel sowie im Norden stark entwickelten *Formicinen*, obgleich zahlenmässig bisweilen sehr häufig, in diesem Sinne in den Hintergrund treten.

Vom geographischen Standpunkt kann man die folgenden vier Gruppen unterscheiden:

- a) die im allgemeinen mehr oder weniger weit verbreiteten Elemente, welche gewöhnlich selten und wenig differenziert sind und als Relikte vorkommen (z. B.: *Heteroponera*, *Leptogenys*).
- b) die im allgemeinen weit verbreiteten, aber in Südamerika häufigen und stark differenzierten Elemente, welche einen wichtigen Bestandteil der gegenwärtigen Ameisenfauna dieses Gebietes darstellen (*Pheidolini*, *Solenopsidini*, *Camponotus* usw.).
- c) die Vertreter der in der nördlichen Halbkugel besonders stark differenzierten Gruppen (*Leptothorax*).
- d) die rein amerikanischen Elemente, welche in Südamerika das Hauptzentrum ihrer Differenzierung haben oder sogar endemisch sind (*Attini*, *Cephalotini*).

Die xerophile argentinische Ameisenfauna ist vor allem durch die einheimischen Vertreter der zwei spezialisierten, an die Dürre gut angepassten Lebensformen der im Boden lebenden Ameisen gekennzeichnet, und zwar durch die Samen-Sammler (*Pogonomyrmex*, einige *Pheidolini* und *Solenopsidini*) und durch die schnell laufenden Jaegerameisen (*Dolichoderinae*: *Dorymyrmex*, *Forelius*, *Spinomyrma*).

Zoogeographisch betrachtet, besteht diese Fauna aus folgenden Gruppen:

- a) die ökologisch spezialisierten und unter den ariden Verhältnissen "landschaftsbildenden", meist endemischen Ameisen (*Pogonomyrmex*, *Dorymyrmex*, *Spinomyrma*, *Forelius*).
- b) die mehr oder weniger weit verbreiteten, ökologisch polyvalenten Ameisen, welche besonders in der semiariden Zone häufig sein können, auch ausserhalb der ariden Zone, unter mesophilen Verhältnissen vorkommen und teilweise mit der brasilianischen Fauna gemeinsam sind (*Pseudomyrmex*, *Elasmopheidole*, *Pheidole*, *Crematogaster*, *Solenopsis*, *Mycetophylax*, *Acronyrmex*, *Atta*, *Camponotus*, *Brachynyrmex*).
- c) die weniger spezialisierten xerophilen Ameisen, welche mit der patagonisch-chilenischen Fauna gemeinsam sind (*Araucomyrmex*, *Lasiophanes*).

Die *patagonisch-chilenische* Fauna charakterisiert sich durch die Anwesenheit der:

- a) in diesem Gebiete weit verbreiteten endemischen Ameisen, welche ausserdem gewisse Affinität mit den Faunen von Australien und Neuseeland aufweisen (*Notomyrmex, Lasiophanes*).
- b) einzelnen Relikte mit denselben Affinitäten (*Heteroponera*).
- c) verhältnismässig primitiveren Vertreter der autochtonen phyletischen Linien, welche in der ariden Zone ihre höhere Entwicklung erreichen (*Ephebomyrmex, Araucomyrmex*);
- d) endemischen Arten der sonst weit verbreiteten Gattungen (*Camponotus, Solenopsis*).

Die Einflusszone der ursprünglich mesophilen brasilianischen Fauna erstreckt sich nordwärts bis USA, wo man solche Gattungen, wie *Eciton, Pseudomyrmex, Ecgonomyrmex, Cyphomyrmex, Trachomyrmex, Acromyrmex, Atta, Conomyrma, Brachomyrmex* treffen kann. Diese Gattungen stellen in Nordamerika südamerikanische Faunenelemente dar und sind dort gewöhnlich von den mesophilen rein holarktischen Elementen oekologisch mehr oder weniger scharf getrennt. Im Gegenteil tritt die südamerikanische Fauna als vollkommen frei von den typischen holarktischen Gattungen hervor (*Myrmica, Formica, Lasius*).

Nur die Anwesenheit einzelner Gattungen, welche zu den in dem südholarktischen Gebiet besonders stark differenzierten Gruppen gehören (z. B. *Leptothorax*), kann als ein Hinweis auf die mögliche Migration vom Norden nach Südamerika aufgefasst werden. Im übrigen aber bleibt die Möglichkeit des wiederholten faunistischen Austausches ganz sicher und der Mangel an eindeutigen empirischen Daten ist mit einem grossen Probabilitätsgrad durch die rasch vor sich gehende evolutive Bearbeitung der von aussen gekommenen Elemente zu erklären, wobei diese Elemente sich im Laufe der Zeit in neue autochtone Einheiten umwandeln.

Jedenfalls stellt man fest, dass der Bereich der mesophilen brasilianischen Fauna sich im Vergleich mit der xerophilen argentinischen und der mesophilen patagonisch-chilenischen Fauna durch die *grössere Geschwindigkeit der Evolution* charakterisiert.

Folgende Tatsachen können unsere Auffassung des Areals der mesophilen brasilianischen Fauna als ein Gebiet der rasch vor sich gehenden Evolution der faunistischen Komplexe bestätigen:

- a) die Anwesenheit in diesem Gebiete der modernen autochtonen gut verzweigten und in diesem Areal entstandenen Gruppen, deren Vertreter zum Teil sich an weniger günstige oekologische Verhältnisse anderer Zonen angepasst haben und sowohl in die aride Zone, wie auch in die höheren Gürtel der Anden eingedrungen sind (*Atini, Cephalotini*), ohne aber die Anden südlich des Wendekreises zu überschreiten.
- der von den ursprünglich mesophilen Elementen der brasilianischen Fauna abgeleitete Charakter der typischen Vertreter der xerophilen argentinischen Fauna (*Pogonomyrmex, Dorymyrmex*).

c) der reliktenartige Charakter der patagonisch-chilenischen Fauna, deren Komponenten durch die fortschreitende Ausbreitung der in den Gebieten der mesophilen brasilianischen und xerophilen argentinischen Faunen entstandenen moderneren Elemente aus ihrem ehemaligen Verbreitungsgebiet verdrängt wurden und sich gegenwärtig nur in ihrem jetzigen, oekologisch abgetrennten und für die Evolution ungünstigen Areal behaupten.

INTRODUCCION

El problema de la distribución geográfica puede ser encarado en distintas formas.

1. La más simple es reunir toda la información disponible con respecto a la ubicación de ciertas unidades sistemáticas en el espacio terrestre, confeccionar listas faunísticas, listas de procedencias de cada una de las unidades sistemáticas en cuestión, dibujar las áreas de distribución en los mapas, etc. Haciéndolo con la mayor exactitud posible puede obtenerse el panorama estático de la distribución actual.

Esta tarea, respetable de por sí, requiere un enorme trabajo y prácticamente resulta imposible completarla, sobre todo en Sud América, donde la fauna es muy rica y todavía muy poco conocida.

Th. Borgmeier en su conocida monografía de las hormigas Dori-linas de América (hormigas legionarias) reúne toda la información acumulada por varios investigadores durante más de un siglo de trabajo y llega a la conclusión de que no es suficiente para sacar conclusiones con respecto a la irregularidad de la distribución geográfica de este grupo. Sin embargo, no podemos olvidar que la distribución de especies de las hormigas u otros organismos no es algo fijo sino que cambia a través del tiempo, tanto por fluctuaciones, como por migraciones de carácter progresivo y en consecuencia la información referente a varios años y décadas, aunque sea muy perfecta, no puede dar un panorama exacto.

A título de ejemplo, podemos mencionar que en los años 1948 y 1949 en la Sierra de San Javier, provincia de Tucumán, *Camp-notus rufipes* y *Biconomyrma brunnea* eran especies cuantitativamente dominantes. Sin embargo en los años posteriores desaparecieron por completo. En las calles de la ciudad de Tucumán *Forelius nigriventris* era una de las especies dominantes hace unos 6-10 años, pero ya no lo es actualmente. Tales ejemplos pueden

multiplicarse fácilmente e indican que los datos referentes a varios años y aún a un siglo, no pueden dar idea de la situación del momento y que su exactitud es más bien ficticia, pues pasan por alto el *dinamismo* de la composición faunística manifestada evidentemente en forma más acentuada en las zonas subtropicales y tropicales que en las templadas.

Para poder hablar de la distribución actual con todo rigor científico sería necesario realizar periódicamente censos de la fauna detallados en la medida de lo posible, lo que es irrealizable por razones obvias.

2. A la acumulación de datos de carácter informativo siguen las tentativas de *explicar* en una u otra forma los panoramas sustancialmente estáticos así obtenidos. Como ejemplo referente a las hormigas de Sud América podemos mencionar las ideas bien conocidas de H. von Ihering (1894), quien distinguió en América tres regiones faunísticas (neártica, neotropical y la antártica, según la terminología actual) y trataba de explicar sus diferencias recurriendo a reconstrucciones paleogeográficas de carácter hipotético, es decir, a ciertas "fuerzas mayores", sin prestar mucha atención a los procesos biológicos, responsables inmediatos del panorama biogeográfico actual y sin analizarlos detenidamente.

Esta tendencia de correlacionar los organismos con ciertas áreas tomadas en un sentido puramente espacial y de explicar luego esas áreas por la existencia de fuerzas exteriores a la vida, tiene sus motivos y sin embargo ya pertenece al pasado, aunque sobreviva todavía en las publicaciones de ciertos investigadores de nuestra época (R. Jeannel).

3. La relación especie-área, propia de la biogeografía faunística o florística, tiene su desarrollo ulterior en la relación especie-habitat de la *biogeografía ecológica* y conduce lógicamente a la relación especie-habitat-área, lo que amplía y concreta el panorama real de la distribución geográfica actual.

La correlación entre la vida de los organismos pertenecientes a una misma especie o grupo superior, con las condiciones concretas de su medio ambiente, lleva al estudio de las *formas de vida* y de sus relaciones mutuas dentro de una comunidad ecológica, de su

interdependencia dentro del conjunto biosocial existente en un ambiente físico determinado.

La correlación existente entre el carácter del medio ambiente físico, las comunidades vegetales y animales que medran en tal ambiente y la población de hormigas, en nuestro caso, permite precisar el análisis biogeográfico y explicar varios hechos no explicables en base a la relación espacial solamente. Así, por ejemplo, cierta similitud de las faunas de Misiones y de la provincia de Tucumán tiene su explicación por la *selva subtropical*, que aunque con considerables diferencias regionales, tiene muchos rasgos faunísticos comunes en ambas provincias. La discontinuidad de la distribución aparece como una lógica consecuencia del ambiente ecológico muy distinto al de la selva subtropical que impera en las llanuras del Chaco y del litoral, que separan Tucumán de Misiones.

4. La distribución geográfica actual aunque depende de las condiciones *actuales*, tanto físicas como orgánicas (y biosociales), tiene sus antecedentes en el pasado y es función del proceso histórico anterior. Por eso la relación especie-habitat-área tiene su lógica ampliación en la relación especie-habitat-área-tiempo, que presupone la necesidad de movilizar toda la información disponible y referente tanto a la situación actual, como a la del pasado (restos fósiles, antecedentes geológicos, etc.). Se persiguen así dos fines: por un lado, *reconstruir el proceso* de la formación de la fauna recurriendo a los datos empíricos, y por otro descubrir los *principios generales* que rigen el desarrollo de la fauna, las *leyes naturales de su evolución*. Estas dos tareas, la *reconstrucción empírica del proceso evolutivo* por un lado y el *descubrimiento de sus leyes naturales* por vía *conceptual* son compatibles y complementarias, aunque la última no es consecuencia de la primera y puede lograrse aún sin conocer muchos detalles concretos del proceso anterior. No es imprescindible reconstruir el proceso evolutivo de todos los grupos, conjuntos faunísticos y comunidades vegetales y animales, aunque toda información en este sentido resulta extremadamente útil. Es posible utilizar ciertos grupos como muestra (Stichprobe, en alemán) para llegar a ciertas ideas y luego verificarlas y corregirlas recurriendo a otros grupos y unidades sistemáticas.

En tal sentido las hormigas se prestan bastante bien, aunque no se dispone todavía de una documentación paleontológica comparable con la de los vertebrados, especialmente de los mamíferos, ni nuestros conocimientos con respecto a la situación actual son completos. A pesar de todo, por tratarse de un grupo de características singulares (animales cuya temperatura varía de acuerdo con la del ambiente, tamaño muy pequeño, modo de vida social, formas de vida muy variables, etc.) el estudio de las hormigas puede constituir un valioso complemento al de los mamíferos y otros grupos, ampliando los fundamentos concretos de nuestras interpretaciones científicas.

5. La diferencia entre la importancia de la reconstrucción del proceso y el descubrimiento de las leyes naturales reside en el hecho de que mientras la reconstrucción empírica tiene validez tan sólo para un proceso determinado, las leyes naturales descubiertas por vía conceptual apoyada por los datos empíricos, y debidamente demostradas y verificadas, *pueden proyectarse* hacia cualquier situación concreta, teniendo siempre en consideración las características de cada caso, lo que presupone el conocimiento lo más completo y amplio posible de éste.

Lo general no es contrario a lo particular, sino que en cada caso se manifiestan las leyes generales en forma propia. La finalidad de la investigación científica es llegar a estos principios generales y la tarea particular de cada investigación concreta es contribuir al logro de esta finalidad general, que para la biología es el descubrimiento de las leyes naturales de la evolución. La vida, como dijo una vez el famoso biólogo inglés Julián Huxley, es un proceso que denominamos técnicamente evolución orgánica. Las hormigas toman parte en el desarrollo de este proceso global mostrándonos una serie de soluciones concretas del problema de la vida, cuyo estudio puede ser instructivo en relación con otras investigaciones dedicadas al problema de la evolución de la vida sobre la tierra.

6. Por el carácter de nuestro objeto de estudio, así como por el nivel actual de nuestros conocimientos sobre la distribución y vida de las hormigas en Sud América, no podemos pretender hacer mucho; debemos limitarnos forzosamente a ciertas cuestiones más ó

menos especiales y a plantear problemas para las investigaciones futuras, más que ofrecer soluciones de carácter definitivo.

Uno de los problemas importantes dentro del general de la evolución es la cuestión de la *intensidad* del proceso de evolución en distintos tipos de ambiente. Sin entrar en detalles, anticipamos la idea de que precisamente la selva húmeda tropical representa un tipo de ambiente donde la evolución prosigue con intensidad poco común, y que la zona intertropical de Sud América, con la selva tropical de tipo mesófilo es actualmente y ha sido durante mucho tiempo un centro muy activo de evolución. Quedan muy por detrás en este sentido la zona árida, en donde la evolución es retardada por las características demasiado rigurosas del ambiente, y la zona húmeda del oeste de la Patagonia y sur de Chile, junto con Tierra del Fuego, en donde la evolución es relativamente lenta por factores que deben ser aclarados.

H. von Ihering ya en el año 1894 (*l. c.*) hizo notar que la fauna de las llanuras amazónicas es tal vez 10 veces más rica que la de las zonas templadas del norte (región neártica) y del sur (región antartánica). Hoy en día podemos precisar esta diferencia. La fauna de hormigas en todo el oeste húmedo de la Patagonia y en Tierra del Fuego no cuenta con más de 21 especies y subespecies, y su composición es muy particular. En cambio el Dr. W. W. Kempf sólo en los alrededores de Agudos, estado de San Pablo, Brasil, encontró unas 260 especies de hormigas, es decir, una fauna 12-13 veces más rica en un área menos extensa. La fauna de la provincia de Tucumán cuenta con unas 160 especies de hormigas y puede dividirse en cuatro distintas, de orden secundario: la *fauna del monté chaqueño*, la más rica de todas; la *fauna de la selva subtropical*, mucho menos variada y aún menos que la de la selva subtropical de la provincia de Salta (Reserva Nacional Finca El Rey, unos 300 km al norte de Tucumán); luego la *fauna de la zona árida*, en el interior de la montaña, entre 2.000 y 3.000 metros sobre el nivel del mar, y finalmente la *fauna de gran altura*, entre 3.000 y 4.500 metros sobre el nivel del mar, la más pobre de todas y bien distinta, aunque conserva cierta similitud con la fauna de la zona árida.

En el extremo sur del continente, Tierra del Fuego tiene sólo dos especies de hormigas, ambas endémicas para esta región austral

antartánica, no sólo las especies, sino también los géneros, que tienen cierto parentesco con los de Australia y Nueva Zelanda.

La riqueza faunística disminuye evidentemente del Ecuador al Polo y no sólo varía con las latitudes, sino también con las condiciones ambientales, como lo demuestra la diferencia entre las faunas de Tucumán y San Paulo, cuyas latitudes no difieren mucho (Tucumán, 26° 45' S; San Paulo, 23° 30' S).

La franja relativamente angosta de selva subtropical de la provincia de Tucumán y de más al norte, enclavada dentro del ambiente semiárido, resulta desfavorable para la diferenciación de los elementos de la fauna mesófila; por otra parte, la falta de conexión inmediata con el centro brasileño de evolución de la fauna mesófila dificulta la inmigración de los productos de esta evolución al área tucumana. El efecto del aislamiento en un área relativamente reducida se manifiesta tanto en la selva subtropical de Tucumán como en el oeste húmedo de la Patagonia y en el sur de Chile, a lo largo de los Andes australes.

Ya los datos numéricos que caracterizan el grado de diferenciación de los conjuntos faunísticos sugieren la idea de que la intensidad de la evolución debe ser muy distinta en las distintas partes de Sud América y que el área húmeda intertropical constituye y constituyó un poderoso centro de evolución tanto en la época actual como en el pasado geológico más o menos remoto.

Tal es, en breves palabras, la hipótesis de trabajo, que debe ser verificada y concretada analizando la distribución geográfica de las hormigas.

Conviene destacar que el nivel de nuestros conocimientos con respecto a la distribución geográfica de las hormigas no es tan elevado como para permitir aclarar todas las cuestiones que pueden tener importancia para la solución del problema. El valle del Amazonas está poco estudiado todavía y es muy difícil hacerlo, puesto que allí viven muchas hormigas arborícolas, lo que hace necesario voltear árboles en gran escala o construir andamios para estudiar la selva piso por piso. Todo eso está todavía fuera de nuestro alcance.

7. El método de estudio debe adaptarse, en cada caso, tanto a los fines que pretendemos lograr, como al material disponible y al carácter de la información que nos sirve de fundamento para plan-

tear y solucionar nuestros problemas. Un método ideal de por sí puede fracasar cuando los datos informativos, aunque abundantes, no se prestan para aplicarlo.

En nuestro caso disponemos de datos taxonómicos, faunísticos, bionómicos y ecológicos referentes tanto a distintos grupos sistemáticos como a distintas áreas. En conjunto la exactitud de nuestros conocimientos es muy desigual. Existen áreas relativamente bien estudiadas (sudeste del Brasil, Argentina), y otras todavía poco conocidas (Amazonas), como así también grupos más conocidos (*Eciton*, *Ectatommini*, *Pogonomyrmex*, *Cephalotini*) y otros que necesitan una revisión (*Pheidole*, *Solenopsis*). Por todo eso la información resulta heterogénea y la aplicación de criterios formales inoportuna. Sin embargo, las estadísticas pueden sugerir ciertas ideas, que deben ser luego verificadas movilizandó toda la información disponible.

Un ejemplo puede aclarar la cuestión.

En el siguiente cuadro se indica el número de especies encontradas en distintas áreas, grandes y pequeñas sin discriminación.

Áreas	Géneros de hormigas		
	<i>Pheidole</i>	<i>Acromyrmex</i>	<i>Dolichoderus</i>
Amazonas	15	3	22
Trinidad	10	1	7
Cuba	7	1	—
Agudos (S. Paulo)	18	4	3
Tucumán	18	7	—
Argentina norte	—	—	3
Zona árida de la Argentina	4	5	—

Ya estos datos permiten concluir que el género *Pheidole* se halla más diferenciado en la zona subtropical de Sud América, el género *Acromyrmex* también, con la diferencia de que su mayor diferenciación se la observa fuera de la selva, mientras que el centro de desarrollo actual de *Dolichoderus* está en Amazonas. Lo que es importante en este caso no son los números absolutos de especies, que pueden variar con el progreso de nuestros conocimientos, sino los números relativos que señalan ciertas relaciones, que deben ser analizadas en la medida que permite la información disponible.

El número elevado de las especies de *Dolichoderus* en Amazonas, se explica porque son arborícolas. Esta idea es corroborada por los datos referentes a otros grupos arborícolas (*Pseudomyrmex*, *Cephalotini*, *Azteca*) lo que sugiere el problema de las causas inmediatas que favorecen la diferenciación de los grupos arborícolas precisamente en la cuenca del Amazonas.

Las especies de *Acromyrmex*, uno de los dos géneros de hormigas podadoras perjudiciales para la agricultura, son terrícolas. Por su modo de vida no tienen mayores perspectivas en las llanuras periódicamente inundables del valle de Amazonas. Los números de especies indicados en el cuadro sugieren la idea de que el centro de mayor diferenciación de este género se encuentra en la parte extratropical de Sud América y de todos modos fuera de la selva. Por otro lado el hecho mismo de que la zona árida no tiene ni una especie endémica y que cada una de las especies encontradas allí vive también en los ambientes de otro tipo, insinúa la posibilidad de que *Acromyrmex* es originario de un ambiente relativamente húmedo, y que pudo invadir luego la zona árida debido a ciertas cualidades suyas que deben ser descubiertas.

El género *Pheidole* es casi cosmopolita y sus especies son tanto terrícolas (la mayoría) como arborícolas y los números indicados en el cuadro permiten buscar el centro de su diferenciación actual al sur de la cuenca del Amazonas y tratar de explicar las causas inmediatas.

Los grupos que se caracterizan por una distribución discontinua, nos plantean otra serie de problemas.

Entre los géneros que tienen áreas ampliamente discontinuas cabe mencionar *Heteroponera* y *Discothyrea*. Según la última monografía de W. Brown (1958) el género *Heteroponera* tiene 12 especies, de las cuales una vive en Nueva Zelandia (*Heteroponera browni* Forel), una en Chile (*H. carinifrons* Mayr), tres en Australia (*H. imbellis* Emery, SW y E Australia; *H. relictata* Wheeler en Queensland; *H. leae* Wheeler N S Wallis), mientras que las restantes 7 especies son neotropicales (Argentina-norte, Brasil, Bolivia, Colombia, Panamá). Este tipo de discontinuidad puede tener distintas causas y es compatible tanto con la idea de los puentes intercontinentales, como con la hipótesis de que se trata de relictos relegados, es decir, restos de una fauna muy antigua que tuvo en el

pasado más o menos remoto una distribución casi cosmopolita. La falta de información suficientemente completa no permite sacar ninguna conclusión al respecto; aunque admitiendo que la clasificación basada en las estructuras morfológicas refleja las relaciones de parentesco; podemos aceptar la idea de que se trata de un grupo muy antiguo.

El género *Discothyrea* según la misma monografía de Brown (1957, *l.c.*, p. 248 y sig.) se compone de 26 especies nominales representadas en Australia (5 especies), Nueva Zelándia (1), África austral y ecuatorial (7), Malaya (3), Formosa (1), Nueva Caledonia (1), Sud América (4), América Central (3) y SE de USA (1).

Este tipo de distribución discontinua es más compatible con la hipótesis de que son relictos relegados, porque algunas especies de *Discothyrea* se encuentran en el hemisferio boreal. El género *Proceratium*, que no se encuentra en Sud América, ofrece otros datos en favor de la misma hipótesis. De acuerdo con la misma monografía de Brown (1958, *l.c.*, p. 241 y sig.) este género tiene 24 especies distribuidas en la siguiente forma: América Central y Cuba (3 especies), sudeste de los Estados Unidos de América (3), Europa meridional (3), África norte (3), África ecuatorial (1), Sud África (1), Japón (3), Indochina (1), Malaya (1), Sumatra y Filipinas (1), Nueva Guinea (1), Australia (2), islas Fidji (1).

La única especie neotropical era, hasta hace poco, *Proceratium micrommatum* Roger, encontrada hasta ahora en Panamá, México y Cuba; recién en 1957 Borgmeier (1957, *An. Acad. Bras. Cienc.*, 29, 1: 120) describió la segunda especie, *P. convexiceps* procedente de Costa Rica. No está excluida la posibilidad de que este género se descubra en Sud América. Sin embargo, aún sin eso, la distribución de *Proceratium* contemplada junto con la distribución de *Heteroponera*, *Discothyrea* y otros, tanto similares como distintos por los rasgos de su distribución geográfica, nos acerca a la interpretación más acertada del problema de las discontinuidades, deseando que las conexiones intercontinentales sean la única explicación posible. El panorama faunístico actual contemplado en su perspectiva histórica se nos presenta como un proceso evolutivo muy complicado y no como simples migraciones facilitadas o no por la transformación de las masas continentales.

Metódicamente sería incorrecto sacar los hechos particulares del conjunto e interpretarlos por separado. El método más acertado es el de tomar los conjuntos faunísticos como tales y tratar de "proyectar" cada hecho particular sobre el conjunto. Claro está que la aplicación de este método no es nada fácil y no puede ser reglamentada. La dificultad principal consiste en el modo de pensar habitual, que es demasiado empírico, mientras que el pensamiento realmente científico es el conceptual.

LA POSICION DE LA FAUNA SUDAMERICANA DENTRO DEL CONJUNTO FAUNISTICO MUNDIAL

Cada conjunto faunístico se compone de unidades sistemáticas cuyas áreas varían enormemente en lo que a extensión y configuración se refiere. Podemos distinguir elementos cosmopolitas, que se encuentran en todas las regiones zoogeográficas de primer orden, elementos politropicales, paleotropicales, helárticos, regionales (neárticos, paleárticos, neotropicales, etc.) y en fin hasta endémicos locales.

La posición de cada conjunto faunístico particular dentro de la fauna mundial puede ser caracterizada por el grado de similitud (cantidad de las unidades sistemáticas comunes con otros conjuntos particulares), por el desarrollo de los rasgos individuales (elementos autóctonos, endémicos o no) y en fin por el grado de diferenciación manifestado por la cantidad global de las unidades sistemáticas componentes (especies, géneros, tribus, etc.).

Ciertos géneros de hormigas son cosmopolitas o por lo menos politropicales, lo que da en cierto modo un sello de uniformidad a todas las faunas continentales, aunque cada uno de estos géneros puede estar representado en cada uno de los continentes por especies y grupos de especies distintos.

Estos géneros son:

Ponerinae: *Ponera*, *Leptogenys*, *Odontomachus*. **Myrmicinae:** *Pheidole*, *Crematogaster*, *Cardiocondyla*, *Monomorium*, *Solenopsis*, *Tetramorium*, *Strumigenys*. **Dolichoderinae:** *Iridomyrmex*. **Formicinae:** *Prenolepis*, *Camponotus*.

Desechando estos 13 géneros presentes en todas partes, podemos determinar el grado de afinidad o similitud de las faunas de Sud América y las de USA, Sud Africa, India y Borneo, teniendo en cuenta el número de géneros comunes.

En el siguiente cuadro indicamos los géneros comunes con la fauna de Sud América expresando su cantidad en por cientos con respecto al total de la fauna respectiva. Por ejemplo, 55% *Ponerinae* en la fauna de USA representa el número de géneros comunes con la de Sud América (6 géneros) en relación con la cantidad total de los géneros de la subfamilia *Ponerinae* representados en la fauna de USA (11). En el cuadro no se incluyen las subfamilias *Cerapachyinae*, *Dorylinae*, *Pseudomyrmicinae* y *Dolichoderinae* por tener cada una muy pocos géneros. Para estas cuatro subfamilias en un cuadro posterior se indican las cantidades absolutas.

Cantidad de géneros comunes con la fauna de Sud América en %

	USA	Sud Africa	India	Borneo
<i>Ponerinae</i>	55	35	22	23
<i>Myrmicinae</i>	30	12	7	5
<i>Formicinae</i>	12	0	0	0

El número de géneros comunes disminuye a medida que el aislamiento es mayor (distancia, duración).

Todas estas subfamilias manifiestan una misma tendencia. La diferencia de las cifras tiene un significado profundo, señala la diferencia de ritmo o mejor dicho de velocidad de la evolución, ésta es más lenta en la subfamilia *Ponerinae* (grupo braditélico en el sentido de Simpson) y más rápida en la familia *Formicinae* (grupo relativamente taquitélico).

Estas conclusiones tienen apoyo en otros datos que permiten considerar la subfamilia *Ponerinae* como una de las más antiguas y primitivas y la *Formicinae* como una de las más evolucionadas, aunque el criterio puramente morfológico discrepa con tal interpretación. Efectivamente, algunas *Ponerinae* se caracterizan por la especialización muy avanzada de ciertas estructuras (antenas, partes bucales, diferenciación de los segmentos abdominales, etc., véase, por ejemplo, los géneros *Discothyrea* o *Pröceratium*); mien-

tras que en las *Formicinae* y especialmente en las dominantes, es decir, frecuentes y numéricamente abundantes, la especialización nunca llega hasta el extremo. Este fenómeno tiene muchas analogías en otros grupos del reino animal y significa que la evolución no se limita a la evolución estructural, morfológica, sino que representa algo más amplio y complejo.

El siguiente cuadro debe completar el panorama. El numerador de cada quebrado representa la cantidad de géneros comunes con la fauna de Sud América, y el denominador la cantidad total de géneros de la fauna respectiva. En ambos casos son números absolutos.

Subfamilias	USA	Sud Africa	India	Borneo
<i>Cerapachyinae</i>	1/2	0/3	0/2	0/3
<i>Dorylinae</i>	3/3	0/2	0/2	0/2
<i>Pseudomyrmicinae</i>	1/1	0/1	0/1	0/1
<i>Dolichoderinae</i>	5/7	1/4	2/7	3/4

Observación: Las cifras referentes a *Dolichoderinae* no son representativas, porque su taxonomía se basa principalmente en las estructuras de la casta obrera, lo que no permite interpretar los hechos correctamente.

Este cuadro indica que al nivel genérico la fauna de Sud América (*Cerapachyinae*, *Dorylinae*, *Pseudomyrmicinae*) no tiene ninguna afinidad con las de Sud Africa, India y Borneo.

En lo que al desarrollo de los rasgos individuales se refiere, debe destacarse en primer término el alto grado que alcanza el endemismo. Casi un 70 % de todos los géneros de la fauna sudamericana son endémicos del continente o autóctonos que han logrado penetrar en la región neártica. El endemismo formal no tiene mucha importancia porque precisamente los elementos más adaptables llegan a la dominancia y ensanchan sus áreas con mayor facilidad. Ninguna otra región zoogeográfica de primer orden tiene tan alto nivel de endemismo, tanto por los efectos del aislamiento como por la intensidad de la evolución en el centro tropical sudamericano.

Por efecto de estos dos factores, las hormigas podadoras y cultivadoras de hongos, que pertenecen todas a una sola tribu, *Attini*,

y son originarias de Sud América, representan uno de los rasgos destacados de nuestra fauna que no tiene paralelo en otras partes del mundo. Estas hormigas practican cultivos puros de hongos, manteniéndolos en estado vegetativo y la forma de vida que representan, es tan complicada que es muy poco probable su aparición en otra área en forma independiente y a partir de raíces filéticas distintas. Es un hecho biológico que al darse una vez, por excepcional coincidencia de circunstancias, no se repitió nuevamente.

El desarrollo de las hormigas arborícolas es otro rasgo distintivo más, aunque en este caso el fenómeno tiene su paralelo en el área paleotropical, donde la misma forma de vida ha surgido independientemente a partir de raíces filéticas distintas. Se las encuentra en las subfamilias *Myrmicinae* y *Dolichoderinae* en Sud América y *Myrmicinae* y *Formicinae* en el Viejo Mundo. El nivel de perfección de esta forma de vida es más o menos similar en ambas áreas aisladas una de otra, aunque la comparación exacta resulta difícil por diferencias de carácter cualitativo (*Azteca* en Sud América, *Oecophylla* en el Viejo Mundo — *Dolichoderinae* el primero, *Formicinae* el último).

En cambio, las hormigas cazadoras de la zona árida, así como las hormigas granívoras, que se desarrollaron a partir de raíces filéticas autóctonas y en más de una oportunidad, no pueden competir en grado de perfección con sus equivalentes del Viejo Mundo. *Dorymyrmex* (*Dolichoderinae*) es inferior en comparación con el género *Cataglyphis* (*Formicinae*), mientras que las hormigas granívoras (*Pogonomyrmex*, *Pheidole* grupo *spininodis*, algunas *Solenopsis*) no llegan a un nivel comparable con el género *Messor* en el Mediterráneo. La posición que el género *Messor* ocupa en el paisaje del Mediterráneo corresponde a la de los géneros *Acromyrmex* y *Atta* en el paisaje de Sud América. Estas últimas no son, sin embargo, hormigas granívoras, sino cultivadoras de hongos, es decir, representantes de otra forma de vida, con ciertos rasgos de similitud en lo que al aspecto general de sus colonias y al grado de dominancia se refiere.

Las hormigas que viven criando y explotando pulgones y cochinillas se encuentran en todas partes del mundo. Sin embargo las relaciones simbióticas entre insectos tan distantes en el sistema, alcanzan un alto nivel de perfección en el caso del género *Rhi-*

zomyrma, pequeñas hormigas de la subfamilia *Formicinae* que viven junto con las cochinillas radicales y son sustancialmente hipógeas.

Las hormigas parásitas sociales, que no tienen obreras propias, se encuentran en varias partes del mundo, y en cada caso pertenecen a grupos autóctonos. Así por ejemplo, en Sud América las parásitas sociales pertenecen a las tribus *Pheidolini* (*Eriopheidole*, *Gallardomyrma*, *Bruchomyrma*), *Solenopsidini* (*Labouchena*, *Paranamyrma*) y *Attini* (*Pseudoatta*), mientras que en el hemisferio boreal son especies de otras tribus (*Doronomyrmex*, *Teleutomyrmex*, etc.). Cada región zoogeográfica de primer orden tiene parásitas sociales autóctonas (véase al respecto la discusión de W. L. Brown sobre *Tetramorium* y *Anergates*, su parásita social; 1957, *Breviora* Mus. Comp. Zool. Harvard, 72 : 1-8).

Cuantitativamente (cantidad de especies y otras unidades sistemáticas) la fauna de América del Sur es una de las más ricas y puede ser la más rica en el mundo. La cantidad de especies llega a su máximo en la zona tropical, a poca altura sobre el nivel del mar, en las llanuras bajas o en el área ondulada del escudo brasileño (esto es todavía una cuestión a resolver), disminuyendo progresivamente hacia el sur y hacia arriba en la montaña.

El Dr. W. W. Kempf encontró solamente en los alrededores de Agudos (S. Paulo, Brasil), unas 260 especies de hormigas distribuidas entre 68 géneros. La fauna de la provincia de Tucumán tiene unas 170-180 especies, la del oeste de la Patagonia unas 20 y la de la Patagonia solamente dos.

En el noroeste de la Argentina, la zona altitudinal entre 400 y 2.000 metros sobre el nivel del mar, tiene unas 216 especies, entre 2.000 y 3.000 metros unas 43 especies y las alturas superiores a 3.000 metros tan sólo 13 especies (Kusnezov 1957).

Cualitativamente (representación de varias subfamilias en la composición del conjunto faunístico global) la fauna de Sud América se caracteriza por el desarrollo más acentuado que en otras partes de la subfamilia *Myrmicinae*, por el papel considerable de las *Dolichoderinae* y el relativamente modesto de las *Formicinae*, mientras que en los países paleotropicales y especialmente en Indomalasia el papel de las *Formicinae* aumenta y el de las *Myrmicinae* disminuye.

El siguiente cuadro ofrece el panorama de la participación de las cuatro subfamilias más grandes en la composición de algunos conjuntos faunísticos (cantidades de géneros en % del total).

	Sud América	USA	Sud África	India	Borneo
<i>Ponerinae</i>	20	16	30	30	23
<i>Myrmicinae</i>	56	52	42	37	40
<i>Dolichoderinae</i>	10	10	7	9	7
<i>Formicinae</i>	7	12	12	18	21

GRANDES UNIDADES ECOLÓGICAS

En Sud América podemos distinguir por lo menos tres unidades territoriales de condiciones ecológicas sustancialmente distintas, a saber: *primero*, una región que ocupa una enorme extensión en el este del continente (Brasil y países colindantes) y se caracteriza en general por la vegetación de tipo mesófilo; *segundo*, la zona árida que atraviesa el continente casi en la dirección de los meridianos, desde las mesetas de la Patagonia oriental hasta la costa pacífica del Perú pasando por el Altiplano del noroeste de Argentina y Bolivia y, *tercero*, la zona húmeda con vegetación mesófila dominante que se extiende a lo largo de la costa del Pacífico en la parte extratropical del continente abarcando la Cordillera Austral del sur de Chile y oeste de la Patagonia.

La zonalidad geográfica que tiene carácter más bien latitudinal en Eurasia, se torna casi longitudinal en Sud América por la interacción de varios factores, entre los cuales tienen importancia destacada los factores geomorfológicos y particularmente la Cordillera de los Andes, la circulación atmosférica general y sus modificaciones regionales y temporarias, así como las corrientes marinas, sobre todo la de Humboldt a lo largo de la costa del Pacífico. Tenemos una combinación singular de factores ambientales, que no se repite en otras partes del mundo.

Cada una de las tres regiones mencionadas se caracteriza por cierta continuidad en las condiciones ambientales y por el carácter progresivo de sus cambios. Existe una amplia zona de transición entre la selva por un lado y el desierto por el otro, este último acentuado sobre todo en el interior de Argentina (Mendoza, San

Juan, La Rioja), así como en el norte de Chile y sobre la costa de Perú. Todo el Chaco representa una zona de transición, acentuándose los rasgos de aridez hacia el oeste hasta llegar al pie de la montaña, donde el panorama cambia bastante bruscamente. El efecto de las montañas sobre las corrientes aéreas que traen agua, crea condiciones favorables para el desarrollo de la selva mesófila, que llega al sur hasta la provincia de Tucumán y forma una franja sobre las laderas exteriores de la montaña, y se prolonga hacia el norte, en las Yungas de Bolivia y la "Montaña" de Perú.

La región de "Caatinga" en el noreste de Brasil es una zona semiárida enclavada dentro de la región relativamente húmeda y hasta muy húmeda y tiene una extensión mucho menor que la mencionada más arriba, lo que naturalmente debe tener su repercusión en la composición de la fauna.

De acuerdo con la exposición anterior podemos decir que la fauna de la Caatinga es muy pobre en especies y carece de los elementos específicos y característicos de la zona árida. La fauna de esta zona árida es mucho más pobre que la de la selva y sin embargo tiene un carácter muy particular, tanto por su composición sistemática, como por la abundancia cuantitativa de hormigas y por el desarrollo de formas de vida adaptadas a las condiciones del desierto, como son las *hormigas cazadoras*, que deben correr a gran velocidad para poder agarrar su presa, *hormigas granívoras*, y hasta las *hormigas cultivadoras de hongos*, algunas de las cuales han logrado adaptarse al ambiente del desierto y cultivar hongos, que son organismos mesófilos, en el medio general árido, creando un microambiente favorable para el cultivo.

Todo esto indica que la fauna del desierto es, geológicamente hablando, muy antigua en Sud América y plantea el problema del origen de esta fauna y de sus relaciones con las faunas de los desiertos en otras partes del mundo.

El mismo hecho de que la fauna del desierto está mucho menos diferenciada que la de la selva, sugiere la posibilidad de que el ambiente árido sea un ambiente secundario para las hormigas y que en consecuencia su fauna se componga de formas cuyas raíces filéticas más antiguas se han originado en un ambiente húmedo, por lo general más favorable para la vida, sin excesos que limiten

las posibilidades de supervivencia y exijan adaptaciones de tipo particular. Podemos prever que la fauna del desierto se originó por invasión de grupos propios de un ambiente húmedo cuyos representantes se han adaptado, por vía evolutiva, a las condiciones de la vida en el desierto a través del tiempo. Más adelante trataremos de averiguar lo que dicen los hechos reales al respecto. Podemos prever además que no se ha tratado de la invasión simultánea de varios grupos, sino que cada uno de ellos ha actuado en forma individual y que la "conquista del desierto", con antecedentes en el pasado, está en marcha actualmente. Precisamente en este sentido el territorio de Argentina nos ofrece datos de valor innegable.

La fauna de la selva tropical y subtropical y sus relaciones con las de ambientes ecológicos colindantes, entre ellos la sabana y la pampa (usamos esta última palabra para designar los paisajes con vegetación herbácea típicos de la provincia de Buenos Aires y Uruguay), nos plantea otra serie de problemas.

En la selva la humedad y la temperatura son por lo general favorables para la vida de las hormigas, no hay sequía, por lo menos en forma bien acusada, ni tampoco frío; por lo tanto las hormigas pueden hacer vida activa durante todo el año y no necesitan adaptarse a los excesos ambientales. Esta situación crea, como consecuencia, tanto la posibilidad de supervivencia como relictos para los elementos antiguos y poco evolucionados, como la de evolucionar con una velocidad mayor que en las áreas áridas, templadas y frías. Esto último naturalmente puede realizarse o no en los distintos casos, según las predisposiciones intrínsecas de cada linaje. En otras palabras, el ambiente de la selva puede servir, tanto de refugio para los elementos antiguos, estancados en su desarrollo evolutivo, como de escenario para la vida de los elementos faunísticos más modernos.

La estratificación altitudinal de la selva, con varios pisos entre el suelo y las copas de los árboles más altos, crea una gran cantidad de microambientes, de nichos ecológicos elementales dentro de la exuberante superestructura vegetal que se desarrolla sobre un substrato pobre en sustancias alimenticias. Estos microambientes son ocupados por varias especies de hormigas, algunas sólo son *arbóricolas* facultativas, otras viven sobre los árboles en forma obli-

gada. Las relaciones entre las especies vegetales y las hormigas pueden tener en casos particulares carácter específico, es decir, que a una especie vegetal corresponde una determinada especie de hormigas. Una de las finalidades de este trabajo es aclarar la situación de las hormigas arborícolas dentro del conjunto faunístico global, así como su posición sistemática y sus relaciones de parentesco con las hormigas terrícolas, epigeas, es decir, con aquellas cuyas obreras están en contacto con la superficie terrestre y finalmente las relaciones entre las hormigas arborícolas y las especies vegetales que les dan albergue.

Cabe destacar que las hormigas arborícolas abundantes y bien diferenciadas constituyen uno de los rasgos sustanciales de la fauna de la selva tropical sudamericana, donde este carácter se ha desarrollado en forma más acentuada que en otras partes del mundo. No obstante es un rasgo que se presenta, por lo general en todas partes. En los trópicos del Viejo Mundo entre las hormigas arborícolas figuran los representantes de una forma de vida especializada, que construye sus nidos en las copas de los árboles, uniendo sus hojas con el hilo producido por la solidificación de las secreciones de las glándulas que poseen sus larvas. Normalmente las secreciones de tales glándulas sirven en otras hormigas para hacer capullos y las glándulas mismas maduran cuando la larva ya está cerca del momento de su transformación en ninfa. En estas hormigas, que pertenecen al género *Oecophylla* y forman una tribu separada, las ninfas carecen de capullos y las glándulas maduran y pueden funcionar ya en las larvas jóvenes, circunstancia que es aprovechada por las obreras adultas de la misma especie para construir los nidos. Tenemos, entonces, una forma de vida muy especializada y estadísticamente poco probable, que se ha realizado solamente en el Viejo Mundo, así como las hormigas cultivadoras de hongos se han desarrollado solamente en América.

En Sud América, las hormigas de varios grupos sistemáticos se han adaptado a la vida arborícola y sin embargo ninguna especie logró elaborar algo parecido al modo de vida del género *Oecophylla* del Viejo Mundo, así como las hormigas cultivadoras de hongos no tienen paralelo en el Viejo Mundo. Las formas de vida demasiado complicadas, que pueden originarse sólo por una excepcional coincidencia de circunstancias favorables, difícilmente pueden aparecer en forma independiente en varias partes del mundo.

La zona húmeda extratropical del oeste de la Patagonia y sur de Chile tiene sus problemas específicos. Estos se refieren a sus relaciones con la vecina fauna del desierto, con la de la selva, de la que está separada por la zona árida y con las faunas de Australia y Nueva Zelandia. Otro problema reside en la intensidad de la evolución que debe verse limitada por las adversidades ambientales, la escasa extensión del área y por la baja densidad de la población de las hormigas. Esta zona húmeda extratropical constituye para los elementos faunísticos que no se adaptan a la vida en un ambiente árido, algo parecido a una isla encerrada entre la costa del Pacífico y los desiertos que la separan del resto del continente.

La composición de la flora y de la fauna, así como la estructura de las comunidades vegetales y animales sugieren que esta zona es de gran antigüedad como área húmeda aislada del resto del continente. Por otra parte, cierta similitud con la flora y la fauna del otro lado del Pacífico dieron origen a especulaciones referentes a hipotéticas conexiones intercontinentales mediante puentes ulteriormente hundidos o a través de la Antártida.

COMPOSICION GENERAL DE LA FAUNA DE LAS HORMIGAS DE SUD AMERICA

El panorama faunístico general de Sud América, que ofrecemos en adelante, es necesariamente incompleto e inexacto. Incompleto porque muchas de las especies son raras, otras viven escondidas y es difícil encontrarlas, e inexacto, ya que la interpretación taxonómica tropieza con muchas dificultades, que residen tanto en la calidad y cantidad del material de estudio disponible, como en la falta de criterios unánimemente aceptados y la existencia de enfoques personales, motivados o no, de cada uno de los investigadores. Hace pocos años Th. Borgmeier, estudiando el material coleccionado por el Sr. F. Plaumann en Nueva Teutonia, Brasil, mediante embudos Berlese, pudo incorporar a la fauna de nuestro continente los siguientes géneros, hasta ahora desconocidos como componentes de la fauna sudamericana: *Cerapachys* con la especie nueva *C. splendens* Borgm., y *Lachnomyrmex* con la especie también nueva *L. plaumanni* Borgm.

El uso del embudo de Berlese en otras partes del continente podría aumentar sustancialmente nuestros conocimientos con respecto a la composición de la fauna.

Hay grupos críticos cuya interpretación está en discusión.

En su revisión de la tribu *Ectatommini* W. L. Brown (1958, Bul., Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 118 (5) : 175-362) reúne varios géneros en uno solo, *Gnamptogenys*, de modo que los géneros neotropicales *Alfaria*, *Opisthoscyphus*, *Spaniopone*, *Holcoponera*, *Emeryella*, *Parectatomma* pasan a la sinonimia, por lo menos según el criterio de este autor. Sus motivos para tal unión (la existencia de formas de transición) no son muy convincentes, de modo que la cuestión queda pendiente. El mismo autor dos años antes (W. L. Brown, 1956, Insectes Sociaux, 3 (4) : 489-497) consideraba lo que figura en el trabajo del año 1958 bajo el nombre *Gnamptogenys relictus* Mann, como *Holcoponera relictus* W. W. Kempf (1958) acepta el género *Wadeura* descrito por N. A. Weber en 1939 y posteriormente sinonimizado por W. L. Brown con *Centromyrmex*. Los límites entre géneros y subgéneros no son universalmente aceptados. Th. Borgmeier en su última monografía de las *Dorylinae* neotropicales distingue seis géneros distintos, cuatro de los cuales (*Eciton*, *Labidus*, *Nomamyrmex* y *Neivamyrmex*) este mismo autor interpretaba antes, sólo como subgéneros del género *Eciton*, sin dar motivos convincentes en favor de una u otra interpretación. El enfoque tipológico, compatible con la sistemática basada en las estructuras morfológicas, no es compatible con el enfoque filogenético, especialmente cuando se trata de hormigas, cuya sistemática se basa en primer término en la morfología de las obreras, mientras las formas sexuales y sobre todo los machos, son menos conocidos. La dificultad aumenta más aún por el dimorfismo sexual bien acentuado y por la evolución aparentemente independiente de las estructuras masculinas y femeninas (Kusnezov, 1956), lo que se justifica por la distinta importancia que tienen los factores de selección con respecto a las obreras y hembras por un lado y los machos por otro.

No intentamos proponer algo concreto para la sistemática de las hormigas; sugerimos solamente que el planteo y la solución de los problemas biológicos sería muy favorecido por una clasificación objetiva, aunque artificial, vamos a decir, puramente tipológica, y

por una nomenclatura estable. Hay que tener en cuenta que la clasificación no es un fin de por sí, sino un medio para tener puntos de referencia en la corriente evolutiva de la vida y poder usar los mismos términos para designar las mismas cosas.

Felizmente la situación general no es tan grave como puede parecer por lo mencionado anteriormente. En la mayoría de los casos existen, por lo menos al nivel genérico, divisiones bien claras e inconfundibles. Tal es el caso de los elementos dominantes (es decir, frecuentes y cuantitativamente abundantes) como son los géneros *Pheidole*, *Solenopsis* y las tribus *Attini* y *Cephalotini* dentro de la subfamilia *Myrmicinae*, el género *Camponotus* en la subfamilia *Formicinae* y el género *Pseudomyrmex*; en total 22 géneros con casi el 50 % de todas las especies conocidas de la fauna de Sud América.

Aunque la sistemática en su estado actual adolece de muchos defectos, que en gran parte dependen de la falta de organización y de la insuficiencia del material disponible para el estudio, ya se puede tener un panorama aproximado.

COMPOSICION DE LA FAUNA

La familia *Formicidae*, que reúne todas las hormigas, se compone de 9 subfamilias, de las cuales solamente dos, *Leptanillinae* (paleotropical hasta el Mediterráneo) y *Myrmeciinae* (Australia) no están representadas en Sud América. La fauna sudamericana se compone de la siguiente forma:

Subfamilia **Cerapachyinae**

Las hormigas de esta subfamilia se caracterizan por la presencia de varias estructuras morfológicas particulares, y también, en algunos casos, por su modo de vida especializado, como cazadoras de termitas. Se encuentran, sin ser frecuentes, en las zonas tropicales del Nuevo y Viejo Mundo, y según parece, son más abundantes en Australia.

Los géneros de la fauna sudamericana son: *Acanthostichus* Mayr 1887; *Cylindromyrmex* Mayr 1870; *Cerapachys* F. Smith 1857; *Sphinctomyrmex* Mayr 1866.

Subfamilia **Ponerinae**

Se la considera comúnmente como una de las más primitivas dentro de la familia *Formicidae*, lo que puede ser aceptado solamente en parte, son primitivas en el sentido biosocial, forman colonias poco populosas y se caracterizan por la solidaridad relativamente escasa entre los componentes de una colonia. El primitivismo morfológico se caracteriza entre otras cosas por el desarrollo de aguijón, reminiscencia de su descendencia de los *Hymenoptera aculeata* primitivos.

En cambio algunos otros caracteres morfológicos tienen carácter secundario (fusión de los tergitos y esternitos en los dos primeros segmentos abdominales, reducción de los palpos, etc., de modo que no hay posibilidad de considerar a esta subfamilia como ancestral con respecto a las subfamilias "superiores".

Las *Ponerinae* son hormigas mesófilas, muy pocas especies viven en el ambiente semiárido y ninguna en el desierto.

Las *Ponerinae* son más comunes en los ambientes cálidos y húmedos y tienen poca importancia en las zonas templadas. En Sud América están representadas por unas 200 especies o poco más, distribuidas entre los siguientes géneros:

Tribu **PLATYTHYREINI** (politropical)

Platythyrea Roger 1863; *Probolomyrmex* Mayr 1901.

Tribu **TYPHLOMYRMICINI** (neotropical)

Typhlomyrmex Mayr 1862, pequeñas hormigas hipógeas de la zona tropical y subtropical.

Tribu **THAUMATOMYRMICINI** (neotropical)

Thaumatomyrmex Mayr 1887, zona tropical, raro.

Tribu ECTATOMMINI

La composición es según la última revisión de W. L. Brown (1958) aunque en esta interpretación el grupo parece bastante heterogéneo; el grupo como tal es politropical.

Paraponera F. Smith 1858, una sola especie de tamaño grande que vive en la zona de la selva tropical mesófila.

Acanthoponera Mayr 1862, género americano con cinco especies distribuidas desde Argentina hasta México, todas son especies mesófilas y según Brown, nocturnas.

Heteroponera Mayr 1887, el género tiene 13 especies, de las cuales 8 viven en América (entre ellas una en Chile), tres en Australia y una en Nueva Zelanda. Está emparentado con *Acanthoponera* y se diferencia de este último por ciertas estructuras secundarias, lo que no significa que se trate de un derivado filético de *Acanthoponera*. La discontinuidad del área sugiere que el género es antiguo y de evolución lenta.

Ectatomma F. Smith 1858, género americano con 12 especies en su mayoría mesófilas. Solamente una especie, *Ectatomma quadridens* F., manifiesta gran amplitud ecológica; se encuentra como dominante tanto en los claros de la selva del Paraguay, a menudo subiendo a las plantas, como en el monte del Chaco donde se porta como una especie cazadora terrícola, que suspende sus actividades solamente en las horas más calurosas del día.

Observación: La indicación de Brown (*l. c.*, p. 207, 1958) de que "some species (*quadridens*, *ruidum*) are more usually encountered in forested areas, while others may occur in more open, even in arid areas (*opaciventre*)" no es correcta. En Argentina y Paraguay observamos lo contrario: *opaciventre* es una especie mesófila, mientras que *quadridens* es ecológicamente polivalente y una de las especies frecuentes del Chaco; hemos observado esta última especie también en el extremo nordeste de Bolivia, en Guayaramerín, ya en la cuenca del Amazonas.

Gnamptogenys Roger 1863, es un género politropical con unas 38 especies en Sud América (Brown, 1958) y evidentemente heterogéneo por la inclusión de tres géneros sudamericanos más, a saber:

Holcaponera Mayr, *Alfaria* Emery 1896, *Spaniopone* Wheeler & Mann 1914, que han sido reconocidos como géneros por varios autores.

Observación: Según Brown, *Gnamptogenys* representa un grupo "superior" en comparación con *Ectatomma* que es considerado filéticamente "inferior", como ocurre con *Heteroponera* en relación con *Acanthoponera*. En ambos casos los géneros "inferiores" son exclusivamente americanos, mientras que los "superiores" tienen áreas discontinuas, más amplias, lo que de por sí provoca dudas con respecto al acierto de la interpretación de este autor, aunque ésta no puede ser negada como posibilidad.

Sin embargo, es conveniente insistir en la necesidad de revisar el grupo una vez más antes de sacar conclusiones de carácter más general].

Tribu AMBLYOPONINI (politropical)

Amblyopone Erichson 1841, *Prionopelta* Mayr 1866, *Paraprionopelta* Kusnezov 1955.

Esta tribu debe ser revisada de nuevo, porque la sistemática basada en la morfología de sus obreras no coincide con los datos suministrados por los machos, que manifiestan cierta gradación evolutiva no perceptible en las obreras, que conservan un mismo tipo de organización. Puede suponerse que el macho descrito como *Paraprionopelta minima* Kusnezov está relacionado con la obrera descrita como *Amblyopone degenerata* Borgmeier (1957, p. 111).

Estas hormigas son mesófilas y viven en detritos vegetales (*Amblyopone*) o son hipógeas (*Prionopelta*).

Tribu PROCERATIINI (politropical)

Discothyrea Roger 1863, es un género politropical, bastante raro; Brown (1858) lo coloca en la tribu *Ectatommini*, lo que no parece justificado. De sus 26 especies, todas muy pequeñas, 8 viven en América (una especie de USA), 6 en Africa, 6 en Australia, 4 en Indonesia, 1 en Formosa y 1 en Nueva Zelandia. Su área es, entonces discontinua. Morfológicamente el género se caracteriza por su evolución muy avanzada.

Tribu PONERINI

(Casi cosmopolita, excepto en regiones frías).

Ponera Latr. 1802, es un género mesófilo, terrícola, ampliamente difundido en las zonas cálidas y templadas, aunque no es abundante en estas últimas. En Sud América existen unas 20 especies nominales.

Wadeura Weber 1939, Sud América y América Central, es raro.

Euponera Förel 1891, grupo aparentemente heterogéneo, que debe ser revisado, politropical.

Centromyrmex Mayr 1866, es un género sudamericano con unas 5 especies, cuya biología es poco conocida.

Belonopelta Mayr 1870, en la parte tropical de Sud América, es raro.

Simopelta Mann 1922, en la parte tropical de Sud América, es raro.

Termitopone Wheeler 1936, género mesófilo de las zonas tropical y subtropical de Sud América con unas 3 especies.

Pachycondyla F. Smith 1858, género politropical con 8 especies nominales en Sud América, algunas de tamaño bastante grande, que forman colonias poco populosas en el suelo, bajo piedras y troncos caídos, en lugares relativamente húmedos y llegan a ser dominantes en los ambientes con vegetación de selva.

Neoponera Eméry 1901, género emparentado con *Pachycondyla*, pero de área exclusivamente americana. Se compone de unas 22 especies de tamaño mediano hasta grande, en su mayoría terrícolas y otras por lo menos facultativamente arborícolas (excepción dentro de la subfamilia *Ponerinae*) y es más abundante en la zona tropical, aunque algunas de sus especies suelen encontrarse en ambientes con vegetación mesófila también en las regiones subtropicales.

Observación: Los caracteres diferenciales de *Neoponera* son de carácter secundario, de modo que este género puede ser considerado como más moderno que *Pachycondyla*, lo que a su vez puede

correlacionarse con su área menos extensa y con una mayor diferenciación específica en Sud América.

Dinoponera Roger 1861, es un género exclusivamente americano que vive en el suelo de la selva tropical y subtropical y llega a ser uno de los elementos dominantes. Las hormigas son de tamaño grande (hasta 2,5 cm), de las más grandes del mundo (dos especies estrechamente emparentadas).

Tribu ODONTOMACHINI

Politropical hasta las zonas templadas.

Odontomachus Latr. 1802, género mesófilo, con la misma área que la tribu y con unas 5 especies en Sud América, una de las cuales (*Odontomachus haematodes* L.) tiene distribución muy amplia, formó razas regionales y puede ser transportada, junto con la madera, a larga distancia.

Anochetus Mayr 1861, es un género también mesófilo, poco distante de *Odontomachus* (de tamaño siempre menor), con unas 8 especies sudamericanas.

Tribu LEPTOGENYINI (politropical)

Leptogenys Roger 1861, género mesófilo, biológicamente relacionado con el suelo y la madera (nidos en y debajo de la madera), con unas 22 especies en la parte tropical del continente, hasta el norte de la Argentina.

Subfamilia Dorylinae

A esta subfamilia pertenecen las hormigas *legionarias*, que migran en columnas, a veces muy densas y en muchos casos (aunque no en todos) no construyen nidos permanentes. En Sud América son abundantes en el área intertropical y no son frecuentes en la zona austral extratropical. La subfamilia tiene distribución politropical y los géneros americanos forman un grupo aparte, distinto de los géneros del Viejo Mundo.

Los géneros de la fauna sudamericana son: *Eciton* Latr. 1802,

con 12 especies, según la última y fundamental revisión de Th. Borgmeier; *Labidus* Jurine 1807, con 5 especies; *Nomamyrmex* Borgmeier 1936, con 2 especies; *Neivamyrmex* Borgmeier 1940, con 72 especies; *Cheliomyrmex* Mayr 1870, con 4 especies raras; *Leptanilloides* Mann 1923, con 1 especie rara cuya posición sistemática no está clara.

Los géneros *Eciton*, *Labidus*, *Nomamyrmex* y *Neivamyrmex* están estrechamente emparentados y se los consideraba tan sólo como subgéneros de *Eciton* antes de la última monografía de Borgmeier (1955). Cualquiera sea su estado formal, su afinidad es indudable. Biológicamente los cuatro representan una misma forma especializada de vida (hormigas carnívoras legionarias) y pueden llegar a ser dominantes, o por lo menos subdominantes (por su frecuencia y abundancia) dentro de su área respectiva.

En base a la monografía de Borgmeier sus áreas pueden definirse de la siguiente forma:

1) *Eciton*, zona tropical cálida, desde México hasta el norte de la Argentina.

2) *Labidus*, desde el sur de Texas y Louisiana hasta el norte de la Argentina (se han encontrado obreras en las provincias de Misiones, Chaco, Formosa, Salta, Jujuy y Santa Fe, y los machos, que son buenos voladores, en Santiago del Estero y Buenos Aires).

3) *Nomamyrmex*, desde Texas hasta Formosa, en el extremo norte de Argentina.

4) *Neivamyrmex*, del paralelo 42° N, en USA [Iowa, Illinois, Nebraska (Borgmeier, 1955, p. 285)] hasta aproximadamente el paralelo 45° S en Argentina. Se encontraron machos en Mendoza, Chubut, Comodoro Rivadavia y Santiago de Chile.

5) *Cheliomyrmex*, hormigas hipógeas encontradas desde México y Honduras hasta Brasil.

6) *Leptanilloides*, sólo se conoce la serie típica procedente de Tumupasa, Bolivia.

Subfamilia **Pseudomyrmicinae**

Es una subfamilia politropical con un solo género americano.

Pseudomyrmex Lund (1831), endémico de América y seguramente originario de la parte tropical de Sud América, donde son conocidas casi 80 especies nominales. Son arborícolas casi en su totalidad, con excepción de una o dos especies (en último caso estrechamente emparentadas), que presentan caracteres secundarios, lo que indica el pasaje de la vida sobre los árboles (anidan en cavidades naturales o artificiales de las plantas) a la vida en el suelo. La especie terrícola *Pseudomyrmex denticollis* es muy común en todo el Chaco y llega, hacia el sur, hasta Córdoba y La Rioja.

Las formas arborícolas también pueden invadir la zona árida, siempre y cuando haya árboles o por lo menos arbustos. Una de ellas, *Pseudomyrmex muticus* Mayr fue encontrada hasta en la parte muy seca de la provincia de La Rioja (Patquía).

Subfamilia **Myrmicinae**

La subfamilia *Myrmicinae* es la más grande de todas las subfamilias de hormigas, tiene mayor número de géneros y especies que cualquier otra y su distribución geográfica es casi cosmopolita. Sus representantes se encuentran aún al norte del círculo polar, en el hemisferio boreal (por ejemplo, en Noruega, según los datos de Holgersen, o en Alaska, según Wheeler) y llegan hasta el límite altitudinal en varios continentes, junto con los representantes de la subfamilia *Formicinae* (según los datos reunidos por Weber y otros).

Esta subfamilia es una de las dominantes en la fauna actual, sobre todo en Sud América y se caracteriza por la gran adaptabilidad de sus representantes a varios tipos de medio ambiente y por el desarrollo de formas especializadas de vida, tales como las hormigas cazadoras, que persiguen su presa corriendo a gran velocidad sobre el suelo; las granívoras, que juntan semillas para alimentarse; las arborícolas (géneros y hasta tribus enteras pueden ser arborícolas); las simbióticas, que viven en colonias mixtas con otras especies; las cultivadoras de hongos (fenómeno exclusivamente americano), y finalmente las parásitas sociales, sin obreras propias.

La subdivisión de la subfamilia por encima del nivel genérico es en parte artificial y confusa; necesita una revisión, como lo anotamos más adelante al mencionar los grupos correspondientes.

Tribu MYRMICINI

Los géneros representados en Sud América son los siguientes:

Hylomyrma Forel 1912, con unas 3 especies en la zona tropical y en parte extratropical (Misiones); según se supone, está relacionado con los dos géneros siguientes en calidad de eslabón menos evolucionado de la misma cadena evolutiva.

Ephebomyrma Wheeler 1902, con 7 especies en Sud América, representado además en América Central, sur de USA y en las islas del Caribe. Las 7 especies se distribuyen en dos grupos con áreas separadas: uno de 3 especies en el oeste de la Patagonia y sur de Chile, y otro con un área más extensa en el este del continente, desde la provincia de Buenos Aires, a través de América Central hasta el sur de USA. Anidan en el suelo y son granívoras, de especialización poco acusada.

Phalacromyrma fugax, fue descrito como nuevo por W. W. Kempf 1960, en base a tres obreras encontradas en Ibiceré, Santa Catarina, Brasil. Son pequeñas hormigas terrícolas de parentesco dudoso. Kempf destaca su similitud superficial con *Dacetini* y sin embargo no lo incluye dentro de esta tribu. La descripción y los dibujos sugieren la posibilidad de correlacionarlo con *Solenopsidini*, sin poder demostrar esta idea. Las formas sexuales y las larvas son desconocidas.

Pogonomyrma Mayr 1868, con unas 20 especies reconocidas en Sud América, tiene dos áreas separadas, una en la parte extratropical del continente, con su prolongación hacia el ecuador en el Altiplano de Bolivia, y la otra en el suroeste de USA y en las regiones colindantes de México. Las especies y hasta los grupos de especies son en cada caso distintos, lo que significa que en ambas áreas el género evolucionó en forma independiente a partir de raíces filéticas desconocidas, originarias muy probablemente de la zona de las sabanas tropicales. La mayoría de las especies son propias de la zona árida, aunque algunas (*cunicularius*, especies

del grupo *coarctatus*) se encuentran en la pampa húmeda de la provincia de Buenos Aires, Litoral y Uruguay.

Todas las especies son granívoras (*Pogonomyrmex cunicularius* facultativamente también carnívora) y biológicamente presentan cierta analogía con el género *Messor* del Mediterráneo (la única hormiga mencionada en la Biblia, proverbios de Salomón), aunque el nivel de especialización de nuestras especies es inferior al de este último (Kusnezov, 1951).

En la parte ecuatorial del continente las especies de *Pogonomyrmex* son pocas y raras, se las encuentra esporádicamente en los lugares menos húmedos. Un subgénero endémico (*Forelomyrmex*) fue encontrado en Colombia y puede ser interpretado como una de las formas "experimentales", que no ha tenido mucho éxito y por eso es rara.

Rogeria Emery 1894, es un género raro, poco conocido y sin afinidades claras, puesto provisoriamente en la tribu *Myrmicini*.

Leptothorax Mayr 1855, es otro género cuya posición sistemática no es segura. El grupo alcanza su mayor desarrollo en el hemisferio boreal, en la zona templada y es posible que las 13-14 especies sudamericanas provengan de una inmigración no muy antigua, aunque hay otros hechos que permiten suponer lo contrario.

Lachnomyrmex Wheeler 1910, es un género también poco conocido, con 4 especies encontradas en Guatemala, Panamá (Barro Colorado), Trinidad y Brasil (Nueva Teutonia, Borgmeier, 1957).

Cardiocondyla Emery 1869, con 1 sola especie en Sud América, probablemente importada del hemisferio boreal. Su posición sistemática es insegura.

Tetramorium Mayr 1855, con 3 especies nominales en Sud América, probablemente importadas. Su posición sistemática es insegura.

Tribu CREMATOGASTERINI

Crematogaster Lund 1831, género ampliamente difundido en los países cálidos y en menor grado en las zonas templadas del mundo. Es inconfundible por sus características morfológicas y forma un grupo bastante homogéneo. En Sud América existen

unas 45-50 especies nominales, en su mayoría arborícolas, más abundantes en la zona tropical, menos en la parte templada. *Crematogaster quadriformis* Rog., especie terrícola frecuente en el norte de Argentina, tiene caracteres morfológicos secundarios, lo que sugiere que en Sud América este género pasó de la vida sobre plantas a la vida en el suelo (analogía con *Pseudomyrmex*, ver más arriba).

Tribu CEPHALOTINI

Este grupo, revisado recientemente por W. W. Kempf, es exclusivamente americano y autóctono de Sud América. Según se sabe, son formas arborícolas en su totalidad, aunque las hormigas pueden bajar al suelo accidentalmente. Es un grupo muy homogéneo, de modo que no es posible establecer cierta jerarquía evolutiva con respecto a los seis géneros componentes, uno de los cuales fue encontrado solamente en Haití (*Hypocryptocerus* Wheeler, 1920).

Los géneros representados en Sud América son: *Procryptocerus* Emery 1887, con 26 especies; *Cephalotes* Latr. 1802, con 3 especies; *Paracryptocerus* Emery 1915, con 53 especies; *Zacryptocerus* Ashmead 1905, con 2 especies; *Eucryptocerus* Kempf 1951, con 4 especies.

De acuerdo con la monografía de Kempf los límites de sus áreas pueden definirse de la siguiente forma:

- 1) *Procryptocerus*, desde el istmo de Tehuantepec hasta el extremo nordeste de Argentina, Misiones.
- 2) *Cephalotes*, desde Honduras hasta el norte de Argentina; muy frecuente en el ambiente de la selva mesófila.
- 3) *Paracryptocerus*, desde Texas y Arizona, en USA, a través de toda la zona tropical, hasta Argentina, donde es frecuente en el norte y llega hasta la desembocadura del Río Negro, Viedma. El área de este género es la más amplia de todas.
- 4) *Zacryptocerus*, desde Venezuela, en el norte, hasta Paraguay y norte de Argentina, Misiones, Formosa, Salta.
- 5) *Eucryptocerus*, desde Amazonas y regiones colindantes de Perú y Bolivia hasta las Guayanas; es el más "tropical" de todos los géneros del grupo.

Las afinidades de *Cephalotini* no están claras; es un grupo aparte, sin vinculaciones de parentesco con cualquier otro más primitivo.

Tribu OCHETOMYRMICINI

Este grupo es también exclusivamente americano, sin relaciones aparentes de parentesco. Reúne pequeñas hormigas terrícolas y comprende tres géneros nominales: *Ochetomyrmex* Mayr, 1877, con 2 especies; *Wasmannia* Forel 1893, con 12 especies; *Blepharidatta* Wheeler 1915, con 1 especie.

Observación: El grupo necesita una revisión, y según parece los nombres *Ochetomyrmex* y *Wasmannia* corresponden al mismo género o, a lo sumo, a dos géneros poco distantes entre sí.

Tribu PHEIDOLINI

Esta tribu tiene distribución casi cosmopolita; está mejor diferenciada en los países cálidos y falta en las regiones frías, como así también en el oeste húmedo de Patagonia, sur de Chile y Nueva Zelanda. En su composición general el grupo no es natural y necesita una revisión. Sin embargo, esto no se refiere a los géneros representados en la fauna de Sud América, que nos ofrecen una secuencia evolutiva determinada, señalando las etapas del desarrollo de la tribu en el continente.

Elasmopheidole Forel 1893, con unas 10 especies, principalmente en la parte extratropical de Sud América, corresponde a la etapa menos evolucionada dentro del grupo y reúne a las hormigas especializadas como *granívoras*, aunque el nivel de especialización no es muy alto.

Pheidole Westwood 1841, con más de 100 especies nominales en Sud América, se halla distribuido en todo el mundo y está representado en nuestro continente por especies en su mayoría autóctonas y endémicas. Algunas especies figuran como dominantes en varios tipos de ambiente ecológico, otras llegan casi hasta el límite altitudinal para las hormigas. Al lado de especies sin especialización biológica acentuada, que viven en ambientes sin períodos fríos ni de sequía, podemos observar dentro del género la

radiación adaptativa manifestada por el desarrollo de formas especializadas de vida, como son las hormigas cazadoras, que corren a gran velocidad persiguiendo sus presas y son más abundantes en la zona semiárida, hormigas granívoras y hormigas arborícolas.

Decapheidole Wheeler 1913, con 1 especie, es exclusivamente sudamericano y su independencia genérica de *Pheidole* no está comprobada.

Eriopheidole Kusnezov 1951, con 1 especie, *E. symbiotica* Kusnezov, es una parásita social, sin obreras propias, que vive a expensas de *Pheidole susannae* Forel.

Gallardomyrma Bruch 1932. De este género sólo se conoce una hembra y se supone que es un parásito social.

Bruchomyrma Santschi 1922, es un parásito social de *Pheidole strobili* Santschi.

Observación: Los tres últimos géneros han sido encontrados hasta ahora solamente en Argentina.

Tribu SOLENOPSIDINI

Esta tribu tiene distribución casi cosmopolita y llega a su mayor diferenciación en Sud América. Por eso nuestro continente puede ser considerado como la principal área de desarrollo de las *Solenopsidini* y puede considerarse su centro de origen, cosa que naturalmente debe ser verificada.

La tribu debe ser revisada, en su composición actual representa evidentemente varios tipos de desarrollo, tal vez linajes paralelos, ha sido constituida en base a ciertos caracteres morfológicos comunes.

Géneros de la fauna sudamericana:

Notomyrma Emery 1915, fue separado como subgénero de *Monomorium* por este autor. Le asignamos valor genérico porque presenta rasgos de cierto primitivismo, en comparación con las especies de *Monomorium* "sensu stricto". *Notomyrma* tiene área discontinua en el hemisferio austral y sus 2 especies son elementos típicos de los bosques australes de Sud América.

Monomorium Mayr 1855, con 4 especies en Sud América, tiene su mayor desarrollo en el Viejo Mundo.

Oxyepoecus Santschi 1926, con 7 especies nominales exclusivamente sudamericanas y por lo general raras.

Megalomyrmex Forel 1884, con unas 15 especies, en su mayoría tropicales, es exclusivamente americano.

Tranopelta Mayr 1866, con 5 especies tropicales.

Carebarella Emery 1915, con 1 sola especie hipógea y por eso difícil de encontrar, exclusivamente sudamericana.

Carebarelloides Borgmeier 1937, con 1 especie, emparentado con el género anterior, exclusivamente sudamericano.

Carebara Westwood, con 5 especies.

Brownidris Kusnezov 1957, con 2 especies encontradas en Argentina y Bolivia.

Oedaleocerus Creighton 1930, con 1 sola especie terrícola muy difundida en Argentina, también en las regiones áridas. Ha sido separado del género *Solenopsis* (Creighton lo consideró como un subgénero de *Solenopsis*) por razones morfológicas (especialmente caracteres del macho).

Solenopsis Westwood 1841, es el género más ampliamente distribuido, sobre todo en las regiones cálidas del mundo. Tiene unas 60 especies en Sud América, en su mayor parte terrícolas y también algunas arborícolas.

Synsolenopsis Forel 1918, con 4 especies conocidas, raras.

Spelaemyrmex Wheeler 1922, con 1 especie encontrada en Trinidad.

Bisolenopsis Kusnezov 1953, con 3 especies raras encontradas hasta ahora solamente en Argentina.

Lilidris Kusnezov 1957, con 1 especie (Tucumán).

Paranamyrmex Kusnezov 1954, con 1 sola especie parásita social de la especie arborícola *Solenopsis clytemnestra* Emery, encontrada hasta ahora solamente en Argentina.

Labauchena Santschi 1930, con 2 especies, parásitos sociales de *Solenopsis saevissima* F. Smith, también encontrado hasta ahora sólo en Argentina.

Allomerus Mayr 1887, es un género aberrante, emparentado con *Solenopsis*.

Tribu PHEIDOLOGETINI

Esta tribu está relacionada con *Solenopsidini* y alcanza su mayor desarrollo en los países tropicales del Viejo Mundo. Puede ser que se trate de un linaje paralelo que arranca de las mismas raíces filéticas.

En Sud América sólo se conocen dos géneros.

Erebomyrma Wheeler 1903, con 2 especies tropicales.

Oligomyrmex Mayr 1867, género politropical, encontrado también en estado fósil en el ámbar báltico, con 4 especies en Sud América, que llevan vida hipógea, son de tamaño pequeño y por eso todavía son poco conocidas.

Tribu ATTINI

Esta tribu reúne a todas las hormigas cultivadoras de hongos y es un grupo exclusivamente americano, originario de Sudamérica y representado también en la fauna de la parte austral de la región neártica.

Se compone de los siguientes géneros:

Paleoattini, grupo relativamente primitivo.

Apterostigma Mayr 1856, con unas 24 especies nominales principalmente de la parte tropical de América del Sur.

Myrmicocrypta F. Smith 1860, con unas 18 especies nominales, también tropicales en su mayoría.

Mycocrepurus 1893, con 6 especies tropicales o subtropicales.

Neoattini, grupo relativamente más evolucionado.

Observación: Las *Paleoattini* son todas mesófilas, forman colonias poco populosas y ninguno de los géneros se aleja mucho de la zona subtropical, mientras que las *Neoattini* pueden formar colonias populosas que hasta llegan a tener gran importancia en el paisaje (*Atta*) y algunos géneros se adaptan a varios tipos de medio ambiente. Se compone de los siguientes géneros:

Mycetophylax Emery 1913, hormigas con obreras pequeñas y monomorfas, forman colonias poco populosas y están bien adaptadas para vivir en el ambiente árido de la zona extratropical del continente, donde son muy frecuentes 3 especies.

Paramycetophylax Kusnezov *in litt.*, género emparentado con el anterior y muy distinto de todos los siguientes, con 1 sola especie en la zona árida de Argentina.

Mycetarotes Emery 1913, con 2 especies bastante raras. (Véase Kempf, 1960).

Cyphomyrmex Mayr 1862, con unas 15 especies de área amplia, se encuentran desde la parte central de Argentina hasta Estados Unidos en el norte.

Mycetosoritis Wheeler 1907, con 3 especies. Está representado tanto en los Estados Unidos como en Argentina.

Sericomyrmex Mayr 1865, con unas 16 especies poco conocidas y exclusivamente tropicales.

Trachymyrmex Forel 1893, con unas 24 especies de amplia área de distribución. Se encuentran desde la parte central de Argentina hasta Estados Unidos en el norte.

Acromyrmex Mayr 1865, con unas 25 especies nominales que requieren una revisión. Es el género de distribución más amplia de todos los de esta tribu, y por su frecuencia y la populosidad de sus colonias llega a ser perjudicial para la agricultura.

Atta Fabr. 1804, es el género más evolucionado de hormigas cortadoras de hojas. Se caracteriza por sus colonias muy populosas, nidos grandes, tamaño mayor que en otros géneros, polimorfismo bien acusado de las obreras relacionado con la división del trabajo, y en consecuencia son más perjudiciales para la agricultura, sobre todo en la zona tropical. Tiene unas 10 especies nominales, cuya área general se extiende desde el sudoeste de Estados Unidos hasta el norte de Argentina (hasta el Delta del río Parana y la provincia de La Rioja).

Observación: Los géneros *Trachymyrmex*, *Acromyrmex* y *Atta* representan etapas consecutivas de un mismo linaje, mientras que

los géneros anteriores son más bien ramificaciones laterales de un tronco filético común desconocido.

Pseudoatta Gallardo 1916, parásito social de *Acromyrmex* y originado a partir de este último. En Argentina y Brasil.

Tribu DACETINI

Tribu politropical, son hormigas pequeñas y con un modo de vida especializado, difíciles de encontrar y poco conocidas. Los siguientes géneros están representados en la fauna de América del Sur.

Daceton Perty 1833, con 1 sola especie, parece frecuente en la selva tropical, neotropical.

Acanthognathus Mayr 1887, con 1 especie; neotropical.

Codiomyrmex Wheeler 1916, neotropical.

Chelystruma Brown; neotropical.

Glamyromyrmex Wheeler 1915, con 5 especies raras, de Panamá hasta el sur de Brasil.

Gymnomyrmex Borgmeir 1954, con 5 especies, del sur de Brasil.

Neostruma Brown 1948, neotropical.

Quadristruma Brown 1949, (*Epitritus* auct.) politropical.

Smithistruma Brown, 1948, politropical.

Strumigenys F. Smith 1860, el único género politropical de la fauna de Sud América, representado por especies en su mayoría endémicas.

Tingimymex Mann 1920, conocido en Venezuela.

Trichoscapa Emery 1869, politropical.

Tribu BASICEROTINI

Es una tribu paralela a *Dacetini* y de parentesco no muy lejano (véase Brown & Kempf, 1960).

Basiceros Schulz 1906, con 3 especies neotropicales.

Creightonidris Brown 1949, con 1 especie en Río de Janeiro.

Octostruma Forel 1912, neotropical (9 especies).

Rhopalothrix Mayr 1870, neotropical, desde Cuba hasta el norte de Argentina.

Eurhopalothrix Brown & Kempf 1960, politropical.

Talaridris Weber 1941, en Trinidad, Guayanas (1 especie).

Aspididris Weber 1950, con 2 especies, una del sur del Brasil y otra de Trinidad.

Tribu STEGOMYRMICINI

Stegomyrmex Emery 1912, con 2 especies de Sud América, cuyo parentesco es desconocido.

Subfamilia Dolichoderinae

Según los datos paleontológicos la subfamilia *Dolichoderinae* fue frecuente y bien representada en el hemisferio boreal (ámbar báltico, Florissant en EE. UU.) Actualmente está relegada al hemisferio austral y ha originado en Sud América algunos linajes adaptativos, tanto en la selva como en el desierto.

La fauna de Sud América se compone de los siguientes géneros:

Dolichoderus Lund 1831, con unas 35 especies en Sud América, son más frecuentes en la selva tropical como hormigas arborícolas. Los puntos más australes del área corresponden al norte de Argentina (Misiones, Formosa, Salta). El área general del género es mucho más amplia (América del Norte, Europa).

Observación: Algunos autores actuales dividen el género en tres, a saber: *Dolichoderus* Lund 1831, *Hypoclinea* Mayr 1855 y *Monacis* Roger 1862.

Esta división se basa en diferencias morfológicas de las obreras y debe ser comprobada.

Linepithema Mayr 1866 (*Anillidris* Santschi); hormigas mesófilas hipógeas todavía poco conocidas; 2 especies neotropicales.

Tapinoma Förster 1850. Aunque varias veces mencionadas en la bibliografía, este género es dudoso en Sud América y solamente el estudio de las formas sexuales puede despejar las dudas. Hay 7 especies nominales en Sud América.

Neoforelius Kusnezov 1953, con 1 sola especie de Tucumán. Probablemente a este género pertenecen por lo menos algunas de las especies que se incluyen en el género *Tapinoma*, cuyas obreras son muy parecidas:

Amyrmex Kusnezov 1953, 1 sola especie de Tucumán, (sólo machos). La posición sistemática es incierta.

Iridomyrmex Mayr 1862, género politropical de mayor desarrollo en Australia. En América del Sur hay unas 10 especies nominales, entre ellas *Iridomyrmex humilis* Mayr, la llamada "hormiga argentina" o "argentine ant" en los países de habla inglesa, que es una hormiga invasora fuera de su área natural (Mediterráneo, Hawaii, etc.).

Araucomyrmex Gallardo 1919, es un género argentino-chileno de la zona extratropical y originado a partir de una forma ancestral parecida a *Iridomyrmex*. Tiene dos especies en Patagonia, sur de Chile y en la Cordillera de los Andes hasta la provincia de San Juan.

Dorymyrmex Mayr 1866; género típico de la zona árida de Argentina, muy poco representado en los países vecinos (Bolivia, Paraguay) y bien adaptado a las condiciones del desierto como hormiga cazadora que debe correr a gran velocidad. En los Andes las especies de altura llegan a más de 4000 metros sobre el nivel del mar. Unas 10 especies en total.

El género *Dorymyrmex* está ligado a *Iridomyrmex* por intermedio de *Araucomyrmex* y representa una etapa avanzada en el proceso de la conquista del desierto.

Spinomyrma Kusnezov 1952, con 2 especies en la zona árida de Argentina representa la etapa más avanzada del linaje *Iridomyrmex* - *Araucomyrmex* - *Dorymyrmex* - *Spinomyrma*.

Conomyrma Forel 1913, con 3-4 especies distribuidas desde Argentina hasta E.E. UU. (Florida, probablemente importado).

Ecológicamente es menos xerófilo que *Dorymyrmex* y representa la misma forma de vida, la de la hormiga cazadora terrícola.

Biconomyrma Kusnezov 1952, con 5-6 especies distribuidas desde el suroeste de Estados Unidos hasta el norte de la Patagonia. Es uno de los géneros dominantes en la zona semiárida de Argentina. Las obreras son muy parecidas a las de *Conomyrma*, del cual no dista mucho en el sistema, representando ambos géneros dos ramificaciones de un mismo linaje, cuyo origen no es claro.

Forelius Emery 1888, con unas 10 especies desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de la Patagonia. Son pequeñas hormigas terrícolas, abundantes sobre todo en las zonas semiárida y árida de Argentina.

Azteca Forel 1878, con más de 50 especies nominales, es propio sobre todo de la fauna de la selva tropical, donde anidan sobre árboles en huecos naturales o artificiales y forman colonias muy populosas, representan uno de los género dominantes dentro del conjunto faunístico.

Las relaciones de parentesco y la ascendencia no son claras y el género parece estar muy aislado.

Subfamilia Formicinae

Esta subfamilia tiene su mayor desarrollo en el Viejo Mundo y en Norte América, y está genéricamente poco diferenciada en Sud América, aunque el género *Camponotus* se encuentra casi en todas partes de Sud América y tiene más especies que cualquier otro género de hormigas.

Lasiophanes Emery 1895, con unas pocas especies en los bosques australes de América del Sur (en el oeste de la Patagonia hay solamente 2 especies, una arbóricola y otra terrícola). Es el género morfológicamente menos evolucionado entre los representantes de la subfamilia en Sud América.

Prenolepis Mayr 1861, con 12 especies nominales en Sud América, está representado en varias partes del mundo y algunas de sus especies han sido difundidas por el comercio en todas las regiones tropicales.

Observación: Algunos autores dividen este género en dos, a saber: *Prenolepis* Mayr 1861, y *Paratrechina* Motsch 1868.

Brachymyrmex Mayr 1868, con unas 30 especies que requieren revisión, es exclusivamente americano y alcanza su mayor desarrollo en Sud América. La mayoría de las hormigas son terrícolas, otras arborícolas. Todas son de tamaño pequeño, muy frecuentes en todo el continente con excepción del extremo austral y de las grandes alturas, aunque en el Altiplano del noroeste de Argentina llega a más de 4500 metros sobre el nivel del mar.

Rhizomyrma Forel 1893, con unas 15 especies americanas, reúne pequeñas hormigas hipógeas que viven en simbiosis con las cochinillas radicales en el ambiente de la selva tropical.

Observación: Algunos autores consideran a *Rhizomyrma* tan sólo como un subgénero del género politropical *Acropyga* Roger 1862.

Myrmelachista Roger 1863, con unas 35 especies nominales, es un género exclusivamente americano y sustancialmente tropical, aunque tiene representantes —especies endémicas relativamente menos evolucionadas— en los bosques australes del oeste de la Patagonia y sur de Chile. Todas sus especies, según se sabe, son arborícolas.

Gigantiops Roger 1962, con una sola especie *Gigantiops destructor* Roger, que vive sobre los árboles en la selva tropical.

Camponotus Mayr 1861, es un género cosmopolita muy frecuente en las zonas cálidas, templadas y hasta frías y en ambientes de muy distinto tipo, desde la selva tropical hasta el desierto. Se caracteriza por su excepcional diferenciación específica, la gran variabilidad de sus obreras, el grado elevado de adaptabilidad de muchas de sus especies y por su frecuencia y dominancia cuantitativa en varias partes de su área general. En Sud América se conocen unas 180 especies, más abundantes en la zona tropical, que requieren una revisión completa. En el sur del continente, el área llega hasta los alrededores de Punta Arenas, sobre la orilla del Estrecho de Magallanes (no se lo conoce en Tierra del Fuego). Al lado de las especies ecológicamente polivalentes, existen otras más especializadas que viven como terrícolas o como arborícolas, y a veces están estrechamente emparentadas entre sí.

Dendromyrmex Emery 1895, emparentado con *Camponotus*, difiere de él por sus obreras monomorfas (en *Camponotus* son polimorfas, a veces con "soldados"). El área según se sabe se limita a la selva tropical. Tiene 10 especies nominales.

Anoplolepis Santschi 1914, es un género paleotropical importado de Chile (el hecho necesita ser comprobado).

FORMAS DE VIDA

Toda la clasificación de las formas de vida es hasta cierto punto convencional y tiene por fin inmediato presentar los hechos reales en forma fácilmente inteligible. Se pueden clasificar las formas de vida de acuerdo con el medio ambiente donde viven las hormigas, distinguiendo entonces tres grupos principales:

a) *Hormigas terrícolas epigeas*, que viven en el suelo y cuyas obreras están en contacto habitual con su superficie, buscando alimentós, materiales de construcción, etc., son las que llaman más la atención y las mejor conocidas.

b) *Hormigas terrícolas hipógeas*, cuyas obreras pasan la vida en el suelo y no salen a la superficie (en Sud América géneros *Typhlomyrmex*, *Prionopelta*, *Oligomyrmex* y *Rhizomyrma*).

c) *Hormigas arborícolas*, que anidan sobre y en los árboles (en Sud América sobre todo *Azteca*, *Dolichoderus*, toda la tribu *Cephalotini*, muchas especies de *Pseudomyrmex*, *Crematogaster*, *Camponotus*, etc.).

Otro criterio de clasificación es el modo de vivir de las hormigas. Según este criterio podemos distinguir entre las hormigas epigeas los siguientes grupos:

a) Hormigas biológicamente no especializadas.

b) Hormigas legionarias (*Eciton*).

c) Hormigas cazadoras adaptadas para la vida en el ambiente árido.

d) Hormigas que viven en una especie de simbiosis con pulgones y cochinillas (*Rhizomyrma*).

e) Hormigas con las obreras facultativamente fisogastres (*Brachymyrmex*).

- f) Hormigas tejedoras (el género *Oecophylla* en las regiones tropicales del Viejo Mundo; no hay nada igual en Sud América).
- g) Hormigas simbióticas (véase más adelante).
- h) Hormigas granívoras.
 - i) Hormigas cultivadoras de hongos (solamente la tribu *Attini* en América, no habiendo nada parecido en el Viejo Mundo).
 - k) Hormigas esclavizadoras (*Polyergus* en el hemisferio boreal es el exponente más típico de esta forma de vida).
 - l) Hormigas parásitas sociales.

Las hormigas biológicamente no especializadas viven en un ambiente favorable, que no requiere ninguna adaptación de carácter especial. Podemos distinguir dos grupos. El primer grupo lo forman las hormigas de actitud más o menos estereotipada, confinadas a un ambiente bien determinado y poco variable, como lo es el ambiente de las selvas y bosques mesófilos. A este grupo pertenecen muchas *Ponerinae* (entre ellas la gigante *Dinoponera* de la selva tropical y subtropical). A otro grupo pertenecen las hormigas de actitudes lábiles, que varían de acuerdo con las circunstancias de lugar y momento, que pueden ocupar varios tipos de ambiente y transformarse en invasoras al ser importadas a nuevas áreas, como sucede con varios representantes de las subfamilias superiores, *Myrmicinae*, *Dolichoderinae* y *Formicinae* (por ejemplo *Solenopsis saevissima* F. Smith, "hormiga brava" en la Argentina, "fire ant" de los norteamericanos por su picadura y su considerable agresividad cuando se trata de la defensa del nido).

Entre los fenómenos relacionados con las hormigas cazadoras los más importantes son los siguientes: primero, los representantes de esta forma de vida existen en los desiertos de varias partes del mundo y segundo, están cada vez más relacionados filéticamente con las formas mesófilas menos evolucionadas que viven dentro de una misma región biogeográfica. Esto significa que este tipo biológico se ha desarrollado en forma *independiente* en varias partes del mundo, a partir de *distintas raíces filéticas*, llegando por convergencia a cierta similitud de forma y de comportamiento, similitud que nunca llega a la identidad. El género *Dorymyrmex* es el exponente más típico de esta forma de vida en Sud América.

Las hormigas legionarias pertenecientes a la subfamilia *Dorylinae* están representadas por géneros distintos tanto en América como en el Viejo Mundo, siendo abundantes en los países cálidos. La forma menos evolucionada de este tipo biológico lo representa el género neotropical *Acanthostichus* (*Cerapachyinae*), que se dedica a la caza de termites.

Las hormigas que viven en simbiosis con pulgones y cochinillas, eventualmente protegiéndolas de sus enemigos y siempre aprovechando sus secreciones, caracterizan sobre todo a la subfamilia *Formicinae*, cuyos representantes son más "sociables" y se prestan bien a varias combinaciones simbióticas y según parece se hallan difundidas por todas partes del mundo, excepto tal vez en las regiones más frías y muy áridas.

El género *Rhizomyrma* representa este tipo biológico en la parte tropical de América del Sur (hasta Tucumán y Rosario en la Argentina). Son hormigas de pequeño tamaño que viven en el suelo (hipogaeas) en simbiosis con las cochinillas radiculares. Las formas sexuales salen del suelo realizando el vuelo nupcial y cada hembra lleva una pequeña cochinilla entre sus mandíbulas. Podemos suponer que ésta sirve para que la hembra ya fecundada pueda comenzar la "cría" de cochinillas en el lugar elegido para fundar una colonia nueva.

En la parte extratropical de Sud América la especie patagónica *Lasiophanes picinus bruchi* Forel, fue encontrada en asociación con las cochinillas radiculares en las "almohadas" de *Azorella* (por ejemplo, en los alrededores de Zapala).

Las hormigas con obreras fisogastres, es decir con el abdomen muy distendido por la acumulación de alimento líquido en el buche, son poco conocidas y según parece no muy frecuentes en Sud América (*Brachymyrmex*, véase Kusnezov, 1960). El género *Myrmecocystus* en Norte América representa este tipo biológico en forma más evolucionada.

Las hormigas simbióticas son las que poseen sus propias obreras y viven no obstante en asociación con hormigas de otras especies en forma facultativa u obligatoria, representando un fenómeno esporádico en las subfamilias *Myrmicinae*, *Dolichoderinae* y *Formicinae*. En el norte de la Argentina las hormigas del género *Oxye-*

poecus viven en asociación con otras mirmicinas. En el oeste de la Patagonia y sur de Chile *Notomyrmex bidentatus* Mayr vive siempre en colonias mixtas con *Notomyrmex denticulatus* Mayr, siendo la simbiosis obligatoria para la primera especie y facultativa para la última (Kusnezov, 1949, 1959).

Pasando ahora a las hormigas arbóricolas podemos distinguir por lo menos tres grupos de acuerdo con el tipo de nidificación:

1) El grupo al que corresponden las hormigas que habitan en los huecos naturales de los árboles, que eventualmente modifican y ensanchan. A este grupo pertenece la mayoría de las hormigas arbóricolas, siendo más representativas en Sud América las especies de *Pseudomyrmex* (excepto pocas especies terrícolas), *Paracryptocerus*, *Cephalotes*, *Zacryptocerus*, *Leptothorax*, *Dolichoderus*, varias especies de *Camponotus*, *Solenopsis*, *Pheidole*, etc.

2) El grupo al que pertenecen las hormigas que hacen construcciones complementarias con partículas vegetales (*Camponotus rufipes* Fabr.) o cartón (*Crematogaster montezumia* F. Smith), que fijan sobre las plantas, ramas de árboles o tallos de bambúes. Este grupo es común en Sud América y tiene sus representantes en varias partes del mundo. *Camponotus rufipes* y *Dolichoderus bispinosus* suelen tener nidos colgantes de las ramas de los árboles.

Tal ubicación de los nidos permite a las hormigas vivir en terrenos inundables. Por eso los nidos de este tipo deben estar muy difundidos en la selva de "igapó" en la cuenca del Amazonas.

Cabe destacar que algunas hormigas sustancialmente terrícolas, pueden ensanchar sus áreas pasando facultativamente a la vida sobre árboles. Tal es el caso de *Camponotus rufipes*, que es una de las especies numéricamente dominante en la parte tropical de Sud América. *Acromyrmex lundii* Guérin, dominante en la pampa de la Argentina, pasa a los árboles en el Delta del Río Paraná y en las llanuras de Beni, Bolivia.

3) El grupo más evolucionado está representado por el género *Oecophylla* (véase arriba).

Las hormigas parásitas sociales pueden ser tanto terrícolas como arbóricolas, según donde viva su especie hospedadora.

RELACIONES ENTRE LAS HORMIGAS Y LAS PLANTAS

Nos referimos en este capítulo especialmente a los casos en que ciertos grupos de hormigas (géneros, especies) se ponen en contacto y forman conjuntos biosociales más o menos permanentes, de tal modo que su distribución geográfica y ecológica resulta correlacionada con la de las especies vegetales.

Hechos de este tipo son conocidos desde hace mucho tiempo y las observaciones realizadas ya en el siglo pasado dieron motivo para pensar que en muchos casos se trata de relaciones simbióticas ventajosas para ambas partes. Está de acuerdo con esta idea, el hecho de que muchas plantas desarrollan estructuras especiales que son aprovechadas por las hormigas para colocar sus nidos y aún les suministran alimento ("corpúsculos de Mueller", "corpúsculos de Belt", nectarios extraflorales, etc.). En retribución las hormigas al defender sus colonias, protegen al mismo tiempo las plantas que les dan albergue. A título de ejemplo podemos mencionar plantas tales como *Myrmecodia* e *Hydnophytum* de Malasia, en cuyos bulbos y tubérculos anidan determinadas especies de hormigas, *Sarracenia* de Norte América aprovechada por las hormigas que viven en las expansiones foliares, *Myrmedone* de Sud América, cuyas dilataciones peciolares huecas pueden ser pobladas por las hormigas.

Aunque las investigaciones dedicadas a tales fenómenos ya tienen su historia, debemos confesar que el nivel de nuestros conocimientos no es muy elevado y el verdadero estudio de las relaciones entre plantas y hormigas es asunto del futuro. Mientras tanto no podemos aceptar las explicaciones hipotéticas enunciadas por los autores anteriores; es necesario acumular un mayor caudal de información para poder interpretar este fenómeno en toda la diversidad de sus manifestaciones y averiguar cuál es su significado biológico.

En el año 1942 fue publicado, después de la muerte de su autor, el libro de W. M. Wheeler dedicado al estudio de las plantas neotropicales relacionadas con las hormigas y al de las hormigas mismas.

Este autor considera como verdaderas mirmecófitas a *Cordia* (*Boraginaceae*), *Triplaris* (*Polygonaceae*), *Tachigalia* (*Caesalpinhiaceae*), *Acacia* (*Mimosaceae*), *Cecropia* (*Moraceae*) y a algunos gé-

neros de la familia de las *Rubiaceae* (*Duroia*, *Remijia*, *Pátima*). Entre las plantas que no son específicamente mirmecófitas menciona a representantes de las familias *Gramineae* (Bambúes), *Scitamineae* (*Costus*), *Orchidaceae*, *Polygonaceae* (*Coccoloba*), *Bixaceae*, *Marcgraviaceae*, *Combretaceae* (*Terminalia catappa* L.), *Bombacaceae*, *Euphorbiaceae* (*Mabea*, *Sapium*), *Leguminosae* (*Sclerolobium*), *Oleaceae* (*Agonandra*), *Loranthaceae* (*Phoradendron*), *Rutaceae* (*Xanthoxylon*), *Anacardiaceae* (*Schinus*), *Rubiaceae*, *Gentianaceae* (*Tachia*), *Compositae* (*Erigeron maximus* L.) y *Bromeliaceae* (formas epifíticas).

En lo que a las hormigas se refiere Wheeler menciona 25 géneros relacionados en una u otra forma con las plantas, como las hormigas arborícolas.

Para una mayor claridad dividimos estos géneros de acuerdo con los conocimientos actuales en tres grupos, a saber: 1) los géneros enteramente o casi enteramente arborícolas; 2) los géneros con especies o grupos de especies arborícolas, 3) los géneros occidentalmente arborícolas.

Al primer grupo pertenecen *Pseudomyrmex*, *Allomerus*, *Leptothorax*, *Cephalotes*, *Paracryptocerus* (actualmente podemos agregar *Procryptocerus*, *Zacryptocerus*, *Eucryptocerus* e *Hypocryptocerus* pertenecientes todos a una misma tribu, *Cephalotini*, enteramente arborícola), *Dolichoderus*, *Azteca* y *Myrmelachista*, es decir, 8 (12) géneros.

En el segundo grupo incluimos *Pheidole*, *Crematogaster*, *Solenopsis*, *Macromischa*, *Brachymyrmex* y *Camponotus*, o sea 6 géneros que manifiestan radiación adaptativa en lo que a la nidificación se refiere, y en el tercer grupo a los géneros *Neoponera* (puede ser que algunas especies de este género sean obligadamente arborícolas), *Anochetus*, *Odontomachus*, *Monomorium*, *Wasmannia* (se trata de *Wasmannia auropunctata*, una especie sustancialmente terrícola), *Apterostigma* (*A. calverti* Wheeler), *Iridomyrmex*, *Forelius* (*F. brasiliensis* Forel, esta especie ordinariamente terrícola fue encontrada en Paraguay anidando en ramas de *Alchornea*), *Tapinoma* y *Prenolepsis*. Queda sin aclarar la situación de *Xenomyrmex*¹.

¹ *Xenomyrmex* (*Myrmicinae*) fue encontrado en *Tillandsia*, en las islas Bahamas. No pertenece a la fauna sudamericana.

En el territorio de Argentina, de las plantas mirmecófitas arriba mencionadas solamente *Cecropia* representa un elemento común en la selva de Misiones y a orillas del Alto Paraná. Los árboles de *Cecropia* están ordinariamente bien poblados por las hormigas del género *Azteca*, que aprovechan para hacer sus nidos las ramas y troncos huecos y subdivididos en compartimientos por tabiques naturales, se forman así una serie de cámaras, que las hormigas conectan entre sí perforando los tabiques. De esta manera las colonias muy populosas pueden poblar árboles enteros. Observando las *cecropias* y su población de hormigas en el mes de febrero del año 1948 en los alrededores de Leandro Alem (Misiones), hemos podido encontrar en los compartimientos todavía libres hembras jóvenes ya sin alar, de *Azteca* (*A. alfaroi*) fundadoras de colonias nuevas, una en cada cámara, de lo que se deduce que un árbol puede albergar una colonia compuesta por varias colonias originariamente independientes.

Según la información disponible, en Amazonas *Cecropia* se multiplica rápidamente en los campos abandonados por los indígenas por estar invadidos de hormigas podadoras, que afectan a los cultivos y estimulan indirectamente el abandono de los campos, por sus dueños. Las hormigas del género *Azteca* protegen a las *Cecropia* de las hormigas podadoras, que encuentran entonces condiciones desfavorables para la vida y con el tiempo desaparecen, lo que permite con el correr de los años a los agricultores semi-nómades volver a los lugares anteriormente abandonados, talar la selva y cultivar otra vez la tierra (Fautereau, 1952), recurriendo en esta forma a una especie de rotación, hasta cierto grado dependiente de las actividades de las hormigas. Este fenómeno debería ser estudiado con toda atención como uno de los fenómenos particularmente relacionados con el gran dinamismo de la vida vegetal y animal en el ambiente húmedo tropical.

De otras mirmecófitas mencionadas en el trabajo de Wheeler (1942) hemos podido observar en los alrededores de Trinidad, Bolivia, una especie de *Triplaris* ("palo santo", nombre vulgar, que se aplica a varias especies vegetales), comprobando que los árboles de esta especie casi siempre están poblados por una determinada especie de hormiga (*Pseudomyrmex triplarinus* Weddell), que vive en las cavidades internodales de las ramas. La densidad de

población es muy grande y las hormigas y su cría llenan literalmente todo el espacio disponible, "como sardinas en latas" según la expresión del mismo W. M. Wheeler. Desde afuera no se ve nada particular y el árbol puede tener aspecto completamente normal. Basta tocar o sacudir una rama para que las hormigas exploradoras salgan al exterior sobre la corteza de las ramas y sobre las hojas y eventualmente ataquen al intruso. En tal caso son agresivas y poseen un aguijón cuya picadura es bastante dolorosa. Sin embargo, las que salen son relativamente pocas, la mayoría se queda en el interior, sin hablar de las formas sexuales jóvenes que nunca participan en la defensa. Como defensoras, las hormigas del género *Pseudomyrmex*, por poseer aguijón, son mucho más eficientes que las del género *Azteca*. Estas últimas carecen de un aguijón eficiente, poseen glándulas que segregan una sustancia repelente, tratan de morder, pero no pueden causar mucho daño, más bien molestan por su agilidad, agresividad y gran número. En la bibliografía encontramos indicaciones de que *Azteca* puede defender un árbol de *Cecropia* del ataque de las hormigas podadoras, pero no puede hacer nada contra el perezoso (*Bradypus*) que se alimenta de las hojas de *Cecropia* y se manifiesta indiferente con respecto a *Azteca*.

En el norte de Argentina se conocen dos especies arbóreas que pueden ser consideradas como mirmecófitas, una es el bien conocido "ceibo" — flor nacional — (*Erythrina crista-galli*), muy frecuente en las provincias del Litoral y cultivado en otras partes y la otra el "vinal" (*Prosopis ruscifolia*), muy difundida en ciertas regiones del Chaco.

Hormigas pertenecientes a varios géneros y especies aprovechan en primer término las ramitas delgadas del ceibo, que se forman anualmente, y precisamente ocupan su interior hueco cuando éstas, ya cumplida su función, se están secando paulatinamente. Las ramas más gruesas tienen una población mucho menos densa. No son entonces nidos duraderos, sino más bien temporarios, que sirven de refugio a una generación anual de hormigas y que luego deben ser abandonados. Algunas especies de *Solenopsis* (entre ellas *Solenopsis clytemnestra* Emery, con su parásito social *Paranomyrma solenopsisidis* Kusnezov), *Pseudomyrmex*, *Paracryptocerus*, *Crematogaster*, *Myrmelachista* y *Camponotus*, aprovechan la opor-

tunidad ofrecida por *Erythrina crista-galli* y forman su población de hormigas, naturalmente cada especie por separado, ocupando a veces espacios contiguos. No existen relaciones específicas en este sentido.

Por otro lado, mientras que *Erythrina crista-galli* puede estar densamente poblada y cada uno de los árboles que crecen ordinariamente sobre las riberas cerca del agua, puede albergar varias especies de hormigas, no se puede decir lo mismo de *Erythrina falcata* del noroeste de Argentina. Esta especie tiene las mismas características ecológicas aunque su aspecto es un poco distinto, pero carece casi por completo de hormigas y sólo rara vez se puede encontrar colonias débiles, que evidentemente no encuentran ambiente favorable para su vida. La diferencia se explica por el hecho de que las ramitas de esta especie *no son* huecas. Sería interesante estudiar varias especies de *Erythrina* tratando de correlacionar sus estructuras con las hormigas. En la isla Trinidad una especie de hormiga, *Procryptocerus spiniperdus*, fue encontrada en las espinas de *Erythrina umbrosa* (Kempf).

Otra especie, el vinal, posee abundantes y largas espinas (hasta 25 centímetros), en cuyo interior viven las hormigas bien apretadas en cavidades muy angostas. Estas hormigas pertenecen a los mismos géneros *Solenopsis*, *Pseudomyrmex*, *Paracryptocerus*, *Crematogaster* y *Myrmelachista*.

Además de esto las colonias de hormigas arborícolas pueden ser encontradas en varias especies arbóreas y arbustivas, y hasta en los tallos de las gramíneas anuales. Este es el caso de pequeñas *Solenopsis* que aprovechan junto con su cría los tallos huecos como refugio temporario. No existen relaciones íntimas de carácter específico, las hormigas aprovechan la oportunidad de colocar su nido en un lugar apropiado. El género *Azteca* está relacionado con *Cecropia* en el área donde viven ambas. Fuera de esta área, por ejemplo, en la provincia de Salta donde no hay *Cecropia*, las hormigas del género *Azteca* pasan a otros árboles y sobreviven aunque en un ambiente menos apto.

Lo que realmente existe es cierta predilección de algunas hormigas por determinadas plantas, y es precisamente por las especies vegetales que les ofrecen más comodidades para la vida, lo que naturalmente no nos permite negar la posibilidad de que en casos

particulares las relaciones mutuas pueden tener carácter más íntima y la convivencia resultar ventajosa para ambas partes. Un tronco bien resquebrajado puede dar albergue a varias especies de hormigas. En Iguazú, Misiones, hemos cortado un pequeño árbol de "marmelero" (el nombre científico no fue determinado) de sólo 7 metros de altura, y encontramos en varias partes del tronco y debajo de la corteza colonias independientes de *Crematogaster corticicola*, *Neoponera villosa* una especie de *Acromyrmex*, que es normalmente terrícola, una especie de *Paracryptocerus* y *Camponotus renggeri*.

Las distintas especies de hormigas vivían en este árbol, ocupando cada colonia su parte sin entrar en relaciones, más o menos como sucede con los habitantes de un rascacielos que ocupan cada uno su propio departamento sin conocerse entre sí. Un mismo árbol puede estar poblado simultáneamente por varias especies de hormigas, así como las colonias de una misma especie pueden estar colocadas, según las circunstancias, en distintas especies vegetales.

En el caso de hormigas particularmente lábiles en lo que a la nidificación se refiere, las colonias pueden estar colocadas facultativamente en sitios poco comunes, como por ejemplo en un cajón en la despensa de un almacén (*Camponotus rufipes* Fabr., Misiones) o en un tubo de goma tirado al suelo (*Camponotus mus* Rog., La Rioja), etc.

Wheeler en el libro mencionado (1942) da listas de especies que han sido encontradas sobre distintas plantas. A título de ejemplo mencionamos solamente dos casos de plantas que no son específicamente mirmecófitas, en primer término varias especies epifíticas de *Tillandsia* (*Bromeliaceae*) con 68 especies de hormigas y luego *Bixa orellana* con 13. En ambos casos las plantas no poseen nada específicamente atractivo para las hormigas, sólo les ofrece un albergue cómodo en cuanto a las condiciones de temperatura y humedad, que son relativamente poco fluctuantes. Tal albergue puede ser duradero, cuando se trata de huecos en los troncos, que pueden ser ocupados por las hormigas durante varios años consecutivos, o bien de poca duración, una sola temporada, cuando se trata de las pajas de gramíneas o de los tallos huecos de *Eryngium*. No existen todavía observaciones directas sobre la duración de los

nidos de hormigas arborícolas en escala necesaria como para sacar conclusiones definitivas. Los troncos carcomidos del jardín del Instituto Miguel Lillo en Tucumán se pueblan de *Camponotus mus* durante varios años y la duración de su permanencia allí está, según parece, relacionada con el ritmo de la descomposición de la madera. Por otro lado el hallazgo de colonias con crías en las plantas anuales, sugiere la idea de que en casos particulares tales nidos pueden funcionar muy poco tiempo, posteriormente las colonias migran a otro sitio o desaparecen como tales. En este sentido el grado de dinamismo varía evidentemente dentro de límites muy amplios.

Aunque las relaciones entre las hormigas y las plantas que ellas pueblan no se manifiestan como específicas de carácter íntimo (en principio no podemos negar la posibilidad de que tales casos existan), varios grupos de hormigas se han transformado evolucionando en formas arborícolas. El problema del porqué y de cómo se han formado tales grupos no está estudiado todavía y no disponemos de la información suficiente como para tener una idea al respecto. El hecho es que en varias partes del sistema aparecen en forma independiente grupos (especies, géneros y hasta tribus) arborícolas. Este fenómeno llega a su mayor desarrollo en las áreas tropicales, favorables para la vida de las hormigas, donde algunas de ellas, las más evolucionadas, no solamente aprovechan los huecos naturales, modificándolos eventualmente, sino que agregan a los elementos de albergue ofrecidos por las plantas sus construcciones propias. Así sucede por ejemplo con los nidos de *Oecophylla*, colocados en las copas de los árboles en los países tropicales del Viejo Mundo, o con los nidos esféricos de cartón de *Crematogaster montezumia* F. Smith dispuestos sobre cañas en la selva mesófila sudamericana.

Podemos admitir la importancia positiva de la vegetación misma, que al crear ciertas oportunidades para la vida de las hormigas presenta un "reto" (challenge) a la perspectiva evolutiva. Sin embargo, tal reto existe igualmente para todas las hormigas, pero sólo algunos grupos se han transformado en hormigas arborícolas. La causa inmediata reside entonces no en la vegetación que ofrece oportunidades, sino en las mismas hormigas y en sus potencialidades (vamos a decir así sin introducir elementos de teleología)

genéticas, que por su parte, como se sabe, representan una consecuencia del camino evolutivo anterior.

Cuáles son estas cualidades intrínsecas de las hormigas, no podemos decirlo todavía. De todos modos la idea de que ciertos elementos morfológicos predisponen para la vida sobre y en las plantas, debe ser descartada como principio general. Basta comparar la morfología de *Pseudomyrmex*, hormiga delgada y esbelta, con la de *Cephalotes* o *Paracryptocerus*, macizas y espinosas, y estos dos grupos con *Azteca* para ver claramente que las hormigas arborícolas pueden ofrecer estructuras morfológicas muy diversas, que en casos particulares hasta pueden ser muy incómodas para vivir en las estrechas cavidades de las plantas.

El cuerpo bien achatado de *Zacryptocerus* puede tal vez sugerir la idea de que se trata de una especie arborícola y sin embargo las fuertes espinas le quitan toda ventaja a una hormiga que debe moverse en espacios angostos y densamente poblados dentro de un tronco.

Las relaciones entre la estructura y su función no son tan simples como se lo puede imaginar a primera vista. *Pseudomyrmex denticollis* Emery, la única especie que pasó secundariamente a ser terrícola, difiere de las hormigas arborícolas del mismo género por caracteres morfológicos de carácter secundario, a los que no es posible atribuir valor adaptativo (morfología del tórax y del clipeo). Lo mismo ocurre con las especies terrícolas. Las hormigas que corren a gran velocidad sobre el suelo son ordinariamente delgadas, tienen el cuerpo esbelto (*Dorymyrmex*, especies cazadoras de *Pheidole*) y las patas alargadas. Todo eso facilita los movimientos rápidos. Sin embargo, hay otros casos en que son macizas y de patas cortas y a pesar de eso corren a una velocidad sorprendente (*Brachymyrmex* y sobre todo *Neoforelius*).

El enfoque exclusivamente morfológico no puede explicar el desarrollo de las formas de vida especializadas y entre ellas el de los grupos arborícolas. No se trata de estructuras que sólo tienen que encontrar el ambiente propicio para desempeñar una función específica y predeterminada desde el principio, sino de las manifestaciones concretas de la vida, representadas por ciertas estirpes que se valen de las estructuras genéticamente disponibles, que les

permiten o no cumplir con determinadas funciones dentro de un ambiente concreto.

Se puede decir, en forma general, que las hormigas arborícolas se han originado como reacción a las oportunidades ambientales, especialmente a las ofrecidas por el ambiente de la selva. El hecho de que al lado de grupos arborícolas sistemáticamente bien definidos, sin relaciones inmediatas de parentesco con los grupos no arborícolas más cercanos (*Pseudomyrmex*, *Azteca*, *Cephalotini*), encontramos sólo ciertas especies que han pasado a la vida en los árboles (varias especies de *Camponotus*) y hasta especies facultativamente arborícolas, significa que el proceso tiene por un lado una profunda perspectiva histórica y por el otro está aún en marcha. Lo que observamos hoy en día son distintas etapas del proceso evolutivo de la conquista de la cubierta vegetal por parte de las hormigas.

LA FAUNA DEL AMAZONAS

La fauna de la cuenca del Amazonas, o mejor dicho, del valle del Amazonas y sus tributarios, formado por sedimentos fluviales y ocupado por la selva amazónica, es todavía muy poco conocida. Ningún mirmecólogo tuvo oportunidad de estudiarla directamente y en detalle. Nuestros conocimientos sobre la composición de esta fauna se basan en el material coleccionado por varias personas y en varias épocas, en distintos puntos del valle, desde Belém, Pará e Ilha de Marajó hasta Madeira, Mamoré y Alto Acre. Las procedencias que se encuentran a menudo en la bibliografía son además de las ya mencionadas: Santarém, Obidos, Manaus, Tefé (Ega), Abuná e Itacoatiara.

La fauna amazónica necesita una revisión, para la que se requiere un gran caudal de material coleccionado en varias partes del valle. Mientras no dispongamos de todo eso, conviene recurrir a la información actual para tratar de obtener una panorámica faunística de esta área.

La siguiente lista de especies fue confeccionada en base al catálogo de la fauna del Brasil publicado por Th. Borgmeier (1923, 1927) con correcciones y otros datos que se encuentran en los trabajos monográficos ulteriores, especialmente los de Th. Borgmeier

(1955, las *Dorylinae* de Sud América), W. L. Brown (1958, las *Ectatommini* del mundo) y W. W. Kempf (1951, 1952, 1958, la tribu *Cephalotini*). Los cambios introducidos en base a estos trabajos, permiten decir que la lista basta para dar una idea, aunque aproximada, de la fauna amazónica, y eso es precisamente lo que pretendemos.

La experiencia personal del autor de este trabajo se refiere solamente a los alrededores de Guayaramerin, en el noreste de Bolivia.

HORMIGAS DEL AMAZONAS

CEEAPACHYINAE		<i>Centromyrmex brachycola</i> Roger
<i>Acanthostichus quadratus</i> Emery		<i>Dinoponera grandis</i> Guérin
<i>fuscipennis</i> Emery		<i>Termitopone commutata</i> Roger
		<i>Neoponera apicalis</i> Latr.
PONERINAE		„ <i>bakeri</i> Mann
<i>Platythyrea angusta</i> Forel		„ <i>carinulata</i> Roger
„ <i>incerta</i> Emery		„ <i>cavinodis</i> Mann
„ <i>meinerti</i> Forel		„ <i>crenata</i> Roger
„ <i>punctata</i> F. Smith		„ <i>foetida</i> Ol.
<i>Typhlocnys rogenhoferi</i> Mayr		„ <i>goeldii</i> Forel
<i>Paraponera clavata</i> Fabr.		„ <i>latreillei</i> Forel
<i>Ectatomma confine</i> Mayr		„ <i>oberthüri</i> Emery
„ <i>lugens</i> Emery		„ <i>obscuricornis</i> Emery
„ <i>permagnam</i> Forel		„ <i>stipitum</i> Forel
„ <i>quadridens</i> Fabr.		„ <i>striatinodis</i> Emery
„ <i>ruidum</i> Roger		„ <i>unidentata</i> Mayr
„ <i>tuberculatum</i> Ol.		„ <i>villosa</i> Fabr.
<i>Gnamptogenys acuminata</i> Emery		<i>Euponera constricta</i> Mayr (<i>Mesoponera</i>)
„ <i>annulata</i> Mayr		„ <i>laevigata</i> F. Smith (<i>Mesoponera</i>)
„ <i>continua</i> Mayr		„ <i>stigma</i> Fabr. (<i>Trachymesopus</i>)
„ <i>exarata</i> Emery		<i>Pachycondyla striata</i> F. Smith
„ <i>horni</i> Santschi		„ <i>crassinoda</i> Latr.
„ <i>lanei</i> Kempf		„ <i>harpax</i> Fabr.
„ <i>magnifica</i> Santschi		<i>Belonopelta jeckylli</i> Mann
„ <i>mediatrix</i> Brown		<i>Ponera opaciceps</i> Mayr
„ <i>minuta</i> Emery (<i>Alfaria</i>)		<i>Ponera trigona</i> Mayr
„ <i>mordax</i> F. Smith		<i>Leptogenys unistimulosa</i> Roger
„ <i>pleurodon</i> Emery		<i>Anöchetus bispinosus</i> F. Smith
„ <i>regularis</i> Mayr		„ <i>emarginatus</i> Fabr.
„ <i>relicta</i> Mann (<i>Spaniopone</i>)		<i>Odontomachus haematodes</i> L.
„ <i>striatula</i> Mayr (<i>Hölcoponera</i>)		„ <i>affinis</i> Guérin
„ <i>sulcata</i> F. Smith		„ <i>hastatus</i> Fabr.
„ <i>tortulosa</i> F. Smith		„ <i>opaciventris</i> Forel

DORYLINAÉ

- Cheliomyrmex morosus* F. Smith
Labidus coecus Latr.
 " *praedator* F. Smith
 " *truncatidens* Santschi
Nomamyrmex esenbecki Westwood
 " *hartigi* Westwood
Eciton burchelli Westwood
 " *drepanophorum* F. Smith
 " *hamatum* Fabr.
 " *lucanoides* Emery
 " *mexicanum* Roger
 " *quadriglume* Haliday
 " *rapax* F. Smith
 " *setigaster* Borgmeier
 " *vagens* Ol.
Neivamyrmex falciferus Emery
 " *jerrmanni* Forel
 " *halidayi* Shuck.
 " *legionis* F. Smith
 " *maxillosus* Emery
 " *pertyi* Shuck.
 " *pilosus* F. Smith
 " *planidorsus* Emery
 " *pseudops* Forel
 " *spinolai* Westwood
 " *sulcatus* Mayr
 " *swainsoni* Shuck.
 " *walkeri* Westwood

PSEUDOMYRMICINAE

- Pseudomyrmex triplarinus* Weddell
 " *agilis* F. Smith
 " *canescens* F. Smith
 " *caroli* Forel
 " *dendroicus* Forel
 " *duckei* Forel
 " *ethicus* Forel
 " *excavatus* Mayr
 " *filiiformis* F. Smith
 " *faber* F. Smith
 " *godmani* Forel
 " *gracilis* Fabr.
 " *laeviceps* F. Smith
 " *laevigatus* F. Smith
 " *latinodus* Mayr

Pseudomyrmex maculatus F. Smith

- " *mandibularis* Spinola
 " *oculatus* F. Smith
 " *pallidus* F. Smith
 " *pupa* Forel
 " *sericeus* Mayr
 " *semotus* Kempf
 " *sigmoides* Forel
 " *tenuis* Fabr.
 " *termitarius* F. Smith
 " *terminalis* F. Smith
 " *triplaridis* Forel
 " *ulei* Forel
 " *unicolor* F. Smith
 " *urbanus* F. Smith
 " *venustus* F. Smith
 " *viduus* F. Smith

MYRMICINAE

- Ephebomyrmex naegelii* Forel
Decapheidole perpussilla Emery
Pheidole fimbriata Roger
 " *biconstricta* Mayr
 " *carapuna* Mann
 " *fallax* Mayr
 " *flavens* Roger
 " *guilelmi-muelleri* Forel
 " *lemur* Forel
 " *minutula* Mayr
 " *opaca* Mayr
 " *radoszkowskii* Mayr
 " *stulta* Forel
 " *susannae* Forel
 " *triconstricta* Forel
 " *wallacei* Mann
 " *wheeleri* Mann
 " *colobopsis* Mann (*Scrobopheidole*)
Crematogaster abstinens Forel
 " *amapaensis* Kempf
 " *brasiliensis* Mayr
 " *brevispinosa* Mayr
 " *curvispinosa* Mayr
 " *distans* Mayr
 " *huberi* Forel
 " *laevis* Mayr

- Crematogaster limata* F. Smith
 " *longispina* Emery
 " *montezumia* F. Smith
 " *nigripilosa* Mayr
 " *stolli* Forel
 " *torosa* Mayr
 " *acuta* Fabr.
Monomorium destructor Jerdon
 " *floricola* Jerdon
 " *pharaonis* L.
Alloemerus decemarticulatus Mayr
 " *octoarticulatus* Mayr
Megalomyrmex balzani Emery
 " *bituberculatus* Fabr.
 " *wallacei* Mann
Tranopelta gilva Mayr
 " *heyeri* Forel
Carebara anophthalma Emery
 " *mayri* Forel
Solenopsis clytemnestra Emery
 " *eduardi* Forel
 " *geminata* Fabr.
 " *globularia* F. Smith
 " *laeviceps* Mayr
 " *picea* Emery
 " *saevisima* F. Smith
 " *tenuis* Mayr
Macromischa brasiliensis Borgmeier
Leptothorax asper Mayr
 " *echinatoidis* Forel
 " *pleuriticus* Wheeler
Rogeria procera Emery
 " *blanda* F. Smith
Tetramorium guineense Fabr.
 " *simillimum* F. Smith
Ochetomyrmex semipolitus Mayr
Wasmannia auropunctata Roger
 " *subpolita* Wheeler
 " *sigmoidea* Mayr
Blepharidatta brasiliensis Wheeler
Procryptocerus hirsutus Emery
 " *schmitti* Forel
 " *pictipes* Emery
 " *goeldii* Forel
 " *gracilis* F. Smith
 " *paleatus* Emery
 " *subpilosus* F. Smith
Cephalotes atratus L.
 " *alfaroi* Emery
Eucryptocerus abdominalis Santschi
 " *oculatus* Spinola
 " *placidus* F. Smith
 " *serraticeps* F. Smith
Zacryptocerus clypeatus Fabr.
Paracryptocerus inaequalis Mann
 " *laminatus* F. Smith
 " *minutus* Fabr.
 " *pusillus* Klug
 " *simillimus* Kempf
 " *spinosus* Mayr
 " *complanatus* Guérin
 " *cordiae* Stitz
 " *cordatus* F. Smith
 " *depressus* Klug
 " *manni* Kempf
 " *duckei* Forel
 " *grandinosus* F. Smith
 " *maculatus* F. Smith
 " *targionii* Emery
 " *umbraculatus* Fabr.
 " *pallens* Klug
Basicros singularis F. Smith
Creightonidris scambognatha Brown
Octostruma iheringi Emery
 " *batesi* Emery
 " *balzani* Emery
Eurhopalothrix gravis Mann
Daceton armigerum Latr.
Acanthognathus ocellatus Mayr
Glamyromyrmex beebei Emery
Strumigenys batesi Forel
 " *fusca* Emery
 " *schulzi* Emery
 " *rehi* Forel
Myrmicocrypta foreli Mann
Apterostigma brunneri Mann
Mycocarpus obsoletus Emery
Cyphomyrmex bigibbosus Emery
 " *paniscus* Wheeler
 " *rimosus* Spinola
Sericomyrmex parvulus Forel
Trachymyrmex diversus Mann
 " *farinosus* Emery

Acromyrmex coronatus Fabr.
 " *hystrix* Latr.
 " *subterraneus* Forel
Atta cephalotes L.
Atta sexdens L.

DOLICHODERINAE

Dolichoderus attelaboides Fabr.
 " *decollatus* F. Smith
 " *imbecillus* Mann
 " *imitator* Emery
 " *rugosus* F. Smith
 " *bispinosus* Ol.
 " *debilis* Emery
 " *gagates* Emery
 " *lamellosus* Mayr
 " *laminatus* Mayr
 " *mucroniferus* Roger
 " *schulzi* Emery
 " *septemspinosus* Emery
 " *setosus* Kempf
 " *spinicollis* Latr.
 " *tristis* Mann
 " *varians* Mann
 " *abruptus* F. Smith
 " *analis* Emery
 " *bidens* L.
 " *championi* Forel
 " *ghiliani* Emery
 " *gibbosus* F. Smith
 " *lugens* Emery
 " *lutosus* F. Smith
 " *mesonotalis* Forel
Azteca alfaroi Emery
 " *angusticeps* Emery
 " *aurita* Emery
 " *barbifex* Forel
 " *brevicornis* Mayr
 " *chartifex* Forel
 " *coussapoae* Forel
 " *crassicornis* Emery
 " *depilis* Emery
 " *duckei* Forel
 " *emeryi* Forel
 " *fasciata* Emery
 " *goeldii* Forel

Azteca huberi Forel
 " *lanuginosa* Emery
 " *longiceps* Emery
 " *minor* Forel
 " *mülleri* Emery
 " *olirix* Forel
 " *paraensis* Forel
 " *schumanni* Emery
 " *stigmatica* Emery
 " *traili* Emery
 " *trianguliceps* Forel
 " *trigona* Emery
 " *ulei* Forel
 " *velox* Forel
 " *virens* Forel

Conomyrma pyramica Roger

" *goeldii* Forel

Tapinoma melanocephalum Fabr.

Iridomyrmex humilis Mayr

FORMICINAE

Myrmelachista reclusi Forel

Brachymyrmex cordemoyi Forel

" *heeri* Forel

" *incisus* Forel

" *patagonicus* Mayr

" *pictus* Mayr

Prenolepis fulva Mayr

" *vividula* Nyl.

" *longicornis* Latr.

Gigantiops destructor Fabr.

Camponotus abunanus Mann

" *abdominalis* Fabr.

" *abscissus* Roger

" *agra* F. Smith

" *amoris* Forel

" *blandus* F. Smith

" *burtoni* Mann

" *canescens* Mayr

" *cingulatus* Mayr

" *crassus* Mayr

" *cressoni* André

" *eurynotus* Forel

" *femoratus* Fabr.

" *fryi* Mann

" *hacmatocephalus* Emery

<i>Camponotus heathi</i> Mann	<i>Camponotus sexguttatus</i> Fabr.
" <i>integellus</i> Forel	" <i>socius</i> Roger
" <i>latangulus</i> Roger	" <i>substitutus</i> Emery
" <i>lenkoi</i> Kempf	" <i>testaceus</i> Emery
" <i>linnaei</i> Forel	" <i>trapezoideus</i> Mayr
" <i>leydigi</i> Forel	" <i>urichi</i> Forel
" <i>macrochaeta</i> Emery	" <i>wheeleri</i> Mann
" <i>moczaryi</i> Forel	<i>Dendromyrmex apicalis</i> Mann
" <i>novogranadensis</i> Mayr	" <i>charitifex</i> F. Smith
" <i>picipes</i> Ol.	" <i>fabricii</i> Roger
" <i>rapax</i> F.	" <i>madeirensis</i> Mann;
" <i>rufipes</i> Fabr.	" <i>trailsi</i> Mayr
" <i>senex</i> F. Smith	" <i>nidulans</i> F. Smith
" <i>sericeiventris</i> Guérin	

Comparando la fauna de Amazonas con la fauna del norte de Argentina llegamos a la conclusión de que un 70 % de todos los géneros son comunes. No se encuentran en Argentina solamente los géneros tropicales, que son los siguientes:

Ponerinae: *Paraponera* y *Belonopelta*, de los cuales el último tal vez podría ser encontrado en Misiones.

Myrmicinae: *Decapheidole*, *Allomerus*, *Tranopelta*, *Tranopeltoides*, *Carebara*, *Tetramorium* (género importado por el comercio), *Ochetomyrmex*, *Blepharidatta*, *Eucryptocerus*, *Basíceros*, *Daceton*, *Acanthognathus*, *Sericomyrmex*, en total 13 géneros, de los 36, o sea un 36 %.

Dolichoderinae: *Tapinoma* (género dudoso, quizá el estudio de las formas sexuales podría aclararlo, véase arriba (*Neoforelius*)).

Formicinae: *Gigantiops* y *Dendromyrmex*.

El número de especies comunes (75) llega al 24 %, lo que no es poco teniendo en cuenta la diferencia de las latitudes, que es de unos 25°. Ya esta comparación nos sugiere la idea de cierta homogeneidad en la que vamos a llamar *fauna mesófila brasileña*. Sus representantes dominan en el conjunto faunístico de Misiones y llegan, aunque en cantidad reducida, hasta la selva subtropical de Tucumán en el sur y hasta la costa del Caribe en el norte. Tenemos una extensa área donde el tipo dominante del ambiente ecológico, con sus cambios graduales, facilita las migraciones y el mantenimiento de un mismo tipo de fauna, en oposición a lo que

sucede con la fauna de la zona árida o con la fauna de la montaña, de las que vamos a hablar más adelante.

La palabra homogeneidad no debe ser tomada en sentido literal. Se trata más bien del mantenimiento de cierto *tipo* de composición de la fauna con diferencias de orden secundario, locales y regionales.

Otro fenómeno que llama nuestra atención en la fauna de Amazonas es el grado de diferenciación específica de las *hormigas arborícolas*. Los géneros propiamente arborícolas son: *Pseudomyrmex*, *Cephalotes*, *Eucryptocerus*, *Zacryptocerus*, *Paracryptocerus*, *Dolichoderus*, *Azteca*, *Leptothorax*, *Myrmelachista*, *Gigantiops*, *Allomerus*, mientras que algunos otros tienen especies facultativas u obligadamente arborícolas (*Pheidole*, *Solenopsis*, *Crematogaster*, en este género la mayoría de las especies son arborícolas, *Neoponera* y *Camponotus*). W. M. Wheeler en su trabajo póstumo dedicado a las hormigas neotropicales relacionadas con las plantas, menciona como especies arborícolas, *Anochetus emarginatus* Fabr., dos especies de *Odontomachus*, *Wasmannia auropunctata* Roger, *Apterostigma calverti* Wheeler, dos especies de *Iridomyrmex*, *Forelius brasiliensis* Forel (por lo general esta especie es una cazadora terrícola, habitante de lugares abiertos y bien soleados, muy frecuente en el Chaco), dos especies de *Prenolepis* y dos de *Brachymyrmex*. En los alrededores de Trinidad, Bolivia, en la cuenca superior del Amazonas, hemos encontrado una colonia de *Platythyrea angusta* Forel, debajo de la corteza de un árbol, adultos con cría, y allí mismo hemos podido observar las obreras de una especie de *Acromyrmex* (morfológicamente parecida a *lundi*) que corrían por el tronco llevando pedacitos de hojas, lo que permite suponer que la honguera estaba colocada en algún hueco del árbol a considerable altura sobre la superficie del suelo.

Las tierras llanas y bajas periódicamente inundadas, junto con la existencia de una cubierta arbórea tupida, representan una combinación de factores ambientales que favorece y hasta cierto grado estimula la conquista del piso arbóreo por parte de las hormigas. Es lo que los evolucionistas de habla inglesa llaman "challenge", — un reto, una oportunidad — que puede ser aprovechada o no por las hormigas, en nuestro caso particular. Y realmente las hormigas aprovechan esta oportunidad, unas en forma facultativa, su-

biendo a los árboles junto con su cría en casos de emergencia, manifestando así su alto grado de adaptabilidad, mientras que otras evolucionan formando grupos exclusivamente arborícolas y perdiendo el contacto inmediato con el suelo. Estos últimos grupos representan uno de los rasgos salientes de la fauna amazónica.

La distribución geográfica de los elementos arborícolas del valle del Amazonas es muy variable y cada grupo tiene sus caracteres individuales. Así, por ejemplo, el género *Azteca* es en la actualidad exclusivamente neotropical, aunque los restos fósiles encontrados en Florissant sugieren que se originó en el territorio de Norte América, retrocediendo luego hacia el sur y encontró en Sud América condiciones favorables para su desarrollo ulterior. Realmente el género *Azteca* es un grupo homogéneo y bien separado de otras *Dolichoderinae*. Otro género, *Dolichoderus*, también de la subfamilia *Dolichoderinae*, además de estar representado en las faunas neárticas y paleárticas se halla bien diferenciado en Sud América, de tal modo que algunos sistemáticos contemporáneos distinguen tres géneros distintos, *Dolichoderus* s. str., *Monacis* e *Hypoclinea* basándose principalmente en las estructuras morfológicas de las obreras.

Mientras que *Azteca* y *Dolichoderus* están más diferenciados precisamente en el valle de Amazonas, otros grupos arborícolas están igualmente o aún más diferenciados fuera de la cuenca amazónica, más hacia el sur, en parte en la zona extratropical.

Para concretar esta idea comparamos la fauna amazónica con la fauna de Agudos, São Paulo, Brasil, estudiada por el especialista mirmecólogo Dr. W. W. Kempf, a quien agradecemos los datos suministrados.

	Amazonas	Agudos
Cantidad de especies	357	260
Cantidad de géneros	72	68
Cantidades de especies por género:		
<i>Ponerinae</i> :		
<i>Platythyrea</i>	4	—
<i>Neoponera</i>	14	3
<i>Dorylinae</i> :		
<i>Eciton</i> s. str.	9	1
<i>Neivamyrmex</i>	13	14

	Amazonas	Agudos
<i>Pseudomyrmicinae:</i>		
<i>Pseudomyrmex</i>	32	20
<i>Myrmicinae:</i>		
<i>Pheidole</i>	16	18
<i>Crematogaster</i>	15	11
<i>Solenopsis</i>	8	12
<i>Procryptocerus</i>	7	4
<i>Paracryptocerus</i>	17	11
<i>Dolichoderinae:</i>		
<i>Dolichoderus</i>	26	3
<i>Azteca</i>	28	4
<i>Formicinae:</i>		
<i>Camponotus</i>	36	34
<i>Dendromyrmex</i>	6	—

Los géneros *Dolichoderus* y *Azteca* se destacan en primer término como géneros sustancialmente amazónicos, muy poco representados fuera de la zona tropical, ambos arborícolas. Ninguno de ellos llega hasta Tucumán. Es interesante que los dominantes de la zona árida son también *Dolichoderinae* (*Dorymyrmex*, *Forelius*, etc.) que, sin embargo, ya desde el principio, han tomado un camino evolutivo distinto, que los llevó a la conquista del desierto. Estos hechos nos manifiestan tanto la gran antigüedad de la subfamilia *Dolichoderinae* en Sud América, como su *radiación adaptativa* bien avanzada, con la separación neta de dos elementos faunísticos dentro de la misma subfamilia, uno mesófilo arborícola y otro xerófilo terrícola, filéticamente bien distanciados.

Tomando en consideración la diferenciación específica de *Dolichoderus* y *Azteca* en el valle del Amazonas, podemos aceptar la idea de que precisamente en esta área se halla actualmente el centro principal de evolución de estos dos géneros y que las especies encontradas en el territorio de la Argentina (las mismas especies que viven en el valle de Amazonas) pueden considerarse como elementos amazónicos de la fauna argentina.

El mismo razonamiento es válido con respecto a la tribu *Cephalotini*, recientemente monografiada por el Dr. Kempf y cuyo centro principal de desarrollo debe buscarse en el norte de nuestro conti-

nente y no en su parte austral. Los siguientes hechos hablan en favor de esta interpretación: 1) el género *Eucryptocerus* exclusivamente tropical con tres especies en el valle del Amazonas, 2) el género *Hypocryptocerus* endémico de Haití, 3) el género *Procryptocerus* bien desarrollado en la zona tropical y pobremente representado en el área subtropical (una sola especie en la Argentina), 4) la distribución del género *Paracryptocerus* con varias especies comunes para el valle del Amazonas, Agudos y el norte de Argentina, como lo podemos ver en el siguiente cuadro:

<i>Paracryptocerus:</i>	Amazonas	Agudos	Argentina
<i>minutus</i> Fabr.	x	x	x
<i>pusillus</i> Klug	x	x	x
<i>depressus</i> Klug	x	x	x
<i>eduarduli</i> Forel		x	
<i>grandinosus</i> F. Smith	x	x	x
<i>maculatus</i> F. Smith	x	x	x
<i>pinelli</i> Guérin		x	
<i>angustus</i> Mayr		x	
<i>conspersus</i> F. Smith		x	
<i>pilosus</i> Emery		x	
<i>pallens</i> Klug	x	x	x

Claro está que no podemos decir nada con respecto al lugar de origen y a las rutas migratorias de cada una de estas especies. Lo que sí podemos afirmar es que el centro de diferenciación de *Cephalotini* está actualmente en el valle del Amazonas y que algunas especies debido a su mayor adaptabilidad, cuyos mecanismos concretos no conocemos todavía, extienden sus áreas tanto hacia el sur como hacia el norte, hasta las zonas templadas. Una especie de *Paracryptocerus* fue encontrada en la provincia de Río Negro (Viedma), Argentina.

La situación de los géneros *Platythyrea* y *Neoponera*, politropical y evidentemente muy antiguo el primero, neotropical y relativamente moderno el último, debe ser estudiada. Lo mismo puede decirse con respecto a *Eciton* s. str. En la monografía de Th. Borgmeier (1955) encontramos datos informativos pero ninguna interpretación que permita explicar la relativa abundancia de especies de *Eciton* s. str. en el valle del Amazonas.

Los géneros *Pheidole*, *Crematogaster*, *Solénopsis* y *Camponotus* son casi cosmopolitas, especialmente el último, cuyas especies llegan más allá del círculo polar en el hemisferio boreal (Escandinavia) y hasta el Estrecho de Magallanes en Sud América. Tienen en el Nuevo y Viejo mundo centros importantes e independientes de desarrollo secundario, con radiación adaptativa más o menos acentuada en cada uno de los continentes, tanto dentro de los límites genéricos como dentro de los tribales, lo último en los casos de diferenciación avanzada.

Así por ejemplo, el género *Pheidole* en Sud América se halla representado tanto por las especies bio- y ecológicamente no especializadas, que viven en el suelo en ambientes desfavorables para la vida, que no requieren ninguna adaptación particular, como por las más o menos especializadas como las hormigas terrícolas granívoras, la terrícolas cazadoras, las arborícolas, o bien las que son más bien hipógeas, sin contar los parásitos sociales, que por su grado de divergencia morfológica se incluyen en géneros distintos. Mientras que las formas no especializadas encuentran el medio de vida más favorable en el ambiente húmedo tropical y subtropical, los ambientes fríos de las latitudes altas o los áridos requieren adaptaciones particulares y son poblados por formas más o menos especializadas. En ciertos casos hasta podemos seguir este proceso de evolución adaptativa acompañada por la extensión del área hacia los ambientes poco favorable.

Por ejemplo, *Pheidole bergi* Mayr, representativa de la fauna de la Pampa, es una hormiga cazadora más eficiente como tal que sus equivalentes mesófilos, es decir, *Pheidole fallax* Mayr o *Pheidole cordiceps* Mayr (= *nitidula* Em.), sustancialmente tropical la primera y extratropical la última. Lo mismo ocurre con las hormigas granívoras del grupo *Pheidole spininodis* Mayr. Mientras que las especies menos evolucionadas como granívoras viven en ambientes húmedos, *P. spininodis*, la más evolucionada en tal sentido sale fuera de este ambiente invadiendo áreas abiertas semi-áridas y áridas y llega a grandes alturas en la montaña.

Claro está que el ambiente del valle del Amazonas no es muy favorable para el desarrollo de los grupos *terrícolas* especializados, cazadoras o granívoras, formas que requieren espacios más o menos abiertos con vegetación herbácea dominante y es muy

probable que precisamente por eso la cantidad de especies de *Pheidole* encontradas en los alrededores de Agudos (18) es superior a la de las del valle del Amazonas (15).

La mayor diferencia entre el ambiente del Amazonas y el de los estados de San Paulo, Río de Janeiro, y Paraná consiste en que en el valle del Amazonas el ambiente físico es muy uniforme y la diferenciación de los nichos ecológicos depende de una muy compleja estratificación de la superestructura orgánica representada por la selva; en cambio en los territorios pertenecientes al antiguo escudo brasileño, el mismo ambiente anorgánico crea una gran cantidad de nichos ecológicos, aumentada aún por los efectos de la cubierta vegetal también diferenciada. Por eso el territorio del escudo brasileño posee, en principio, tal vez una mayor cantidad de nichos ecológicos, cuya existencia ofrece grandes oportunidades para la evolución, tanto más que las condiciones térmicas, debido a su poca altura sobre el nivel del mar, son favorables para las hormigas, en su mayoría insectos termófilos, y las condiciones hídricas (régimen de lluvias) no se oponen al desarrollo de sus actividades.

Esta idea es todavía una hipótesis que debe ser verificada. No podemos deslindar los papeles de la cuenca del Amazonas y del escudo brasileño en la evolución de lo que llamamos en forma convencional, la *fauna xerófila brasileña*, porque este tipo de fauna ocupa una enorme extensión que abarca, no solamente el territorio del Brasil, sino también partes de otros países, como Bolivia, Paraguay, Argentina (Misiones), Perú, Ecuador, Colombia, Venezuela y todas las llanuras del oeste, extendiendo su influencia a las partes colindantes de los Andes. Como ya hemos dicho en otra oportunidad, esta fauna difiere, además de su riqueza, por su relativa homogeneidad, de los conjuntos faunísticos muy distintos de la zona árida de Argentina y de la zona húmeda antartánica.

No podemos deslindar los papeles por el simple hecho de que el tipo relativamente poco variable de medio ambiente que favorece la existencia de los elementos mesófilos, facilita también las migraciones y el intercambio faunístico entre las distintas partes de esta enorme área.

Al mismo tiempo este tipo de ambiente resulta desfavorable para los elementos xerófilos, que no pueden franquear la barrera

de la selva. La fauna de la Caatinga, enclavada como una isla árida dentro del área húmeda es poco conocida todavía y pobre tanto en especies como en individuos, está compuesta por los inmigrantes de las áreas húmedas colindantes, poco modificados y muy distintos de los componentes de la fauna de la zona árida. La extensión reducida de la Caatinga, la poca densidad de población y su aislamiento de la zona árida influyen negativamente sobre la velocidad de la evolución y conducen a cierto estancamiento. Puede ser que en este caso la edad geológica del ambiente de la Caatinga no es suficiente como para contribuir al desarrollo de una fauna particular.

De todos modos, si aceptamos la idea de que el valle del Amazonas ofrece a las hormigas condiciones favorables para una evolución acelerada, no podemos negar lo mismo con respecto al sudeste subtropical de Brasil. (escudo brasileño), admitiendo sin embargo, que los factores de esta evolución acelerada pueden ser distintos, es decir, principalmente biosociales (el grado de diferenciación de la cubierta vegetal) en la cuenca del Amazonas y principalmente ambientales (diferencias de relieve y sus consecuencias) en el sudoeste del Brasil.

Al hablar de evolución acelerada nos basamos sobre todo en el aspecto más moderno de la fauna mesófila brasileña en comparación con las de la zona árida y del área húmeda austral (antártica), que se componen de elementos relativamente antiguos, como son *Pogonomyrmex* y *Dolichoderinae* en el primer caso. *Ephebomyrmex*, *Notomyrmex* y *Araucomyrmex* en el último. En otras palabras, interpretando los hechos de la distribución geográfica de las hormigas, llegamos a la conclusión de que la evolución prosigue en la zona tropical con un ritmo más ágil que en las áreas australes, menos extensas y menos favorables para la vida de las hormigas.

No tocamos aquí el problema de la aceleración evolutiva propiamente dicha, que está en discusión y que interpreta la evolución de la vida (y no la evolución filogenética) como una función exponencial del tiempo (Korzhibsky 1950, Kusnezov 1957, 1959).

El modernismo de la fauna mesófila tropical no es absoluto, pues dentro del área que ocupa no solamente las unidades siste-

máticas nuevas aparecen con más frecuencia y se desarrollan evolucionando con más facilidad (como son, por ejemplo, las *Cephalotini* o *Attini* entre las hormigas), sino que también los elementos antiguos, estancados en su desarrollo tienen más probabilidades de sobrevivir (como por ejemplo, *Heteroponera*, *Discothyrea* o *Amblyopone*) que en los ambientes adversos. Además las posibilidades de supervivencia aumentan más aún con la diversificación del ambiente biosocial, que permite, hasta cierto grado, disminuir el efecto adverso de la competencia, más acentuada en las áreas densamente pobladas.

Por todo eso la coexistencia de los elementos modernos y antiguos dentro de la zona húmeda tropical debe ser considerada como un fenómeno normal.

LA FAUNA DE CUBA

Cuba pertenece a la zona del Caribe y la composición de su fauna nos interesa subrayando cierta homogeneidad de la fauna continental y permitiendo aclarar ciertas cuestiones relacionadas con la zoogeografía de América del Sur.

La lista que sigue fue compuesta principalmente en base a los trabajos de W. M. Wheeler (1913, 1937), con algunas adiciones posteriores. Es muy probable que en la lista se hayan deslizado algunas fallas, particularmente en lo que a la sinonimia se refiere. Así, por ejemplo, en el trabajo de 1913 se menciona *Leptogenys maxillosa* F. Smith y en el de 1937 *L. punctaticeps* Emery. No hemos podido averiguar si son realmente dos especies distintas.

CERAPACHYNAE	<i>Leptogenys maxillosa</i> F. Smith
	<i>punctaticeps</i> Emery
<i>Cylindromyrmex darlingtoni</i> Wheeler	<i>Odontomachus haematodes</i> L.
PONERINAE	
	PSEUDOMYRMICINAE
<i>Thaumatomyrmex cochlearis</i> Creighton	<i>Pseudomyrmex elongatus</i> F. Smith
<i>Platythyrea punctata</i> F. Smith	„ <i>flavidulus</i> F. Smith
<i>Euponera succedanea</i> Roger	„ <i>latinodus</i> Mayr
<i>Proceratium micrommatum</i> Roger	„ <i>pallidus</i> F. Smith
<i>Ponera ergatandria</i> Forel	Observación: posiblemente <i>P. flavidulus</i> y <i>P. pallidus</i> representan variedades de color de una misma especie.
„ <i>opaciceps</i> Mayr	
„ <i>trigona</i> Mayr	

MYRMICINAE	
	" <i>poeyi</i> Wheeler
	" <i>porphyritis</i> Roger
<i>Pheidole androsana</i> Wheeler	" <i>punicans</i> Roger
" <i>cubaensis</i> Mayr	" <i>purpurata</i> Roger
" <i>fallax</i> Mayr	" <i>scabripes</i> Mann
" <i>megacephala</i> Fabr.	" <i>schwarzi</i> Mann
" <i>punctatissima</i> Mayr	" <i>squamifera</i> Roger
" <i>similigena</i> Wheeler	" <i>terricola</i> Mann
<i>Monomorium carbonarium</i> F. Smith	" <i>torrei</i> Aguayo
" <i>cinnabari</i> Roger	" <i>versicolor</i> Roger
" <i>floricola</i> Jerdon	" <i>violacea</i> Mann
" <i>pharaonis</i> L.	<i>Cyphomyrmex rimosus</i> Spinola
<i>Solenopsis geminata</i> Fabr.	<i>Mycocepurus smithi</i> Forel
" <i>globularia</i> F. Smith	<i>Trachymyrmex jamaicensis</i> André
" <i>corticalis</i> Forel	<i>Acromyrmex octospinosus</i> Reich.
<i>Spelaeomyrmex urichi</i> Wheeler	<i>Atta insularis</i> Guérin
<i>Cardiocondyla emeryi</i> Forel	<i>Crematogaster sanguinea</i> Roger
<i>Tetramorium guineense</i> Fabr.	" <i>steinheili</i> Forel
<i>Rogeria scabra</i> Weber	
<i>Paracryptocerus (Cyathomyrmex) varians</i> F. Smith	DOLICODERINAE
<i>Wasmannia auropunctata</i> Roger	<i>Iridomyrmex pruinosus</i> Roger
<i>Strumigenys alberti</i> Forel	<i>Conomyrma pyramica</i> Roger
" <i>gundlachi</i> Roger	<i>Tapinoma littorale</i> Wheeler
" <i>rogeri</i> Emery	" <i>melanocephalum</i> Fabr.
<i>Quadristriwna emmae</i> Emery	FORMICINAE
<i>Glamyromyrmex convexiceps</i> Santschi	<i>Prenolepis anthracina</i> Roger
<i>Macromischa affinis</i> Mann	" <i>fulva</i> Mayr
" <i>aguayoi</i> Wheeler	" <i>gibberosa</i> Roger
" <i>archeri</i> Wheeler	" <i>longicornis</i> Latr.
" <i>azteca</i> Wheeler	" <i>steinheili</i> Forel
" <i>barbouri</i> Aguayo	" <i>vididula</i> Nyl.
" <i>barroi</i> Aguayo	<i>Myrmelachista kraatzi</i> Roger
" <i>bermudezi</i> Wheeler	" <i>rogeri</i> André
" <i>brunneri</i> Mann	<i>Camponotus gilviventris</i> Roger
" <i>darlingtoni</i> Wheeler	" <i>inaequalis</i> Roger
" <i>dissimilis</i> Aguayo	" <i>micrositus</i> Wheeler
" <i>gundlachi</i> Wheeler	" <i>planatus</i> Roger
" <i>iris</i> Roger	" <i>ramulorum</i> Wheeler
" <i>lugens</i> Roger	" <i>riehli</i> Roger
" <i>manni</i> Wheeler	" <i>santosi</i> Forel
" <i>melanocephala</i> Wheeler	" <i>sphaeralis</i> Roger
" <i>myersi</i> Wheeler	" <i>sphaericus</i> Roger
" <i>platycnemis</i> Wheeler	" <i>thysanopus</i> Wheeler

La fauna de Cuba es sustancialmente *neotropical*, lo comprueban los géneros *Pseudomyrmex*, *Paracryptocerus*, *Wasmannia*, *Cypho-*

myrmex, *Mycocepurus*, *Trachymyrmex*, *Acromyrmex*, *Atta*, *Conomyrma* y *Myrmelachista*.

Sin embargo, los géneros aludidos, que pueden considerarse como autóctonos de América del Sur, están representados por unas pocas especies, a veces por una sola, de lo que se deduce que los elementos sudamericanos se hallan relativamente debilitados.

Se nota la presencia de un elemento particular —el género *Macromischa*, pobremente representado en el norte de América del Sur y propio de las islas del Caribe y América Central. El parentesco filético de *Macromischa* no está claro. Ordinariamente se lo coloca dentro de la tribu *Leptothoracini* insinuando tácitamente su probable derivación de este grupo bien diferenciado en el hemisferio boreal, tanto en América como en Eurasia. No hay ningún indicio que permita pensar que su origen es sudamericano. Lo único cierto es precisamente su gran diferenciación en las faunas del Caribe, diferenciación no solamente taxonómica, sino ecológica y por supuesto bionómica. Es decir que podemos observar en el género *Macromischa* el fenómeno llamado de radiación adaptativa.

Wheeler es uno de sus trabajos (1931, pp. 4-5) ofrece el siguiente panorama de radiación adaptativa refiriéndose a la nidificación de *Macromischa* y a las especies que se encuentran en varias partes de su área, no solamente a las cubanas.

Este autor distingue los siguientes tipos de nidificación:

- a) Nidos ovoidales de cartón colocados sobre árboles: *Macromischa sallei* Guérin;
- b) Nidos entre las hojas y en las raicillas de las *Tillandsia* epifíticas: *M. petiolata* Wheeler, *M. isabellae* Wheeler, *M. purpurata* Mann, *M. skwarrae* Wheeler, *M. flavitarsis* Skwarra, *M. annectens* Skwarra;
- c) Nidos en ramas huecas de árboles y arbustos: *M. flavitarsis* Wheeler, *M. fuscata* Wheeler, *M. isabellae* Wheeler, *M. purpurata* Mann, *M. azteca* Skwarra;
- d) Nidos en ramas muertas sobre el suelo: *M. squamifera* Mann;
- e) Nidos en los tallos huecos de juncos (sedges): *M. splendens* Wheeler, *M. allardycei* Mann;

- f) Nidos en la corteza y en la madera muerta caída al suelo: *M. subditiva* Wheeler, *M. flavitarsis* Wheeler, *M. affinis* Mayr;
- g) Nidos en las grietas de rocas calizas a menudo con entradas tubulares de cartón: *M. creightoni* (Creighton), *M. myersi* Creighton;
- h) Nidos en el suelo, bajo piedras, etc.: *M. pastinifera* Creighton.

Se ve que los nidos de *Macromischa* abarcan una amplia gama de microambientes manifestando en forma espectacular la radiación adaptativa dentro de un solo género. El caso de *Macromischa* merece un estudio profundo y detallado ya que ofrece la oportunidad de revelar ciertos aspectos de la evolución.

Para nosotros el caso de *Macromischa* es importante, primero por acentuar los rasgos particulares de la fauna de Cuba, relacionados, como es de suponer, con su aislamiento por el mar y segundo por subrayar aunque indirectamente el alto grado de integridad de la fauna mesófila brasileña, ya mencionada anteriormente.

Otro fenómeno de gran importancia es la considerable cantidad de especies importadas por el comercio, tales como *Tetramorium guineense*, *Cardiocindyla emeryi*, *Tapinoma melanocephalum*, algunas especies de *Monomorium* y *Prenolepis* pertenecen a este grupo de hormigas introducidas, que se adaptan fácilmente a nuevos ambientes, sobre todo cuando éstos se hallan modificados por el hombre.

El hecho de que las faunas isleñas, así como las de áreas aisladas dentro de masas continentales, sufren más que otras por las hormigas invasoras, que logran alterar drásticamente su composición original sustituyendo a los elementos indígenas (por ejemplo en Hawái), es bien conocido y la fauna de Cuba nos ofrece un ejemplo más.

Desgraciadamente en los trabajos mirmecológicos faltan ordinariamente los datos referentes al grado de dominancia (frecuencia y abundancia numérica) de las distintas especies, lo que permite precisar la importancia relativa de cada especie dentro de la comunidad. Esta falla debería ser subsanada en el futuro.

Aparentemente una considerable cantidad de las especies com-

ponentes de los conjuntos faunísticos isleños del área del Caribe y especialmente de las islas más pequeñas, son capaces de superar la barrera del mar. La fauna de Bimini en las Bahamas, con un total de 25 formas, contiene por lo menos 16 especies comunes con Cuba (Smith M. R., 1954, American Museum Novitates, 1671 : 1-16), y de las cuales siete se han encontrado en el valle del Amazonas.

FAUNA DE LAS ISLAS GALAPAGOS

Las islas Galápagos se hallan en la zona ecuatorial del Pacífico, son de origen volcánico y su superficie llega a unos 7.643 km². Las islas más grandes son Isabela o Albemarle con 4.275 km², Santa Cruz o Indefatigable con 1.020 km², Fernandina o Narborough con 650 km², San Salvador o James con 570 km² y San Cristobal o Chatham con 430 km², hay además unas 50 islas menores.

La fauna es muy pobre y se compone de las siguientes especies:

CERAPACHYINAE

Cylindromyrmex williamsi Wheeler

PONERINAE

Ponera beebei Wheeler

Odontomachus haematoda bauri Emery

MYRMICENAE

Pheidole williamsi Wheeler

" " var. *seymourensis* Wheeler

" sp.

Crémátogaster brevispinosa chathamensis Wheeler

Monomorium floricola Jerdon (importada)

" *pharaonis* L. (importada)

Solenopsis saevissima F. Smith

" *globularia* F. Smith

" " var. *pacifica* Wheeler

" " var. *rubida* Wheeler

" " var. *galapageia* Wheeler

Tetramorium guineense Fabr. (importada)

" *simillum* F. Smith (importada)

DOLICHODERINAE

Conomyrma pyramica albemarlensis Wheeler

Tapinoma melanocephalum Fabr. (importada?)

FORMIGINAE

- Prenolepis longicornis* Latr. (importada)
- „ *vididula guatemalensis* var. *itinerans* Forel
 - „ „ „ var. *edenensis* Wheeler
 - „ *fulva nesiotis* Wheeler
- Camponotus (Pseudocolobopsis) macilentus* F. Smith (Galápagos, isla Charles o Santa María).
- „ *macilentus* var. *albemarlensis* Wheeler (Isabela)
 - „ „ var. *altinota* Stitz.
 - „ „ var. *barringtonensis* Wheeler (Santa Fe)
 - „ „ var. *bindloensis* Wheeler (Marchena)
 - „ „ var. *castellanus* Wheeler
 - „ „ var. *duncanensis* Wheeler (Pinzón)
 - „ „ var. *hoodensis* Wheeler (Española)
 - „ „ var. *jacobensis* Wheeler (San Salvador)
 - „ „ var. *narboroënsis* Wheeler (Fernandina)
 - „ „ var. *pervicus* Wheeler
 - „ „ var. *sapphirinus* Wheeler
 - „ „ var. *vulcanalis* Wheeler (Isabela)
 - „ „ var. *wollebaecki* Stitz
- (*Myrmocladoecus*) *planus* F. Smith
- „ *planus* var. *fernandensis* Wheeler (Fernandina)
 - „ „ var. *fidelis* Wheeler (Santa Fe)
 - „ „ var. *hephaestes* Wheeler
 - „ „ var. *indefessa* Wheeler (Santa Cruz)
 - „ „ var. *isabelensis* Wheeler (Isabela)
 - „ „ var. *peregrina* Emery (San Cristóbal)
 - „ „ var. *pinsonensis* Wheeler (Pinzón)
 - „ „ var. *sansalvadorensis* Wheeler (San Salvador)
 - „ „ var. *santacruzensis* Wheeler (Santa Cruz)

Los géneros *Cylindromyrmex*, *Crematogaster* (la especie *brevispinosa* pertenece al subgénero neotropical *Orthocrema*), *Solenopsis*, *Conomyrma* y *Camponotus* (sus dos especies pertenecen a los grupos neotropicales) señalan el carácter neotropical de la fauna, lo que es natural por ser América del Sur el continente más próximo a las islas Galápagos.

Sin embargo, llama la atención la falta de los dominantes de la fauna mesófila brasileña y sus derivados, no solamente los arbóricolas (*Azteca*, *Dolichoderus*, *Cephalotini*, *Pseudomyrmex*), lo que tal vez se podría explicar por el carácter de la vegetación de las islas Galápagos, sino también los terrícolas, como son las hormigas podadoras (*Attini*), que, como ya hemos dicho antes, manifiestan gran

adaptabilidad a las distintas condiciones ambientales y que de llegar a las islas por una feliz coincidencia de circunstancias, seguramente podrían poblarlas.

En este sentido la fauna de Galápagos es muy "incompleta" y "unilateral", lo que es característico en muchas islas del Pacífico, y está relacionado con el elemento de casualidad que interviene en el proceso de colonización de las islas oceánicas.

Por otro lado, las formas que han logrado llegar a las islas, manifiestan la tendencia de formar unidades sistemáticas inferiores a especie, cosa que podemos observar en dos especies del género *Camponotus* que se diferenciaron originando variedades locales, que según la información muy insuficiente, son generalmente propias de una u otra isla.

Esta particularidad de la fauna de Galápagos llamó la atención ya desde la época del viaje de C. Darwin y un estudio detallado de la fauna mirmecológica tanto de las islas mismas como de las áreas más cercanas de América del Sur, podría aportar importantes datos como material complementario para la solución de problemas de carácter más general.

Una de las cuestiones pendientes es la antigüedad de la fauna sugerida por el alto grado de endemismo. Se podría obtener una respuesta de encontrarse allí así como en el continente restos fósiles de hormigas, hasta ahora casi desconocidos (*Ameghinoia* en la Patagonia, véase Viana y Haedo Rossi, 1957).

LA FAUNA DE LA PROVINCIA DE TUCUMAN

Incluimos este capítulo dedicado a la fauna de Tucumán porque el territorio de esta provincia (unos 22.000 km²) se halla bien diferenciado en lo que al ambiente anorgánico se refiere y representa la zona de contacto de conjuntos faunísticos distintos, como ser la *fauna chaqueña* en las llanuras del este, la *fauna de la selva subtropical* en las laderas exteriores de la montaña, la *fauna de los valles* en el interior de la región montañosa y la *fauna de las grandes alturas* (a más de 3.000 metros sobre el nivel del mar). La fauna chaqueña es la más rica en especies, luego sigue la fauna de la selva muy empobrecida en comparación con la selva subtropical de Misiones, después la fauna xerófila de los valles interiores

de composición muy particular, y finalmente la fauna de gran altura, la más pobre de todas y ligada a la fauna de los valles interiores por que en ambos casos el ambiente es árido.

En la lista que sigue, las especies más representativas para cada una de estas faunas están señaladas respectivamente:

- (Ch) — fauna chaqueña
- (S) — fauna de la selva subtropical
- (V) — fauna de los valles interiores
- (A) — fauna de grandes alturas

CERAPACHYINAE

Acanthostichus brevicornis Emery

PONERINAE

Amblyopone elongatum Santschi

Ericapelta egregia Kusnezov

Prionopelta bruchi Santschi

Paraprionopelta minima Kusnezov

Heteroponera dolo Roger (S)

Acanthoponera mucronata Roger (S)

Ectatomma edentatum Roger (S)

„ *permagnum* Forel

„ *quadridens* Fabr. (Ch)

Holcoponera brasiliensis Emery (S)

Gnamptogenys triangularis Mayr. (S)

„ sp.

Discothryrea neotropica Bruch

Typhlomyrmex pusillus Emery

Neoponera villosa Fabr. (S)

Pachycondyla striata F. Smith (S)

Ponera opaciceps Mayr.

„ *trigona* Mayr

„ sp.

Anochetus altisquamis Mayr

„ *mayri australis* Emery

Odontomachus haematodes L.

DORYLINAE

Neivamyrmex bruchi Forel

„ *carettei* Forel

„ *diversinode* Borgmeier

„ *lieselae* Forel

„ *pertyi* Shuck.

- „ *pseudops* Forel
- „ *romandi* Shuck.
- „ *shuckardi* Emery
- „ *sulcatus* Mayr
- „ *swainsoni* Shuck.

PSEUDOMYRMICINAE

- Pseudomyrmex denticollis* Emery (Ch)
- „ *gracilis* Fabr.
- „ *maculatus* F. Smith
- „ *pallidus* F. Smith
- „ *solisi* Santschi

MYRMICINAE

- Ephebomyrmex naegeli* Forel (Ch)
- Pogonomyrmex uruguayensis* Mayr (Ch)
- „ *brevibarbis niger* Santschi (V)
- „ *cunicularius* Mayr (Ch)
- „ *laticeps* Santschi (V)
- „ *longibarbis* Gallardo (A)
- Elasmopheidole aberrans* Mayr
- „ *lilloi* Kusnezov
- „ *subaberrans* Kusnezov
- „ *taurus* Emery
- Pheidole bergi* Mayr (V)
- „ *bruchi* Forel
- „ *carapunco* Kusnezov (S —zona superior de la vegetación arbórea representada por el bosque de *Alnus*, aliso, 2.000-2.500 metros sobre el nivel del mar).
- „ *cordiceps* Mayr (*nitidula* auctorum)
- „ *descolei* Kusnezov
- „ *fallax* Mayr (Ch)
- „ *fimbriata* Roger (S)
- „ *flavens* Roger
- „ *lemur rochai* Forel
- „ *obtusopilosa* Mayr
- „ *radoszkówskii* Mayr (S)
- „ *scapulata* Santschi
- „ *silvestrii* Emery (S)
- „ *spininodis* Mayr (Ch, S, A)
- „ *strobili* Mayr
- „ *triconstricta* Forel
- „ *vallifica* Forel
- „ sp.
- Crematogaster brevispinosa* Mayr (S, Ch)
- „ *bruchi* Forel

- ” *corticicola* Mayr (S)
- ” *distans* Mayr
- ” *euterpe* Santschi
- ” *iheringi* Forel
- ” *polymnia* Santschi
- ” *quadriformis* Roger (Ch, S)
- ” *rudis* Emery
- ” *rugiceps* Forel
- ” *scapamaris* Santschi
- ” *victima* F. Smith
- ” sp. (nº 2710)
- Oxyepoecus inquilinus* Kusnezov
- ” *minutus* Kusnezov
- Oedaleocerus angulatus* Emery (Ch, *Solenopsis angulatus*
auctorum)
- Solenopsis clytemnestra* Emery
- ” *metanotalis* Emery
- ” *minutissima* Emery
- ” *saevisima* F. Smith (Ch, S, V)
- ” *wasmanni* Emery (Ch)
- ” *granivora* Kusnezov (V)
- ” sp.
- Synsolenopsis egregia* Kusnezov
- Bisolenopsis zina* n. sp. (in litt.)
- Lilidris metatarsalis* Kusnezov
- Brownidris argentinus* Kusnezov
- Carebarella bicolor* Emery
- Oligomyrmex bruchi* Santschi
- Leptothorax asper* Mayr (S)
- ” *echinatinodis* Forel (S)
- Rogeria minima* Kusnezov
- ” sp.
- ” sp. (tres tipos de machos, uno de los cuales debe
corresponder a *Rogeria minima*).
- Wasmannia auropunctata* Roger
- ” *sulcaticeps* Emery
- Paracryptocerus bivestitus* Santschi
- ” *bruchi* Forel
- ” *iheringi* Emery
- ” *liogaster* Santschi
- ” *maculatus* F. Smith
- ” *minutus* Fabr.
- ” *pinelii* Guérin
- ” *pusillus* Klug
- Chelystruma lilloana* Brown
- Rhopalothrix kusnezovi* Brown & Kempf
- Strumigenys hindenburgi* Forel
- ” *louisianne* Roger

Myrmicocrypta sp.*Apterostigma pilosum* Mayr*Mycetarotes parallelus* Emery*Cyphomyrmex cochunae* Kusnezov (S)" *quebradae* Kusnezov (S)" *rimosus* Spinola (Ch)" *vallense* Kusnezov*Mycetophylax cristulata* Santschi" *emeryi* Forel*Trachymyrmex cordovanus* Bruch" *pruinosis* Emery" *tucumanus* Forel*Acromyrmex aspersus* F. Smith" *fracticornis* Forel" *hispidus* Santschi (S)" *lobicornis* Emery (Ch, V)" *lindi* Guérin (Ch)" *rugosus* F. Smith (S)" *striatus* Roger (Ch)*Pseudoatta argentina* Gallardo*Atta vollenweideri* Forel (Ch)

DOLICHOBERINAE

Conomyrma pyramica Roger" *wolffhügeli* Forel*Biconomyrma bitubera* Santschi (Ch)" *breviscapis* Forel" *brunnea* Forel (S)" *thoracica* Santschi (Ch)*Dorymyrmex baeri* André (A)" *exsanguis* Forel (Ch)" *ensifer* Forel (V)" *flavescens* Mayr (V)" *joergenseni* Bruch (A)" *morenoi* Bruch (V)" *planidens* Mayr (V, médanos)*Spinomyrma bruchi* Forel (Ch, V)" *ebenina* Forel (Ch, V)*Forelius albiventris* Forel (Ch)" *breviscapus* Forel" *chalybaeus* Emery (V)" *macrops* Kusnezov" *nigriventris* Forel" *grandis* Forel*Neoforelius tucumanus* Kusnezov*Iridomyrmex humilis* Mayr (S)*Amyrmex golbachii* Kusnezov

FORMICINAE

- Brachymyrmex bruchi* Forel
 „ *heeri* Forel (S)
 „ *longicornis* Forel
 „ *patagonicus* Mayr
Rhizomyrma sp.
Myrmelachista nodigera Mayr
Prenolepis fulva Mayr
 „ *silvestrii* Emery
Camponotus blandus F. Smith (Ch)
 „ *bonariensis* Mayr
 „ *borellii* Emery (S)
 „ *bruchi* Forel (A)
 „ *leydigi* Forel (S)
 „ *mus* Roger (Ch, V, S)
 „ *propinquus* Mayr (S)
 „ *punctulatus* Mayr (Ch, S, V, A)
 „ *rufipes* Fabr. (S)
 „ *sexguttatus* Fabr. (S)
 „ *substitutus* Emery (Ch)

Agrupando las especies de hormigas de Tucumán en cuatro categorías de acuerdo con sus características ecológicas, lo que en rasgos generales coincide con la subdivisión en cuatro faunas distintas, tenemos aproximadamente en cada grupo las siguientes cantidades de especies:

- a) Especies *mesófilas* mega y mesotérmicas (componentes de la fauna de la selva y sus derivados secundarios, así como los elementos de la fauna chaqueña que viven en la proximidad del agua en ambientes que no sufren los efectos de la sequía): 120.
- b) Especies más o menos tolerantes con respecto a la sequía, en su mayoría megatérmicas (elementos propios de la fauna chaqueña): 70.
- c) Especies *xerófilas*, mega y mesotérmicas (elementos propios de la fauna de los valles del interior): 25.
- d) Especies *xerófilas* meso y microtérmicas (elementos de la fauna de las grandes alturas): 12.

La suma de las cifras parciales es mayor que el número total de especies conocidas en la provincia de Tucumán porque hay especies

ecológicamente polivalentes que se incluyen en más de una categoría. Así por ejemplo, *Camponotus punctulatus* puede ser encontrada en todas partes, hasta en el límite superior del área de las hormigas, y manifiesta tendencias hacia la formación de razas, tendencias que merecen un estudio detallado.

Aunque estas cifras son muy aproximadas, dan una idea del grado de diferenciación de los conjuntos faunísticos de acuerdo con las condiciones del ambiente. Esquemmatizando más aún podemos dar la siguiente relación: a-10, b-6, c-2, d-1. Esto significa que el ambiente permanentemente favorable se caracteriza por una mayor diferenciación de la fauna; la intervención de la sequía, que crea, aunque temporariamente, un medio desfavorable, reduce la cantidad de las especies a unos 0,6 de lo "normal", eliminando las especies que no toleran cambios ambientales; la sequía permanente interrumpida tan sólo por las lluvias accidentales reduce la cantidad de especies a 0,2 de lo normal y, finalmente, la acción simultánea de la sequía y de las temperaturas bajas la reduce hasta 0,1 y menos aún, hasta que con el progresivo empeoramiento de las condiciones ambientales las hormigas desaparecen por completo. El límite altitudinal de las hormigas en el noroeste de Argentina se halla a unos 4.500 metros sobre el nivel del mar o a un poco más (el Sr. O. Budin trajo una muestra de *Bhachymyrmex* sp. que vivían a los 4.600 metros de altura en la provincia de Jujuy).

Las condiciones ambientales tienen su repercusión no solamente en la cantidad de especies, sino también en la densidad de población. En el ambiente de la selva el censo de la población es extremadamente difícil, porque muchas hormigas viven escondidas tanto en el suelo como en las plantas, de tal modo que a menudo no es fácil advertir la presencia de una populosa colonia aún pasando junto a ella, salvo en los casos en que los nidos tengan construcciones que llamen la atención del observador. Además, en la selva, la vida de las hormigas se desarrolla en varios pisos, lo que dificulta más aún su observación.

En la zona semiárida la situación es mucho más favorable. La vida de las hormigas se desarrolla, en la mayoría de los casos, si no exactamente en un plano horizontal, por lo menos en relación con la superficie del suelo, excepto cuando se trata de especies arborícolas.

En base a las observaciones hechas en el jardín del Instituto Miguel Lillo en Tucumán, podemos estimar la densidad de población en el ambiente de la selva, alterada secundariamente por el hombre, en 1-5 millones de individuos por hectárea. La cifra puede parecer exagerada. Hemos excavado en el jardín del Instituto Miguel Lillo un nido de *Solenopsis wasmanni* y coleccionámos en pocas horas unos 26 mil ejemplares, se los contó con el fin de obtener el porcentaje de soldados. La colonia era muy populosa y a simple vista los 26.000 individuos contados correspondían a no más de 1/10 parte de su población. La colonia ocupaba una superficie de no más de 10 metros cuadrados. Bünzli (1935) estudiando la biología de *Rhizomyrma* en la Guayana Holandesa llegó a la conclusión de que una sola colonia de esta pequeña hormiga hipogea puede tener varios millones de individuos. Una colonia de *Cephalotès atratus*, hormigas de gran tamaño, que ocupaba un solo árbol de lapacho en Loreto, Misiones, tenía de acuerdo con el porcentaje de individuos coleccionados, determinado visualmente, por lo menos 6-7.000 componentes individuales.

Todos estos datos permiten pensar que la cifra de 1 millón por hectárea en un ambiente favorable para la vida de las hormigas, no solamente no es exagerada, sino que más bien representa un mínimo. Un millón por hectárea corresponde a 100 individuos por metro cuadrado. Observando las actividades de las hormigas en la zona chaqueña de la provincia de Tucumán (cuenca de Tapia) en distintos años y en varias estaciones, hemos llegado a la conclusión de que no solamente la densidad de población es considerable, sino que las poblaciones son relativamente estables, considerando naturalmente no las colonias individuales sino la distribución de las especies dentro de un área determinada. Las mismas especies dominantes pueden observarse de un año a otro.

En este sentido la situación de las especies de la selva es un tanto distinta. Mientras algunas de ellas, que viven en sitios bien protegidos de los cambios ambientales, donde no hay ni déficit ni exceso de humedad, se caracterizan por la relativa estabilidad de sus poblaciones (*Gnamptogenys triangularis*), otras especies, que viven en sitios expuestos a los cambios ambientales, tienen poblaciones fluctuantes, algunos años abundan y desaparecen en otros. En los años 1948 y 1949 *Camponotus rufipes* y *Conomyrma brunnei*

eran muy comunes en la Sierra de San Javier, cerca del límite altitudinal de la vegetación arbórea y luego desaparecieron aparentemente por completo. De que se trata, realmente no es posible decirlo, puede ser un cambio progresivo o también una fluctuación, que por su parte puede depender de factores ambientales o biosociales o de su combinación. En el mismo jardín del Instituto Miguel Lillo la población de las hormigas está fluctuando y por ejemplo *Solenopsis wasmanni*, abundante hace unos cinco años ya no se encuentra más. Lo mismo ocurrió con *Forelius nigriventris* que es actualmente muy rara, mientras que *Rhizomyrma* no había sido observada antes de la primavera de 1957.

Puede observarse una densidad considerable de población hasta unos 3.000 metros sobre el nivel del mar. Así sucede en el Infiernillo, por el camino de Tafí del Valle a Santa María, donde las formas de alturas medias, que viven en el ambiente de la estepa de montaña (aunque esta fisonomía es un tanto distinta de la de las estepas de Ucrania), tales como *Synsolenopsis egregia* o *Forelius grandis*, se encuentran con las especies de gran altura como *Pogonomyrma longibarbis* o *Dorymyrma baeri* dando un carácter singular a la fauna de este sitio.

A partir de los 3000 metros sobre el nivel del mar la densidad de población va disminuyendo y ya a unos 3600-3700 metros sólo se encuentran colonias aisladas, ordinariamente escondidas bajo piedras, de *Camponotus bruchi*, *Pogonomyrma longibarbis*, *Dorymyrma baeri* y algunas especies más.

La diversidad de la fauna y la densidad de población del ambiente mesófilo sugieren que precisamente es este el más favorable para la evolución de las hormigas, mientras que las grandes alturas (así como las tierras australes áridas de la Patagonia) representan en este sentido zonas marginales. El cambio progresivo y paulatino de las condiciones ambientales desde la zona ecuatorial hasta la selva subtropical de Tucumán (aproximadamente 28° lat. S) facilita el intercambio faunístico y explica el hecho de que el 20 % de las especies componentes de la fauna tucumana se encuentra también en el valle del Amazonas. No podemos afirmar que en este caso haya influencia unilateral por parte del poderoso centro tropical y se puede admitir como más probable un intercambio recíproco, en

particular porque la diferenciación de ciertos grupos, precisamente en el área extratropical (*Pheidole*, *Solenopsis* y *Dolichoderinae*) comprueba su carácter de importante centro de evolución.

El territorio de la provincia de Tucumán es interesante, además de otras cosas, por la posibilidad de constatar las "olas" migratorias consecutivas, que parten del ambiente mesófilo tropical y subtropical, y se dirigen hacia los ambientes templados. Dos géneros de hormigas son especialmente instructivos en este sentido: *Wasmannia* y *Prenolepis*. La especie más común del género *Wasmannia*, cuya área se extiende desde el norte de Argentina hacia el norte a través de toda América del Sur cisandina, hasta las islas de América Central y secundariamente hasta Florida, en EE. UU. Es una especie mesófila que anida en el suelo y forma colonias muy populosas. Las obreras de esta especie son monomorfas y muy pequeñas, mientras que las hembras y machos son desproporcionadamente grandes. En Argentina, esta especie se encuentra en las provincias del Litoral, en Misiones, este del Chaco y Formosa, así como en la selva tropical del noroeste. Su presencia en el oeste semiárido del Chaco no está confirmada todavía.

Otras dos especies argentinas son: *Wasmannia sulcaticeps* Emery, que se encuentra esporádicamente en la selva de montaña a una altura de 1.500 a 2.500 metros sobre el nivel del mar, en algunas partes de las sierras de Córdoba, así como en el norte de la provincia de Buenos Aires, y *Wasmannia williamsoni* Kusnezov, encontrada una sola vez en la zona del monte de caldén, al oeste de General Pico en la provincia de La Pampa.

El área discontinua de *W. sulcaticeps* corresponde a la zona marginal de *W. auropunctata*. Esta última especie se extiende progresivamente, relegando a *W. sulcaticeps* a los lugares todavía no ocupados por ella.

¿Cuál es la causa de tal interpretación? A. Forel en uno de sus trabajos publicado en el año 1893 (Trans. Ent. Soc. London, p. 383) se refiere a las anotaciones de H. H. Smith, quien coleccionó otra especie, *Wasmannia sigmoidea* Mayr, en la isla St. Vincent, y menciona que esta especie vive en los mismos sitios que *Wasmannia auropunctata*, encontrándose restos de hormigas muertas pertenecientes a las dos especies debajo de una misma piedra, co-

mo consecuencia de peleas en las que *Wasmannia auropunctata* sale victoriosa por su superioridad numérica.

No podemos confirmar que las hormigas de *W. auropunctata* y *sulcaticeps* pelean entre sí. La competencia no significa lucha en el sentido literal de la palabra. Lo importante es que las hembras de *Wasmannia sigmoidea*, *sulcaticeps* y *williamsoni* son pequeñas y sus colonias poco populosas, mientras que *Wasmannia auropunctata* es la única especie del género con hembras grandes, colonias muy populosas y cuya área ocupa gran parte del continente, extendiéndose además fuera de sus límites. La frecuencia de esta especie señala que *Wasmannia auropunctata* que dispone de hembras muy prolíficas tiene una ventaja biológica frente a las otras especies de este género, de área más limitada y cuya frecuencia no puede competir con la de *W. auropunctata*. Las hembras desproporcionadamente grandes representan sin duda en este caso una adquisición evolutiva relativamente moderna y ventajosa para la especie. El porqué de los machos también grandes no está claro. En varios grupos existe una tendencia bien marcada a la producción de machos pequeños, en número muy superior con respecto al número de hembras (*Solenopsis*, *Crematogaster*, *Camponotus*, etc.), lo que tiene un profundo significado biológico.

Los machos de *W. auropunctata* constituyen una excepción tanto por su tamaño y el desarrollo excesivo del aparato copulativo munido de largos apéndices ($2/3$ del largo total del abdomen, hecho anotado por Forel ya en el año 1893), encorvados hacia abajo y un poco dilatados hacia el ápice, como por su comportamiento durante el vuelo nupcial; mientras las hembras salen de sus nidos de día, a veces en grandes cantidades y permanecen largo tiempo posadas sobre plantas, los machos vuelan de noche y a menudo son atraídos por la luz.

El género *Prenolepis* nos presenta un caso análogo. En Argentina hay dos especies, una de las cuales, *Prenolepis fulva* Mayr, tiene hembras desproporcionadamente grandes (los machos en este caso son relativamente pequeños), su área se extiende a través de toda la región tropical y subtropical y son frecuentes en la mayor parte de la misma; la otra, *Prenolepis silvestrii* Emery, con hembras pequeñas, colonias menos populosas y área discontinua en la zona marginal del área de *Prenolepis fulva*.

Interpretamos estos dos casos en el sentido de que las especies más modernas y perfeccionadas (en este caso se trata de mayor intensidad de proliferación, comprobada por la populosidad de sus colonias y relacionada con el tamaño de la hembra) originarias de la zona cálida, tropical o subtropical, tratan de ensanchar sus áreas aprovechando las oportunidades que les brinda el ambiente y poniéndose en contacto con las especies menos modernas (*Wasmannia sulcaticeps* y *Prenolepis silvestrii* respectivamente), sus competidoras naturales, lo que conduce a la reducción de las áreas de estas últimas.

Los hallazgos repetidos en Tucumán de *Prenolepis silvestrii* durante el vuelo nupcial, en cantidades fluctuantes de un año a otro, sugiere la idea de que cuando una especie avanza lentamente y la otra retrocede progresivamente, el proceso no puede ser interpretado en forma unilateral, en realidad es más complicado. El avance de *Wasmannia auropunctata* y *Prenolepis fulva* contemplado en su perspectiva histórica puede ser concebido solamente como resultante de avances y retrocesos parciales, relacionados en cada oportunidad con los cambios ambientales, biosociales y con la dinámica de población de cada una de las especies. La evolución no es un proceso "lineal" sino algo mucho más complicado.

La provincia de Tucumán no es muy propicia para estudiar este tipo de fenómeno porque la influencia de la fauna mesófila tropical está muy debilitada por la distancia que la separa de los principales centros de evolución intensa. Sería muy conveniente estudiar desde este punto de vista la zona marginal de los Andes en las latitudes más bajas, en las Yungas de Bolivia o en la Montaña de Perú, donde deben ser más abundantes los casos similares a estos y tal vez más ilustrativos.

El territorio de la provincia de Tucumán no puede ser concebido solamente como "receptor" de los elementos faunísticos originados en otras partes y que llegan desde afuera, pues hay indicios de que la evolución de las hormigas prosigue activamente también en el noroeste de Argentina.

Uno de tales indicios es el caso del género *Forelius*, que se caracteriza por su mayor diferenciación precisamente en el noroeste de Argentina. Las especies de *Forelius* viven en terrenos abiertos y por eso no se encuentran en la selva propiamente dicha, pero

en los claros dentro de la zona de selva pueden ser dominantes. En cada uno de los otros tipos de ambiente se presentan especies del género *Forelius*. En la zona chaqueña son muy frecuentes *Forelius albiventris* y *F. nigriventris*, en los valles interiores *F. chalybaeus*, en los claros de la zona boscosa *F. grandis* y a grandes alturas *Forelius andinus* Kusnezov (especie todavía no encontrada en la provincia de Tucumán). Por ser la evolución una función del tiempo, la diferenciación ecológica y geográfica (formas locales y regionales) deben ser consideradas como manifestación del desarrollo autóctono. Una migración relativamente reciente no puede producir tal diferenciación. Un argumento más en favor del desarrollo autóctono de *Forelius* en el noroeste de Argentina lo representa también *Forelius rufus* Gallardo, uno de los dominantes del conjunto faunístico del valle de Humahuaca.

En el género *Pheidole*, el grupo *spininodis* tiene especies propias para ciertos ambientes del noroeste. Una de ellas es *Pheidole silvestrii* Emery, que vive en la selva como hormiga granívora y representa una "anticipación" del tipo que llegó a su máxima expresión en *Pheidole spininodis* Mayr, especie ecológicamente polivalente que conquistó varios tipos de ambiente. Otra especie del mismo grupo es *Pheidole carapunco* Kusnezov, la menos evolucionada dentro del grupo *spininodis*, con hembras y soldados relativamente pequeños y colonias menos populosas que las de *P. spininodis*. Es una especie mesófila que anida en el suelo en los bosques de aliso (*Alnus*) y que hasta ahora fue encontrada en los lugares donde crece aliso (norte de la provincia de Catamarca, El Suncho, provincias de Tucumán y Salta).

El relativo primitivismo de las especies mesófilas a la par de una especie polivalente con caracteres secundarios como es *Pheidole spininodis*, sugiere la idea de que las hormigas granívoras del grupo *spininodis* comenzaron su desarrollo como mesófilas y que llegaron progresivamente a un mayor control del ambiente, aumentando su adaptabilidad y conquistando sitios menos favorables. La gran extensión del área de *P. spininodis* y las diferencias relativamente reducidas entre las poblaciones locales (especiación incipiente) que se encuentran desde las llanuras del Chaco occidental hasta por lo menos 4.000 metros sobre el nivel del mar, en el Altiplano, permiten pensar que se trata realmente de una difusión relativamente muy moderna.

El género *Crematogaster* nos presenta al lado de especies muy frecuentes y ampliamente distribuidas en Sud América, como son *C. brevispinosa* (arborícola) y *C. quadriformis* (terricola), algunas especies raras y de distribución limitada, que pueden ser interpretadas como especies autóctonas de esta región. Estas especies son *C. euterpe*, *polymnia* y *scapamaris* y pertenecen al subgénero *Neocrema*, que se caracteriza por el tamaño relativamente pequeño de sus hembras, mientras que las de las dos especies dominantes mencionadas anteriormente son grandes. No podemos decir que precisamente el noroeste de Argentina es un centro de diferenciación de este grupo de especies, porque otras especies del mismo grupo, todas más o menos raras (y en parte no descritas todavía) pueden ser encontradas en varias regiones del norte de Argentina.

Las diferencias específicas de *C. euterpe*, *polymnia* y *scapamaris* son lo suficientemente grandes como para poder admitir que se trata de una especiación bien avanzada, mientras que el carácter bastante uniforme de las poblaciones de *C. brevispinosa* sugiere una invasión relativamente reciente (en cambio, en el Litoral las poblaciones de *C. brevispinosa* son muy variables). Tenemos relaciones hasta cierto grado similares a las de *Wasmannia* y *Prenolepis*, invasión de los elementos más modernos acompañada por el retroceso de los grupos autóctonos menos adaptables que sobreviven ocupando nichos ecológicos particulares.

El género *Cyphomyrmex* está representado en la provincia de Tucumán por cuatro especies, de las cuales *Cyphomyrmex rimosus*, que es bastante variable, se encuentra en la mayor parte del continente y en varios tipos de ambiente, llegando a ser una de las dominantes, mientras que otras tres, *Cyphomyrmex cochunae*, *quebradae* y *vallense*, son mesófilas y tienen áreas reducidas, aunque pueden ser bastante frecuentes dentro de su habitat. El territorio de la provincia de Tucumán representa evidentemente una parte del área de mayor diferenciación del género *Cyphomyrmex*.

Sin embargo, en el caso de Tucumán no se puede decir con certeza si se trata realmente de elementos autóctonos, o relegados de sus áreas anteriores más amplias a los refugios actuales. La selva de Tucumán no tiene una comunicación ininterrumpida con la selva tropical, por lo que la migración resulta un tanto difícil y los elementos relictuales tienen la posibilidad de sobrevivir en

áreas aisladas. Uno de tales refugios para elementos mesófilos relictuales lo representa un grupo montañoso de un poco más de 2.000 m de altura, situado al norte de la ciudad de Tucumán y separado del macizo de la selva por la cuenca semiárida de Tapia (sierras de Medina y del Campo).

Se puede sospechar que el territorio de la provincia de Tucumán tiene importancia como centro de diferenciación para otros grupos más, tales como *Acromyrmex* y *Solenopsis* por un lado, y los géneros encontrados hasta ahora solamente en Tucumán, tales como *Paraprionopelta*, *Lilidris* y *Amyrmex*, por el otro. El género *Acromyrmex* está representado en Tucumán por 7 especies, lo que, es mucho, tomando en consideración que la cantidad total llega a un poco más de 20 especies, y sin embargo todas tienen áreas más o menos extensas y ninguna de ellas puede ser considerada como autóctona. La existencia de estas especies en el territorio de la provincia está relacionada con el alto grado de diferenciación ambiental, única en Argentina: monte chaqueño, selva subtropical, desierto, grandes alturas...

El género *Solenopsis* está todavía poco estudiado, y al mismo tiempo, está rodeado por un "enjambre" de géneros colindantes (*Lilidris*, *Synsolenopsis*, *Bisolenopsis*), lo que permite pensar que todo el grupo tiene raíces profundas en el norte de Argentina, y de varias unidades sistemáticas "experimentales" que han aparecido dentro de esta área, sobreviven en calidad de relictos por lo general raros y ubicados dentro de los nichos ecológicos particulares. Antes de llegar a ciertas conclusiones es necesario dedicar varios años a la recolección y observaciones sistemáticas e intensas.

Con respecto al último grupo tampoco se puede decir algo determinado. Todos sus componentes son raros.

LA FAUNA DE LA ZONA ÁRIDA ARGENTINA

En el territorio de Argentina la zona árida representa una franja de dirección casi norte-sur, que se extiende desde las mesetas y los valles de la Patagonia oriental, a través de las provincias de Mendoza, San Juan, La Rioja, Catamarca, regiones occidentales de las provincias de La Pampa y Córdoba, oeste de Tucumán y de

Salta, desde donde pasa al Altiplano de Salta y Jujuy y luego al Altiplano de Bolivia.

La fauna de esta zona es relativamente pobre y de una composición singular, muy distinta de la composición de la fauna mesófila brasileña. No incluimos en esta zona los desiertos de la costa del Pacífico en el territorio de Chile y Perú, porque se halla separada de la zona árida argentina por la barrera de los Andes sin que existan vinculaciones inmediatas entre ambas y por ser la costa del Pacífico todavía muy poco conocida desde el punto de vista mirmecológico. De todos modos podemos anticipar que la costa del Pacífico tiene una fauna muy distinta de la xerófila de Argentina.

Esta fauna se compone de las siguientes especies:

PONERINAE

Ectatomma quadridens Fabr.

DORYLINAE

Eciton dulcius Forel (Guayapa, La Rioja)

Neivamyrmex bruchi Forel (obrero)

„ *carettei* Forel (obrero)

„ *lieselae* Forel (sólo machos; Mendoza)

„ *pertyi* Shuck.

„ *spinolae* Westwood (sólo machos; Iliar, La Rioja)

„ *sulcatus* Mayr (sólo machos; Mendoza)

„ *swainsoni* Shuck. (sólo machos; Belén, Catamarca)

Observaciones: 1) En la monografía de Borgmeier (1955) figura también *Labidus praedator* F. Smith como procedente de La Rioja, lo que es improbable.

2) Algunos de los machos mencionados arriba corresponden a las obreras de *bruchi* y *carettei*, mientras que otros, por ser excelentes voladores pueden llegar de otras regiones.

PSEUDOMYRMICINAE

Pseudomyrmex denticollis Emery (especie terrícola muy frecuente en el norte)

„ *flavidulus* F. Smith (arborícola)

„ *muticus* Mayr (arborícola)

MYRMICINAE

Pogonomyrmex breviparbis Emery

„ *breviparbis silvestrii* Emery

- „ *brevibarbis niger* Santschi
 „ *inermis* Forel (desde Mendoza hacia el este hasta Bahía Blanca en el sur de la provincia de Buenos Aires).
 „ *atratus* Santschi
 „ *carbonarius* Mayr
 „ *catanilensis* Gallardo
 „ *laticeps* Santschi
 „ *longibarbis* Gallardo
 „ *longibarbis andinus* Kusnezov
 „ *meridionalis* Kusnezov
 „ *meridionalis leonis* Kusnezov
 „ *pronotalis* Santschi
 „ *rastratus* Mayr
 „ *variabilis* Santschi
 „ *vermiculatus* Emery
Elasmopheidole aberrans Mayr
Pheidole bergi Mayr
 „ *goetschi* Santschi
 „ *spininodis* Mayr
 „ *wolfringi* Forel
Crematogaster quadriformis Roger
 „ *brevispinosa* Mayr (arboricola)
Oedaleocerus angulatus Emery
Solenopsis saevissima F. Smith
 „ *interrupta* Santschi
 „ *metanotalis* Emery
 „ *parva* Mayr (? , especie dudosa)
Mycetophylax emeryi Forel
 „ *cristulata* Santschi
Paramycetophylax bruchi Santschi
Cephomymex rimosus Spinola
omyrmex aspersus F. Smith
 „ *fracticornis* Forel
 „ *lundii* Guérin
 „ *lobicornis* Emery
 „ *striatus* Roger
Atta vollenweideri Forel (Gonçalves admite que se trata de una especie distinta)

DOLICHODERINAE

- Araucomyrmex antarcticus* Forel
 „ *tener* Mayr
Dorymyrmex exsanguis Forel
 „ *baeri* André (especie de gran altura)
 „ *ensifer* Mayr
 „ *flavescens* Forel

- „ *joergenseni* Bruch
- „ *morenoi* Bruch
- „ *planidens* Mayr
- Biconomyrma thoracica* Santschi
- „ *bitubera* Santschi
- Conomyrma pyranica* Roger
- „ *wolffhügeli* Forel
- Forelius albiventris* Forel
- „ *andinus* Kusnezov
- „ *chalybaeus* Emery
- „ *grandis* Forel
- „ *macrops* Kusnezov
- „ *minor* Forel
- „ *nigriventris* Forel
- „ *rufus* Gallardo
- Spinomyrma bruchi* Forel
- „ *ebenina* Forel

FORMICINAE

- Lasiophanes picinus bruchi* Forel
- Brachymyrmex laevis* Emery
- „ *patagonicus* Mayr
- Camponotus blandus* F. Smith
- „ *bruchi* Forel (especie de gran altura relacionada con
C. distinguendus Spinola)
- „ *distinguendus* Spinola
- „ *guayapa* Kusnezov
- „ *mus* Roger
- „ *punctulatus* Mayr
- „ *substitutus* Emery

La fauna de la zona árida es más rica en el norte a alturas inferiores a los 2.000 metros sobre el nivel del mar y se va haciendo progresivamente más pobre hacia el sur de tal modo que en la provincia de Santa Cruz, especialmente en sus partes australes la representan sólo los géneros *Pogonomyrmex* y *Araucomyrmex*, ambos autóctonos antiguos de la parte austral árida de Sud América, que se encuentran tanto al este como al oeste de los Andes. Se puede suponer que el levantamiento de los Andes dividió el área antigua formando la discontinuidad actual. En el norte de Chile el género *Araucomyrmex* sustituye a *Dorymyrmex*. Este último puede ser considerado en base a los datos morfológicos, geográficos y biológicos como un derivado más moderno de *Araucomyrmex*, que a su vez desciende de *Iridomyrmex*, o más correcta-

mente, de cierto grupo ancestral, cuyos caracteres morfológicos se han conservado en forma más completa en el género *Iridomyrmex* actual. La antigüedad de *Iridomyrmex* está fuera de toda duda por el hallazgo de sus restos fósiles en Florissant y en el ámbar báltico. Actualmente *Iridomyrmex* no tiene importancia en el hemisferio boreal y todo el grupo se ha relegado hacia el sur por causas todavía no aclaradas, adaptándose algunos de sus representantes de la parte austral de Sud América a la vida en el desierto.

El género *Dorymyrmex* debe ser de origen posterior al levantamiento de los Andes, que no permitió su penetración en el territorio de Chile. La posibilidad de que se haya extinguido parece altamente improbable, porque un grupo dominante y bien adaptable a las adversidades naturales, difícilmente puede llegar a la extinción en un área de muy escasa competencia, como es el territorio de Chile. Es más probable que el género *Dorymyrmex* se haya originado a partir de *Araucomyrmex* en el territorio actual de Argentina y ocupado una parte del área antigua de éste último, relegándolo más hacia el sur y conquistando por su parte las regiones más cálidas y secas favorables para el tipo especializado de la hormiga cazadora, que debe correr a gran velocidad bajo los rayos del sol persiguiendo su presa.

El género *Spinomyrma* con caracteres secundarios en comparación con *Dorymyrmex* (nervadura del ala anterior) es también xerófilo, representa la misma forma de vida y vive también en ambiente árido. El área de *Spinomyrma* es mucho menos amplia y se limita al territorio de Argentina, mientras que *Dorymyrmex* se encuentra además en el Chaco paraguayo y boliviano (*Dorymyrmex exsanguis*), en los valles de Bolivia (Cochabamba: *Dorymyrmex emmaëricaellus* Kusnezov) y probablemente también en el Altiplano de Bolivia, donde podemos esperar encontrar una de las formas del grupo *ensifer-flavescens-joergenseni*. No está excluida la posibilidad de que el género *Spinomyrma* represente el más moderno eslabón de la cadena *Iridomyrmex-Araucomyrmex-Dorymyrmex-Spinomyrma*, eslabón bien adaptado para vivir en el desierto y que no ha tenido todavía suficiente tiempo como para poder extender su área fuera de la de su origen. Sus dos especies se encuentran esporádicamente tanto en el ambiente del desierto

(La Rioja, Catamarca, etc.), como en el ambiente semiárido del oeste del Chaco meridional.

El grupo aludido manifiesta una correlación entre la aparición de los caracteres morfológicos y los tipos de medio ambiente donde viven las hormigas.

Esta correlación puede representarse de la siguiente forma:

Medio ambiente	Género
Húmedo (hormigas mesófilas)	<i>Iridomyrmex</i>
Semiárido (verano lluvioso o temperaturas no muy elevadas; hormigas semixerófilas)	<i>Araucomyrmex</i>
Arido (hormigas xerófilas)	<i>Dorymyrmex</i> <i>Spinomyrma</i>

El significado de esta correlación está claro: las hormigas se adaptan por vía evolutiva, es decir, que a través de muchas generaciones, mediante mutaciones controladas por selección natural, se adaptan a la vida en el desierto. Una feliz coincidencia de circunstancia conservó las etapas consecutivas del proceso, permitiendo reconstruirlo en sus rasgos generales.

El hecho de que elementos de la fauna de un desierto se originen a partir de formas ancestrales que viven en condiciones normales de humedad, no es nueva (Emery 1912) y nuestro caso tiene su paralelo en el hemisferio boreal, especialmente en Eurasia, donde el género *Cataglyphis* corresponde biológicamente a nuestro *Dorymyrmex*, aunque parte de otras raíces filéticas (subfamilia *Formicinae*) y sus representantes llegan a un nivel de perfección superior que los de *Dorymyrmex*. Corren a gran velocidad bajo los rayos del sol y el problema de sobrecalentamiento del cuerpo tiene una óptima solución en *Cataglyphis bombycinus* del norte de Africa. El tegumento de esta hormiga está cubierto de una finísima pubescencia de color blanco, que refleja toda la radiación y la hormiga misma puede correr a tanta velocidad que los contornos de su cuerpo dan a un observador la impresión de un hilo de plata que se está deslizando por la superficie del suelo. Las especies de *Dorymyrmex* no llegan a tal nivel y deben ser consideradas menos evolucionadas que las de *Cataglyphis*.

La situación del género *Pogonomyrmex*, otro dominante de la

fauna xerófila especializado como hormiga granívora, está mucho menos clara porque sus raíces filéticas son completamente desconocidas. Lo cierto es que *Pogonomyrmex*, así como *Myrmica* en el hemisferio boreal, corresponde al estrato menos evolucionado dentro de la subfamilia *Myrmicinae*. La colocación de estos dos géneros dentro de una misma tribu, *Myrmicini*, no ofrece motivos suficientes como para ser aceptada y su parentesco es dudoso. De todos modos no es posible derivar ni *Myrmica* de *Pogonomyrmex*, ni *Pogonomyrmex* de *Myrmica*, aunque no se puede negar la posibilidad de que desciendan de un antepasado muy remoto. Mientras que las especies de *Myrmica* son mesófilas, las de *Pogonomyrmex* prosperan más en los ambientes áridos y biológicamente representan un equivalente del género *Messor* en el Mediterráneo.

El hecho más importante es que el género *Pogonomyrmex* tiene dos áreas distintas e independientes en el sentido de que cada una de ellas posee sus propias especies autóctonas, sin ningún indicio de posible intercambio. Una de estas áreas corresponde a la parte extratropical de Sud América y la otra al sudoeste de los Estados Unidos de América y regiones colindantes de México. Parece muy probable que estas dos áreas se hayan originado independientemente a partir de ciertas formas ancestrales mesófilas propias de la zona tropical de Sud América. Los siguientes hechos hablan en favor de esta idea: primero el hallazgo en Colombia de una especie particular de *Pogonomyrmex*, separada dentro del subgénero *Forelomyrmex* todavía muy poco conocido, y segundo el género *Hylomyrma* que vive en el área tropical y cuyos caracteres morfológicos permiten interpretarlo como algo muy parecido a la forma ancestral de la cual surgió el género *Pogonomyrmex*. Los antecesores del *Pogonomyrmex* actual podrían haber comenzado entonces su evolución como hormigas todavía mesófilas en el ambiente húmedo tropical, saliendo luego de este ambiente y adaptándose a la vida en el desierto en calidad de hormigas granívoras.

En tal caso la existencia de dos áreas independientes y distanciadas entre sí nos plantea la cuestión de una evolución no divergente, sino más bien paralela, lo que acentúa la importancia de los factores intrínsecos, que al actuar en ambientes similares pueden, según parece, producir efectos también similares. Sin embargo, el paralelismo no es muy completo y entre los *Pogonomyrmex* argentinos

solamente el grupo *coarctatus*, que no es xerófilo y que no penetra en el desierto, presenta la similitud más acentuada con las especies norteamericanas.

El problema del paralelismo del desarrollo evolutivo debería ser estudiado, lo que presupone la necesidad de tener una información más completa con respecto a *Pogonomyrmex* y grupos colindantes. La idea de que la "patria" de *Pogonomyrmex* debe buscarse en el ambiente húmedo tropical, es todavía tan sólo una hipótesis. Sin embargo, los hechos referentes a *Ephebomyrmex*, género anteriormente confundido con *Pogonomyrmex* y que representa en realidad un linaje aparte, ofrecen una demostración complementaria en favor de esta idea. *Ephebomyrmex* es evidentemente un autóctono sudamericano y su antigüedad se manifiesta por la discontinuidad de su distribución geográfica con áreas secundarias separadas en el oeste de la Patagonia y sur de Chile, en el este de Sud América desde la provincia de Buenos Aires hasta el norte del continente, en las islas del Caribe y en EE. UU. *Ephebomyrmex naegelii* Forel es una de las pocas especies de hormigas que entra en la composición de la fauna de la "Caatinga" en el noreste de Brasil, sustituyendo allí a las hormigas granívoras más evolucionadas. Las especies de *Ephebomyrmex* pueden ser interpretadas como productos de una "tentativa" de conquistar el desierto, tentativa que no ha tenido un éxito comparable con el de *Pogonomyrmex* y que quedó estancado en su desarrollo evolutivo.

Tampoco nuestro *Pogonomyrmex* llegó a un nivel comparable con el del género *Messor* en el Mediterráneo. Las hormigas del género *Messor* forman colonias muy populosas, construyen grandes depósitos subterráneos para acumular semillas y caminos radiales para su acarreo. Las semillas son privadas de sus envolturas dentro del nido y éstas sacadas por las hormigas fuera, donde forman acumulaciones chatas alrededor de los orificios de entrada, y por eso los nidos son bien visibles ya desde cierta distancia.

Nada de eso observamos en el caso de *Pogonomyrmex*, cuyo papel en el paisaje faunístico resulta mucho más modesto.

El género *Messor* no tiene parentesco con *Pogonomyrmex* y pertenece, según la clasificación adoptada, a la tribu *Pheidolini*, más evolucionada que el grupo *Pogonomyrmex-Ephebomyrmex*.

Con respecto al género *Forelius* podemos decir solamente que es autóctono de Sud América y que su área actual de mayor diferenciación específica se encuentra en el noroeste de Argentina, donde tiene representantes desde las llanuras bajas del Chaco occidental hasta las alturas de por lo menos 4.000 metros sobre el nivel del mar. Son pequeñas hormigas cazadoras, terrícolas, muy ágiles y evidentemente bien adaptadas al ambiente árido. La descendencia de *Forelius* no está clara y este género se nos presenta junto con *Neoforelius*, que tiene ciertos rasgos secundarios con respecto a *Forelius* (reducción de las nervaduras de las alas), como un grupo bien separado del resto, aunque las obreras de *Neoforelius* pueden ser fácilmente confundidas con las de *Tapinoma*, que pertenece esencialmente al hemisferio boreal.

La idea de que el mismo género *Forelius* se encuentra tanto en Sud como en Norte América, no está demostrada y si los dibujos de la monografía de las hormigas de Norte América publicada por Creighton (1950) son correctos, debemos admitir que se trata de dos géneros distintos y que debe darse a las especies sudamericanas otro nombre genérico.

Tampoco está bien clara la situación de *Conomyrma* y *Biconomyrma*. Ambos son géneros americanos que alcanzan un mayor desarrollo en la parte extratropical de Sud América, son hormigas medianamente xerófilas, cazadoras terrícolas, abundantes sobre todo en las áreas semiáridas, como por ejemplo en el oeste del Chaco.

Tanto *Pogonomyrmex* como los géneros de *Dolichoderinae* representan el "núcleo" de la fauna de la zona árida, cuyas especies han evolucionado como elementos autóctonos de la zona.

En cambio, todos los otros componentes relacionan la fauna del desierto con las de las áreas adyacentes, una de las cuales es la fauna mesófila tropical y subtropical y la otra la fauna también mesófila del oeste de la Patagonia. El contacto con la última es cuantitativamente insignificante; sólo dos especies, *Lasiophanes picinus bruchi* y *Camponotus distinguendus* penetran en las partes marginales de la zona árida (provincia de Neuquén) y además la última no dista mucho de *Camponotus bruchi*, marcando de esta manera los lazos de parentesco entre las faunas de los Andes australes y de las grandes alturas más hacia el ecuador. Es el mismo

fenómeno que se manifiesta en el género *Pogonomyrmex*: los elementos faunísticos bien difundidos a poca altura en las tierras australes, suben hasta alturas grandes hacia el Ecuador (este fenómeno lo destaca C. Troll con respecto a las plantas), mientras que las alturas menores en la zona subtropical son ocupadas por los elementos de la fauna tropical mucho más rica y diferenciada.

Los restantes grupos se encuentran relacionados con las faunas subtropical y tropical.

Ectatomma quadridens, única especie de la subfamilia *Ponerinae* que penetra en el ambiente árido, es una hormiga cazadora de tamaño bastante grande (la obrera tiene unos 10 mm de largo), que sin embargo no puede competir con *Dorymyrmex*, por ser mucho menos ágil e interrumpir sus actividades en las horas más calurosas del día. En la zona árida es una forma eminentemente terrícola. Según los datos bibliográficos la misma especie vive también en el valle del Amazonas. La hemos observado en los lugares abiertos en el noreste de Bolivia (Guayaramerín), así como en la región central de Paraguay (1958), donde sin embargo vive en la selva y a menudo sube a las plantas.

Es un caso excepcional de *polivalencia ecológica* hasta cierto grado sorprendente, porque *Ectatomma quadridens* pertenece a una subfamilia relativamente poco evolucionada y de adaptabilidad reducida. La mayoría de las *Ponerinae* son mesófilas.

Probablemente esta cualidad hizo que W. L. Brown expresara la idea equivocada de que *E. quadridens* es una de las especies más habituales en las áreas boscosas, mientras que *E. opaciventre* se encuentra en las áreas abiertas y hasta áridas (Brown, 1958, p. 207). En realidad la primera especie se encuentra tanto en la selva como en el monte chaqueño (dominante) y aún en los lugares abiertos de la zona árida, mientras que *Ectatomma opaciventre*, hermosa hormiga de color rojo, más grande que *quadridens*, tiene un área relativamente limitada (en Argentina se encuentra en las provincias del Litoral) y es ecológicamente mesófila.

Ectatomma quadridens manifiesta la tendencia hacia la "conquista del desierto" propia de los elementos originarios del área tropical.

Las *Dorylinae* (*Eciton*, *Neivamyrmex*) son también de descendencia tropical y algunas especies hasta son idénticas a las del Amc-

zonas. Son bastante raras en la zona árida y no muy representativas para su fauna. Algunas especies están representadas solamente por machos que pueden llegar volando desde áreas distantes. Además dos especies de las que se conocen sólo obreras, pueden ser idénticas a otras dos cuyos machos son los únicos individuos conocidos. En este sentido las especies de *Dorylinae* son extremadamente difíciles porque presentan gran diferencia entre los machos y las obreras. De todos modos 9 especies de *Dorylinae* es un número exagerado para la cantidad de especies vivientes en la zona árida.

El género *Pseudomyrmex*, como ya hemos visto, es más diferenciado en la zona tropical y de las 3 especies encontradas en la zona árida solamente *Pseudomyrmex denticollis* logró invadir el desierto y adoptando la forma de vida terrícola se transformó en uno de los dominantes, especialmente en el norte de la zona árida. Las otras dos especies son arborícolas y raras.

Elasmopheidole aberrans pertenece al género cuyo centro de desarrollo se halla en el noreste de Argentina y las regiones colindantes del Brasil fuera del área ocupada por la selva. Todas sus especies son granívoras, viven en el suelo y casi todas son mesófilas.

Elasmopheidole aberrans es la única ecológicamente polivalente, aunque no en grado semejante a *Ectatomma quadridens*, frecuente en todo el norte de Argentina y llega por lo menos hasta los 4.000 metros sobre el nivel del mar en el noroeste (San Antonio de los Cobres).

El género *Pheidole* representado por varias especies en todos los continentes, está más diferenciado en Sud América, que constituye uno de los centros principales de su desarrollo secundario. Como grupo un poco más evolucionado, según sus estructuras morfológicas, *Pheidole* está emparentado con *Elasmopheidole*, mientras que los parásitos sociales *Eriopheidole* y *Bruchomyrma* pueden ser considerados como derivados de *Pheidole*. El área de mayor diferenciación de este grupo corresponde, según parece, al escudo brasileño. W. Kempf encontró en Agudos (São Paulo) 18 especies de *Pheidole*, mientras que en Argentina hay más de 40. La mayoría son mesófilas y terrícolas, relativamente pocas arborícolas.

Pheidole bergi una de las especies dominantes de la fauna pampeana no es rara en la zona árida, particularmente en el sur y lazos

de parentesco la unen con *Pheidole fallax* de la zona subtropical y tropical; *P. bergi* es una hormiga cazadora más perfeccionada que *fallax*. *P. goestchi* se acerca a *P. bergi* y puede representar una forma de éste. *Pheidole spininodis* es paralela a *Elasmophéidole aberrans*. Ambas especies son granívoras, pertenecen a los grupos mesófilos y penetran en el desierto llegando hasta los 4.000 metros sobre el nivel del mar en el noroeste de Argentina. El parentesco de *P. wolfringi* no se conoce, es también una hormiga cazadora aunque morfológicamente muy distinta de *P. bergi*.

El género *Creumatogaster* es todavía poco conocido aunque el grado de su diferenciación específica en Sud América permite pensar que las dos especies encontradas en la zona árida (en el norte) son producto de la inmigración relativamente reciente desde las regiones húmedas subtropicales.

Oedaleocerus y *Solenopsis* forman parte de la tribu *Solenopsidini*, cuya área abarca todos los continentes o por lo menos algunas de sus partes y cuya diferenciación tanto específica como genérica llega a su máximo precisamente en la parte subtropical de Sud América, donde además de estos dos géneros, viven *Synsolenopsis*, *Bisolenopsis*, *Labauchena* y *Paranamyrma* (los dos últimos son parásitos sociales) y algunos otros más distantes de *Solenopsis*, todos mesófilos. La presencia de *Solenopsis* en Chile y en el oeste de la Patagonia sugiere la idea de que este género es *muy antiguo* en la parte austral de Sud América, conclusión apoyada también por el grado de diferenciación de toda la tribu *Solenopsidini*, lo que naturalmente no niega la posibilidad de su antigüedad en la zona tropical. Lo cierto es el hecho mismo de la gran diferenciación del grupo *Solenopsis* precisamente en la zona sub- y extratropical, así como el carácter *mesófilo* de la mayoría de sus representantes y la *valencia ecológica considerable* de las especies de la zona árida. *Oedaleocerus angulatus* puede ser encontrada tanto en el ambiente árido de los alrededores de Mendoza, como en Tucumán con sus 900-1.000 milímetros de precipitación anual.

Pasando ahora a la tribu *Attini*, interpretando la distribución de las especies del género *Acromyrmex*, podemos observar la consecuencia del mismo proceso de la conquista del desierto por parte de elementos fanásticos, originariamente mesófilos, es decir, una co-

riente migratoria histórica en la dirección general de noreste a sudoeste. Todas las especies que viven en el desierto pueden ser encontradas también en las provincias del Litoral, mientras que *Acromyrmex lundii* y *A. striatus* son frecuentes en la provincia de Buenos Aires y *Acromyrmex fracticornis* en el Chaco. Al mismo tiempo en las provincias del Litoral viven y hasta llegan a ser dominantes en los ambientes correspondientes algunas otras especies como *Acromyrmex heyeri* o *Acromyrmex ambiguus* y en la selva subtropical de Tucumán *Acromyrmex hispidus* Santschi. *Acromyrmex ambiguus* es una especie ribereña ligada al sustrato arenoso fino de origen aluvial. *A. heyeri* y *A. hispidus* no cavan hoyos en el suelo, sino que colocan sus hongueras sobre la superficie del suelo, cuanto más en pequeñas concavidades, cubriéndolas con partículas vegetales, trozos de pajitas en el caso de *A. heyeri* ("hormiga pajera" como la llaman en la provincia de Tucumán) o material vegetal de otro tipo en el caso de *A. hispidus*. Naturalmente los rigores del desierto no permitirían a estas especies sobrevivir en el ambiente árido, que ejerce su efecto selectivo de tal modo que subsisten solamente las especies cuyos nidos pueden contrarrestar los efectos de la sequía y mantener en su interior el medio favorable para el desarrollo de los hongos, alimento de estas hormigas. Los medios que permiten llegar al mismo fin son en cada caso distintos; *Acromyrmex lobicornis* excava hoyos subterráneos y al mismo tiempo construye túmulos cónicos sobre la superficie del suelo, colocando sus hongueras según la estación del año o en las cámaras subterráneas o dentro del túmulo compuesto de partículas vegetales; *Acromyrmex striatus* es en cambio una especie que hace nidos subterráneos, sin ninguna construcción complementaria sobre la superficie del suelo, que es mantenida por las hormigas limpia de toda vegetación, de modo que en las áreas cubiertas normalmente por vegetación herbácea los nidos de esta especie se destacan como manchas de suelo desnudo de hasta 5 metros de diámetro.

Si bien se puede atribuir la presencia de ciertas especies de *Acromyrmex* en el ambiente árido al tipo de nidificación y a su labilidad, no podemos todavía explicar las diferencias entre estas especies en lo que a su distribución dentro de la zona árida se refiere. No es posible decir por ahora por qué *Acromyrmex striatus* llega a más de 3.500 metros sobre el nivel del mar en el Altiplano del noroeste

argentino y de Bolivia, mientras que *A. lobicornis* va más hacia el sur, atraviesa todo el desierto y llega hasta las "puertas" del oeste húmedo de la Patagonia (Catan Lil en la provincia de Neuquén) sin entrar en él, aunque las condiciones ambientales parecerían allí más favorables para una hormiga cultivadora de hongos, que las del ambiente árido. Este hecho da la impresión de que *A. lobicornis* al atravesar el desierto y adaptarse a la vida en un ambiente árido perdió algo de su patrimonio hereditario que le permitía vivir en el ambiente húmedo del Litoral y ahora debe evolucionar restituyendo las cualidades anteriormente perdidas para penetrar en la zona húmeda austral.

Todos estos fenómenos merecen un estudio detenido.

No se puede decir nada concreto con respecto a *Mycetophylax* y *Paramycetophylax*, habitantes del desierto por excelencia, sin relaciones de parentesco definido dentro de la tribu *Attini*, lo que permite suponer tanto que son autóctonos de la zona árida, como derivados de antecesores que inmigraron en una época muy distante mucho antes que las especies de *Acromyrmex*.

La única especie de *Atta* representa seguramente el elemento más moderno entre las atinas de la zona árida. Esta especie vive en los alrededores de Guayapa, La Rioja, en el suelo arenoso y por sus caracteres morfológicos no debe ser muy distante de *Atta vollenweideri*. El género *Atta* es un grupo tan homogéneo que N. A. Weber (1958, Entomological News, 59 (1) : 8) no acepta los subgéneros *Archaeatta* y *Neoatta* de Gonçalves así como *Palaeatta* y *Epiatta* de Borgmeier, y prefiere considerar el género como unidad. Morfológica y bionómicamente *Atta* es el género más evolucionado dentro de la tribu, mientras que geográficamente es más "tropical". Generalizando en base a este hecho podemos interpretar que la tribu *Attini* es un grupo originario de la zona tropical y que su distribución actual es consecuencia de corrientes migratorias repetidas durante su historia. De estas corrientes, la más antigua llevó al desierto a los antecesores de los géneros actuales *Mycetophylax* y *Paramycetophylax*, mientras que las otras corrientes más modernas se manifiestan por la penetración de las especies de *Acromyrmex* y más recientemente de *Atta*. La dirección general de estas migraciones es del noreste al sudoeste. La transformación evolutiva de elementos originariamente mesófilos en xerófilos, es facilita-

da por el cambio gradual de las condiciones ambientales, sin que existan límites netos sino una amplia zona de transición paulatina.

La zona húmeda tropical se nos presenta como un centro de evolución muy activo, donde se originan las unidades sistemáticas nuevas que luego emprenden migraciones fuera de su área de origen; se transforman gradualmente y llegan a conquistar nuevos ambientes ecológicos y nuevas extensiones territoriales.

Esto no significa naturalmente que la evolución no exista en otras partes, solamente se hace hincapié en la evolución relativamente acelerada que tiene lugar en las zonas húmedas tropicales donde el ambiente es más favorable para la vida de las hormigas. Tampoco esto significa que *todas* las hormigas de la zona húmeda tropical evolucionen en forma acelerada. En este sentido cada grupo tiene sus propias características, existen grupos tanto bradi-télicos como taquitélicos (en el sentido de G. G. Simpson) y que el ambiente sea favorable para la existencia de las hormigas sólo ofrece una oportunidad de evolucionar en forma acelerada que puede ser aprovechada o no, de acuerdo con las particularidades intrínsecas de cada grupo. Precisamente por eso, en la fauna de la zona húmeda tropical encontramos tanto elementos modernos como otros evidentemente relictuales estancados en su desarrollo evolutivo, mientras que en el ambiente árido no hay relictos y todos los componentes de su fauna son rigurosamente seleccionados ante todo por el ambiente anorgánico, lo que ya limita de antemano el ritmo de la evolución.

Las especies de *Camponotus* nos ofrecen más datos que hablan en favor de esta interpretación del proceso. *Camponotus distinguendus* y *C. bruchi* representan el grupo austral antiguo, mientras que otras especies están vinculadas a la fauna mesófila brasileña y dos de ellas (*C. blandus* y *C. substitutus*) viven también en la cuenca del Amazonas. Estas dos últimas especies se encuentran solamente en la zona marginal del desierto, mientras que *Camponotus mus* y sobre todo *C. punctulatus*, especies más australes, están ampliamente difundidas en el norte del área árida. La última manifiesta tanto una gran variabilidad en sus caracteres morfológicos (lo que sugiere que el proceso de especificación se encuentra en sus etapas incipientes) como una gran adaptabilidad a las condiciones del ambiente, ya que se la encuentra hasta el límite altitudinal en los Andes (más de 4000 metros sobre el nivel del mar).

Los elementos de parentesco tropical manifiestan una tendencia determinada en cuanto a su distribución geográfica. Se lo puede apreciar por el hecho de que la cantidad de especies decrece hacia el sur, cediendo estos elementos su dominancia a los autóctonos antiguos en las partes más australes de la zona árida, de tal modo que en la provincia de Santa Cruz sólo quedan las especies de *Pogonomyrmex* y *Arducomymex*. La densidad de población va disminuyendo progresivamente en la misma dirección. En el norte, por ejemplo, en el árido valle de Santa María, Catamarca, las hormigas son muy abundantes, mientras que en el sur de la Patagonia sólo se encuentran colonias aisladas. Algo muy similar ocurre a grandes alturas. Las hormigas son todavía abundantes a los 3000 metros sobre el nivel del mar en Infiernillo, Tucumán, donde además la aridez no es total, especialmente en el verano, mientras que en San Antonio de Los Cobres, Salta, a unos 3800 metros sobre el nivel del mar y en un ambiente árido, la densidad de población se halla muy reducida y la fauna es muy pobre, aunque de composición muy particular, con los autóctonos de la zona árida como son *Pogonomyrmex longibarbis*, *Dorymyrmex joergenseni*, *Frelius andinus* y algunos elementos más modernos de procedencia subtropical como *Camponotus punctulatus*, *Elasmopheidole aberrans* y *Pheidole spininodis*, las tres ecológicamente polivalentes que se encuentran también sobre la costa del Atlántico, en Uruguay y en la provincia de Buenos Aires.

La disminución de la cantidad de especies de procedencia subtropical o tropical hacia el sur, corrobora la idea de la existencia de una corriente histórica migratoria desde las áreas de evolución acelerada hacia las de evolución lenta, mientras que la escasa densidad de población en el extremo sur o a grandes alturas, indica las etapas incipientes de la conquista del desierto en ambientes cuyas condiciones resultan especialmente desfavorables para la vida de las hormigas.

El problema de la influencia de la fauna del desierto sobre las de los ambientes menos áridos no puede ser solucionado por falta de elementos de juicio. Solamente en el oeste de la Patagonia la presencia de algunas especies de *Pogonomyrmex* en la zona de los bosque de "Ciprés" (*Libocedrus chilensis*) sugiere cierta afinidad faunística. Sin embargo, aún en este caso no podemos decir que la

zona del ciprés fue invadida secundariamente por elementos originarios del desierto, ni tampoco afirmar que *Pogonomyrmex* es un elemento autóctono en la zona del ciprés.

El problema de la posible "readaptación" de los elementos xerófilos a las condiciones del ambiente húmedo pertenece al futuro.

RELACIONES TRANSPACIFICAS

En el antiguo trabajo de H. Ihering dedicado a las hormigas de Rio Grande do Sul (1894, Berl. Ent. Zeitschr., 39: 321-446) varios rasgos de la distribución geográfica de las hormigas fueron explicados en base a la teoría de los puentes intercontinentales. Según Ihering, en una época muy distante, el continente de América del Sur no existía todavía como tal sino como un conjunto de varios macizos continentales separados uno del otro por el mar. La parte austral, llamada por él Archiplata, estaba en conexión con las tierras situadas hacia el sur y sudeste formando en conjunto un continente antiguo, Archinotis, cuya existencia permitió el intercambio faunístico entre lo que actualmente constituye la parte más austral de América del Sur, Australia y Nueva Zelandia.

Otro puente intercontinental, llamado Archhelenis, estableció, según Ihering, la conexión entre América del Sur y África.

La existencia de estos puentes intercontinentales hipotéticos fue sugerida por la presencia de áreas de distribución discontinuas en el hemisferio austral, tanto en el mundo vegetal como animal, en este último caso entre las hormigas, que parecían inexplicables en otra forma.

En el año 1920 el famoso mirmecólogo italiano Carlo Emery en su trabajo sobre la distribución geográfica de las hormigas en todo el mundo (1920, Reales Accad. dei Lincei, 13: 1-96), siguió las huellas de Ihering explicando las discontinuidades observadas por la existencia de las masas continentales Archhelenis y Archinotis, haciendo hincapié especialmente en este último al hablar del continente antártico que reunía Australia con Nueva Zelandia, Nueva Guinea, etc. *Acanthoponera* (corresponde a dos géneros, *Acanthoponera* y *Heteroponera*, según la interpretación actual) es según la opinión de Emery un género "archiplatense-australiano"; las *Ectatommini* tienen probablemente origen antártico; géneros tales

como *Ponera*, *Leptogenys*, *Odontomachus* se han difundido en América secundariamente mediante un puente transpacífico; la tribu *Melophorini* es un grupo antártico; *Pogonomyrmex* no pertenece a la fauna antigua archiplatense o antártica, etc.

A esta altura conviene destacar que existen dos cuestiones, que se confunden fácilmente, una cosa es el punto o área de *origen* de cierto grupo (familia, género, especie), muy difícil de establecer aún disponiendo de abundantes datos paleontológicos, y otra cosa son las migraciones y su dirección. Contemplando los datos concretos con enfoque evolutivo es posible aclarar los rasgos generales de las migraciones ocurridas en el pasado, en cambio, es muy difícil y prácticamente imposible seguir las rutas migratorias en detalle, porque un mismo panorama de la distribución geográfica puede ser resultante de varios procesos elementales que han intervenido en el juego y además porque en tales casos el elemento de casualidad interviene en calidad de factor complementario.

La idea de las conexiones intercontinentales sirvió de medio para explicar aunque en forma hipotética las discontinuidades de la distribución geográfica de plantas (Hooker), aves (Huxley) mamíferos (Rütimeyer) y, como ya lo hemos visto, de hormigas (Ihering). Las discontinuidades de la distribución son en tales casos separadas de los conjuntos faunísticos y contempladas aisladamente, lo que tal vez da la impresión de que debieron existir conexiones que permitieron la comunicación terrestre entre las masas continentales actualmente separadas por el mar.

Sería más correcto comparar los conjuntos faunísticos de las distintas áreas en su totalidad. Con respecto a las hormigas podemos comparar las faunas de Nueva Zelandia y del oeste de la Patagonia. La fauna de Nueva Zelandia fue revisada últimamente por W. L. Brown (1958, *Acta Hymenopterológica*, 1: 1-50) y la del oeste de la Patagonia por N. Kusnezov (*Acta Zoológica Lilloana*, 1959): La razón de esta comparación reside en el hecho de que precisamente en estas dos regiones aparecen ciertos elementos faunísticos comunes (sin llegar a la identidad específica), que dieron base a la hipótesis de las relaciones transpacificas mediante puentes intercontinentales.

Ofrecemos en forma paralela las listas de los dos conjuntos faunísticos para destacar más, tanto los rasgos comunes como los particulares para cada una de las dos áreas.

Para las especies de Nueva Zelanda agregamos en cada caso entre paréntesis, de acuerdo con el trabajo de W. Brown, las siguientes indicaciones: (e) especie endémica; (i) especie introducida por el comercio; (p.i.) especie probablemente introducida por el comercio aunque podría haber llegado también por vía natural.

Las especies son denominadas tal como en los trabajos originales. La subespecies de la fauna de la Patagonia corresponden a las unidades geográficamente diferenciadas.

Nueva Zelanda

Oeste de la Patagonia

MYRMECHINAE

Myrmecia brevinodis Forel (i)

PONERINAE

Amblyopone australis Erichson (p.i.)" *saundersi* Forel (e)*Heteroponera brouni* Forel (e)*Discothyrea antarctica* Emery (e)*Mesoponera castanea* (Mayr) (e)*Brachyponera chinensis* (Emery) (i)*Ponera eduardi* Forel (i)

MYRMICINAE

Ephebomyrmex angustus Mayr" *laevigatus* Santschi" *odoratus* Kusnezov*Pogonomyrmex carbonarius* Mayr" *carbonarius sanmartini* Kusnezov" *vermiculatus chubutensis* Emery" *variabilis* Santschi*Huberia striata* (F. Smith) (e)" *brouni* Forel (e)*Tetramorium grassii* Emery (i)*Monomorium antarcticum* (White) (e) *Notomyrmex denticulatus* Mayr" *smithi* Forel (e) " *bidentatus* Mayr" *antipodum* Forel (i)" *orientale* Mayr (i)" *pharaonis* (L.) (i)*Orectognathus antennatus* F. Smith (p.i.)*Strumigenys perplexa* (F. Smith) (p.i.)*Solenopsis patagónica* Emery

Nueva Zelandia

Oeste de la Patagonia

DOLICHODERINAE

Iridomyrmex glaber (Mayr) (p.i.)

Araucomyrmex antarcticus Forel
tener Mayr
tener bicolor Donisth.

Technomyrmex albipes (F. Smith) (i)

FORMICINAE

Prolasius advena (F. Smith) (e)

Lasiophanes picinus Roger
 „ *picinus bruchi* Forel
 „ *nigriventris* Spinola

Brachymyrmex patagonicus Mayr

Myrmelachista schachovskoi Kusnezov
 „ *vicina* Kusnezov

Camponotus (Colobopsis) newzealandicus Donisthorpe (e?)

Camponotus chilensis Spinola
distinguendus Spinola

Paratrechina vaga Forel (p.i.)

Como se ve, las faunas son en realidad muy distintas. Hay solamente dos grupos que manifiestan cierta afinidad, por un lado *Monomorium antarcticum* y *Notomyrmex denticulatus* y *bidentatus*, que pertenecen a un mismo grupo de especies del grupo *Notomyrmex*, cuyo valor taxonómico está en discusión, y por el otro *Prolasius advena*, de Nueva Zelandia frente a las formas de *Lasiophanes* de la Patagonia.

En lo que resta, los géneros o por lo menos los grupos de especies dentro de un mismo género (*Camponotus*) son distintos.

Monomorium antarcticum es una de las hormigas más comunes en Nueva Zelandia que se caracteriza tanto por su variabilidad como por su biología altamente diversificada. Vive en varios tipos de ambiente, desde los bosques más cálidos del norte hasta las turberas del sur, así como en praderas de todo tipo en varias partes de Nueva Zelandia. Además anida tanto en el suelo como en los troncos caídos (“rotten logs”) y no tiene régimen alimenticio especializado.

Las dos especies de *Notomyrmex* son terrícolas y viven en los bosques húmedos de *Nothofagus*, una de ellas (*N. bidentatus*) se

presenta solamente en colonias mixtas junto con la otra y solamente en el norte del área de *Notomyrmex* en Sud América, mientras que la otra (*N. denticulatus*) se encuentra en toda la zona del *Nothofagus* hasta Tierra del Fuego.

Prolasius advena está ampliamente difundida en ambas islas de Nueva Zelândia, vive primariamente en tierras con vegetación arbustiva y anida tanto en el suelo como en la madera pódrida ("rotten wood"). Su equivalente en la Patagonia son dos especies de *Lasiophanes* cuyo ambiente es menos húmedo que el de *Notomyrmex*. Una de esta especies (*L. nigriventris*) es arborícola y la otra (*L. picinus*) terrícola y vive en una especie de simbiosis con las cochinillas radicales. Esta última y precisamente la subespecie *Lasiophanes picinus bruchi* Forel, aún sale afuera de la zona boscosa y puede ser encontrada como un fenómeno extrazonal en la zona árida, en las "almohadas" de *Azorella* donde la napa freática se acerca a la superficie del suelo como sucede en los alrededores, de Zapala, Neuquén. Manifiesta así la tendencia de la fauna patagónica a extender su área a otro tipo de ambiente. Por lo general la fauna patagónica es poco activa en este sentido y no puede ser comparada en tal aspecto con la fauna subtropical.

El género *Lasiophanes* es endémico del oeste de la Patagonia y del sur de Chile, así como el único género endémico de Nueva Zelândia es *Huberia*, que pertenece sin embargo a otra subfamilia. Una de las especies de *Lasiophanes* (*L. picinus*) se halla difundida en todo el oeste de la Patagonia, y se la encuentra hasta en la isla Navarino al sur de Tierra del Fuego, así como *Huberia striata* está ampliamente difundida en Nueva Zelândia, aunque no tan abundante como *Monomorium antarcticum*. Interpretando todos estos datos podemos concluir, que los elementos más típicos para cada una de las dos áreas, sus endémicos, tienen una distribución muy amplia dentro de sus áreas respectivas. Lo que llama la atención y fue anotado por W. Brown con respecto a *Monomorium antarcticum* es por un lado su variabilidad y por el otro la ausencia de unidades sistemáticas inferiores bien diferenciadas, lo que sugiere el braditelismo de los elementos autóctonos y evidentemente antiguos de cada una de las dos áreas. La lentitud de la evolución tiene una muy probable explicación en el aislamiento y hasta cierto grado explica las discontinuidades de la distribución geográfica,

sin necesidad de fuerzas mayores, como son los puentes intercontinentales hipotéticos y no demostrables.

El carácter general de las dos faunas es muy distinto. La de Nueva Zelanda representa, como lo dice W. Brown, un ejemplo "escolar" de una fauna no equilibrada, formada por una colonización accidental, probablemente sobre todo de Australia. El mar de Tasmania es una barrera formidable, pero los vientos dominantes soplan hacia Nueva Zelanda y pueden contribuir, en determinado momento, a la importación accidental de ciertas estirpes. Por otra parte muchos géneros muy difundidos y abundantes en Australia faltan por completo en Nueva Zelanda, lo que corrobora el carácter accidental de la importación.

W. L. Brown (*l. c.* p. 4) agrega además, que el problema más interesante para él en lo que a las hormigas de Nueva Zelanda se refiere, es el extremo empobrecimiento de los "stocks" que llegaron allí en términos de especies, lo que ya hemos mencionado al hablar de *Monomorium antarcticum*. A pesar de su antigüedad las hormigas no manifiestan una diferenciación específica avanzada, sino tan solo una diferenciación incipiente, fenómeno que puede ser explicado por la lentitud de la evolución de estas especies, evidentemente relacionada con el aislamiento, aunque no conocemos cuáles son los mecanismos que frenan la evolución.

Uno de los rasgos de la fauna de Nueva Zelanda es también la abundancia de las especies importadas, que conservan su fisonomía específica sin dar origen a formas regionales, con lo que se comprueba, otra vez la lentitud de la evolución. Aún con respecto a *Camponotus newzealandicus*, descrito por Donisthorpe recién en el año 1940 y evidentemente muy raro, existe la sospecha de que se trata de una especie importada, aunque no reconocida como tal todavía.

La fauna del oeste de la Patagonia es, en cambio, de composición muy distinta, carece de especies importadas y sus elementos deben ser considerados en su mayoría como propios de la fauna neotropical antigua, relegados secundariamente a su área actual. Manifiestan además cierta actividad en lo que a su diferenciación y a la tendencia de extender sus áreas se refiere.

El género *Ephebomyrmex* pertenece a un grupo poco evolucionado de la subfamilia *Myrmicinae*, es evidentemente un género

braditélico, se caracteriza en su estado actual por la discontinuidad de su área general. Las tres especies patagónicas forman un grupo bien aislado del resto, también en el sentido taxonómico, son bien distintas de las especies de la Pampa argentina, selva sudamericana, islas de las Antillas y sudoeste de Estados Unidos.

El género *Pogonomyrmex*, poco distante de *Ephebomyrmex*, es sobre todo típico del desierto, tiene dos áreas independientes una en la parte extratropical de América del Sur y otra, con otras especies y grupos de especies, en el sudoeste de Estados Unidos y México y es evidentemente autóctono de América, pues no tiene ninguna relación con otras partes del mundo. El significado de las especies patagónicas no está claro; con igual derecho podemos suponer que se trata o de formas menos xerófilas que las del desierto o, en cambio, de una tendencia de los elementos del desierto hacia la conquista de los ambientes menos áridos. Esta cuestión queda abierta.

En el género *Araucomyrmex* la cuestión es mucho más clara. Primero, está claro que *Araucomyrmex* se originó a partir de cierta stirpe mesófila similar al *Iridomyrmex* actual, heredando de éste un carácter morfológico singular, como es el dimorfismo sexual de la nervadura del ala anterior. *Iridomyrmex* es actualmente un género politropical y sus restos fósiles (ámbar báltico, Florissant) indican que tuvo una distribución mucho más amplia en el pasado geológico.

Segundo, el género *Araucomyrmex* es evidentemente un autóctono neotropical. Es un tipo adaptativo, abundante dentro de su ambiente ecológico, que difícilmente puede llegar a la extinción una vez originado en cierta área. Sin embargo, no se conoce nada parecido a *Araucomyrmex* fuera de América del Sur.

Tercero, las dos especies de *Araucomyrmex* viven en un ambiente no muy árido, puede ser bastante seco, pero nunca muy cálido (mesetas de la provincia de Santa Cruz, zona de *Libocedrus* y *Araucaria* en el oeste de la Patagonia, alta Cordillera a más de 2500 metros sobre el nivel del mar al oeste de Mendoza, Puente de Inca, etc.). *Araucomyrmex* marca entonces uno de los primeros pasos en la "conquista del desierto".

Cuarto, esta última idea tiene su comprobación en los géneros *Dorymyrmex* y *Spinomyrma*, que forman una parte del "núcleo"

de la fauna del desierto en la parte extratropical de Sud América y morfológicamente continúan la misma línea de desarrollo: *Iridomyrmex* - *Araucomyrmex* - *Dorymyrmex* - *Spinomyrma* que ofrece un panorama espectacular de la adaptación evolutiva a la aridez del desierto. *Araucomyrmex* se halla relegado a su área actual por el desarrollo de los elementos secundarios más eficientes como hormigas cazadoras del desierto. No es tampoco una casualidad que *Dorymyrmex baeri* E. André, que representa un eslabón de conexión entre *Araucomyrmex* y *Dorymyrmex* propiamente dicho, viva a gran altura en la Cordilera de los Andes, mientras que las especies más evolucionadas de *Dorymyrmex* viven o en los valles del interior o al pié de la montaña, en todos los casos en un ambiente más árido. Las grandes alturas, están fuera de los focos de evolución acelerada y es allí donde resulta más probable la supervivencia de los elementos menos avanzados.

Observaciones: Consideramos a *Dorymyrmex baeri* como una forma de transición por la nervadura del ala anterior, rasgo que carece de valor adaptativo inmediato y que por eso puede presentar bien la secuencia filética, aunque como cualquier otro carácter carece de valor absoluto. Estamos en el campo de las probabilidades.

El género *Myrmelachista* con sus dos especies patagónicas, otras tantas especies nominales procedentes del sur y de la parte central de Chile y varias de la selva subtropical y tropical de América del Sur, nos ofrece nuevamente la comprobación de la idea de que las especies patagónicas son menos evolucionadas, es decir, más antiguas que sus congéneres subtropicales y tropicales, aunque en este caso se trata tan solo de diferencias estructurales, siendo por el momento imposible interpretar las diferencias del modo de vida (todas las especies de *Myrmelachista* son arborícolas y viven en la madera, las especies patagónicas en la madera de *Nothofagus*, donde pueden ser encontradas accidentalmente al cortar la leña).

El caso de *Camponotus* es distinto. Las dos especies patagónicas son distintas de las restantes, no son ni superiores ni tampoco inferiores, por lo menos en nuestra escala de observación y el mismo género, comparado con *Lasiophanes* de la Patagonia, *Prolasius* de Australia, *Formica* y *Lasius* del hemisferio norte, presenta caracteres secundarios (otra vez nos basamos en la nervadura) y muy pro-

bablemente es más moderno, aunque los restos fósiles hallados permiten suponer que existía ya a principios del período terciario. El género *Camponotus* alcanza su mayor desarrollo en las regiones tropicales, mientras que *Lasiophanes*, *Prolasius*, *Formica* y *Lasius* son más bien hormigas de las zonas templadas.

El significado de estos hechos no está claro y la cuestión no tiene relación con el problema de las relaciones transpacíficas.

Otro grupo de hechos relacionados directamente con el problema de las conexiones transpacíficas nos lo ofrecen las discontinuidades de tipo particular. Como por ejemplo el caso de *Heteroponera*, cuyos equivalentes sudamericanos de las especies de Nueva Zelandia o Australia viven *no* en la zona húmeda templada de América del Sur (oeste de la Patagonia) sino en las regiones subtropicales o aún tropicales. Los géneros *Heteroponera*, *Amblyopone*, *Discothyrea*, *Ponera* pertenecen precisamente al grupo de géneros de evolución lenta (braditélicos), que constituyen un argumento en *contra* de la hipótesis de los puentes intercontinentales y sugieren en cambio otra, más plausible, la de que las discontinuidades australes sean probablemente consecuencia de la supervivencia, en las áreas aisladas de evolución lenta, de elementos de una antigua fauna mundial, cuyos componentes se conservan en parte en las zonas inaccesibles todavía para los elementos más modernos originarios de la zona húmeda tropical y áreas colindantes, donde el ambiente anorgánico, más favorable para la vida, estimula la evolución.

W. L. Brown analizando la fauna de Nueva Zelandia llegó a una conclusión similar, sin tocar, sin embargo, el problema de la evolución en la zona tropical.

Los problemas son realmente distintos, y sin embargo representan partes integrantes de un solo problema, el del desarrollo histórico de la vida.

LA FAUNA MIRMECOLOGICA DE CHILE

Para interpretar la fauna de Chile disponemos de la lista publicada por W. Goetsch y C. Menozzi en el año 1935 y del material recibido en varias oportunidades y coleccionado por T. Cekalovic en el extremo sur del país (Magallanes). La nomenclatura del trabajo de Goetsch y Menozzi está actualizada y los datos que en él aparecen, cuando es necesario, están acompañados por nuestros comen-

tarios. Las localidades que figuran en este trabajo no permiten formar una idea clara sobre la distribución geográfica de varias especies, por el hecho de que los mismos nombres geográficos se repiten en el país y no es posible adivinar a cuál de los puntos homónimos se refiere el trabajo.

La composición de la fauna de Chile es la siguiente:

PONERINAE

- Amblyopone chilensis* Mayr (*Stigmatomma*). Valdivia (localidad típica).
Heteroponera carinifrons Mayr (*Acanthoponera*). Valdivia, Copiué, S. Vincent, Corral.
Ponera trigona Mayr (*P. trigona* var. *opacior* Forel). Isla S. Vincent, Copiué, Los Leones (Santiago).

PSEUDOMYRMICINAE

- Pseudomyrmex lynceus* Spinola. Valparaíso (localidad típica).

MYRMICINAE

- Ephebcymrux angustus* Mayr. Valdivia
E. laevigatus Santschi. Cayutué, Puerto Mont, Puerto Varas, Lago Todos los Santos.
Pogonomyrmex bispinosus Spinola, especie típica y además tres variedades con 14 procedencias, de lo que surge que la especie es bastante variable y no muy rara (Valparaíso, Santiago, Viña del Mar, Volcán de Chillán).
Pheidole chilensis Mayr. Chile (?). Especie dudosa, es posible que *Pheidole* realmente viva en Chile, pero también puede tratarse simplemente de rótulos equivocados.
Notomyrmex denticulatus Mayr Valdivia, Temuco, Copiué, Lago Llanquihué. La especie fue encontrada en varias partes del oeste de la Patagonia y en Tierra del Fuego.
N. bidentatus Mayr. Valdivia (localidad típica; Valdivia se halla sobre el mismo paralelo que Hua Hum en el territorio de Argentina, donde esta especie fue encontrada siempre en colonias mixtas con la especie anterior.
N. latastei Emery. Cordillera de Chillán (especie dudosa).
Monomorium pharaonis L. "Aysén", seguramente es una equivocación; las condiciones de Aysén no son adecuadas para esta especie, aun suponiendo que viva en las casas.
Solenopsis gayi Spinola (con var. *fazi* Santschi; total 8 procedencias). La especie pertenece al grupo *saevisima*.
S. germaini Emery (con la subespecie *schedingi* Forel; 2 procedencias).
S. helena Emery. Santiago, Santa Rosa.
S. latastei Emery. 8 procedencias.

S. thoracica Santschi. Cayutué, Lago Todos los Santos. Casi seguro es sinónimo de *Solenopsis patagonica* Emery.

Tetramorium caespitum L. Valparaíso; especie importada.

DOLICHODERINAE

Iridomyrmex humilis Mayr (*I. h.* var. *oblongus* Santschi). Copiapó, Caldera; probablemente importada.

Araucomyrmex tener Mayr (con var. *chilensis* Forel). Yuncal, Cordillera de Chillán, Zapallar, Cerro S. Cristóbal, Cerro Morado (2.500 m), Cerro de Ramón, Cartagena, Volcán, Valle, Villarica, Constitución, Valparaíso; total; 11 procedencias.

A. tener goetschi Menozzi. Punta Colorada, Atacama, Copiapó, Caldera, Zapallar, Elquí. Sería interesante verificar la validez de esta forma y averiguar su ecología.

Araucomyrmex antarcticus Forel (*Dorymyrmex tener richteri* Forel). Constitución, Santiago. En Argentina esta especie es más xerófila que *A. tener*.

Tapinoma antarcticum Forel (syn.: *Forelius eidmanni* Menozzi). Valparaíso, Copiapó, Punta Colorada, Zapallar, Algarrobo, Santiago, Valle de Maipo. Constitución, Valle de Volcán, Viluco, Cerro de la Provincia (2.000 m). Esta hormiga, especialmente en el norte árido, manifiesta la tendencia a formar individuos fisogastres, con el abdomen distendido por gran cantidad de segregaciones de pulgones y otros líquidos, como por ejemplo, jugo de cardón (*Cereus*), acumulados en el buche. La posición sistemática es muy incierta. Casi seguro no es *Tapinoma* sino un *Forelius* o *Neoforelius*.

T. fazi Santschi. Valparaíso. Esta especie, descrita en el año 1923, se omite en el trabajo de Goetsch y Menozzi y puede ser sinónima de *T. antarcticum*. En este caso la descripción de Santschi sugiere con más probabilidad que se trata de una especie del género *Neoforelius*, lo que es necesario verificar.

FORMICINAE

Lasiophanes picinus Roger (syn. *L. bolivari* var. *pilosula* Emery). Quilicura, Petrohué, Puyehue, Magallanes, Cordillera de Chillán, Contulmo, Algarrobo, Pucón, Temuco, Puerto Varas, Isla Tenglo, Lago Puyehue, Ensenada, Aysén, Ancud (Chiloé), Tierra del Fuego, Isla Navarino.

L. nigriventris Spinola (syn.: *L. perplexus* Santschi, Cordillera de Chillán, Temuco, Puerto Varas, Lago Llanquihue, Lago Todos los Santos.

Estas dos especies se encuentran también en el oeste de la Patagonia.

Las tres especies siguientes deben ser revisadas y quizá puedan ser sinonimizadas con las anteriores.

Lasiophanes hoffmanni Forel. Valparaíso, Temuco, Puerto Varas (probablemente sinónimo de *L. picinus*).

- L. uxorius* Emery. Santa Rita, Santiago.
L. valdiviensis Forel. Valdivia.
Anoplolepis longipes Jerd. Especie importada.
Myrmelachista chilensis Forel. Valparaíso.
M. hoffmanni Forel. Valparaíso.
M. mayri Forel (con la var. *monticola* Mayr). Valdivia.
M. rectinota Forel. Valparaíso.

Las especies de *Myrmelachista* requieren una revisión y quizá sean válidas, como lo son dos especies simpátricas de San Martín de los Andes: *M. schachovskoi* Kusnezov y *M. vicina* Kusnezov.

- Brachymyrmex giardi* Emery (con la var. *nitida* Santschi). Santiago, Santa Rita, Talca, Petrohué.
B. laevis Emery. Valparaíso. Cordillera de Chillán, Valdivia, Temuco, Yuncal, Santiago, Valle de Volcán, Cerro de Chena, Zapallar, Cerro Morado, Cuesta de Pudahuel, Apoquindo, Viluco, Volcán de Chillán, en total 14 procedencias, parece ser una especie bastante frecuente.
Aphomomyrmex (Neaphomus) goetschi Menozzi. Volcán de Chillán. Probablemente es un sinónimo no reconocido de *Myrmelachista*.
Camponotus chilensis Spinola (con la subespecie *ovaticeps* Spinola); en total 14 procedencias.
C. ruficornis Emery. Cordillera de Chillán; especie dudosa.
C. distinguendus Spinola (con las variedades *morosus* F. Sm., *tenuipubes-cens* Santschi, *hellmichi* Menozzi); en total 27 procedencias.
C. spinolae Roger. "Chile". Especie dudosa.
Prenolepis longicornis Latr. Especie importada.
P. fulva Mayr. Especie importada.

Comparando la fauna de Chile con la de Nueva Zelandia podemos ver cierta similitud, manifestada por géneros comunes como ser *Amblyopone*, *Heteroponera*, *Ponera*, *Notomyrmex*, *Iridomyrmex* y *Camponotus*, todos con discontinuidades intercontinentales, en parte con rasgos relictuales (*Amblyopone*, *Heteroponera*), otros representativos dentro de su medio ambiente y evidentemente bien adaptados a las condiciones de vida actuales (*Ponera*, *Notomyrmex*, *Camponotus*), y finalmente algunos probablemente importados (*Iridomyrmex*).

A este grupo de géneros con discontinuidades intercontinentales puede agregarse *Lasiophanes*, aunque formalmente es un endémico argentino-chileno propio de la fauna antartánica. *Lasiophanes* tiene sus paralelos en *Prolasius* de Australia, así como en *Formica* y *Lasius* en el hemisferio boreal formando todos un grupo de géneros emparentados con amplia discontinuidad en la zona tropical (este tipo

de distribución geográfica corresponde a lo que se llama bipolaridad).

Otro elemento faunístico lo forman los géneros que deben ser considerados como autóctonos neotropicales, con discontinuidades dentro del área continental (*Pseudomyrmex*, *Ephebomyrmex*, *Pogonomyrmex*, *Myrmelachista*) o sin tales discontinuidades (*Araucomyrmex*) y evidentemente antiguos dentro del territorio de Chile.

La situación de los géneros *Solenopsis* y *Brachymyrmex* no está clara. Lo más probable es que *Solenopsis* sea un elemento más antiguo en el territorio de Chile que *Brachymyrmex*, aunque falta demostrarlo.

En cuanto a los géneros *Anaplolepis* y *Prenolepis* es evidente que fueron importados en un época relativamente reciente.

Lo que llama la atención es la falta de elementos neotropicales más modernos, de origen tropical, tales como *Attini*, *Cephalotini*, *Wasmannia*, así como de los que pudieran llegar a Sud América desde el norte. (*Leptothorax*) en una época relativamente reciente.

Todo eso, junto con la presencia de géneros neotropicales antiguos (*Ephebomyrmex*, *Pogonomyrmex*, *Araucomyrmex*) permite considerar a la fauna de Chile como relativamente poco evolucionada y muy atrasada, en este sentido, en comparación con la fauna de la zona tropical.

Con respecto a las relaciones transpacíficas, la fauna de Chile nos conduce a las mismas conclusiones que la del oeste de la Patagonia. Los hechos observados no implican forzosamente la existencia de conexiones intercontinentales a través del Pacífico y pueden ser explicados tomando como punto de partida la idea de la supervivencia diferencial de algunos de los elementos de la fauna antigua que tuvo una dispersión muy amplia en el pasado y de su conservación en las áreas periféricas de la masa continental global, tales como Australia, Nueva Zelandia y el área antartánica de Sud América. El género *Amblyopone* en su interpretación actual nos ofrece un excelente ejemplo, pues se encuentra en varias partes del mundo más o menos esporádicamente, tanto en las regiones tropicales como en las zonas templadas. Claro está que la interpretación actual del género *Amblyopone* fundada en las estructuras morfológicas de la obrera no ofrece una solución definitiva, y las formas sexuales manifiestan cierta diferenciación que puede tener

importancia filogenética y por eso debe ser estudiada en toda el área ocupada por lo se considera hoy un sólo género *Amblyopone*. Es posible que se trate de varios géneros, cuyas obreras, tanto por la descendencia común, como por convergencia pueden ser morfológicamente muy parecidas.

No hay nada excepcional en tal posibilidad. Algo parecido observamos en la subfamilia *Dolichoderinae* donde en ciertos grupos solamente el estudio de las formas sexuales permite diferenciar los grupos superiores a especie y tratar las líneas del desarrollo evolutivo (grupo *Dorymyrmex*, por ejemplo). Los caracteres sexuales secundarios que no tienen una relación inmediata con las funciones específicas (por ejemplo, las nervaduras de las alas) se prestan bien para los estudios de este tipo, y permiten fijar las etapas de la aromorfosis en el sentido de A. N. Severtzoff.

DISTRIBUCION DE LOS LINAJES AUTOCTONOS

1. El linaje *Iridomyrmex-Araucomyrmex-Dorymyrmex-Spinomyrma* representa el grupo cuyo desarrollo evolutivo puede ser reconstruido con mayor seguridad en base a los elementos faunísticos vivientes, confrontando sus características morfológicas, ecológicas y bionómicas.

El género *Iridomyrmex* es el que tiene rasgos morfológicos más primitivos y sus especies sudamericanas son todas mesófilas, comunes en las regiones tropicales y subtropicales. Su área general es muy amplia, se trata de un género politropical, lo que por su parte sugiere su gran antigüedad, corroborada por los restos fósiles encontrados en los sedimentos terciarios del hemisferio boreal (ámbar báltico y Florissant). El desarrollo ulterior de *Iridomyrmex* se relaciona con el retroceso hacia las áreas australes, acompañado por la evolución subsiguiente en Australia, Africa y Sud América. Parece muy probable que el género *Iridomyrmex* sea originario de las tierras australes, ampliamente difundido en la primera mitad del período terciario en el hemisferio boreal y luego relegado del norte por causas todavía desconocidas, quizá de carácter biosocial (competencia de parte de las *Formicinae* bien desarrolladas en el hemisferio boreal).

Según la información disponible el género *Iridomyrmex* en Australia, se ha diferenciado en varias especies, algunas de tamaño grande como *I. detectus* F. Smith, que sin embargo no aguantan la competencia de *Iridomyrmex humilis* Mayr, hormiga invasora de procedencia sudamericana ("argentine ant" en USA).

El género *Araucomyrmex* puede ser considerado como un derivado secundario de *Iridomyrmex*, que al adaptarse a la vida en un ambiente semiárido en calidad de hormiga cazadora, ha adquirido el psamoforo (obrero y hembra), heredado de *Iridomyrmex* la nervadura del ala anterior de la hembra, gran cantidad de los ganchitos del margen anterior del ala posterior (caso excepcional dentro de la familia) y lo que es tal vez más importante,

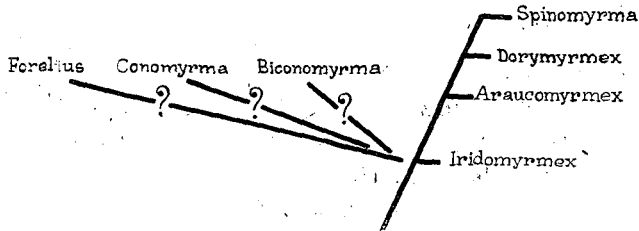


Figura 1

el dimorfismo sexual de la nervadura. El área actual de *Araucomyrmex* abarca la mayor parte del territorio de Chile, oeste de la Patagonia y las mesetas de la Patagonia Austral (Santa Cruz).

En el oeste, el área de *Araucomyrmex* linda con el desierto, donde vive *Dorymyrmex*, que es un derivado de aquél. En la zona de contacto *Araucomyrmex* ocupa los lugares menos secos, junto a los cursos de agua, mientras que *Dorymyrmex* prospera en el ambiente árido. Este fenómeno puede ser observado, por ejemplo, en los alrededores de Zapala, Neuquén, donde encontramos a *Araucomyrmex* en el valle del río Covunco (se trata de la forma típica de *Araucomyrmex tener* Mayr), mientras que los sitios elevados tienen una población de varias especies de *Dorymyrmex*. Más hacia el norte, en la provincia de Mendoza, toda la zona árida hasta gran altura es el dominio de *Dorymyrmex* y las poblaciones de *Araucomyrmex* (el mismo *A. tener*) aparecen a lo largo del camino que une Mendoza y Santiago de Chile recién un poco antes de llegar a

Puente del Inca, es decir, en el área donde la nieve cubre la superficie del suelo en invierno. Pueden encontrarse numerosas colonias de esta especie, escondidas bajo piedras, cerca del mismo hotel, en esta localidad.

Araucomyrmex prefiere sitios no muy áridos, pero abiertos, y representa una de las primeras etapas en la "conquista del desierto".

El género *Dorymyrmex* difiere de *Araucomyrmex* por cierta modificación secundaria de su nervadura y por su adaptación al ambiente árido en calidad de hormiga cazadora que debe correr a gran velocidad para poder agarrar su presa. Una especie de *Dorymyrmex*, *D. baeri* André, que vive en la zona árida a grandes alturas (3.000-4.500 metros sobre el nivel del mar) en el noroeste de Argentina, representa, de acuerdo con sus caracteres morfológicos, una forma de transición entre *Araucomyrmex* y las especies de *Dorymyrmex* más evolucionadas, propias de alturas inferiores y sitios más cálidos.

Este hecho tiene su paralelo en *Pogonomyrmex longibarbis* Gallardo y *Camponotus bruchi* Forel. Las tres son formas de gran altura, ligadas con las especies vecinas que viven más hacia el sur y a alturas inferiores. Las formas menos evolucionadas viven en el extremo sur o suben a grandes alturas (recordemos *Acromyrmex tener* en Puente del Inca a más de 2.500 metros sobre el nivel del mar), mientras que las más evolucionadas emparentadas con ellas, viven más cerca del Ecuador y a alturas inferiores. Todo eso se puede explicar admitiendo que la evolución es más activa en las latitudes bajas y a relativamente poca altura sobre el nivel del mar, es decir, en las regiones subtropicales y tropicales.

El género *Dorymyrmex* es exclusivamente sudamericano (lo que por tradición se llama *Dorymyrmex* en Norte América no lo es en realidad, sino que se trata de especies de dos géneros relativamente distantes, *Conomyrma* y *Biconomyrma*) y dentro del continente ocupa un área bastante limitada. Casi la totalidad de sus especies son argentinas (zona árida) y solamente unas pocas se encuentran también en Paraguay y Bolivia. Tenemos motivos para concluir que el género *Dorymyrmex* es muy moderno, que se ha originado después de la elevación de la barrera de los Andes (en Chile no hay *Dorymyrmex*). La posibilidad de su extinción eventual parece altamente improbable, porque dentro de su área las

especies son dominantes en los conjuntos faunísticos, manifestando así su vitalidad.

Finalmente, el género *Spinomyrma*, que presenta caracteres secundarios con respecto a *Dorymyrmex* (desaparición de la segunda celda cubital) tiene un área aún más restringida dentro de la de este último y por eso puede ser considerada como un elemento aún más moderno.

2. La tribu *Attini* (hormigas podadoras) representa un grupo autóctono americano, sin ningún parentesco en otras partes del mundo. Para su composición véase el capítulo "Composición general de la fauna de las hormigas de Sud América".

La forma ancestral de la tribu no se conoce, así como tampoco los eslabones de conexión entre varios géneros y grupos de géneros. De modo que los tres géneros de *Palaeoattini*, es decir, *Myrmicocrypta*, *Apterostigma* y *Mycocrepurus* se hallan bien separados uno de otro; los géneros *Mycetophylax* y *Paramycetophylax* forman un grupo aparte, lo mismo que *Cyphomyrmex* y *Mycetosoritis*, el género *Mycetarotes* tiene cierta afinidad con *Cyphomyrmex* y al mismo tiempo está distanciado de este último, la situación de *Sericomyrmex* no está clara y los cuatro géneros manifiestan ciertas tendencias en su desarrollo que nos permiten trazar la línea de la perfección progresiva del tipo de la hormiga podadora que arranca en el género *Trachymyrmex* sigue a través de *Acromyrmex* para culminar en el género *Atta*, evidentemente el más moderno de todos. Además una ramificación lateral conduce de *Acromyrmex* a *Pseudoatta*, que ya no es una hormiga podadora, sino un parásito social, que carece de obreras propias y vive en los nidos de *Acromyrmex*.

Los tres géneros de *Palaeoattini* son mesófilas y en su mayoría tropicales, de donde surge la idea de que las *Attini* primitivas se originaron en la zona húmeda tropical.

Los géneros *Mycetophylax* y *Paramycetophylax* son en cambio xerófilos, propios del área árida extratropical de Sud América. No han podido derivarse de ninguna de las *Palaeoattini* conocidas y representan probablemente una ramificación lateral del tronco ancestral, secundariamente adaptada para la vida en el ambiente árido, como primera tentativa de las *Attini* para conquistar el desierto.

Los géneros *Mycetosoritis*, *Mycetarotés* y *Sericomyrmex* son mesófilos, mientras que *Cyphomyrmex* ocupa una posición singular, porque aunque la mayoría de sus especies son mesófilas, una de ellas, *Cyphomyrmex rimosus* vive en varios tipos de ambiente y su área se extiende desde el sur de USA hasta la región central de Argentina.

El género *Trachymyrmex* es también mesófilo, aunque trata de penetrar en el ambiente semiárido y se encuentra, por ejemplo, en los alrededores de General Pico en la provincia de La Pampa.

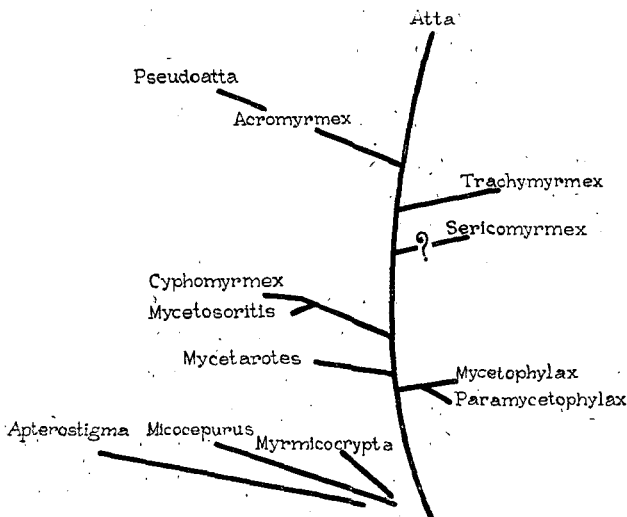


Figura 2

El género *Acromyrmex* difiere de *Trachymyrmex* por su mayor tamaño individual, por el polimorfismo incipiente de las obreras, por las colonias mucho más populosas y por los nidos más grandes y complicados, lo que en conjunto permite a algunas de sus especies vivir en ambientes tanto húmedos como áridos y en todas partes llegar a ser dominantes, es decir, que son formas bien equilibradas con su medio ambiente. Sobre cuál es el área de origen más probable del género *Acromyrmex*, véase más adelante.

Los límites del área general de *Acromyrmex* coinciden con los límites de toda la tribu *Attini*, tanto en el sentido latitudinal como altitudinal. El estudio comparativo de los nidos de estas

hormigas nos lleva a la conclusión de que precisamente el tipo de nidificación, menos evolucionado en las especies mesófilas y más en las que viven en el desierto o llegan a grandes alturas, representa una de las causas principales de su extensión hacia los ambientes adversos. Esta correlación entre el tipo de nidificación y la distribución geográfica tiene su explicación en el hecho de que los hongos cultivados por las hormigas son plantas mesófilas, que no toleran sequías ni tampoco excesos de temperatura. La construcción del nido debe estar adaptada a los requerimientos biológicos del hongo.

Como ejemplo podemos mencionar a *Acromyrmex lobicornis* y su comportamiento en El Suncho, provincia de Catamarca, a una altura de 1.600-1.800 metros sobre el nivel del mar, con lluvias estivales y sequía invernal. Las hormigas cultivan hongos todo el año, pero colocan sus hongueras de acuerdo con las condiciones de cada estación del año; en verano dentro de cámaras subterráneas y en invierno, cuando la temperatura del suelo baja demasiado y falta humedad, dentro del túmulo compuesto por partículas vegetales. El túmulo sirve como receptor de la radiación solar y como condensador del vapor de agua. La humedad se mantiene en forma permanente debajo de la delgada capa superficial de partículas vegetales creando el ambiente favorable para el desarrollo del hongo, mientras que el suelo puede permanecer seco durante varias semanas cuando no hay lluvias. En el verano la situación cambia, el suelo tiene suficiente humedad y su temperatura es elevada, mientras que el túmulo sufre los efectos del excesivo calor.

El género *Atta* representa una etapa más en la perfección evolutiva del tipo de la hormiga podadora y sus diferencias con *Acromyrmex* son: el tamaño individual mayor aún, el polimorfismo de las obreras mucho más acentuado, con división del trabajo entre las que se dedican al cultivo de los hongos, al cuidado de la cría (es la tarea de las obreras menores), a la poda de plantas y acarreo de las partículas vegetales y finalmente a la defensa del nido (soldados, obreras de tamaño mayor con fuertes mandíbulas y con la cabeza desproporcionadamente grande), los nidos más grandes y de construcción más complicada y las colonias más populosas aún.

Todo eso aumenta la capacidad de las hormigas como para controlar el ambiente en forma más eficiente y en consecuencia extender el área del género. Sin embargo, el género *Atta* no se aleja

mucho de la zona subtropical y no llega hasta los límites del área de la tribu *Attini*. Además *Atta* se distingue de *Acromyrmex* por estar más diferenciado precisamente en la zona tropical húmeda y no en la zona extratropical como es el caso de *Acromyrmex*. Como el género *Atta* es un grupo tan homogéneo, N. A. Weber rechaza la subdivisión en subgéneros propuesta por Gonçalves y Borgmeier, respectivamente (1958, Ent. News 69 (1) : 8).

Estos datos permiten concluir que el género *Atta* es un grupo muy moderno, que pasa todavía por las primeras etapas de su diferenciación evolutiva y que no ha tenido todavía suficiente tiempo como para extender su área hasta los límites del área de la tribu.

La conquista del desierto por el género *Atta* queda comprobada por la presencia de sus colonias en el desierto de Patuía, La Rioja. La posición taxonómica de esta forma, no muy distante de *Atta vollenweideri* no está clara todavía.

Acromyrmex es uno de los dos géneros de hormigas podadoras más perjudiciales para la agricultura (el otro es *Atta*). El género necesita una revisión. Una de las dificultades de su taxonomía es la superabundancia de caracteres plásticos (escultura del tegumento, espinas, dientes, etc.), que son variables, tanto en forma individual, en relación con el polimorfismo de las obreras, como interespecífica, por lo que resulta necesario recurrir a un muy abundante y bien documentado material para poder sacar conclusiones más o menos ciertas. En la bibliografía encontramos más de un centenar de nombres específicos e infraespecíficos. Cuántos de ellos son válidos debe mostrarlo una revisión del género. Actualmente podemos considerar como oscuras las siguientes especies:

Acromyrmex (subg. *Moellerius*)

balzani Emery, noreste de Argentina, Brasil (Minas Gerais), Bolivia, llanos de Venezuela, Guayana Británica;

fracticornis Forel, especie no muy distante de la anterior, Paraguay y Argentina (Salta, Tucumán, Chaco, Santa Fe, Santiago del Estero, Córdoba);

heyeri Forel, Argentina (provincias del Litoral, isla Martín García), Uruguay;

landolti Forel, Brasil (Matto Grosso, S. Paulo, Bahía, S. Catharina);

striatus Roger, Argentina (una de las especies más comunes en el país; se la encuentra desde el norte hasta el valle del Río Negro y norte

de Chubut y llega a más de 3.500 metros sobre el nivel del mar en el Altiplano), Bolivia, Paraguay, Uruguay;
versicolor Pergande, Norte América.

Acromyrmex (subg. *Acromyrmex*)

- ambiguus* Emery, Argentina (especie ribereña, Litoral, prov. Buenos Aires, valle del Río Negro, Patagones), Uruguay, Paraguay (costas del Alto Paraná y Paraguay);
- aspersus* F. Smith, Colombia, Brasil, Perú, Bolivia, Argentina (Córdoba, Chaco, Misiones, Santiago del Estero, Tucumán);
- coronatus* Fabr. (*subterraneus* Forel), Brasil, Argentina (Misiones, este de Formosa), Paraguay, Bolivia, Perú, Ecuador, especie de la selva;
- crassispinus* Forel, Brasil (S. Catharina, Paraná, S. Paulo), Paraguay, extremo norte de Argentina;
- hispidus* Santschi, sur del Brasil (Río Grande do Sul, S. Catharina), Argentina (Formosa, Santa Fe, Tucumán, Salta, Jujuy, Córdoba), Bolivia; es una especie mesófila;
- hystrix* Latr., Guayana, norte del Brasil;
- laticeps* Emery, Brasil (Río Grande do Sul, Matto Grosso, S. Paulo), Uruguay, Paraguay, extremo norte de Argentina;
- lobicornis* Emery, sur del Brasil, Uruguay, Paraguay, Bolivia y sobre todo Argentina (desde el norte hasta el valle del Río Negro, Neuquén y Chubut; al lado de *A. striatus* y *A. lundí* es una de las especies más comunes en la Argentina);
- lundí* Guérin, Argentina (todo el norte, es muy abundante en la prov. de Buenos Aires), sur del Brasil, Uruguay, Paraguay, Bolivia;
- moelleri* Forel, Brasil (desde S. Catharina hacia el norte), Guayana, Ecuador, América Central (Costa Rica);
- muticinodus* Forel, Brasil (S. Paulo, Río de Janeiro, Ceará, S. Catharina, Paraná, Espíritu Santo);
- octospinosus* Reich., Brasil (Río de Janeiro), Perú, Guayana, Colombia, Venezuela, Trinidad, Cuba, América Central;
- rugosus* F. Smith, Brasil (de Río Grande do Sul hasta el norte), Paraguay, noreste de Argentina, Colombia.

El área de mayor diferenciación del género *Acromyrmex* abarca ciertas regiones de Argentina (Litoral, Tucumán), del Brasil (sudeste de Río Grande do Sul hasta Río de Janeiro), Paraguay (este) y todo el territorio de Uruguay, mientras que en la zona tropical, así como más hacia el norte, el género está representado por pocas especies. El hecho de que las especies de *Acromyrmex* sean dominantes, es decir, frecuentes y numéricamente abundantes dentro de sus

áreas respectivas, permite concluir que la evolución de estas especies tiene carácter adaptativo y que en consecuencia el área de su mayor diferenciación específica coincide con el área de su desarrollo evolutivo. En otras palabras, llegamos a la idea de que el área mencionada representa uno de los centros secundarios de evolución dentro del continente, al lado de otro más al norte, en la cuenca del Amazonas y uno en la zona árida, centro más bien relictual en el oeste de la Patagonia y sur de Chile. Presumiblemente hay algunos más en la zona andina intertropical todavía, no determinados por deficiencia de la información disponible, aunque sugeridos por ciertos hallazgos de gran interés, como es, por ejemplo, el de *Stegomyrmex connectens*, mirmicina con caracteres primitivos, que todavía no ha podido ser ubicada en el sistema y que probablemente representa una ramificación lateral de cierto tronco filético ancestral con respecto a uno de los grupos endémicos dominantes actualmente.

Este centro, que puede ser relacionado con el del escudo brasileño, parece tener gran importancia en la evolución, no solamente de *Acromyrmex*, sino también de otros grupos, como los géneros *Pheidole* y *Solenopsis*. Aunque estos dos géneros son actualmente casi cosmopolitas y ampliamente difundidos en casi todas las regiones cálidas del mundo, precisamente en nuestra área llegan a su mayor diferenciación, acompañados además cada uno por un "enjambre" de unidades superespecíficas emparentadas. La evolución de las hormigas en esta área está favorecida por las condiciones ambientales por lo general favorables para la vida (temperatura, humedad), por el relieve ondulado y en parte montañoso que crea un sinnúmero de microambientes disponibles para las unidades sistemáticas más o menos especializadas, así como por una transición muy paulatina hacia el ambiente árido en el interior de Argentina. Esto último facilita la "conquista del desierto" por parte de los elementos originariamente mesófilos, que pueden adaptarse poco a poco a los efectos de la aridez ensanchando paulatinamente sus áreas respectivas y cambiando eventualmente sus estructuras morfológicas en el proceso de especiación incipiente. Tal es, por ejemplo, el caso de *Acromyrmex lobicornis*, especie ecológicamente polivalente que se adapta a la vida bajo distintas condiciones ambientales modificando su nidificación y ciertos rasgos de su biología,

aunque todos estos cambios parecen tan insignificantes con respecto a la amplitud de su variabilidad individual, que resulta imposible hablar de razas geográficas o ecológicas.

La situación especial de esta especie la podemos observar en Neuquén, donde *Acromyrmex lobicornis* después de atravesar toda la zona árida, se encuentra actualmente frente a la zona relativamente húmeda del oeste de la Patagonia (Catan Lil) sin penetrar en ésta. Es muy probable que al adaptarse a la vida dentro del ambiente árido esta especie haya perdido algo de su patrimonio hereditario, algo que le permitía vivir en las provincias del Litoral debiendo ahora evolucionar en el sentido opuesto para recuperar lo perdido y poder penetrar en el este de la Patagonia. Evidentemente no existe una corriente de genes a través de toda el área de esta especie y la misma densidad de población, que es muy reducida en la provincia de Neuquén, sugiere la idea de que en esta región se trata más bien de poblaciones aisladas una de otra, que mantienen su fisonomía específica por "tradición hereditaria" junto con una migración relativamente rápida.

La ausencia completa de *Acromyrmex* en el territorio de Chile no puede ser atribuida a su extinción eventual; porque este género en toda su área manifiesta un alto nivel de adaptabilidad a muy diversas condiciones de vida. Podemos admitir entonces que la migración hacia el sudoeste es un fenómeno, geológicamente hablando, muy moderno.

Las formas de adaptación tienen carácter específico. En el sur de la provincia de Santa Fe, a lo largo de la carretera que une la ciudad de Santa Fe con Rosario, en la angosta franja protegida por el alambrado, las hormigas proliferan y se puede observar, una al lado de otra, florecientes colonias de unas cinco especies de *Acromyrmex*, cada una con su propio tipo de nidificación; *A. striatus* cuyos nidos carecen de toda construcción complementaria sobre la superficie del suelo, se presentan como áreas desprovistas de toda vegetación y con algunos orificios que conducen al interior; *A. lobicornis*, con cámaras subterráneas y túmulos de forma cónica compuestos de partículas vegetales; *A. lundii*, con tan sólo acumulaciones chatas de partículas vegetales alrededor de los orificios de entrada; *A. hispidus*, con altos túmulos parecidos a los de *lobicornis*, pero sin cámaras subterráneas profundas y finalmen-

te *A. heyeri*, con nidos cónicos contruidos con trocitos de paja que protegen a las hongueras colocadas en la superficie del suelo.

En el ambiente del Litoral todos estos tipos de nido ofrecen oportunidad para que la especie correspondiente pueda sobrevivir. Al pasar al ambiente semiárido *A. heyeri* y *A. hispidus* desaparecen porque sus nidos no ofrecen una eficiente protección contra la sequía. Luego en el desierto, *Acromyrmex lundi* desaparece también y quedan únicamente *A. lobicornis* y *striatus*, cada una con su modo particular de asegurar la existencia de la colonia, con su propia solución del problema de la vida.

El tipo de nidificación como una forma de adaptación a las condiciones ambientales no puede ser tomado por separado, sino que debe ser contemplado junto con otras manifestaciones de la vida de una especie. Además el tipo de nidificación no se halla determinado por las condiciones del ambiente, sino que expresa en primer término las posibilidades genéticas de cada especie y al ser "aprobado" por la selección puede seguir existiendo.

Tal es en breves palabras la idea que nos ofrece la interpretación de los hechos referentes al género *Acromyrmex*. Es un caso análogo al considerado en otra parte y referente a las estructuras morfológicas de las hormigas arborícolas. Cualquier estructura somática o exosomática (nidificación) por sí sola no puede explicar nada y debe ser contemplada en conjunto con todas otras particularidades de cada unidad sistemática.

3. El género *Pogonomyrmex* representa una rama especializada de un linaje que se compone de tres géneros: *Hylomyrma* como eslabón menos evolucionado, *Ephëbomyrmex* como eslabón intermedio, que manifiesta la tendencia hacia la formación del tipo de la hormiga granívora y en fin, *Pogonomyrmex*, donde este tipo llega a su mayor expresión.

La distribución geográfica y ecológica de estos tres géneros es muy sugestiva. Las hormigas del género *Hylomyrma* son mesófilas y viven en la zona tropical de América del Sur (en Argentina sólo se lo conoce en Misiones). El género *Ephëbomyrmex* vive tanto en el ambiente semiárido como en el húmedo, prefiriendo en este último caso lugares abiertos (es uno de los componentes de la

fauna de la Caatinga) y tiene área discontinua, como se puede ver en el siguiente cuadro.

Género *Ephebomyrmex*

I Grupo: *Ephebomyrmex angustus* Mayr

Oeste de la Patagonia y sur de Chile: *E. angustus* Mayr, *E. laevigatus* Santschi, *E. odoratus* Kusnezov

II Grupo: *E. naegelii* Forel

Argentina, Brasil, Bolivia, Paraguay: *E. naegelii* Forel; Argentina: *E. abdominalis* Santschi y *tenuipubens* Santschi; Venezuela: *E. venezuelensis* Weber; Haití: *E. saucius* Wheel. & Mann y *schmitti* Forel; USA y México: *E. imberbiculus* Wheel. y *pima* Wheel.

Estos datos son muy sugestivos, señalan que *Ephebomyrmex* debe ser considerado como un grupo autóctono muy antiguo, lo que coincide bien con su posición en el sistema. Su presencia en Chile y Haití, así como la discontinuidad del área general, dividida en dos áreas independientes separadas por la zona árida, apoya tal interpretación.

El género *Pogonomyrmex* tiene dos áreas distintas e independientes entre sí, una en la parte austral de América del Sur, donde el género se halla más diferenciado (unas 20 especies distribuidas en 6 grupos) y la otra en EE. UU. y México, con 17 especies distribuidas en dos grupos.

Además existen datos con respecto al hallazgo de ciertas especies entre estas dos áreas (*P.* subg. *Forelomyrmex mayri* Forel en Colombia y *Pogonomyrmex* grupo *inermis*, especie argentina, *guatemaltecus* Wheel. en Guatemala).

Todos estos datos son de importancia singular. El género *Pogonomyrmex* es sustancialmente xerófilo, llega a su mayor diferenciación en el ambiente árido, aunque algunas especies prefieren lugares relativamente húmedos, como, por ejemplo *P. lobatus* Santschi en Entre Ríos o en el norte *P. occidentalis* Cresson, que en América del Norte llega hasta Columbia Británica. Las dos áreas, actualmente separadas por un espacio donde las especies de este género aparecen sólo esporádicamente (podemos agregar también *Pogonomyrmex theresiae* Forel, del Ecuador), pudieron formarse secundariamente a partir de un área continua del grupo ancestral, cuyas características ecológicas no conocemos.

De todos modos proyectando los rasgos actuales de la distribución hacia el pasado probable llegamos a la zona húmeda tropical como la euna más verosímil de lo que es actualmente el género *Pogonomyrmex*. Las especies encontradas en Colombia, Ecuador y Guatemala pueden entonces señalar los sobrevivientes de la distribución continua. Para aclarar este problema los estudios en la zona andina y en América Central serían de gran importancia.

El género *Pogonomyrmex* es menos antiguo que *Ephebomyrmex* y sin embargo la diferencia en este sentido no puede ser muy grande. Ambos géneros pertenecen al grupo menos evolucionado dentro de la subfamilia *Myrmicinae*, evidentemente son mucho

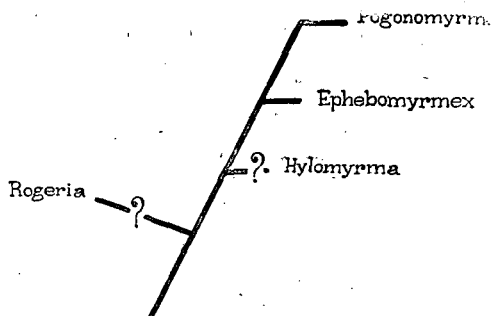


Figura 3,

más antiguos que las *Attini* o el grupo *Dorymyrmex*, y pueden ser comparados en tal sentido con *Araucomyrmex*. Junto con este último constituirían elementos de la fauna sudamericana antigua, relegados de su área originaria en la zona tropical como consecuencia del desarrollo de los elementos más modernos.

4. El linaje *Elasmopheidole* - *Pheidole* - *Eriopheidole* - *Gallardomyrma* - *Bruchomyrma* no está bien aclarado porque el género *Pheidole* es casi cosmopolita, mientras que las especies de *Elasmopheidole* y otros géneros menos evolucionados que *Pheidole* pueden fácilmente pasar por *Pheidole* cuando se los clasifica basándose en la casta obrera (*Elasmopheidole* fue separado como género en base a la nervadura). Tampoco está clara la posición de *Gallardomyrma* cuya biología es desconocida.

Los otros dos géneros *Eriopheidole* y *Bruchomyrma* son parási-

tós sociales de *Pheidole*. El género *Eriopheidole*, encontrado sólo una vez en la provincia de Entre Ríos, se caracteriza por su diseño normal y puede representar el comienzo del desarrollo evolutivo de una nueva rama filética, mientras que *Bruchomyrma* con sus rasgos morfológicos degenerativos (la hembra tiene solamente las alas anteriores desarrolladas y las posteriores reducidas, el macho es áptero) está probablemente en el camino hacia su extinción. *Bruchomyrma* fue encontrada repetidas veces en la provincia de Buenos Aires.

El género *Elasmopheidole* es exclusivamente sudamericano y el área de su mayor diferenciación se halla en la parte extratropical de América del Sur (norte de Argentina y regiones colindantes

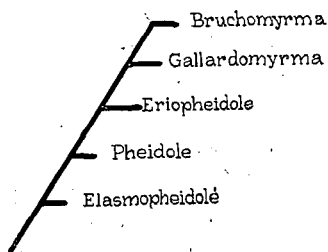


Figura 4

de Brasil, Paraguay y Uruguay). El grado de su diferenciación geográfica (desde el nivel del mar hasta más de 4.000 metros de altura) y ecológica indica que es uno de los autóctonos de esta área. En base a estos hechos se podría pensar tal vez que toda la tribu *Pheidolini* tiene origen sudamericano.

Los datos referentes al género *Pheidole* ponen esta interpretación en tela de juicio, pues este género es casi cosmopolita, con especies propias y grupos de especies en otras regiones zoogeográficas, lo que señala una diferenciación independiente en cada una de las áreas respectivas.

5. El linaje *Synsolenopsis* - *Solenopsis* - *Bisolenopsis* - *Labauchena* - *Paranomyrma* es como tal sudamericano y los géneros arriba mencionados representan una secuencia de cambios morfológicos y de formas de vida. *Synsolenopsis* se separa de *Solenopsis* en base a ciertos caracteres morfológicos que lo acercan a *Pheidole* (convergen-

cia ?) que por su parte corresponde a un eslabón inferior dentro del sistema jerárquico de clasificación (dos celdas cubitales en vez de una sola). *Bisolenopsis* difiere de *Solenopsis*, además de algunos otros caracteres morfológicos, por la reducción de la celda discoidal, razón por la que lo colocamos un poco más arriba de *Solenopsis* dentro del sistema. Finalmente *Labauchena* y *Paranamyrra* son parásitos sociales de *Solenopsis* y ya por eso, así como por ciertos caracteres estructurales, deben ser considerados como secundarios con respecto a *Solenopsis* y morfológicamente más evolucionados, especialmente *Paranamyrra*, en comparación con *Bisolenopsis*.

Cuatro de estos géneros (excepto *Solenopsis*) son exclusivamente sudamericanos, y han sido hasta ahora encontrados solamente en

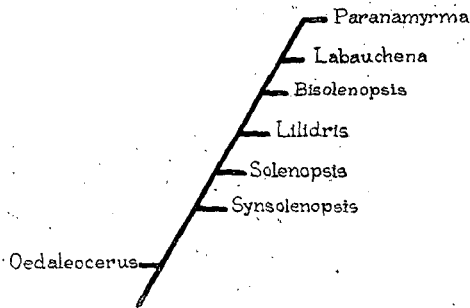


Figura 5

Argentina, probablemente por ser el territorio del país uno de los mejor estudiados del continente, aunque no está excluida la posibilidad de que el centro principal del desarrollo evolutivo de este grupo se halle en la zona tropical.

Solenopsis es un género casi cosmopolita, aunque más diferenciado precisamente en Sud América y según parece especialmente en su parte extratropical (norte de Argentina y áreas colindantes). La taxonomía de *Solenopsis* es muy difícil por el alto grado de polimorfismo (machos, hembras y obreras son muy distintos entre sí y pueden correlacionarse con certeza sólo al encontrarlas dentro de un mismo nido, excepto el grupo más primitivo de *Solenopsis saevissima*) y en ciertos grupos, dentro del género, por la gran uniformidad de las obreras, que son las que se encuentran más a menudo.

La situación se complica más aún por la presencia de géneros em-

parentados con *Solenopsis*, cuya filiación no está clara, tales como *Lilidris* o *Oedaleocerus*. Las obreras de *Oedaleocerus* pequeñas y monomorfas son muy parecidas a las obreras de *Solenopsis*, las hembras conservan el aspecto general de éste, pero difieren por la estructura de sus antenas, mientras que los machos, que son muy activos en comparación con los machos de *Solenopsis*, se acercan morfológicamente al tipo de *Monomorium*, colocado habitualmente en la tribu Solenopsidini como el género menos evolucionado de toda ella.

Todas estas dificultades pueden ser salvadas solamente en base a material recogido sistemáticamente y en forma intensiva en toda el área ocupada por este grupo.

Mientras tanto, ya está completamente claro que el continente de Sud América y especialmente en su parte extratropical y subtropical, desempeña un gran papel en el desarrollo de las *Solenopsidini*.

6. La tribu *Cephalotini* es un grupo muy homogéneo y muy aislado en la fauna de Sud América; presenta caracteres diferenciales que tienen cierto paralelo con los del género *Cataulacus* de Africa, lo que no permite hablar de parentesco. Ni las estructuras morfológicas, ni tampoco los rasgos biológicos dan ninguna idea con respecto al nivel evolutivo de cada uno de los 5 géneros sudamericanos. Tal vez se podría pensar que *Cephalotes* y *Procryptoceus*, cuya morfología se aleja menos de lo habitual en una hormiga, sean menos evolucionados que *Zacryptocerus* y *Paracryptoceus* con sus estructuras singulares, pero todo eso queda como una simple conjetura.

Con todo, la presencia de todos esos géneros en la zona ecuatorial y su disminución hacia el sur, permiten afirmar que el centro de diferenciación actual se halla en la cuenca del Amazonas. En Argentina se presentan cuatro géneros, de los cuales tres (*Cephalotes*, *Zacryptocerus* y *Procryptoceus*) se encuentran solamente en el extremo norte (Misiones, Formosa, noreste del Chaco, Salta y Jujuy) y solamente *Paracryptoceus* llega hacia el sur hasta San Luis y aún Río Negro (Viedma); esta procedencia todavía es dudosa por haberse encontrado allí una sola vez la especie.

Paracryptoceus fossithora Santschi (véase Kempf, 1958, pp. 58-60)...

7. La subfamilia *Dorylinae* se compone de 6 géneros, de los cuales *Eciton*, *Labidus*, *Nemamyrmex* y *Neivamyrmex* han sido considerados como subgéneros de un solo género, *Eciton*, hasta la última monografía de Th. Borgmeier. Constituyen un grupo muy homogéneo, dentro del cual no se puede hasta ahora determinar la secuencia cronológica ni tampoco evolutiva. Otros dos géneros, *Cheliomyrmex* y *Leptanilloides* se hallan bien distanciados entre sí y de *Eciton* y probablemente representan "grupos experimentales", que no han tenido éxito, mientras que *Eciton*, en el sentido amplio, es uno de los dominantes, especialmente en la zona tropical, que debe ser considerada como el centro principal de diferenciación de todo este grupo.

DISCUSION

Pasando ahora a la interpretación del panorama faunístico sudamericano debemos ante todo darnos cuenta de las limitaciones que nos impone en este sentido el caudal y el carácter de la información disponible. Para poder llegar a conclusiones ciertas sería conveniente levantar censos periódicos de la fauna en todos los ambientes representativos. Sin embargo no podemos pensar en realizar tales censos en un continente donde aún los censos de la población humana tropiezan con grandes dificultades y donde quedan todavía por explorar grandes extensiones.

Las listas faunísticas del tipo habitual no son estrictamente comparables por no ser completas y por no tomar en consideración el dinamismo de los conjuntos faunísticos. Este dinamismo fue constatado por nosotros en la provincia de Tucumán; también Neal A. Weber en uno de sus trabajos (1955) menciona los grandes cambios del panorama faunístico de la isla Barro Colorado (Panamá) entre los años 1938 y 1954. No sabemos nada concreto con respecto a la naturaleza de tales cambios que pueden significar tanto simples fluctuaciones como modificaciones de carácter progresivo. Aún correlacionando tales cambios con ciertos fenómenos ambientales, no podemos decir mucho con respecto a su mecanismo. Tal es el caso de San Martín de los Andes, donde la precipitación de ceniza volcánica provocó la desaparición

ción de varias especies de hormigas, sin afectar en forma negativa a una sola especie, *Araucomyrmex tener*, que en el verano de 1957 abundaba en las proximidades de esa ciudad.

Las revisiones sistemáticas a veces voluminosas, basadas en el estudio de colecciones, dan una idea de la escasez del material disponible, relacionan las estructuras morfológicas con ciertos puntos o áreas geográficas, omitiendo, por lo menos en la escala necesaria para la interpretación científica, los datos biológicos y ecológicos que caracterizan la vida real de las hormigas.

Para programar y realizar tales revisiones sería conveniente comenzar con la recolección de material en gran escala y en todos los ambientes representativos, recurriendo a la cooperación internacional, que existe sólo en forma incipiente y no puede satisfacer estas necesidades.

Por otra parte, para poder reunir los datos biológicos y ecológicos, sería muy importante tener en el área continental una red de puntos fijos con comodidades para la vida y el trabajo de los investigadores visitantes, como lo tiene la isla Barro Colorado en Panamá. Tales laboratorios, ubicados en puntos estratégicos, podrían contribuir muchísimo al progreso de nuestros conocimientos y en general al progreso de la vida en Sud América.

El nivel de los conocimientos actuales con respecto a la fauna de las hormigas es muy desigual como consecuencia de las iniciativas particulares no coordinadas. Se destacan algunos puntos, como Loreto en Misiones, São Paulo y Nueva Teutonia en el Brasil, cuyas faunas son relativamente bien conocidas (aunque no lo suficiente) y al lado de estos puntos existen grandes extensiones no, o poco exploradas.

Otra serie de dificultades surge de la diversidad de los enfoques personales en lo que a la interpretación taxonómica de los hechos reales se refiere. La sistemática puramente tipológica es aceptable cuando suministra una nomenclatura estable relacionada con determinados conjuntos estructurales, es decir, un sistema de puntos de referencia para la interpretación científica ulterior. Sin embargo, la tarea resulta prácticamente irrealizable, porque la realidad no se compone de puntos fijos entrelazados entre sí en una y otra forma, sino que representa un proceso glo-

bal donde todo cambia y donde todos los puntos de referencia tienen valor auxiliar, temporario y localizado. Aunque en la mayoría de los casos las especies pueden delimitarse bien, siempre quedan casos marginales que no pueden ser encasillados siguiendo un criterio puramente morfológico.

La tendencia de volver a la nomenclatura binaria, abandonando la denominación formal de las unidades infraespecíficas, representa una tentativa de cortar el nudo gordiano. Esta tendencia puede ser aceptada cuando se trata de su aspecto formal, es decir, de los nombres supeditados a las reglas internacionales de la nomenclatura, prioridad, etc. Por otro lado la existencia real de unidades infraespecíficas y la importancia de éstas para la interpretación de los procesos de la vida en sus aspectos funcional y evolutivo no nos permite abandonar la taxonomía infraespecífica y requiere cierta reglamentación de los procedimientos respectivos.

Los enfoques personales repercuten en la interpretación de la evolución y en ciertos casos conduce a controversias aparentemente graves (Borgmeier, 1955) y realmente ilusorias. Nadie puede negar la evolución, es decir, un cambio gradual y progresivo de la vida, como un hecho perfectamente documentado por la paleontología, y las diferencias surgen recién cuando la mente humana pasa a interpretar este proceso, sus ramificaciones, sus mecanismos y sus causas inmediatas. Estas diferencias dependen, no del objeto de estudio, que al ser tratado con criterio científico conceptual debe conducir a fin de cuentas a una misma interpretación, sino de la mentalidad del investigador, que puede ser formado tanto en un ambiente rigurosamente científico como en uno donde intervengan factores de otra índole distanciados de la ciencia.

Para superar las dificultades que se originan por esta causa es imprescindible difundir el pensamiento científico, que es esencialmente el conocimiento *conceptual* apoyado sobre la experiencia palpable y sustancialmente distinto del pensamiento puramente empírico, especulativo o dogmático. El conocimiento científico no se aparta de su base real, no se aferra a los hechos observados, comentándolos en vez de interpretarlos y no conoce ideas preconcebidas o autoritarias. Todas las ideas científicas deben ser

demostradas en caso de duda y lo hipotético, en la ciencia, no debe ser confundido con lo cierto.

Los hechos biogeográficos tienen su justificación en la realidad actual, en las relaciones actuales entre distintos organismos por un lado y entre los organismos y su medio ambiente por el otro, y además tienen sus antecedentes en el pasado y por eso pueden ser correctamente interpretados con enfoque evolutivo. Sin embargo, cuando entramos en el campo del proceso histórico perdemos la oportunidad de experimentar y por eso todas nuestras conclusiones representan nada más que ciertas aproximaciones a la verdad.

Tomando en cuenta todas estas consideraciones podemos ahora pasar al panorama zoogeográfico de Sud América, tal como lo presenta la distribución de las hormigas, con el fin de aclarar, en la medida de lo posible, los procesos y las tendencias del desarrollo histórico responsables del estado actual de las cosas.

Ante todo cabe destacar que en el territorio del continente se pueden distinguir tres conjuntos faunísticos muy distintos entre sí en lo que a riqueza faunística y a composición de la fauna se refiere. Éstos son: la fauna que llamamos convencionalmente *fauna mesófila brasileña* *, la *fauna xerófila argentina* y la *fauna mesófila del oeste de la Patagonia y sur de Chile*. La fauna mesófila brasileña ocupa una área muy extensa y se caracteriza por una gran diferenciación en lo que a la cantidad de especies se refiere, se compone tanto de elementos modernos como antiguos, en parte relictuales. La fauna xerófila argentina extiende su dominio sobre un área mucho menos extensa y la cantidad de sus especies componentes es muy inferior. Finalmente la fauna mesófila austral es la más pobre de

* W. W. Kempf, en su último trabajo dedicado a la fauna del suelo en Surinam (se trata de las hormigas terrícolas) ofrece datos cuantitativos que permiten afirmar cierta homogeneidad de la fauna mesófila brasileña en una gran extensión, desde el norte del continente hasta el norte de Argentina (Kempf 1961).

De los 59 géneros, solamente cinco no se encuentran en Argentina. Entre las especies cuantitativamente dominantes se destacan *Ectatomma quadridens* F., *Labidus praedator* F. Sm., *Brachymyrmex patagonicus* Mayr, *Wasmannia auropunctata* Roger, frecuentes también en el norte argentino. Naturalmente, hay diferencias. Así, por ejemplo, *Solenopsis geminata* es muy común en Surinam y no se encuentra en Argentina.

Los estudios cuantitativos deben ser organizados en una escala mayor.

todas y su área la menos extensa. Considerando la cantidad de especies de la fauna mesófila brasileña como el 100 %, tendríamos para la de la zona árida un 10 % y para la mesófila austral tan sólo un 2 %. Esta relación de 100-10-2, muy aproximada por supuesto, no toma en consideración la diferencia de las áreas respectivas. Reduciendo esta relación a áreas de extensión comparable (del mismo orden) tendríamos, tal vez, la relación de 100 a 20 y a 7-8 respectivamente, lo que nos da una idea, aunque muy aproximada, repetimos, del grado de la diferenciación específica en los tres conjuntos faunísticos principales.

¿Cuáles podrían ser las causas de estas diferencias?

Se podría decir que el ambiente de la fauna mesófila brasileña es más favorable para la vida de las hormigas, mientras que los ambientes de la xerófila y de la mesófila austral son menos favorables, ejercen una determinada influencia selectiva y “dejan pasar” sólo a las especies con adaptaciones especiales que les permitan contrarrestar los efectos del ambiente desfavorable.

Aunque este razonamiento parezca muy lógico y aunque el valor selectivo del ambiente es innegable, no podemos aceptar tal explicación como exhaustiva por el simple motivo de que reduce todo a la influencia de ciertas fuerzas mayores, exteriores con respecto a los organismos y deja al margen el factor biológico que representa un elemento activo.

Los organismos, hormigas en nuestro caso, no se adaptan pasivamente a los requerimientos del ambiente que los rodea y los selecciona, sino que viven actuando y tratando (*no* usamos este término en el sentido teleológico) de extender sus áreas a través del proceso histórico, evolucionando en la medida de sus posibilidades intrínsecas determinadas por su “tradición hereditaria”.

La composición de cada uno de estos tres conjuntos faunísticos nos permite entrar en la materia discutiendo el problema con enfoque evolutivo. Comenzamos con el conjunto más simple, el de la fauna mesófila austral, que se caracteriza sobre todo por la presencia de elementos faunísticos antiguos, que ponen a esta fauna en cierta relación con las de Australia y Nueva Zelandia; tales como *Notomyrmex* y *Lasiophanes*. Aún admitiendo las conexiones intercontinentales hipotéticas como una posibilidad (lo que no surge del conjunto de los hechos observados), debemos constatar que es-

tos elementos son antiguos porque su evolución si no se halla estancada es de todos modos muy lenta, lo que por su parte plantea la cuestión de las causas de este estancamiento evolutivo, a la que volveremos más adelante. Otros elementos, también antiguos, tienen sus raíces filéticas en el área sudamericana y representan derivados de la fauna neotropical antigua. A este grupo pertenecen los géneros *Ephebomyrmex*, *Pogonomyrmex* y *Araucomyrmex*. La posición sistemática de *Ephebomyrmex* y *Pogomyrmex*, así como las particularidades de su ecología y distribución geográfica demuestran la antigüedad de estos dos géneros y señalan la parte tropical del continente como su área de origen más probable en el pasado remoto. Los consideramos en consecuencia como sobrevivientes de la fauna antigua neotropical, relegados de su área natal por causas que requieren aclaración.

El género *Araucomyrmex* es por su parte de importancia singular como representante del linaje filético que parte del género más primitivo *Iridomyrmex* con representantes en todos los países tropicales y que vive como un género mesófilo en las regiones tropicales de América del Sur. La continuación del mismo linaje filético cuyo desarrollo podemos seguir estudiando en la fauna actual, la representan los géneros *Dorymyrmex* y *Spinomyrma*, adaptadas secundariamente a las condiciones del ambiente árido como hormigas cazadoras. El género *Araucomyrmex* marca entonces una de las primeras etapas de la "conquista del desierto" y su área actual (mesetas patagónicas australes, oeste de la Patagonia, gran parte del territorio de Chile) tiene la configuración propia de los relictos relegados, aunque el género no puede ser considerado relicto en el sentido estricto de esta palabra por ser muy frecuente dentro de su área.

El tercer elemento antiguo de la fauna mesófila austral es el género *Myrmelachista*, género neotropical que tiene dos áreas separadas por la zona árida, una en el oeste de la Patagonia y Chile con algunas especies relativamente primitivas en el sentido estructural, y la otra en la parte tropical de América del Sur con especies más numerosas y estructuralmente más evolucionadas, aunque lo mismo que las especies australes son arborícolas. El modo de vida arborícola surgió antes de la diferenciación específica y representa uno de los rasgos diferenciales del género.

Pasando ahora a la *fauna xerófila argentina* debemos constatar ante todo que se compone de dos grupos de elementos principales, por un lado los *autóctonos* con raíces filéticas en el área austral del continente y por el otro elementos más modernos, inmigrantes del área mesófila tropical y subtropical, que son o ecológicamente polivalentes o de gran adaptabilidad a las condiciones adversas.

Entre los elementos autóctonos se destacan en primer término las especies de *Pogonomyrmex*, que llegan a su máxima diferenciación precisamente en la zona árida (Mendoza, La Rioja y Catamarca) y representan el tipo de hormiga granívora, y las especies cazadoras de los géneros *Dorymyrmex* y *Spinomyrma*. Ambos grupos tienen sus paralelos en los desiertos del Viejo Mundo (a *Pogonomyrmex* corresponde *Messor* y a *Dorymyrmex-Spinomyrma* el género *Cataglyphis*) con raíces filéticas en cada caso distintas. Es un hecho ya bien conocido el de que los habitantes del desierto se originan a partir de los elementos mesófilos ancestrales de las áreas húmedas colindantes y que los desiertos de las distintas partes del mundo carecen de afinidades faunísticas entre sí. Solamente las formas de vida se repiten en sus rasgos generales, sin llegar a la identidad, y a un mismo nivel evolutivo, lo que puede ser atribuido en parte al valor selectivo del medio ambiente y en parte a las potencialidades intrínsecas de cada linaje filético que trata de avanzar sobre el desierto (el término "potencialidad" no debe ser interpretado en el sentido de algo predeterminado desde el principio, se trata más bien de la "tradicición hereditaria" ya mencionada anteriormente).

El hecho de que ni *Dorymyrmex* ni *Spinomyrma* participen en la composición de la fauna de Chile, a pesar de ser muy frecuentes al este de los Andes, donde llegan a más de 2000 metros sobre el nivel del mar (Uspallata al oeste de Mendoza), es de gran importancia, pues indica que estos géneros se han originado después de la formación de la barrera de los Andes, lo que por su parte explica la supervivencia de *Araucomyrmex* en la parte chilena, donde este género no tiene sus competidores naturales.

Otro hecho de gran importancia es que *Dorymyrmex baeri*, que representa en cierto modo un eslabón de conexión entre *Araucomyrmex* y *Dorymyrmex*, vive a grandes alturas en los Andes, mientras que las partes menos elevadas de la zona árida están ocupadas por especies más evolucionadas. Es uno de los hechos que apoya

la idea de una mayor intensidad de la evolución en los ambientes favorables para las hormigas como insectos mesófilos, correlacionada con el desplazamiento centrífugo de los elementos menos evolucionados.

La presencia de una especie de *Pogonomyrmex* (*P. bispinosus* Spinola) en Chile, sugiere la idea de que *Pogonomyrmex* y *Araucomyrmex* son aproximadamente contemporáneos y más antiguos que *Dorymyrmex* (en este sentido los datos morfológicos coinciden con los ecológicos). La especie chilena *P. bispinosus* es bastante variable (tres variedades nominales además de la forma típica) y no es una especie xerófila, se la ha encontrado en Santiago, Valparaíso, Viña del Mar, Volcán de Chillán y algunas otras localidades. La especie más cercana a ésta, *Pogonomyrmex uruguayensis* Mayr, fue encontrada en Uruguay y en Argentina (provincias de Entre Ríos, Santa Fe, Formosa, Salta y Tucumán), es decir en ambientes cuando más, semiáridos, lo que constituye una analogía con *bispinosus* y ambas especies representan una de las etapas iniciales en la conquista del desierto, lograda en forma más eficiente por las especies de los grupos *brevibarbis* Emery (forma típica y dos subespecies geográficas) y sobre todo *rastratus* Mayr, este último con diez especies distintas exclusivamente argentinas, distribuidas a lo largo de la zona árida al este de los Andes, de tal modo que las mesetas de Santa Cruz, cuya fauna es por lo general muy pobre y de una densidad de población escasa, tiene por lo menos tres especies distintas.

Algo muy parecido observamos también en el género *Dorymyrmex*. El grupo de especies morfológicamente menos distantes de *Araucomyrmex* tiene sus representantes tanto en Argentina (Chaco, este de Tucumán, Catamarca, La Rioja, Córdoba, Mendoza y oeste de San Luis) y en las regiones colindantes de Paraguay y Bolivia (Chaco paraguayo y boliviano), *Dorymyrmex exsanguis* Forel, como en los valles interiores de Bolivia, *Dorymyrmex emmaericellus* Kusnezov. Las especies más distantes, del tipo inicial, es decir, secundarias y más modernas, pertenecientes a los grupos *flavescens* Mayr y *planidens* Mayr (una especie del grupo *flavescens* debe ser encontrada en el Altiplano de Bolivia), así como el género *Spinomyrma*, secundario con respecto a *Dorymyrmex*, son propios de la zona árida propiamente dicha.

Estos datos nos presentan a la zona árida como un centro de evolución con dos tendencias bien marcadas, por un lado la perfección de las formas de vida adaptadas al ambiente árido, hormigas granívoras en el caso de *Pogonomyrmex* y cazadoras en el caso de *Dorymyrmex*, y por el otro lado el ensanchamiento de las áreas que se extienden hacia los ambientes menos áridos.

En este último sentido sería de gran importancia aclarar la posición de "*Dorymyrmex goeldii*" Forel y "*D. iheringi*" Forel, especies dudosas todavía.

Observación: Conviene advertir para evitar equivocaciones que lo que en los trabajos dedicados a la fauna de Brasil figura como *Pogonomyrmex* pertenece en realidad a *Ephebomyrmex* (*E. naelii*), mientras que "*Dorymyrmex*" corresponde a los géneros *Conomyrma* o *Biconomyrma*, muy distintos de *Dorymyrmex*.

Otro componente de la fauna de la zona árida lo representan los inmigrantes procedentes de la zona húmeda tropical y subtropical, los cuales al adaptarse, a veces en forma muy eficiente, a las condiciones del ambiente árido, no han cambiado sustancialmente sus estructuras morfológicas, lo que permite determinar sus relaciones de parentesco y no considerarlos como autóctonos en la zona árida. Algunos de estos inmigrantes secundarios del ambiente menos riguroso, son tan frecuentes como los mismos autóctonos. A este grupo, para dar algunos ejemplos solamente, pertenecen *Acromyrmex lobicornis*, *Acromyrmex striatus*, *Camponotus punctulatus*, *Camponotus blandus* y *Pheidole bergi*.

Hay indicios de que los movimientos migratorios a partir del ambiente "normal" húmedo hacia el ambiente árido representa un proceso que comenzó en la época de la formación del desierto y sigue hasta nuestros días. Los géneros *Mycetophylax* y *Paramycetophylax* contemplados con un enfoque formal, podrían tal vez ser considerados como autóctonos de la zona árida. Sin embargo, las raíces filéticas de las *Attini* se hallan en el ambiente húmedo tropical y estos dos géneros pueden ser interpretados solamente como productos de migraciones muy antiguas, acompañadas por la evolución ulterior que tuvo lugar ya dentro del ambiente árido.

Los elementos originarios de la zona húmeda tropical y subtropi-

ca; atravesaron ya casi toda la zona árida de Argentina llegando al sur hasta el este de Chubut y noreste de Santa Cruz en la Patagonia oriental y casi hasta los límites del oeste húmedo de la Patagonia. En este sentido la influencia de la fauna mesófila brasileña sobre la fauna xerófila argentina es mucho mayor que la influencia de esta última sobre la fauna mesófila brasileña. El centro mesófilo brasileño es evidentemente mucho más activo que el centro xerófilo argentino, y por su parte este último es más activo que el centro mesófilo austral.

El tercer conjunto faunístico, el conjunto mesófilo brasileño, es el más diferenciado de todos y se compone tanto de elementos evidentemente antiguos con áreas discontinuas (*Heteroponera*, *Ephebomyrmex*, *Iridomyrmex*, *Myrmelachista*, *Ponera*, *Platythyrea*, *Pachycondyla*, *Amblyopone*, etc.) o de endémicos mesófilos de esta zona, también antiguos (*Paraponera*, *Thaumatomyrmex*, *Centromyrmex*, *Termitopone*, *Dinoponera*, *Hylomyrma*, etc.), como de elementos relativamente modernos autóctonos, entre los cuales se destacan ante todo las tribus enteras de *Attini* y *Cephalotini*. Las dos tribus se nos presentan aisladas dentro del sistema, sin parentesco con ciertos grupos ancestrales y desempeñando el papel de dominantes en el conjunto faunístico actual; son frecuentes y abundantes dentro de sus áreas respectivas y representan formas de vida especializadas como hormigas cultivadoras las primeras y arborícolas las últimas.

Las *Attini* primitivas (*Myrmicocrypta*, *Apterostigma*, *Mycocœpurus*) son todas mesófilas y más abundantes precisamente en la zona húmeda tropical, que con mayor probabilidad puede ser considerada como la cuna de la tribu *Attini*. Parece muy plausible la idea de que las *Attini* sean originarias de la zona tropical montañosa, como lo admite D. Axelrod con respecto a las plantas Angiospermas (Axelrod, 1952). Esta zona se halla todavía muy poco explorada y no está excluida la posibilidad de encontrar allí las formas ancestrales de este grupo, las cuales pueden tener la posibilidad de sobrevivir en reducidas áreas aisladas de poca competencia.

Cualquiera sea el área de origen de *Attini*, el área de su mayor diferenciación actual se encuentra en la zona húmeda tropical y subtropical y solamente pocos de sus representantes han logrado

sobrepasar la barrera de la aridez, así como sólo pocos y precisamente los más evolucionados (*Acromyrmex*) han logrado conquistar las alturas en la montaña. Con la sola excepción del género *Sericomyrmex*, que es tropical, los otros 12 géneros de *Attini* se encuentran en la parte húmeda subtropical de América del Sur, que abarca los territorios colindantes del noreste de Argentina, Uruguay, sur de Brasil y Paraguay y es precisamente allí donde podemos buscar uno de los principales centros de la evolución actual de este grupo, así como de algunos grupos más. El área ocupada por la fauna mesófila brasileña se nos presenta no como un solo centro de evolución, donde se originan nuevas unidades sistemáticas y de donde surgen las olas migratorias ulteriores, sino como un área donde las novedades evolutivas pueden surgir en cualquier parte, difundiéndose luego con cierta facilidad por la continuidad del ambiente ecológico y sus cambios paulatinos. El intercambio faunístico entre varias partes de esta área resulta más fácil que el intercambio entre esta zona y la zona árida por no intervenir en el primer caso el factor selectivo de la aridez.

El ambiente del valle del Amazonas se caracteriza por la exuberante cubierta vegetal, en el del escudo brasileño el relieve mismo crea abundantes nichos ecológicos, mientras que en la zona marginal de esta área la creciente aridez ofrece oportunidades singulares para la evolución de los elementos originariamente mesófilos. Todo eso junto con las condiciones generales favorables para la vida de las hormigas, que puede transcurrir sin reposo motivado por fuerzas mayores adversas con amplias posibilidades para el intercambio faunístico, contribuye a la evolución más acelerada que en la zona árida o en el área húmeda austral.

La gran extensión del área y la gran densidad de la población contribuyen por su parte estimulando la evolución acelerada, que se manifiesta entre otras cosas por el gran dinamismo de los conjuntos faunísticos.

La supervivencia de los elementos relictuales no dice nada en contra de la evolución acelerada, sino que depende de la cantidad de los nichos ecológicos disponibles, que va aumentando a medida que progresa la evolución biosocial, como lo demuestra fehacientemente la estructura compleja de la selva tropical y subtropical.

Con el progreso biosocial aumentan las posibilidades de convivencia y en consecuencia de supervivencia. En el ambiente favorable de la selva aumentan las oportunidades de la evolución filética. Estas oportunidades pueden ser aprovechadas o no por distintos linajes filéticos de acuerdo con las disposiciones genéticas de estos últimos. La última palabra la tienen a fin de cuentas los mismos organismos, que pueden reaccionar o no ante las oportunidades disponibles. Unos, los braditélicos, se mantienen más o menos estancados, mientras que otros, los taquitélicos evolucionan más o menos rápidamente, modificando las condiciones de vida y creando nuevos estímulos para la evolución ulterior. La evolución no significa solamente la de los linajes filéticos manifestada por el cambio de las estructuras morfológicas, sino un proceso histórico que abarca todas las manifestaciones de la vida, mientras que los organismos se valen de las estructuras morfológicas disponibles que les permiten o no mantenerse dentro de la corriente evolutiva global. Unas estructuras, aunque parezcan primitivas y arcaicas pueden ser útiles o por lo menos indiferentes, mientras que otras pueden dificultar la solución del problema de la supervivencia y hasta llevar a la extinción. Y por lo general la evolución no puede ser concebida en términos solamente morfológicos. En el capítulo dedicado a las hormigas arborícolas ya hemos visto que la vida sobre los árboles no está relacionada con determinados conjuntos morfológicos y que cada grupo mayor (*Cephalotini*, *Pseudomyrmex*, *Leptothorax*, *Azteca*) manifiesta sus propios caracteres en este sentido.

Volviendo al tema central de esta exposición podemos hacer constar, como un hecho suficientemente demostrado, la presencia de elementos antiguos y modernos en el conjunto mesófilo brasileño. Hay ciertos indicios de que la historia de estos elementos modernos varía de acuerdo con cada grupo sistemático. Así, por ejemplo, el género *Hypocryptocerus* de Haití, junto con la distribución de las *Cephalotini* en el continente sudamericano, sugieren la posibilidad de que todo este grupo se haya originado en la zona ecuatorial o al norte del Ecuador. El género *Acromyrmex* es muy distinto en este sentido, está diferenciado sobre todo en la zona subtropical, en parte en las regiones extratropicales del norte de Argentina, Uruguay y sur de Brasil y muy pobremente representado al norte del Ecuador. Podemos imaginar entonces la migración

hacia el sur de las *Cephalotini* y hacia el norte en el caso de *Acromyrmex*. Sin embargo la falta de elementos de juicio, por ser esta área muy poco explorada todavía, no nos permite salir del campo de las conjeturas y el estudio de las migraciones de este tipo queda como una de las tareas para el próximo futuro. Podemos prever solamente que las "interferencias faunísticas" dentro del conjunto mesófilo brasileño deben ser muy complicadas, lo que presupone naturalmente la necesidad de investigaciones detalladas como condición necesaria para poder abordar el problema de las migraciones, tanto internas, es decir, dentro del conjunto mesófilo brasileño, como externas, cuando se trata del intercambio faunístico con otros conjuntos.

Un caso especial todavía enigmático lo representa la diferenciación del género *Dolichoderus* en la cuenca del Amazonas. La nervadura alar permite ubicarlo en el sistema entre las *Dolichoderinae* menos evolucionadas, tal vez al nivel del género *Iridomyrmex* que pertenece a otra tribu de la misma subfamilia. Los restos fósiles demuestran que existió en el hemisferio norte ya en la primera mitad del período terciario, mientras que su distribución actual abarca vastas extensiones tanto en el Nuevo como Viejo Mundo (América del Norte, Mediterráneo, India, Borneo, etc.). Además los grupos más cercanos viven en el hemisferio norte (*Liometopum* en EE. UU., Mediterráneo; *Aneuretus* en Ceilán). Los antecesores de este grupo, o por lo menos las ramificaciones laterales del mismo linaje han sido encontrados en estado fósil en el hemisferio norte (*Protaneuretus*, *Paraneuretus*, *Mianeuretus*, véase, el último trabajo de E. O. Wilson, T. Eisner, G. C. & J. Wheeler, 1956). El género *Azteca* tiene también sus antecesores en el terciario de Florissant. Todo parece indicar que la patria de las *Dolichoderinae* actuales se halla en el hemisferio boreal y por eso es dable suponer que la presencia de *Dolichoderus* en las partes tropicales de América del Sur es consecuencia de la migración o de una serie de migraciones de norte a sur y del desarrollo ulterior, especialmente en el valle del Amazonas, donde el género tiene más de 20 especies distintas a pesar de que la fauna del valle no es bien conocida. Mientras que la fauna de la relativamente pequeña isla de Trinidad tiene 7 especies de *Dolichoderus* (y 12 especies de *Azteca*), la cantidad de especies decrece rápidamente hacia el

sur, de tal modo que el Dr. Kempf encontró en los alrededores de Agudos solamente 3 especies de *Dolichoderus* y en todo el norte de Argentina (Salta, Jujuy, Formosa, Misiones) tenemos registradas hasta ahora no más de 3 especies.

El caso de *Dolichoderus* no es único. El mismo sentido puede tener el caso de *Leptothorax*, cuyas raíces aparentes se hallan en el hemisferio boreal, donde toda la tribu *Leptothoracini* llega a su máxima diferenciación, mientras que en Sud América tenemos un solo género con relativamente pocas especies, cuya área se extiende hacia el sur hasta Tucumán y Entre Ríos, en Argentina, y finalmente el caso del género *Macromischa*, diferenciado sobre todo en Cuba, que llega hacia el sur hasta el valle del Amazonas por lo menos.

El intercambio faunístico entre las regiones Neotropical y Neártica está, en principio, fuera de duda, y tiene sus analogías en las migraciones de los mamíferos, migraciones documentadas paleontológicamente. El proceso de intercambio no puede ser unilateral y debe ser estudiado detenidamente. Otra vez más nos encontramos frente a la necesidad de intensificar el estudio de la fauna sudamericana, tanto actual como fósil.

Uno de los rasgos positivos de la fauna mesófila brasileña es precisamente la existencia de *elementos autóctonos relativamente modernos*, tales como son las *Attini* y *Cephalotini*. Por falta de datos paleontológicos no podemos precisar el área y la época de su origen y sin embargo, el mismo hecho de que las *Attini*, entre los dominantes de su área, no se encuentran en el territorio de Chile, indica que este grupo no es originario de la parte austral del continente (como lo es *Dorymyrmex*) y que sus representantes, de la zona árida la poblaron en una época no muy distante cuando la barrera de los Andes ya se había formado, impidiendo su acceso al territorio chileno. La gran distancia recorrida por los elementos originarios de la zona húmeda tropical y subtropical (*Acromyrmex lobicornis* y *striatus*, *Camponotus punctulatus*, etc.) en su migración hacia el sur y hacia arriba, en las regiones montañosas, es consecuencia de su adaptabilidad e indirectamente un testimonio de la gran actividad del centro brasileño de evolución (vamos a llamarlo así por razones de brevedad) cuyas condiciones favorecen la evolución acelerada.

La actividad del centro brasileño de evolución es muy superior a la del centro árido argentino por varias causas, entre otras por las condiciones ambientales mucho más favorables para la vida de las hormigas, por su extensión mucho mayor, por la abundancia de nichos ecológicos disponibles y por las grandes posibilidades de intercambio faunístico. Precisamente en esta zona se originan las formas más perfeccionadas, como por ejemplo, *Wasmannia auropunctata* frente a *Wasmannia sulcaticeps* o *Prenolepis fulva* frente a *Prenolepis silvestri* (véase el capítulo dedicado a la fauna de Tucumán), las cuales tratan de ensanchar sus áreas desplazando a sus competidores naturales en las zonas marginales.

RESUMEN

Resumiendo los hechos anteriormente considerados llegamos a las siguientes conclusiones.

Parece evidente que el área ocupada por la fauna mesófila brasileña representa una muy extensa región de *evolución muy activa*, lo que puede ser atribuido a varios factores, como son el ambiente ecológico favorable para la vida de las hormigas, la considerable densidad de población, la falta de grandes obstáculos que podrían dificultar las migraciones de los elementos nuevos aparecidos en una u otra parte de esta región a través de su área, dando a la fauna el aspecto de cierta homogeneidad en lo que a su composición general se refiere.

Esta área puede ser subdividida en áreas secundarias de condiciones ambientales distintas, en donde, por esta causa, la evolución de las hormigas toma rumbos también distintos, adaptándose éstas a las oportunidades presentadas por el ambiente, de tal modo que mientras el territorio de la cuenca del Amazonas se caracteriza sobre todo por una gran diferenciación de las formas arborícolas, los grupos terrícolas llegan a su mayor diferenciación al sur del Amazonas en el territorio ocupado por el escudo brasileño.

Los productos de la evolución surgidos en estas áreas secundarias se distribuyen luego sin grandes dificultades a través de toda el área de la fauna mesófila brasileña diferenciándose ecológicamente, por lo que la fauna conserva sus caracteres típicos desde el

norte del continente hasta más allá del trópico de Capricornio en el sur, naturalmente que con matices individuales de carácter regional.

La homogeneidad de esta fauna es bastante relativa, pero sin embargo se destaca cuando la comparamos con la fauna xerófila argentina colindante.

La fauna xerófila argentina, muy distinta por la composición de sus dominantes, se relaciona con la fauna mesófila brasileña por lazos de descendencia, porque las raíces filéticas más profundas de las entidades actualmente xerófilas las encontramos en los elementos ancestrales correspondientes a la fauna mesófila brasileña. El hecho de que tanto los elementos de descendencia brasileña inmediata (por ejemplo, el género *Acromyrmex*), como los dominantes más evolucionados de la fauna xerófila argentina no se encuentran en el territorio de Chile sugiere que tanto unos como otros son relativamente modernos, formados después de la elevación de los Andes en su forma actual.

La fauna del extremo sur del continente (Patagonia y Chile) puede ser interpretada como un resto poco evolucionado de la fauna neotropical antigua, cuyos elementos han sido relegados secundariamente de sus áreas, anteriormente más extensas, por la competencia por parte de los elementos más modernos surgidos en las áreas tanto húmedas como áridas, donde la evolución es más activa.

Cierto estancamiento evolutivo de los componentes de esta fauna, que tiene su justificación en las condiciones desfavorables para la evolución (área restringida, poca densidad de población, adversidades ambientales, etc.), explica ciertos rasgos de afinidad con las faunas de Australia y Nueva Zelandia, así como cierta analogía entre la fauna del oeste de la patagonia y del sur de Chile por un lado y la de la zona templada boreal por el otro.

Los puentes intercontinentales hipotéticos no son necesarios para explicar el panorama actual.

BIBLIOGRAFÍA

- ARLDT, T. 1938. Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Berlín, 1 : 408 pp., 14 mapas; 2, 1005 pp., 36 mapas, 7 láminas.
- ARNOLD, G. 1915-1922. A monograph of the Formicidae of South Africa. — Ann. S. Afr. Mus., 14 : 1-766, 9 láminas, 60 figs.
- 1926. Appendix, Ibidem, 23 : 191-295, 23 figs.

- ARNOLDI K. V. 1932. Biologische Beobachtungen an der neuen palaearktischen Sklaventhalerameise *Rossomyrmex proformicarum*. — Z. Morph. Okol. Tiere, 24 : 319-326.
- 1933. De un nuevo género de hormigas en relación con el origen de los caracteres genéricos de las hormigas parásitas. — Ent. Obozr., Leningrad, 25 : 40-51, 5 figs. (en ruso).
- 1937. Lebensformen der Ameisen. — C. R. Acad. Sci. URSS. 16 : 335-338.
- 1959. On the discontinuity of distribution of the populations in a species and on the structure of a biocoenose. — Proc. XV Int. Congr. Zool., pp. 781-783.
- AUTUORI, M. 1941. Contribuição para o conhecimento de saúva (*Atta* spp.). I. — Arch. Inst. biol. S. Paulo, 12 : 197-228, 4 láminas, 4 figs.
- 1942. Contribuição... II. — Ibidem, 13 : 67-86, 13 láminas, 1 fig.
- 1942. Contribuição... III. — Ibidem, 13 : 137-148, 1 lámina, 2 figs.
- BINGHAM, C. T. 1903. The fauna of British India, including Ceylon and Burma. — Hymenoptera, II, 506 pp., 161 figs.
- BONDROIT, J. 1918. Les fourmis de France et de Belgique. — Ann. Soc. ent. Fr., 87 : 1-174, 83 figs.
- BONETTO, A. 1959. Las hormigas cortadoras de la provincia de Santa Fe. — Direc. Gen. Recursos Naturales S. Fe, pp. 1-79, 7 láminas.
- BORGMEIER, TH. 1923. Catálogo sistemático e sinonímico das formigas do Brasil. I. — Arch. Mus. nac. Rio de J., 24 : 33-103.
- 1927. Catálogo... II. Ibidem, 29 : 69-164.
- 1951. Algumas formigas del género *Macromischa* Roger. — Arch. Mus. nac. Rio de J., 42 : 107-112.
- 1952. Zweiteilige Vordertarsen bei attaphilen *Phoriden* Weibchen als myrmecophyle Anpassung. — Trans. IX int. Congr. Ent., 1 : 107-109.
- 1954. Two interesting *Dacatinae* ants from Brasil. — Rev. bras. Biol., 14 : 279-284.
- 1955. Die Wanderameisen der Neotropischen Region. — Studia Ent., 3 : 1-716, 87 láminas.
- 1957. Myrmecologische Studien. — Ann. Acad. bras. Sci., 29 : 103-128.
- BROWN, W. L. 1948. A preliminary generic revision of the higher *Dacetini*. — Trans. Amer. ent. Soc., 74 : 101-129, 2 figs.
- 1949. Revision of the ant tribe *Dacetini*. I. Fauna of Japan, China and Taiwan. — Mushi, 20 : 1-25.
- 1950. Revision... II. *Glamyrmomyrmex* Wheeler and closely related small genera. — Trans. Amer. ent. Soc., 76 : 27-36.
- 1949. Revision... III. *Epitritus* Emery and *Quadristruma* new genus. — Ibidem, 75 : 43-51.
- 1949. Revision... IV. Some genera properly excluded from the *Dacetini* with the establishment of the *Basicerotini* new tribe. — Ibidem, 75 : 83-96.
- 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family *Formicidae*. — Ins. Soc., 1 : 21-31.
- 1955. The first social parasite in the ant tribe *Dacetini*. — Ibidem, 2 : 181-185.

- 1957. Is the ant genus *Tetramorium* native in United States? — *Breviora Mus. comp. Zool. Harv.*, 72 : 1-8.
- 1957. *Dacotinops*, a new ant genus from New Guinea. — *Ibidem*, 77 : 1-7.
- 1958. Contributions toward a reclassification of the *Formicidae*. II, Tribe *Ectatommini*. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 118 : 175-362.
- 1958. A review of the ants of New Zealand. — *Acta Hymenopt.*, 1 : 1-50.
- 1959. A revision of the *Dacetini* ant genus *Neostruma*.
- 1960. Ants, acacias and browsing mammals: — *Ecology*, 41 : 587-592.
- BROWN, W. L. & W. W. KEMPF. 1960. A World Revision of the Ant Tribe *Basicerotini*. — *Studia Ent.*, 3 : 161-250, 63 figs.
- BRUCH, C. 1914. Catálogo sistemático de los Formicidos argentinos. — *Rev. Mus. La Plata*, 19 : 211-234.
- 1915. Suplemento al Catálogo... — *Ibidem*, 19 : 527-533.
- 1916. Contribución al estudio de las hormigas de la provincia de San Luis. — *Ibidem*, 23 : 291-357, 12 láminas, figs.
- 1917. Hormigas de Catamarca. — *Physis*, 3 : 6-9.
- 1917. Costumbres y nidos de hormigas. I. — *An. Soc. cient. argent.*, 83 : 302-316, 1 figs.
- 1917. Costumbres... II. — *Ibidem*, 84 : 154-168, 4 láminas, 8 figs.
- 1921. Estudios mirmecológicos. I. — *Rev. Mus. La Plata*, 26 : 175-211, 6 láminas, 16 figs.
- 1923. Estudios... — *Ibidem*, 27 : 172-220, 6 láminas, 17 figs.
- 1928. Estudios... — *An. Mus. nac. B. Aires*, 34 : 341-360, 6 láminas, figs.
- 1925. Biología de *Pseudoatta argentina*. — *Physis*, 3 : 106.
- 1930. Notas preliminares acerca de *Labauchena daguerrei* Santschi. — *Rev. Soc. ent. argent.*, 3 : 73-80, 2 láminas.
- 1932. Notas biológicas y sistemáticas acerca de *Bruchomyrma acutidens* Sants. — *Rev. Mus. La Plata*, 33 : 31-55, 6 láminas, figs.
- BUENZLI, G. H. 1935. Untersuchungen ueber coccidophile Ameisen auf den Kaffeefeldern von Surinam. — *Mitt. Schweiz. ent. Ges.*, 16 : 453-593.
- CARPENTER, F. M. 1930. The fossil ants of North America. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 70 : 1-66, 11 láminas.
- CLARK, J. 1934. Ants from the Otway Ranges (Australia). — *Mem. nat. Mus., Melbourne*, 8 : 47-73, 1 lámina.
- 1941. Notes on the Argentina ant and other exotic ants introduced into Australia. — *Ibidem*, 12 : 59-70, 3 figs.
- COHIC, F. 1948. Observations morphologiques et écologiques sur *Dorylus (Anomma) nigricans* Illiger. — *Rev. franc. Ent.*, 14 : 229-276.
- COLE, A. C. 1940. A guide to the ants of the Great Smoky Mountains National Park, Tennessee. — *Amer. Midl. Nat.*, 24 : 1-88, figs.
- 1934. An ecological study of the ants of the southern desert shrub region of the United States. — *Ann. ent. Soc. Amer.*, 27 : 388-405, 4 figs.
- COLE, A. C. and JONES, J. N. 1948. A study of the weaver ant, *Oecophylla smaragdina* (Fabr.). — *Amer. Midl. Nat.*, 39 : 641-651, 7 figs.
- CREIGHTON, W. S. 1930. The New-World species of the genus *Solenopsis*. — *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.*, 66 : 39-151, 8 figs.
- 1950. The ants of North America. — *Bull. Mus. comp. Zool., Harv.*, 104 : 1-585, 57 láminas.

- DAGUERRE, J. B. 1945. Hormigas del género *Atta* F. de la Argentina. — Rev. Soc. ent. argent., 12 : 438-460, 4 láminas, figs., 1 mapa.
- EIDMANN, H. 1935. Zur Kenntnis der Blattschneiderameise *Atta sexdens* L. insbesondere ihrer Oekologie. — Z. angew. Ent., 22 : 186-241, 385-436, 5 láminas, 45 figs.
- 1936. Oekologisch-faunistische Studien an südbrasilianischen Ameisen. — Arb. phys. angew. Ent., 3 : 26-48, 81-114, 1 lámina, 5 figs.
- 1938. Zur Kenntnis der Lebensweise der Blattschneiderameise *Acromyrmex subterraneus* For. var. *eidmanni* Santschi. — Rev. Ent. Rio de J., 8 : 291-314.
- EMERY, C. 1891. Le formiche dell'ambra siciliana nel Museo mineral dell' Università de Bologna. — Mem. R. Acad. Sci. Bologna, 5 : 141-165, 3 láms.
- 1893. Notice sur quelques Fourmis del îles Galápagos. — Ann. Soc. ent. Fr., pp. 89-92.
- 1894. Studio monográfico sul genero *Azteca* Forel. — Mem. Acad. Sci. Bologna, 5 : 119-152, 2 láminas.
- 1910. Genera Insectorum: *Dorylinae*, 102 : 1-33, 1 lámina.
- 1912. Genera Insectorum: *Ponerinae*, 118 : 1-125, 3 láminas.
- 1913. Genera Insectorum: *Dolichoderinae*, 137 : 1-50, 2 láminas.
- 1922. Genera Insectorum: *Myrmicinae*, 174 : 1-397, 7 láminas.
- 1925. Genera Insectorum: *Formicinae*, 183 : 1-302, 5 láminas.
- 1912. Der Wanderzug der Steppen- und Wüstenameisen von Zentral Asien nach Süd Europa und Nord Africa. — Zool. Jb., Suppl., 15 : 95-104.
- 1913. Le origine e le emigrazione della fauna mirmecologica di Europa. — C. R. Acad. Sci. Bologna, 17 : 29-46.
- 1916. Fauna entomológica Italiana. I. *Hymenoptera-Formicidae*. — Bull. Soc. ent. ital., 47 : 5-201.
- 1920. La distribuzione geografica attuale delle formiche. — Mem. Acad. Lincei (Roma), 5 : 357-450.
- FAUTEREAU, E. DE. 1952. Études d'Ecologie humaine dans l'aire Amazonienne. — Fontenay-Le-Comte (Vendée), pp. 1-48.
- FIEBRIG, C. 1909. *Cecropia peltata* und ihre Verhältnisse zu *Azteca alfuroi*, zu *Atta sexdens* und anderen Insekten. — Biol. Zbl., 29 : 1-16, 33-55, 65-71, 1 lámina.
- FOREL, A. 1899-1900. *Formicidae, Hymenoptera* III. — Biologia Centrali-Americana, pp. 1-169, 4 láminas.
- 1904. In und mit Pflanzen lebende Ameisen aus dem Amazonas Gebiet und aus Peru gesammelt von Herrn E. Ule. — Zool. Jb., 20 : 677-707.
- 1908. Ameisen aus S. Paulo (Brasilien); Paraguay, etc., gesammelt von Prof. H. von Ihering; Dr. Lutz, Dr. Fiebrig, etc. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 58 : 340-418, 2 figs.
- 1912. Formicides néotropiques I. — Ann. Soc. ent. Belg., 56 : 28-49.
- 1912. Formicides... II. — Mém. Soc. ent. Belg., 19 : 179-209.
- 1912. Formicides... III. — Ibidem, 19 : 211-237.
- 1912. Formicides... IV. — Ibidem, 20 : 1-32.
- 1912. Formicides... V. — Ibidem, 20 : 33-58.
- 1912. Formicides... VI. — Ibidem, 20 : 59-72.

- 1915. Die Ameisen der Schweiz analytisch bearbeitet. — Mitt. schweiz. ent. Ges., 12 (Beilage): 1-74.
- 1917. Cadre synoptique actuel de la faune universelle des fourmis. — Bull. Soc. vaud. Sci. nat., 51 : 229-253.
- 1921. Le monde social des fourmis. I, pp. VIII + 192, 3 láminas, 30 figs.
- 1922. Le monde... II, pp. IV + 184, 4 láminas, 38 figs.
- 1922. Le monde... III, pp. VIII + 172, 2 láminas, 28 figs.
- 1928. The social life of the ants compared with that of man. London & New York, I, pp. XIV + 551, 10 láminas, 95 figs.
- 1928. The social life... II, pp. XX + 445, 16 láminas, 43 figs.
- GALLARDO, A. 1916. Fauna mirmecológica de Tandil y la Ventana. — Physis, 2 : 128-131.
- 1916. Las hormigas de la República Argentina. Dolícoderinas. — An. Mus. nac. B. Aires, 28 : 1-130, 51 figs.
- 1918. Las hormigas... Ponerinas — Ibidem, 30 : 1-112, 23 figs.
- 1920. Las hormigas... Dorilinas. — Ibidem, 30 : 281-410, 35 figs., 3 mapas
- 1932. Las hormigas... Mirmicinas secc. *Promyrmicinae*. — Ibidem, 37 : 37-87, 27 figs.
- 1932. Las hormigas... *Pogonomyrmex*. — Ibidem, 37 : 89-169, 45 figs.
- 1934. Las hormigas... *Crematogaster*. — Ibidem, 38 : 1-84, 37 figs.
- 1916. Notas complementarias sobre las Dolícoderinas argentinas. — Ibidem, 28 : 257-261, 6 figs.
- 1916. Notes systématiques et ethologiques sur les fourmis attines de la République Argentine. — Ibidem, 28 : 317-344.
- 1918. Hormigas dolícoderinas de los Andes de Mendoza. — Physis, 4 : 28-31.
- 1919. Hormigas del Neuquén y Río Negro. — An. Mus. nac. B. Aires, 30 : 243-254, 2 figs.
- 1929. Note sur les moeurs de la fourmi *Pseudoutta argentina* Gall. — Rev. Soc. ent. argent., 2 (5) : 197-202, 2 figs
- GOETSCH, W. 1935. Biologie und Verbreitung chilenischer Wüsten-, Steppen- und Walameisen. — Zool. Jb., 67 : 235-318, 1 mapa, 35 figs., 7 gráficos.
- 1939. Die Staaten argentinischer Blattschneider-Ameisen. — Zoologica, 35: 1-105, 36 figs., 7 láminas.
- 1941. Vergleichende Biologie der Insectenstaaten. — Leipzig, pp. VIII-440, 93 figs.
- 1957. Der Einfluss verschiedener Ernährung auf die "Soldaten"-Entwicklung bei Ameisen mit vergleichenden Untersuchungen bei anderen Tieren. — Z. vergl. Physiol., 39 : 274-312.
- GOETSCH, W. und H. EISNER, 1929. Beiträge zur Biologie körnersammelnder Ameisen. — Z. Morph. Okol. Tiere, 16 : 371-452, 21 figs.
- GOETSCH, W. und R. GRÜGER, 1942. Pilzzucht und Pilznahrung staatenbildender Insekten unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. — Biol. Gen., 16 : 41-112, 22 figs.
- GOETSCH, W. und C. MENOZZI, 1935. Die Ameisen Chiles. — Konowia, 14: 94-102.
- GONÇALVES, C. R. 1942. Contribuição para o conhecimento do genero *Atta*, das hormigas saúvas. — Bol. Soc. bras. Agron., 5 : 333-358, 3 láminas.

- 1947. Saúvas do sul e centro do Brasil. — Bol. Fitossanit. Rio de J., 2 : 183-218, 27 figs.
- GÖSSWALD, K. 1953. Zur Biologie und Histologie der parasitär degenerierten Ameisenarten mit besonderer Berücksichtigung von *Teleutomyrmex schneideri* Kutter. — Trans. IX int. Congr. Ent., 1 : 446-448.
- 1961. Insektenstaat und Menschenstaat. — Imkerfreund, 16 (5) : 146-151.
- GÖSSWALD K. und W. KLOFT. 1961. Einblicke in das Staatesleben von Insekten auf Grund radiobiologischen Studien. — Ibidem, 16 (1) : 7-12.
- 1961. Beziehungen einiger im Walde lebender Mäuse zu Waldameisennestern. — Waldhygiene, 4 (1-2) : 22-33.
- GÖSSWALD, K. und G. SCHMIDT. 1959. Papierchromatographische Untersuchungen zur Art und Rassendifferenzierung. — Der Umschau 5, 4 pp.
- GREGG, R. E. 1947. Altitudinal indicators among *Formicidae*. — Univ. Colorado Studies, 2 : 385-403.
- HANDLIRSCH, A. 1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, pp. 1430, 51 láminas, 14 figs.
- 1937. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Problemen.—Ann. naturh. (Mus.), Hofmus. Wien, 43 : 1-140.
- 1939. Neue Untersuchungen über die... — Ibidem, 49 : 1-240, 16 láminas 1 fig.
- HOLLINGSWORTH, M. J. 1960. Studies on the polymorphic workers of the army ant *Dorylus (Anomma) nigricans* Illiger. — Ins. Soc., 7 : 16-37.
- IHERING, H. VON. 1894. Die Ameisen von Rio Grande do Sul. — Berl. ent. Z., 39 : 321-446, 1 lámina.
- 1907. Die *Cecropien* und ihre Schutzameisen. — Bot. Jb., 39 : 666-714, 5 láminas, 1 fig.
- 1912. Biologie und Verbreitung der brasilianischen Arten von *Eciton*. — Ent. Mitt., 1 : 226-235.
- JEANNEL, R. 1942. La genese des faunes terrestres. Paris, pp. 1-513.
- KEMPF, W. W. 1951. A Taxonomic Study on the Ants Tribe *Cephalotini*. — Rev. Ent. Rio de J., 22 : 1-244, 16 láminas
- 1952. A Synopsis of the *Pinelii*-Complex in the genus *Paracryptocerus*. — Studia Ent., 1 : 1-30, 16 figs.
- 1953. Uma nova especie de *Paracryptocerus* da Colombia, praga do cafeiro. — Pap. Dep. Zool. Sec. Agric. S. Paulo, 11 : 79-88, 11 figs.
- 1954. A descoberto do primeiro macho do género *Thaumatomyrmex* Mayr. — Rev. bras. Ent., 1 : 47-52.
- 1957. Sobre algumas especies de *Procryptocerus* com a descrição duma especie nova. — Rev. Bras. Biol., 17 : 395-404, 9 figs.
- 1958. New Studies of the Ant Tribe *Cephalotini*. — Studia Ent., 1 : 1-168, 8 láminas.
- 1958. Estudos sobre *Pseudomyrmex*. II. — Ibidem, 1 : 433-462, 33 figs.
- 1958. The ants of the Tribe *Dacetini* in the State of São Paulo, Brazil, with the description of a new species of *Strumigenys*. — Ibidem 1 : 553-560, 4 figs.

- 1958. Sobre algunas formigas neotrópicas do genero *Leptothorax* Mayr. — Ann. Acad. bras. Sci. 30 : 91-102, 23 figs.
- 1959. Sobre algunas formigas *Cephalotini* do museu do Oxford. — Rev. Bras. Biol., 19 : 91-98, 7 figs.
- 1959. Insecta Amapaensia. *Hymenoptera Formicidae*. — Studia Ent., 2 : 209-218.
- 1959. A revision of the Neotropical ant genus *Monacis* Roger. — Ibidem, 2 : 225-270, 5 láminas.
- 1959. A synopsis of the New World species belonging to the *Nesomyrmex* group of the ant genus *Leptothorax* Mayr. — Ibidem, 2 : 391-432, 31 figs.
- 1959. Two new species of *Gymnomyrmex* Borgmeier 1954 from Southern Brasil, with remarks on the genus. — Rev. bras. Biol., 19 : 337-344, 9 figs.
- 1960. *Phalacromyrmex*, a new ant genus from Southern Brasil. — Ibidem, 20 : 89-92, 6 figs.
- 1960. Estudo sobre *Pseudomyrmex*. I. — Rev. bras. Ent., 7 : 5-32, 35 figs., 2 gráficos.
- 1960. A review of the ant genus *Mycetarotes* Emery. — Rev. Bras. Biol., 20 : 277-283.
- 1961. Estudos sobre *Pseudomyrmex* III. — Studia Ent., 4 : 369-408.
- 1961. A survey of the Ants of the Soil Fauna in Surinam. — Ibidem, 4 : 481-524.
- 1960. Insecta Amapaensia, II. — Studia Ent., 3 : 385-400.
- 1960. Miscellaneous Studies on Neotropical Ants. — Studia Ent., 3 : 417-466.
- 1960. A review of the ant genus *Mycetarotes* Emery. — Rev. bras. Biol., 20 : 277-283.
- 1961. Estudos sobre *Pseudomyrmex*, III. — Studia Ent., 4 : 369-408.
- 1961. A survey of the Ants of the Soil Fauna in Surinam. — Studia Ent., 4 : 481-524.
- KOLBE, J. H. 1913. Die Differenzierung der zoogeographischen Elemente der Kontinente. — Trans. II Int. Congr. Ent. (1912), 2 : 432-476.
- KUSNEZOV, N., 1949. El género *Monomorium* en la Argentina. — Acta zool. lilloana, 7 : 423-443, 1 mapa.
- 1949. *Pogonomyrmex* del grupo *Epebomyrmex* en la Patagonia. — Ibidem, 8 : 291-307, 2 figs.
- 1949. El género *Cyphomyrmex* en la Argentina. — Ibidem, 8 : 227-256, 34 figs.
- 1951. Hormigas en el Parque General San Martín (Entre Ríos). — Bol. Min. Educ. Entre Ríos, n° 32.
- 1951. Un caso de evolución eruptiva. *Eriopheidole symbiotica* gen. nov., sp. nov. — Mem. Mus. Entre Ríos, n° 29 : 1-31, 10 figs., 1 lámina.
- 1951. La edad geológica del régimen árido en la Argentina. — "Geographia una et varia", Univ. Nac. Tuc. Inst. Estudios Geogr., pp. 133-147.
- 1951. El género *Pogonomyrmex* Mayr. — Acta zool. lilloana, 11 : 227-333, 21 figs., 5 láminas.
- 1951. *Myrmelachista* en la Patagonia. — Ibidem, 11 : 353-365, 10 figs.
- 1951. El género *Pheidole* en la Argentina. — Ibidem, 12 : 5-88.

- 1951. *Lasiophanes* Emery en la Patagonia. — *Ibidem*, 12 : 89-100.
- 1951. El género *Camponotus* en la Argentina. — *Ibidem*, 12 : 183-252, 28 figs., 4 mapas.
- 1952. El género *Wasmanniä* en la Argentina. — *Ibidem*, 10 : 173-182, 8 figs.
- 1952. El género *Oligomyrmex* en la Argentina. — *Ibidem*, 10 : 183-187, 2 figs.
- 1952. Algunos datos sobre la dispersión geográfica de hormigas en la República Argentina. — *An. Soc. cient. argent.*, 153 : 230-242.
- 1953. Die Ameisenfauna Argentinienens. — *Zool. Anz.*, 150 : 15-25.
- 1953. Tendencias evolutivas de las hormigas en la parte austral de Sud América. — *Folia Univ. (Cochabamba, Bolivia)* 6 : 1-128 (apartado), 55 figs., 1 mapa.
- 1953. La fauna mirmeológica de Bolivia. — *Ibidem*, 6 : 129-147.
- 1953. *Bisolenopsis* sea. Un nuevo género y especie de hormigas y sus relaciones con los géneros vecinos. — *Mem. Mus. Entre Ríos*, n^o 31 : 1-45, 30 figs.
- 1953. Formas de vida especializadas y su desarrollo en diferentes partes del mundo. — *Dusenia*, 4 : 85-102.
- 1953. Lista de las hormigas de Tucumán, con descripción de dos nuevos géneros. — *Acta zool. lilloana*, 13 : 327-339, 18 figs.
- 1953. Problemas relacionados. — *Mem. Mus. Entre Ríos*, n^o 30 : 1-21, 8 figs.
- 1954. Un género nuevo de hormigas, *Paranomyrma solenopsisidis* y los problemas relacionados. — *Mem. Mus. Entre Ríos*, n^o 30 : 1-21, 8 figs.
- 1954. Reacciones defensivas y ofensivas en las hormigas. — *Folia Universitaria (Cochabamba)*, 7 : 55-81.
- 1954. La evolución biosocial. — *Ibidem*, 7 : 21-54.
- 1955. Evolución de las hormigas. — *Dusenia*, 6 : 1-34.
- 1955. Zwei neue Ameisengattungen aus Tucumán. — *Zool. Anz.*, 154 : 268-277, 7 figs.
- 1956. Der Sexualdimorphismus bei den Ameisen. — *Z. wiss. Zool.*, 159 : 319-347.
- 1956. A comparative Study of Ants in Desert Regions of Central Asia and of South America. — *Amer. Nat.*, 90 : 349-360.
- 1956. Bipolaridad. — *Dusenia*, 7 : 235-260.
- 1957. Südamerikanische Ameisengattungen (*Cerapachyinae* und *Ponerinae*). — *Zool. Anz.*, 158 : 196-208, 24 figs.
- 1957. Die *Solenopsidinen*-Gattungen von Südamerika. — *Ibidem*, 158 : 266-280, 51 figs.
- 1957. Numbers of species of ants in faunae of different latitudes. — *Evolution*, 11 : 298-299.
- 1958. La posición sistemática de las especies argentinas del género *Leptothorax*. — *Acta zool. lilloana*, 16 : 265-271, 5 figs.
- 1958. La posición sistemática del género *Rogeria*, con descripción de una nueva especie. — *Ibidem*, 15 : 41-45, 3 figs.
- 1959. Die allgemeinen Gesetze der organischen Evolution. — *Acta Biotheor.*, Leiden 13 : 47-86.

- 1959. La fauna de hormigas en el oeste de la Patagonia y Tierra del Fuego. — Acta zool. lilloana, 17 : 321-401, 8 figs., 1 lámina.
- 1960. *Brachymyrmex physogaster* n. sp. aus Argentinien und das Problem der Physogastrie bei den Ameisen. — Zool. Anz., 165 : 382-388.
- 1962. El género *Acanthostichus* Mayr. — Acta zool. lilloana, 18 : 121-138.
- 1962. Una nueva especie del género *Brownidris* Kusnezov. — Ibidem, 18 : 155-161.
- 1962. El vuelo nupcial de las hormigas. — Ibidem, 18 : 385-442.
- 1962. Zoogeografía de *Formicidae* en Sud América. — Verh. XI. Kongr. Entom., 1 : 509-512.
- KUTTER, H. 1945. Eine neue Ameisengattung. (*Doronomyrmex*). — Mitt. schweiz. ent. Ges., 19 : 485-487.
- 1950. Über eine neue extrem parasitische Ameise. (*Teleatomyrmex*). — Ibidem, 23 : 81-94, 23 figs.
- 1950. Über zwei neue Ameisen. — Ibidem, 23 : 337-346.
- 1950. Über *Doronomyrmex* und verwandte Ameisen. — Ibidem, 23 : 347-353, 11 figs.
- 1951. *Epimyrmica Stunperi* Kutter. — Ibidem, 24 : 153-174, 14 figs.
- 1952. Über *Plagiolepis xene* Stärcke. — Ibidem, 25 : 57-72, 8 figs.
- 1953. Beitrag zur Problemstellung der neueren Myrmekologie. — Naturwissenschaften, 2 : 33.
- MANN, W. M. 1912. Parabiosis in brasilian ants. — Psyche, 19 : 36-41.
- 1916. The ants of Brazil. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv., 60 : 399-490, 7 láminas.
- 1919. The ants of the British Salomon Islands. — Ibidem, 63 : 273-391, 2 láminas.
- 1921. The ants of the Fiji Islands. — Ibidem, 64 : 399-499, 38 figs.
- MARCUS, H. 1945. La diferencia de la fauna de las hormigas de Cochabamba y Liruni. — Rev. Agric. Cochabamba, 3 : 10.
- MAYR, G. 1887. Südamerikanische Formiciden. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 37 : 511-632.
- MENOZZI, C. 1935. Le formiche del Chile. — Zool. Jb. (Syst.), 67 : 319-336, 3 figs.
- RINGUELET, R. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. — Physis, 63 : 151-170.
- ROSS, H. H. 1953. On the origin and composition of the Nearctic insect fauna. — Evolution, 7 : 145-154.
- RUZSKY, M. 1905. Formicariae Imperii Rossici, I. — Kazan, Trd. Obsc. Jest., 38 : 1-780.
- 1907. Formicariae... II. — Ibidem, 40 : 1-125.
- SANTIS, L. DE. 1941. Las principales hormigas dañinas de la provincia de Buenos Aires. I. La hormiga invasora (pp. 1-18); II. Las hormigas podadoras (pp. 19-40). — Dir. Agr., Ganad. Industr., La Plata, pp. 1-40, 10 figs.
- SANTSCHI, F. 1909. Sur la signification de la barbe des fourmis arénicoles. — Rev. Suisse Zool., 17 : 449-458.
- 1923. Revue des Fourmis du genre *Brachymyrmex* Mayr. — An. Mus. nac. B. Aires, 31 : 650-676, 72 figs.

- 1925. Revision du genre *Acromyrmex* Mayr. — Rev. Suisse Zool., 31 : 355-398.
 - 1926. Deux nouvelles fourmis parasites de l'Argentine. — Folia Myrm. et. Term., 1 : 6-8, 1 fig.
 - 1929. Révision du genre *Holcoponera* Mayr. — Zool. Anz., 82 : 437-477, 47 figs.
 - 1930. Un nouveau genre de fourmi parasite sans ouvrières de l'Argentine. — Rev. Soc. ent. argent., 3 : 81-83, 2 figs.
 - 1931. Contribution à l'étude des fourmis de l'Argentine. — An. Soc. cient. argent., 112 : 273-282.
 - 1933. Fourmis de la République Argentine, en particulier du territoire de Misiones. — Ibidem, 116 : 105-124, 21 figs.
 - 1933. Sur l'origine de la nervure cubitale chez les Formicoides. — Mitt. Schweiz. ent. Ges., 15 : 557-566, 1 pl.
 - 1934. Fourmis de Misiones et du Chaco argentine. — Rev. Soc. ent. argent., 6 : 23-33, 1 lámina.
 - 1936. Contribution à l'étude des fourmis de l'Amérique du Sud. — Rev. Ent. Rio de J., 6 : 196-218, 11 figs.
 - 1936. Fourmis nouvelles et intéressantes de la République Argentine — Ibidem, 6 : 402-421, 28 figs.
 - 1937. Les sexuées du genre *Anillidris* Santschi. — Bull. Soc. ent. Fr., 42 : 68-70, 12 figs.
 - 1937. Note sur *Acromyrmex subterraneus* Forel. — Rev. Ent. Rio de J., 7 : 230-233, 7 figs.
- SCHNEIRLA, T. C. 1955. The army ants. — Smithson. Rep. 1955, pp. 379-406.
- 1961. The Behavior and Biology of Certain Nearctic *Doryline* Ants. — Z. Tierpsychol., 18 : 1-32.
- SCHRÖDER, CHR. 1925. Handbuch der Entomologie, III, pp. 1-1.201, 1.040 figs.
- 1928. Ibidem, I, pp. 1-1.426, 1.109 figs.
 - 1929. Ibidem, II, pp. 1-1.410, 365 figs., 1 lámina, 1 mapa.
- SKWARRA, E. 1934. Oekologie der Lebensgemeinschaften der mexicanischer Ameisenpflanzen. — Z. Morph., okul. Tiere, 29 : 306-373, 2 figs.
- SMITH, M. R. 1936. A list of the ants of Texas. — J. N. Y. ent. Soc., 44 : 155-176.
- 1937. The ants of Puerto Rico. — J. Agric. Univ. Puerto Rico, 20 : 809-875, 19 figs.
 - 1943. A generic and subgeneric Synopsis of the male ants of the United States. — Amer. Midl. Nat., 30 : 273-321, 7 láminas.
 - 1946. A second species of *Stegomyrmex* and the first description of a *Stegomyrmex* worker. — Rev. Ent. Rio de J., 17 : 286-289.
 - 1947. A generic and subgeneric Synopsis of the United States ants, based on the workers. — Amer. Midl. Nat., 37 : 521-648, 85 figs.
 - 1949. A new species of *Probolomyrmex* from Barro Colorado Island, Canal Zone. — Proc. ent. Soc. Wash., 51 : 38-40.
 - 1954. Ants of the Bimini Group, British West Indies. — Amer. Mus. Novit., 1671 : 1-16.
 - 1955. Ants of the genus *Pheidole*, subgenus *Hendecapheidole*. — Proc. ent. Soc. Wash., 57 : 301-305.

- 1957. Revision of the genus *Stenammina* Westwood in America north of Mexico. — Amer. Midl. Nat., 57 : 133-174, 16 figs.
- SMITH, M. R. and W. WING-MERLE, 1954. Redescription of *Discothyrea testacea* Roger, a little known north american ant, with notes on the genus. — J. N. Y. ent. Soc., 62 : 105-112.
- STAHEL, G. and D. C. GELSKES, 1939. Über den Bau der Nester von *Atta cephalotes* L. and *Atta sexdens* L. — Rev. Ent. Rio de J., 10 : 27-78.
- 1941. Weitere Untersuchungen über Nestbau und Gartenpflanz von *Atta cephalotes* und *Atta sexdens*. — Ibidem, 12 : 243-268.
- SUDD, J. H. 1959. The foraging methods of some *Myrmicine* ants in Nigeria. — Proc. XV. int. Congr. Zool., pp. 893-895.
- VAN BOVEN, J. K. A. (Sin fecha). Le polymorphisme dans la caste d'ouvrières de la fourmi voyageuse *Dorylus (Anomma) wilvorathi* Emery. — Publ. natuurh. Genoot. Limburg, pp. 37-47 (Commun. faite au IIIe Congr. int. U.I.E.I.S., 1957, Paris).
- VIANA, M. J. y J. A. HAEDO ROSSI, 1957. Primer hallazgo en el hemisferio Sur de *Formicidae* extinguidos y Catálogo mundial de los *Formicidae* fósiles (1ª parte). — Ameghiniana, 1 : 108-113, 4 figs, 3 láminas.
- WEBER, N. A. 1937. Biology of fungus-growing ants. I. New forms. — Rev. Ent. Rio de J., 7 : 378-409, 11 figs.
- 1937. Biology of... II. The habits of the Bahac (*Atta cephalotes* L.). — Trop. Agriculture Trin., 14 : 223-226, 2 láminas.
- 1938. Biology of... III. The sporophore of the fungus grown by *Atta cephalotes* L. and a review of reported sporophores. — Rev. Ent. Rio de J., 8 : 265-272, 4 láminas.
- 1938. Biology of... IV. Additional new forms. — Ibidem, 9 : 154-202.
- 1938. Biology of... V. *Attini* of Bolivia. — Ibidem, 9 : 202-206.
- 1940. Biology of... VI. Key to *Cyphomyrmex*, new *Attini* and a new guest ant. — Ibidem, 11 : 406-427, 16 figs.
- 1941. Biology of... VII. The Barro Colorado Island, Canal Zone, species. — Ibidem, 12 : 93-130, 14 láminas.
- 1943. The ants of the Imatong Mountains, Anglo Egyptian Sudan. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv., 93 : 261-389, 16 láminas.
- 1945. Biology of fungus growing ants VIII. The Trinidad and B. W. I. species. — Rev. Ent. Rio de J., 16 : 1-88, 8 láminas.
- 1946. Biology of... IX. The British Guiana species. — Ibidem, 17 : 114-172, 8 láminas, 5 figs.
- (Sin fecha, apartado). Studies on the fauna of Curaçao Aruba, Bonaire and the Venezuelan Islands, nº 14: Ants from the Leeward group and some other Caribbean localities, pp. 78-86.
- 1947. Lower Orinoco River fungus-growing ants. — Bol. Ent. venezol., 6 : 143-160, 2 láminas.
- 1947. A revision of the North American ants of the genus *Myrmica* Latreille with a synopsis of the Palaearctic species. I. — Ann. ent. Soc. Amer., 40 : 437-474.
- 1948. A revision of... II. — Ibidem, 41 : 267-308, 7 láminas.
- 1950. A revision of... III. — Ibidem, 43 : 189-226, 1 fig.

- 1950. A survey of the Insects and related Arthropods of Arctic Alaska. — *Trans. Amer. ent. Soc.*, 76 : 147-206, 6 láminas.
 - 1950. Ants from Saipan, Marianas Islands. — *Ent. News*, 61 : 99-102.
 - 1950. New Trinidad *Myrmicinae* with a note on *Basiceros* Schulz. — *Amer. Mus. Novit.*, 1465 : 1-6.
 - 1952. Observations on Baghdad ants. — *Coll. Arts Sci. Baghdad*, n^o 1 : 1-30, 7 figs.
 - 1955. Symbiosis between fungus-growing ants and their fungus. — *Year Book amer. phil. Soc.*, pp. 153-157.
 - 1957. Fungus growing ants and their fungi: *Cyphomyrmex costatus*. — *Ecology* 38 : 480-494.
 - 1958. Nomenclatural notes on *Proatta* and *Atta*. — *Ent. News* 59 : 7-13.
 - 1958. Evolution in fungus-growing ants. — *Proc. X intern. Congr. Ent.*, 2 : 459-473, 12 figs.
- WHEELER, W. M. 1903. *Erebomyrma*, a new genus of hypogeic ants from Texas. — *Biol. Bull.*, 4 : 137-148, 5 figs.
- 1907. The ants of Porto Rico and the Virgin Islands. — *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 24 : 117-158, 2 láminas
 - 1910. Ants, their structure, development and behaviour. New York, pp. I-XV, 1-663, 286 figs.
 - 1913. The ants of Cuba. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 54 : 475-505.
 - 1915. The ants of the Baltic Amber. — *Schr. phys.-ökon. Ges. Königsb.*, 55 : 1-142, 66 figs.
 - 1916. Ants carried in a floating log from the Brazilian mainland to San Sebastian Island. — *Psyche*, 23 : 180-183.
 - 1917. The mountain ants of western North America. — *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.*, 52 : 457-569.
 - 1919. The ants of the Galapagos Islands. — *Proc. Calif. Acad. Sci.*, S. Francisco, 2 : 259-297.
 - 1919. The ants of Borneo. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 63 : 43-147.
 - 1922. Observations on *Gigantiops destructor* F. and other leaping ants. — *Biol. Bull.*, 42 : 185-201.
 - 1922. The ants of Trinidad. — *Amer. Mus. Novit.*, 45 : 1-16, 1 fig.
 - 1922. Neotropical ants of the genera *Carebara*, *Tranopelta* and *Tranopeltoides* nov. gen. — *Ibidem*, 48 : 1-14, 3 figs.
 - 1922. Ants of the American Museum Congo Expedition. — *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 45 : 1-1055.
 - 1923. Social life among insects. London, pp. I-VII, 1-375, 116 figs.
 - 1924. The *Formicidae* of the Harrison Williams Galapagos Expedition. — *Zoologica*, N. Y., 5 : 101-122, 9 figs.
 - 1928. The social insects, their origin and evolution. London, pp. I-XVIII, 1-378, 48 láminas, 1 fig.
 - 1933. Colony-founding among ants with an account of some primitive Australian species. Cambridge, Mass., pp. I-VIII, 1-197, 26 figs.
 - 1934. Neotropical ants collected by Dr. Elisabeth Skwarra and others. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 77 : 159-240, 6 figs.

- 1934. Revised list of Hawaiian ants. — Occ. Pap. Bishop Mus., Honolulu, 10 : 1-21.
- 1936. Ecological relations of *Ponerinae* and other ants to termites. — Proc. Amer. Acad. Arts Sci., 71 : 159-243, 9 figs.
- 1936. Ants from Hispaniola and Mona Island. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv., 80 : 195-211.
- 1937. Ants mostly from the mountains of Cuba. — Ibidem, 81 : 441-465.
- 1942. Studies of neotropical ant plants and their ants. — Ibidem, 90 : 1-262, 57 láminas.
- WHEELER, W. M. and W. M. MANN, 1914. The ants of Haiti. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 33 : 1-51.
- WHEELER, G. C. and J. 1954. The ant larvae of the myrmicine tribes *Cataulacini* and *Cephalotini*. — J. Wash. Acad. Sci., 44 : 149-157 (convergencia).
- WILSON, E. O. 1953. The origin and evolution of polymorphism in ants. — Quart. Rev. Biol., 28 : 136-156.
- 1954. A new interpretation of the frequency curves associated with ant polymorphism. — Ins. Soc., 1 : 75-80.
- 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv., 113 : 1-202, 2 láminas
- 1955. Ecology and behavior of the ant *Belonopelta deletrix* Mann. — Psyche, 62 : 82-87.
- 1958. Observations on the behavior of the *Cerapachyinae* ants. — Ins. Soc., 5 : 129-140.
- 1958. The fire ant. — Scient. Amer., 198 : 36-41.
- 1958. Patchy distribution of ant species in New Guinea Rain Forest. — Psyche, 65 : 27-38, 3 láminas
- WILSON, E. O., EISNER T. and G. C. and J. WHEELER, 1956. *Aneuretus simoni* Emery, a mayor link in ant evolution. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv., 115 : 81-99, 3 láminas.